

**Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Departamento de Ecologia
Programa de Pós-Graduação em Ecologia**

Arquitetura de copas de árvores decíduas e sempre-verdes em cerrado sentido restrito no Distrito Federal.

Felipe Eduardo Brandão Lenti

Orientador: Prof^a Mercedes Maria da Cunha Bustamante

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília, em cumprimento às exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

**Brasília – DF
2014**



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

Dissertação de Mestrado

FELIPE EDUARDO BRANDÃO LENTI

Título:

“Arquitetura de copas de árvores decíduas e sempre-verdes em um cerrado sentido restrito no Distrito Federal”

Banca Examinadora:

Profa. Dra. Mercedes Maria da Cunha Bustamante
Presidente / Orientadora
ECL/UnB

Profa. Dra. Alessandra Rodrigues Kozovits
Membro Titular
UFOP

Prof. Dr. John Du Vall Hay
Membro Titular
ECL/UnB

Profa. Dra. Gabriela Bielefeld Nardoto
Membro Suplente
FUP/UnB

Brasília, 31 de março de 2014.

Dedicado à minha família e amigos. Em especial aos meus pais e ao meu avô, Paulo Eduardo; por terem me apresentado à beleza fascinante da natureza.

À minha vó Cida e à minha vó Lena. Ao meu vô Paulo e ao meu vô Túlio;

A Maísa, Túlio, Luísa e André, sem vocês eu nada seria;

À minha orientadora, Mercedes Bustamante, pelas correções atenciosas e pelos valiosos ensinamentos desde minha graduação; a Regina Sartori, pela solicitude e por todo o suporte dado; a Fred Takahashi, pelas lições em ecologia e em análise de dados ecológicos, cruciais para a realização desse trabalho; a Lucas Costa, Caio Macedo e todos os que me acompanharam nas exaustivas campanhas de coleta. Enfim, aos que passaram pelo laboratório durante os últimos dois anos, contribuindo direta e indiretamente para a realização dessa importante etapa.

A Thaísa Cordeiro, por me dar suporte crucial em momentos difíceis e por estar ao meu lado, como companheira carinhosa, ao longo dessa empreitada árdua.

A Pablo Saboya, pela amizade e companhia durante essa jornada, pelos momentos de descontração, xadrez e filosofia.

Aos meus amigos Bruno Coimbra, Caio Macedo, Danilo Fortunato, Diego D'Aquila, Eduardo Batista, Felipe Ornelas, Filipe Tomé, Gilberto Cosac, Juliana Ribeiro, Lucas Duarte, Luan Freire, Paula Sícsu, Priscila de Marco, Rafael Bernardon, Rafael Ornelas, Renato Rosa e Thiago Bernardes, pelas experiências que compartilhamos e que muito me ensinaram;

A toda à equipe do Laboratório de Processamento de Imagens e Geoprocessamento da Universidade Federal de Goiás; em especial ao professor Laerte Guimarães Ferreira, Fernando Moreira de Araújo e Janete Rêgo Silva, pela hospitalidade e atenção que me deram durante minha visita.

A todos os professores, colegas e servidores que me auxiliaram direta e/ou indiretamente ao longo da minha formação;

Aos membros da banca: Prof. John Hay e Prof^a Alessandra Kozovits, pelas sugestões valiosas e avaliação criteriosa.

Ao CNPq, pela bolsa que possibilitou a execução desse trabalho;

Gratidão!

Índice

RESUMO.....	6
ABSTRACT.....	7
INTRODUÇÃO.....	8
OBJETIVOS.....	14
HIPÓTESES.....	15
MATERIAIS E MÉTODOS.....	17
Sítio de Estudo.....	17
Módulo de amostragem.....	17
Fitossociologia e amostragem dos indivíduos arbóreos.....	18
Arquitetura da copa.....	22
Índice de área foliar da copa (IAFc) e Densidade da folhagem.....	23
Caracterização das parcelas.....	24
Coletas de solo.....	24
Análises químicas e físicas.....	25
Variáveis topográficas.....	26
Biomassa de arbóreas.....	27
Biomassa relativa de decíduas.....	27
Cobertura de arbóreas.....	28
Índice Normalizado de Razão de Queima.....	28
Análises estatísticas.....	29
Modelagem de variáveis de arquitetura da copa.....	29
Biomassa relativa dos grupos fenológicos.....	31
Biomassa relativa dos grupos fenológicos.....	31
Seleção de modelos da biomassa relativa de decíduas.....	32
RESULTADOS.....	32
Estrutura e composição da vegetação arbórea.....	32
Histórico de queima e variáveis ambientais nas parcelas.....	35
Arquitetura de Copa.....	40
Biomassa relativa dos grupos fenológicos.....	42
Distribuição da biomassa de decíduas.....	44
DISCUSSÃO.....	48
CONCLUSÕES.....	58
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	60
ANEXO.....	69

RESUMO

Diferenças funcionais entre árvores de cerrado sentido restrito com fenologia vegetativa distinta têm sido investigadas em nível foliar e de indivíduo. Dados da literatura indicam que atributos foliares das espécies decíduas configuram uma estratégia menos conservativa de uso dos nutrientes, com maiores taxas de assimilação máxima de carbono (tendo como base a massa foliar) e maior área foliar específica e que a arquitetura das copas também diverge entre decíduas e sempre-verdes. O presente estudo testa a hipótese de que espécies sempre-verdes apresentam maior razão de copa (proporção da altura total do indivíduo ocupada pela copa) e maior densidade de folhagem (m^2 de folhagem por m^3 de copa) em comparação com espécies decíduas. A influência que características da copa exercem sobre as propriedades do ecossistema é função da contribuição relativa dos grupos fenológicos em termos de biomassa. Assim, foi testada a hipótese de contribuição equitativa dos grupos para a estrutura vegetação arbórea. O estudo foi conduzido entre junho de 2012 e dezembro de 2013 no Parque Nacional de Brasília, onde um módulo para estudos de longo duração composto por duas linhas de 5 km separadas por 1 km foi instalado. Para avaliar possíveis relações entre a distribuição de decíduas e fatores edáficos e topográficos, variáveis ambientais foram caracterizadas nas parcelas amostrais ($n=10$). A intensidade do último evento de queima e a concentração de nitrogênio total no solo foram as variáveis significativas para explicação da razão de copa, sem diferenças significativas entre grupos fenológicos. No entanto, sempre-verdes apresentaram maior densidade de folhagem. As espécies decíduas predominaram na área de estudo, correspondendo a cerca de 72% da biomassa lenhosa do compartimento arbóreo. As formações vegetais nas parcelas foram classificadas em cerrado ralo, cerrado típico e cerrado denso. Além dessa diferença na cobertura de arbóreas, as parcelas diferiram principalmente quanto à distância até a mata ripária e quanto à magnitude da variação interna de características do solo. A distribuição das espécies decíduas mostrou relação positiva com os valores mais baixos de pH do solo, o que parece estar relacionado a variações das características de solo em áreas de transição cerrado para vegetação ripária.

ABSTRACT

Functional differences between Cerrado tree species with different vegetative phenology were investigated at both leaf and individual levels. Previous results in the literature indicate that leaf traits of deciduous trees are related to a less conservative nutrient use strategy, with higher values for maximum carbon assimilation rates (on a mass basis) and higher specific leaf area; and that crown architecture also diverge between deciduous and evergreen species. This study tests the hypothesis that evergreen species presents higher values for crown ratio (proportion of individual total height occupied by the crown) and foliage density (m^2 of foliage *per* m^3 of crown) in comparison to deciduous species. The influence exerted by crown architecture attributes on ecosystem properties is a function of the relative contribution of each group in terms of biomass. Hence, the hypothesis of equitable contribution of both groups to woody vegetation structure was tested. The study was conducted from June 2012 to December 2013 in the Brasilia National Park, where a module for long-term studies composed of two lines of 5 km separated by 1 km was installed. In order to evaluate possible relations between the distribution of deciduous trees and edaphic and topographic factors, environmental variables were characterized in the sampling plots ($n=10$). Intensity of the previous fire event and soil N content were significant variables to explain crown ratio but differences between phenological groups were not observed. However, evergreen species showed higher foliage density. Deciduous species prevail in the study site, corresponding to approx. 72% of total dry wood biomass. Within study plots, vegetation was classified into three formations along a gradient of increasing tree cover: *cerrado ralo* – *cerrado típico* – *cerrado denso*. In addition to this difference in tree cover, plots in the study area differed mainly with respect to their position in the terrain (distance to nearest riparian forest) and to the magnitude of internal variations in soil attributes. Deciduous species distribution showed a positive relation to higher values of soil pH, apparently due to shifts in soil characteristics in transitional areas between Cerrado and riparian forest.

INTRODUÇÃO

No Cerrado predominam os ecossistemas savânicos, em especial o cerrado sentido restrito (*sensu* Ribeiro & Walter 2008), cuja estrutura é determinada principalmente por um regime hídrico marcadamente sazonal, ocorrência de solos profundos, álicos e distróficos e pelo regime de queima (Oliveira-Filho *et al.* 1989, Miranda & Sato 2005, Araújo & Haridasan 2007). Quanto ao fator fogo, as espécies arbóreas de Cerrado evoluíram em sua presença, apresentando adaptações como casca espessa e suberificada, estruturas lignificadas para proteção das gemas e órgãos subterrâneos de armazenamento (Bond & Midgley 2001; Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006; Simon *et al.* 2009). Ainda assim, o regime de fogo pode representar uma forte limitação ao desenvolvimento pleno da parte aérea e à sobrevivência de espécies lenhosas de cerrado (Hoffman 1996, Hoffman 1998, Hoffman 2002, Hoffman *et al.* 2009). A temperatura do ar acima das chamas pode chegar a 800°C (Miranda *et al.* 1993; Miranda *et al.* 1996;), danificando irreversivelmente a copa através da morte (imediate ou posterior) de folhas, gemas e câmbio vascular (Hoffman *et al.* 2002, Medeiros & Miranda 2008).

Variações sazonais da disponibilidade de água no solo – sobremodo nas camadas superficiais – restringem a aquisição de água e de nutrientes pelas espécies arbóreas durante a seca (Goldstein *et al.* 2008). O caráter distrófico dos solos determina estratégias conservativas de uso dos nutrientes, por exemplo através da ressorção de macronutrientes durante o processo de senescência foliar (Araújo & Haridasan 2007, Carvalho *et al.* 2007, Kozovits & Bustamante 2007). Isso aumenta o tempo de residência dos nutrientes na vegetação, resultando na produção de serapilheira de baixa qualidade nutricional (Ruggiero *et al.* 2002, Nardoto *et al.* 2006, Jacobson 2009). Apesar do conhecimento sobre as determinantes estruturais de ecossistemas de cerrado, nem sempre é clara a delimitação de estratégias de uso e aquisição dos principais recursos limitantes para a produção primária: água e nutrientes.

Atributos funcionais (*sensu* Violle *et al.* 2007) que promovem mitigação dos efeitos causados pelo acentuado déficit de saturação atmosférica na estação seca estão presentes na maioria das espécies, caracterizando convergência funcional (p. ex: controle estomático severo, reserva de água no caule, uso da água residual no solo subsuperficial e qualidades morfofisiológicas das folhas (Bucci *et al.* 2005, Franco *et al.* 2005). Assim, foi constatado que as espécies arbóreas de cerrado sentido restrito são isoidricas: apesar dos acentuados aumentos dos valores de déficit de saturação atmosférica na seca, sobretudo nas horas mais quentes do dia, o estado de hidratação das arbóreas permanece relativamente constante (Bucci *et al.* 2005, Goldstein *et al.* 2008). Alternativamente, observa-se que alguns atributos funcionais relacionados à arquitetura do indivíduo como um todo diferem entre espécies. Por exemplo, há coexistência de espécies distintas em termos de fenologia foliar, de profundidade do sistema radicular e de arquitetura e funcionamento da copa (Souza *et al.* 2011, Lenza & Klink 2006, Damascos *et al.* 2005, Jackson *et al.* 1999). Em uma perspectiva que aborde o funcionamento integrado do indivíduo, este conjunto de atributos – em especial a fenologia foliar, tida cada vez mais como um atributo ecológico integrativo (Morisette *et al.* 2009, Morellato *et al.* 2013) – pode estar delimitando estratégias divergentes de aquisição e uso de recursos.

Fenologia foliar é o estudo de eventos recorrentes relacionados à produção, crescimento, funcionamento e senescência dos tecidos vegetativos das plantas. A periodicidade destes eventos resulta de relações estreitas entre o funcionamento das plantas e o meio ambiente (biótico e abiótico) no qual estão inseridas. Reciprocamente, processos ecossistêmicos controlados pela vegetação, como produção primária e evapotranspiração, são fortemente influenciados pela fenologia. Essa relação possibilita mecanismos de retroalimentação entre a vegetação e o seu meio ambiente em diferentes escalas de espaço (local – paisagem – bioma – globo) e tempo (sazonal – anual – inter anual – geológica) (Morisette *et al.* 2009).

Em ecossistemas tropicais há coexistência generalizada de estratégias distintas de fenologia foliar, mesmo em escala local (10 – 10³ m)(Borchert *et al.* 2002; Monasterio & Sarmiento 1976; Talora & Morelato 2000; van Schaik *et al.* 1993). Essa diversidade de estratégias fenológicas é observável através da grande variabilidade nos valores de tempo de vida das folhas (Lenza 2005, Cianciaruso *et al.* 20013; Morellato *et al.* 2013). Em ecossistemas savânicos – caracterizados por acentuado déficit hídrico durante a estação seca –, também há ampla coexistência entre estratégias distintas de fenologia foliar (Williams *et al.* 1997; Bie *et al.* 1998; Lenza & Klink 2006; Silvério & Lenza 2010)

Para as savanas do Brasil Central, típicas do Cerrado, já foi sugerido que as estratégias de fenologia foliar refletiriam o uso diferencial da água ao longo do perfil do solo, com espécies sempre-verdes sendo capazes de acessar camadas mais profundas que as decíduas, o que permitiria transpiração ao longo de todo o ano (Goodland & Ferri 1979; Goldstein *et al.* 1989). Entretanto, pesquisas posteriores em cerrado sentido restrito (*sensu* Ribeiro & Walter 1998) revelaram que os grupos fenológicos apresentam grande variação na profundidade e no porte do sistema radicular; evidenciando que há maior complexidade na partição da água do solo (entre espécies arbóreas) do que proposto inicialmente (Jackson *et al.* 1999; Goldstein *et al.* 2008).

Percebe-se que as estratégias fenológicas dispõem-se em um gradiente que varia de espécies decíduas a semidecíduas e sempre-verdes, com considerável variação na intensidade e duração da deciduidade (Williams *et al.* 1997; Lenza & Klink 2006, Goldstein *et al.* 2008). Em campo, a variabilidade nos padrões fenológicos vegetativos é notável mesmo entre indivíduos coespecíficos ou entre populações distintas, a depender de fatores genéticos, climáticos e edáficos locais, entre outros (Lenza & Klink 2006; Araújo & Haridasan 2007).

Mais do que o regime de caducifolia, grupos fenológicos de cerrado sentido restrito diferem em relação a outros importantes atributos funcionais. A área foliar específica (SLA; do inglês

specific leaf area) já foi apontada como um aspecto diferencial entre esses grupos (Franco *et al.* 2005; Araújo & Haridasan 2007; Carvalho *et al.* 2007), com decíduas apresentando valores maiores. Usualmente expressa em $m^2.kg^{-1}$, SLA é a proporção de área foliar por unidade de massa foliar seca. Há evidências de fortes correlações positivas de SLA com assimilação máxima de carbono por unidade de massa foliar e teores foliares de nitrogênio (N) e fósforo (P) (Franco *et al.* 2005; Nardoto *et al.* 2006, Araújo & Haridasan 2007). Isso indica que espécies de cerrado com baixa SLA investem mais em componentes estruturais que metabólitos, aumentando sua resistência à herbivoria e à dessecação. Entretanto, se espécies decíduas produzem folhas com maiores SLA e teores de N e P, obtendo como vantagem a rápida produção de biomassa na estação de crescimento, o custo a ser pago é a menor eficiência no uso e conservação dos nutrientes (Franco *et al.* 2005; Nardoto *et al.* 2006, Araújo & Haridasan 2007, Goldstein 2008). Ainda, a diferença em termos de N e P foliares tende a diminuir ao longo da estação chuvosa, havendo grande variação no estado nutricional das folhas, sobretudo em decíduas (Araújo & Haridasan 2007).

Considerando o elevado número de espécies endêmicas do Cerrado e a variabilidade dos atributos foliares mesmo em nível de indivíduo, os padrões encontrados ainda carecem de maiores investigações. Em um estudo comparativo amplo, com 125 espécies em três sítios no Cerrado, não foram encontradas diferenças para SLA e teor de N, mas espécies decíduas apresentaram maior teor foliar de P que sempre-verdes (Cianciaruso *et al.* 2013). Entretanto, este estudo não considerou a influência da dinâmica sazonal nos teores de N e P foliares.

Uma abordagem promissora para a delimitação de estratégias com base na fenologia foliar é através de atributos relacionados à arquitetura e funcionamento da copa (Ferreira *et al.* 2007; Souza *et al.* 2009a; Souza *et al.* 2009b; Souza *et al.* 2010; Souza *et al.* 2011; Santos & Prado 2012). Entretanto, esses estudos se limitam a atributos dos órgãos que compõem a copa e à relação entre esses; em detrimento de uma abordagem que contemple a copa como um todo, sua forma e

funcionamento integrados. A estrutura da copa é resultado dos padrões de produção, exposição e perda de seus elementos fotossintetizantes e não-fotossintetizantes. Sua forma e funcionamento nos informam sobre potenciais limitações alométricas, genéticas, biofísicas e/ou bioquímicas ao longo da ontogênese (vide Pearcy & Valladares 1999).

Assim, atributos arquiteturais integrativos, ou seja, propriedades inerentes à copa como um todo – como volume e forma da copa, razão de copa (proporção da altura total do indivíduo ocupada pela copa) e densidade da copa (área de folhagem por unidade de volume da copa) – podem ser mais informativos em investigações sobre o papel ecológico dos vários estressores ambientais (bióticos e abióticos), que definem os padrões arquiteturais observados em campo. Em ambientes savânicos, as altas temperaturas, restrição hídrica sazonal (determinando controle estomático severo e limitação à assimilação de carbono) e os danos causados pelo fogo são limitações abióticas impostas ao desenvolvimento da parte aérea. Nesse sentido, a arquitetura da copa é uma característica funcional integrativa, resultante da interação entre o indivíduo e os vários aspectos do contexto ambiental no qual esta inserido. Por exemplo, atributos arquiteturais exercem importante papel na modulação da captação de luz e água para minimizar danos hidráulicos (ex.: embolias) (Bucci *et al.* 2004, Bucci *et al.* 2013). De forma geral, investigações sobre a arquitetura da copa ajudam-nos a entender as estratégias que indivíduos arbóreos apresentam para ocupação do espaço, um recurso primordial em termos competitivos (Grams & Lüttge 2011); além de elucidar, em níveis superiores ao foliar, mecanismos de otimização da fotossíntese e, conseqüentemente, promotores de maior eficiência no uso de recursos do solo, sobretudo nitrogênio, fósforo e água (Bucci *et al.* 2004, Choat *et al.* 2005, Franco 2005, Terashima *et al.* 2005, Araújo & Haridasan 2007, Nardoto *et al.* 2006). Em detrimento de uma visão que admita a existência de estratégias ideais de desenvolvimento da parte aérea, os padrões de copa observados em campo devem ser entendidos como resultado do conjunto de limitações endógenas e/ou exercidas pelo ambiente (ex:

fogo recorrente) (Meinzer *et al* 1999, Pearcy & Valladares 1999); por exemplo, espécies de cerrado têm que lidar com o *trade-off* entre a necessidade de investimento na biomassa radicular, para acessar as reservas de água no subsolo, e o investimento em biomassa na parte aérea, sobretudo nas plantas jovens (Jackson *et al* 1999).

Em contrapartida, o conjunto de padrões de arquitetura dos indivíduos influencia a estrutura e o funcionamento dos ecossistemas. Estratégias distintas podem diferir em termos qualitativos e quantitativos quanto a sua contribuição para os processos ecossistêmicos e a sua respostas às variações sazonais e à heterogeneidade do ambiente (Grime, 1998, Lau 2009, Hoffman *et al* 2012). A coexistência de estratégias distintas, como no caso do cerrado, teoricamente promove maior diversidade funcional e, conseqüentemente, mais resistência e resiliência do ecossistema (Tilman 1997, Walker *et al.* 1999, Díaz & Cabido 2001)

Entre as espécies arbóreas de cerrado sentido restrito, há registros de que grupos de fenologia foliar distinta possuem copas diferentes quanto aos padrões de produção, exposição e inclinação de ramos e folhas e quanto à disposição dos elementos vegetativos na copa (i.e.: nós, entrenós, gemas, etc.) (Souza *et al.* 2009a; Souza *et al.* 2010; Santos & Prado 2012). Portanto, há forte evidência de divergência funcional entre grupos. Ainda, é possível que diferenças entre grupos fenológicos (vegetativos) sejam mais aparentes em termos de arquitetura e funcionamento do indivíduo como um todo do que em termos de forma e função das folhas. Assim, os atributos foliares das espécies arbóreas de cerrado podem estar sendo modulados através de características da copa para definir grupos funcionais distintos. Entretanto, estudos das características arquiteturais em espécies de cerrado tendem a abordar segregadamente os aspectos morfológicos e alométricos dos componentes da copa: ramos, nós, gemas e folhas. Alternativamente, atributos inerentes à copa como um todo – por exemplo aspecto geral, razão de copa e densidade de folhagem - tendem a ser controlados por uma variedade de forçantes ambientais, funcionando como características

integrativas que podem ser úteis para compreendermos o papel ecológico da arquitetura das copas em árvores de cerrado.

O contraste entre padrões em nível de órgãos, sistemas e indivíduo remete a um tópico central em Ecologia - “padrões e escalas” (vide Wiens 1989, Levin 1992; Chave 2013). Talvez mais importante do que identificar diferenças entre grupos fenológicos, nessa ou naquela escala, seja avançarmos no entendimento de como tais diferenças se apresentam através de escalas e as consequências disso para a estrutura e funcionamento dos ecossistemas. De fato, padrões recorrentes indicam que as relações entre os processos da vegetação (Bucci *et al.* 2005, Hoffmann *et al.* 2005, Giambelluca *et al.* 2009) e variáveis edáficas (Reatto *et al.* 1998, Jacobson *et al.* 2011, Valim *et al.* 2013), topográficas (Oliveira-Filho *et al.* 1989), regime de queima (Moreira 2000; Nardoto *et al.* 2006) e disponibilidade de água ao longo do perfil do solo (Oliveira *et al.* 2005; Ferreira *et al.* 2007; Ferreira *et al.* 2009) são importantes controladores do funcionamento de ecossistemas tropicais. Nesse sentido, o estudo de características ecológicas que resultam da relação entre vegetação e fatores ambientais – como, por exemplo, razão de copa (proporção da altura total do indivíduo ocupada pela copa), densidade de copa (razão entre a área foliar do indivíduo e o volume da copa) e outros atributos arquiteturais – é uma abordagem relativamente recente em estudos sobre a ecologia de árvores de cerrado. Ainda, é importante entendermos as relações entre as diferenças ecológicas – reportadas nos estudos comparativos dos grupos fenológicos – e a distribuição de decíduas e sempre-verdes em áreas de cerrado, de forma a apontar possíveis condições ambientais e recursos que controlem o balanço entre os grupos fenológicos foliares.

OBJETIVOS

O presente estudo investiga, à partir de uma abordagem integrativa da copa, possíveis diferenças entre a arquitetura de indivíduos de espécies arbóreas com fenologia foliar distintas. Para

isso são investigados atributos da copa como um todo, em contraste a trabalhos similares sobre a arquitetura de arbóreas de cerrado, que investigaram características dos órgãos componentes das copas e suas relações (ex: inclinação de ramos, disposição de folhas, alometria, etc).

Especificamente, razão de copa e densidade da folhagem são os atributos comparados entre grupos fenológicos (definidos *a priori*).

Em uma escala mais ampla, buscou-se averiguar se há predomínio de algum grupo fenológico. Para tal, dados de estrutura da comunidade arbórea amostrada são usados para comparar a biomassa destes (grupos) na área de estudo. Ainda, são investigadas potenciais relações entre características edáficas (teores de N, P e matéria orgânica, índice de saturação de bases, pH em água e textura) e topográficas (declividade, posição no terreno e cota de altitude) e a distribuição da biomassa dos grupos nos locais amostrados. Essa abordagem visa ampliar o conhecimento sobre as relações das características funcionais e da distribuição dos grupos fenológicos com a estrutura do compartimento arbóreo em ecossistemas de cerrado sentido restrito.

HIPÓTESES

As seguintes hipóteses serão testadas:

(1) O grupo das sempre verdes apresentará maior razão de copa em relação às decíduas pois sua menor capacidade fotossintética por folha (Franco *et al* 2005) e a necessidade de mitigar os efeitos da intensa irradiação solar em ambientes de cerrado por períodos mais extensos resultam em produção de ramos mais longos, orientados mais verticalmente (ortotrópicos) (Souza *et al.* 2009a) e com maior número de folhas (Souza *et al.* 2009b). A coexistência de coortes foliares possibilita a presença de folhas desde a base de ramos maduros até o ápice dos ramos jovens. Em contraste, na copa das decíduas há apenas a coorte foliar mais recente; produzida nos ramos mais jovens e apicais. Assim, as copas das sempre-verdes ocupam uma proporção comparativamente maior da altura total do indivíduo (i.e.: maior razão de copa).

(2) A densidade da folhagem será maior em espécies sempre-verdes em relação às decíduas; pois os atributos que caracterizam a arquitetura de copa do primeiro grupo como copas mais complexas (maior número de nós e entre-nós), com mais ramificações, ramos mais numerosos, mais longos e com maior número de folhas (Souza *et al.* 2009b, Souza *et al.*, Souza *et al.* 2011, Santos & Prado 2012) constituem uma estratégia de mitigação à foto inibição promovida pela alta irradiação incidente em savanas neotropicais, especialmente na estação seca. Nesse sentido, uma maior densidade de folhagem representa um importante atributo associado a essa estratégia, promovendo maior atenuação da luz solar ao longo da copa. Ainda, uma maior densidade de folhagem permite que as sempre-verdes mantenham ganho positivo de carbono, uma vez que suas folhas tendem a apresentar baixa assimilação máxima de carbono individualmente, quando comparadas às folhas das decíduas (Franco *et al* 2005, Bucci *et al* 2005).

(3) A contribuição dos grupos funcionais, em termos de biomassa relativa, será equivalente; os grupos fenológicos representam estratégias alternativas, igualmente capazes de sobreviver e se reproduzir nas savanas neotropicais em um regime de coexistência generalizada através de escalas; isso é indicado pela contribuição significativa de ambos os grupos para a variação sazonal de processos ecossistêmicos controlados pela vegetação (Hoffman *et al* 2005) e pela ausência de dominância recorrente de um ou outro grupo em comunidades de cerrado (ex.: Felfili *et al.* 1994; Felfili *et al* 2002; Felfili & Fagg 2007; Moura *et al.* 2007 ; Pinto *et al.* 2009 e outros).

(4) Haverá maior biomassa relativa de decíduas em locais onde a topografia é plana – em interflúvios, onde os solos são mais profundos e, apesar de sofrerem acentuado déficit hídrico superficial durante a seca, contém reserva de água nas camadas mais profundas – e as condições edáficas sejam favoráveis ao crescimento vegetal (maiores teores de nutrientes e matéria orgânica, valores mais altos do índice de saturação de bases, do pH em água e do teor de argila); isso porque espécies decíduas produzem folhas com maiores teores de nutrientes e maior capacidade

fotossintética, menor eficiência no uso de nutrientes e no uso da água, potencialmente aumentando sua demanda por recursos do solo (Franco *et al.* 2005, Nardoto *et al.* 2006, Goldstein *et al.* 2008)

MATERIAIS E MÉTODOS

Sítio de Estudo

Parque Nacional de Brasília (PNB) – Localizado na porção noroeste do Distrito Federal (15° 40' S – 47° 55' W), o PNB possui área de 42.356 ha, abrangendo formações savânicas, campestres e florestais associadas a cursos d'água da microbacia do Rio Paranoá. O clima é do tipo “tropical de savana” segundo a classificação de Köeppen e a precipitação média anual é de 1.552 mm. Em geral, as comunidades de cerrado sentido restrito da região de Brasília caracterizam-se pela presença de espécies como *Caryocar brasiliense*, *Eriotheca pubescens*, *Ouratea hexasperma*, *Kielmeyera sp.* e *Qualea parviflora* em altas densidades (Lopez *et al.* 2008).

Módulo de amostragem

As coletas foram conduzidas no módulo de pesquisa instalado no contexto do projeto SISBIOTA – ComCerrado: “Diversidade biológica do Cerrado: estrutura e padrões”. O desenho dos módulos, baseado no sistema utilizado pelo Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio) para estudos do tipo Programa Ecológico de Longa Duração (PELD; Costa & Magnusson 2010), foi adequado às condições de Cerrado. Em contraste à Amazônia, onde a heterogeneidade ambiental é estruturada principalmente no eixo vertical, ambientes de Cerrado caracterizam-se por heterogeneidade ambiental estruturada horizontalmente. Assim, módulos instalados na Amazônia provavelmente contém menos variabilidade entre parcelas do que aqueles instalados no Cerrado. O módulo do PNB foi instalado em 2012 e é composto por duas trilhas principais, em um total de dez parcelas (Figura 1). O distanciamento mínimo de 1 km garantiu a disposição das parcelas em

diferentes posições no relevo, permitindo que essas capturem a variabilidade ambiental estruturada horizontalmente na área de estudo, característica marcante do Cerrado.

De forma geral, parcelas de 250 m x 40 m são espaçadas regularmente a cada 1 km, dispostas ao longo de uma ou mais trilhas principais. As trilhas principais têm 5 km de extensão e são paralelas, com uma distância de 1km entre si. Estas parcelas não têm um formato regular, mas possuem uma trilha central de 250 m definida por piquetes posicionados à mesma altitude a cada 10 m (isoípsa). Isso evita que as variáveis ambientais medidas ao longo de determinada parcela representem o efeito de gradientes de relevo. Para espécies arbóreas, a área amostral foi definida ao longo da trilha central na forma de duas faixas de 20 m de largura dispostas de cada lado. Cada parcela foi dividida em cinco subparcelas de aprox. 50 x 40 m (Figura 2), cujos centroides correspondem aos pontos médios dos segmentos 20 – 30m, 70 – 80m, 120 – 130 m, 170 – 180 m e 220 – 230m.

Fitossociologia e amostragem dos indivíduos arbóreos

Dados de estrutura e composição da comunidade arbórea nas parcelas foram obtidos utilizando-se o método de ponto quadrante (Cottam & Curtis 1956), com 250 pontos distribuídos equitativamente entre as parcelas (25 pontos/parcela). O posicionamento dos pontos amostrais nas parcelas seguiu a ordem dos piquetes que sinalizam a linha central da parcela. Para tal, fixou-se uma baliza oito metros à esquerda do primeiro piquete da linha central da parcela (piquete 10 m), em direção perpendicular ao trecho anterior de trilha (0 m – 10 m). A base da baliza serviu de ponto amostral, a partir do qual foram definidos os quadrantes - alinhados paralelamente à direção da trilha principal naquele trecho - e medidas as distâncias até o indivíduo

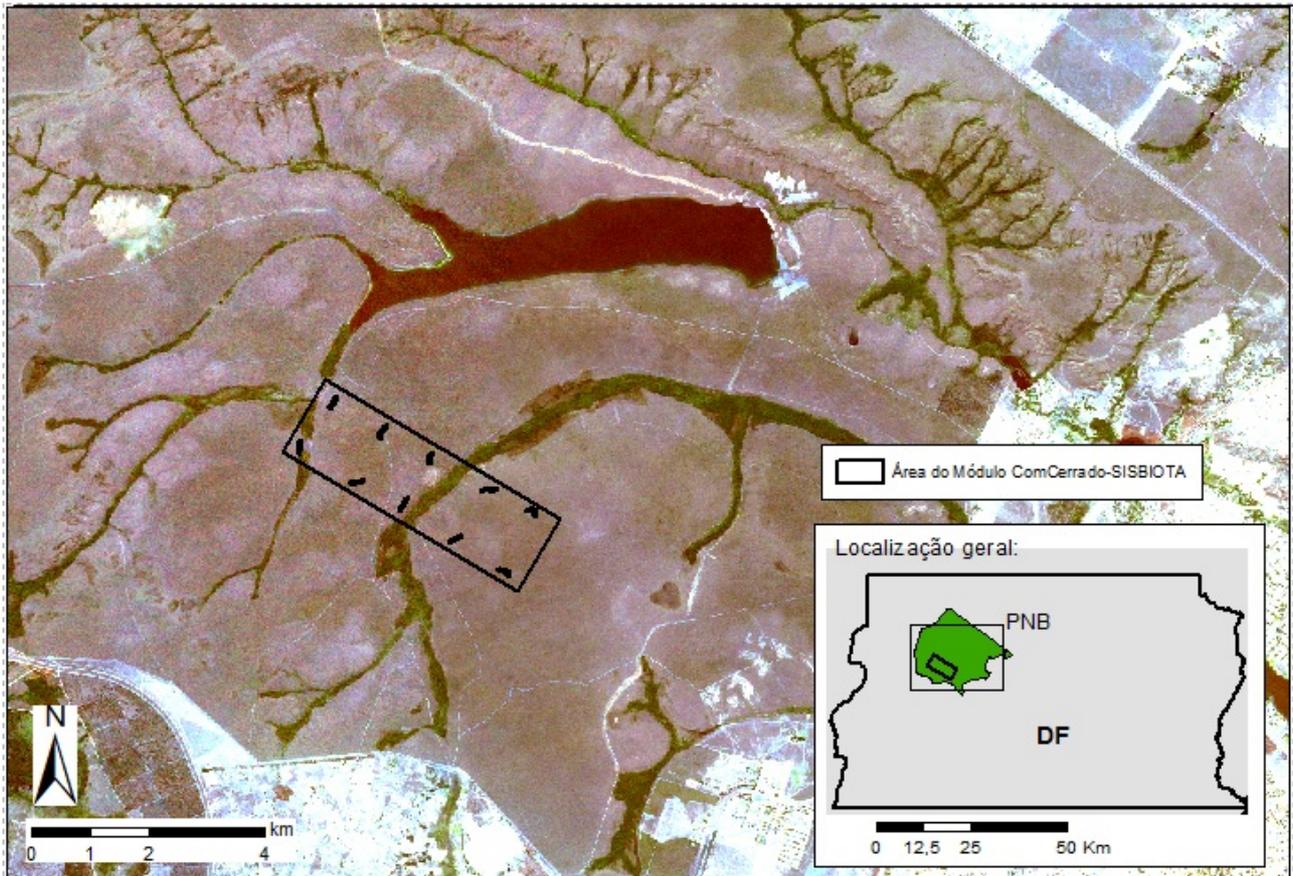


Figura 1. Localização geral do sítio de estudo e do módulo ComCerrado-SISBIOTA no Parque Nacional de Brasília. As dez parcelas se dispõem ao longo das duas trilhas principais – Sul e Norte – a uma distância mínima de 1 km.

mais próximo em cada quadrante (Cottam & Curtis, 1956) (critério de inclusão adotado: diâmetro a 30 cm do solo > 5cm). No ponto amostral seguinte (piquete de 20 m), o procedimento foi repetido, porém com o posicionamento da baliza oito metros à direita do piquete, em direção perpendicular ao trecho 10-20m. Assim, o posicionamento dos pontos alternou-se entre o lado esquerdo e o lado direito da linha central das parcelas. Todas as medidas fitossociológicas foram tomadas pelo autor com auxílio da equipe de campo do Laboratório de Ecossistemas da UnB. A identificação dos indivíduos em nível de espécie foi feita com auxílio da equipe de herbário do Departamento de Botânica da Universidade de Brasília.

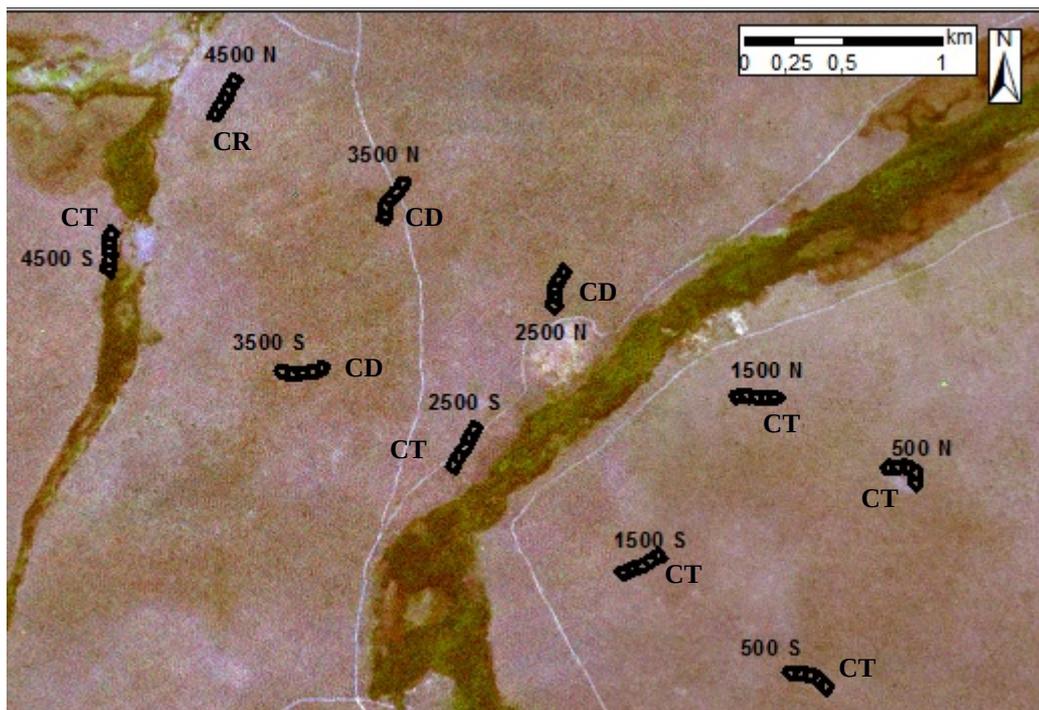


Figura 2. Disposição das dez parcelas e subparcelas do módulo ComCerrado-SISBIOTA no Parque Nacional de Brasília. Note que as parcelas distribuem-se em posições variadas no relevo, desde interflúvios até áreas de transição abrupta entre cerrado e mata de galeria. As parcelas não são retilíneas, mas acompanham as linhas do relevo. Em cada parcela está assinalada a fitofisionomia predominante: CR – cerrado ralo; CT – cerrado típico; CD – cerrado denso.

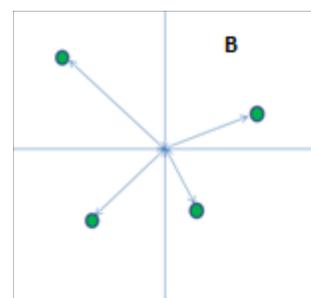
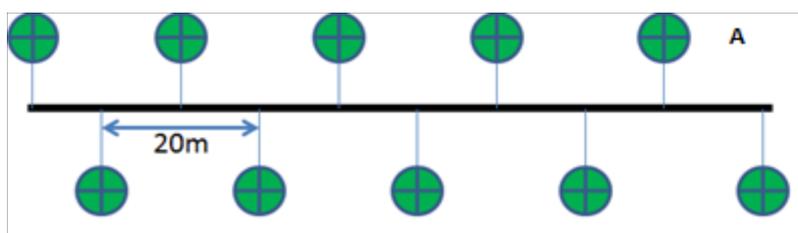


Figura 3. Representação esquemática da distribuição dos pontos amostrais utilizados no levantamento da vegetação nas parcelas do módulo ComCerrado-SISBIOTA no Parque Nacional de Brasília (A). (B) Esquema detalhando os indivíduos medidos em cada quadrante.

Parâmetros fitossociológicos (densidade, dominância, frequência e Índice de Valor de Importância; Equações abaixo) foram calculados a partir das medidas individuais de distância e circunferência a 30 cm do solo (Cottam & Curtis, 1956; Brower et al. 1998). Ainda, a altura dos indivíduos foi estimada com auxílio de uma baliza graduada a cada 0,5 m, informação necessária para estimativa da biomassa lenhosa seca, segundo a equação abaixo (Rezende *et al.* 2006):

Parâmetros fitossociológicos

Fórmula	Descrição
$DT = \frac{1}{d^2}$	DT é a densidade total (ind./ha) e d^2 é a média das distâncias medidas ao quadrado.
$Di = n_i \times DT$	D_i é a densidade absoluta da espécie i (ind./ha); n_i é a abundância absoluta da espécie i .
$DR_i = \frac{n_i}{\sum n}$	DR_i é a densidade relativa da espécie i , n_i é sua abundância relativa e $\sum n$ é o somatório das abundâncias absolutas das espécies.
$DoR_i = \frac{Do_i}{\sum Do}$	onde DoR_i é a dominância relativa da espécie i e; Do_i é a soma das áreas basais para a espécie i (m^2/ha) e $\sum Do$ é a somatória da área basal de todos os indivíduos.
$fR_i = \frac{f_i}{\sum f}$	fR_i é a frequência relativa da espécie i , f_i é sua frequência absoluta (número de pontos em que foi amostrada) e $\sum f$ é a soma das frequências absolutas de todas as espécies.
$BM = -0,49129 + (0,02912 \cdot Db^2 \cdot H)$	BM é a biomassa seca lenhosa estimada (kg), Db é o diâmetro a 30 cm do solo (cm) e H é a altura total do indivíduo (m).

As espécies amostradas foram classificadas em sempre-verdes (SV) e decíduas (DEC). O grupo das SV foi definido por espécies que permanecem com folhas na copa ao longo de todo o ano. Tal definição inclui espécies comumente classificadas como semidecíduas: que reduzem substancialmente a quantidade de folhas na copa durante a estação seca, porém mantendo alguma folhagem (Lenza & Klink 2006). Espécies que permanecem sem folhas na copa por qualquer período de tempo foram designada para o grupo das DEC, o que inclui espécies que apresentam caducifolia durante períodos curtos de tempo (i.e.: brevidecíduas, Lenza & Klink 2006). Algumas espécies não puderam ter a fenologia foliar resolvida, apesar de extensa consulta à literatura (ex.: Lenza & Klink 2006; Pirani et al. 2009; Silvério & Lenza 2010; Cianciaruso et al. 2013)

As espécies *Plenckia populnea* e *Salacia crassifolia* tiveram a fenologia foliar inferida através da observação de indivíduos durante as coletas em campo, uma vez que não foram encontrados dados confiáveis na literatura. No período entre 17 e 31 de setembro de 2013, 50

indivíduos de *P. populnea* (distribuídos ao longo do módulo) foram observados sem folhagem. Ainda que a maioria dos indivíduos tenha exposto folhas jovens menos de duas semanas após observada a caducifolia completa, a espécie foi designada para o grupo das DEC. De forma contrastante, nenhum dos 20 indivíduos observados de *S. crassifolia* apresentou caducifolia completa, mesmo enquanto produziam ramos novos e folhas novas .

Não foi possível resolver a fenologia de três espécies encontradas no levantamento fitossociológico. Assim, indivíduos dessas espécies foram desconsiderados no cômputo da biomassa relativa dos grupos fenológicos.

Arquitetura da copa

Dado o tempo disponível para a coleta de dados em campo, foi possível utilizar um total de 156 indivíduos, pertencentes às 15 espécies de maior Índice de Valor de Importância, para medidas das variáveis de arquitetura de copa. Para que os indivíduos estudados representassem a expressão máxima do potencial de desenvolvimento da copa de cada espécie, foram adotados os seguintes critérios de inclusão: altura do indivíduo igual à altura mediana da espécie ± 1 desvio padrão e ausência de indivíduos adjacentes que pudessem exercer influência na copa estudada via sombreamento. Para contemplar a variabilidade existente entre as parcelas do módulo, a escolha dos indivíduos de cada espécie deu-se de forma a distribuí-los no maior número possível de parcelas.

Para cada copa foram calculados o volume e a área projetada no solo, segundo um modelo elipsoide. Para isso, com auxílio de trena foi registrado o maior diâmetro da copa, o diâmetro perpendicular a este e, com auxílio de uma régua dendrométrica, a altura total do indivíduo (distância vertical, em metros, entre a base do fuste e o tecido vivo mais apical) e a profundidade da copa (distância, em metros, entre a folha mais basal e o tecido vivo mais apical). A partir destas medidas foi possível calcular a razão de copa dividindo-se a profundidade da copa pela altura total. Ramos mortos foram desconsiderados para as medidas morfométricas.

Índice de área foliar da copa (IAF_c) e Densidade da folhagem

O IAF_c é definido como a área de folhas verdes na copa por unidade de área de solo sob a copa. É, portanto, uma quantidade adimensional que caracteriza copas individuais, não devendo ser confundido com o Índice de Área Foliar, que tem função e definição similar, porém refere-se a níveis hierárquicos superiores ao do indivíduo (ex.: parcela, ecossistema) (Hoffmann *et al.* 2005).

O IAF_c dos 156 indivíduos usados para as medidas de arquitetura de copa foi aferido através de um sistema ótico de análise de copas (LI-COR Inc. 1992). O sistema consiste basicamente de uma estação de controle e um sensor ótico composto de cinco detectores na forma de anéis concêntricos. O algoritmo interno da unidade de controle computa valores individuais de IAF_c a partir da comparação entre um ou mais pares de medidas de luminosidade feitas abaixo (medida Ab) e acima (medida Ac) da copa. Hoffman *et al.* (2005) utilizaram este sistema para caracterização de copas individuais em cerrado sentido restrito e, mediante validação deste método indireto, constataram que o LAI-2000 subestima sistematicamente os valores de IAF_c, quando comparado aos valores calculados por estimativa direta. Os autores definem a seguinte equação para correção deste viés: $IAF_c = IAF_m \times 1,174$; onde IAF_c é o valor corrigido do índice de área foliar da copa e IAF_m é o valor medido pelo aparelho.

No presente estudo, valores iniciais de IAF_m foram computados a partir de três pares de medidas Ab e Ac, tomadas consecutivamente. As medidas Ab foram feitas no centro da copa, a cerca de 10 cm acima de sua base. Isto minimizou influencias externas à copa durante tais medidas. Uma máscara que define o campo de visão do sensor em 90° foi usada para evitar influência do medidor no sensor ótico. Assim, cada valor de IAF_m, como computado inicialmente pelo algoritmo interno, refere-se a um quadrante da copa, apenas. Para acessar a heterogeneidade inerente às copas de árvores de cerrado, as medidas em cada indivíduo foram feitas em no mínimo duas e no máximo quatro direções (2-4 quadrantes). O número de quadrantes caracterizados foi limitado pela

influência de árvores adjacentes, optando-se apenas pelas direções nas quais estas fossem mínimas, ou seja, sem indivíduos arbóreos próximos. Ainda, foram desconsideradas as medidas feitas pelo detector mais basal do sensor ótico (i.e.: aquele que contempla a seção mais horizontal do campo de visão do sensor ótico), pois foi constatada influência da vegetação adjacente em medidas A_c feitas por este detector. Ainda, a incidência direta de irradiação solar nos sensores óticos impossibilita medidas acuradas com LAI-2000, assim como condições de céu parcialmente nublado (LI-COR 1992). Portanto, todas as medidas foram feitas sob iluminação solar indireta: entre a alvorada e o nascer do sol, entre o pôr-do-sol e o crepúsculo, ou em dias de céu totalmente nublado. Todas as medidas foram tomadas na estação chuvosa, entre os meses de março e maio, quando a cobertura de copa dos indivíduos é máxima (independente do grupo fenológico; Lenza 2005, Lenza & Klink 2006)

O valor de IAF_c de cada copa individual foi calculado, finalmente, como a média entre os valores (corrigidos pela equação indicada em Hoffman *et al* 2005) obtidos nos 2-4 quadrantes medidos. A densidade de folhagem na copa ($DenF$; m^2/m^3) foi calculada segundo a seguinte equação:

$DenF = IAF_c \times \left(\frac{AP}{V} \right)$; onde IAF_c é o índice de área foliar da copa corrigido, AP é a área da copa projetada no solo (m^2) e V é o volume da copa (m^3).

CARACTERIZAÇÃO DAS PARCELAS

Coletas de solo

Em cada parcela, a amostragem de solos foi feita em duas profundidades (0-10 cm e 10-20 cm) e em três pontos adjacentes aos centroides das subparcelas ($n = 2$ profundidades x 3 pontos x 5 subparcelas x 10 parcelas = 300). Em cada subparcela, os três pontos amostrais foram dispostos 3 m à direita, 7m à esquerda e 13m à direita do centroide, em direção perpendicular à linha central

da parcela.

As amostras foram coletadas pelo autor e demais integrantes do Laboratório de Ecossistemas da UnB em agosto de 2013, com auxílio de trado. Ainda em campo, foram embaladas em sacos plásticos lacrados, etiquetadas e armazenadas em bolsa térmica com gelo. Uma vez no laboratório, os sacos foram reabertos e dispostos em uma bancada para secagem em temperatura ambiente. As amostras secas foram triadas manualmente para retirada de material vegetal grosseiro (pedaços de raízes, ramos e folhas), com auxílio de pinças e peneiras com malhas de 2 mm. Após a triagem, as três amostras coletadas em cada subparcela foram misturadas em um saco plástico e agitadas para constituir uma amostra composta. Assim, totalizou-se 100 amostras compostas (2 profundidades x 5 subparcelas x 10 parcelas).

Análises químicas e físicas

Todas as análises (físico-químicas e texturais) foram feitas pela equipe do laboratório de análise de solos da Universidade Federal de Viçosa. Para determinar os teores de N, P, P remanescente e matéria orgânica, pH e índice de saturação de bases (soma dos teores das bases – cálcio (Ca), potássio (K) e magnésio (Mg) – multiplicado por 100, dividido pela capacidade de troca catiônica em pH em água igual a 7) foram utilizados os métodos propostos pela EMBRAPA (1997). Para teor de N foi utilizada uma versão modificada da técnica de Kjeldahl de oxidação úmida; para teores de P e foi utilizado espectrofotômetro de absorção molecular, com extrator Mehlich 1 ; para o teor de K foi utilizado fotômetro de chama, também com extrator Mehlich 1. Medidas de P remanescente foram feitas com uso de espectrofotômetro de absorção molecular em solução de CaCl (0,01 mol/L) contendo 60mg/L de P (solução de equilíbrio). Para os teores de Ca e Mg foi utilizado espectrofotômetro de absorção atômica, com extrator KCl (1,0 mol/L). Para teor de matéria orgânica utilizou-se o método de Walkley-Black: oxidação da matéria orgânica com

dicromato de potássio em meio sulfúrico, a partir do qual determinou-se o teor de carbono orgânico do solo que, multiplicado por 1,724, resulta na teor de matéria orgânica. Para medidas de pH em água as amostras de solo foram homogeneizadas em meio aquoso, após o qual procederam-se as leituras de pH com uso de potenciômetro.

Para determinar as proporções texturais (argila, silte e areia) foi utilizado o método do densímetro (de Buoyoucos) (Kiehl, 1979). Nesse procedimento, 50g de amostra são misturados a 200ml de água e 10 ml de solução NaOH (6%) e colocados no dispersor por 15 min. A suspensão resultante é colocada em um cilindro de sedimentação de 1l e medidas de densidade são tomadas após 4 minutos e 2 horas de sedimentação. À partir da densidade e da temperatura aferidas em cada medição infere-se a quantidade de partículas ainda em suspensão (argila + silte na primeira medição; argila na segunda medição).

Variáveis topográficas

As medidas de declividade também foram feitas no centro de cada subparcela, com auxílio de clinômetro (SUUNTO PM-5/1520, Forest Suppliers Inc., Mississipi, EUA). Para tal, o medidor tomou posição no ponto central de cada subparcela e uma baliza (com a altura dos olhos do medidor sinalizada) foi posicionada 10 m em direção perpendicular à da linha central naquele trecho. A inclinação entre a marcação na baliza e os olhos do medidor define o valor de declividade em cada leitura, expresso em porcentagem. Em cada ponto, uma segunda medida foi feita no mesmo sentido (perpendicular à trilha) porém em direção oposta (giro de 180° do observador). Assim, cada valor de declividade representa a média de duas leituras obtidas em um mesmo ponto mas em direções opostas.

A altitude em cada centroide foi aferida durante a obtenção das coordenadas geográficas dos centroides, com auxílio de aparelho GPS (Trimble Juno SA, Forest Suppliers Inc., Mississipi, EUA;

precisão horizontal durante a obtenção de coordenadas : 3 – 5m). Posteriormente, imagens georreferenciadas da área de estudo, obtidas através de satélite RAPID EYE (5m/pixel), permitiram que fosse determinada a distância horizontal entre cada centroide e a borda da mata ripária mais próxima, uma vez que o *datum* do GPS era o mesmo que o das imagens (WGS 84).

Em conjunto, declividade, altitude e distância até a mata ripária são variáveis que expressam a posição das parcelas no relevo e, portanto, podem estar associadas a diferenças em termos de regime hídrico, profundidade e outras características do solo.

Todas as medidas de variáveis ambientais foram tomadas pelo autor com auxílio da equipe de campo do Laboratório de Ecossistemas da UnB.

Biomassa de arbóreas

No intuito de caracterizar a estrutura da vegetação arbórea nas parcelas, essa variável foi calculada a partir dos valores de biomassa lenhosa seca estimada para os indivíduos amostrados no levantamento fitossociológico e da densidade de arbóreas nas subparcelas : $BMA_j = \overline{BM}_j \times DT_j$; onde BMA_j é a biomassa estimada de arbóreas na subparcela j , \overline{BM}_j é a biomassa média dos indivíduos e DT_j é a densidade total de arbóreas nessa subparcela.

Biomassa relativa de decíduas

Para cada subparcela foi calculada a biomassa relativa de decíduas (expressa em porcentagem). Sua definição é a soma da biomassa lenhosa estimada para os indivíduos de espécies decíduas dividida pela biomassa total (soma da biomassa de todos os indivíduos pertencentes às espécies cuja fenologia foliar pôde ser resolvida). Essa variável procurou representar a contribuição relativa desse grupo fenológico para o controle imediato da estrutura e funcionamento do ecossistema (Grime, 1998).

Cobertura de arbóreas

A classificação das formas vegetacionais nas parcelas foi feita levando em consideração a porcentagem de cobertura de arbóreas (Ribeiro & Walter 1998). Isso foi possível uma vez que análises exploratórias revelaram forte relação linear positiva entre área da copa projetada no plano horizontal(m²) e área da base do fuste (cm²) (área projetada = 0,191 + 0,03 área da base; R² = 0,67, valor-p < 0,0001; n = 156 indivíduos). À partir dessa relação estimou-se a área projetada da copa para todos os 1000 indivíduos amostrados no levantamento fitossociológico. Para cada subparcela, a cobertura de arbóreas foi calculada dividindo-se a mediana dos valores de área estimada da copa pelo inverso da densidade total de indivíduos.

Índice Normalizado de Razão de Queima

O histórico de queima na área de estudo foi primeiramente caracterizado pelo autor através de análise de banco de imagens LANDSAT 5 TM de áreas queimadas no Cerrado entre 2002 e 2013 (Moreira de Araújo et al. 2012). Para avaliar a severidade da queima nas parcelas foram calculados os valores de NBR para imagens LANDSAT 5 TM antes e após a queima, seguido pelo cômputo do dNBR, no qual as bandas 4 e 7 correspondem ao infravermelho próximo e ao infravermelho de ondas curtas, respectivamente; NBR_(t-1) e NBR_(t+1) são os valores de NBR pré-fogo e pós-fogo:

$$NBR = \frac{(banda\ 4 - banda\ 7)}{(banda\ 4 + banda\ 7)} \quad dNBR = NBR_{(t+1)} - NBR_{(t-1)}$$

O índice normalizado de razão de queima (*Normalized burn ratio* ;NBR) é utilizado para identificação de áreas queimadas em análises de sensoriamento remoto. Seu cômputo combina as informações das bandas infravermelho próxima e infravermelho de ondas curtas de imagens pós-fogo, resultando em valores que variam de -1 a 1. Valores negativos indicam solo nu, enquanto valores próximos de zero indicam áreas queimadas e valores próximos de 1 indicam que a

vegetação não foi afetada. Para avaliar a severidade da queima na área afetada, entretanto, a diferença entre NBR pré-queima e NBR pós-queima (NBR bitemporal ou dNBR) é mais acurada que o NBR (Escuin et al. 2008). Quando aplicada a áreas queimadas, a técnica dNBR é uma forma de detecção de mudanças causadas pelo fogo, com valores variando de aproximadamente 0 (baixíssima severidade) a aproximadamente 1 (altíssima severidade) (Escuin et al. 2008).

Finalmente, valores de dNBR foram atribuídos às subparcelas, resultante da média dos 4 – 5 *pixels* contidos em cada uma. Nesse estudo, além de caracterizar o histórico de queima para a última década na área de estudo, dNBR é considerado em modelos para comparação dos atributos de arquitetura de copa entre grupos fenológicos (vide sessão Análises Estatísticas), uma vez que a severidade da queima pode ter efeitos substanciais sobre a arquitetura das copas.

Todas as análises de sensoriamento remoto foram efetuadas pelo autor, orientado pela equipe do Laboratório de Processamento de Imagens e Geoprocessamento da Universidade Federal de Goiânia.

ANÁLISES ESTATÍSTICAS

Modelagem de variáveis de arquitetura da copa

Para testar diferenças na arquitetura de copa entre decíduas e sempre-verdes foram ajustados modelos lineares mistos para cada variável resposta: razão de copa e densidade de folhagem. A seleção dos efeitos aleatórios deu-se por comparação do Critério de Informação de Akaike, considerando possíveis quatro estruturas de agrupamento: espécies em parcelas, apenas espécies, apenas parcelas e sem agrupamento (modelo linear simples). Após definida a estrutura do termo aleatório, a seleção das variáveis explicativas deu-se por retirada hierárquica de variáveis. Essa técnica compara o modelo completo - com todas as variáveis de interesse - com modelos reduzidos, através de rodadas sequenciais de retirada de variáveis e comparação via testes de razão de

verossimilhança (Lewis *et al* 2011).

Para modelagem da razão de copa, as variáveis utilizadas no modelo completo foram (1) grupo fenológico, (2) biomassa em relação ao máximo da espécie (biomassa do indivíduo sobre biomassa máxima observada para espécie), (3) interação entre grupo fenológico e biomassa do indivíduo em relação ao máximo da espécie e (4) os valores do índice dNBR registrados nos locais ocupados pelos indivíduos amostrados. A adição da biomassa relativizada para a espécie e da interação teve em vista controlar o potencial efeito ontogenético na arquitetura da copa, ou seja, para considerar a possibilidade de que diferenças entre grupos fenológicos podem se tornar maiores ou menores a depender da idade/porte dos indivíduos considerados. Para considerar o potencial efeito da disponibilidade de nutrientes no solo sobre a razão de copa, o teor de N e o teor de P, para ambas as profundidades de coleta, foram adicionados ao modelo como covariáveis.

Para densidade da folhagem foram utilizadas as variáveis grupo fenológico, biomassa lenhosa seca estimada e dNBR. A variável biomassa foi adicionada ao modelo visando controlar para potencial efeito do porte do indivíduo, independente de seu estágio ontogenético. Indivíduos com maior biomassa lenhosa possuem copas maiores e com mais ramos para sustentação, o que presumivelmente causa maiores valores de densidade da folhagem. Tal efeito pode causar variação alheia à fenologia foliar, mas às diferenças entre indivíduos em termos de investimento na parte aérea. Também foram consideradas as covariáveis (edáficas) utilizadas no modelo de razão de copa.

Para garantir normalidade e homoscedasticidade os dados de razão de copa e densidade de folhagem foram transformados para logaritmo natural. Ainda que a utilização de modelos mistos permita correlação dentro dos grupos definidos *a priori*, para todos os modelos (i.e.: completos e reduzidos) foi aplicada análise gráfica de correlogramas, visando adequação à premissa de independência espacial. A análise de correlogramas deu-se em nível de parcelas (amplitude das classes de distância entre indivíduos igual a 250m) e de subparcelas (amplitude das classes de

distância entre indivíduos igual a 50m). Os correlogramas foram construídos a partir dos resíduos do modelo reduzido e das coordenadas dos indivíduos amostrados em campo. Foram utilizadas 1000 re-amostragens e em caso de valores significativos ($\alpha = 0.05$) do índice de correlação de Moran para determinada classe de distância (i.e.: violação da premissa de independência das amostras mesmo após adição do termo aleatório), foi utilizada a técnica de filtragem espacial baseada em autovetores (Peres-Neto 2006; mas veja Legendre & Legendre 1998). Os resultados das checagens de premissa estão apresentados no Anexo (Figuras 1A – 7A). Todas as análises foram executadas no programa R, com utilização dos pacotes “nlme”, “spdep” e “ncf” (R Development Core Team 2011).

Biomassa relativa dos grupos fenológicos

Análises exploratórias revelaram marcante estrutura espacial dos dados de biomassa relativa estimada, impossibilitando a aplicação de teste-T de uma amostra para testar a hipótese de contribuição equitativa entre grupos (biomassa relativa de decíduas = biomassa relativa de sempre-verdes = 50%). Assim, para averiguar se há contribuição diferencial dos grupos para a estrutura e funcionamento do ecossistema estudado, primeiramente calculou-se apenas o intercepto de um modelo de regressão, cuja variável resposta é a biomassa relativa de decíduas centralizada em 50, ou seja, a subtração entre essa variável e o parâmetro hipotético de 50% (representando contribuição equitativa dos grupos). Para considerar a autocorrelação espacial nos dados, adicionou-se parcelas como termo aleatório. Nessa abordagem, a hipótese nula é de que o intercepto do modelo não é significativamente diferente de zero, ou seja, H_0 : biomassa relativa de decíduas – 50 = 0, representando a hipótese de contribuição equitativa dos grupos fenológicos em termos de biomassa relativa. Os gráficos de resíduos e correlogramas do modelo ajustado encontram-se no Anexo (Figuras 1A – 7A). A análise foi integralmente conduzida no programa estatístico R (R

Development Core Team 2011).

Seleção de modelos da biomassa relativa de decíduas

Para a construção de modelos da biomassa relativa de decíduas foram testadas correlações entre todas as variáveis obtidas nas parcelas (vide Caracterização das parcelas). O critério para inclusão de variáveis ao modelo completo foi: nenhum valor significativo de auto correlação de Spearman maior que 0,75 (alfa = 0,05). No caso de três variáveis serem correlacionadas, optou-se pela manutenção daquela que apresentou menor número de correlações significativas com as demais variáveis. Em seguida, as variáveis selecionadas foram utilizadas para a construção do modelo de regressão linear completo.

O passo seguinte consistiu na construção de todos os modelos possíveis através de algoritmo recombinação das variáveis utilizadas no modelo completo, além do cálculo de AIC para cada ajuste. Os dez modelos com menor valor de AIC foram selecionados para avaliação dos termos preditores. Todas as etapas dessa análise foram executadas no ambiente de análise estatística R (R Development Core Team 2011).

RESULTADOS

Estrutura e composição da vegetação arbórea

Foram amostrados 1000 indivíduos pertencentes a 59 espécies, 49 gêneros e 30 famílias. Os valores totais encontrados para densidade e dominância absolutas foram 959 ind./ha e 8,0 m²/ha, respectivamente (Tabela 1A). A biomassa lenhosa seca total, considerando as dez parcelas, foi estimada em 13,4 Mg/ha (min. = 3,4 Mg/ha; max.=36,6 Mg/ha; Figura 7). A altura média dos indivíduos foi de 3,2 m (mediana = 2,8 m; coeficiente de variação (CV)= 51,4%). Verificou-se que um total de 109 indivíduos pertence a uma população de híbridos de *Kielmeyera coriacea* e *K. grandiflora*, como indicado pela morfologia foliar (especialmente cor das folhas jovens e disposição

das nervuras inter-secundárias de folhas maduras), disposição das folhas nos ramos e aspecto do ritidoma. Apesar dos híbridos serem relativamente numerosos (Tabela 1A; Anexo), optou-se por não considerar tais indivíduos para análise de arquitetura da copa ou para cálculo da biomassa relativa dos grupos fenológicos uma vez que não se pode inferir sobre a capacidade reprodutiva dos híbridos, viabilidade e persistência dessa população.

As quinze espécies com maior IVI – utilizadas para análise de arquitetura de copa –, assim como a distribuição do número de indivíduos amostrados nas dez parcelas, estão relacionadas na Tabela 1. As 15 espécies de maior IVI somaram 75 % do IVI total e 72% da biomassa total estimada (Tabela 1). A parcela 4500 S apresentou marcante predomínio de decíduas (biomassa relativa = 91%, coeficiente de variação = 3%), de forma que não foi possível selecionar indivíduos sempre-verdes para medidas de arquitetura de copa nessa parcela. Para cada espécie, procurou-se selecionar indivíduos ao longo do maior número possível de parcelas (Tabela 1), mas uma distribuição idealmente balanceada foi limitada pela distribuição agregada de algumas espécies.

Considerando os 156 indivíduos amostrados (10 – 11 indivíduos por espécie; Tabela 1), a média do diâmetro do caule (a 30 cm do solo) foi igual a 11,7 cm (mediana igual a 11,1 cm, CV = 37,8%) e a altura média dos indivíduos foi de 3,7 m (mediana = 3,7, CV = 27,1%) (Tabela 2). Com relação aos parâmetros de copa; a área média da copa (projetada no plano horizontal) foi igual a 3,4 m² (mediana = 2,4 m²; CV = 86,5%) com o valor médio calculado para o IAFc de 1,42 (mediana = 1,36; CV = 41,3%). A média da razão de copa foi igual a 51,8% (mediana = 50%, CV = 26,2%), com decíduas tendendo a apresentar valores maiores (decíduas: média = mediana = 52,5%, CV = 25,3%; sempre-verdes: média = 50%, mediana = 0,47%, CV = 27,7%; Tabela 2). Houve tendência de maior volume médio da copa em decíduas (média geral= 1,2 m³, mediana = 0,5 m³, CV = 101,4%; decíduas: média = 1,3 m³, mediana= 0,9m³, CV = 95,9%; sempre-verdes: média = 0,8 m³, mediana = 0,5 m³, CV=100,3%), o que está associado ao menor valor de densidade média de

folhagem nesse grupo (média geral=5,2 m²/m³, mediana = 5,1 m²/m³, CV = 55,8%; decíduas: média = 4,7m²/ m³, mediana= 4,3 m²/m³, CV = 49,3%; sempre-verdes: média = 6,4 m²/m³, mediana = 5,1 m²/m³, CV=57,2%; Tabela 2).

Tabela 1. Distribuição dos indivíduos utilizados para medidas de arquitetura de copa nas parcelas do módulo ComCerrado – SISBIOTA no Parque Nacional de Brasília; os valores indicam o número de indivíduos de cada espécie (linhas) em cada parcela (colunas). Os indivíduos pertencem às 15 espécies com maior índice de Valor de Importância na comunidade arbórea amostrada.

Espécies	Parcela										n
	1500N	1500S	2500N	2500S	3500N	3500S	4500N	4500S	500N	500S	
Sempre verdes	6	4	8	14	6	2	4		3	5	52
<i>Eriotheca pubescens</i>	3	1	2	1	1	2			1		11
<i>Ouratea hexasperma</i>	3	2	1		2				2	1	11
<i>Roupala montana</i>			3	4	2		1				10
<i>Salacia crassifolia</i>		1		3	1		3			2	10
<i>Styrax ferrugineus</i>			2	6						2	10
Decíduas	18	11	14	9	4	10	9	9	9	11	104
<i>Annona crassiflora</i>	3	3								4	10
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	3	2				1	3		2		11
<i>Byrsonima verbascifolia</i>	3		2			1	1		2	1	10
<i>Caryocar brasiliense</i>	2				1	3			2	2	10
<i>Dalbergia miscolobium</i>	1		4	4					1		10
<i>Kielmeyera coriacea</i>	1	3	2	1		1		2		1	11
<i>Plenckia populnea</i>		1	1	2			2	4			10
<i>Qualea grandiflora</i>	3	1	1		2	1			1	2	11
<i>Qualea parviflora</i>	2		2	1	1	2			1	1	10
<i>Stryphnodendron adstringens</i>		1	2	1		1	3	3			11
Total	24	15	22	23	10	12	13	9	12	16	156

Tabela 2. Descritores da amplitude e tendência central da distribuição dos valores encontrados para atributos de arquitetura de copa em 156 indivíduos pertencentes às 15 espécies com maior índice de Valor de Importância na comunidade arbórea amostrada (dez parcelas do módulo ComCerrado – SISBIOTA no Parque Nacional de Brasília). Grupos funcionais são apresentados em separado para efeito de comparação. DAS = diâmetro do caule a 30 cm do solo; Altura = altura total do indivíduo; Razão de copa = proporção da altura total do indivíduo ocupada pela copa; Área projetada = área da copa projetada sobre o plano horizontal; LAIc = Índice de área foliar da copa; DenF = densidade de folhagem.

	Sempre-verdes			Decíduas			Global		
	Mediana	Mínimo	Máximo	Mediana	Mínimo	Máximo	Mediana	Mínimo	Máximo
DAS (cm)	9,9	5,4	28,6	11,6	5,0	25,5	11,1	5,0	28,6
Altura (m)	3,6	1,7	5,6	3,9	1,9	5,7	3,7	1,7	5,7
Razão de copa (%)	47,0	22,0	84,0	52,5	17,0	82,0	50,0	17,0	84,0
Volume da copa (m ³)	0,5	0,1	4,6	0,9	0,1	5,7	0,8	0,1	5,7
Área projetada (m ²)	2,1	0,5	15,8	2,6	0,6	14,8	2,4	0,5	15,8
LAIc	1,3	0,3	3,0	1,4	0,2	3,0	1,4	0,2	3,0
DenF (m ² /m ³)	5,1	1,3	17,8	4,3	0,9	11,1	4,5	0,9	17,8

Histórico de queima e variáveis ambientais nas parcelas

Dos quatro eventos de queima registrados para o Parque Nacional de Brasília entre 2002 e 2013, somente um ocorreu na área de estudo. Em 20/09/2010, teve início um incêndio que se alastrou amplamente pela paisagem do parque, atingindo toda a área onde depois foram instaladas as parcelas do módulo (2012). A maioria dos valores de dNBR estão próximos de um, o que indica que o evento de queima ocorrido em 20/09/2010 foi de alta severidade (Figura 4). Houve pequena variação de dNBR (média global = 0,96; CV variando de 1,2% a 14,8%) e as parcelas mais afetadas foram 500N, 500S, E 1500N. A parcela 4500S apresentou o menor valor médio e a maior variação interna na intensidade de queima (coeficiente de variação igual a 57%, Tabela 3).

As parcelas amostrais compreendem três tipos de formação vegetal, pertencentes à fitofisionomia savânica denominada cerrado sentido restrito (Ribeiro & Walter 1998): cerrado ralo (5 – 20% de cobertura arbórea; parcela 4500N); cerrado denso (50 – 80% de cobertura de arbóreas, sem formação de dossel contínuo; parcelas 2500N, 3500N, 3500S) e cerrado típico (20 – 50% de cobertura de arbóreas; demais parcelas) (Tabela 3). As seis parcelas de cerrado típico não

apresentaram padrão de distribuição em relação ao relevo, ocorrendo em diversas distâncias em relação à borda da mata ripária (28 – 1381 m) e em variadas cotas de altitude (1090 – 1145 m). As parcelas 2500S e 4500S compreendem formações vegetais de ecótono: encontram-se muito próximas à vegetação ripária (164 m e 28m, respectivamente), configurando uma transição abrupta de savana para floresta (Tabela 3; Figura 1). A vegetação na parcela 4500N representa uma transição savana - campo, típica de áreas onde o solo não é tão profundo, como indicado por sua baixa biomassa de arbóreas (3,4 kg/ha), proximidade da mata (248 m) e inclinação comparativamente elevada (0,6%) (Tabela 3).

Considerando as dez parcelas, a inclinação média variou de 0% a 1% (média = 0,4%). Os valores aferidos para as cotas de altitude variaram de 1090 m a 1145 m (amplitude = 55m; média = 1111 m). A distância até a borda da mata ripária mais próxima variou de 10m a 1451m (média = 627 m) (Tabela 5). Esses números indicam que a área de estudo situa-se sobre relevo suave; ou seja, não há declive acentuado entre áreas de interflúvio e áreas próximas às calhas de drenagem (vales), com as parcelas diferindo principalmente quanto à distância até a mata ripária. Estas três variáveis topográficas capturaram a disposição das parcelas no terreno de forma redundante, pois apresentaram-se altamente correlacionadas (correlação de Spearman $> 0,8$ e valor - $p < 0,01$ para todos os pares possíveis).

Com relação às variáveis edáficas, as menores variações foram apresentadas pelo pH do solo em ambas as profundidades (média global de 0 a 10 cm = 5,1; média global de 10 a 20 cm = 5,2 ; CV = 0,5% a 3,5% em ambas as profundidades; Tabela 5) e pelo teor de matéria orgânica em ambas as profundidades (média global de 0 a 10 cm = 4,2 dag/kg; média global de 10 a 20 cm = 3,5 dag/kg; CV = 2,5% a 24,4% considerando as duas profundidades; Tabela 5). As parcelas 2500S e 4500S apresentaram valores maiores de pH superficial (respectivamente 5,2 e 5,3) e matéria orgânica em ambas as profundidades (respectivamente: 5,2 dag/kg de 0-10cm e 4,5 dag/kg de 10-

20cm; 6,1dag/kg de 0-10cm e 5,0 dag/kg de 10-20cm), reforçando a natureza ecotonal (savana - floresta) dessas parcelas. Os teores de fósforo variaram de 0,6 a 1,1 mg/dm³ em 0 – 10 cm de profundidade e de 0,6 a 1,2 mg/dm³ em 10 – 20 cm. As duas parcelas transicionais, 2500S e 4500S, apresentaram os maiores coeficientes de variação para a profundidade 0 – 10 cm (respectivamente 44,4% e 42,6%, demais parcelas variando de 10,2% a 31,2%; CV global = 29,5%, Tabela 5), indicando influência do ambiente florestal adjacente. Também houve variação considerável nos valores de fósforo remanescente, tanto na escala de parcelas (6,5 a 18,2 mg/dm³ considerando ambas as profundidades; média global igual a 11,3 e 10,5 mg/dm³ para 0 – 10 cm e 10 -20 cm de profundidade, respectivamente) quanto de subparcelas (CV variando de 6% a 22,8% em 0 – 10 cm de profundidade e de 4,4 a 30,8% em 10 – 20 cm de profundidade). Os valores obtidos para teor de N caracterizam a natureza distrófica dos solos amostrados (média global = 0,11 e 0,09 dag/kg e CV = 23,5% e 41%, para 0-10 cm e 0-20 cm, respectivamente,). Os valores da razão C:N variaram de 11,4 a 31,5 no solo superficial (CV = 15,9% a 49,7%) e de 10,7 a 34 no solo subsuperficial (CV = 27% a 73,8%) , com coeficientes de variações globais iguais a 40,8% (0 – 10 cm) e 58,2% (10 – 20 cm) (médias globais = 23,6 e 22,4, respectivamente). Para o teor de argila em ambas as profundidades o CV global foi igual a 38,7% e 37,6 %, enquanto a média global foi igual a 57 e 58 % para as camadas superficial e subsuperficial, respectivamente. Os textura dos solos variou de muito argilosa a franco-areno-argilosa

Tabela 3. Variáveis descritivas da vegetação nas parcelas do módulo ComCerrado-SISBIOTA no Parque Nacional de Brasília. BMA = biomassa seca lenhosa estimada para o compartimento arbóreo; CA = porcentagem de cobertura de arbóreas; BMRd = biomassa relativa de decíduas; dNBR= $NBR_{\text{pós-fogo}} - NBR_{\text{pré-fogo}}$. Os caracteres sobrescritos designam a classificação (segundo Ribeiro & Walter 1998) da forma vegetal predominante na parcela: *a* para cerrado ralo, *b* para cerrado típico e *c* para cerrado denso. Os valores em parênteses indicam o coeficiente de variação (%)

VARIÁVEIS VEGETACIONAIS	PARCELAS										
	500N	500S	1500N	1500S	2500N	2500S	3500N	3500S	4500N	4500S	Geral
BMA(kg/m²)	13,1 (24,9)	20,2 (35,1)	17 (24,8)	9,4(42,6)	18,1(34,2)	10,4 (42)	30,1(29,4)	36,6 (27,3)	3,4 (58,3)	8,2 (55,1)	13,4 (70,4)
CA(%)	35,9 ^b (44,8)	33,5 ^b (26,1)	41,8 ^b (25,4)	20,2 ^b (34,5)	52,1 ^c (24,8)	32,5 ^b (73,8)	54,7 ^c (29,2)	67,7 ^c (22,7)	7,8 ^a (52,7)	24,9 ^b (69,9)	37,1 ^b (57,5)
BMRd (%)	81,4 (11,5)	58,9 (30,7)	68,7 (31,4)	79 (13,9)	59,3 (16,5)	55,6 (46,1)	77,1 (30)	85,1 (25,5)	91,4 (3)	62,2 (32,8)	71,9 (28)
dNBR	1,11 (2,2)	1,14 (2,3)	1,12 (2,3)	1 (1,2)	0,94 (11,7)	0,96 (6,5)	0,95 (14,4)	0,92 (11,9)	0,9 (14,8)	0,74 (57,7)	0,96 (19,7)

Tabela 4. Variáveis descritivas da vegetação nas parcelas do módulo ComCerrado-SISBIOTA no Parque Nacional de Brasília. InclM = inclinação média em porcentagem; Altitude = metros acima do nível do mar ; DistMata = distância até a borda da mata ripária mais próxima; Altitude = metros acima do nível do mar.

VARIÁVEIS TOPOGRÁFICAS	PARCELAS										
	500N	500S	1500N	1500S	2500N	2500S	3500N	3500S	4500N	4500S	Geral
Inclinação (%)	0,18	0,33	0,45	0,52	0,44	0,80	0,14	0,09	0,60	0,69	0,4
Altitude (m)	1112	1145	1091	1115	1097	1090	1131	1124	1099	1102	1111
Dist. Mata (m)	1137	1381	485	692	452	164	1209	876	248	28	667

Tabela 5. Variáveis edáficas (0 a 10 cm e 10 a 20 cm de profundidade) quantificadas nas parcelas do módulo ComCerrado-SISBIOTA no Parque Nacional de Brasília. V = índice de saturação de bases; P = teor de fósforo, N = teor de nitrogênio; pH = pH em água. Os valores em parênteses indicam o coeficiente de variação (%).

VARIÁVEIS EDÁFICAS	PARCELAS										
	500N	500S	1500N	1500S	2500N	2500S	3500N	3500S	4500N	4500S	Geral
% Argila ₀₋₁₀	78 (3,7)	26 (21,9)	75 (5,7)	24 (21,7)	67 (16,8)	67 (6,5)	58 (18,8)	80 (1,6)	32 (9,2)	78 (6,4)	57 (38,7)
%Argila ₁₀₋₂₀	71 (5,7)	41,3 (51,8)	76 (6,4)	24 (18)	56 (13,4)	68 (7,2)	59 (20,7)	81 (2,4)	36 (5,8)	75 (10,2)	58 (37,6)
MO ₀₋₁₀ (dag/kg)	5,3 (6,2)	2,3 (23,6)	5,3 (15,5)	2,4 (8,1)	4,0 (13,9)	5,2 (1,2)	4,0 (23,3)	5,0 (9,8)	2,6 (6,1)	6,1 (19,3)	4,2 (33,5)
MO ₁₀₋₂₀ (dag/kg)	4,4 (3,9)	1,9 (18,2)	4,3 (7,5)	1,9 (4)	3,3 (16,6)	4,5 (21,6)	3,0 (24,3)	4,4 (2,5)	2,4 (12)	5,0 (3,7)	3,5 (32,5)
N ₀₋₁₀ (dag/kg)	0,12 (20,6)	0,10 (33,4)	0,10 (7,3)	0,13 (16,9)	0,12 (9,7)	0,11 (20,9)	0,11 (25,8)	0,13 (26,1)	0,08 (20,7)	0,12 (25,9)	0,11 (23,5)
N ₁₀₋₂₀ (dag/kg)	0,08 (45,1)	0,07 (30,2)	0,08 (29,9)	0,09 (51,2)	0,11 (20,6)	0,10 (24,2)	0,11 (46,2)	0,08 (44,3)	0,06 (25,3)	0,10 (56,1)	0,09 (41)
C:N ₀₋₁₀	25,6 (15,9)	11,9 (49,7)	31,5 (15,9)	11,4 (21)	19,2 (21,7)	25,6 (27,9)	24,2 (32,5)	24,1 (22,3)	17,3 (25,8)	26,2 (48,5)	23,6 (40,8)
C:N ₁₀₋₂₀	24,3 (55,6)	16,1 (46,5)	28,1 (45,7)	10,7 (57,3)	19,4 (18,7)	21,4 (27,1)	13,4 (73,8)	34 (46,4)	22,7 (27)	34 (62,1)	22,4 (58,2)
P ₀₋₁₀ (mg/dm ³)	0,9 (23,3)	1,1 (14,4)	1 (23,3)	1 (29)	0,8 (10,2)	0,7 (44,4)	1 (18,9)	0,6 (31,2)	0,7 (15,4)	0,8 (42,6)	0,9 (29,5)
P-rem ₀₋₁₀ (mg/dm ³)	7,4 (6)	18,2 (22,8)	7,9 (12,9)	19,1 (9,9)	9,9 (11,9)	7,3 (31,8)	11,1 (15)	9,6 (12)	13,1 (17,8)	9,9 (6)	11,3 (39,2)
P ₁₀₋₂₀ (mg/dm ³)	0,9 (24,5)	0,8 (31,9)	1,2 (30,9)	0,9 (12,1)	0,8 (11,8)	0,6 (28,3)	0,6 (43)	0,6 (30,5)	0,7 (22,8)	0,7 (33,9)	0,8 (35,1)
P-rem ₁₀₋₂₀ (mg/dm ³)	6,6 (15,7)	17 (13,6)	7,9 (16)	18,7 (17,3)	8,8 (15,4)	6,5 (30,8)	9,9 (4,4)	9 (13,1)	10,6 (12,4)	9,4 (7,2)	10,5 (40,6)
V ₀₋₁₀ (%)	4,8 (15,4)	6,9 (35,6)	4,7 (24,4)	6,3 (16)	4,4 (13,7)	6,5 (18,3)	5 (17,7)	3,7 (11)	9,1 (7,8)	6,3 (22)	5,8 (32,1)
V ₁₀₋₂₀ (%)	4,6 (22,8)	6,4 (24,5)	5,7 (16,3)	5,9 (17,4)	4,1 (37,8)	6,8 (16,8)	5,9 (21,9)	3,6 (10,9)	8,5 (5,9)	6 (6,5)	5,8 (28,8)
pH ₀₋₁₀	5,1 (1,2)	5,1 (1,2)	5,1 (0,9)	5(1,2)	5,2 (1,1)	5,2 (1,2)	5,1 (0,9)	5 (1,4)	5,1 (0,6)	5,3 (3,6)	5,1 (2)
pH ₁₀₋₂₀	5,3 (1,7)	5,1 (1)	5,3 (1,2)	5,1 (0,9)	5,2 (0,5)	5,3 (1,3)	5,2 (1,1)	5,2 (1,3)	5,2 (1,6)	5,3 (3)	5,2 (2)

Arquitetura de Copa

Com relação à razão de copa, maior intensidade no evento de queima anterior promoveu maior proporção da altura total ocupada pela copa, enquanto maiores valores de N total (10 – 20 cm) promoveram menor razão de copa. Não foi verificado efeito da ontogenia ou da fenologia foliar. Tais inferências devem-se ao fato de que foi observada relação positiva significativa entre razão de copa e dNBR (razão de verossimilhança = $RV = 7,3$; graus de liberdade = $gl = 1$; valor-p = $0,0071$; Tabela 6) e relação negativa significativa entre N total (10 – 20 cm) e razão de copa ($RV = 9,2$; $gl = 1$; valor-p = $0,0024$). Não foi encontrada relação significativa com a interação entre biomassa relativizada para a espécie e grupo fenológico (razão de verossimilhança ($RV = 0,39$; graus de liberdade ($gl = 1$; valor-p = $0,53$; Figura 5), ou com esses fatores separadamente ($RV = 2,8$; $gl = 1$; valor-p = $0,094$ e $RV = 0,55$; $gl = 1$; valor-p = $0,46$ para biomassa relativizada e grupo fenológico, respectivamente). Nenhuma das demais covariáveis edáficas apresentou efeito significativo sobre a razão de copa (P disponível de 0-10 cm: $RV = 0,37$; $gl = 1$; valor-p = $0,54$ – P disponível 10-20cm: $RV = 1,75$; $gl = 1$; valor-p = $0,19$ – N total 0-10 cm: $RV = 0,55$; $gl = 1$; valor-p = $0,46$).

A estrutura do termo aleatório que apresentou menor valor de AIC foi o agrupamento de espécies em parcela, indicando estrutura espacial e filogenética dos dados. Essa inferência é corroborada pela estimativa do desvio padrão do intercepto devido à variável aleatória “parcela” ($0,082$) e devido ao agrupamento de espécies em parcelas ($0,122$), relativamente próximos ao valor estimado para o desvio padrão dos resíduos ($0,211$). Não houve necessidade de aplicação de filtros ambientais (Anexo).

A densidade de folhagem (transformada para logaritmo natural) foi significativamente maior nas espécies sempre-verdes que nas espécies decíduas ($RV = 4,013$; $df = 1$; valor-p = $0,045$; Figura 5). Houve efeito significativo da biomassa lenhosa seca estimada ($RV = 6,262$; $df = 1$; valor-p =

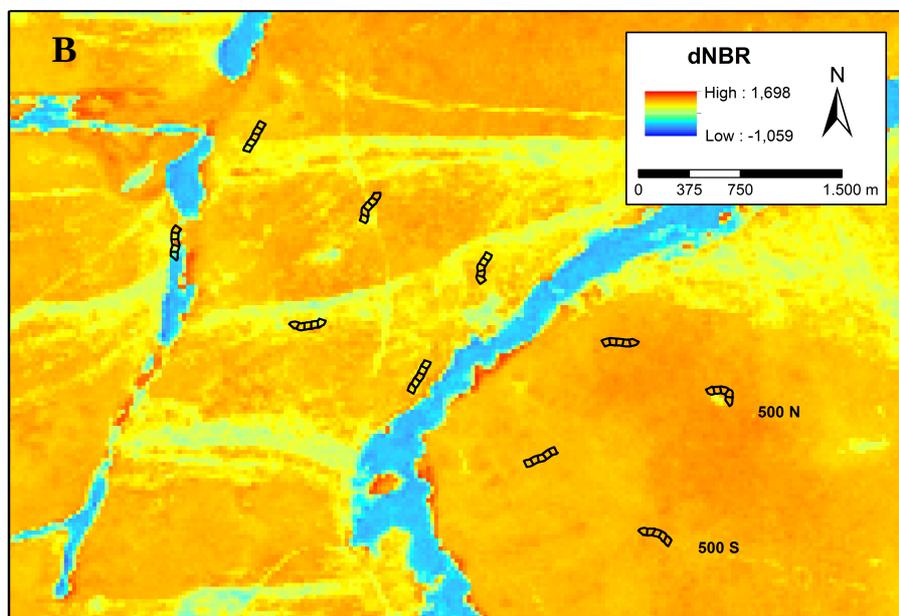
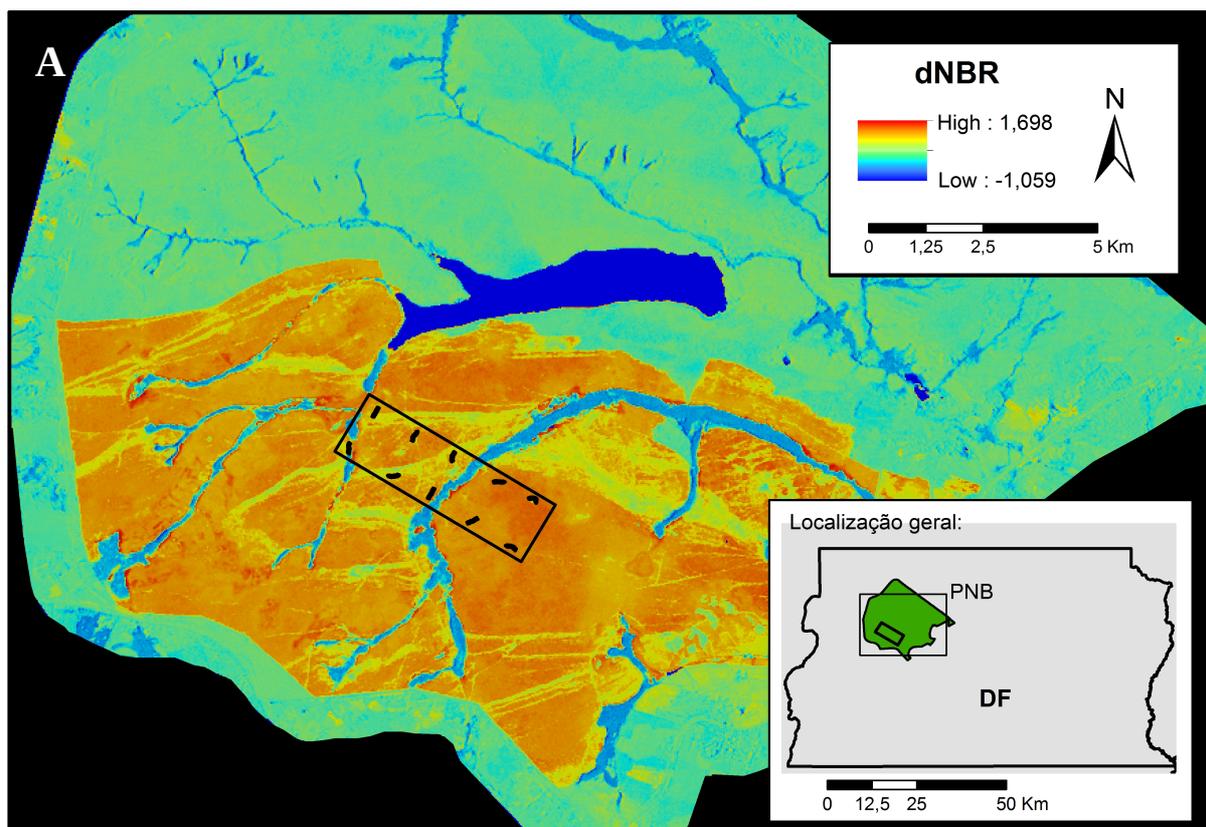


Figura 4. Disposição geral da área queimada, incluindo a localização do módulo ComCerrado-SISBIOTA (A) e mapa dos valores de dNBR nas parcelas (B), calculados à partir de imagens LANDSAT TM antes o após o evento de queima ocorrido em 20/09/2010 no Parque Nacional de Brasília. Para cálculo do dNBR foram usadas imagens de 10/09/2010 e 23/09/2010.

0,0123), indicando que a densidade de folhagem na copa é influenciada pela biomassa do indivíduo (Tabela 6). Não foi encontrado efeito da intensidade do evento de queima passado na densidade de folhagens (dNBR; $RV = 2,271$; $df = 1$; $\text{valor-p} = 0,132$). As covariáveis edáficas não apresentaram relação significativa com a densidade de folhagem ($RV < 2,1$ e $\text{p-valor} > 0,14$ para todas as covariáveis em ambas as profundidades). A estrutura do termo aleatório que apresentou menor valor de AIC foi o agrupamento em parcelas (desvio padrão do intercepto = 0,073; desvio padrão dos resíduos = 0,52). Não foi necessária aplicação de filtro ambiental (Anexo).

Biomassa relativa dos grupos fenológicos

A análise da contribuição dos grupos fenológicos em termos de biomassa relativa, indicou predominância de decíduas, com esse grupo correspondendo a aproximadamente 72% da biomassa lenhosa nas parcelas. O intercepto do modelo para biomassa relativa de decíduas centralizada em 50% foi estimado em 21,9% (erro padrão = 3,97; $gl = 40$; $\text{valor-p} < 0,0001$). Ainda, a abordagem utilizada - combinando o desenho amostral adotado com utilização de modelos mistos - provou-se eficaz para caracterização e análise da heterogeneidade ambiental em ecossistemas de cerrado. Isso é indicado pelo desvio padrão estimado para o intercepto devido à inclusão do efeito aleatório “parcelas”, igual a 9,72, o que representa uma porção substancial da variabilidade dos dados (desvio padrão dos resíduos = 17,84).

Na Figura 6 pode-se observar que em todas as parcelas é marcante o predomínio de decíduas, caracterizando um padrão consistente quando considerada a escala das parcelas e indicando contribuição majoritária desse grupo funcional para o sistema estudado, nessa escala. Entretanto, as parcelas diferem quanto à sua variação interna, caracterizando heterogeneidade da contribuição relativa dos grupos fenológicos em escala de subparcelas. Isso também é indicado pela variação capturada pela adição do termo aleatório “parcelas”. Não foi necessária a aplicação de

filtros espaciais (Anexo).

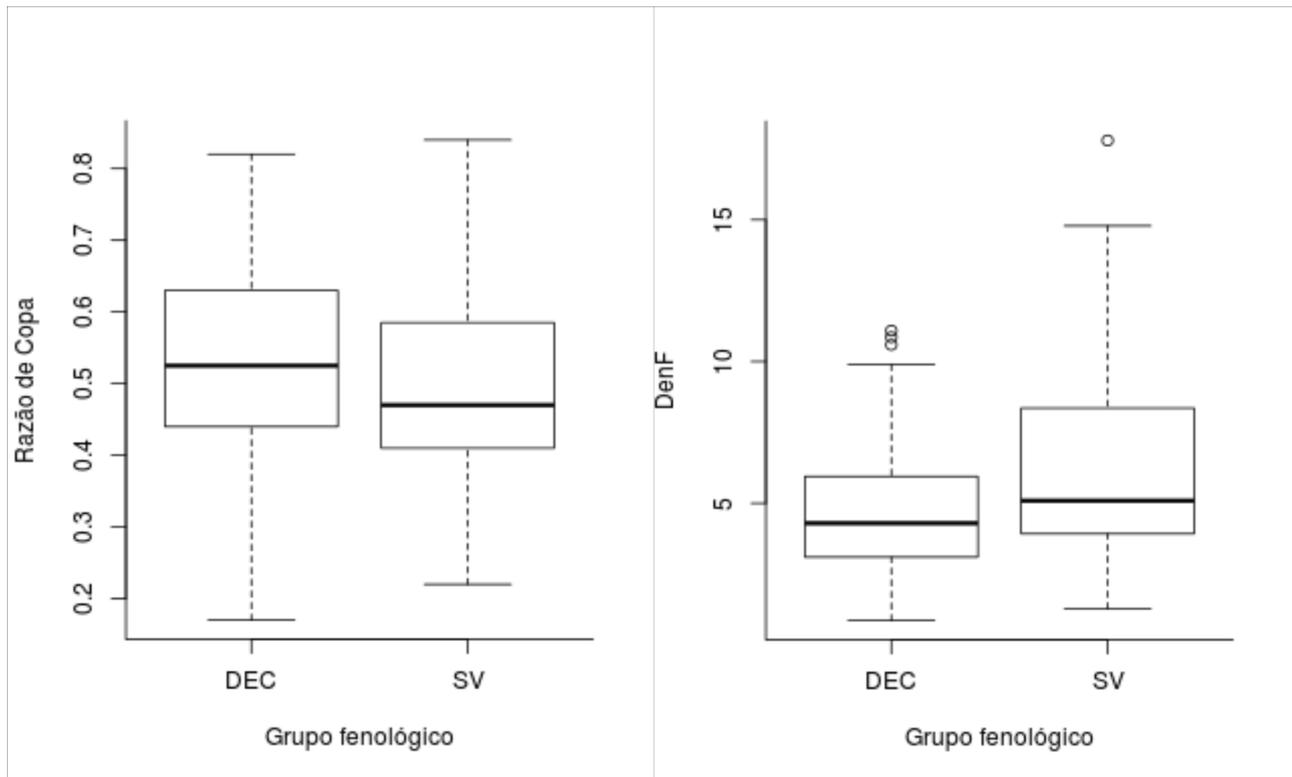


Figura 5. Razão de copa e densidade de folhas na copa (DenF; em m^2/m^3) para os dois grupos fenológicos considerados. Os 156 indivíduos arbóreos foram amostrados durante a estação chuvosa e pertencem às 15 espécies de maior índice de Valor de Importância (IVI) no módulo ComCerrado - SISBIOTA do Parque Nacional de Brasília.

Tabela 6. Termos preditores significativos e valores estimados dos respectivos coeficientes para os modelos lineares mistos de razão da copa e densidade de folhagem. As duas variáveis respostas foram transformadas para logaritmo natural anteriormente à análise. $dNBR$ é o índice de intensidade de queima, $N_{(10-20)}$ é o teor de N total no solo em 10 – 20 cm de profundidade, FenF é a fenologia foliar (DEC=decíduas, SV=sempre-verdes), BM é a biomassa lenhosa seca estimada e EP é o erro padrão do parâmetro estimado. Os 156 indivíduos arbóreos foram amostrados durante a estação chuvosa e pertencem às 15 espécies de maior índice de Valor de Importância no módulo ComCerrado - SISBIOTA do Parque Nacional de Brasília.

Modelo	Termo preditor	Estimativa±EP
Razão de copa	Intercepto	-0,899±0,151
	$dNBR$	0,385±0,142
	$N_{(10-20)}$	-1,922±0,628
Densidade da folhagem	Intercepto	1.547±0.088
	FenF	
	DEC	0.244±0.120
	SV	-0.01±0.003

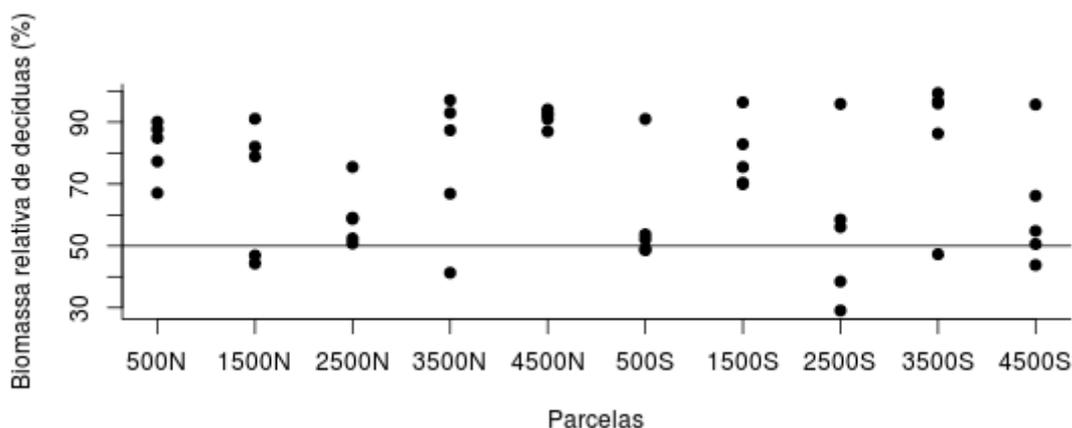


Figura 6. Sumário dos valores obtidos para biomassa relativa de decíduas nas parcelas de cerrado sentido restrito do módulo ComCerrado – SISBIOTA no Parque Nacional de Brasília. Cada ponto corresponde à biomassa lenhosa seca relativa estimada para as decíduas em uma subparcela de 50 x 40 metros (n=50). A linha em preto indica a situação hipotética de contribuição equitativa dos grupos (50%).

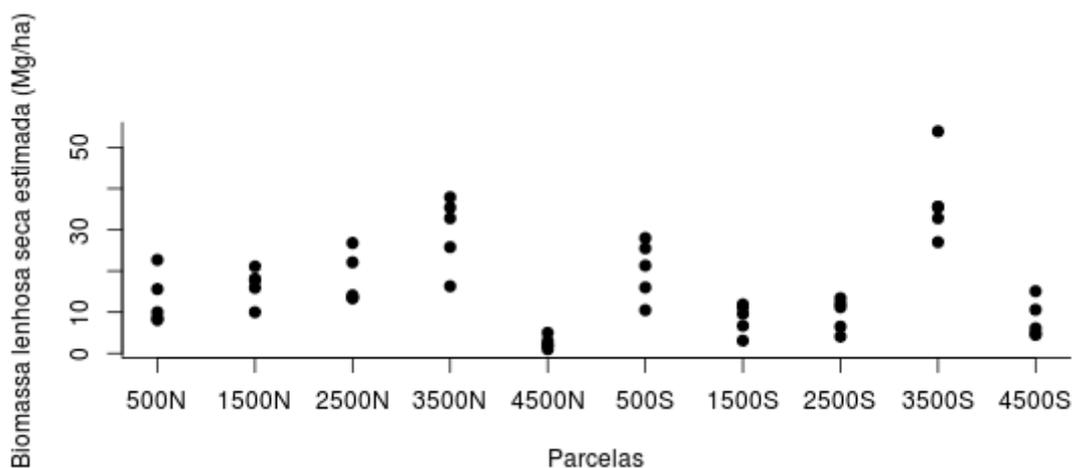


Figura 7. Sumário dos valores obtidos para biomassa lenhosa seca estimada nas parcelas de cerrado sentido restrito do módulo ComCerrado – SISBIOTA no Parque Nacional de Brasília. Cada ponto corresponde à biomassa lenhosa seca total em uma subparcela de 50 x 40 metros (n=50).

Distribuição da biomassa de decíduas

Primeiramente examinou-se a matriz de correlações dos atributos ambientais (vide Metodologia), nove variáveis foram selecionadas para construção dos modelos de biomassa relativa de decíduas: pH em água, distância horizontal até a mata ripária mais próxima (DistMata), P disponível de 0-10 cm (P_{0-10}), P disponível de 10-20 cm (P_{10-20}), teor de N de 0-10 cm (N_{0-10}), teor de

N de 10-20 cm (N_{10-20}), índice de saturação de bases de 0-10 cm (V_{0-10}), matéria orgânica do solo de 0-10 cm (MO_{0-10}) e teor de argila no solo de 0 – 10 cm (arg_{0-10}). Assim, o modelo completo adotado ficou na forma:

$$biomassa\ relativa\ de\ decíduas \sim pH_{0-10} + DistMata + P_{0-10} + P_{10-20} + N_{0-10} + N_{10-20} + V_{0-10} + MO_{0-10} + arg_{0-10}$$

Considerando essas variáveis, foram construídos os 512 modelos possíveis por recombinação. Os valores de AIC calculados para modelo nulo e para o modelo completo são respectivamente, 394,3 e 398,5. O modelo com AIC mínimo apresentou apenas pH superficial como variável preditora e essa variável aparece em todos os dez modelos com menor valor de AIC. Ainda, destaca-se o fato de que nove entre esses dez modelos contém apenas variáveis edáficas, evidenciando influência marcante de características do solo na distribuição dos grupos fenológicos (Tabela 7). Considerando o modelo de melhor ajuste (menor AIC) obtemos os seguintes coeficientes:

$$biomassa\ relativa\ de\ decíduas = 497.57 - 82.12 pH_{0-10}$$

Os valores estimados para o coeficientes de inclinação indica relação negativa do pH nas camadas superficiais do solo com a distribuição de decíduas nas parcelas. A forma dessa relação deve-se aos valores mais altos de pH obtidos nas parcelas caracterizadas por transição savana – floresta, permitindo inferir que nesses ambientes o predomínio de decíduas é menor. Apesar de apresentar um poder de explicação relativamente baixo ($R^2 = 0.1621$), a inclinação da reta ajustada sugere forte influência do pH. Essa tendência é corroborada pela análise da Figura 8, onde estão representados o intervalo de confiança (95%) para os valores preditos e a reta ajustada via regressão linear. A distribuição dos maiores valores de pH do solo está associada ao uma menor distância até a mata ripária, assim como uma variabilidade dessa variável na escala de 50 – 250 m (Tabela 5).

A inclusão das demais variáveis ao modelo de regressão não representa melhora substancial em termos de AIC, como indicado pela diferença de apenas 2 pontos entre o valor calculado para o modelo com menor AIC (melhor ajuste) e aqueles referentes aos demais modelos (Tabela 7). Ainda,

há baixo poder de explicação associado à relação entre biomassa relativa de decíduas e as demais variáveis ($R^2 < 0,10$ para todas as regressões; exemplos: Figuras 9 - 11).

Tabela 7. Dez menores valores de AIC - calculados para os 512 modelos construídos à partir do modelo completo de BMRd- e seus respectivos termos preditores. A diferença entre o AIC calculado para o modelo ganhador e os demais modelos é denotado por ΔAIC . As variáveis utilizadas foram pH em água (pH_{0-10} ; 0-10 cm), distância horizontal até a mata ripária mais próxima (DistMata), teor de P superficial (P_{0-10} ; 0-10 cm), teor de P subsuperficial (P_{10-20} ; 10-20 cm), teor de N subsuperficial (N_{10-20} ; 10-20 cm), teor de argila subsuperficial (arg_{10-20} ; 10-20 cm), índice de saturação de bases (V_{0-10} ; 0-10 cm) e matéria orgânica do solo (MO_{0-10} ; 0-10 cm).

AIC	ΔAIC	Modelos
438,2	0,0	biomassa relativa de decíduas ~ pH_{0-10}
438,4	-0,2	biomassa relativa de decíduas ~ $pH_{0-10} + P_{0-10}$
438,7	-0,5	biomassa relativa de decíduas ~ $pH_{0-10} + MO_{0-10}$
438,8	-0,6	biomassa relativa de decíduas ~ $pH_{0-10} + P_{0-10} + N_{10-20}$
438,9	-0,7	biomassa relativa de decíduas ~ $pH_{0-10} + N_{10-20}$
439,1	-0,9	biomassa relativa de decíduas ~ $pH_{0-10} + arg_{10-20}$
439,3	-1,0	biomassa relativa de decíduas ~ $pH_{0-10} + N_{10-20} + MO_{0-10}$
439,6	-1,4	biomassa relativa de decíduas ~ $pH_{0-10} + N_{10-20} + arg_{10-20}$
439,6	-1,4	biomassa relativa de decíduas ~ $pH_{0-10} + P_{0-10} + MO_{0-10}$
439,8	-1,6	biomassa relativa de decíduas ~ $pH_{0-10} + P_{10-20} + N_{10-20}$

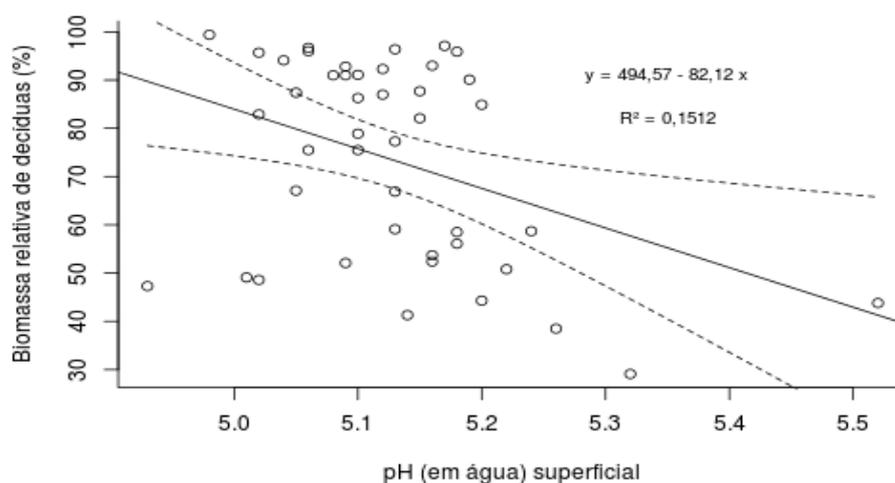


Figura 8. Modelo de regressão da biomassa relativa de decíduas em função do pH em água (0 – 10 cm de profundidade) em dez parcelas do módulo ComCerrado-SISBIOTA no Parque Nacional de Brasília. Linhas pontilhadas indicam o intervalo de confiança (95%) para os valores preditos. Modelo ajustado : biomassa relativa de decíduas = $494,57 - 82,12 \text{ pH superficial}$; $R^2 = 0,1512$, $n = 50$.

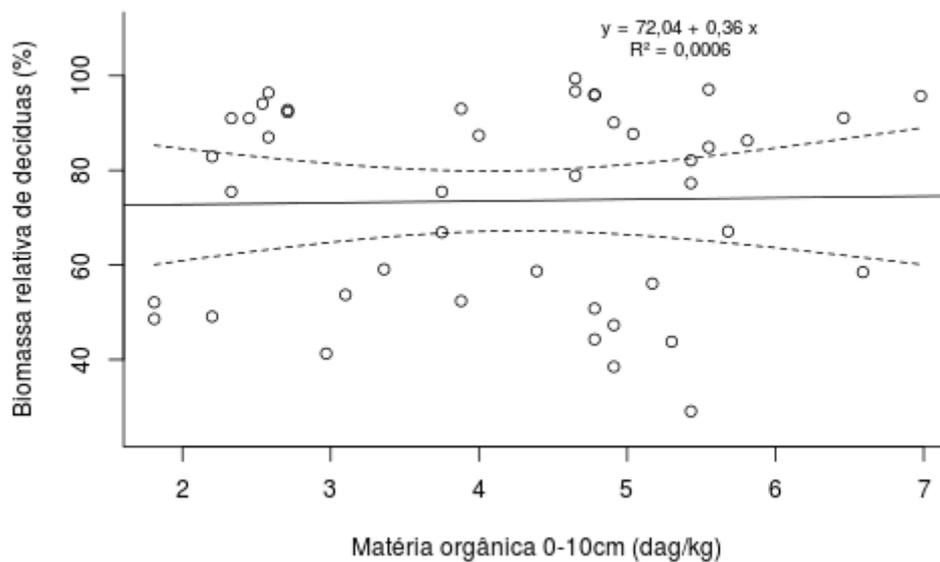


Figura 9. Modelo de regressão da biomassa relativa de decíduas em função do teor de matéria orgânica no solo (0 – 10 cm de profundidade) em dez parcelas do módulo ComCerrado – SISBIOTA no Parque Nacional de Brasília. Linhas pontilhadas indicam o intervalo de confiança (95%) para os valores preditos (n = 50).

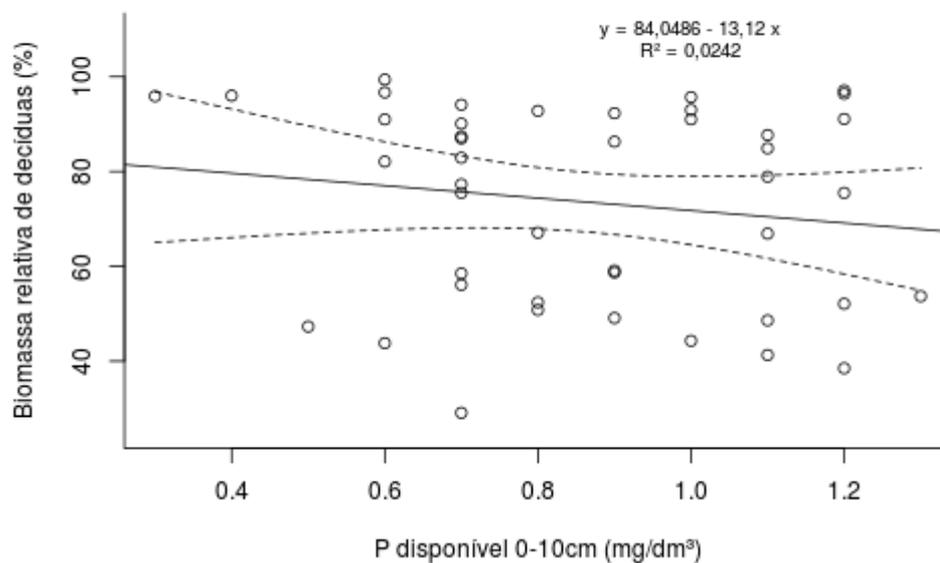


Figura 10. Modelo de regressão da biomassa relativa de decíduas em função do teor de P disponível no solo (0 – 10 cm de profundidade) em dez parcelas do módulo ComCerrado – SISBIOTA no Parque Nacional de Brasília. Linhas pontilhadas indicam o intervalo de confiança (95%) para os valores preditos (n = 50).

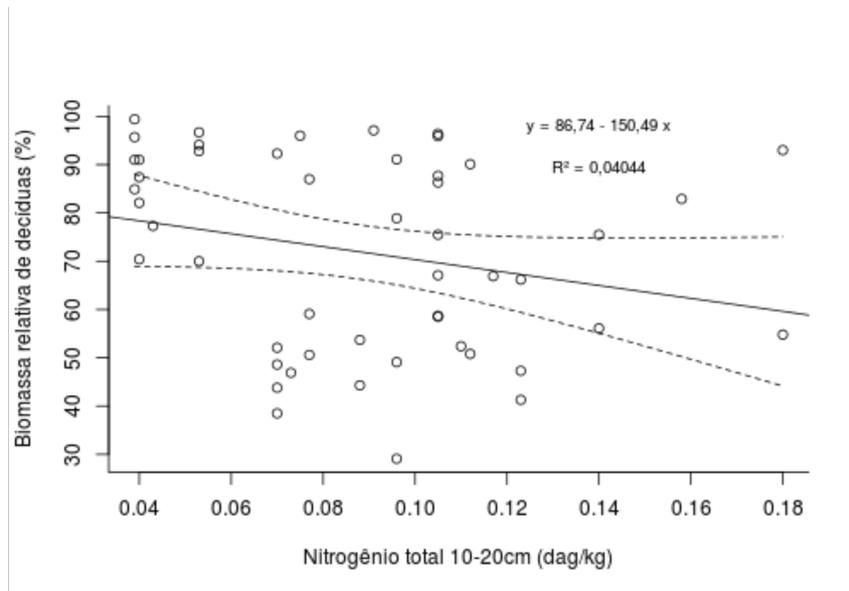


Figura 11. Modelo de regressão da biomassa relativa de decíduas em função do teor de N total no solo (10 – 20 cm de profundidade) em dez parcelas do módulo ComCerrado – SISBIOTA no Parque Nacional de Brasília. Linhas pontilhadas indicam o intervalo de confiança (95%) para os valores preditos (n = 50).

DISCUSSÃO

A hipótese de que as sempre-verdes apresentam maior razão de copa que as decíduas não foi corroborada. Os resultados mostram que a intensidade da queima anterior tem forte influência sobre a razão de copa, em detrimento da influência da razão de copa para mitigação de danos causados pela irradiação intensa e acentuado déficit hídrico durante a estação seca. Uma vez que o evento de queima é relativamente recente (cerca de 3 anos antes do início do estudo), a influência desse fator sobre a copa pode ter mascarado padrões arquiteturais relacionados à fenologia foliar. Sabe-se que os danos causados pelo fogo aos tecidos vegetais afetam diretamente a arquitetura da copa através do consumo de biomassa e meristemas posicionados abaixo da altura de escape das chamas (Scholes & Archer 1997, Miranda & Sato 2005, Grady & Hoffman, 2012). O regime atual de fogo apresenta elevada frequência de queimadas na estação seca (Miranda & Sato 2005), tendendo a ser intensos devido ao ar seco e ao acúmulo de combustível fino pronto para ignição (Miranda *et al*

1993, Miranda *et al* 1996). Entretanto, a queimada ocorrida no dia 20/09/2010 foi alheia a essa tendência geral. Apesar de ter acontecido no final da estação seca e ter sido intensa, a queimada na área de estudo aconteceu após um período de pelo menos dez anos sem eventos de queima (desde 2002), o que provavelmente agravou a intensidade através de acúmulo de combustível disponível para ignição e combustão. Isso é demonstrado pelos valores de dNBR encontrados, próximos de um. Em queimadas como essa, há aumento substancial da temperatura do ar durante a passagem da frente de fogo, que pode chegar a mais de 500°C mesmo a 1,6 m de altura em relação ao solo (Miranda *et al* 1993, Miranda *et al* 1996), o que causa danos severos aos tecidos vegetais em alturas inferiores a essa e, potencialmente, morte da parte aérea (Hoffman 1996). Entretanto, a recuperação da vegetação lenhosa (sobrevivente) é relativamente rápida, com produção intensa de rebrotas à partir da base do ramo e de órgãos meristemáticos protegidos sob o solo. Das 15 espécies estudadas, apenas para *Annona crassiflora* não é relatada rebrota (aérea ou subterrânea) em estudos sobre a recuperação pós-queima (Hoffman 1998, Medeiros & Miranda 2008). Assim, a relação positiva observada entre razão de copa e dNBR provavelmente deve-se à produção mais intensiva dessas rebrotas basais em indivíduos onde o fogo foi mais intenso e os danos causados foram mais severos. O período de tempo entre o evento de queima e o presente estudo, cerca de três anos, é suficiente para que essas rebrotas se desenvolvam e se incorporem à base da copa, conferindo a estes indivíduos maior razão de copa. Ainda, foi verificado que o teor de N total no solo em 10 a 20 cm de profundidade tem influência significativa sobre a razão de copa, ou seja, em locais com maior disponibilidade desse recurso os indivíduos apresentaram folhagem mais concentrada na porção apical da parte aérea, onde há maior exposição à irradiação (Souza *et al* 2009). É possível que esse padrão esteja associado a um relaxamento da restrição hidráulica para os indivíduos em locais com maior disponibilidade de N, diminuindo os riscos de danos ao xilema durante o transporte de água para as folhas em condições de acentuado déficit hídrico atmosférico (Bucci *et al* 2006, Goldstein

et al 2013). Ainda, espera-se que o auto sombreamento e o controle estomático sejam menores nesses indivíduos, e que suas folhas apresentem maior conteúdo de N (Jacobson *et al* 2011), maior eficiência no uso de água e maior capacidade fotossintética (Franco *et al* 2005), potencialmente permitindo maior ganho de carbono mesmo com uma copa menor (em termos de proporção em relação à altura total). Ao que parece, a plasticidade das repostas apresentadas por arbóreas a uma maior disponibilidade de nutrientes está mais associada à modulação de atributos foliares e do número de folhas na copa do que a alterações em características de arquitetura de copa, que tendem a ocorrer mais lentamente (Simpson 2002, Bucci *et al* 2006, Jacobson *et al* 2011).

A hipótese de que espécies sempre-verdes apresentam maior densidade de folhagem foi corroborada pelos resultados obtidos. Dado que as folhas desse grupo tendem a apresentar baixa taxa de assimilação máxima de carbono (Franco *et al* 2005, Bucci *et al* 2005), uma maior densidade de folhagens deve representar um importante mecanismo de maximização do ganho de carbono nessas espécies. Por outro lado, uma maior densidade de folhas em espécies sempre-verdes deve aumentar a susceptibilidade a embolias e cavitação ao longo da estação seca, dado que as folhas representam uma porção substancial da condutância hidráulica em nível de indivíduo (Becker *et al* 1999, Meinzer 2002) e que esse grupo apresenta ramos com baixa resistência hidráulica (Goldstein *et al* 1989, Goldstein *et al* 2008). Uma vez que tecido vascular mais lignificado aumenta a resistência do xilema a cavitações e embolia causadas por tensão hídrica excessiva (Ante & Schieving 2010), é possível sugerir que sempre-verdes de cerrado apresentam madeira mais densa, mas até o momento não foi observado padrão consistente nesse sentido (Bucci *et al* 2004, Bucci *et al* 2005, Goldstein *et al.*, 2008).

A maior densidade de folhagem aqui observada para o grupo das sempre-verdes está associada à tendência desse grupo de apresentar copas mais compactas (i.e.: com menor volume). Esse padrão deve se articular com os demais atributos arquiteturais – como maior número de nós e entre-

nós, ramos mais numerosos e dispostos mais verticalmente, mais longos e com maior número de folhas (Damascos *et al* 2005; Souza *et al.* 2009b, Souza *et al.*, Souza *et al.* 2011, Santos & Prado 2012) – e foliares – como baixa SLA, controle estomático severo durante a estação seca e maior tempo máximo de vida da folha (Franco *et al* 2005, Bucci *et al* 2005, Lenza 2005, Goldstein *et al* 2008, Guimarães 2011) – para maximizar o ganho de carbono e a eficiência no uso da água através da mitigação de efeitos deletérios causados pelas condições de elevado déficit hídrico atmosférico e irradiação solar excessiva na estação seca. Esse *trade-off* entre eficiência e segurança no transporte xilemático está presente em vários biomas (Machado & Tyree 1994). Em florestas tropicais, por exemplo, espécies decíduas apresentam sistema de transporte de água menos eficiente que sempre-verdes, porém mais eficientes em relação às espécies (sempre-verdes e decíduas) de florestas temperadas (Machado & Tyree 1994). Um custo adicional associado à maior densidade de folhagens em sempre-verdes é a produção de ramos suficientemente fortes para sustentarem o peso da copa e a carga exercida pelo vento (Anten & Hirose 1998). Isso é corroborado pela verificação, no presente estudo, de efeito significativo do grau de investimento em estruturas de sustentação (em termos de biomassa lenhosa seca) para determinação da densidade de folhas. A alocação de recursos para garantir estabilidade mecânica, que também está relacionada com a densidade da madeira (Anten & Hirose 1998), pode representar uma limitação ao crescimento radicular e ao sequestro de espaço, mas é um aspecto importante para definição de estratégias arquiteturais (Poorter *et al* 2003). Para arbóreas de cerrado sentido restrito, cujas taxas de incremento diamétrico são muito lentas (Simpson 2002), a alocação de recursos para sustentação da parte aérea pode representar uma importante limitação adicional ao crescimento.

Apesar da importância de fatores endógenos para determinação de estratégias de arquitetura e funcionamento da copa (Dambreville *et al* 2013), estudos sobre o funcionamento hidráulico em diferentes níveis de disponibilidade de água no solo e o papel de fatores abióticos se fazem

necessários para uma compreensão mais completa dos fatores que determinam arquitetura e funcionamento da copa em sempre-verdes e decíduas (Machado & Tyree 1994, Franco 2005, Guimarães 2011). A ausência de relação significativa dos teores de P (disponível) com atributos arquiteturais sugere que a disponibilidade desse macronutriente no solo é menos importante que outros fatores abióticos (ex.: fogo e N total no solo subsuperficial [presente estudo], disponibilidade de água no solo [Ferreira *et al* 2007]) e bióticos (ex: tipo e intensidade da pressão de herbivoria [Ribeiro 2009, Neves *et al.* 2009]) para definição da arquitetura e funcionamento das copas de espécies de cerrado sentido restrito.

Goldstein *et al* (2013) sugerem de que uma baixa disponibilidade de nutrientes no solo, como reportado para ecossistemas de cerrado sentido restrito (Reatto *et al* 1998, Nardoto *et al* 2006, Jacobson *et al* 2011, Resende *et al* 2011), está relacionada a taxas reduzidas de crescimento, baixa condutividade hidráulica e baixa resistência à cavitação. Assim, as limitações nutricionais impostas às arbóreas de cerrado sentido restrito podem representar um importante fator para definição de sua arquitetura hidráulica; pois impõem restrições ao crescimento e à eficiência no transporte de água, o que resulta em alta condutância estomática para garantia de balanço positivo de carbono e, conseqüentemente, maior risco de falha hidráulica (Bucci *et al* 2006).

Em detrimento de um modelo de copa ideal para um dado ambiente, muitos fatores influenciam o desenvolvimento e funcionamento das copas, possibilitando a existência de estratégias distintas para superar limitações associadas a um ou mais fatores (Kikuzawa 1995, Pearcy & Valadares 1999; Miyazawa & Kikuzawa 2006). Copas menos densas, como verificado para decíduas no presente estudo, promovem maior transmissão de luz através da copa (Damascos 2005, Hoffman *et al* 2005, Lau 2009; Souza *et al* 2009a). Isso pode acarretar maior disponibilidade de irradiação para o estrato rasteiro e, conseqüentemente, promover maior acúmulo de combustível fino durante a estação da seca (i.e.: necromassa graminóide seca). Assim, a alta intensidade do

evento de queima ocorrido em 2010 pode estar relacionado ao predomínio de decíduas nas áreas, configurando forte controle da vegetação sobre o regime de queima (Higgins *et al* 2000, Hoffman *et al* 2002, Gardner *et al* 2006, Santos & Prado 2012). Em contrapartida, uma maior intensidade do fogo afeta diretamente a arquitetura da copa, como indicado pelos resultados aqui obtidos. Estudos em outros ambientes, sobretudo em florestas tropicais, corroboram com ideia de que o regime de distúrbio e outras propriedades do ecossistema podem tanto afetar quanto ser afetados por atributos arquiteturais (Boojh & Ramakrishnan 1982, Schwilk 2003, Hoffman *et al* 2005, Goodale *et al* 2009, Hoffman *et al* 2009).

Em zonas temperadas\boreais, os ecossistemas florestais apresentam um gradiente bem definido de deciduidade decrescente no sentido Sul - Norte (Chapin 1980). Diferenças nos atributos funcionais entre espécies sempre-verdes gimnospermas e decíduas angiospermas - com o primeiro grupo apresentando, por exemplo, maior eficiência no uso de nutrientes, maior competitividade, folhas reduzidas, copas mais densas e maior resistência a condições de inverno extremo e de baixa disponibilidade de irradiação (West & Mooney 1972, Reader 1978, Reich *et al* 1995, Groninger *et al.* 1996, Spinnler *et al* 2002, Kozovits *et al.* 2005a, Kozovits *et al.* 2005b) - têm importante papel nesse padrão. Tais diferenças resultam em mudanças no funcionamento e estrutura desses ecossistemas, com florestas sempre-verdes apresentando taxas mais lentas de ciclagem de C e N associadas à baixa qualidade da serapilheira produzida pelas coníferas e às condições climáticas desfavoráveis aos processos de decomposição/remineralização (Chapin 1980). Em contrapartida, em biomas tropicais não há gradiente latitudinal claro da fenologia vegetativa, com comportamentos distintos sendo apresentados por espécies coexistentes ao longo de áreas extensas (Reich & Borchert 1984, Machado & Tyree 1994, Borchert 1994). Em se tratando especificamente das savanas do Brasil Central, é sugerido que a disponibilidade de água para as plantas e suas variações sazonais são fatores importantes para entender a relação entre fenologia foliar e fatores

abióticos (Franco 2005, Lenza & Klink 2006, Morellato *et al.* 2013). Apesar da importante influência positiva da disponibilidade hídrica sobre o desenvolvimento estrutural da vegetação em ambiente de cerrado, sobretudo com relação às reservas de água no subsolo (Oliveira-Filho *et al.* 1989; Ferreira *et al.* 2007; Ferreira *et al.* 2009) os resultados aqui apresentados sugerem maior importância relativa de fatores edáficos (ainda que com baixo poder de explicação) para definição da estratégia fenológica dominante; com decíduas tendendo a predominar em locais sem influência direta da vegetação ripária sobre o solo, com maiores valores de pH e concentrações de cátions trocáveis (Furley 1992; Ruggiero *et al.* 2002). É importante notar que as inferências sobre os efeitos da limitação hídrica no presente estudo são limitadas pela pequena variação de relevo entre as parcelas e pela medição da altitude com uso de aparelho GPS (precisão em nível de metros) em detrimento do uso de altímetro (precisão em nível de centímetros); o que pode ter comprometido o uso da altitude e da distância até a mata ripária como *proxies* para disponibilidade de água no solo.

Mesmo indivíduos coespecíficos apresentam comportamento fenológico foliar distinto em ambientes contrastantes (cerrado sentido restrito, transição cerrado - mata ripária e transição cerrado - vereda) mas a direção das respostas depende da espécie considerada e não do grupo fenológico ao qual pertence (Guimarães 2011). Considerando ambientes ao longo do gradiente cerrado ralo – cerrado típico – cerrado denso – cerradão, também há evidência de variabilidade na fenologia foliar entre indivíduos coespecíficos, como indicado por Martius (1861) em sua descrição da fenologia foliar de *Plenckia populnea*: sempre-verde em ambiente silvestre de microclima mais úmido – em alusão à presença dessa espécie em cerradão – e decídua em locais mais secos e com dossel aberto (cerrado sentido restrito). De fato, ao longo da vegetação savânica da área de estudo foram observados indivíduos de *P. populnea* sem folhas na copa, assim permanecendo por um período de tempo menor que um mês (brevidécida *sensu* Lenza & Klink 2006).

Pulsos de crescimento acelerado na estação favorável seguidos de caducifolia e ausência de

fotossíntese na estação desfavorável caracterizam a estratégia das decíduas (Damascos *et al* 2005; Lenza 2005); marcada por teores mais altos de N e P foliares no início da estação chuvosa, menor eficiência no uso de nutrientes em nível de folha (Nardoto *et al* 2006, Carvalho *et al* 2007, Kozovits *et al* 2007) e menor densidade de folhagem. Disso decorre que a qualidade nutricional da serapilheira produzida pelas decíduas deve ser comparativamente maior que a produzida pelas sempre-verdes. Entretanto, esses padrões em nível foliar devem ser considerados em conjunto com atributos de arquitetura e funcionamento em nível de indivíduo: uma vez que foi constatada menor densidade de folhagem para as copas das decíduas, é possível que, em comparação às sempre-verdes, uma maior concentração de nutrientes por folha (senescente) não resulte em maior transferência de N e P para o solo via produção de serapilheira. Por outro lado, uma maior contribuição de decíduas em termos de biomassa relativa deve aumentar a já marcante sazonalidade da produção de serapilheira em cerrado sentido restrito, com espécies sempre-verdes de crescimento sazonal (*sensu* Lenza & Klink 2006) contribuindo para esse padrão. Picos de abscisão foliar no início da estação seca (Lenza 2005, Lenza & Klink 2006, Silvério e Lenza 2010) promovem acúmulo de combustível fino susceptível à ignição; associado à reduzida atenuação da irradiação solar resultante da menor densidade de folhagem das decíduas. Isso reforça a ideia de que a arquitetura de copa apresentada por esse grupo pode promover condições favoráveis à ocorrência de queimadas de maior severidade, principalmente onde esse grupo é predominante em termos de biomassa, como é o caso para o presente estudo. Entretanto, apenas experimentos com enfoque explícito na relação entre arquitetura de copa e regime de fogo – idealmente contendo tratamentos com diferentes níveis de intensidade e/ou regime de fogo – serão capazes de testar formalmente essa conjectura.

Dada a expressiva variabilidade ambiental observada através de escalas espaciais nas savanas brasileiras, o padrão encontrado de predominância das decíduas deve ser visto como uma situação

particular dentre as possibilidades de coexistência entre grupos fenológicos. Em nível de paisagem, por exemplo, o mosaico de fitofisionomias do Cerrado caracteriza-se pela presença de ecossistemas distintos em termos de sazonalidade na dinâmica dos eventos vegetativos (Hoffman *et al* 2005), com as formações vegetais sendo distinguíveis via sensoriamento remoto da variação sazonal diferencial das assinaturas espectrais e índices de vegetação (vide Ferreira *et al* 2003). Ainda assim, o balanço entre sempre-verdes e decíduas em ambientes savânicos e suas relações com fatores ambientais (através de escalas) é um ponto relevante para entender o impacto de mudanças climáticas sobre os ecossistemas (Morissette *et al* 2009).

Os dez modelos de melhor ajuste para biomassa relativa das decíduas apresentaram valor consideravelmente menor de AIC que o modelo nulo (sem variáveis explanatórias), indicando que sempre-verdes e decíduas não se distribuem aleatoriamente na área de estudo, mas apresentam respostas diferentes aos fatores ambientais, principalmente aqueles relacionados ao solo. A observação, para a escala de subparcelas, de considerável variabilidade nesse balanço entre os dois grupos fenológicos sugere que o efeito das variáveis ambientais ocorre principalmente na escala local (até 250 m). Ainda, a presença de duas espécies leguminosas no grupo das decíduas (*D. miscolobium* e *S. adstringens*) pode ter influenciado as relações encontradas, uma vez que características como a disponibilidade de nutrientes e a acidez do solo influenciam a dinâmica de nodulação e as taxas de absorção de N (Franco & Munn, 1982), potencialmente controlando sua distribuição em áreas de cerrado. Considerando o poder explicativo observado para essas relações, a possibilidade de resposta diferencial dos grupos fenológicos às características do solo merece ser investigada em escalas espaciais mais amplas, que considerem a influência de variações regionais na disponibilidade de nutrientes e nas características climáticas e topográficas para o balanço entre sempre-verdes e decíduas.

Nessa escala, as savanas do Brasil Central são limitadas pela disponibilidade de N, com as

taxas de ciclagem desse macronutriente variando de acordo com a densidade da vegetação lenhosa, entre outros fatores (Bustamante *et al* 2006). Nesse sentido – e dada a elevada riqueza de espécies e formas de vida vegetal encontradas nesses ambientes – espera-se que as arbóreas apresentem estratégias variadas para lidar com essa limitação por N, o que possibilitaria coexistência de um número elevado de espécies via partição desse recurso (Tilman 1987). Isso é corroborado pela amplitude de valores encontrados para ^{15}N em espécies arbóreas de cerrado, indicando diversidade nas formas de obtenção desse recurso (Bustamante *et al* 2004). A presença do teor de N total do solo (10 – 20 cm) entre os modelos de melhor ajuste para biomassa relativa de decíduas sugere que as variadas estratégias de obtenção de N estejam associadas às estratégias fenológicas e, portanto, a alguns aspectos diferenciais da arquitetura de copa dos grupos fenológicos.

Como capturado pelo desenho amostral, a heterogeneidade em áreas de Cerrado é marcadamente distribuída no eixo horizontal, mostrando-se ampla mesmo quando consideradas apenas as fitofisionomias savânicas encontradas ao longo da área de estudo (5 km x 1 km). Notadamente, cobertura de arbóreas e fósforo remanescente apresentaram considerável variação tanto na escala de parcelas (1 – 5 km) quanto de subparcelas (50 – 250m). Considerando a variação encontrada para fósforo remanescente em conjunto com os coeficientes de variação calculados para o teor de P disponível, infere-se que os solos nas parcelas diferem menos quanto à disponibilidade de P do que em relação à capacidade de limitar a disponibilização desse elemento via adsorção de íons fosfato às partículas de matéria orgânica e argila; ou seja, variam quanto à capacidade de tamponar variações no teor de fósforo disponível.

Nesse sentido, é importante ressaltar que o uso de modelos lineares mistos possibilitou que os testes de hipótese aplicados considerassem a variação dos dados devida à disposição das parcelas no módulo ComCerrado-SISBIOTA. Isso permitiu capturar a heterogeneidade ambiental em áreas de Cerrado, possibilitando que investigações semelhantes sejam levadas adiante em outras regiões do

bioma.

Investigações sobre as diferenças funcionais dos grupos fenológicos e suas relações com propriedades ecossistêmicas, levando em consideração a contribuição relativa dos grupos, são importantes para compreender o funcionamento de ecossistemas de cerrado através de escalas. Nesse sentido, o presente estudo reitera a importância de se avaliar os padrões de distribuição da fenologia vegetativa em escalas espaciais ainda mais amplas, permitindo levar em consideração as variações dos fatores climáticos, edáficos e topográficos em escala regional.

CONCLUSÕES

Os grupos fenológicos na área de estudo não diferiram em termos de razão de copa, refutando a hipótese de que sempre-verdes possuem uma proporção maior da altura total do indivíduo ocupada pela copa. No entanto, observou-se relação positiva entre a intensidade do evento de queima anterior e a razão de copa, indicando que crescimento vegetativo após eventos de queima de alta intensidade afetou a arquitetura das copas. O teor de N total no solo (de 10 a 20 cm de profundidade) apresentou relação negativa com a razão de copa, o que pode estar associado a restrições menos severas para a arquitetura e o funcionamento hidráulico das copas em locais com maior disponibilidade desse recurso. O estágio ontogenético não influenciou significativamente essa relação, como indicado pela ausência de efeito da biomassa normalizada para cada espécie e da interação dessa variável com a fenologia foliar. Isso sugere que a influência da intensidade da queima anterior sobre a razão de copa é similar entre indivíduos em diferentes estádios ontogenéticos. Os teores de N total (0 – 10 cm) e P disponível (0 – 10 cm e 10 – 20 cm) no solo não afetaram significativamente a razão de copa.

A hipótese de que grupos fenológicos diferem em relação à densidade de folhagem, com sempre-verdes apresentando copas mais densas, foi corroborada. Essa característica é associada a

maior atenuação da irradiação através da copa e, conseqüentemente, mitigação da foto inibição e déficit hídrico atmosférico, sobretudo durante a estação seca. Foi observado que a densidade de folhagem na copa também é função da biomassa para sustentação da copa, como indicado pela relação positiva entre densidade de folhagem e biomassa lenhosa seca. Esse atributo de arquitetura não sofreu influência do fogo como observado para razão de copa.

O marcante predomínio de decíduas refutou a hipótese de contribuição equitativa dos grupos fenológicos em termos de biomassa relativa na área de estudo. Isso implica que os processos ecossistêmicos controlados pela vegetação podem estar sendo influenciados pelas características deste grupo fenológico, com possíveis conseqüências para a ciclagem de matéria, balanço energético e regime de fogo.

A biomassa relativa de decíduas apresentou relação negativa com o pH do solo nas parcelas. Esse padrão pode estar associado à menor ocorrência de decíduas em áreas de transição savana – floresta, onde a disponibilidade de água tende a ser maior e os solos tendem a ser menos ácidos. Outras variáveis edáficas também devem ter papel relevante na distribuição de decíduas, mas o poder de explicação das variáveis utilizadas nesse estudo foi limitado.

A caracterização de variáveis ambientais nas parcelas indicou uma elevada variabilidade associada ao eixo horizontal em savanas neotropicais, tanto na escala de parcelas (1 – 5 km) como de subparcelas (10 – 100 m). Apesar da área de estudo estar localizada sobre relevo suave, houve considerável variação em atributos vegetacionais e edáficos. A aplicação de modelos lineares mistos ao desenho amostral designado para o módulo ComCerrado – SISBIOTA, com uso de agrupamentos que caracterizam a estrutura espacial dos dados, foi crucial para que os padrões de heterogeneidade em cada escala fossem capturados e controlados durante os processos de inferência.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Anten, N. P. R., & Hirose, T. (1998). Biomass allocation and light partitioning among dominant and subordinate individuals in *Xanthium canadense* stands. *Annals of Botany*, 82(5), 665–673.
- Anten, N. P. R., & Schieving, F. (2010). The role of wood mass density and mechanical constraints in the economy of tree architecture. *The American Naturalist*, 175(2), 250–260.
- Araújo, J. F. de, & Haridasan, M. (2007). Relação entre deciduidade e concentrações foliares de nutrientes em espécies lenhosas do cerrado. *Revista Brasileira de Botânica*, 30(3), 533–542.
- Becker, P., Tyree, M. T., & Tsuda, M. (1999). Hydraulic conductances of angiosperms versus conifers: similar transport sufficiency at the whole-plant level. *Tree Physiology*, 19(7), 445–452.
- Bond, W. J., & Midgley, J. J. (2001). Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(1), 45–51. doi:10.1016/S0169-5347(00)02033-4
- Boojh, R., & Ramakrishnan, P. S. (1982). Growth strategy of trees related to successional status II. Leaf dynamics. *Forest Ecology and Management*, 4(4), 375–386.
- Borchert, R. (1994). Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology*, 75 (5), 1437–1449.
- Borchert, R., Rivera, G., & Hagnauer, W. (2002). Modification of vegetative phenology in a tropical semi-deciduous forest by abnormal drought and rain. *Biotropica*, 34(1), 27–39.
- Brower, J. E., Zar, J. H., & von Ende, C. (1998). Field and laboratory methods for general ecology. Wm. C. Brown Inc.
- Bucci, S. J., Scholz, F. G., Goldstein, G., Meinzer, F. C., Franco, A. C., Campanello, P. I., Villalobos-Vega, R., Bustamante, M.M.C., Miralles-Wilhelm, F. (2006). Nutrient availability constrains the hydraulic architecture and water relations of savanna trees. *Plant, Cell and Environment* 29, 1099-1110.
- Bucci, S. J., Goldstein, G., Meinzer, F. C., Franco, A. C., Campanello, P., & Scholz, F. G. (2005). Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plant water potential in Neotropical savanna trees. *Trees*, 19(3), 296–304.
- Bucci, S. J., Scholz, F. G., Goldstein, G., Meinzer, F. C., Hinojosa, J. a, Hoffmann, W. a, & Franco, A. C. (2004). Processes preventing nocturnal equilibration between leaf and soil water potential in tropical savanna woody species. *Tree Physiology*, 24(10), 1119–27.
- Bustamante, M. M. C., Martinelli, L. A., Silva, D. A., Camargo, P. B., Klink, C. A., Domingues, T. F., & Santos, R. V. (2004). ¹⁵N natural abundance in woody plants and soils of central Brazilian savannas (cerrado). *Ecological Applications*, 14(sp4), 200–213.
- Bustamante, M. M. C., Medina, E., Asner, G. P., Nardoto, G. B., & Garcia-Montiel, D. C. (2006). Nitrogen cycling in tropical and temperate savannas. *Biogeochemistry*, 79(1-2), 209–237.

- Carvalho, A. P. F. de, Bustamante, M. M. da C., Kozovits, A. R., & Asner, G. P. (2007). Variações sazonais nas concentrações de pigmentos e nutrientes em folhas de espécies de cerrado com diferentes estratégias fenológicas. *Revista Brasileira de Botânica*, 30(1), 19–27.
- Chapin, F. S. (1980). The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 233–260.
- Chave, J. (2013). The problem of pattern and scale in ecology: what have we learned in 20 years? *Ecology Letters*.
- Choat, B., Ball, M. C., Lully, J. G., & Holtum, J. A. M. (2004). Hydraulic architecture of deciduous and evergreen dry rainforest tree species from north-eastern Australia. *Trees*, 19(3), 305–311.
- Cianciaruso, M. V., Silva, I. A., Manica, L. T., & Souza, J. P. (2013). Leaf habit does not predict leaf functional traits in cerrado woody species. *Basic and Applied Ecology*, 14(5), 404–412.
- Costa, F. R. C., & Magnusson, W. E. (2010). The need for large-scale, integrated studies of biodiversity - the experience of the program for biodiversity research in brazilian amazonia. *Natureza & Conservação*, 08(01), 3–12.
- Cottam, G., & Curtis, J. T. (1956). The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology*, 37(3), 451–460.
- Dambreville, A., Lauri, P.É., Trottier, C., Guédon, Y., & Normand, F. (2013). Deciphering structural and temporal interplays during the architectural development of mango trees. *Journal of Experimental Botany*, 64(8), 2467–2480.
- De Bie, S., Ketner, P., Paasse, M., & Geerling, C. (1998). Woody plant phenology in the West Africa savanna. *Journal of Biogeography*, 25(5), 883–900.
- Díaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11), 646–655.
- Damascos, M. A., Prado, C. H. B. A., & Ronquim, C. C. (2005). Bud composition, branching patterns and leaf phenology in cerrado woody species. *Annals of Botany*, 96(6), 1075–84.
- Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária – Embrapa. (1997). *Manual de Métodos de Análise de Solo*.
- Escuin, S., Navarro, R., & Fernández, P. (2008). Fire severity assessment by using NBR (Normalized Burn Ratio) and NDVI (Normalized Difference Vegetation Index) derived from LANDSAT TM/ETM images. *International Journal of Remote Sensing*, 29(4), 1053–1073.
- Felfili, J. M., & Fagg, C. W. (2007). Floristic composition, diversity and structure of the “cerrado” sensu stricto on rocky soils in northern Goiás and southern Tocantins, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*, 30(3), 375–385.
- Felfili, J. M., Filgueiras, T. S., Haridasan, M., Silva Júnior, M. C., Mendonça, R. C., & Rezende, A. V. (1994). Projeto biogeografia do bioma cerrado: vegetação e solos. *Cadernos de Geociências*, 12(4), 75–166.

- Felfili, J. M., Silva, P. E. N. da, Silva Júnior, M. C. da, Marimon, B. S., & Delitti, W. B. C. (2002). Composição florística e fitossociologia do cerrado sentido restrito no município de Água Boa-MT. Editora Universidade de Brasília.
- Ferreira, J. N., Bustamante, M., Garcia-Montiel, D. C., Caylor, K. K., & Davidson, E. A. (2007). Spatial variation in vegetation structure coupled to plant available water determined by two-dimensional soil resistivity profiling in a Brazilian savanna. *Oecologia*, *153*(2), 417–30.
- Ferreira, J. N., Bustamante, M. M. da C., & Davidson, E. A. (2009). Linking woody species diversity with plant available water at a landscape scale in a Brazilian savanna. *Journal of Vegetation Science*, *20*(5), 826–835.
- Ferreira, L. (2003). Seasonal landscape and spectral vegetation index dynamics in the Brazilian Cerrado: An analysis within the Large-Scale Biosphere–Atmosphere Experiment in Amazônia (LBA). *Remote Sensing of Environment*, *87*(4), 534–550.
- Franco, A. A., & Munns, D. N. (1982). Nodulation and growth of *Phaseolus vulgaris* in solution culture. *Plant and Soil*, *66*(2), 149–160.
- Franco, A. C., Bustamante, M., Caldas, L. S., Goldstein, G., Meinzer, F. C., Kozovits, A. R., Coradin, V. T. R. (2005). Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees*, *19*(3), 326–335.
- Furley, P. A. (1992). *Edaphic changes at the forest-savanna boundary with particular reference to the neotropics*. Chapman & Hall.
- Gardner, T. A. (2006). Tree-grass coexistence in the Brazilian cerrado: demographic consequences of environmental instability. *Journal of Biogeography*, *33*(3), 448–463.
- Giambelluca, T. W., Scholz, F. G., Bucci, S. J., Meinzer, F. C., Goldstein, G., Hoffmann, W. a., Buchert, M. P. (2009). Evapotranspiration and energy balance of Brazilian savannas with contrasting tree density. *Agricultural and Forest Meteorology*, *149*(8), 1365–1376.
- Goldstein, G., Bucci, J. S., & Scholz, F. G. (2013) Why do trees adjust water relations and hydraulic architecture in response to nutrient availability? *Tree Physiology* *33*, 238–240.
- Goldstein, G., Meinzer, F. C., Bucci, S. J., Scholz, F. G., Franco, A. C., & Hoffmann, W. a. (2008). Water economy of Neotropical savanna trees: six paradigms revisited. *Tree Physiology*, *28*(3), 395–404.
- Goldstein, G., Rada, F., Rundel, P., Azocar, A., & Orozco, A. (1989). Gas exchange and water relations of evergreen and deciduous tropical savanna trees. *Annales des Sciences Forestieres*, *46*, 448 – 453
- Goodale, U. M., Berlyn, G. P., Gregoire, T. G., & Ashton, M. S. (2009). Ecological significance of crown functional traits across size classes and disturbance environments in eight pioneer species in a Sri Lankan rain forest. *Journal of Sustainable Forestry*, *28*(1-2), 22–47.
- Goodland, R. J. A., & Ferri, M. G. (1979). *Ecologia do cerrado*.
- Gottsberger, G., & Silberbauer-Gottsberger, I. (2006). *Life in the Cerrado: Origin, structure,*

dynamics and plant use (Vol. 1). Reta Verlag.

- Grady, J. M., & Hoffmann, W. a. (2012). Caught in a fire trap: recurring fire creates stable size equilibria in woody resprouters. *Ecology*, 93(9), 2052–60. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/23094377>
- Grams, T. E. E., & Lüttge, U. (2011). Space as a resource. *Progress in Botany*, 72, 349–370.
- Grime, J. P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86(6), 902–910.
- Groninger, J. W., Seiler, J. R., Peterson, J. A., & Kreh, R. E. (1996). Growth and photosynthetic responses of four Virginia Piedmont tree species to shade. *Tree Physiology*, 16(9), 773–778.
- Guimarães, L. A. (2011). *Fenologia e dinâmica foliar de espécies lenhosas de cerrado típico e de duas áreas de transição (cerrado-mata de galeria e cerrado-vereda) no Parque Estadual do Lajeado, Palmas, Tocantins*. Universidade Federal do Tocantins.
- Higgins, S. I., Bond, W. J., & Trollope, W. S. W. (2000). Fire, resprouting and variability: a recipe for grass–tree coexistence in savanna. *Journal of Ecology*, 88(2), 213–229.
- Hoffman, W.A. (1996). The effects of fire and cover on seedling establishment in a Neotropical Savanna. *Journal of Ecology*, 84(3), 383-393.
- Hoffman, W.A. (1998). Post-burn reproduction of woody plants in a neotropical savanna: the relative importance of sexual and vegetative reproduction. *Journal of Applied Ecology*, 35(3), 422-433.
- Hoffmann, W. A. (2002). Direct and indirect effects of fire on radial growth of cerrado savanna trees. *Journal of Tropical Ecology*, 18(01), 137–142.
- Hoffmann, W. A., Adasme, R., Haridasan, M., T. de Carvalho, M., Geiger, E. L., Pereira, M. A. B., Franco, A. C. (2009). Tree topkill, not mortality, governs the dynamics of savanna–forest boundaries under frequent fire in central Brazil. *Ecology*, 90(5), 1326–1337.
- Hoffmann, W. A., da Silva Jr, E. R., Machado, G. C., Bucci, S. J., Scholz, F. G., Goldstein, G., & Meinzer, F. C. (2005). Seasonal leaf dynamics across a tree density gradient in a Brazilian savanna. *Oecologia*, 145(2), 306–315.
- Hoffmann, W. A., Geiger, E. L., Gotsch, S. G., Rossatto, D. R., Silva, L. C. R., Lau, O. L., Franco, A. C. (2012). Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecology Letters*, 15(7), 759–768.
- Jackson, P. C., Meinzer, F. C., Bustamante, M., Goldstein, G., Franco, A., Rundel, P. W., Causin, F. (1999). Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem. *Tree Physiology*, 19(11), 717.
- Jacobson, T. K. B. (2009). *Composição, estrutura e funcionamento de um cerrado sentido restrito submetido à adição de nutrientes em médio prazo*. Universidade de Brasília.
- Jacobson, T. K. B., Bustamante, M. M. D. C., & Kozovits, A. R. (2011). Diversity of shrub tree

- layer, leaf litter decomposition and N release in a Brazilian Cerrado under N, P and N plus P additions. *Environmental Pollution (Barking, Essex : 1987)*, 159(10), 2236–42.
- Kiehl, E. J. (1979). *Manual de edafologia: relação solo planta*. Agronômica Ceres.
- Kikuzawa, K. (1995). Leaf phenology as an optimal strategy for carbon gain in plants. *Canadian Journal of Botany*, 73(2), 158–163.
- Kozovits, A., & Bustamante, M. (2007). Nutrient resorption and patterns of litter production and decomposition in a Neotropical Savanna. *Functional Ecology*, 21(6).
- Kozovits, A. R., Matyssek, R., Blaschke, H., Göttlein, A., & Grams, T. E. E. (2005). Competition increasingly dominates the responsiveness of juvenile beech and spruce to elevated CO₂ and/or O₃ concentrations throughout two subsequent growing seasons. *Global Change Biology*, 11(9), 1387–1401.
- Kozovits, A. R., Matyssek, R., Winkler, J. B., Göttlein, A., Blaschke, H., & Grams, T. E. E. (2005). Above-ground space sequestration determines competitive success in juvenile beech and spruce trees. *The New Phytologist*, 167(1), 181–96.
- Lau, O. L. A. (2009). *Evolution of tree architecture in the Brazilian Cerrado*. North Carolina State University.
- Legendre, P., & Legendre, L. (1998). Numerical ecology. Developments in environmental modeling, 20. *Numerical Ecology: Developments in Environmental Modeling*, 20.
- Lenza, E. (2005). *Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF*. Universidade de Brasília.
- Lenza, E., & Klink, C. A. (2006). Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. *Revista Brasileira de Botânica*, 29(4), 627–638.
- Levin, S. A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology: the Robert H. MacArthur award lecture. *Ecology*, 73(6), 1943–1967.
- Lewis, F., Butler, A., & Gilbert, L. (2011). A unified approach to model selection using the likelihood ratio test. *Methods in Ecology and Evolution*, 2(2), 155–162.
- LI-COR Inc. (1992). LAI-2000 Plant canopy analyser. Lincoln, Nebraska, EUA.
- Machado, J.L., & Tyree, M. T. (1994). Patterns of hydraulic architecture and water relations of two tropical canopy trees with contrasting leaf phenologies: *Ochroma pyramidale* and *Pseudobombax septenatum*. *Tree Physiology*, 14(3), 219–240.
- Medeiros, M. B., & Miranda, H. S. (2008). Post-fire resprouting and mortality in Cerrado woody plant species over a three - year period. *Edinburgh Journal of Botany*, 65(01), 53–68.
- Meinzer, F. C., Goldstein, G., Franco, A. C., Bustamante, M., Iglar, E., Jackson, P., Rundel, P. W. (1999). Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species. *Functional Ecology*, 13(2), 273–282.
- Meinzer, F. C. (2002). Co-ordination of vapour and liquid phase water transport properties in plants.

Plant, Cell & Environment, 25(2), 265–274.

- Miranda, A. C., Miranda, H. S., de Fátima Oliveira Dias, I., & de Souza Dias, B. F. (1993). Soil and air temperatures during prescribed cerated fires in Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 9(03), 313–320.
- Miranda, H. S., Silva, E. P., & Miranda, A. C. (1996). Comportamento do fogo em queimadas de campo sujo. *Impactos de Queimadas Em áreas de Cerrado E Restinga*, 53–60.
- Miranda, H. S., & Sato, M. N. (2005). *Efeitos do fogo na vegetação lenhosa do Cerrado. Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e Conservação. Ministério do Meio Ambiente, Brasília - DF. 439p.* Brasília.
- Miyazawa, Y., & Kikuzawa, K. (2006). Physiological basis of seasonal trend in leaf photosynthesis of five evergreen broad-leaved species in a temperate deciduous forest. *Tree Physiology*, 26(2), 249–256.
- Monasterio, M., & Sarmiento, G. (1976). Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and the semi-deciduous forest of the Venezuelan Llanos. *Journal of Biogeography*, 3, 325–355.
- Moreira, A. G. (2000). Effects of fire protection on savanna structure in Central Brazil. *Journal of Biogeography*, 27(4), 1021–1029.
- Moreira de Araújo, F., Ferreira, L. G., & Arantes, A. E. (2012). Distribution patterns of burned areas in the brazilian biomes: an analysis based on satellite data for the 2002–2010 period. *Remote Sensing*, 4(12), 1929–1946.
- Morellato, L. P. C., Camargo, M. G. G., & Gressler, E. (2013). A review of plant phenology in South and Central America. In *Phenology: An Integrative Environmental Science* (pp. 91–113). Springer.
- Morisette, J. T., Richardson, A. D., Knapp, A. K., Fisher, J. I., Graham, E. A., Abatzoglou, J., Liang, L. (2009). Tracking the rhythm of the seasons in the face of global change: phenological research in the 21st century. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(5), 253–260.
- Moura, I. O. de, & others. (2007). Fitosociologia de Cerrado sensu stricto em afloramentos rochosos. *Revista de Biologia Neotropical*, 3(1).
- Nardoto, G. B. (2000). *Efeito de queimadas prescritas na mineralização de nitrogênio e em processos de ciclagem de nutrientes em uma área de cerrado cerrado stricto sensu.* Universidade de Brasília.
- Nardoto, G. B., Bustamante, M. M. C., Pinto, A. S., & Klink, C. A. (2006). Nutrient use efficiency at ecosystem and species level in savanna areas of Central Brazil and impacts of fire. *Journal of Tropical Ecology*, 22(2), 191–201.
- Neves, F. S., Araújo, L. S., Espírito-Santo, M. M., Fagundes, M., Fernandes, G. W., Sanchez-Azofeifa, G. A., & Quesada, M. (2009). Canopy herbivory and insect herbivore diversity in a dry-forest – savanna transition in Brazil. *Biotropica* 49(1), 1–7.

- Oliveira, R. S., Bezerra, L., Davidson, E. A., Pinto, F., Klink, C. A., Nepstad, D. C., & Moreira, A. (2005). Deep root function in soil water dynamics in cerrado savannas of central Brazil. *Functional Ecology*, 19(4), 574–581.
- Oliveira-Filho, A. T., Shepherd, G. J., Martins, F. R., & Stubblebine W. H. (1989). Environmental factors affecting physiognomic and floristic variation in an area of cerrado in central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 5(4), 413–431.
- Pearcy, R. W., & Valladares, F. (1999). Resource acquisition by plants: the role of crown architecture. In *Plant physiological ecology*. Blackwell Scientific, Oxford (pp. 45–66).
- Peres-Neto, P. R. (2006). A unified strategy for estimating and controlling spatial, temporal and phylogenetic autocorrelation in ecological models. *Oecologia Brasiliensis*, 10(01), 105–119.
- Pinto, J. R. R., Lenza, E., & Pinto, A. de S. (2009). Composição florística e estrutura da vegetação arbustivo-arbórea em um cerrado rupestre, Cocalzinho de Goiás, Goiás. *Revista Brasileira de Botânica*, 32(1), 1–10.
- Pirani, F. F. R., Sanchez, M., & Pedroni, F. (2009). Fenologia de uma comunidade arbórea em cerrado sentido restrito, Barra do Garças, MT, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 23(4), 1096–1109. Retrieved from <http://www.scielo.br/pdf/abb/v23n4/v23n4a19.pdf>
- Poorter, L., Bongers, F., Sterck, F. J., & Wöll, H. (2003). Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance. *Ecology*, 84(3), 602–608.
- Reader, R. J. (1978). Contribution of overwintering leaves to the growth of three broad-leaved, evergreen shrubs belonging to the Ericaceae family. *Canadian Journal of Botany*, 56(10), 1248–1261.
- Reatto, A., Correia, J. R., Spera, S. T., Sano, S. M., & Almeida, S. P. de. (1998). Solos do bioma Cerrado: aspectos pedológicos. In *Cerrado: ambiente e flora*. Embrapa-CPAC Planaltina.
- Reich, P. B., & Borchert, R. (1984). Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *The Journal of Ecology* 72 61–74.
- Reich, P. B., Walters, M. B., Kloeppel, B. D., & Ellsworth, D. S. (1995). Different photosynthesis-nitrogen relations in deciduous hardwood and evergreen coniferous tree species. *Oecologia*, 104(1), 24–30. doi:10.1007/BF00365558
- Resende, J. C. F., Markewitz, D., Klink, C. A., Bustamante, M. M. C., & Davidson, E. A. (2011). Phosphorus cycling in a small watershed in the Brazilian Cerrado: impacts of frequent burning. *Biogeochemistry* 105, 105-118.
- Rezende, A. V., Vale, A. T., Sanquetta, C. R., Figueiredo Filho, A., & Felfili, J. M. (2006). Comparação de modelos matemáticos para estimativa do volume, biomassa e estoque de carbono da vegetação lenhosa de um cerrado sensu stricto em Brasília, DF. *Scientia Forestalis*, 17, 65–76.
- Ribeiro, F. M. M. (2009) *Efeito da herbivoria por saúvas sobre a fenologia, sobrevivência, crescimento e conteúdo nutricional de árvores do Cerrado*. Universidade Federal de

Uberlândia.

- Ribeiro, J. F., Walter, B. M. T., Sano, S. M., & Almeida, S. P. de. (1998). Fitofisionomias do bioma Cerrado. In *Cerrado: ambiente e flora*. Embrapa-CPAC Planaltina.
- Ruggiero, P. G. C., Batalha, M. A., Pivello, V. R., & Meirelles, S. T. (2002). Soil-vegetation relationships in cerrado (Brazilian savanna) and semideciduous forest, Southeastern Brazil. *Plant Ecology*, *160*(1), 1–16.
- Santos, K. M., & Prado, C. H. B. A. (2012). Relationships between crown architecture and available irradiance in two cerrado species with different leaf phenologies. *Brazilian Journal of Botany*, *35*(4), 339–345.
- Scholes, R. J., & Archer, S. R. (1997). Tree-grass interactions in savannas 1. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *28*(1), 517–544.
- Schwilk, D. W. (2003). Flammability is a niche construction trait: canopy architecture affects fire intensity. *The American Naturalist*, *162*(6), 725–733.
- Silvério, D. V., & Lenza, E. (2010). Fenologia de espécies lenhosas em um cerrado típico no Parque Municipal do Bacaba, Nova Xavantina, Mato Grosso, Brasil. *Biota Neotropica*, *10*(3), 205–216. doi:10.1590/S1676-06032010000300024
- Simon, M. F., Grether, R., de Queiroz, L. P., Skema, C., Pennington, R. T., & Hughes, C. E. (2009). Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *106*(48), 20359–64. doi:10.1073/pnas.0903410106
- Simpson, P. L. Jr. (2002). *Crescimento e fenologia foliar de espécies lenhosas de uma área de cerrado sensu stricto submetida à fertilização*. Universidade de Brasília
- Souza, J. P., Prado, C., Damascos, M. A., Albino, A. L. S., & others. (2009). Influence of shoot inclination on irradiance and morphophysiological leaf traits along shoots in cerrado trees with distinct leaf deciduousness. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, *21*(4), 281–289.
- Souza, J. P., Prado, C. H., Albino, A. L. S., & Damascos, M. A. (2009). Shoot-foilage relationships in deciduous, semideciduous, and evergreen cerrado tree species. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, *21*(1), 76–86.
- Souza, J. P., Prado, C. H. B. a., Albino, A. L. S., Damascos, M. a., & Souza, G. M. (2010). Network analysis of tree crowns distinguishes functional groups of Cerrado species. *Plant Ecology*, *212*(1), 11–19. doi:10.1007/s11258-010-9797-7
- Souza, J. P., Prado, C. H. B. A., Albino, A. L. S., Damascos, M. A., & Souza, G. M. (2011). Network analysis of tree crowns distinguishes functional groups of Cerrado species. *Plant Ecology*, *212*(1), 11–19.
- Spinnler, D., Egli, P., & Körner, C. (2002). Four-year growth dynamics of beech-spruce model ecosystems under CO₂ enrichment on two different forest soils. *Trees*, *16*(6), 423–436.
- Talora, D. C., & Morelato, P. C. (2000). Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície

litorânea do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 23(1), 13–26.

- Terashima, I., Araya, T., Miyazawa, S.-I., Sone, K., & Yano, S. (2005). Construction and maintenance of the optimal photosynthetic systems of the leaf, herbaceous plant and tree: an eco-developmental treatise. *Annals of Botany*, 95(3), 507–19. doi:10.1093/aob/mci049
- Tilman, D. (1987). Secondary succession and the pattern of plant dominance along experimental nitrogen gradients. *Ecological Monographs*, 57(3), 189–214.
- Tilman, D. (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277(5330), 1300–1302. doi:10.1126/science.277.5330.1300
- Valim, E. A. R., Nalini Jr, H. A., & Kozovits, A. R. (2013). Litterfall dynamics in a iron-rich rock outcrop complex in the southeastern portion of the Iron Quadrangle of Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 27(2), 286–293.
- Van Schaik, C. P., Terborgh, J. W., & Wright, S. J. (1993). The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24, 353–377.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.
- Walker, B., Kinzig, A., & Langridge, J. (1999). Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species, (november 1998), 95–113.
- West, M., & Mooney, H. A. (1972). Photosynthetic characteristics of three species of sagebrush as related to their distribution patterns in the White Mountains of California. *American Midland Naturalist*, 479–484.
- Wiens, J. A. (1989). Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, 3(4), 385–397.
- Williams, R. J., Myers, B. A., Muller, W. J., Duff, G. A., & Eamus, D. (1997). Leaf phenology of woody species in a north australian tropical savanna. *Ecology*, 78(8), 2542–2558. doi:10.1890/0012-9658(1997)078[2542:LPOWSI]2.0.CO;2

ANEXO

Tabela 1A. Parâmetros fitossociológicos da comunidade de arbóreas nas parcelas de cerrado sentido restrito do módulo PELD do Parque Nacional de Brasília. Através do método do ponto – quadrante, um total de 1000 indivíduos foi amostrado em 250 pontos. *Kielmeyera* sp. refere-se à população de híbridos (*K. coriacea* X *K. grandiflora*), desconsiderada para o cálculo da biomassa lenhosa seca segundo Rezende *et al.* (2006). Os parâmetros fitossociológicos são: abundância absoluta (A, n° de ind.); densidade absoluta (DA) e densidade relativa (DR); dominância absoluta (DoA) e dominância relativa (DoR); frequência absoluta (FA) e frequência relativa (FR); índice de valor de Importância (IVI = DR + DoR + FR); biomassa lenhosa seca estimada (Biomassa) e biomassa lenhosa seca relativa (BMR). FenF refere-se aos grupos fenológicos: DEC para decíduas; SV para sempre – verdes.

Espécie	A	DA(ind/ha)	DR	DoA(m ² /ha)	DoR (%)	FA(%)	FR(%)	IVI	Biomassa(kg)	BMR(%)	Fenf
<i>Qualea parviflora</i>	84	80,6	8,4	0,998	12,4	28,0	8,5	29,3	1894,7	13,93	DEC
<i>Qualea grandiflora</i>	75	72,0	7,5	1,049	13,1	24,4	7,4	28,0	2264,7	16,64	DEC
<i>Kielmeyera coriacea</i> x <i>grandiflora</i>	109	104,6	10,9	0,432	5,4	30,4	9,2	25,5	0,0	0,00	DEC
<i>Kielmeyera coriacea</i>	103	98,8	10,3	0,427	5,3	26,0	7,9	23,5	500,3	3,68	DEC
<i>Ouratea hexasperma</i>	90	86,4	9,0	0,480	6,0	28,0	8,5	23,4	444,4	3,27	SV
<i>Caryocar brasiliensis</i>	47	45,1	4,7	0,659	8,2	17,2	5,2	18,1	979,8	7,20	DEC
<i>Eriotheca pubescens</i>	53	50,9	5,3	0,525	6,5	17,2	5,2	17,0	1078,7	7,93	SV
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	44	42,2	4,4	0,274	3,4	15,2	4,6	12,4	457,7	3,36	DEC
<i>Dalbergia miscolobium</i>	34	32,6	3,4	0,231	2,9	11,6	3,5	9,8	450,3	3,31	DEC
<i>Annona crassiflora</i>	29	27,8	2,9	0,274	3,4	10,4	3,1	9,5	520,9	3,83	DEC
<i>Roupala montana</i>	26	24,9	2,6	0,127	1,6	9,2	2,8	7,0	157,6	1,16	SV
<i>Salacia crassifolia</i>	22	21,1	2,2	0,154	1,9	8,4	2,5	6,7	173,6	1,28	SV
<i>Stryphnodendron adstringens</i>	20	19,2	2,0	0,185	2,3	7,2	2,2	6,5	342,7	2,52	DEC
<i>Styrax ferrugineus</i>	15	14,4	1,5	0,178	2,2	6,0	1,8	5,5	284,7	2,09	SV
<i>Byrsonima verbascifolia</i>	18	17,3	1,8	0,125	1,6	6,8	2,1	5,4	158,0	1,16	DEC
<i>Plenckia populnea</i>	21	20,1	2,1	0,075	0,9	6,8	2,1	5,1	99,6	0,73	DEC

Continua.

Tabela 1. (cont.)

Espécie	A	DA(ind/ha)	DR	DoA(m²/ha)	DoR (%)	FA(%)	FR(%)	IVI	Biomassa(kg)	BMR(%)	Fenf
<i>Aspidosperma macrocarpon</i>	14	13,4	1,4	0,144	1,8	4,4	1,3	4,5	271,6	2,00	DEC
<i>Sclerolobium paniculatum</i>	8	7,7	0,8	0,212	2,6	3,2	1,0	4,4	748,5	5,50	SV
<i>Pouteria ramiflora</i>	10	9,6	1,0	0,130	1,6	3,6	1,1	3,7	227,0	1,67	DEC
<i>Erythroxylum suberosum</i>	13	12,5	1,3	0,050	0,6	4,8	1,5	3,4	64,3	0,47	DEC
<i>Machaerium opacum</i>	8	7,7	0,8	0,123	1,5	3,2	1,0	3,3	304,0	2,23	SV
<i>Connarus suberosus</i>	13	12,5	1,3	0,046	0,6	4,4	1,3	3,2	47,0	0,35	SV
<i>Enterolobium gummiferum</i>	7	6,7	0,7	0,125	1,6	2,8	0,8	3,1	283,2	2,08	DEC
<i>Erythroxylum tortuosum</i>	11	10,6	1,1	0,054	0,7	3,2	1,0	2,7	33,8	0,25	SV
<i>Handroanthus ochraceum</i>	8	7,7	0,8	0,058	0,7	3,2	1,0	2,5	86,8	0,64	DEC
<i>Myrcia splendens</i>	6	5,8	0,6	0,102	1,3	2,0	0,6	2,5	239,6	1,76	SV
<i>Aspidosperma tomentosum</i>	8	7,7	0,8	0,048	0,6	3,2	1,0	2,4	73,6	0,54	DEC
<i>Strychnos pseudoquina</i>	7	6,7	0,7	0,052	0,7	2,8	0,8	2,2	77,1	0,57	SV
<i>Qualea multiflora</i>	7	6,7	0,7	0,047	0,6	2,8	0,8	2,1	79,8	0,59	DEC
<i>Psidium pohlianum</i>	7	6,7	0,7	0,033	0,4	2,8	0,8	2,0	32,3	0,24	DEC
<i>Chamaecrista orbiculata</i>	7	6,7	0,7	0,021	0,3	2,8	0,8	1,8	14,5	0,11	DEC
<i>Schefflera macrocarpa</i>	3	2,9	0,3	0,083	1,0	1,2	0,4	1,7	322,9	2,37	SV
<i>Myrsine guianensis</i>	6	5,8	0,6	0,024	0,3	2,4	0,7	1,6	31,1	0,23	SV
<i>Banisteriopsis latifolia</i>	6	5,8	0,6	0,032	0,4	2,0	0,6	1,6	47,8	0,35	NA
<i>Diospyros burchellii</i>	6	5,8	0,6	0,026	0,3	2,0	0,6	1,5	38,9	0,29	SV
<i>Kielmeyera grandiflora</i>	6	5,8	0,6	0,023	0,3	2,0	0,6	1,5	42,4	0,31	DEC
<i>Piptocarpha rotundifolia</i>	5	4,8	0,5	0,030	0,4	2,0	0,6	1,5	46,1	0,34	SV
<i>Davilla elliptica</i>	5	4,8	0,5	0,016	0,2	2,0	0,6	1,3	11,3	0,08	DEC

Tabela 1. (cont.)

Espécie	A	DA(ind/ha)	DR	DoA(m²/ha)	DoR (%)	FA(%)	FR(%)	IVI	Biomassa(kg)	BMR(%)	Fenf
<i>Tabebuia aurea</i>	4	3,8	0,4	0,031	0,4	1,6	0,5	1,3	56,3	0,41	DEC
<i>Guapira noxia</i>	2	1,9	0,2	0,059	0,7	0,8	0,2	1,2	128,5	0,94	DEC
<i>Plathymenia reticulata</i>	2	1,9	0,2	0,052	0,7	0,8	0,2	1,1	108,6	0,80	DEC
<i>Heteropteryx sp.</i>	3	2,9	0,3	0,025	0,3	1,2	0,4	1,0	42,8	0,31	NA
<i>Eremanthus glomerulatus</i>	3	2,9	0,3	0,012	0,2	1,2	0,4	0,8	14,1	0,10	SV
<i>Bowdichia virgilioides</i>	2	1,9	0,2	0,029	0,4	0,8	0,2	0,8	101,0	0,74	DEC
<i>Miconia pohliana</i>	2	1,9	0,2	0,027	0,3	0,8	0,2	0,8	29,1	0,21	SV
<i>Vochysia elliptica</i>	3	2,9	0,3	0,009	0,1	0,8	0,2	0,7	12,8	0,09	SV
<i>Pterodon pubescens</i>	2	1,9	0,2	0,016	0,2	0,8	0,2	0,6	51,0	0,38	DEC
<i>Cybianthus sp</i>	2	1,9	0,2	0,009	0,1	0,8	0,2	0,5	7,0	0,05	DEC
<i>Byrsonima pachyphylla</i>	2	1,9	0,2	0,006	0,1	0,8	0,2	0,5	8,0	0,06	SV
<i>Himatanthus obovatus</i>	1	1,0	0,1	0,023	0,3	0,4	0,1	0,5	36,2	0,27	DEC
<i>Heteropteryx byrsonimifolia</i>	2	1,9	0,2	0,005	0,1	0,8	0,2	0,5	8,4	0,06	NA
<i>Tibouchina candolleana</i>	1	1,0	0,1	0,015	0,2	0,4	0,1	0,4	28,0	0,21	SV
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	1	1,0	0,1	0,006	0,1	0,4	0,1	0,3	11,7	0,09	DEC
<i>Couepia grandiflora</i>	1	1,0	0,1	0,005	0,1	0,4	0,1	0,3	6,3	0,05	DEC
<i>Miconia albicans</i>	1	1,0	0,1	0,004	0,1	0,4	0,1	0,3	6,0	0,04	SV
<i>Mimosa clausenii</i>	1	1,0	0,1	0,004	0,1	0,4	0,1	0,3	6,2	0,05	DEC
<i>Andira paniculata</i>	1	1,0	0,1	0,004	0,0	0,4	0,1	0,3	4,8	0,04	DEC
<i>Symplocos rahmnifolia</i>	1	1,0	0,1	0,003	0,0	0,4	0,1	0,3	1,9	0,01	DEC
<i>Lafoensia pacari</i>	1	1,0	0,1	0,002	0,0	0,4	0,1	0,3	2,6	0,02	DEC
<i>Hymenaeae stigonocarpa</i>	1	1,0	0,1	0,002	0,0	0,4	0,1	0,2	3,5	0,03	SV
Totais	1000	959	100	8,021	100	330,8	100	300	13606,0	100,00	

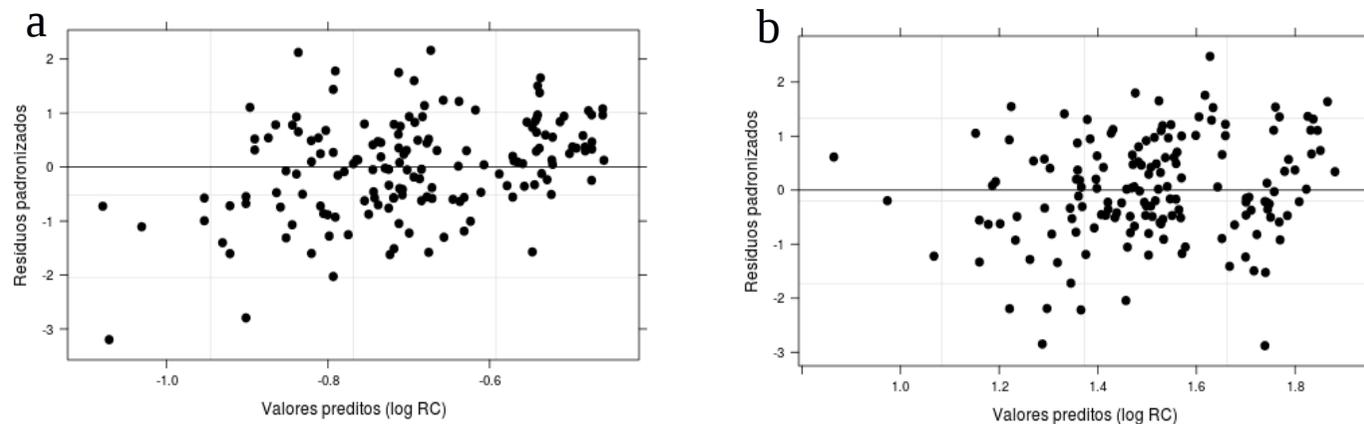


Figura 1A. Resíduos padronizados *versus* valores preditos para os modelos reduzido (a) e completo (b) da razão de copa medida em 156 indivíduos arbóreos no módulo ComCerrado-SISBIOTA do Parque Nacional de Brasília.

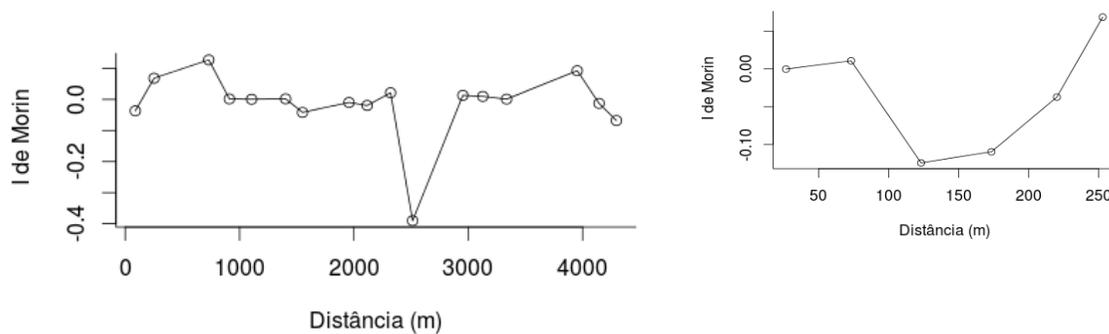


Figura 2A. Correlogramas para análise de correlação espacial nos resíduos do modelo de razão de copa. Os valores calculados para o I de Morin são plotados contra as classes de distâncias em duas escalas: parcelas (esquerda) e subparcelas (direita). Não houveram correlações significativas.

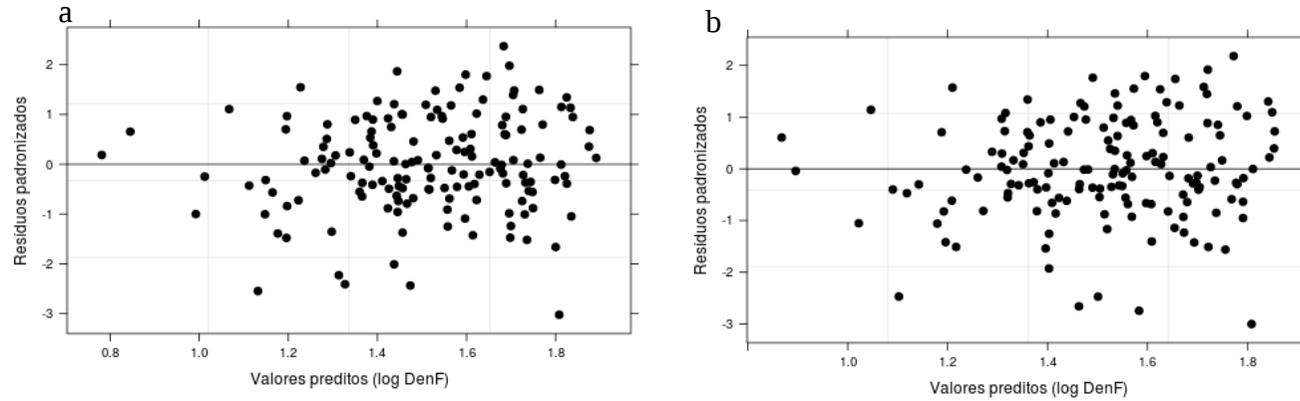


Figura 3A. Resíduos padronizados *versus* valores preditos para os modelos reduzido (a) e completo (b) da densidade de folhagem medida em 156 indivíduos arbóreos no módulo ComCerrado-SISBIOTA do Parque Nacional de Brasília.

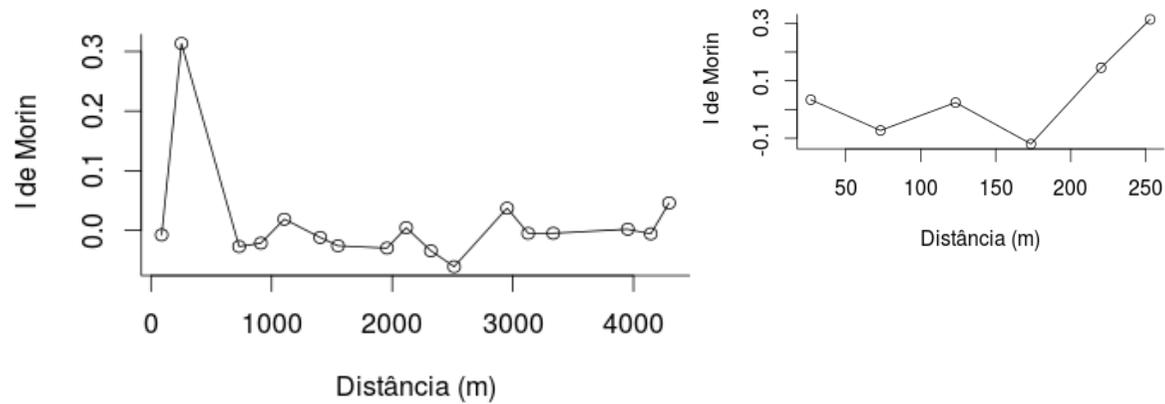


Figura 4A. Correlogramas para análise de correlação espacial nos resíduos do modelo de densidade de folhagem. Os valores calculados para o I de Morin são plotados contra as classes de distâncias em duas escalas: parcelas (esquerda) e subparcelas (direita). Não houveram correlações significativas.

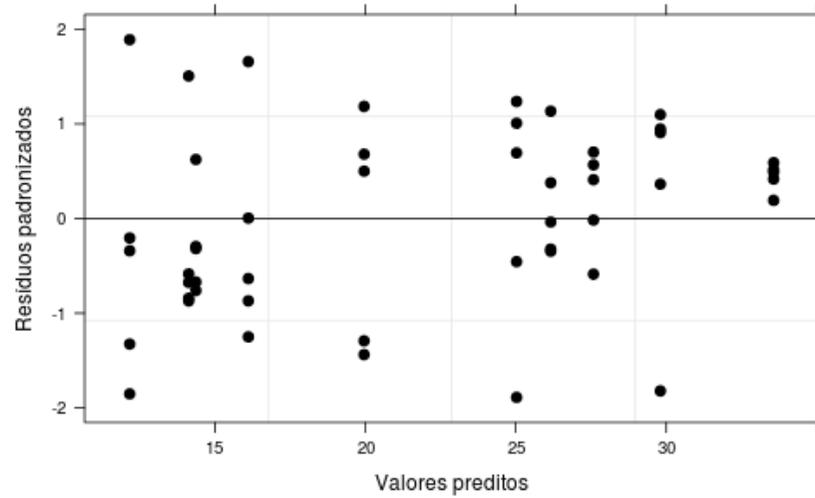


Figura 5A. Resíduos padronizados *versus* valores preditos para o modelo de biomassa relativa das decíduas (centralizada em 50%), estimada nas 50 subparcelas das dez parcelas no módulo ComCerrado-SISBIOTA do Parque Nacional de Brasília.

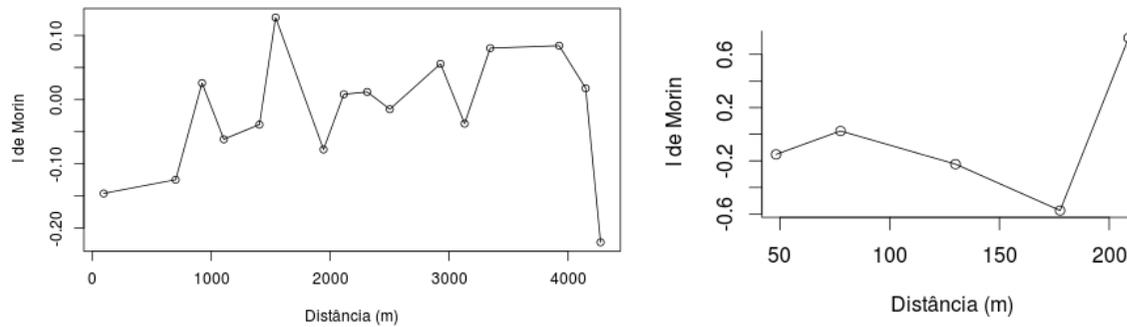


Figura 6A. Correlogramas para análise de correlação espacial nos resíduos do modelo de biomassa relativa de decíduas (centralizada em 50%). Os valores calculados para o I de Morin são plotados contra as classes de distâncias em duas escalas: parcelas (esquerda) e subparcelas (direita). Não houveram correlações significativas.

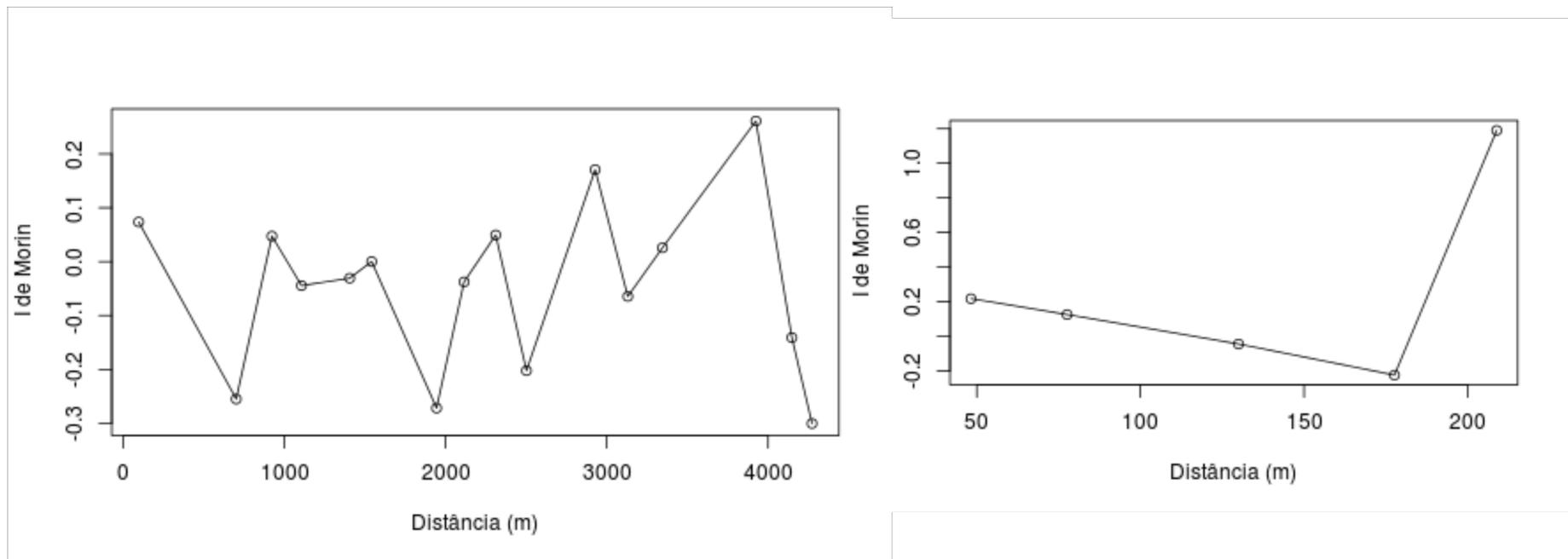


Figura 7A. Correlogramas para análise de correlação espacial nos resíduos do modelo da biomassa relativa das decíduas com pH de 0 -10 cm de profundidade. Os valores calculados para o I de Morin são plotados contra as classes de distâncias em duas escalas: parcelas (esquerda) e subparcelas (direita). Não houveram correlações significativas.