

LINDMAN
E A ECOLOGIA DA
VEGETAÇÃO CAMPESTRE
DO RIO GRANDE DO SUL

*Valério De Patta Pillar
Ilsi Iob Boldrini*

***E**m sua expedição ao Rio Grande do Sul, Lindman buscava evidências capazes de revelar a associação entre condições do meio e atributos morfológicos em plantas. Tais estudos, situados na linha dos de Warming e Schimper, seus contemporâneos e pioneiros da ecologia vegetal, que no final do século se afirmava como uma nova ciência, devem ser revisitados, destacando-se as descrições sobre a ecologia da vegetação campestre. É recomendável, no entanto, fazer as indispensáveis correções de nomenclatura botânica e discutir, à luz das referências atuais, o significado adaptativo apontado pelo autor para alguns atributos morfológicos das plantas.*

Lindman no Rio Grande do Sul

Carl Axel Magnus Lindman (1856-1928)¹ durante sua visita de mais de 8 meses ao Rio Grande do Sul, entre 1892 e 1893, fez observações e coletas de vegetação em algumas regiões do estado. Seus estudos foram financiados pelo Fundo Regnelliano da Real Academia de Ciências da Suécia, no âmbito da expedição ao Brasil, Argentina e Paraguai, realizada de 1892 a 1894, da qual também participou Gustaf A. O. Malme².

Os resultados da viagem pelo Rio Grande do Sul foram publicados em sueco em 1900³ com tradução para o português por Alberto Löfgren publicada em 1906⁴.

O roteiro de Lindman incluiu as regiões de Rio Grande, de Pelotas a Piratini e Canguçu; de Porto Alegre e Viamão a Novo Hamburgo, de Porto Alegre a Cachoeira ao longo da parte norte do rio Jacuí, daí a Agudo (antiga Colônia Santo Ângelo), Santa Maria e entorno (São Martinho e Silveira Martins), de onde seguiu em direção norte a Júlio de Castilhos (antiga Vila Rica), Cruz Alta e Ijuí. Devido à "falta de garantias de vida e propriedade", resultado dos conflitos que culminaram na guerra civil de 1893, outras regiões do Estado não puderam ser visitadas pela expedição.⁵ Aspectos das regiões oeste e sudoeste puderam apenas ser inferidos a partir de sua viagem desde Buenos Aires pelo rio da Prata, subindo o rio Uruguai até possivelmente Monte Caseros.⁶ Apesar da limitada abrangência geográfica das excursões a campo, Rambo se refere a Lindman como o autor que "com mais carinho se dedicou à análise da vegetação rio-grandense"⁷, baseando-se em muitas das observações feitas pelo botânico sueco para compor sua obra clássica sobre a fisionomia do Rio Grande do Sul.

Há referência a conflito entre Lindman e Malme, possivelmente ocorrido durante a expedição que fizeram juntos ao Brasil e que se agravou após, quando ambos fizeram o concurso para o título de professor do Museu Nacional, no qual Lindman foi favorecido.⁸ Com efeito, o conflito parece se manifestar nas críticas feitas por Malme⁹ ao dizer que muitas das determinações em Lindman são incorretas e que as coletas foram incompletas, especialmente de Compostas. Entretanto, apesar das deficiências apontadas, a maior contribuição de Lindman em seus estudos no Rio Grande do Sul foi ter enfatizado aspectos ecológicos da vegetação.

Tipos fisionômicos de campos

Lindman identifica os principais tipos de campos com base em características fisionômicas¹⁰. Nota-se um maior detalhamento de tipos fisionômicos nas suas observações de campos do litoral, em que descreve dunas, campos de areia movediça, campos em terrenos limosos e brejos, prados uliginosos e prados salgados.

¹ Lindman nasceu em 6/4/1856 em Halmstad no sul da Suécia, de família de origem alemã. Obteve o título de doutor em botânica pela Universidade de Upsala em 1886. Trabalhou no Herbário Regnelliano do Museu Nacional em Estocolmo e, em 1905, foi eleito membro da Academia de Ciências da Suécia.

² Ver artigo de BAPTISTA, L. R. M., neste volume.

³ LINDMAN, C. *Vegetationen i Rio Grande do Sul (Sydbrasilien)*. Stockholm: Nordin & Josephson, 1900.

⁴ LINDMAN, C. A. M. *A Vegetação no Rio Grande do Sul (Brasil Austral)*. Tradução do original (Lindman, 1900. Op. cit.) por A. Löfgren. Porto Alegre: Livraria Universal, 1906. Reprodução facsimilar em LINDMAN, C. A. M. & FERRI, M. G. *A Vegetação no Rio Grande do Sul (Brasil Austral)* de Lindman (1906) incluindo capítulo de Ferri. Belo Horizonte/São Paulo: Itatiaia/USP, 1974.

⁵ LINDMAN, C. A. M. 1906, p. 65.

⁶ LINDMAN, C. A. M. Op. cit., p. 107-114.

⁷ RAMBO, B. *A Fisionomia do Rio Grande do Sul*. 3 ed. São Leopoldo: UNISINOS, 1994, p.123. (2. ed. de 1956 com atualização ortográfica e correções tipográficas).

⁸ NORDENSTAM, B. Botânicos suecos na América Latina. In: W. KARLSSON & MAGNUSSON, A. (eds.), *Suécia América Latina: Vinculos e Cooperação*. Estocolmo/Brasília: LAIS, Monografia n. 27, p. 45-55, 1994.

⁹ MALME, G. Die Asclepiadaceen des Regnellischen Herbars. *Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar*, v. 34, p. 3-12, 1900.

¹⁰ LINDMAN, C. A. M. Op. cit., p. 11-124.

Para a região em torno de Porto Alegre identifica três tipos fisiomômicos: os campos subarbustivos ou sujos que apresentam, além das gramíneas, muitas espécies de pequeno porte de outras famílias e, provavelmente, também correspondem aos campos que dominam as encostas das ondulações da Depressão Central, que Lindman descreve como os campos de Cachoeira; os campos paleáceos, constituídos principalmente por gramíneas andropogôneas altas, mas também por compostas de porte alto como as vassouras, tipo principal da Depressão Central; os gramados, formados por plantas gramináceas de porte baixo e rosetas, associados a locais de pastejo intenso. Para as demais regiões do estado que visitou, Lindman descreve tipos definidos geograficamente, mas que apresentam algumas características dos descritos para a região de Porto Alegre. Assim, descreve os campos de Pelotas e arredores, no sopé da Serra do Sudeste, como sendo constituídos por gramíneas de porte baixo, formando quase um gramado¹¹. Os campos da Serra do Sudeste (Piratini) são do tipo subarbustivo, com muitas espécies de várias famílias, de baixo valor nutritivo para os animais¹². Os campos do Planalto, por sua vez, são caracterizados pela presença de barba-de-bode, que forma touceiras arredondadas sobre um gramado constituído por plantas rizomatosas e estoloníferas¹³.

¹¹ LINDMAN, C. A. M. Op. cit. p. 66-68.

¹² LINDMAN, C. A. M. Op. cit. p. 73-77.

¹³ LINDMAN, C. A. M. Op. cit. p. 92-106.

¹⁴ WARMING, E. Lagoa Santa. Et Bidrag til den biologiske Plantegeografi. In: K. danske videns K. Selsk. Skr., Copenhagen, v. 6, 1892. Publicado em português como *Lagoa Santa. Contribuição para a Geographia Phytobiologica*. Tradução de A. Löfgren. Belo Horizonte: Imprensa Oficial do Estado de Minas Gerais, 1908.

WARMING, E. *Plantensamfund. Grundtraek af den økologiske Plantegeografi*. Copenhagen: Philipsens, 1895. Publicado em inglês como *Oecology of Plants: An Introduction to the Study of Plant Communities*. Oxford: Clarendon Press, 1909.

SCHIMPER, A. F. *Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage*. Jena: Fischer, 1898. Publicado em inglês como *Plant Geography upon a Physiological Basis*. Oxford: Clarendon Press, 1903.



Vista dos campos da Cachoeira para o norte. Ao fundo vê-se o Botucarahy. C. Lindman, fevereiro de 1893.

A abordagem ecológica de Lindman

A contribuição de Lindman é pioneira ao revelar e explicar (ou pelo menos, dado o desenvolvimento da ciência de então, especular) a associação entre condições do meio e atributos morfológicos em plantas da vegetação campestre e florestal do Rio Grande do Sul. Essa abordagem ecológica caracterizou obras de autores que lhe foram contemporâneos, como Warming e Schimper¹⁴,

- ¹⁵ McINTOSH, R. P. *The Background of Ecology: concept and theory*. Cambridge: Cambridge University Press, 1985.
- ¹⁶ LINDMAN, C. A. M. Op. cit. p. 138, 160, 170 e 244 (ref. a WARMING, E. Op. cit. 1892) e p. 166 e 169 (ref. a SCHIMPER, A. F. Op. cit.).
- ¹⁷ WARMING, E. Op. cit. 1892 e GOODLAND, R. J. The tropical origin of ecology: Eugen Warming's jubilee. *Oikos*, v. 26, p. 240-245, 1975.
- ¹⁸ McINTOSH, R. P. Op. cit. p. 37.

que marcaram na época a cristalização da ecologia vegetal como uma nova ciência¹⁵ e são explicitamente referidos por Lindman¹⁶.

O desenvolvimento inicial da ecologia teve grande influência de pesquisas feitas em ambientes tropicais. Warming, quando jovem botânico, atuou por três anos como assistente de P. W. Lund em seus estudos geológicos e paleontológicos em Lagoa Santa, Minas Gerais, tendo então estabelecido as bases da nova ciência que chamou botânica ecológica.¹⁷ Schimper fez igualmente extensas viagens aos trópicos com o objetivo de estudar morfologia e fisiologia de plantas, contrastando com a ênfase de outros naturalistas em agregar coleções de novas espécies¹⁸. Em sua viagem ao Rio Grande do Sul, Lindman tratou de adotar abordagem semelhante. É evidente no seu relato a ênfase a aspectos fisionômicos e ecológicos da vegetação.

Ecologia de plantas dos campos

Para Lindman as plantas da vegetação campestre sujeitam-se a deficiência hídrica pela falta de chuva, falta de água no solo e exposição ao ar quente e seco durante as horas do meio-dia e também a danos pela forte iluminação. Observa que um grande número de plantas campestres apresenta uma ou mais estruturas que segundo ele são essenciais em condições de deficiência hídrica, tais como órgãos subterrâneos de reserva, tomentosidade, folhas coriáceas, pequenas ou reduzidas, estreitas, posicionadas verticalmente, plicadas, pustuladas ou com óleos essenciais.¹⁹

É interessante notar que Warming faz observações estruturadas de forma semelhante em relação a espécies do cerrado de Lagoa Santa²⁰. Com efeito, ao apontar as "singularidades morfológicas e ecológicas mais freqüentes na vegetação dos campos"²¹ Lindman cita para fins comparativos o trabalho de Warming em Lagoa Santa.

Qual seria a validade dessas especulações a respeito do significado adaptativo de atributos morfológicos? Trabalhos mais recentes tratam de quantificar através de modelos matemáticos o significado adaptativo de alguns atributos morfológicos apontados pelos autores pioneiros. O princípio de que a "seleção natural gera organismos tendo uma combinação de forma e função que é ótima para o crescimento e reprodução nos ambientes em que vivem"²² é aplicado aos modelos. São avaliados os custos e benefícios de diferentes estratégias sob diferentes limitações ambientais, em particular a disponibilidade de luz e recursos do solo. Os modelos levam em conta fatores como o balanço entre ganho de gás carbônico e perda de água que usam a mesma via, os estômatos, ou entre a capacidade fotossintética da folha e os custos energéticos para obter nutrientes e manter tecidos de alta eficiência fotossintética.²³

- ¹⁹ LINDMAN, C. A. M. Op. cit. p. 136-173. Ver também RAMBO, B. Op. cit. p. 123-126.
- ²⁰ WARMING, E. Op. cit. 1892, p. 75-81.
- ²¹ LINDMAN, C. A. M. Op. cit. p. 138.
- ²² PARKHURST, D. F. & LOUCKS, O. L. Optimal leaf size in relation to environment. *Journal of Ecology*, v. 60, p. 505-537, 1972.
- ²³ GIVNISH, T. J. (ed.). *On the Economy of Plant Form and Function*. Cambridge: Cambridge University Press, 1986. MOONEY, H. A. Plant forms in relation to environment. In: STRAIN, B. R. & BILLINGS, W. D. (eds.). *Vegetation and Environment*. Handbook of Vegetation Science 6, p. 111-122. Junk, The Hague, 1974. CODY, M. L. Optimization in Ecology. *Science*, v. 183, p. 1156-1164, 1974.

- ²⁴ EHLERINGER, J. R. & K. S. WERK. Modifications of solar-radiation absorption patterns and implications for carbon gain at the leaf level. In: GIVNISH, T. J. (ed.). *On the Economy of Plant Form and Function*, p. 57-82. Cambridge: Cambridge University Press, 1986.

Ver também EHLERINGER, J.; MOONEY, H. A.; GULMON, S. L. & RUNDEL, P. W. Parallel evolution of leaf pubescence in *Encelia* in coastal deserts of North and South America. *Oecologia*, v. 49, p. 38-41, 1981.

- ²⁵ LINDMAN, C. A. M. Op. cit. p. 139-144. Nomenclatura botânica atualizada conforme lista no Apêndice.

- ²⁶ LINDMAN, C. A. M. Op. cit. p. 151-153.

- ²⁷ GIVNISH, T. J. On the adaptive significance of leaf form. In: SOLBRIG, O. T.; RAVEN, P. H.; JAIN, S. & JOHNSON, G. B. (eds.). *Topics in Plant Population Biology*, p. 375-407. New York: Columbia Univ. Press, 1979.

- ²⁸ LINDMAN, C. A. M. Op. cit. p. 147.

- ²⁹ Nomenclatura botânica atualizada conforme lista apresentada no Apêndice.

Modelos considerando o efeito na temperatura da folha e na taxa de respiração explicam a vantagem funcional, em condições áridas, das modificações de superfície (cerosidade, pubescência), porque estas aumentam a refletividade da folha. Folhas pubescentes transpiram menos que folhas não pubescentes, e podem permanecer fotossinteticamente ativas por um período de tempo mais longo, o que compensa o custo extra para crescer os pêlos. Também, alguns padrões de inclinação, com folhas verticais, são vantajosos, porque reduzem a absorção de radiação ao meio-dia, permitindo máxima taxa fotossintética pela manhã, quando a evapotranspiração potencial é mais baixa.²⁴ Parece ser aceitável utilizar-se a mesma explicação para uma possível vantagem funcional de folhas pubescentes ou mais inclinadas em ambientes dos campos, com déficit hídrico não tão forte como em regiões áridas. Lindman menciona²⁵ as numerosas espécies com folhas tomentosas em Compostas, nos gêneros *Baccharis*, *Eupatorium*, *Vernonia*, *Lucilia*, *Pterocaulon*, *Achyrocline*, *Gnaphalium*, *Chevreulia* (e poderíamos agregar *Senecio*), e em outras famílias como em *Croton* (Euphorbiaceae), *Hedeoma* e *Hyptis* (Labiatae), *Lippia* (Verbenaceae), *Gomphrena* (Amarantaceae), *Adesmia*, *Mimosa incana*, *Indigofera asperifolia* e *Lupinus lanatus* (Leguminosae), *Cordia* (Boraginaceae). Também menciona várias espécies com superfícies foliares verticais²⁶ como *Sisyrinchium* (Iridaceae), *Fimbristylis complanata* (com folhas achatadas e verticais), *Juncus marginatus*, *Zornia diphylla* (estípulas), muitas espécies de gramíneas e ciperáceas com colmos eretos, *Lupinus* e, poderíamos agregar, *Hydrocotyle bonariensis*.

Modelos com os mesmos pressupostos tratam de explicar o valor adaptativo da variação do tamanho de folha. A convecção atua através da camada limite, a camada de ar calmo adjacente à superfície foliar. Quanto maior a superfície contínua da folha, mais espessa é a camada limite porque é mais difícil o fluxo livre do ar ao redor da folha. Portanto, folhas grandes têm menor perda por convecção do que folhas ou folíolos pequenos, e tendem a aquecer mais quando expostas ao sol. A camada mais fina de ar associada à superfície de folhas ou folíolos menores permite que troquem calor mais rapidamente do que folhas maiores, evitando portanto um aumento excessivo de temperatura e os custos adicionais em tecido improdutivo (não fotossintético), como raízes e xilema, associados ao aumento da transpiração decorrente do aumento da temperatura. Portanto, folhas menores são mais eficientes quando a umidade do solo é limitante.²⁷ Lindman observa que "na flora campestre predominam as folhas pequenas"²⁸ citando, por exemplo, espécies em *Polygala* e *Verbena* e, como casos de atrofia quase completa das folhas, *Ephedra tweediana*, *Baccharis articulata*, *Baccharis cylindrica*, *Baccharis crispa*, *Verbena litoralis*, *Verbena bonariensis*, *Colletia paradoxa*.²⁹ Não

nos parece adequado considerar *Baccharis* como um extremo de redução do tamanho das unidades fotossintéticas, já que nessas espécies as alas caulinares são, na verdade, relativamente grandes. Lindman também observa que a flora campestre contém muitas espécies com folhas estreitas, e que num mesmo gênero, espécies de campo são "marcadamente angustifolias em comparação com as espécies aparentadas das matas e capões", como em *Oxalis*, *Melastomataceae*, *Verbena*, *Richardia*³⁰, o que provavelmente também representa uma resposta à variação na disponibilidade de luz³¹. Lindman nota que algumas espécies apresentam folhas mais largas na base da planta e mais estreitas ou ausentes quando o caule se eleva do chão, como em *Peltodon longipes*, *Vigna peduncularis* var. *clitrioides* e *Macroptilium prostratum*. Apresentam folhas estreitas *Stylosanthes montevidensis*, *Zornia diphylla*, *Centrosema virginianum* e muitas espécies de compostas (*Vernonia*, *Hysterionica filiformis*) e gramíneas. Ele observa que nos sítios mais secos aparecem abundantemente tipos foliares mais estreitos, como *Elyonurus*, *Trachypogon*, *Aristida* e que o estreitamento da lâmina foliar é em muitos casos "conseqüência de dobramento ou de enrolamento da lâmina foliar"³², o que se confirma em observações de Pillar & Orlóci³³. Por outro lado, Lindman observa que em geral as gramíneas de interior de mata apresentam folhas mais largas, como *Ichnantus* e *Olyra*.

Orians & Solbrig observam que plantas capazes de fotossintetizar com rapidez quando a umidade do solo é facilmente extraível não são capazes de extrair água de um solo que está seco, enquanto que aquelas capazes de extraí-la não são capazes de atingir a mesma eficiência na fotossíntese; de acordo com os autores, a tolerância à dessecação é maior em folhas coriáceas, porque as células são menores e com paredes mais espessas.³⁴ Folhas coriáceas têm, no entanto, custo de construção mais elevado e uma menor eficiência fotossintética, resultado de sombreamento e de competição por CO₂ entre células do mesófilo que é mais espesso.³⁵ Por isso, condições hídricas adequadas beneficiam folhas mesofíticas porque têm custo mais baixo e maior retorno fotossintético do que folhas coriáceas³⁶. Lindman observa que muitas plantas características dos campos, especialmente arbustos, têm folhas coriáceas, tais como em *Myrtaceae* (*Campomanesia*), *Baccharis sessiliflora*, *Vigna peduncularis* var. *clitrioides*, *Macroptilium prostratum*, *Centrosema virginianum*, várias Compostas, *Eryngium*, *Centella asiatica*, Gramíneas como *Erianthus*, *Elyonurus*, algumas espécies de *Paspalum* e *Panicum*, *Juncus*, *Xyris*, *Cyperaceae* (*Fimbristylis*), *Pteridium*, *Lycopodium*.³⁷ Para ele as folhas coriáceas dos campos são geralmente menos brilhantes e mais claras do que as folhas coriáceas das matas, mas não são tão rígidas como as do cerrado. Menciona ser raro encontrar plantas com folhas finas e tenras, como em *Oxalis*, *Liliaceae*,

³⁰ LINDMAN, C. A. M. Op. cit. p. 149.

³¹ BONGERS, F. & POPMA, J. Is exposure-related variation in leaf characteristics of tropical rain forest species adaptive? In: Werger, M. J. A.; van der Aart, P. J. M.; During, H. J. & Verhoeven, J. T. A. (eds.) *Plant Form and Vegetation Structure: adaptation, plasticity and relation to herbivory*. SPB Academic Publishing, The Hague, p. 191-200, 1988.

³² LINDMAN, C. A. M. Op. cit. p. 150.

³³ PILLAR, V. De P. & ORLÓCI, L. *Character-Based Community Analysis: The Theory and an Application Program*, p. 221. SPB Academic Publishing, The Hague, 1993.

³⁴ ORIAN, G. H. & SOLBRIG, O. T. A cost-income model of leaves and roots with special reference to arid and semiarid areas. *American Naturalist*, v. 111, p. 677-690, 1977.

³⁵ GIVNISH, T. J. 1979 Op. cit. p. 388.

³⁶ ORIAN, G. H. & SOLBRIG, O. T. Op. cit. p. 686.

³⁷ LINDMAN, C. A. M. Op. cit. p. 144. Nomenclatura botânica atualizada conforme lista apresentada no Apêndice.

³⁸ LINDMAN, C. A. M. Op. cit. p. 146.

³⁹ GIVNISH, T. J. 1979 Op. cit. p. 383.

⁴⁰ LINDMAN, C. A. M. Op. cit. p. 170.

⁴¹ FERRI, M. G. *A vegetação de cerrados brasileiros*. Belo Horizonte/São Paulo: Itatiaia/USP, 1973. (Publicado junto com a reprodução facsimilar da tradução portuguesa de WARMING, E. Op. cit. 1892). BEADLE, N. C. W. Soil phosphate and its role in molding segments of the Australian flora and vegetation, with special reference to xeromorphy and sclerophylly. *Ecology*, v. 47, p. 992-1007, 1966.

⁴² BRASIL, Ministério da Agricultura. *Levantamento de reconhecimento dos solos do Estado do Rio Grande do Sul*. Recife: Departamento Nacional de Pesquisa Agropecuária, Divisão de Pesquisa Pedológica, 1973.

⁴³ BERLATO, M. A. As condições de precipitação pluvial no estado do Rio Grande do Sul e os impactos das estiagens na produção agrícola. In: BERGAMASCHI, H. (Coord.) *Agrometeorologia Aplicada à Irrigação*. Porto Alegre: Editora da Universidade, p. 11-24, 1992. CUNHA, G. R. Balanço hídrico climático. In: BERGAMASCHI, H. (Coord.) *Agrometeorologia Aplicada à Irrigação*. Porto Alegre: Editora da Universidade, p. 63-84, 1992.

⁴⁴ GIVNISH, J. R. Op. cit. p. 387, 1979.

⁴⁵ LINDMAN, C. A. M. Op. cit. p. 152.

⁴⁶ LINDMAN, C. A. M. Op. cit. p. 155.

Iridaceae, *Euphorbia* e *Phyllanthus*³⁸, o que é compatível com os modelos citados. Porém, essa característica dos campos é certamente acentuada pelo pastejo seletivo, que resulta em benefício às plantas menos apetecidas, as quais são geralmente xerófilas mas também incluem espécies com odores característicos ou latecentes como são as citadas por Lindman. Na ausência de pastejo, apesar de raras, Lindman provavelmente teria observado nos campos um maior número de espécies com folhas finas e tenras.

Parece contraditório que algumas espécies mencionadas (por exemplo, *Juncus*, *Centella asiatica* e, poderíamos agregar, *Eleocharis glauco-virens*) ocorram de preferência em solos encharcados. Esse fato é compatível com os modelos referidos, pois solos encharcados limitam o desenvolvimento de raízes, restringindo a disponibilidade de água para transpiração.³⁹ Entretanto, essa explicação pode não ser adequada se essas espécies forem dotadas de plasticidade, podendo assim apresentar mecanismos de resposta ao excesso de água que são bem distintos de mecanismos de resposta à falta de água.

Todas essas características levantadas estariam indicando que as plantas dos campos apresentam um certo grau de xeromorfismo, mas, segundo Lindman, "pode-se certamente dizer da vegetação dos campos primitivos e espontâneos que ela é modificada xerofilamente, mas não que ela de um modo predominante seja genuinamente xerófila".⁴⁰ Não deve ser ignorada, no entanto, a controvérsia sobre se xeromorfismo seria efetivamente uma adaptação a déficit hídrico ou uma resposta a deficiência mineral (oligomorfismo).⁴¹ Por exemplo, folhas coriáceas têm maior longevidade, retêm nutrientes absorvidos, limitam lixiviação pela chuva e são menos consumidas por herbívoros, características que são vantajosas em condições de deficiência nutricional. Os solos dos campos sul-rio-grandenses são em geral muito pobres em fósforo disponível⁴², o que pode acentuar o caráter xeromórfico da vegetação. Porém, é inegável que, em certos períodos do ano, plantas dos segmentos convexos das encostas com vegetação campestre sofrem algum déficit hídrico⁴³. Quaisquer que sejam as conclusões, no entanto, há evidências de uma dualidade natural entre xeromorfismo e oligomorfismo, pois a pobreza mineral reduz o ganho fotossintético e aumenta os custos de captura de nutrientes, os quais são também custos envolvidos na absorção de água (e que aumentam com a falta de água), de tal forma que plantas submetidas a falta de água ou de nutrientes estão na verdade submetidas ao mesmo problema adaptativo de equilibrar ganho de carbono com a perda de água⁴⁴.

As explicações de Lindman para as vantagens de plantas com folhas em forma de parafuso, como em *Xyris* e *Fimbristylis*⁴⁵, bem como as com folhas enverrugadas e as com óleos essenciais⁴⁶, não podem ser consubstanciadas nos modelos citados.

Campos e florestas

A questão posta por Lindman de que "se o clima do Rio Grande do Sul é favorável à vegetação florestal, por que cessam as matas, bruscamente limitadas, apesar de que nem o clima nem o solo as impedem?"⁴⁷ não parece ter sido satisfatoriamente respondida até o presente⁴⁸. Lindman apresenta a seguinte hipótese: "Para a solução deste enigma, fica-se limitado a admitir que a vegetação nestas regiões de mistura do Brasil do sul ainda se acha num estado preparatório, os campos ainda em grande parte vegetam num clima florestal moderado, até que a rede de matas ao longo dos cursos d'água tenha tempo para estender-se sobre uma área maior do país (se a intervenção humana não o impedir), influenciando sobre a qualidade do terreno...". Essa é a hipótese de que os campos seriam relictos (reliquias) de climas passados mais secos do que o clima atual. O fato do clima em regiões do Rio Grande do Sul ter sido mais seco durante a última glaciação tem fundamento em registros palinológicos⁴⁹. No geral, a precipitação anual no Rio Grande do Sul é maior do que a evapotranspiração potencial, daí a avaliação de que não haveria deficiência hídrica e portanto limitação climática para a expansão da mata. Entretanto essa conclusão é errônea. Em geral há deficiência no verão quando é maior a demanda evaporativa⁵⁰. Ademais, a paisagem não é homogênea, com variação espacial em fatores que afetam o balanço hídrico do solo⁵¹, tais como tipo de solo e sua capacidade de armazenamento de água, declividade e orientação das encostas, determinando deficiência hídrica acima da média em alguns sítios e abaixo ou nula em outros que podem estar bem próximos no mesmo gradiente de relevo. Logo, o campo provavelmente dominaria nas porções da paisagem com maior deficiência hídrica e as matas naquelas com nenhuma ou pouca deficiência hídrica. Deve-se entretanto não desconsiderar de todo a hipótese inercial de Lindman, porque se consideramos os efeitos da vegetação sobre o balanço hídrico do solo, onde há mata ou vegetação arbustiva densa, o armazenamento de água no solo poderia ser maior, resultando em menor deficiência hídrica e determinando uma gradual expansão de manchas existentes de mata sobre áreas de campo, desde que o processo não seja impedido por intervenção humana e pastoreio. Porém, não se dispõe de dados e modelos que avaliem a dinâmica de bordas campo/mata e as circunstâncias em que ocorreria o possível avanço de mata sobre campo.

⁴⁷ LINDMAN, C. A. M. Op. cit. p. 306.

⁴⁸ Situação similar apresenta-se na Argentina, em que a Pampa úmida estaria aparentemente numa região de clima florestal. O problema pode estar relacionado à falta de estimadores apropriados da evapotranspiração potencial, a qual é comparada com a precipitação para avaliar deficiência ou excesso hídrico. Ver BOX, E. Some climatic relationships of the vegetation of Argentina, in global perspective. *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Zürich*, v. 91, p. 181-216, 1986.

⁴⁹ LORSCHETTER, M. L. Pollen registers of the South and Southeast regions of Brazil during the last 40000 years. In: LACERDA, L. D. de; TURCQ, B.; KNOPPERS, B. & KJERFVE, B. (eds.) *Paleoclimatic changes and the carbon cycle*. Niterói: UFF, p. 55-61, 1992.

⁵⁰ BERLATO, M. A. Op. cit.

⁵¹ CUNHA, G. R. Op. cit.

Apêndice

Lista de algumas espécies citadas por Lindman (1900) e a nomenclatura correspondente atualizada.

Espécies citadas por Lindman

AMARANTHACEAE

Gomphrena tuberosa Moq.

APIACEAE

Centella asiatica (L.) Urb.

Eryngium eriophorum Cham. et Schlecht.

Eryngium junceum Cham. et Schlecht.

Hydrocotyle umbellata L. var. *bonariensis* (Lam.) Urb.

ASTERACEAE

Baccharis articulata Pers.

Baccharis dracunculifolia DC.

Baccharis genistelloides Pers. f. *crispa* Bak.

Baccharis genistelloides Pers. f. *cylindrica* Bak.

Baccharis genistelloides Pers. f. *trimera*

Baccharis rotundifolia Spr.

Chevreulia stolonifera Griseb.

Eupatorium bartsiaefolium DC.

Eupatorium bartsiaefolium DC. var. *trichophora* Back.

Eupatorium calycinum Sch., Bip.

Eupatorium candolleianum Hk. et Arn.

Eupatorium concinnum DC.

Eupatorium ericoides DC.

Eupatorium gnidioides DC.

Eupatorium intermedium DC.

Eupatorium laevigatum Lam.

Eupatorium lanigerum Hk. et Arn.

Eupatorium liatrideum DC.

Eupatorium macrocephalum Less.

Eupatorium nummularia Hk. et Arn.

Eupatorium oblongifolium Bak.

Eupatorium pallescens DC.

Eupatorium serratum Spr.

Eupatorium tozziaefolium DC.

Filago dasycarpa Griseb.

Hysterionica pinifolia (Poir.) Baker

Solidago microglossa DC.

Vernonia intermedia DC.

Vernonia rubricaulis H.B.K.

Vernonia squarrosa Less.

CAMPANULACEAE

Whalenbergia linarioides (Lam.) DC.

CYPERACEAE

Carex bonariensis Poir.

Carex phalaroides Kunth

Cyperus reflexus Vahl

Kyllinga brevifolia Rottb.

Fimbristylis complanata Lk.

Epíteto genérico e específico atualizado

Pfaffia tuberosa (Spreng.) Hicken

idem

idem

idem

H. bonariensis Lam.

B. articulata (Lam.) Pers.

idem

B. crispa Spreng.

B. cylindrica (Less.) A. P. de Candolle

B. trimera (Less.) A. P. de Candolle

B. sessiliflora Vahl

C. sarmentosa (Pers.) Clarke

E. subhastatum Hook. et Arn.

E. subhastatum Hook. et Arn.

E. calyculatum Hook. et Arn.

idem

E. ivifolium L.

idem

E. ligulifolium Hook. et Arn.

idem

idem

idem

E. squarulosum Hokk. et Arn.

idem

idem

idem

E. inulifolium H.B.K.

idem

E. congestum Hook. et Arn.

Micropsis dasycarpa (Griseb.) Beauverd

deve ser *H. filiformis* (Spreng.) Cabrera

S. chilensis Meyen

idem

idem

idem

idem

C. bonariensis Desf.

idem

idem

idem

F. complanata (Retz.) Link

EPHEDRACEAE

Ephedra triandra Tul.

Ephedra tweediana Fisch. et C. A. Mey. em. J. Hunziker

EUPHORBIACEAE

Croton gnaphalii Baill.

idem

FABACEAE

Acuan adpressa OK. (deve ser *A. depressus* Humb. & Bonpl. ex Willd.)

Desmanthus virgatus (L.) Willd. var. *depressus* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) B. Turner

Acuan virgata Med.

Desmanthus virgatus (L.) Willd.

Anil asperifolia (Bong.) Lindm.

Indigofera asperifolia Bong. ex Benth.

Cassia repens Vog.

Chamaecrista repens (J. Vogel) H. Irwin et Barneby deve ser *C. virginianum* (L.) Benth.

Centrosema pascuorum Mart.

Tephrosia adunca Benth.

Cracca adunca (Bth.) O.K.

idem

Desmodium cuneatum Hk. et Arn.

idem

Lupinus lanatus Benth.

idem

Lupinus multiflorus Desr.

Desmodium

Meibomia

idem

Mimosa incana (Spreng.) Benth.

idem

Mimosa involucreta Bth.

Phaseolus clitorioides Mart.

Vigna peduncularis Fawcett et Rendle var. *clitorioides* (Benth.) Marechal, Mascherda et Stainier

Phaseolus erythroloma Mart. ex Benth.

Macroptilium erythroloma (Mart. ex Benth.) Urban

Phaseolus prostratus Benth.

Macroptilium prostratum (Benth.) Urban

Phaseolus psammodes Lindm.

Macroptilium heterophyllum (Willd.) Marechal & Baudet deve ser *S. montevidensis* J. Vog.

Stylosanthes guyanensis Sw. f. *gracilis* Bg.

idem

Zornia diphylia (L.) Pers.

IRIDACEAE

Alophia pulchella Herb.

Herbertia pulchella Sweet

Cypella herbertii (Lindl.) Herb.

idem

Sisyrinchium iridifolium H.B.K.

deve ser *S. laxum* Otto ex Sims

JUNCACEAE

Juncus buchenau Svedelius

J. marginatus Rostkov

LABIATEAE

Peltodon longipes St. Hil.

idem

MYRTACEAE

Campomanesia aurea Berg.

idem

OXALIDACEAE

Oxalis amara St. Hil.

O. eriocarpa DC.

Oxalis articulata Sav.

idem

Oxalis biloba Fredriks.

O. bipartita St. Hil

Oxalis bipartita St. Hil.

idem

Oxalis eriorrhiza Zucc.

O. perdicaria (Molina) Bertero

Oxalis hispidula Zucc.

idem

Oxalis liniflora Progel

O. linarantha Lourteig

Oxalis sternbergii Zucc.

O. conorrhiza (Feuillée) Jacquin

POACEAE

Andropogon incanus Hack.

A. lateralis Nees

Andropogon nutans L.

Sorghastrum agrostoides Speg. ou *S. albescens* (Hack.) Flores ou *S. pellitum* (Hack.) Parodi ou *S. scaberrimum* (Nees) Herter ou *S. stipoides* (H.B.K.) Nash

Paspalum notatum Fl.

Saccharum cayenense Bth.

Setaria imberbis (Poir.)

POLYGONACEAE

Polygonum acre H.B.K.

RHAMNACEAE

Colletia cruciata Gill. et H.B.K.

RUBIACEAE

Richardsonia humistrata Ch. e Schl.

SCROPHULARIACEAE

Buchnera elongata Sw.

Scoparia flava Cham. et Schlet.

VERBENACEAE

Lantana camara L.

Verbena bonariensis L.

Verbena litoralis Kth.

idem

Eriochrysis cayanensis Beauv.

S. parviflora (Poir.) Kerguélen

P. punctatum Eill.

C. paradoxa (Spreng.) Escal.

Richardia humistrata (Cham. et Schlecht.) Steud.

B. longifolia H.B.K.

S. montevidensis (Spreng.) R. E. Fries

idem

idem

Verbena litoralis H.B.K.