

O CERRADO COMO VEGETAÇÃO OLIGOTRÓFICA

Karl Arens

Cadeira de Botânica da Faculdade Nacional
de Filosofia, Rio de Janeiro.



O CERRADO COMO VEGETAÇÃO OLIGOTRÓFICA (*)

Karl Arens

Cadeira de Botânica da Faculdade Nacional
de Filosofia, Rio de Janeiro.

Ferri (1955) publicou um trabalho experimental de ecologia comparando o cerrado com a caatinga, após uma série de estudos sobre o balanço de água em ambas as floras. O resultado interessantíssimo a que chegou, é, muito resumidamente, o seguinte: A flora arbustiva e arbórea do cerrado não reduz a transpiração e possui folhas com estrutura predominantemente xeromorfa, enquanto na caatinga, a diminuição da perda de água é muito eficiente em folhas de um xeromorfismo pouco desenvolvido e, portanto, aparentemente menos protegidas.

Partindo destas observações, elaboramos uma hipótese (Arens, 1958) sobre as causas do xeromorfismo e chegamos à conclusão de que não precisa haver necessariamente uma correlação entre a estrutura morfológico-anatômica das folhas e o xerofitismo. Admitimos que a estrutura foliar depende, de um lado do genôma, e do outro de fatores metabólicos. Segundo este conceito, existem vários fatores causadores do xeromorfismo. Pode ser falta de água, de sais minerais, etc., que causam os característicos xeromorfos. A hipótese explica que pode existir uma vegetação de higrófitos com folhas xeromorfas. Resolvemos também modificar a terminologia, chamando de escleromorfismo o que até então recebia o nome de xeromorfismo e distinguimos entre escleromorfismo oligotrófico

(*). — O presente trabalho foi escrito no Departamento de Botânica da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo e para isso o autor contou com recursos fornecidos àquêle Departamento pela COMISSÃO INTERESTADUAL DA BACIA PARANÁ-URUGUAI, em consequência dos convênios firmados a 22 de setembro de 1955 e a 27 de maio de 1957 entre as duas instituições.

(pseudo-xeromorfismo) e escleromorfismo xérico (xeromorfismo no conceito usual). Os fatores que limitam o uso dos hidratos de carbono, produzidos pela fotossíntese, acarretam um excesso dos mesmos, que será eliminado. Membranas espessas, esclerênquima, cutícula, cêra, etc., seriam formas de excreção de hidratos de carbono ou seus derivados. As estruturas escleromorfas são formadas quando o quociente metabólico $C \text{ prod.} / C \text{ us.} = 1 + n$.

Querendo analisar o problema posto pelo trabalho de Ferri, precisamos saber quais os fatores limitantes do crescimento no cerrado e na caatinga e se é a água ou se são fatores de nutrição que causam as estruturas encontradas nas folhas.

O CERRADO

Fatores limitantes do crescimento.

Nos trabalhos publicados pelo Departamento de Botânica da Universidade de São Paulo sobre o cerrado encontram-se discussões exaustivas dos diversos problemas em foco (Ferri, 1943, 1944, 1955; Rawitscher, 1942, 1944, 1948; Rawitscher, Ferri e Rachid, 1943), de modo que nos resta apenas focalizar alguns pormenores para apoiar o nosso ponto de vista.

Na associação do cerrado podemos distinguir entre dois tipos de vegetação que vivem em condições ecológicamente diferentes (Rachid, 1947). As plantas dotadas de um sistema radicular superficial, como as gramíneas e muitas ervas (Fig. 1), vivem em condições de seca periódica e não dispõem de água aproveitável durante os meses do inverno. As árvores e arbustos, no entanto (Fig. 1), por meio de um sistema radicular muito profundo, alcançam, mesmo na época seca, as camadas úmidas ou até o lençol permanente de água. Foi demonstrado (Rawitscher, Ferri e Rachid 1943; Rawitscher 1948), que o solo possui reservas de água nas camadas mais profundas, que correspondem à precipitação de três anos (Emas, perto de Pirassununga). As pesquisas acima referidas provaram de maneira muito convincente, que os vegetais de raízes profundas se comportam, fisiologicamente, quanto à transpiração, como

mesófitos ou até higrófitos, nos quais a perda de água acompanha a evaporação física, sem restrição ativa da transpiração, por meio do mecanismo estomático. O sistema radicular não encontra, evidentemente, dificuldades em compensar a perda não limitada de água através da folhagem.

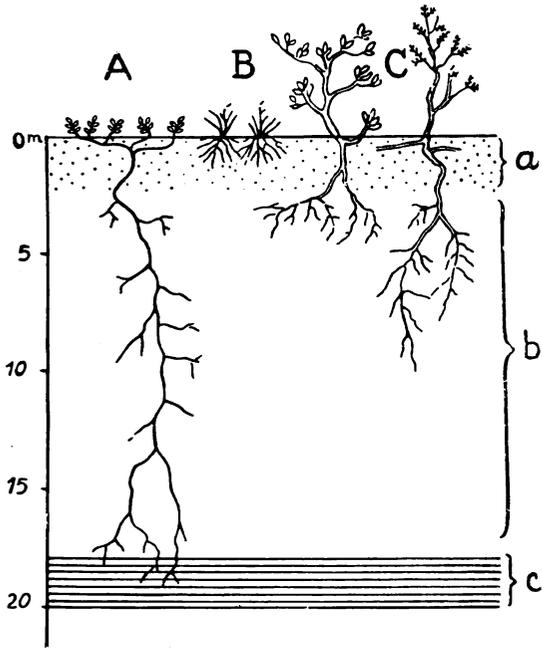


Fig. 1 — Esquema da vegetação do cerrado mostrando o grande desenvolvimento das raízes e a distribuição da água no solo.

A — *Andira humilis*. B — *Gramineae*. C — Arbustos e árvores.
a — Temporariamente seco. b — Sempre-úmido. c — Lençol d'água.
(Seg. Rawitscher, Ferri e Rachid, 1943, p. 289).

A estrutura anatômica das folhas, todavia, é tipicamente escleromorfa (Ferri, 1944, 1955). Temos, portanto, um caso de mesófitos ou higrófitos escleromorfos já descritos por Montfort (1918), que criou também êste termo para designar as plantas escleromorfas das turfeiras sempre-úmidas.

O fator que limita o uso dos hidratos de carbono, p. ex. através da redução do crescimento, não pode, pois, ser a falta de água nas árvores do cerrado. Muitos autores pensam que seja um fator edáfico, admitindo uma retenção de água, maior

ou menor, como uma das causas responsáveis. Concordamos com o adjetivo "edáfico", inclinando-nos, entretanto, mais para o sentido que tange o teor mineral. Existe, segundo a nossa hipótese, o escleromorfismo oligotrófico, pela falta de sais minerais, que exercem o efeito de fatores limitantes do crescimento, quando deficientes. Os elementos minerais que mais limitam o crescimento são o N, o P, o K e outros, além de micronutrientes. A deficiência de nitrogênio reduz por várias razões o desenvolvimento das plantas cultivadas, como é bem conhecido na agricultura. A absorção insuficiente de nitrogênio, pela raiz, causa todos os caracteres do escleromorfismo somático (Nightingale, 1937). Provou-se também a existência de uma associação natural de vegetais que manifestam um escleromorfismo por causa da falta de sais de N (Müller-Stoll, 1947; Simonis, 1948) e, talvez, de P segundo Tamm (citado por Walter e Ellenberg, 1956). Estas plantas habitam as turfeiras sempre-úmidas das zonas temperadas.

Condições gerais dos solos.

Os solos que suportam o cerrado no Brasil continental são muito antigos ou envelhecidos, profundos, decompostos, lixiviados e provavelmente com uma reserva mineral utilizável muito reduzida. O lençol de água fica geralmente à profundidade de uns 15 a 20 m (Warming, 1892, Rawitscher, Ferri e Rachid, 1943), oscilando de acôrdo com a época. O efeito da lixiviação pela precipitação relativamente elevada — 900 a 1.500 mm anuais — é ainda intensificado pelas temperaturas elevadas. A lavagem de elementos minerais não é contrabalançada na época sêca, pela ascensão capilar de água, provocando o retorno de solutos à superfície, como nos solos pouco profundos das regiões de sêca periódica.

Os solos são ácidos (Vianna e Araujo, 1946; Fagundes, Menezes e Kalckmann, 1949; Fagundes, Araujo, Ramos e Kehrig, 1951; Alvim, 1952). Nas regiões de cerrado de Minas Gerais com *Qualea*, *Kielmeyera* e *Caryocar*, oscila o pH entre 4,25 e 4,8 (Alvim, 1952). As bases trocáveis de Ca, Mg e K, são substituídas em grande escala por H, como é o caso nor-

mal em solos muito ácidos. Tais solos são pobres e produzem safras melhores após uma calagem que aumenta o pH e torna algumas bases do complexo acessíveis às raízes, como se desprende dos estudos de Fagundes em Lagoa Santa (1951). Segundo Araujo, Vianna e outros (1951), contêm os solos frequentemente pouco N, possuindo também um valôr elevado C/N, o que reduz o aproveitamento do N. Norman (1946) assinala para os solos das prairies e savanas uma pobreza em N assimilável, pela falta de atividade bacteriana, mesmo quando a análise indique um teor relativamente elevado em N total. Dos muitos dados analíticos não publicados de que dispõe a Comissão do Vale do São Francisco, pude verificar, após um ligeiro exame, a grande pobreza em bases e também em nitrogênio total, nos solos portadores de cerrado. As chuvas, devido à idade geológica dos solos, lavaram, além das bases, também o P, etc. e estes elementos ficam também parcialmente insolubilizados, pelo efeito da reação ácida. Nessas condições sofrem, provavelmente, também os micronutrientes, uma ação análoga.

O nitrogênio e a vegetação do cerrado.

Creemos que um dos fatores seletivos da associação do cerrado seja o N em concentração diminuta que limita o crescimento. O nitrogênio dos solos provém de decomposição de matéria orgânica e da fixação por bactérias. Por essa razão diminui a sua concentração gradativamente, da camada superficial para as mais profundas, onde se desenvolvem justamente as raízes da vegetação arbórea do cerrado. Em solos ácidos é a atividade bacteriana prejudicada, tanto das fixadoras do N₂ do ar, como da nitrificação. Num pH abaixo de 6,5 é o metabolismo dessas bactérias seriamente afetado. Acresce ainda que as bactérias fixadoras de N₂ dependem da presença de material orgânico fermentável. Geralmente há pouca substância orgânica nos solos do cerrado e a seca prolongada não permite muita atividade das bactérias durante vários meses.

Quanto às bactérias dos tubérculos radiculares nas leguminosas, e que constituem um grande contingente da flora do

cerrado, é também conhecido que o seu metabolismo depende do fornecimento suficiente de N, F, K, Mo, etc. O Molibdeno é especialmente importante neste caso, por fazer parte da reductase de nitratos que desempenha um papel essencial para as bactérias da nitrificação e da fixação do N_2 . O molibdeno tem a sua menor solubilidade no pH entre 4,0 e 5,5, formando aluminatos insolúveis à maneira do P (Jones e Milne, 1956). Este pH corresponde ao encontrado nos solos do cerrado.

O N assimilável origina-se da decomposição de material orgânico e também outros minerais provêm dos detritos vegetais. O sistema radicular pouco profundo da vegetação rasteira vai logo absorver os minerais solubilizados após as primeiras chuvas. Esta faculdade absorptiva torna-se, provavelmente, muito intensa, devido à grande ramificação das raízes das gramíneas e ervas na camada superior do solo.

Os arbustos e árvores (Fig. 1) com sistema radicular profundo, devem assim sofrer pela concorrência da vegetação rasteira, de modo que as camadas mais profundas do solo vão se tornar muito pobres em sais minerais e, acima de tudo, em nitrogênio. Assim encontram-se, aparentemente, as raízes profundas, em condições oligotróficas.

A ação do fogo sobre o solo

A hipótese segundo a qual o cerrado pode ser um sub-climax pelo efeito do fogo é aceita por vários autores (Lund, 1835; Massart, 1922/23; Ferri, 1944; Rawitscher, 1944, 1948; etc). As queimadas que em muitas regiões do Brasil devastam grandes áreas do cerrado, devem modificar profundamente as condições do solo. Segundo Araujo, Vianna e outros (1949), diminuem as queimadas a quantidade de humus pela metade e abaixam o pH de 5,8 para 5,0, em solos de Minas Gerais. Isaak e Hopkins (1937) e Killian (1942) observaram que a cinza aumenta por pouco tempo o teor em K, P e N, assimiláveis e também o pH na superfície do solo. Mas a substância orgânica é freqüentemente reduzida a 10% do teor inicial e, conseqüentemente, a capacidade de retenção de água, na camada

superior do solo, até 30% do seu valor primitivo. A chuva, pela lavagem superficial, traz logo o empobrecimento definitivo.

A falta de matéria orgânica faz cessar, apesar da reação mais alcalina, a atividade das bactérias fixadoras de N_2 . Heyward e Barnette (1934) acharam que após uma dezena de anos de queimadas regulares, diminui o N total, o pH e o Ca nos solos, em comparação com as áreas não queimadas. Resumindo, podemos dizer que a queima aumenta o oligotrofismo do solo, no fim de certo tempo, diminuindo, simultaneamente, a capacidade de retenção de água, abaixa o pH e afeta, pronunciadamente, o ciclo do N em sentido negativo.

Escleromorfismo oligotrófico do cerrado.

Não é a falta de água que causa o escleromorfismo foliar nos arbustos e árvores do cerrado, mas as condições do solo que acabamos de apreciar fornecem a chave para uma explicação. De acordo com a nossa hipótese sobre a origem do escleromorfismo, são principalmente os fatores limitantes do crescimento que aumentam o valor do quociente $C \text{ prod.}/C \text{ us.}$ No caso das árvores do cerrado poderia ser a falta do N que constituiria o fator principal, sendo também admissível um efeito, exercido no mesmo sentido, pela escassez de outros elementos minerais. É de salientar que a vegetação rasteira se acha em condições muito diferentes quanto ao fornecimento de minerais e, sobretudo, de N. Nesses vegetais é também a reação estomática mais rápida (Rachid, 1947). Isto é de esperar, pois diversos autores notaram que a reatividade estomática é melhor com o fornecimento adequado de nitrogênio. Os estudos experimentais pela introdução de uréia e de sais nitrogenados nas folhas adultas e arbustos e árvores do cerrado de Emas confirmaram, evidentemente, esta hipótese. Foi demonstrado que as folhas adquirem maior reatividade estomática após o tratamento (Arens, Ferri e Coutinho, 1958).

O escleromorfismo das árvores do cerrado pode ser comparado ao das ervas esclerófilas das turfeiras do clima temperado. Para esta vegetação foi provado que a causa das estruturas morfológico-anatômicas reside na escassez de N, na tur-

fa sempre úmida (Müller-Stoll, 1947; Simonis, 1948). De maneira análoga admitimos que, nas árvores do cerrado, que dispõem sempre de água, e mantêm provavelmente a fotossíntese intensa, o crescimento seja limitado pela relativa falta de N e, provavelmente, de outros elementos minerais, como de P, Ca, Bo, Zn, etc., dependendo em cada caso das condições locais. Em ambas as associações vegetais trata-se, com a maior probabilidade, de um escleromorfismo oligotrófico fixado no gênoma.

Nesta vegetação, como naquela, deve ser a abertura constante dos estômatos, com a fotossíntese sempre mantida em grau de elevada intensidade, a causa de um superavit de hidratos de carbono e derivados. A eliminação dos mesmos, sob a forma de membranas espessas, esclerênquima, cutícula, etc., acarreta o escleromorfismo. Podem contribuir ainda as noites frescas freqüentes na região do cerrado, para aumentar a concentração de açúcares, por dificultarem a sua emigração das folhas.

Parece que todos os caracteres escleromorfos, característicos causados pela deficiência em N, se manifestam nas folhas das árvores do cerrado (Ferri, 1955; Morretes e Ferri, 1958), com exceção do tamanho foliar reduzido, o que, em geral, não ocorre no cerrado.

Convém salientar, a propósito, que 99% dos dados experimentais em ecologia foram obtidos pelo estudo da flora de clima temperado. O tamanho da folha, em regiões tropicais ou sub-tropicais, é maior, mesmo em vegetais escleromorfos, por falta de água. A razão reside, talvez, na descendência de uma flora antiga dos climas quentes e super-úmidos da faixa equatorial.

O cerrado, na sua vegetação arbórea, não representando uma vegetação xerofítica, poderia ser classificado de associação mesofítica e escleromorfa por oligotrofismo constitucional

A CAATINGA

Ferri considera no seu trabalho (1955) a vegetação da caatinga de Paulo Afonso como sendo um climax imposto pelas

condições do ambiente sêco. A vegetação é xerofítica, e seus caracteres morfológico anatômicos deveriam ser também xeromorfos. Paradoxalmente são as folhas, excetuando-se as plantas suculentas, muito menos escleromorfas (xeromorfas) que as da vegetação do cerrado. A falta de água criou, portanto, menos estruturas protetoras nesta vegetação xérica, em comparação com a mesofítica ou higrofítica do cerrado.

Solos de regiões áridas são geralmente férteis quando não constituídas de pedras ou areia pura. Segundo Oliveira (1951) e Ventura e Accioli (1951), são os solos da região semi-árida do nordeste brasileiro férteis, saturados em bases trocáveis e geralmente neutros até alcalinos. Nesta região de pH uma intensa atividade bacteriana, com o seu reflexo sobre o teor de N assimilável, é possível, em contraste com o que ocorre em solos ácidos. Solos daquele tipo, quando irrigados pela chuva, permitiriam, até um crescimento luxuriante, se a umidade se conservasse durante maior parte do ano. O crescimento devido à riqueza mineral é intenso logo após as chuvas, de modo que os produtos da fotossíntese se devem gastar imediatamente. O quociente $C \text{ prod.} / C \text{ us.}$ vai ficar em redor do valor 1 e, assim não poderá haver um excesso de hidratos de carbono que causaria um escleromorfismo pronunciado. A fotossíntese será, além disso, logo limitada, em consequência da falta de água, interferindo, assim, negativamente, no quociente metabólico. Dos resultados de Ferri sobre o fechamento dos estômatos, com a redução simultânea da transpiração, depreende-se que a fotossíntese deve ser o fator limitante. Acresce, ainda, que um superavit dos produtos de fotossíntese que se forma após a cessação do crescimento, deve ser deslocado aos tecidos de armazenamento, de reservas, que são necessárias numa vegetação tropofítica, com queda regular e total da folhagem.

A vegetação da caatinga, de acordo com a hipótese do quociente metabólico, é xerofítica, apresentando estrutura geralmente mesomórfica, devido à limitação da fotossíntese e por causa da abundância de nutrição mineral. São xerófitos mesomorfos ou pouco escleromorfos. A resistência à sêca extrema do ambiente reside em adaptações fisiológicas que se ma-

nifestam também pela grande reatividade estomática, que, por sua vez, depende, aparentemente, da nutrição mineral.

CONCLUSÕES

O problema do cerrado já foi suficientemente discutido pelos autores já várias vezes citados nas páginas anteriores. Daí depreende-se que existem duas opiniões principais. O cerrado é uma vegetação natural, isto é, representa um climax causado pelo clima e por propriedades edáficas (Warming, 1892, Schimper, 1935, Waibel, 1948, Sick, 1955, Hueck, 1957). Sick externa sua opinião por razões faunísticas. O cerrado pode ser, em certos casos, um sub-climax, pela ação repetida do fogo (Lund, 1835; Massart, 1922-23; Ferri 1944; Rawitscher, 1944, 1948). O problema tomou um aspecto novo pelos trabalhos experimentais do Departamento de Botânica da Universidade de São Paulo. Foi provado que as árvores do cerrado não são xerófitos, porque não restringem a transpiração, tendo sempre água à disposição pelo sistema radicular profundo. Apesar disso possuem folhas escleromorfas. Surgiu um novo ponto de vista no trabalho de Alvim e Araujo (1952), que responsabilizam o teor mineral do solo pela formação da associação do cerrado, admitindo uma escassez de Ca. Ferri (1955) tentou uma hipótese para explicar as diferenças anatômico-fisiológicas relacionadas ao balanço de água no cerrado e na caatinga. Baseando-nos neste trabalho, imaginamos uma hipótese que já foi várias vezes mencionada acima, para explicar o xeromorfismo foliar das árvores do cerrado. Esta introduz, ao nosso vêr, um outro aspecto para explicar as causas da seleção desta vegetação muito peculiar.

Na exposição acima apresentamos as nossas razões que nos conduziram à conclusão de que as árvores e os arbustos do cerrado podem ser considerados como vegetação escleromorfa oligotrófica. Quanto ao balanço de água são mesófitos ou até higrófitos.

As divergências de opiniões reinantes podem ser conciliadas. O cerrado é uma vegetação natural em estado de climax, o que já insinua sua homogeneidade de composição e grande

distribuição geográfica. Nos confins de sua área de ocorrência está em equilíbrio instável com outras associações, p. ex. com a mata. Parece que o fogo desempenha um papel preponderante na propagação e manutenção do cerrado. Pode-se, assim, estabelecer um sub-climax. A queimada, como explicamos acima, acentua as condições oligotróficas e diminui a capacidade de retenção de água nas camadas superiores do solo.

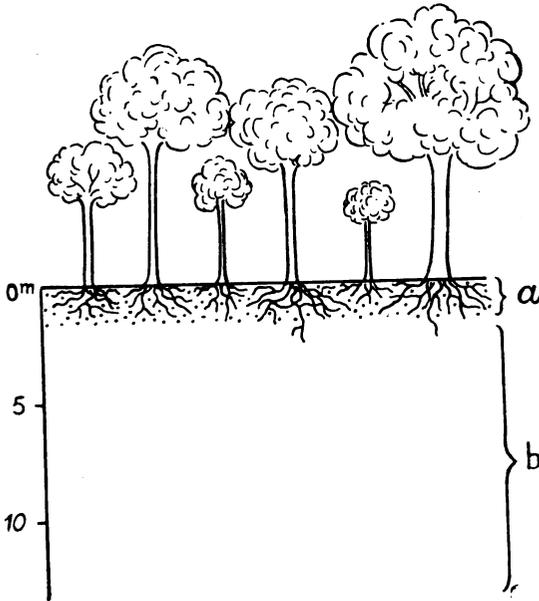


Fig. 2 — Esquema de uma mata fechada mostrando o grande desenvolvimento das partes aéreas em relação às raízes. a — Humus e terra humosa onde as raízes se ramificam devido à maior retenção de água e ao maior teor de sais minerais. b — Solo nativo.

Para compreender melhor os diversos fatores que influem no equilíbrio entre cerrado e mata, fizemos um esquema (Fig. 2) da mata fechada. Pela densidade da copa das árvores pode-se formar uma camada de humus e de terra humosa. As raízes se espalham preferencialmente nas camadas superiores, devido ao acúmulo de nutrientes solubilizados, pela mineralização do detrito e por razão da maior capacidade de retenção de água nestas camadas superiores. No cerrado (Fig. 1) há pouca sombra e não se forma uma camada de humus. Quando cai uma

semente de árvore da mata no cerrado, não encontra nem água, nem nutrientes minerais suficientes para se desenvolver. Mas a plântula nova, de árvore do cerrado com o sistema radicular que tende logo às camadas profundas e que é adaptada ao oligotrofismo, consegue se instalar. Uma simples observação do cerrado antigo, porém, torna óbvio que só uma pequena porcentagem das sementes, apesar de sua adaptação às condições específicas, consegue vingar. Em caso contrário, a vegetação rala tornar-se-ia mais fechada. Ainda menos consegue sobreviver a semente de uma planta não pertencente à associação, a menos que o equilíbrio ecológico tenha sido alterado. A propósito podemos também citar as observações de Sick (1955), feitas no Brasil central, onde após a derrubada e queima do cerrado primitivo, se desenvolve logo o mesmo cerrado secundário, sem se intercalar uma sucessão de associações diferentes. Parece que nestas regiões, o cerrado é uma vegetação muito estabilizada e adaptada ao **habitat**, apesar da aparente variabilidade de seu **facies**. Caindo, vice-versa, a semente do cerrado na mata, então é simplesmente, quando germina, afogada pela concorrência dos elementos da mata, mais vigorosos nestas condições. O cerrado pode-se também transformar em cerradão, onde as condições de nutrição mineral são melhores, comportando, mais e maiores árvores por área. Devemos, entretanto, admitir, neste caso, que as camadas superiores do solo sejam secas por falta de retenção de água (pedregosas, arenosas), ou oligotróficas, ou que possuem ambas as qualidades, capazes de impedir o desenvolvimento da semente dos representantes da mata.

A queimada invadindo a mata, tem os efeitos acima referidos, que preparam as condições para a melhor sobrevivência do cerrado. Onde, todavia, o cerrado chega nos seus limites climáticos, é a supressão da queimada que pode melhorar as condições para que se possa instalar a mata. Precisa só aparecer mais sombra, mais humus, mais retenção de água na camada superior. Até pequenas diferenças do ambiente local com maior acúmulo de detrito orgânico, numa vala natural ou artificial, ou a simples adubação artificial, são suficientes para deslocar o

equilíbrio a favor da mata, como observamos no cerrado de Emas em vários pontos. Diferenças topográficas do sub-soio que eleva o lençol tornando a umidade acessível às raízes pouco profundas dos representantes da mata, podem originar a formação de capoeirões até com transição abrupta para o cerrado aberto. Quando neste caso aparece uma vez mais detrito vegetal e humus, então vence a mata, pela maior competitividade em tais condições.

O cerrado da Amazônia, a nosso ver, só pode ser explicado quando se admite um oligotrofismo dos solos. Dificilmente será a falta de água ou um fator climático que selecionou o cerrado em clima muito úmido. Massart (1922-23) advoga a influência das queimadas. Mas, a nosso vêr êste fato não pode ser a causa que condicionou a existência do cerrado na região amazônica.

Beard (1953), generalizando suas conclusões sôbre a savana da América Central, admite que o cerrado do Brasil devia a sua origem à falta de drenagem dos solos ou ao aparecimento de camadas impermeáveis. Não podemos concordar com esta hipótese, pois se a impermeabilidade de uma camada superficial acarreta estagnação da água, formar-se-ia uma associação como, por exemplo, o buritizal, etc., ou uma mata, se o lençol ficasse menos elevado ou até um campo com ciperáceas e gramíneas sôbre uma camada exposta de tabatinga.

A idéia de que o teor mineral dos solos pode ser um fator seletivo da vegetação ganhou terreno recentemente. Novak (1937, citado por Lundegardh, 1949), salientou o efeito seletivo dos solos de serpentina sôbre a vegetação em regiões da Silésia européia, devido ao seu oligotrofismo. Whitaker (1954, citado por Billings, 1957), admite que a vegetação esclerófila sôbre serpentinas em Oregon (U.S.A.) seja causada pelo oligotrofismo e, principalmente, pela escassez de Ca. Daí se explicaria também o exíguo volume (crescimento) da cobertura vegetal, o que está de acôrdo com a nossa hipótese. Walker (1954, citado por Billings, 1957), participa da opinião de Whitaker e pensa que, em certas regiões costeiras do oeste dos U.S.A. seja a falta de Ca, de Ni, de Cr e de Mo a que se pode atribuir o cli-

max edáfico em solos de serpentina. Nós pensamos menos no efeito do cálcio, no caso do cerrado, visto que as raízes são muito desenvolvidas, sendo bem sabido que o cálcio afeta o crescimento radicular. Mas, mesmo assim, poder-se-ia tratar de uma adaptação à relativa falta deste elemento, permitindo crescimento suficiente das raízes e eliminando outros vegetais não adaptados. Beadle (1952, citado por Billings, 1957) opina que seja a falta do P que tenha selecionado um climax de vegetação esclerófila na Austrália, pois notou que solos normais sem esta deficiência, em faixas contíguas, trazem mata de chuva regular. Shield (1951) notou muitos tipos escleromorfos num substrato relativamente úmido, constituído de 96-97% de CaSO_4 e com o lençol permanente a 60-90 cm de distância da superfície e supõe que os fatores responsáveis sejam a falta de N e a abundância de luz. Salisbury (1954) chega à conclusão de que a deficiência de P em solos ácidos do "Great Basin" (U.S.A.) selecionou uma flora adaptada a esta condição edáfica.

As áreas ocupadas pela associação do cerrado no Brasil são enormes, de modo que representam um certo patrimônio de solos aproveitáveis em maior ou menor escala. Parece talvez paradoxal se nós falamos de um lado de oligotrofismo dos solos do cerrado, pensando do outro, no aproveitamento dos mesmos pela agricultura. Várias vezes salientamos acima que as camadas superiores do solo devem ser menos oligotróficas do que as inferiores. Mencionamos que, na região limitrofe da área do cerrado, até pequenas modificações das condições ecológicas podem favorecer o aparecimento da mata. Nas zonas onde o cerrado representa o climax, artificialmente mantido, a cultura de outras plantas parece perfeitamente possível. cremos que nas regiões do climax se consigam safras compensadoras de várias culturas aplicando-se um tratamento adequado ao solo.

A fitofisionomia do globo terrestre não depende só dos fatores clima e água, mas evidentemente também de fenômenos nutricionais condicionados pelo teor mineral do solo, de modo que o mesmo aspecto fisionômico e morfológico-anatômico pode ter várias causas. E' comum no reino vivo que efeito e

causa não se equivalem e que causas diferentes produzem frequentemente efeitos idênticos.

RESUMO

O autor, por meio de sua hipótese do quociente metabólico, procura explicar o escleromorfismo (xeromorfismo) foliar da flora arbórea e arbustiva do cerrado. A falta de água não pode ser a causa, como foi demonstrado pela escola de ecologia da Universidade de São Paulo. Admite-se que as estruturas escleromorfas sejam uma conseqüência das condições oligotróficas dos solos do cerrado que são, geralmente, ácidos e empobrecidos em bases trocáveis.

Um dos fatores principais é, provavelmente, a relativa escassez de nitrogênio assimilável, que pode dar origem ao escleromorfismo oligotrófico. Conclui-se que a vegetação peculiar do cerrado seja selecionada pela deficiência de minerais tendo-se adaptado à mesma. Pode ser chamada de associação mesofítica ou até higrofítica, composta de elementos esclerófitos. O fogo é um fator que acentua ainda o oligotrofismo, influenciando desta maneira sobre a conservação ou a propagação do cerrado.

Compara-se, à base da mencionada hipótese, a flora da caatinga com a do cerrado e supõe-se que aquela seja formada por xerófitos de estrutura mesomórfica, devido à influência de fatores nutricionais. O autor conclui, por fim, que o cerrado representa em grandes partes do Brasil um climax edáfico e em outras, principalmente nos limites sulinos de sua área de distribuição, um sub-climax, evidentemente pela ação do fogo. Explica também que até pequenas alterações das condições ecológicas podem modificar o **facies** do cerrado e modificar o equilíbrio a favor da expansão ou regressão da mata. Externa ainda a opinião de que os solos dos cerrados, principalmente nas áreas onde apresentam um sub-climax, podem ser perfeitamente explorados para fins de agricultura, aplicando-se o devido tratamento aos mesmos.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Verfasser wendet seine Hypothese des Stoffwechselquotienten, bzw. des Verhaeltnisses von gebildeten zu verbrauchten Kohlehydraten an, um die skleromorphe (xeromorphe) Blattstruktur der Vegetation des brasilianischen "Cerrado" zu erklaren und damit auch seinen Ursprung. Da Wassermangel als Ursache nicht in Frage kommen kann, wie viele Untersuchungen des Botanischen Instituts der Universitaet S. Paulo gezeigt haben, muessen andere Gruende vorliegen. Die genannte Hypothese laesst verschiedene Ursachen der skleromorphen Struktur zu, darunter auch Mineralstoffmangel.

Die Boeden des "Cerrado" sind im allgemeinen ausgelaugt durch relativ hohe Niederschlaege, sauer und basenarm. Daher wird angenommen, dass der "Cerrado" eine oligotrophe skleromorphe Vegetation von Mesophyten oder Hygrophyten, ist, die an diese besonderen edaphischen Bedingungen als Tiefwurzler angepasst sind. Es wird die Frage gestellt, ob der Stickstoffmangel eine der Hauptursachen ist und ob die haeufigen Braende einen Einfluss auf diesen und die allgemeine Armut an Mineralstoffen haben, was beides bejaht werden muss. Die Vegetation des trockenen brasilianischen Nordostens "Caatinga" wird mit der des "Cerrado" verglichen und daraus geschlossen, dass ihre geringere skleromorphe Anpassung auf Ernaehrungsfaktoren, wie reiche Mineralstoffversorgung und reduzierte Photosynthese zurueckgefuehrt werden kann.

Der Verfasser kommt zu dem Schluss, dass der "Cerrado" in weiten Gebieten Zentral-Brasiliens eine edaphisch bedingte Klimax-Assoziation ist, aber in anderen, besonders an der Suedgrenze seiner Verbreitung, als Sub-Klimax betrachtet werden kann, der durch regelmaessige Brandlegung verursacht wird. In letzterem Gebiet fuehrt oft eine geringfuegige Aenderung der Umweltsbedingungen zu einer Verschiebung des Gleichgewichtes, entweder zugunsten des "Cerrado" oder des ins seiner Zusammensetzung verschiedenen Waldes. Die Boeden koennen, bei geeigneter Bearbeitung, landwirtschaftlich nutzbar gemacht werden, besonders in den Gebieten des Sub-Klimax.

BIBLIOGRAFIA

- ALVIM, P. de T. e W. de ARAUJO — El suelo como factor ecológico en el desarrollo de la vegetación en el centro-oeste de Brasil. *Turrialba* 2: 153-160, 1952.
- ARAUJO, W. A. de, S. de L. VIANA, W. ILCHENKO e O. VIANA — Contribuição ao estudo da matéria orgânica nos solos de Minas Gerais. *An. Ciênc. do Solo*, 1951 — 1.º vol.: 175-264, 1951.
- ARAUJO, W. A. de, O. VIANA, W. ILCHENKO e S. de L. VIANA — Contribuição ao estudo do humus brasileiro. *An. Ciênc. do solo*, 2.º vol. 1949: 271-291, 1949.
- ARENS, K. — Considerações sôbre as causas do xeromorfismo foliar. *Bol. Fac. Fil. Ciênc. Letr. Botânica* 15, 1958.
- ARENS, K., M. G. FERRI e L. M. COUTINHO — Papel do fator nutricional na economia d'água de plantas do cerrado. *Revista de Biologia, Lisboa* (no prelo).
- BEARD, J. S. — The Savanna vegetation of Northern tropical America. *Ecol. Monographs* 23: 249-251, 1953.
- BILLINGS, W. D. — Physiological ecology. *Am. Rev. Plant Physiol.* 8: 375-396, 1957.
- FAGUNDES, A. A., C. de MENEZES e R. E. KALCKMANN — Adubação e calagem de terras de cerrado. *An. Ciênc. do Solo*, 1948: 295-304, 1948.
- FAGUNDES, A. A., W. H. ARAUJO, R. RAMOS e A. G. KEHRIG — Estudos dos solos da estação experimental de Sete Lagoas, Minas Gerais. *An. Ciênc. Solo*, 1951 — 2.º vol.: 49-674, 1951.
- FERRI, M. G. — Observações sôbre Lagoa Santa. *Ceres*, 4: 137-150, 1943.
- FERRI, M. G. — Transpiração de plantas permanentes dos cerrados. *Bol. Fac. Fil. Ciênc. Letr. Univ. S. Paulo*, 41, Bot. 4: 159-224. 1944.
- FERRI, M. G. — Contribuição ao conhecimento da ecologia do cerrado e da caatinga. *Bol. Fac. Fil. Ciênc. Letr. Univ. S. Paulo*, 195 Botânica 12: 1-170, 1955.
- HEYWARD, F. and. R. M. BARNETTE — Effect of frequent fires on chemical composition of forest soils in the longleaf pine region. *Fld. Agr. Exp. Stat. Bull.* 265: 39, 1934.

- HUECK, K. — Die Ursprünglichkeit der brasilianischen "Campos cerrados" und neue Beobachtungen an ihrer Südgrenze. *Erdkunde*, **11**: 193-203, 1957.
- ISAAK, L. A. and H. G. HOPKINS. — The forest soil of the Douglas fir region, and changes brought upon it by logging and slash burning. *ECOL.* **18**: 264-279, 1937.
- JONES, L. H. P. and A. A. MILNE — Aluminum molybdate and its formation in clay-mineral. *Nature*, **178**: 1114-1115, 1956.
- KILLIAN, Ch. — Sols de forêt et sols de savane en Côte d'Ivoire. *Ann. Agronomiques*, **16**: 1942.
- LUND, P. W. — (1835) — Cit. p. WARMING, 1892, Lagoa Santa, p. 468).
- LUNDEGARDH, H. — Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. 3. Aufl. Fischer-Jena, 1949.
- MASSART, J. Une mission biologique belge au Brésil, Vol. II, Bruxelles, Imprim. Médic. — Août 1922 — Mai 1923.
- MONTFORT, C. — Die Xeromorphie der Hochmoorpflanzen als Voraussetzungen der "physiologischen Trockenheit" der Hochmoore. *Z. Bot.* **10**: 257-352, 1918.
- MORRETES, B. LANGE DE e MARIO G. FERRI — Contribuição ao Estudo da anatomia de folhas das plantas do cerrado Bol. Fac. Fil., Ciênc., Letr. Botânica **15**, 1958.
- MÜLLER-STOLL, W. R. — Der Einfluss der Ernährung auf die Xeromorphie der Hochmoorpflanzen. *Planta* **35**: 225-251, 1947.
- NIGHTINGALE, G. T. — The nitrogen nutrition of green plants. *Bot. Rev.* **3**: 85-174, 1957.
- NORMAN, A. G. — Recent advances in soil microbiology. *Proc. Soil Sci. Soc. Amer.* **11**: 9-15, 1946.
- OLIVEIRA, L. B. de — A capacidade de saturação de solos da região sêca. *An. Ciênc. do Solo*: 137-157, 1951.
- RACHID, M. — Transpiração e sistemas subterrâneos da vegetação de verão dos "Campos cerrados" de Emas. *Bol. Fac. Fil. Ciênc. Letr. Univ. S. Paulo*, **80**, Botânica **5**: 7-141, 1947.
- RAWITSCHER, F. — Problemas de Fitoecologia com considerações especiais sôbre o Brasil Meridional. Parte I. *Bol. Fac. Fil. Ciênc. Letr. Univ. S. Paulo*, **28**, Botânica **3**: 8-11, 1942. Parte 2 — *Bol.* **41**, Botânica **4**: 9-154, 1944.
- RAWITSCHER, F. — The water economy of the vegetation of the "Campos cerrados" in Southern Brazil. *Ecology* **36**: 237-268, 1948.
- RAWITSCHER, F., M. G. FERRI e M. RACHID — Profundidade dos solos e vegetação em campos cerrados do Brasil Meridional. *An. Ac. Bras. Ciênc.* **T. 14**, **4**: 267-294, 1943.

- SALISBURY, F. B. — Some chemical and biological investigations of material derived from hydrothermally altered rocks in Utah. *Soil Sci.* **78**: 277-294, 1954.
- SCHIMPER, A. F. W. — *Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage*. 2.^a ed. Jena, 1935.
- SHIELD, L. M. — Leaf Xeromorphy in dicotyledon species from a gypsum sand deposit. *Am. J. Bot.* **38**: 175-190, 1951.
- SICK, H. — O aspecto fitosionômico da paisagem do médio Rio das Mortes, Mato Grosso, e a avifauna da região. *Rio. Arq. Museu Nac.* **42**: 541-576, 1955.
- SIMONIS, W. — CO₂-Assimilation und Xeromorphie von Hochmoorpflanzen in Abhaengigkeit vom Wasser- und Stickstoffgehalt des Bodens. *Biol. Zbl.* **67**: 77-83, 1948.
- VENTURA, M. M. e J. C. ACCIOLY — Característicos dos solos semi-áridos do nordeste brasileiro. Correlação e permuta de bases e pH. *An. Ciênc. Solo*, 1951. Vol. II: 117-122. 1951.
- VIANA, O. e W. ARAUJO — Região dos campos: características diferenciais. *Bol. Agric. do Dept. Prod. Veget. Est. Minas Gerais* **2**: 16-29, 1946.
- WAIBEL, L. — Vegetation and land use in the planalto central of Brasil. *Geograph. Rev.* **38**: 529-554, 1948.
- WALTER, H. e H. ELLENBERG — *Oekologische Pflanzengeographie*. *Fortschritte der Botanik*, **18**: 167-181, 1956.
- WARMING, E. — Lagoa Santa. Et bidrag til den biologiske Plantegeografi. *K. danske vidensk. Selsk. Skr. Naturw. Math. Afd. Ser. G*, **6**: 153-488, 1892.