

CAPÍTULO 7

ECOSSISTEMAS DOMINADOS POR SUBARBUSTOS EM ANGOLA

Paulina Zigelski¹, Amândio Gomes^{1,2} e Manfred Finckh¹

RESUMO Um mosaico em pequena escala de matas de miombo e de prados abertos sazonalmente inundados é um aspecto típico do fitocório zambeziano que se estende até às partes oriental e central de Angola. Estes prados albergam as chamadas «árvores subterrâneas» ou *subarbustos geoxílicos*, uma forma de vida com enormes estruturas lenhosas subterrâneas. Alguns (mas não todos) *subarbustos geoxílicos* também ocorrem em tipos de mata aberta. Estes icónicos arbustos anões evoluíram em muitas famílias vegetais sob pressões ambientais semelhantes, convertendo assim o fitocório zambeziano num excelente laboratório para o estudo da evolução. Neste capítulo, reunimos os conhecimentos actuais sobre a distribuição, diversidade, ecologia e história evolutiva dos subarbustos e dos prados geoxílicos de Angola e realçamos o seu valor e desafios de conservação.

PALAVRAS-CHAVE Endemismo · Fitocório · Florestas subterrâneas · Geoxilas · Miombo · Vegetação

Introdução

A vegetação gramínea em zonas abertas é um aspecto comum das paisagens angolanas e é uma parte característica do fitocório zambeziano. As gramíneas são o elemento mais visível destas paisagens no final da estação chuvosa, ao passo que no início desta última muitas espécies lenhosas dos chamados subarbustos geoxílicos ou «árvores subterrâneas» (Davy, 1922; White, 1976) dominam a configuração visual da vegetação. Assim, em vastas áreas do Centro e do Leste de Angola, os «prados» abertos são de facto

¹ Institut für Pflanzwissenschaften und Mikrobiologie, Hamburg Universität, Ohnhorststr. 18, 22609 Hamburg, Deutschland.

² Faculdade de Ciências, Universidade Agostinho Neto, Av. 4 de Fevereiro 71, C. P. 815, Luanda, Angola

co-dominados por gramíneas e subarbustos geoxílicos. Intimamente interligados com matas de miombo e zonas húmidas, os prados de subarbustos constituem um dos principais e mais particulares tipos de ecossistema de Angola. Segundo Mayaux *et al.* (2004), cobrem pelo menos 70 080 km² ou 5,6% do território angolano (não incluindo os mosaicos de pequena escala de matas de subarbustos-prados do planalto central angolano).

A forma de vida dos subarbustos geoxílicos é marcada pelos seus órgãos lenhosos subterrâneos proporcionalmente maciços, na literatura frequentemente referidos como *lignotuber*, *xilopódios* ou *rizomas lenhosos*. Os rebentos anuais brotam prontamente dos botões desses órgãos lenhosos perenes, produzindo folhas, inflorescências e frutos antes de morrerem após o final da estação chuvosa. A coexistência de gramíneas e de subarbustos é possibilitada pela ocupação de diferentes nichos ecológicos, juntamente com períodos de actividade desfasados (ou seja, a principal época de assimilação/floração/frutificação) que reduzem a competição.

Exploração dos prados geoxílicos

Os primeiros autores a indicar a distribuição e a particularidade ecológica dos prados de subarbustos em Angola foram Gossweiler & Mendonça (1939), que os classificaram como matas semelhantes a charnecas («Ericilignosa»). Referiam já a principal diferenciação entre as comunidades de subarbustos dominadas pela *Cryptosepalum* spp. (anharas de ongote) em solos ferralíticos e psamoferralíticos e os tipos de vegetação caracterizados por *Parinari capensis* e pelas Apocynaceae *Landolphia thollonii* e *L. camptoloba*, em solos arenosos lixiviados (chanas da borracha). Também observaram as fortes oscilações térmicas às quais pelo menos as anharas de ongote estão sujeitas (ver abaixo) e comentaram o ciclo reprodutivo da *Cryptosepalum maraviense* desde o florescimento até à frutificação na estação seca (sendo assim inverso ao ciclo reprodutivo das gramíneas C4).

Com recurso a uma diferente abordagem de mapeamento e classificação, os prados típicos de subarbustos, principalmente em solos arenosos, foram de novo mapeados e descritos por Barbosa (1970) como «chanas da borracha» (alusão à presença de espécies do género *Landolphia*), «chanas da cameia» e «anharas do alto». As «anharas de ongote» dominadas por *Cryptosepalum* spp. em solos ferralíticos, são descritas (mas não representadas no mapa) como estando inseridas nos principais tipos de miombo do

planalto angolano. No entanto, o autor descreve o padrão espacial típico, ou seja, como a sua aparição se regista perto das cabeceiras dos pequenos afluentes, acompanhando depois os cursos de água para jusante em franjas largas ou estreitas. Gossweiler & Mendonça (1939), bem como Barbosa (1970), trataram estes ecossistemas como comunidades vegetais locais específicas, intimamente ligadas a ecossistemas de mata, e não como savanas dominadas por gramíneas.

White (1983), porém, limitou-se a mapear e descrever as chanas arenosas como «prados de subarbustos das orlas de dambo e Calaári» no contexto do «prado edáfico zambeziano», mas não fez referência às «anharas de ongo» que constituem um elemento-chave (mas de pequena escala) dos ecossistemas de miombo do planalto angolano. Mesmo na sua preeminente síntese dos subarbustos, White (1976) concentra-se apenas nas chanas da faixa do Zambezi Graben e não refere «anharas» (psamo)ferralíticas, nem indica as suas espécies-chave dominantes, *Cryptosepalum maraviense* e *C. exfoliatum* ssp. *suffruticans*, na sua lista de subarbustos. Certamente reconhece uma zona de transição entre as floras zambeziana e guinéu-congolesa que se estende pelo Centro e Norte de Angola (onde as anharas estão incluídas) (White, 1983); todavia, não reconheceu a importância e a singularidade florística dos prados ferralíticos de subarbustos dominados pela *Cryptosepalum* spp.

Flora subarbusativa e endemismo

A forma de vida subarbusativa surge em muitos grupos florísticos diferentes e, obviamente, a sua evolução foi convergente. Um idêntico centro de diversidade geoxílica foi identificado no Cerrado brasileiro. Actualmente, encontram-se listadas 198 espécies de 40 famílias para o fitocório zambeziano ocidental (White, 1976; Maurin *et al.*, 2014: dados dos próprios), mas um número ainda maior é esperado, visto que a exploração florística da região ainda é pobre, podendo vir a ser encontradas novas espécies (ver Goyder & Gonçalves, 2019). Em alguns casos, os subarbustos são considerados uma variedade anã ou subespécie de uma espécie arbórea intimamente relacionada (por exemplo, *Gymnosporia senegalensis* var. *stuhlmanniana*, *Syzygium guineense* ssp. *huillense*) e, assim sendo, classificadas como tal e não como uma espécie, embora o parentesco genético entre a árvore e a forma anã raramente seja investigado. Por outro lado, nem todas as formas anãs são obrigatoriamente subarbusativas: algumas podem superar o

estado não se protegidas das pressões ambientais (White, 1976), por exemplo, *Oldfieldia dactylophylla* ou *Syzygium guineense* ssp. *macrocarpum* (Zigelski *et al.*, 2018).

No seio das comunidades subarbustivas do fitocório zambeziano, as Rubiáceas apresentam o maior número de táxons descritos (46), seguidas pelas Anacardiáceas (22) e Lamiáceas (14). A Tabela 7.1 lista todas as famílias com táxones conhecidos de subarbustos geoxílicos que ocorrem em Angola e dá exemplos de geóxilas comuns para cada família. Além disso, a Fig. 7.1 apresenta alguns exemplos e aspectos das espécies subarbustivas indicadas na Tabela 7.1. A única flora geoxílica zambeziana com um elevado número de espécies endémicas (Brenan, 1978; White, 1983; Frost, 1996) é uma consequência de condições ambientais difíceis, como ilustrado mais abaixo. De acordo com o catálogo de plantas angolanas de Figueiredo & Smith (2008) e a nossa lista de subarbustos (Tabela 7.1), 121 das 198 espécies subarbustivas que ocorrem no fitocório zambeziano são conhecidas em Angola (61%). Destas 121 espécies, 12 são endémicas deste país (10%).

Tabela 7.1 Lista de famílias de plantas com subarbustos geoxílicos no fitocório zambeziano. N.º: número total de espécies subarbustivas no fitocório zambeziano; exemplos de espécies que ocorrem em Angola para cada família. Compilação de famílias e espécies segundo White (1976), Maurin *et al.* (2014) e dados próprios

Família	N.º Espécies comuns em Angola	Endémicas angolanas
Rubiaceae	46 <i>Pygmaeothamnus zeyheri</i> (Sond.) Robyns, <i>Pachystigma pygmaeum</i> (Schltr.) Robyns	2, p.ex. <i>Leptactina prostrata</i>
Anacardiaceae	22 <i>Lannea edulis</i> (Sond.) Engl., <i>Rhus arenaria</i> Engl.	3, p.ex. <i>Lannea gossweileri</i>
Lamiaceae	14 <i>Clerodendrum ternatum</i> Schinz, <i>Vitex madiensis</i> ssp. <i>milanjensis</i> (Britten) F. White	
Fabaceae- -Papilionioideae	13 <i>Erythrina baumii</i> Harms, <i>Abrus melanospermum</i> ssp. <i>suffruticosus</i> Hassk.	3, p.ex. <i>Adenodolichos mendesii</i>
Proteaceae	11 <i>Protea micans</i> ssp. <i>trichophylla</i> (Engl. & Gilg) Chisumpa & Brummitt,	1, <i>Protea paludosa</i> (Hiern) Engl.
Ochnaceae	9 <i>Ochna arenaria</i> De Wild. & T.Durand, <i>Ochna manikensis</i> De Wild.	
Passifloraceae	7 <i>Paropsia brazzaeana</i> Baill.	
Fabaceae- -Detarioideae	6 <i>Cryptosepalum maraviense</i> Oliv., <i>C. exfoliatum</i> ssp. <i>suffruticans</i> (P. A. Duvign.)	

Família	N.º	Espécies comuns em Angola	Endémicas angolanas
Apocynaceae	5	<i>Chamaecitandra henriquesiana</i> (Hallier f.) Pichon	1, <i>Landolphia gossweileri</i>
Ebenaceae	5	<i>Diospyros chamaethamnus</i> Mildbr, <i>Euclea crispa</i> (Thunb.) Gürke	
Celastraceae	4	<i>Gymnosporia senegalensis</i> var. <i>stuhmanniana</i> Loes.	
Dichapetalaceae	4	<i>Dichapetalum cymosum</i> (Hook.) Engl.	
Fabaceae- -Caesalpinioideae	4	<i>Entada arenaria</i> Schinz	
Myrtaceae	4	<i>Syzygium guineense</i> ssp. <i>huillense</i> (Hiern) F. White, <i>Eugenia malangensis</i> (O. Hoffm.) Nied.	
Tiliaceae	4	<i>Grewia herbaceae</i> Hiern	
Combretaceae	3	<i>Combretum platypetalum</i> Welw. ex M. A. Lawson	2, p.ex. <i>Combretum argyrotrichum</i>
Euphorbiaceae	3	<i>Sclerocroton oblongifolius</i> (Müll. Arg.) Kruijt & Roebers	
Loganiaceae	3	<i>Strychnos gossweileri</i> Exell	
Annonaceae	2	<i>Annona stenophylla</i> ssp. <i>nana</i> (Exell) N. Robson	
Apiaceae	2	<i>Steganotaenia hockii</i> (C. Norman) C. Norman	
Chrysobalanaceae	2	<i>Parinari capensis</i> Harv., <i>Magnistipula sapinii</i> De Wild.	
Meliaceae	2	<i>Trichilia quadrivalvis</i> C.DC.	
Moraceae	2	<i>Ficus pygmaea</i> Welw. ex Hiern	
Myricaceae	2	<i>Morella serrata</i> (Lam.) Killick	
Phyllanthaceae	2	<i>Phyllanthus welwitschianus</i> Müll.Arg.	
Ranunculaceae	2	<i>Clematis villosa</i> DC.	
Achariaceae	1	<i>Caloncoba suffruticosa</i> (Milne-Redh.) Exell & Sleumer	
Anisophyllaceae	1	<i>Anisophyllea quangensis</i> Engl. ex Henriq.	
Clusiaceae	1	<i>Garcinia buchneri</i> Engl.	
Dilleniaceae	1	<i>Tetracera masuiana</i> De Wild. & T. Durand	
Fabaceae- -Caesalpinioideae	1	<i>Bauhinia mendoncae</i> Torre & Hillc.	
Hypericaceae	1	<i>Psorosperum mechowii</i> Engl.	
Ixonanthaceae	1	<i>Phyllocosmus lemaireanus</i> (De Wild. & T. Durand) T. Durand & H. Durand	
Lecythidaceae	1	<i>Napoleonaea gossweileri</i> Baker f.	
Linaceae	1	<i>Hugonia gossweileri</i> Baker f. & Exell	

Família	N.º	Espécies comuns em Angola	Endémicas angolanas
Malpighiaceae	1	<i>Sphedamnocarpus angolensis</i> (A. Juss.) Planch. ex Oliv.	
Malvaceae	1	<i>Hibiscus rhodanthus</i> Gürke	
Melastomaceae	1	<i>Heterotis canescens</i> (E. Mey. ex Graham) Jacq.-Fél.	
Picrodendraceae	1	<i>Oldfieldia dactylophylla</i> (Welw. ex Oliv.) J. Léonard	
Rhamnaceae	1	<i>Ziziphus zeyheriana</i> Sond.	
Urticaceae	1	<i>Pouzolzia parasitica</i> (Forssk.) Schweinf.	

Condições ambientais dos prados de subarbustos ao longo do ano

O substrato influencia fortemente a composição das espécies dos prados de subarbustos. Em Angola, os subarbustos geoxílicos ocorrem em a) arenossolos bem drenados que se encontram sob a forma de savanas sazonalmente inundadas no Zambezi Graben da província do Moxico, ou como depósitos aluviais arenosos em terraços fósseis fluviais ao longo dos vales das encostas meridionais do planalto angolano (Fig. 7.2A); b) em plintossolos psamoferralíticos, visto que ocorrem com frequência no planalto do Bié, no Centro de Angola. Os prados de subarbustos em solos ferralíticos ocorrem principalmente em declives médios e de sopé e encontram-se inseridos numa matriz de mata de miombo (Fig. 7.2B).

As condições ambientais nos prados de subarbustos mudam drasticamente ao longo do ano. Os factores de tensão mais perceptíveis são as queimadas provocadas pelo Homem na estação seca (Maio-Outubro), essencialmente utilizados para induzir a aparição de touças para forragem animal ou para facilitar a caça (Hall, 1984). Dependendo da intensidade do fogo, que por sua vez depende principalmente da quantidade de combustível, temperatura ambiente e vento (Govender *et al.*, 2006), estas queimadas podem fazer arder por completo a biomassa desprotegida acima do solo.

Outro factor de tensão abiótico que ocorre principalmente na estação seca inicial (Junho a Agosto) é a geada nocturna, com valores máximos imediatamente antes do nascer do Sol. Nesta época do ano, massas de ar frio e seco das latitudes meridionais introduzem-se no Centro-Sul africano (Tyson & Preston-Whyte, 2000). Uma vez que as depressões acumulam ar

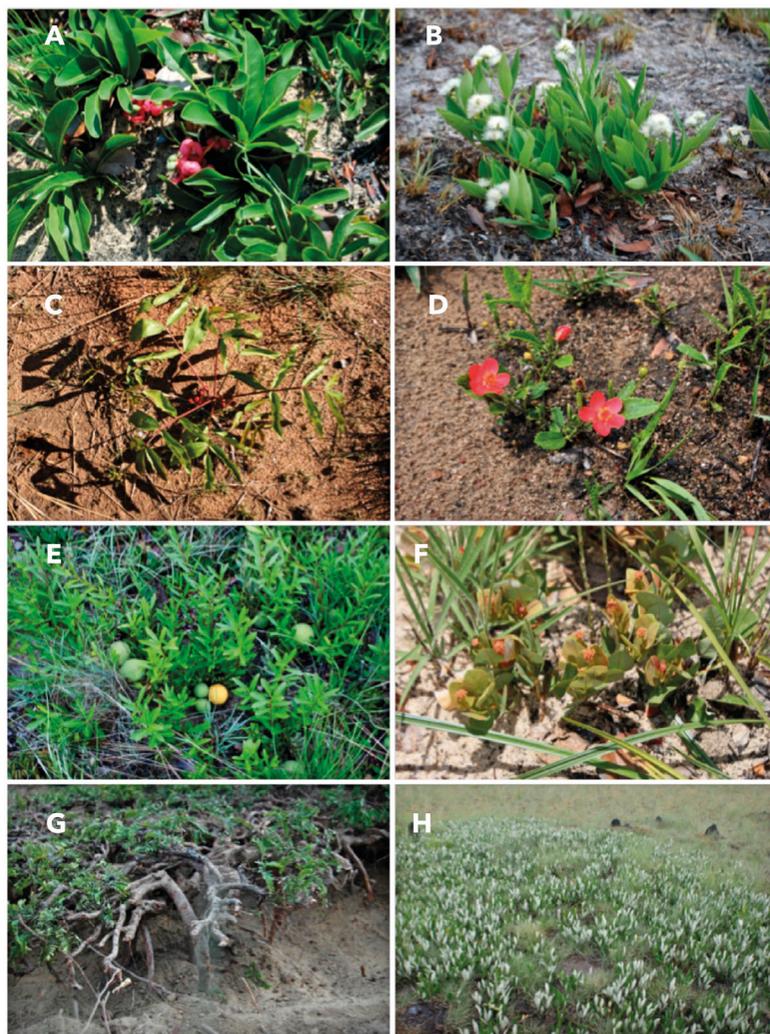


Fig. 7.1 Espécies comuns de subarbustos angolanos. A) *Ochna arenaria* (Ochnaceae), frutifica e cresce em sedimentos arenosos do planalto do Bié. B) *Syzygium guineense* ssp. *huillense* (Myrtaceae), floresce na estação seca e cresce em solos arenosos do planalto do Bié. C) *Lannea edulis* (Anacardiaceae), dá frutos comestíveis, cresce nas areias do Calaári, no Sueste de Angola. D) *Hibiscus rodanthus* (Malvaceae), cresce em areias do Calaári, no Sueste de Angola e floresce na estação chuvosa. E) *Landolphia gossweileri* (Apocynaceae), elemento típico das chanas da borracha, cresce em solos arenosos do planalto do Bié e dá frutos comestíveis. F) *Phyllanthus welwitschianus* (Phyllanthaceae), cresce em solos arenosos do planalto do Bié e floresce na estação chuvosa. G) *Cryptosepalum exfoliatum* ssp. *exfoliatum* (Fabaceae – Detarioideae) com rizomas escavados, elemento típico das anharas de ongote, cresce em solos psamoferralíticos do planalto do Bié. H) *Parinari capensis* (Chrysobalanaceae), elemento típico das chanas da borracha, cresce em termiteiras ligeiramente elevadas nas savanas inundadas do Parque Nacional da Cameia, província do Moxico.

frio confluyente, a topografia ondulada dos planaltos angolanos facilita frequentes geadas de radiação, especialmente nos vales (Revermann *et al.*, 2013; Finckh *et al.*, 2016). Finckh *et al.* (2016) registaram até 44 eventos de geada por estação seca (com uma temperatura mínima de 7,5 °C), com um intervalo térmico de até 40 graus em 12 horas. A maioria das espécies lenhosas de origem tropical (incluindo os subarbustos geoxílicos) é sensível à geada, as suas folhas murcham ou os rebentos morrem por completo.

Os prados de subarbustos das planícies arenosas do Leste de Angola encontram-se sujeitos a inundações sazonais no final da estação chuvosa e no início da seca (Janeiro a Maio), que dão origem, por exemplo, no Parque Nacional da Cameia, a águas estagnadas com até 0,5 m de profundidade. Enquanto as gramíneas dominam os locais inundados durante vários meses, as espécies subarbutivas parecem evitar os locais completamente encharcados e crescem de forma irregular em termiteiras pouco elevadas (Fig. 7.2A) ou em outros locais bem drenados.

As espécies de subarbustos geoxílicos parecem ser incentivadas pela destruição dos seus rebentos causada pela geada e/ou pelo fogo, uma vez que brotam de novo depois destas perturbações e, na maioria dos casos, recomeçam a florescer na estação seca. Como tal, muitas vezes já concluíram o seu ciclo reprodutivo quando as gramíneas começam a cobri-las. As espécies de gramíneas dominantes parecem lucrar com a inundação. Os seus tufos desenvolvem-se maciçamente a meio da estação chuvosa, florescendo e dando fruto durante toda a estação de inundação (observações dos próprios).

Lacunas do conhecimento sobre a evolução dos subarbustos geoxílicos e a formação de prados de subarbustos

Uma observação comum no seio dos ecossistemas de subarbustos é a semelhança (Meerts, 2017) e o suposto parentesco próximo entre as espécies subarbutivas e espécies arbóreas que ocorrem em florestas e matas. Os povos indígenas (por exemplo, os Chócues do Leste de Angola) reconhecem em muitos casos a semelhança e o parentesco e usam nomes locais semelhantes para estes pares, por exemplo *Muhaua* e *Mupaua* para as formas arbórea e subarbutiva da *Syzygium guineense* Willd. DC. O facto impressionante de várias famílias vegetais terem desenvolvido uma forma de vida

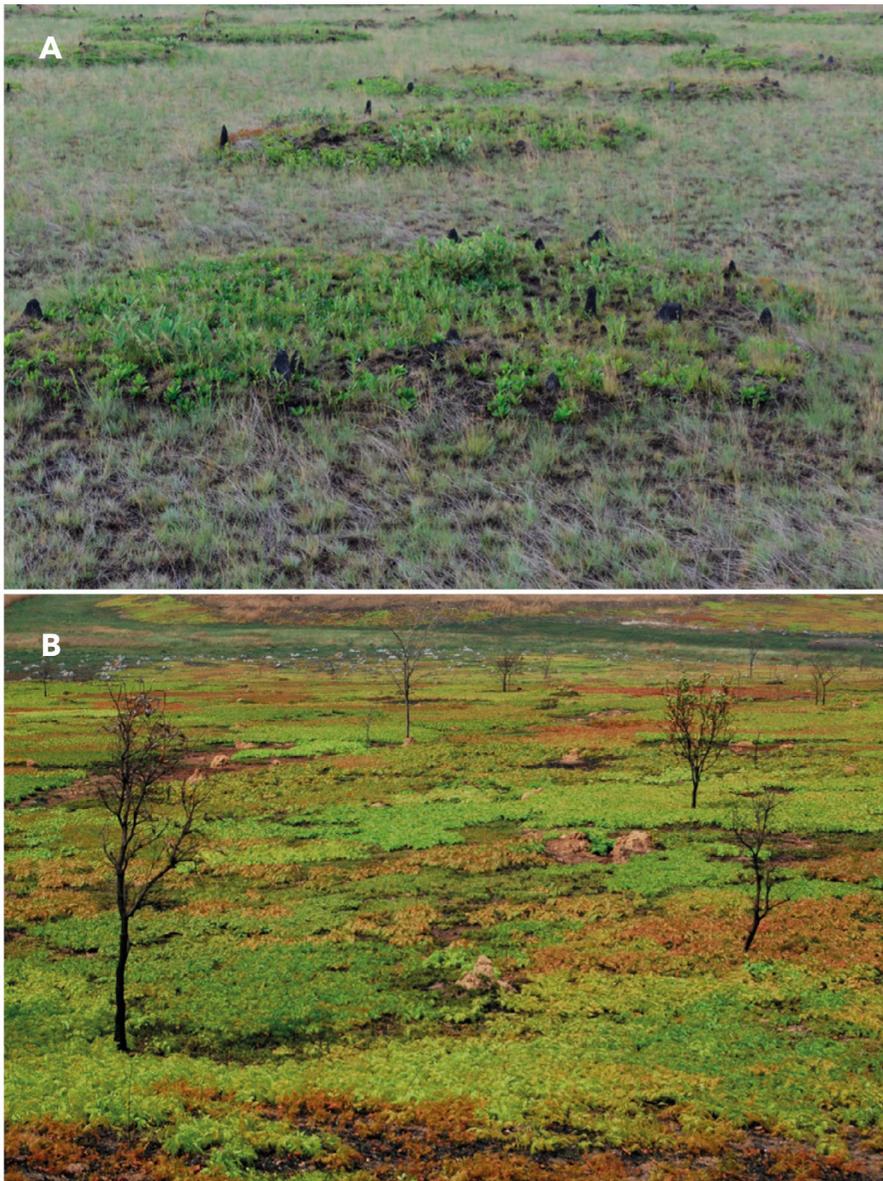


Fig. 7.2 Prados de subarbustos geofíticos típicos de Angola. A) Chanas da Cameia no Parque Nacional da Cameia, província do Moxico, durante a estação seca em Junho. As termiteiras levemente elevadas fornecem um *habitat* a várias espécies de geoxilas que evitam as áreas de baixa altitude que ficam alagadas de Janeiro a Maio. B) Anharas de ongote no vale do Sovi, encostas meridionais do planalto do Bié, em Agosto. Os declives médios e de sopé são dominados por prados subarbustivos com as características manchas verdes e avermelhadas das folhas frescas da *Cryptosepalum maraviense*, enquanto as zonas húmidas nas linhas de drenagem são cobertas principalmente por Ciperáceas (em segundo plano, verde-escuro).

subarbusiva de modo independente e aproximadamente ao mesmo tempo (Maurin *et al.*, 2014) aponta para um factor comum que terá desencadeado a sua evolução convergente.

Os biomas gramíneos surgiram em África no final do Miocénico, há aproximadamente 10 milhões de anos (Cerling *et al.*, 1997; Keeley & Rundel, 2005; Herbert *et al.*, 2016). Este período é caracterizado por flutuações climáticas globais que deram origem a condições mais frias e secas, a uma queda das concentrações atmosféricas de CO₂ e particularmente à pronunciada sazonalidade da precipitação (ou seja, estações chuvosa e seca) na África Austral (Pagani *et al.*, 1999). Como consequência, as florestas tropicais húmidas recuaram para locais mais favoráveis a norte e foram substituídas por ecossistemas florestais tropicais secos e sazonais mais abertos, como o miombo (Bonnefille, 2011). Nas secções onde as paisagens de miombo prevalecem actualmente, as copas foram perturbadas e permitiram o estabelecimento de ecossistemas abertos inseridos em matrizes florestais. Estes ecossistemas abertos foram então rapidamente ocupados por gramíneas C4, que exigem muita luz, e pelos subarbustos geoxílicos então em evolução.

Ainda se discute por que motivo os prados abertos de subarbustos conseguem persistir no seio das matas (ou vice-versa). No entanto, é provável que a sazonalidade da chuva e os factores de tensão abióticos acima descritos, que caracterizam os prados de subarbustos, desempenhem um papel importante no seu estabelecimento e manutenção (Sankaran *et al.*, 2005; Staver *et al.*, 2011).

Os ecologistas da savana tendem a ver o fogo como o principal motor na formação dos prados. Por um lado, as queimadas frequentes impedem o estabelecimento de árvores se os espécimes jovens não conseguirem superar o alcance das chamas e forem destruídos pelas mesmas. Nas matas orientais da África do Sul, é necessário um período isento de queimadas de pelo menos cinco anos para que muitas espécies de árvores escapem à «armadilha do fogo» (Sankaran *et al.*, 2004; Gignoux *et al.*, 2009). Este intervalo de tempo, que permite o restabelecimento bem-sucedido das árvores, raramente é alcançado nos prados angolanos, pelo menos nos dias de hoje (Schneibel *et al.*, 2013; Stellmes *et al.* 2013). As gramíneas C4 de savana, todavia, respondem positivamente à queima periódica e apresentam novos rebentos passadas poucas semanas (Bond & Keeley, 2005), sendo-lhes assim possível colonizar locais sazonalmente queimados.

Os ecologistas da floresta, por outro lado, atribuem aos frequentes eventos de geada de curta duração que têm lugar na estação seca a impossibilidade do crescimento de árvores nas áreas abertas (Finckh *et al.*, 2016). Como a lista de subarbustos (Tabela 7.1) nos revela, foram essencialmente (mas não exclusivamente) as famílias ou géneros tropicais que desenvolveram formas de vida subarbusivas. A geada é prejudicial à maioria dos táxones de árvores tropicais, visto que estas não desenvolveram adaptações fisiológicas a este factor de tensão «não-tropical», revelando pouca ou nenhuma tolerância às geadas (Sakai & Larcher, 2012). Uma vez que os prados de subarbustos se situam tipicamente em locais particularmente propensos a geadas (depressões), os táxones arbóreos não adaptados à geada estão a ser excluídos destes ambientes.

Em qualquer caso, uma estratégia promissora para fazer frente ao stresse térmico sazonalmente recorrente (por geada ou fogo) consiste em proteger os órgãos sensíveis (botões), escondendo-os no subsolo. As espécies arbóreas ressituaram a sua biomassa lenhosa e botões regenerativos abaixo do solo em detrimento da altura de crescimento e, como tal, foram capazes de lidar com locais propensos às geadas e ao fogo (White, 1976; Maurin *et al.*, 2014; Finckh *et al.*, 2016). Mesmo profundidades de solo inferiores a 10 cm são suficientes para reduzir as tensões térmicas (Revermann *et al.*, 2013). O elevado número de géneros e famílias tropicais que contribuem para a flora subarbusiva revela o sucesso desta estratégia para os táxones sensíveis aos incêndios e geadas, permitindo-lhes sobreviver às condições adversas dos prados abertos.

Concomitantemente, têm sido discutidas outras vantagens evolutivas da forma de vida geoxílica, por exemplo, as condições edáficas precárias (favorecidas por White (1976)). Este autor considerou o reduzido nível de nutrientes dos solos lixiviados e sazonais localmente alagados das areias do Calaári, como uma causa provável para a ausência de árvores regulares e para a «subarbusivação» das mesmas como forma de compensação. Todavia, tanto as árvores como os subarbustos crescem geralmente nos mesmos solos ou em solos identicamente pobres, com propriedades físicas e químicas comparáveis (Gröngröft *et al.*, 2013); as florestas e os prados não são separados por limites edáficos, antes seguindo lógicas topográficas.

O argumento do alagamento, por outro lado, implicaria que os órgãos subterrâneos lenhosos apresentassem adaptações à inundação: por exemplo,

tecido aerenquimático ou raízes adventícias (Parolin, 2008). Todavia, análises anatômicas dos rizomas de quatro espécies comuns de subarbustos não revelaram qualquer suporte para tecido aerenquimático, nem outras adaptações à inundação (Sanguino, 2015). Além disso, nas savanas sazonalmente inundadas, os subarbustos evitam os locais alagados. Este é o caso até mesmo de *Syzygium guineense* ssp. *huillense*, uma subarbastiva estreitamente relacionada com uma espécie arbórea que cresce ao longo de rios e em planícies aluviais (Coates Palgrave, 2002; Meerts & Hasson, 2016).

Resumindo, até à data, o principal determinante ambiental para a espantosa radiação dos subarbustos geoxílicos não foi conclusivamente identificado. A emergência do prado de subarbustos no final do Pliocénico e o seu pico de radiação no início do Plistocénico encontram-se claramente relacionados com a sazonalidade climática e as estações secas pronunciadas. Estas últimas, contudo, não só forneceram o combustível seco necessário para o fogo, como também as condições atmosféricas para os eventos nocturnos de geada; como tal, o argumento da sazonalidade não inclina a balança a favor do fogo ou da geada.

Valor e desafios de conservação

Diversos estudos reconhecem que a elevada singularidade florística do fitocório zambeziano e dos prados subarbastivos – com as suas formas de vida únicas – contribui de maneira preeminente para o seu grande número de espécies endémicas (Clayton & Cope, 1980; White, 1983). O grande número de endémicas de prados subarbastivos registado no fitocório zambeziano, assim como em Angola, é uma consequência de um cenário único de factores ambientais como solos pobres em nutrientes, geadas frequentes e incêndios, ou a sazonalidade de precipitação numa paisagem heterogénea de pequena escala (Linder, 2001). Assim sendo, o fitocório zambeziano pode ser visto como um laboratório para o estudo da evolução que promoveu a evolução de muitas espécies vegetais especializadas, por exemplo, subarbastivas, orquídeas ou gramíneas.

Os prados de subarbustos são por vezes erroneamente interpretados como «florestas degradadas», negligenciando assim a sua naturalidade. Em virtude deste equívoco, são listados como locais para reflorestamento, com o intuito de recuperar florestas supostamente perdidas e sequestrar CO₂ atmosférico (Parr *et al.* 2014). Todavia, este acto bem-intencionado de

reflorestamento destruiria aquilo que, na realidade, são ecossistemas naturais biodiversos (Bond, 2016). A falta de compreensão, como tal, frustra o desenvolvimento de medidas de conservação apropriadas para os prados de subarbustos, hoje e no futuro. O processo de reconstrução em curso em Angola também apresenta riscos, ocorrendo a um ritmo acelerado e moldando a paisagem às exigências humanas, com uma consideração limitada pela gestão sustentável (Pröpper *et al.*, 2015). As savanas inundadas da província do Moxico, por exemplo, estão a ser direccionadas para um desenvolvimento agro-industrial em grande escala (ANGOP, 2017). Nem mesmo os parques nacionais oferecem uma protecção adequada aos ecossistemas nesta área, visto que os primeiros programas de produção de arroz surgiram em 2016 dentro dos limites do Parque Nacional da Cameia (observação dos próprios). As deficiências na comunicação e cooperação entre os diferentes ministérios e níveis de governança agravam estes problemas.

Perspectivas

Muitas questões ainda continuam por responder no que respeita à enigmática forma de vida dos subarbustos geoxílicos. Para proteger de forma eficaz os prados de subarbustos, temos de compreender os motores e os processos evolutivos que modelam estes ecossistemas. Por exemplo, uma compreensão profunda dos factores evolutivos e da resposta dos subarbustos aos mesmos ajudar-nos-ia a avaliar de que modo as condições ambientais actuais afectam os ecossistemas zambezianos e como funcionam os processos de modelação da paisagem. Além disso, a investigação sobre os padrões genéticos dos subarbustos e dos seus parentes próximos arbóreos forneceria informações sobre os processos de especiação, os meios de propagação (clonais ou sexuais) e a sua história evolutiva. Também, as medições ecofisiológicas ou morfológicas dar-nos-iam outra perspectiva com base na qual poderíamos avaliar como os subarbustos reagem aos factores de tensão ambientais e aos processos de mudança. Todas estas facetas são actualmente objecto de uma investigação incipiente.

Referências

- ANGOP (2017). Agência Angola Press, 16.07.2017, Moxico: Cameia prepara mais de mil hectares para cultivar arroz (http://www.angop.ao/angola/pt_pt/noticias/economia/2017/6/28/Moxico-Cameia-prepara-mais-mil-hectares-para-cultivar-arroz,be825477-10c7-472d-b6e3-cb1ed5d25974.html), consultado em 22.08.2017
- Barbosa, L. A. G. (1970). *Carta fitogeográfica de Angola*. Instituto de Investigação Científica de Angola. Luanda, Angola
- Bond, W. J. (2016). Ancient grasslands at risk. *Science* **351(6269)**: 120-122
- Bond, W., Keeley, J. (2005). Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* **20(7)**: 387-394
- Bonnefille, R. (2011). Rainforest responses to past climatic changes in tropical Africa. In: *Tropical rainforest responses to climatic change*. Springer, Berlin Heidelberg, 125-184
- Brenan, J. P. (1978). Some aspects of the phytogeography of tropical Africa. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **65(2)**: 437-478
- Cerling, T. E, Harris, J. M., MacFadden, B. J. *et al.* (1997). Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary. *Nature* **389(6647)**: 153-158
- Clayton, W. D., Cope, T. A. (1980). The chorology of Old World species of Gramineae. *Kew Bulletin* **35(1)**: 135-171
- Coates Palgrave, K. (2002). *Trees of southern Africa*. 3rd Edition. New edition revised and updated by Meg Coates Palgrave. Struik, Cape Town, pp. 833-836
- Davy, J. B. (1922). The suffrutescent habit as an adaptation to environment. *Journal of Ecology* **10(2)**: 211-219
- Figueiredo, E., Smith, G. (eds.) (2008). Plants of Angola: Plantas de Angola. *Strelitzia* **22**: 1-279
- Finckh, M., Revermann, R., Aidar, M. P. (2016). Climate refugees going underground – a response to Maurin *et al.* (2014). *New Phytologist* **209(3)**: 904-909
- Frost, P. (1996). The ecology of miombo woodlands. In: B. Campbell (ed.) *The Miombo in Transition: Woodlands and Welfare in Africa*, CIFOR, Jakarta, pp. 11-57
- Gignoux, J., Lahoreau, G., Julliard, R. *et al.* (2009). Establishment and early persistence of tree seedlings in an annually burned savanna. *Journal of Ecology* **97(3)**: 484-495
- Gossweiler, J., Mendonça, F. A. (1939). *Carta fitogeográfica de Angola*. Ministério das Colónias, Lisboa, 242 pp.
- Govender, N., Trollope, W. S., Van Wilgen, B. W. (2006). The effect of fire season, fire frequency, rainfall and management on fire intensity in savanna vegetation in South Africa. *Journal of Applied Ecology* **43(4)**: 748-758
- Gröngröft, A., Luther-Mosebach, J., Landschreiber, L. *et al.* (2013). Cusseque – Soils. *Biodiversity and Ecology* **5**: 51-54
- Goyder, D. J., Gonçalves, F. P. M. (2019). A flora de Angola: colectores, riqueza e endemismo. In: B. J. Huntley, V. Russo, F. Lages, N. Ferrand (eds.) *Biodiversidade de Angola. Ciência e Conservação: Uma Síntese Moderna*. Arte e Ciência, Porto
- Hall, M. (1984). Man's historical and traditional use of fire in southern Africa. In: P. V. de Booyesen, N. M. Tainton (eds.) *Ecological Effects of Fire in South African Ecosystems*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 40-52

- Herbert, T. D., Lawrence, K. T., Tzanova, A. *et al.* (2016). Late Miocene global cooling and the rise of modern ecosystems. *Nature Geoscience* **9**(11): 843-847
- Keeley, J. E., Rundel, P. W. (2005). Fire and the Miocene expansion of C4 grasslands: Miocene C4 grassland expansion. *Ecology Letters* **8**(7): 683-690
- Linder, H. P. (2001). Plant diversity and endemism in sub-Saharan tropical Africa. *Journal of Biogeography* **28**(2): 169-182
- Maurin, O., Davies, T. J., Burrows, J. E. *et al.* (2014). Savanna fire and the origins of the 'underground forests' of Africa. *New Phytologist* **204**(1): 201-214
- Mayaux, P., Bartholomé, E., Fritz, S. *et al.* (2004). A new land-cover map of Africa for the year 2000. *Journal of Biogeography* **31**(6): 861-877
- Meerts, P. (2017). Geoxylic suffrutices of African savannas: short but remarkably similar to trees. *Journal of Tropical Ecology* **33**(4): 1-4
- Meerts, P. J., Hasson, M. (2016). *Arbres et arbustes du Haut-Katanga*. Jardim Botânico Nacional da Bélgica
- Pagani, M., Freeman, K. H., Arthur, M. A. (1999). Late Miocene atmospheric CO₂ concentrations and the expansion of C4 grasses. *Science* **285**(5429): 876-879
- Parolin, P. (2008). Submerged in darkness: adaptations to prolonged submergence by woody species of the Amazonian floodplains. *Annals of Botany* **103**(2): 359-376
- Parr, C. L., Lehmann, C. E. R., Bond, W. J. *et al.* (2014). Tropical grassy biomes: misunderstood, neglected, and under threat. *Trends in Ecology & Evolution* **29**(4): 205-213
- Pröpper, M., Gröngröft, A., Finckh, M. *et al.* (2015). The Future Okavango: Findings, Scenarios and Recommendations for Action: Research Project Final Synthesis Report 2010-2015. Universidade de Hamburg- Biocentro Klein Flottbek, pp. 53-129
- Revermann, R., Finckh, M. (2013). Cusseque – Micro-climatic Conditions. *Biodiversity and Ecology* **5**: 47-50
- Sakai, A., Larcher, W. (2012). Frost survival of plants: responses and adaptation to freezing stress (Vol. 62). Springer Science & Business Media, pp.138-173
- Sanguino, G. (2015). Wood anatomy and adaptation strategies of suffruticose shrubs in south-central Angola. MSc. Thesis, Universität Hamburg, Hamburg, 68 pp.
- Sankaran, M., Hanan, N. P., Scholes, R. J. *et al.* (2005). Determinants of woody cover in African savannas. *Nature* **438**(7069): 846-849
- Sankaran, M., Ratnam, J., Hanan, N. P. (2004). Tree-grass coexistence in savannas revisited – insights from an examination of assumptions and mechanisms invoked in existing models. *Ecology Letters* **7**(6): 480-490
- Schneibel, A., Stellmes, M., Frantz, D. *et al.* (2013). Cusseque - Earth Observation. *Biodiversity and Ecology* **5**: 55-57
- Staver, A. C., Archibald, S., Levin, S. A. (2011). The Global Extent and Determinants of Savanna and Forest as Alternative Biome States. *Science* **334**(6053): 230-232
- Stellmes, M., Frantz, D., Finckh, M. *et al.* (2013). Okavango Basin – Earth Observation. *Biodiversity and Ecology* **5**: 23-27
- Tyson, P. D., Preston-Whyte, R. A. (2000). *Weather and Climate of Southern Africa*. Second edition. Oxford University Press Southern Africa, Cape Town, Chapters 10-12
- White, F. (1976). The underground forests of Africa: a preliminary review. *Gard. Bull. Singapore* **29**: 57-71

White, F. (1983). The Zambezian regional centre of endemism. In: F. White (ed.) *The Vegetation of Africa – A descriptive memoir to accompany the Unesco/AETFAT/UNSO vegetation map of Africa*. UNESCO, Paris, 356 pp.

Zigelski, P., Lages, F., Finckh, M. (2018). Seasonal changes of biodiversity patterns and habitat conditions in a flooded savanna – The Cameia National Park Biodiversity Observatory in the Upper Zambezi catchment, Angola. *Biodiversity & Ecology* **6**: 438-447