



Universidade de Brasília

INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

**ESTRUTURA E DINÂMICA DA VEGETAÇÃO LENHOSA DE CERRADO
sensu stricto NO PERÍODO DE 19 ANOS, NA RESERVA ECOLÓGICA DO
IBGE, DISTRITO FEDERAL, BRASIL**

ADRIANO JOSÉ BARBOSA SOUZA

**Orientador: Prof. Dr. Raimundo Paulo Barros
Henriques.**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia da Universidade de Brasília, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Brasília - DF
2010

ADRIANO JOSÉ BARBOSA SOUZA

Estrutura e Dinâmica da Vegetação Lenhosa de Cerrado *sensu stricto* no período de 19 anos, na Reserva Ecológica do IBGE, Distrito Federal, Brasil.

Dissertação aprovada junto ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Raimundo Paulo Barros Henriques
Orientador – UnB

Prof. Dra. Heloísa Sinátora Miranda
Membro Titular – UnB

Prof. Dra. Alba Valéria Rezende
Membro Titular – UnB

Prof. Dr. John Du Vall Hay
Suplente – UnB

Brasília, abril de 2010.

SOUZA, ADRIANO JOSÉ BARBOSA

Estrutura e dinâmica da vegetação lenhosa de cerrado *sensu stricto* no período de 19 anos na Reserva Ecológica do IBGE, Distrito Federal, Brasil, 66 p., (UnB-IB, Mestre, Ecologia, 2010).

Dissertação de Mestrado – Universidade de Brasília. Departamento de Ecologia.

1. Savanas

2. Fogo

3. Ecologia de comunidades

4. Reserva Ecológica do IBGE

I. UnB-ECL/IB

II. Título (série)

AGRADECIMENTOS

À minha família que sempre me apoiou em cada passo, em cada momento, nos bons e nos ruins.

A todos os amigos que me acompanharam durante essa caminhada que muito me apoiaram e me ajudaram na realização deste trabalho e ao lado dos quais tive muitos bons momentos e alegrias.

Aos professores da Ecologia da UnB, que muito contribuíram para o conhecimento que pude aprender.

Ao Prof. Raimundo Henriques pela sua amizade, cordialidade, dedicação, paciência, e busca incansável pela excelência e qualidade do trabalho.

Aos técnicos do laboratório Mardônio e Consolação pelo apoio e disponibilidade.

À Emilia P. Braga a quem pude contar em todas as horas com sua inestimável amizade, com seu apoio, incentivo, com sua coragem e ousadia em solucionar as pequenas e grandes dificuldades.

Ao CNPq pela concessão da bolsa de estudos de Mestrado.

A todas as demais pessoas que me ajudaram para a realização deste trabalho, seja com ajuda científica ou um gesto de amizade.

ÍNDICE

AGRADECIMENTOS	III
ÍNDICE	IV
RESUMO	VI
ABSTRACT	VII
CAPÍTULO 1:	
SAVANAS: OCORRÊNCIA, ESTRUTURA E FATORES DETERMINANTES	8
1 INTRODUÇÃO	8
1.1 PRINCIPAIS FATORES DETERMINANTES DE SAVANAS	10
1.1.1 Controles da base para o topo	10
1.1.1.1 Água	10
1.1.1.2 Nutrientes	10
1.1.2 Controles do topo para a base	11
1.1.2.1 Fogo	11
1.1.2.2 Herbivoria	11
1.2 AS SAVANAS SÃO SISTEMAS ESTÁVEIS OU INSTÁVEIS?	12
1.2.1 Savanas como sistemas estáveis (equilíbrio)	12
1.2.1.1 Partição espacial do nicho	12
1.2.1.2 Partição fenológica do nicho	13
1.2.1.3 Competição balanceada	14
1.2.2 Savanas como sistemas instáveis (desequilíbrio)	14
1.2.2.1 Gargalo demográfico	14
1.3 O CERRADO COMO UM BIOMA DE SAVANA	15
1.4 FORMULAÇÃO DO PROBLEMA	18
2 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	18
CAPÍTULO 2	
DINÂMICA DA VEGETAÇÃO LENHOSA EM UM CERRADO <i>SENSU STRICTO</i> NO PERÍODO DE 18 ANOS	23
1 INTRODUÇÃO	23
2 MATERIAL E MÉTODOS	26
2.1 ÁREA DE ESTUDO	26

2.2 INVENTÁRIO DE CAMPO	26
2.3 CLASSIFICAÇÃO DAS FORMAS DE CRESCIMENTO	27
2.4 ANÁLISE DOS DADOS	29
2.5 ANÁLISES ESTATÍSTICAS	30
3 RESULTADOS	31
3.1 COMPOSIÇÃO FLORÍSTICA E ESTRUTURA	31
3.2 FORMAS DE CRESCIMENTO	36
3.3 ESTRUTURA E DINÂMICA DAS FORMAS DE CRESCIMENTO	43
3.4 MORTALIDADE, RECRUTAMENTO E INCREMENTO LÍQUIDO POR FORMA DE CRESCIMENTO	45
3.5 MORTALIDADE, RECRUTAMENTO E CRESCIMENTO POR ESPÉCIE E FORMA DE CRESCIMENTO	47
3.6 MORTALIDADE, RECRUTAMENTO E INCREMENTO PELAS CLASSES DE DIÂMETRO	52
3.7 INCREMENTO NO NÚMERO DE INDIVÍDUOS, CAULES E ÁREA BASAL POR ESPÉCIE	55
4 DISCUSSÃO	57
5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	60
APÊNDICE I	64

RESUMO

Esse estudo foi realizado com o objetivo de analisar e descrever as mudanças na composição, estrutura e dinâmica de uma comunidade vegetal de cerrado *sensu stricto* localizada na Reserva Ecológica do IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística), Distrito Federal, Brasil. Uma unidade amostral permanente de 0,5 ha, protegida do fogo desde 1973, com apenas um evento de queimada acidental em 1994. Foram realizados dois inventários, o primeiro em 1991 e o segundo em 2009. Todas as plantas com diâmetro ao nível do solo maior ou igual a 4,8 cm foram medidas e identificadas. Foi registrada uma mudança na estrutura e composição florística. Houve um aumento da riqueza de espécies, número de gêneros e famílias. A taxa de imigração de espécies foi maior que a de extinção no período entre os censos. As espécies foram classificadas em cinco formas de crescimento definido pela altura e diâmetro (árvores, arbustos grossos, arbustos finos, varas e palmeira/Vellozia (monocotiledôneas)). As árvores foram a forma de crescimento dominante nessa área no período estudado e as varas a forma menos abundante. Com exceção dos arbustos finos ocorreu uma diminuição na proporção relativa de todas as outras formas de vida, embora em termos absolutos, tenha ocorrido um aumento no número de indivíduos, caules e área basal em todas as formas de crescimento. Em média as taxas de mortalidade das árvores foram significativamente ($P < 0.05$) maiores do que de arbustos e monocotiledôneas, mas as taxas de recrutamento de arbustos foram significativamente ($P < 0.05$) maiores do que das árvores e monocotiledôneas. A taxa de crescimento em diâmetro dos caules das árvores foi significativamente ($P < 0.05$) maior do que a dos arbustos. As taxas de recrutamento do número de indivíduos, de número de caules e da área basal foram maiores que as taxas de mortalidade. Para 21 espécies onde foi possível calcular as taxas de mortalidade e recrutamento, onze apresentaram a taxa de recrutamento maior do que a taxa de mortalidade e 9 apresentaram taxa de mortalidade maior do que a taxa de recrutamento. As taxas de mortalidade e recrutamento decresceram com as classes de diâmetro. A maioria das espécies (87%) apresentou um incremento populacional positivo. Esses resultados indicam que o cerrado *sensu stricto* na área tem uma natureza sucessional após a queimada de 1994, que é consistente com a hipótese de que as savanas méxicas e úmidas são mantidas pelo fogo.

ABSTRACT

This study analyzes and describes the changes in the composition, structure and dynamics of a plant community in the cerrado *sensu stricto* over a period of 18.9 years. The sampling was conducted on the Ecological Reserve of IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística), Federal District, Brazil, in a permanent plot of 0.5 hectares. The plot was protected from fire since 1973, but suffered an accidental fire in 1994. Two surveys were done, the first in 1991 and the second in 2009. In both surveys, all plants whose diameter at ground level was ≥ 4.8 cm were measured, identified and mapped. The structure and floristic composition changed over the period. There was an increase in species richness, number of genera and families. The immigration rate of species was greater than the extinction rate in the period between censuses. The species were classified in five types of growth forms defined by height and diameter (trees, thick shrubs, thin shrubs, poles and monocots (palms/Vellozia)). The trees were the dominant growth form and poles the less abundant. Except for the thin shrubs there was a reduction in the relative proportion of all other growth forms, although in absolute terms, there was an increase in the number of individuals, stems and basal area in all other growth forms. Average mortality rates of trees was significantly ($P < 0.05$) higher than in shrubs and monocots, but the recruitment rates of shrubs was significantly ($P < 0.05$) higher than for trees and monocots. The growth rate in stem diameter of trees was significantly ($P < 0.05$) higher than that of shrubs. The recruitment rates of number of individuals, number of stems and basal area were higher than mortality rates. For the 21 species for which it was possible to calculate mortality and recruitment rates, 11 had a recruitment rate greater than mortality, and 9 species showed higher mortality rate than recruitment rate. Mortality rate and recruitment rate decreased with increase in stem diameter size. Most species (87%) showed a positive net increase in population size. These results indicate that the cerrado *sensu stricto* had a successional nature after the 1994 fire, which is consistent with the hypothesis that mesic and humid savannas are maintained by fire.

CAPÍTULO 1

SAVANAS: ESTRUTURA, OCORRÊNCIA E FATORES DETERMINANTES

1 INTRODUÇÃO

As savanas são formações onde coexistem duas formas de vida: árvores e gramíneas, sendo o extrato graminoso contínuo, mas ocasionalmente interrompido por árvores e arbustos. A vegetação desenvolve-se sobre solos bem drenados e o padrão de crescimento das plantas está associado com a ocorrência de uma estação seca (Bourlière & Hadley 1970; Scholes & Archer 1997).

Os sistemas que apresentam essa mistura de árvores e gramíneas são muito diversos e exibem diferenças quanto à cobertura da copa de plantas lenhosas, quanto à altura (arbustos *versus* árvores, gramíneas baixas *versus* altas), quanto à forma funcional de árvores (decíduas *versus* perenes), quanto ao mecanismo fotossintético das gramíneas (C3 *versus* C4) e quanto à distribuição espacial das árvores (House *et al.* 2003).

As savanas são geograficamente abrangentes e ocorrem em regiões onde a precipitação média anual (PMA) pode variar de ~ 200 mm a ~ 3.000 mm, e têm uma abrangência latitudinal de ~ 30° norte e ao sul do equador, cobrindo uma área de aproximadamente 33 milhões de km² (Scholes & Archer 1997; Beerling & Osborn 2006; Bond 2008).

Os sistemas savânicos têm uma significativa importância socioeconômica e suportam uma grande proporção da população humana, sendo intensamente exploradas para conversão de áreas agrícolas, assim como pasto e criação de gado (Scholes & Archer 1997), têm uma influência significativa nos ciclos biogeoquímicos globais e são altamente sensíveis para antecipar mudanças climáticas e mudanças no uso da terra (House *et al.* 2003).

As condições edáficas, topográficas e muitas outras variam amplamente entre as savanas, e em particular o conjunto de espécies, de modo que os processos envolvidos nas dinâmicas de qualquer savana são peculiaridades, embora, usualmente, não há problemas em identificar uma dada mistura de árvore e gramínea como uma vegetação de savana (Jeltsch *et al.* 2000).

As dinâmicas de savanas, e de provavelmente muitos outros ecossistemas são determinadas por uma grande escala de fatores. E qualquer tentativa de entender, conservar e

manejar ecossistemas savânicos tem se deparado com as questões que dizem respeito aos fatores e processos que permitem a coexistência de árvores e gramíneas (Scarpe 1992; Jeltsch *et.al.* 2000).

Segundo Frost *et al.* (1986) existem quatro fatores principais que determinam a ocorrência de savanas: água, nutrientes, herbivoria e fogo, que são utilizados para classificar as savanas em quatro tipos principais: (1) baixa disponibilidade de água e alto suprimento de nutrientes; (2) alta disponibilidade de água e solos bastante pobres em nutrientes; (3) água e nutrientes são altamente limitantes e (4) sem limitação de água e nutrientes. Bond (2008) classifica esses fatores em duas categorias: controles da base para o topo (água e nutrientes) e do topo para a base (fogo e herbivoria). Mais recentemente, Bucine & Hanan (2007) utilizam a precipitação média anual (PMA) como uma forma de classificação das savanas: savanas áridas apresentam PMA < 400 mm, as semi-áridas ou méxicas apresentam PMA entre 400 a 1600 mm e as savanas úmidas apresentam PMA > 1600 mm.

Reconhecer se uma savana é intrinsecamente um sistema instável mantido por perturbações tais como o fogo e herbivoria ou um sistema estável que persiste em detrimento dessas perturbações é crítico para o seu manejo e entendimento (Sankaran *et al.* 2004).

Os sistemas estáveis são baseados principalmente em modelos de sistemas em equilíbrio e não equilíbrio. No primeiro caso, os sistemas em equilíbrio se referem às savanas cuja coexistência à longo prazo de árvores e gramíneas não depende de perturbações como fogo e herbivoria ou da ação de fatores como variação da precipitação. Nesses sistemas embora a proporção de árvores e gramíneas possa variar em resposta a variação na precipitação, fogo ou herbivoria, o balanço competitivo não se altera (Scholes & Archer 1997; Sankaran *et al.* 2004). Enquadram-se nesse conceito os modelos de separação espacial ou temporal de nicho. No segundo caso, os sistemas de não equilíbrio são aqueles onde a ocorre coexistência de árvores e gramíneas, pois a ação de fatores como precipitação, fogo e herbivoria altera o estado de equilíbrio favorecendo periodicamente uma ou outra forma de vida ou fornecendo oportunidades para germinação e estabelecimento de árvores. Essa variação permite a coexistência dessas duas formas de vida e resulta numa razão dinâmica entre árvores e gramíneas. Enquadram-se nesse conceito os modelos de competição balanceada entre árvores e gramíneas.

Os sistemas instáveis são baseados em modelos de sistemas de desequilíbrio. Os sistemas em desequilíbrio são aqueles onde a coexistência a longo prazo de árvores e gramíneas não é possível, pois o sistema tende a convergir para formações florestais ou

campestres, mas persistem devido a influência de perturbações. Os modelos de gargalo demográfico enquadram-se nesse conceito (Sankaran *et al.* 2004).

1.1 PRINCIPAIS FATORES DETERMINANTES DAS SAVANAS

1.1.1 Controles da base para o topo:

1.1.1.1 Água

Todas as savanas apresentam limitação por água por pelo menos parte do ano, sendo amplamente pressuposto que a competição em savanas é, principalmente, por água (Scholes & Archer 1997). O suprimento de água tem sido considerado o fator chave determinante da abundância de árvores em savanas (Bond 2008). Segundo Sankaran *et al.* (2005) em savanas determinadas pelo clima, as quais ocorrem em locais com PMA até ~ 650 mm, as restrições na cobertura lenhosa máxima são o resultado da limitação de água permitindo a persistência de gramíneas no sistema. A cobertura arbórea aumenta de forma aproximadamente linear até uma PMA de 650 mm, a partir desse ponto mesmo com o aumento da precipitação e da disponibilidade de água, outros fatores limitam a cobertura arbórea potencial (Sankaran *et al.* 2005; Sankaran *et al.* 2008). Diferentemente, foi observado em savanas do norte da Austrália que a cobertura de árvores apresenta um aumento linear com o aumento da PMA, no entanto, quando a água não representa um fator limitante (PMA > 650 mm) outros fatores, principalmente o fogo, atuam impedindo que a cobertura arbórea alcance o seu valor potencial, permitindo o desenvolvimento de gramíneas (Willians *et al.* 1996; Bond 2005).

1.1.1.2 Nutrientes

A dinâmica de nutrientes em savanas resulta de uma variedade de escalas espaciais e temporais de interações entre clima, geologia, geomorfologia e a biota (Frost *et al.* 1986). Em savanas africanas, Scholes (1990) observou que diferenças na fertilidade do solo resultam em profundos efeitos na composição de espécies, fisionomia, estrutura e funcionamento das savanas. As savanas ocorrem usualmente em locais com baixa disponibilidade de nutrientes no solo e a escassez de nutrientes é considerada um importante fator que limita o crescimento de plantas lenhosas de savanas em regiões onde a disponibilidade de água poderia suportar a ocorrência de florestas (Ruggiero *et al.* 2002; Henriques 2005; Bond 2008).

1.1.2 Controles do topo para a base:

1.1.2.1 Fogo

O fogo é a causa de mortalidade de plântulas, árvores jovens e adultas, tornando ocasionais os eventos de recrutamento de plantas lenhosas (Scholes & Archer 1997; Hoffman 1996; Hoffman & Jackson 2000; Hoffman *et al.* 2002; Hoffman & Solbrig 2003; Bond 2008). Higgins *et al.* (2007) constataram a influência do fogo na biomassa e na estrutura de populações de vegetação lenhosa em algumas savanas africanas. A biomassa e densidade de árvores e a composição de espécies em muitas savanas dependem do regime de fogo especialmente em locais onde a água não é um fator limitante, e a exclusão do fogo nesses sistemas impulsiona uma mudança progressiva na composição de espécies lenhosas (Bond 2008; Bond *et al.* 2005). A redução de árvores pelo fogo tem resultado na atual distribuição de vegetação dominada por gramíneas C4 e não existe uma síntese global sobre o que determina o regime de fogo nos ecossistemas (Bond *et al.* 2005).

1.1.2.2 Herbivoria

Árvores jovens crescem rapidamente em áreas protegidas tanto do fogo quanto da herbivoria, mais que em áreas protegidas apenas pelo fogo (Scholes & Archer 1997). As plântulas e pequenas árvores são particularmente vulneráveis a herbivoria (McPherson 1993), sendo um importante fator na determinação de savanas, pois reduz a densidade, o crescimento e a regeneração de plantas lenhosas (Jeltsch *et al.* 2000). Em muitas partes da África os elefantes são os maiores agentes de mortalidade de árvores adultas e podem até mesmo estruturar a distribuição de savanas. A herbivoria de gramíneas reduz a competição com lenhosas e diminuindo o principal combustível para o fogo, bem como sua frequência e intensidade, favorece o aumento da cobertura de árvores (Scholes & Archer 1997; van Langevelde *et al.* 2003; Bond 2008). Atualmente, em muitas savanas os animais de criação são os maiores herbívoros e seu efeito na vegetação lenhosa é complexo, com forte interação com o fogo (Bond 2008).

1.2 AS SAVANAS SÃO SISTEMAS ESTÁVEIS OU INSTÁVEIS?

Dois grupos de hipóteses foram propostas para explicar o funcionamento de savanas: as que consideram as savanas como sistemas estáveis, ou seja, a coexistência de árvores e gramíneas a longo prazo ocorre independentemente de perturbações ambientais e o segundo grupo de hipóteses são as que consideram as savanas como sistemas instáveis, isto é, a coexistência de árvores e gramíneas a longo prazo depende de perturbações como fogo e herbivoria (Scarpe 1992; Sankaran *et al.* 2004).

Identificar o mecanismo específico que permite a coexistência e define a cobertura de árvores em savanas é essencial para uma perspectiva aplicada. Tal conhecimento sustenta diretamente nossa habilidade em prever as respostas das savanas aos vetores de mudanças ambientais, e contribui para uma adequada elaboração de estratégias de manejo (Sankaran *et al.* 2004). As tentativas de explicar os mecanismos responsáveis pelas interações entre árvores e gramíneas em savanas culminam em quatro classes de hipóteses alternativas que por sua vez levam a diferentes modelos conceituais de equilíbrio e persistência do bioma: separação espacial de nicho, separação fenológica do nicho, competição balanceada e gargalos demográficos (House *et al.* 2003).

1.2.1 Savanas como sistemas estáveis (equilíbrio)

1.2.1.1 Partição espacial do nicho

Esse é o modelo clássico de equilíbrio de savanas inicialmente proposto por Walter (1971) para explicar a coexistência das duas formas de vida predominantes: árvores e gramíneas. Conhecido também como modelo de separação vertical de nicho radicular. Esse modelo pressupõe que a água é o fator limitante e que árvores e gramíneas têm acesso diferencial a esse recurso devido a diferenças na distribuição espacial das raízes no solo.

Árvores e gramíneas competem por água nas camadas superficiais do solo e embora as gramíneas apresentem vantagem competitiva por água no perfil superficial do solo, as árvores são capazes de persistir por que alcançam acesso exclusivo a água das camadas mais profundas do solo (Walter 1971).

Utilizando esses pressupostos é possível encontrar um simples estado de equilíbrio. Se a herbivoria for acrescentada como um fator, podem ser encontrados dois estados estáveis e se houverem condições de reduzida infiltração de água, e mudanças na razão do conteúdo de

água entre as camadas superficiais e profundas do solo, dois estados de equilíbrio podem ser possíveis: um estado típico das condições de savanas e um estado com predomínio de árvores e poucas gramíneas (Walker & Noy-Meir 1982; Jeltsch *et al.* 2000).

Entre suas limitações, esse modelo não explica satisfatoriamente a coexistência de árvores e gramíneas em savanas por dois motivos. Primeiramente, muitas espécies lenhosas apresentam raízes totalmente superficiais com uma atividade fisiológica dependente da disponibilidade de água nas camadas superficiais do solo e em algumas savanas africanas o padrão de distribuição de raízes no solo e de depleção de água é semelhante para árvores e gramíneas. Segundo, o modelo pressupõe uma homogeneidade espacial dos processos, tornando-o pouco realista em face de um ecossistema caracterizado por uma estrutura vegetacional heterogênea. No cerrado, Quesada *et al.* (2004) constataram que aproximadamente 80% das raízes do estrato graminoso e de arbustos se distribuem na camada superficial do solo (até 30 cm de profundidade). Desse modo, mecanismos adicionais são necessários para permitir a coexistência de árvores e gramíneas (Scholes & Archer 1997; Jeltsch *et al.* 2000).

1.2.1.2 Partição fenológica do nicho

Muitos autores têm discutido o papel da separação fenológica do nicho como um mecanismo que pode contribuir no equilíbrio da coexistência de árvores e gramíneas em savanas (Sala *et al.* 1997; Scholes & Archer 1997; House *et al.* 2003; Sankaran *et al.* 2004). O modelo fenológico de separação ocorre quando os diferentes estratos possuem ciclos ou história de vida que permitem a exploração de recursos em períodos ou estações diferentes do ano.

Em síntese, esse mecanismo pressupõe que árvores de savanas têm potencialmente acesso exclusivo à água e nutrientes antes ou no início da estação chuvosa, enquanto que as gramíneas têm acesso depois atingindo maior desenvolvimento depois do início da estação chuvosa (Scholes & Archer 1997; Sankaran *et al.* 2004). Assim, o período de crescimento ou desenvolvimento de cada estrato é alternado permitindo a coexistência dessas duas formas de vida (Sankaran *et al.* 2004).

De outro modo, a variabilidade anual pode também contribuir para a ocorrência de fatores que favorecem a vegetação herbácea em alguns anos (por exemplo, pequenos e frequentes eventos de precipitação, mudanças para chuvas de verão) e de fatores que beneficiam as plantas lenhosas em anos subsequentes (eventos de chuva intensa fornecendo

grande recarga de água aos solos, chuvas de inverno), de modo que nenhuma forma de vida mantém uma vantagem consistente (Lauenroth *et al.* 1993; House *et al.* 2003).

1.2.1.3 Competição balanceada

Nesse modelo, à medida que diminui a disponibilidade de água e nutrientes as gramíneas e plantas lenhosas se auto-limitam e a competição dentro de uma mesma forma de vida é maior ou mais importante que a competição interespecífica e, assim, permite a coexistência (Scholes & Archer 1997; House *et al.* 2003; Sankaran *et al.* 2004). No limite inferior do gradiente de precipitação, a disponibilidade de água é insuficiente para suportar o crescimento de árvores, enquanto que, acima do limite de precipitação requerido para permitir o crescimento de árvores, mas a demanda de água requerida pelas raízes leva a competição entre as árvores impedindo que o sistema seja dominado por esse estrato (Sankaran *et al.* 2004)

Nesse modelo, segundo Scholes & Archer (1997) o ponto de equilíbrio pode variar em função do clima (precipitação) ou de perturbações (herbivoria e fogo). A coexistência a longo prazo de ambas as formas de vida no sistema ocorre devido a um balanço entre a susceptibilidade à intensidade e à variação nas flutuações inter-anuais de precipitação entre árvores e gramíneas (Sankaran *et al.* 2004).

1.2.2 Savanas como sistemas instáveis (desequilíbrio)

1.2.2.1 Gargalo demográfico

Este modelo foi proposto por Menaut *et al.* (1990), segundo os quais uma premissa básica que suporta o modelo de gargalo demográfico de coexistência de árvores e gramíneas em savanas é que os impactos da variabilidade climática e dos distúrbios diferem em cada estágio do ciclo de vida das plantas lenhosas.

As árvores são limitadas pela seca e pelo fogo no estágio de plântula e apenas pelo fogo no estágio juvenil. Assim, as savanas ocorrem devido à influência de fatores que favorecem o estabelecimento de plântulas em áreas com baixa PMA e devido a fatores que, como o fogo e a herbivoria (consumidores de plantas lenhosas), previnem o estabelecimento de árvores em áreas com alta PMA. A persistência de árvores e gramíneas no sistema é resultante de perturbações como fogo e herbivoria (Higgins *et al.* 2000; Sankaran *et al.* 2004).

Um importante aspecto desse modelo é o efeito do armazenamento (Higgins *et al.* 2000; Bond 2005). A ocorrência de bancos de juvenis é comum em savanas com ocorrência frequente de fogo, mesmo quando a densidade de árvores adultas é baixa. Os juvenis podem permanecer na zona de queimada por décadas devido a sua tolerância ao fogo ou capacidade de rebrotamento de raízes ou caules protegidos do fogo. Desse modo, o maior obstáculo enfrentado pelos juvenis é escapar da zona de fogo ingressando numa classe de altura considerada zona de escape. A probabilidade de um juvenil alcançar a altura da zona de escape é determinada pela frequência e intensidade do fogo que causa a morte de caules e dificulta a taxa de crescimento para a altura de escape (Bond 2005).

Com isso, o recrutamento é controlado pela precipitação que limita o estabelecimento de plântulas, e pelo fogo, que previne o recrutamento para as classes de tamanho de adultos. O declínio no número de árvores adultas é o resultado do contínuo, mas baixos níveis de mortalidade de adultos. Assim, a coexistência é possível em uma ampla variação de condições ambientais em função de longos períodos de lento declínio no número de árvores adultas intercalados com eventos ocasionais de recrutamento (Higgins *et al.* 2000). A ocorrência de extensos períodos com condições favoráveis ou desfavoráveis para o recrutamento de árvores pode levar o sistema a convergir para florestas ou campos (Sankaran *et al.* 2004).

1.3 O CERRADO COMO UM BIOMA DE SAVANA

O Cerrado é considerado um tipo savana e é provavelmente a maior savana do mundo, ocupando aproximadamente 2.000.000 km² no Brasil Central, mais áreas disjuntas nos biomas adjacentes (Silva & Bates 2002).

A sua vegetação é caracterizada por um mosaico heterogêneo de fisionomias vegetais (Goodland 1971; Eiten 1972). O gradiente de fisionomias vegetais (cerrado *sensu lato*) pode ser ordenado em quatro tipos principais em função das suas características estruturais: campo limpo, campo sujo, cerrado *sensu stricto* e cerradão. Essas fisionomias formam um gradiente vegetacional contínuo, não havendo limites definidos entre uma e outra fisionomia. O campo limpo é a fisionomia com mais alta cobertura de gramíneas, o campo sujo apresenta alta cobertura de gramíneas e baixa cobertura de arbustos, o cerrado *sensu stricto* tem menor cobertura de gramíneas e maior cobertura de árvores e arbustos e cerradão é uma formação florestal com maior cobertura arbórea e ausência de gramíneas (Henriques 2005). Entre essas fitofisionomias, o cerrado *sensu stricto* ocupa em torno de 70% da região (Eiten 1978; Dias 1992).

O gradiente fisionômico e estrutural da vegetação apresenta uma variação inversa do componente lenhoso (densidade e altura) e do componente herbáceo dominado por gramíneas (Goodland 1971; Henriques 2005) e tem sido correlacionado com variações nos fatores ambientais (nutrientes do solo, água, fogo) em uma tentativa de explicar a distribuição de indivíduos, espécies e grupos de vegetação (Goldsmith 1974). A determinação dos fatores responsáveis pela distribuição e dinâmica das fitofisionomias é uma das principais questões do bioma Cerrado (Henriques 2005).

Três hipóteses foram propostas para explicar a ocorrência e distribuição da vegetação no bioma Cerrado: (1) concentração de nutrientes do solo, (2) disponibilidade de água e (3) fogo. Um modo de abordar essas questões é observar quais os padrões e processos que podem ou não ser explicados pela influência desses fatores (Henriques 2005).

O cerrado *sensu lato* está associado com solos com baixos conteúdos de nutrientes, de grande maturidade e altamente intemperizados. A maior densidade e altura de plantas lenhosas foram correlacionadas com uma maior fertilidade do solo por Goodland & Pollard (1973) e Lopes & Cox (1977), mas outros estudos não corroboraram essa relação (Moreira 2000; Rugiero *et al.* 2002). Devido à maior capacidade da matéria orgânica em reter nutrientes, os solos das fisionomias com maior cobertura vegetal (cerrado, cerradão) tornam-se mais férteis do que aqueles com menor cobertura (campo limpo, campo sujo), embora isso não indique que as áreas que apresentam maior cobertura possuíssem originalmente solos mais férteis (Henriques 2005).

O conteúdo de água nas camadas superficiais do solo no final da estação seca e a profundidade do solo (solos mais profundos podem suportar maior estoque de nutrientes) aumentam das fisionomias abertas para as mais fechadas (Henriques 2005). Em uma área de cerrado protegida da ação antrópica, Pinheiro & Durigan (2009) observaram que uma modificação mais lenta que o normalmente observado das fisionomias em alguns trechos esteja relacionada a fatores de natureza edáfica ou microclimática com a possibilidade de que a comunidade nunca atinja uma estrutura de cerradão.

A ocorrência de fisionomias abertas do cerrado *sensu lato* era atribuída a limitação por água devido ao período seco e à precipitação menor que as das áreas de florestas (Warming 1892; Henriques 2005). No entanto, alguns estudos mostraram que: as espécies de plantas tinham pequena ou nenhuma adaptação fisiológica à seca; a maioria das plantas tem raízes profundas com acesso às camadas de solo com água e o solo em fisionomias de cerrado *sensu stricto* apresentava água disponível para a vegetação o ano inteiro (Rawitscher *et al.* 1943; Rawitscher 1948; Henriques 2005).

O naturalista Lund (1843) propôs que os campos e o cerrado *sensu stricto* surgiram a partir de freqüentes queimadas de vegetação originalmente florestal que era reconhecida como cerradão. Essa hipótese foi reforçada pela análise florística da vegetação lenhosa dos cerrados (Rizzini 1963). Baseado em algumas evidências, Rizzini (1979) afirmou que em áreas sem limitações edáficas o cerrado *sensu stricto* pode surgir de freqüentes queimadas do cerradão.

Estudos de filogenia sugerem que as adaptações observadas em várias plantas lenhosas do cerrado como cascas ou cortiças grossas, árvores ou arbustos com caules grossos e poucos galhos (paquicaules), xilopódios subterrâneos, evoluíram em resposta a ação do fogo a pelo menos 4-10 milhões de anos, coincidindo com a dominância de espécies de gramíneas C₄, altamente inflamáveis (Simon *et al.* 2009).

O fogo é um agente de perturbação na vegetação do bioma Cerrado com grande impacto na dinâmica das populações das plantas. Diferentes tipos de danos na vegetação lenhosa têm sido relatados, principalmente nos padrões reprodutivos, no recrutamento e estabelecimento de novos indivíduos e taxas de mortalidade (Miranda & Sato 2005). Embora o fogo possa estimular a reprodução vegetativa de plantas no cerrado, ele tende também a aumentar a mortalidade e reduzir o tamanho de plantas e em escala fisionômica diminui a cobertura de lenhosas, reduzindo a densidade de indivíduos e alterando a composição de espécies em direção a formas de crescimento menores (Hoffmann & Moreira 2002; Henriques 2005). A alteração na estrutura da vegetação lenhosa resultante de queimadas sucessivas via altas taxas de mortalidade e “topkill”, resultam em sistemas com fisionomias mais abertas, com favorecimento das gramíneas em relação às lenhosas. O que por sua vez, pode tornar o sistema mais susceptível a queimadas durante a estação seca dificultando a regeneração do sistema para sua forma fisionômica pré-fogo (Miranda & Sato 2005)

No entanto, quando a vegetação do cerrado é protegida do fogo ocorre um aumento na riqueza de espécies, no número de indivíduos, número de caules e na área basal (Henriques & Hay 2002). O aumento no período de exclusão do fogo possibilita o ingresso de novas espécies e o retorno de espécies eliminadas pelo fogo (Libano & Felfili, 2006). Foi observado por Hoffmann (1996) e Henriques & Hay (2002) que o fogo altera as taxas de crescimento proporcional das formas de crescimento dominante das plantas que sofrem queimadas anuais em relação a seus controles não queimados. Estes estudos estabeleceram uma relação negativa entre o tamanho da planta e a taxa de crescimento populacional em áreas queimadas anualmente. Esses resultados indicam que as taxas de crescimento populacional em áreas queimadas anualmente seguem a seguinte ordem: árvores < arbustos < herbáceas. Essa relação é consistente com a observação de que o fogo promove o desenvolvimento de

vegetação dominada por gramíneas e a sua exclusão leva ao sucesso de arbustos e árvores (Henriques 2005). Outra observação realizada por Pinheiro & Durigan (2009) através da análise de fotografias aéreas em áreas de cerrado protegido contra o fogo durante 40 anos no Estado de São Paulo, mostrou que a densidade e altura da vegetação de fisionomias abertas ou áreas antropizadas evoluem para uma fisionomia mais densa e de porte mais alto.

1.4 FORMULAÇÃO DO PROBLEMA

Foi proposto por Henriques & Hay (2002) que o fogo é o principal fator determinante das fisionomias da vegetação do Cerrado. A melhor evidência que o fogo é o fator principal de modificações é a observação de que em áreas protegidas do fogo a taxa de recrutamento populacional é maior que a taxa de mortalidade. Resultados semelhantes observados para cerrado *sensu stricto* foram obtidos por (Aquino *et al.* 2007; Roitman *et al.* 2008).

Por outro lado, com a ocorrência de fogo no cerrado, as fisionomias mais fechadas podem estar sendo substituídas por fisionomias mais abertas com drásticas modificações na composição de espécies (Hoffman 1999; Moreira 2000; Henriques & Hay 2002; Henriques 2005). Na ocorrência de fogo, todos os tipos fisionômicos sofrem um processo de regressão para uma fisionomia mais aberta, com desenvolvimento do estrato dominado por gramíneas e herbáceas e diminuição do estrato lenhoso arbustivo-arbóreo (Henriques 2005). Assim é importante avaliar as mudanças na dinâmica natural da vegetação de cerrado sobre o tempo para entender os processos e mecanismos que mantêm essa comunidade (Henriques & Hay 2002; Aquino *et al.* 2007).

2 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aquino, F.G.; Walter, B.M.T. & Ribeiro, J.F. 2007. Woody community dynamics in two fragments of “cerrado” *stricto sensu* over a seven-year period (1995-2002), MA, Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, 30: 113-121.
- Beerling, D.J. and Osborne, C.P. 2006. The origin of the savanna biome. **Global Change Biology**. 12: 2023-2031.
- Bond, W.J. 2008. What limits trees in C4 grasslands and savannas? **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**. 39: 641-659.
- Bond, W.J. 2005. Large parts of the world are brown or black: a different view on the “Green World” hypothesis. *Journal of Vegetation Science*. 16: 261-266.

- Bond, W.J.; Woodward, G. I. & Midgley, G. F. 2005. The global distributions of ecosystems in a world without fire. **New Phytologist**. 165: 525-538.
- Bourlière, F. & Hadley, M. 1970. The ecology of tropical savannas. **Annu. Rev. Ecol. Syst.** 1:125-152.
- Bucine, G. & Hanan, N.P. 2007. A continental-scale analysis of tree cover in African savannas. **Global Ecology and Biogeography**. 16: 593-605.
- Dias, B.F.S. 1992. Cerrados: uma caracterização. In: Dias, B.F.S. (Eds.). **Alternativas de desenvolvimento dos Cerrados: Manejo e Conservação dos Recursos Naturais Renováveis**. FUNATURA. Brasília, Distrito Federal, Brasil, p.11-25.
- Eiten, G. 1972. The cerrado vegetation of Brazil. **Botanical Review**. 38: 201-341.
- Eiten, G. 1978. Delimitation of the Cerrado Concept. **Vegetatio**, 36(3): 169-178.
- Frost, P.; Medina, E.; Menaut, J.C.; Solbrig, O.; Swift, M. & Walker, B. 1986. Responses of savannas to stress and disturbance. **IUBS Special Issue**. 10: 1-82.
- Goldsmith, F.B. 1974. Multivariate analyses of tropical grassland communities in Mato Grosso, Brazil. **Journal of Biogeography**. 1: 111-122
- Goodland, R. 1971. A physiognomic analysis of the cerrado vegetation of central Brasil. **The Journal of Ecology**. 59(2): 411-419.
- Goodland, R. & Pollard, R. 1973. The brazilian cerrado vegetation: a fertility gradient. **Journal of Ecology**. 6: 219-224.
- Henriques, R.P.B. 2005. Influência da história, solo e fogo na distribuição e dinâmica das fitofisionomias no bioma do cerrado. In: Scariot, A.; Souza-Silva, J.C. e Felfili, J.M. (orgs). **Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação**. Probio, Ministério do meio ambiente, Brasil, p.73-92.
- Henriques, R.P.B. & Hay, J.D. 2002. Pattern and dynamics of plant population. In: Oliveira, O.S.; Marquis, R.J. (eds.). **The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna**. Columbia University Press, New York, p. 140- 158.
- Higgins, S.I.; Bond, W.J. & Trollope, W.S.W. 2000. Fire, resprouting and variability: a recipe for tree-grass coexistence in savanna. **Journal of Ecology**. 88: 213-229.
- Higgins, S.I.; Bond, W.J.; February, E.C.; Bronn, A.; Euston-Brown, W.; Enslin, B.; Govender, N.; Rademan, L.; O'Reagan, S.; Potgieter, A.L.F.; Scheiter, S.; Sowry, R.; Trollope, L. & Trollope, W.S.W. 2007. Effects of four decades of fire manipulation on woody vegetation structure in savanna. **Ecology**. 88(5): 1119-1125.
- Hoffman, W.A. 1996. The effects of fire and cover on seedling establishment in a neotropical savanna. **Journal of Ecology**. 84: 383-393.

- Hoffmann, W.A. 1999. Fire and population dynamics of woody plants in a neotropical savanna: Matrix Model Projections. **Ecology**. 80: 1354-1369.
- Hoffman, W.A. & Jackson, R.B. 2000. Vegetation-climate feedbacks in the conversion of tropical savanna to grassland. **Journal of climate**. 13: 1593-1602.
- Hoffmann, W. A. & Moreira, A. G. 2002. The role of fire in population dynamics of woody plants. In: Oliveira, O.S.; Marquis, R.J. (eds.). **The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna**. Columbia University Press, New York, p. 140- 158.
- Hoffman, W.A. & Solbrig, O.T. 2003. The role of topkill in the differential response of savanna woody species to fire. **Forest Ecology and Management**. 180: 273-286.
- Hoffman, W.A.; Schroeder, W; Jackson, R.B. 2002. Positive feedbacks of fire, climate, vegetation and the conversion of tropical savanna. **Geophysical Research Letters**. 29: 2052
- House, J.I.; Archer, S.; Breshears, D.D. and Scholes, R.J. 2003. Conundrums in mixed woody-herbaceous plant systems. **Journal of Biogeography**. 30: 1763-1777.
- Jeltsch, F.; Weber, G.E. & Grimm V. 2000. Ecological buffering mechanisms in savannas: A unifying theory of long-term tree-grass coexistence. **Plant Ecology**. 150: 161 – 171.
- Lauenroth, W.K.; Urban, D.L.; Coffin, D.P.; Parton, W.J.; Shugart, H.H.; Kirchner, T.B. & Smith, T.M. 1993. Modeling vegetation structure-ecosystem process interactions across sites and ecosystems. **Ecological Modeling**. 67: 49-80.
- Libano, A.M. & Felfili, J.M. 2006. Mudanças temporais na composição florística e na diversidade de um cerrado *sensu stricto* do Brasil Central em um período de 18 anos (1985-2003). **Acta Botânica Brasileira**. 20(4): 927-936.
- Lopes, A. S. & Cox, F. R. 1977. Cerrado vegetation in Brazil: an edaphic gradient. **Agronomy Journal**. 69: 828-831.
- Lund, P.W. 1843. Blik paa Brasilien dryeverden. **Selsk Skriften**. 11: 1-82.
- McPherson, G. R. 1993. Effect of herbivory and herb interference on oak establishment in a semi-arid temperate savanna. **Journal of Vegetation Science**. 4: 687-692.
- Menaut, J. C.; Gignoux, J.; Parado, C. & Clobert, J. 1990. Tree Community Dynamics in a Humid Savanna of the Cote-d'Ivoire: Modelling the Effects of Fire and Competition with Grass and Neighbours. **Journal of Biogeography**. 17: 471-481.
- Moreira, A. G. 2000. Effects of fire protection on savanna structure in Central Brazil. **Journal of Biogeography**. 27: 1021–1029

- Miranda, H. S. & Sato, M. N. 2005. Efeitos do fogo na vegetação lenhosa do Cerrado. In: Scariot, A.; Souza-Silva, J.C. e Felfili, J.M. (orgs). **Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação**. Probio, Ministério do Meio Ambiente, Brasil, p.94-105.
- Pinheiro, E.S. & Durigan, G. 2009. Dinâmica espaço-temporal (1962-2006) das fitofisionomias em unidade de conservação do Cerrado no sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**. 32(3): 441-454.
- Quesada, C. A.; Miranda, A. C.; Hodnett, M. G.; Santos, A. J. B; Miranda, H. S. & Breyer, L. M. 2004. Seasonal and depth variation of soil moisture in a burned open savanna (campo sujo) in Central Brasil. **Ecological Applications**. 14: 33-41.
- Rawitscher, F.; Ferri, M. G. & Rachid, M. 1943. Profundidade dos solos e vegetação em campos cerrados do Brasil meridional. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**. 15: 267-294.
- Rawitscher, F. 1948. The water economy of vegetation of the campos cerrados in southern Brazil. **Journal of Ecology**. 36: 16-32.
- Rizzini, C.T. 1963. A flora do cerrado. In: M.G. Ferri, Ed., **Simpósio sobre o cerrado**. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo, p. 126-177.
- Rizzini, C.T. 1979. **Tratado de Fitogeografia do Brasil: Aspectos Sociológicos e Florísticos**. São Paulo: Hucitec Ltda.
- Roitman, I.; Felfili, J.M. & Rezende, A.V. 2008. Tree dynamics of a fire-protected cerrado *sensu stricto* surrounded by forest plantations, over a 13-years period (1991-2004) in Bahia, Brazil. **Plant Ecology**. 197: 255-267.
- Ruggiero, P.G.C.; Batalha, M.A.; Pivello, V.R. & Meireles, S.T. 2002. Soil-vegetation relationships in cerrado (Brazilian savanna) and semideciduous Forest, Southeastern Brasil. **Plant Ecology**. 160:1-16.
- Sala, O.E., Lauenroth, W.K. & Golluscio, R.A. 1997. Plant functional types in temperate semi-arid regions. In: **Plant Functional Types: their Relevance to Ecosystem Properties and Global Change**. Smith, T.M., Shugart, H.H. & Woodward, F.I. (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, p. 217–233.
- Sankaran, M.; Ratnam, J. & Hanan, N. P. 2004. Tree–grass coexistence in savannas revisited – insights from an examination of assumptions and mechanisms invoked in existing models. **Ecology Letters**. 7: 480–490
- Sankaran, M.; Hanan, N.P.; Scholes, R.J.; Ratnam, J.; Cade, B.S.; Ardo, J.; Augustine, D.J.; Banyikwa, F.; Bronn, A.; Bucini, G.; Caylor, K.K.; Coughenour, M.B.; Diouf, A.; Ekaya, W.; Feral, C.J.; February, E.C.; Frost, P.G.H.; Gignoux, J.; Hiernaux, P.;

- Higgins, S.I., Hrabar, H.; Le Roux, X.; Ludwig, F.; Metzger, K.L.; Prins, H.H.T.; Ringrose, S.; Sea, W.; Tews, J.; Worden, J. & Zambatis, N. 2005. Determinants of woody cover in African savannas. **Nature**. 438: 846 - 849.
- Sankaran, M.; Ratnam, J. & Hanan, N. 2008. Woody cover in African savannas: the role of resources, fire and herbivory. **Global Ecology and Biogeography**. 17:236-245.
- Scarpe, C. 1992. Dynamics of savanna ecosystem. **Journal of Vegetation Science**. 3:293-300.
- Scholes, R.J. 1990. The influence of soil fertility on the ecology of Southern African dry savannas. **Journal of Biogeography**. 17: 415-419.
- Scholes, R.J. & Archer, S.R. 1997. Tree-grass interactions in savannas. **Annual Review of Ecology and Systematics**. 28: 517 – 544.
- Silva, J. M. C. & Bates, J. M. 2002. Biogeographic patterns and conservation in the South America Cerrado: a Tropical Savanna Hotspot. **Bioscience**. 52(3): 225-233.
- Simon, M. F.; Grether, R.; 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. **PNAS**. 106(48): 20359-20364.
- Van Langevelde, F.; van der Vijver, C.A.D.M.; Kumar, L.; van de Koppel, J. & de Ridder, N. 2003. Effects of fire and herbivory on the stability of the savanna ecosystems. **Ecology**. 84: 337-350.
- Walter, H. 1971. **Ecology of Tropical and Subtropical Vegetation**. Oliver and Boyd. Edinburgh, UK.
- Walker, B.H. & Noy-Meir, I. 1982. Aspects of the stability and resilience of savanna ecosystems. In: Huntley, B.J. & Walker, B.H. (eds). **Ecology of tropical savannas**. Springer-Verlag, Berlin, Germany, p. 556-590.
- Warming, E. 1892. Lagoa Santa. Et Beitrag til den biologiske plantegeografi. D. Kgl. Danske Vidensk Selsk., Skr. 6. Copenhagen.
- Willians, R.J.; Duff, G.A.; Bowman, D.M.J.S. & Cook, G.D. 1996. Variation in the composition and structure of tropical savannas as a function of rainfall and soil texture along a large-scale climatic gradient in the Northern Territory, Australia. **Journal of Biogeography**. 23: 747-756.

CAPÍTULO 2

DINÂMICA DA VEGETAÇÃO LENHOSA EM UM CERRADO *SENSU STRICTO* NO PERÍODO DE 19 ANOS

1 INTRODUÇÃO

As savanas são formações onde coexistem duas formas de vida: árvores e gramíneas, sendo o extrato graminoso contínuo, mas ocasionalmente interrompido por árvores e arbustos. A vegetação desenvolve-se sobre solos bem drenados e o padrão de crescimento das plantas está associado com um clima fortemente sazonal (Bourlière & Hadley 1970; Scholes & Archer 1997). Apresentam ampla abrangência geográfica e ocorrem em regiões onde a precipitação média anual (PMA) pode variar de ~ 200 mm a ~ 3.000 mm, e têm uma amplitude latitudinal de ~ 30° norte e ao sul do equador, cobrindo uma área de aproximadamente 33 milhões de Km² (Scholes & Archer 1997; Beerling & Osborn 2006; Bond 2008).

Existem quatro fatores principais que determinam a ocorrência de savanas: água, nutrientes, herbivoria e fogo, e são utilizados para classificar as savanas em quatro tipos principais: (1) baixa disponibilidade de água e alto suprimento de nutrientes; (2) alta disponibilidade de água e solos bastante pobres em nutrientes; (3) água e nutrientes são altamente limitantes e (4) sem limitação de água e nutrientes (Frost *et al.* 1986). A maior parte do cerrado pode ser incluída no segundo tipo (Henriques & Hay 2002).

Existem dois grupos de hipóteses propostos para explicar o funcionamento de savanas. O primeiro grupo considera as savanas como sistemas estáveis, ou seja, a coexistência de árvores e gramíneas a longo prazo ocorre independentemente de perturbações ambientais. O segundo grupo de hipóteses considera as savanas como sistemas instáveis, isto é, a coexistência de árvores e gramíneas a longo prazo depende de perturbações como fogo e herbivoria. Reconhecer se uma savana é intrinsecamente um sistema instável mantido por perturbações tais como o fogo e herbivoria ou um sistema estável que persiste em detrimento dessas perturbações é crítico para o seu manejo e entendimento. (Scarpe 1992; Sankaran *et al.* 2004).

Em algumas savanas o regime de fogo é considerado o principal fator limitante da biomassa e densidade de árvores, e modificador da composição e riqueza de espécies especialmente em locais onde a água não é um fator limitante (Bond 2008; Bond *et al.* 2005).

A mortalidade de árvores pelo fogo tem resultado na atual distribuição da vegetação dominada por gramíneas C_4 e não existe um consenso sobre o que determina o regime de fogos nesses ecossistemas (Bond *et al.* 2005).

Por apresentar uma variação de PMA entre 800 mm e 2.000 mm (Dias 1992), o Cerrado pode ser considerado uma savana úmida. Desse modo, o principal fator considerado limitante da cobertura e densidade arbórea no Cerrado é o fogo, pois a herbivoria tem pouca influência nesse ecossistema devido à reduzida biomassa de ungulados consumidores dessa vegetação (Henriques 2005; Bond 2008). A determinação dos fatores responsáveis pela distribuição e dinâmica das fitofisionomias é uma das principais questões do bioma Cerrado (Henriques 2005).

Foi proposto por Lund (1843) que os campos e o cerrado *sensu stricto* surgiram a partir de freqüentes queimadas da vegetação originalmente florestal reconhecida como cerradão. Uma análise florística da vegetação lenhosa dos cerrados reforçou essa hipótese (Rizzini 1963). Baseado em algumas evidências, Rizzini (1979) afirmou que em áreas sem limitações edáficas o cerrado *sensu stricto* pode surgir de freqüentes queimadas do cerradão.

Estudos de filogenia sugerem que algumas adaptações observadas em plantas lenhosas endêmicas do cerrado como cascas grossas, paquicaules, brotos subterrâneos, entre outras, evoluíram em resposta à ação do fogo há pelo menos 4-10 milhões de anos, coincidindo com a dominância de espécies de gramíneas C_4 , altamente inflamáveis (Simon *et al.* 2009).

Diferentes tipos de danos na vegetação lenhosa têm sido relatados, principalmente nos padrões reprodutivos, no recrutamento e estabelecimento de novos indivíduos e taxas de mortalidade (Miranda & Sato 2005). Embora o fogo possa estimular a reprodução vegetativa de plantas no cerrado, ele tende também a aumentar a mortalidade, reduzir o tamanho de plantas, diminuir a cobertura de lenhosas, reduzindo a densidade de indivíduos e alterando a composição de espécies em direção a formas de crescimento menores (Hoffmann & Moreira 2002; Henriques 2005).

Em áreas de cerrado protegidas do fogo, observações indicam que a vegetação sofre alterações, tanto na composição de espécies quanto em densidade de árvores em direção a matas fechadas (Coutinho 1982, 1990; Moreira 2000; Henriques & Hay 2002; Roitman *et al.* 2008; Pinheiro & Durigan 2009). Além disso, alguns estudos usando plantas do cerrado sugerem que se a frequência de fogo diminuir, a cobertura e a densidade de plantas lenhosas aumentam (Hoffman 1999).

Foi proposto por Henriques & Hay (2002) que o fogo é o principal fator determinante das fisionomias da vegetação do Cerrado, utilizando como importante evidência, a observação

de que em áreas protegidas do fogo a taxa de recrutamento populacional é maior que a taxa de mortalidade. Resultados semelhantes observados para cerrado *sensu stricto* foram obtidos por Aquino *et al.* (2007) e Roitman *et al.* (2008). Com a ocorrência de fogo no cerrado, as fisionomias mais fechadas podem estar sendo substituídas por fisionomias mais abertas com drásticas modificações na composição de espécies, com desenvolvimento do estrato dominado por gramíneas e herbáceas e diminuição do estrato lenhoso arbustivo-arbóreo (Hoffman 1999; Moreira 2000; Henriques & Hay 2002; Henriques 2005).

Durigan & Ratter (2006) sugerem que mais estudos de comunidades a longos prazos, usando parcelas permanentes para caracterizar a dinâmica de transição de cerrado/floresta devem ser realizados. Para entender os processos e mecanismos que mantêm a comunidade de cerrado é importante avaliar as mudanças na dinâmica natural da vegetação sobre o tempo (Henriques & Hay 2002; Aquino *et al.* 2007). Assim, esse estudo analisou as alterações na vegetação de uma área de cerrado *sensu stricto* depois de 18,9 anos, mais especificamente as seguintes questões foram analisadas:

- (1) Como ocorre e quais são as modificações na composição florística em um cerrado *sensu stricto*?
- (2) Quais são as formas de crescimento de plantas lenhosas e que modificações ocorrem em suas proporções de número de espécies, indivíduos, caules e área basal em um cerrado *sensu stricto*?
- (3) Como as taxas de mortalidade, recrutamento e incremento variam entre as formas de crescimento e entre as classes de tamanho das plantas lenhosas de um cerrado *sensu stricto*?
- (4) A taxa de recrutamento é maior que a taxa de mortalidade em um cerrado *sensu stricto*?
- (5) O cerrado é uma vegetação em equilíbrio ou desequilíbrio?

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 ÁREA DE ESTUDO

A amostragem foi realizada na Reserva Ecológica do IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística), localizada a 16 km do centro de Brasília, latitude 15°57' sul e longitude 47°53' oeste (Figura 1). A altitude varia de 1.045 m a 1.125 m, com uma declividade média de 6%. Os solos são predominantemente “Oxisols” (U.S. Soil Taxonomy System). Quimicamente, os solos são ácidos ($\text{pH} \approx 5,4$), com baixa disponibilidade de fósforo ($\text{P} < 1 \text{ ppm}$), baixa concentração de cátions (K, Ca, Mg), alta concentração de alumínio e alto conteúdo de argila (Moreira 1992).

A precipitação média anual, baseada no registro de 17 anos, é 1.469 mm. A precipitação mensal é bastante sazonal, com mais de 90% das chuvas ocorrendo de outubro a abril. A estação seca ocorre de maio a setembro. A variação da temperatura é típica de clima subtropical continental, com uma média anual de 21,9°C durante o mesmo período de 17 anos.

A Reserva apresenta uma vegetação predominante relacionada com terrenos bem drenados das superfícies interfluviais que compreende dois tipos principais de fisionomia: uma savânica e outra campestre, representados respectivamente pelo cerrado *sensu lato* e *sensu stricto* e pelo campo sujo, sendo que o cerrado *sensu lato* ocupa cerca de 75% da superfície da Reserva (IBGE 2004).

2.2 INVENTÁRIO DE CAMPO

Foi inventariada uma parcela permanente (unidade amostral) dentro de uma área de cerrado *sensu stricto* de 0,5 hectares (20 m x 250 m) estabelecida em 1989 quando foram registradas 48 espécies de plantas lenhosas totalizando 980 indivíduos e 1.158 caules (Henriques & Hay 2002). Essa área estava protegida do fogo desde 1973, mas um incêndio acidental atingiu toda a área em outubro de 1994. Esse estudo foi baseado nos dados coletados em outubro 2009 em relação ao estabelecido no inventário de junho de 1991.

A parcela de 20 m x 250 m foi dividida em subparcelas de 10 m x 10 m cada (Figura 1). Dentro de cada sub-parcela, todas as plantas com diâmetro no nível do solo $\geq 4,8 \text{ cm}$ foram identificadas até espécie e foi registrada a sua circunferência ao nível do solo e sua altura. Plantas com múltiplos caules (caules distantes até 30 cm do caule principal) resultado

do crescimento vegetativo foram incluídas no censu se a soma de seus diâmetros forem $\geq 4,8$ cm. Cada planta incluída no censu de 1991 foi etiquetada com uma placa de alumínio numerada e, então, identificada, bem como os novos indivíduos obtidos em 2009.

2.3 CLASSIFICAÇÃO DAS FORMAS DE CRESCIMENTO

Para cada espécie com número maior ou igual a 15 indivíduos (número mínimo para executar a análise de regressão não linear) foi utilizada uma regressão não linear assintótica $y = a(1 - e^{-bx})$, onde x é o diâmetro do caule (cm), y é a altura da planta (m), a e b são constantes determinadas no ajuste. O a é assíntota onde foi determinada a altura máxima (H_{\max}), e o diâmetro máximo (D_{\max}) foi determinado pela relação $D_{\max} = \ln(a)/b$.

As espécies foram classificadas baseadas nas formas de crescimento definidas por modificada por Henriques & Hay (2002), com algumas modificações utilizando a altura máxima como a seguir: árvore ($H_{\max} \geq 3$ m), arbustos ($H_{\max} < 3$ m) e monocotiledôneas. Nessa última categoria foram incluídas as espécies da família Arecaceae e Velloziaceae por serem monocotiledôneas e apresentam um padrão de crescimento semelhante.

Foi determinado um modelo geral relacionando o D_{\max} com H_{\max} para essas espécies do tipo $y = a/(1 + e^{-(x-x_0)/b})$, onde y é o H_{\max} (m), x é o diâmetro máximo obtido em campo, a , b e x_0 são as constantes obtidas pelo ajuste. Para as espécies com menos de 15 indivíduos, classificou-se a sua forma de crescimento usando apenas a altura máxima obtida em campo (H_{\max}).

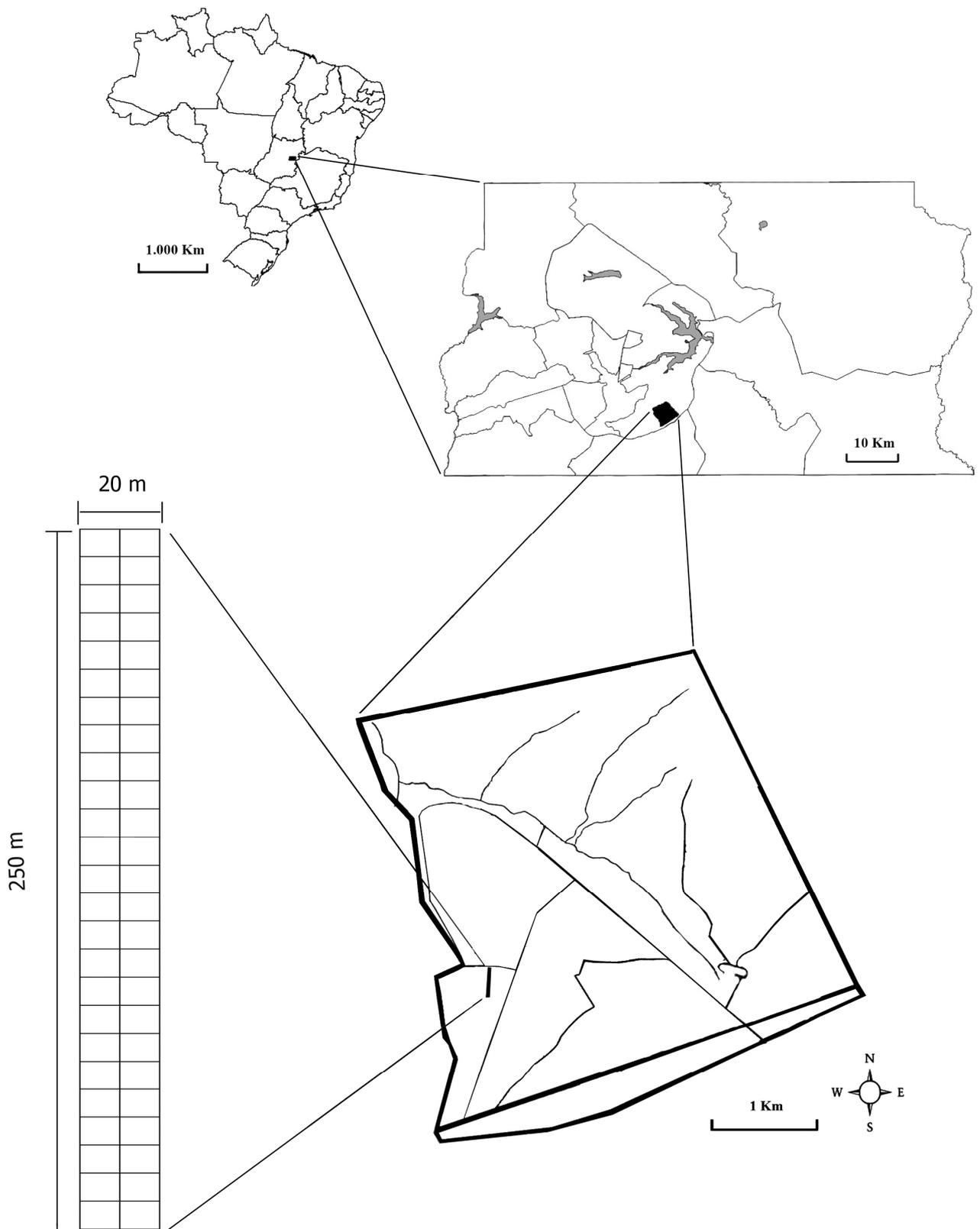


Figura 1. Localização da parcela de 20 m x 250 m na área de estudo, na Reserva Ecológica do IBGE, Distrito Federal e no Brasil.

2.4 ANÁLISE DOS DADOS

Foi elaborada uma lista completa com todas as espécies registradas, incluindo o número de indivíduos, número de caules e área basal nos dois levantamentos apresentada no apêndice I.

Foram calculadas as taxas de mortalidade e as taxas de recrutamento para o número total de indivíduos, para o número de indivíduos pelas formas de crescimento e para as populações de plantas com número ≥ 15 indivíduos na parcela.

As taxas de mortalidade (m) e recrutamento (r) anual foram calculadas usando as equações (Sheil *et al.* 1995; Sheil & May 1996):

$$m = 100 \left\{ 1 - \left[1 - \left(\frac{N_m}{N_{1991}} \right)^{\frac{1}{t}} \right] \right\}$$

$$r = 100 \left\{ \left[1 + \frac{N_r}{N_{1991}} \right]^{\frac{1}{t}} - 1 \right\}$$

Onde N_{1991} é o número de indivíduos no primeiro inventário, N_m é o número de indivíduos mortos, N_r é o número de indivíduos recrutados e t é o tempo entre os inventários (18,9 anos).

A taxa de crescimento em diâmetro (mm) do caule foi calculada pela diferença no diâmetro entre o inventário de 1991 e 2009, dividido pelo período de tempo em anos (18,9 anos).

Algumas plantas mostraram crescimento negativo em diâmetro (170 plantas de 700 plantas utilizadas para os cálculos de crescimento). Isso deve ter sido causado por perdas naturais de casca, contração do tronco durante a estação seca, perdas da casca e “topkill” devido ao evento de fogo em 1994 e/ou erros de medida. Assim foi definido um limite operacional para incluir os incrementos de diâmetro nos cálculos, usando o método proposto por Newberry *et al.* (1999). Nesse método é construído um gráfico onde o eixo X é formado por uma curva cumulativa decrescente da proporção de plantas (logit(p)) e o eixo Y formado pelo intervalo de classes de incremento. A curva obtida mostrou um claro declínio negativo a partir de -2,5 mm após esse ponto há um aumento até certo valor constante da distribuição. Portanto, os valores de taxas de crescimento $\leq -2,5$ mm (16 casos) foram considerados como resultado de erros de medida e os valores entre -2,5 mm e 0,0 mm foram considerados como resultado de contração do tronco ou perda de casca ou “topkill”.

Após o cálculo do crescimento por indivíduo, a média de crescimento por espécie foi estimada usando o método de amostragem aleatória dos dados (1.000 vezes) com reposição (“Bootstrapping”).

2.5 ANÁLISES ESTATÍSTICAS

Todas as análises estatísticas foram realizadas com o programa SYSTAT versão 12 e Sigmaplot versão 11 (Systat Software 2008). Para satisfazer a premissa de normalidade dos dados foi realizada uma transformação angular das taxas de mortalidade e recrutamento e uma transformação logarítmica das taxas de crescimento.

Comparações na distribuição de diâmetros e entre 1991 e 2009 foi feito utilizando o teste de Kolmogorov-Smirnov (Siegel & Castellan 1988). Foi realizado um teste qui-quadrado para verificar se houve diferenças no número de espécies, no número de indivíduos, no número de caules e na área basal por formas de crescimento entre 1991 e 2009.

Foi realizada uma Análise de Variância (ANOVA) de um fator para testar diferenças nas médias das taxas de mortalidade, recrutamento e crescimento entre as formas de crescimento. Na comparação das taxas de mortalidade, recrutamento e crescimento, o tamanho da amostra não foi grande o suficiente para determinar de forma acurada o valor de F. Nesse caso foi utilizado o método de reamostragem (1000 vezes) para determinar os valores críticos de F. Foi realizado um teste post-hoc HSD de Tukey para determinar onde ocorrem as diferenças significativas.

3 RESULTADOS

3.1 COMPOSIÇÃO FLORÍSTICA E ESTRUTURA DA VEGETAÇÃO

Foram registradas 33 famílias em 1991 e 34 em 2009. Apenas a família Celastraceae representada não foi registrada em 2009. Duas novas famílias foram encontradas em 2009: Myrtaceae e Papilionaceae. Essas mudanças representam um incremento de 3,0% no período e 0,2% ano⁻¹ (Tabela 1).

Foi encontrado um total de 44 gêneros em 1991 e 48 em 2009, sendo que 43 ocorreram nos dois levantamentos, apenas o gênero *Plenckia* presente foi extinto no local e cinco novos gêneros (*Blepharocalyx*, *Bowdichia*, *Cybistax*, *Dimorphandra* e *Heteropterys*) foram registrados em 2009. Isso corresponde a uma variação de total de 9,0% no período (0,5% ano⁻¹) (Tabela 1).

Foram registradas 66 espécies, sendo 57 em 1991 e 64 em 2009, correspondendo a um aumento de 12,3% no período ou 0,7% ano⁻¹ (Tabela 1). Do total de espécies encontradas, 54 ocorreram em ambos os levantamentos. Duas espécies encontradas em 1991 não ocorreram em 2009 (*Plenckia populnea* e *Allagoptera campestre*), enquanto que nove espécies foram registradas apenas em 2009 (*Aspidosperma tomentosum*, *Blepharocalyx salicifolius*, *Bowdichia virgilioides*, *Cybistax antisiphilitica*, *Dimorphandra mollis*, *Heteropterys byrsonimifolia*, *Miconia albicans*, *Miconia fallax* e *Pisonia noxia*). Essas mudanças correspondem a uma taxa de extinção de 0,2 espécies ha⁻¹ ano⁻¹ e uma taxa de imigração de 1,0 espécies ha⁻¹ ano⁻¹.

Com relação ao número de indivíduos, foi obtido um total de 1.238 indivíduos em 1991 e 2.209 em 2009, o que corresponde a um aumento total de 78%, isto é, 4,1% ano⁻¹ (Tabela 1). Ainda pode-se observar que o número total de caules registrados em 1991 foi 1.473, enquanto que em 2009 foram obtidos 3.290 caules representando um aumento de +123% (6,5% ano⁻¹). Houve um aumento de aproximadamente 50% da área basal, tendo sido registrados 67.299cm² em 1991 e 101.361cm² em 2009 produzindo uma variação 2,7% ano⁻¹ (Tabela 1).

Tabela 1. Número de famílias, gêneros e espécies, indivíduos, caules e área basal (cm²), taxas de variação no período de 18,9 anos (1991 - 2009) em 0,5 ha de cerrado *sensu stricto*, na Reserva Ecológica do IBGE, Distrito Federal, Brasil.

	1991	2009	Taxa de variação	
			(número ano ⁻¹)	(% ano ⁻¹)
Famílias	33	34	0,05	0,16
Gêneros	44	48	0,21	0,48
Espécies	57	64	0,37	0,65
Número de indivíduos	1238	2209	51,38	4,15
Número de caules	1473	3290	96,14	6,53
Área Basal (cm ²)	67.299	105.723	1.802,23	2,68

Em 1991 a família com maior riqueza de espécies foi *Arecaceae* (seis espécies), seguida por *Vochysiaceae* e *Fabaceae* com cinco e quatro espécies respectivamente. De modo que houve a perda de uma espécie na família *Arecaceae* e a entrada de uma espécie na família *Fabaceae* em 2009. Em 2009 as famílias *Vochysiaceae*, *Fabaceae* e *Arecaceae* apresentaram a maior riqueza com cinco espécies cada (Figura 2a).

As famílias com maior número de indivíduos em 1991 foram *Asteraceae*, *Ochnaceae* e *Malpighiaceae* (Figura 2b). Enquanto que as famílias que apresentaram maior número de indivíduos em 2009 foram *Melastomataceae*, *Ochnaceae* e *Malpighiaceae*. Embora o número de indivíduos na família *Ochnaceae* de 1991 tenha sido maior, ela permaneceu como a segunda família mais abundante em 2009 (Figura 2b). De modo semelhante, as famílias *Melastomataceae*, *Ochnaceae*, *Malpighiaceae*, *Vochysiaceae*, *Velloziaceae* e *Guttiferae* apresentaram um aumento no número de indivíduos em 2009. Outro aumento registrado foi no número de indivíduos na família *Melastomataceae* que apresentou apenas dois indivíduos em 1991 e 345 indivíduos em 2009.

A família *Arecaceae* apresentou a maior área basal em 1991 seguida pelas famílias *Vochysiaceae* e *Ochnaceae*. A família *Melastomataceae* também apresentou a maior área basal total em 2009, seguida por *Arecaceae* e *Ochnaceae* (Figura 2c). As famílias que registraram o maior aumento em área basal foram *Melastomataceae*, *Velloziaceae*, *Fabaceae* e *Dilleniaceae*. Além da família *Celastraceae*, cuja extinção local contribuiu para a redução da área basal total, as famílias *Styracaceae*, *Hippocrateriaceae*, *Asteraceae*, *Rubiaceae* e *Symplocaceae* também apresentaram redução de área basal em 2009, sendo a maior redução registrada para a família *Styracaceae* (Figura 2c).

Em 1991 os gêneros com maior número de espécies foram *Erythroxylum*, *Byrsonima*, *Qualea* e *Syagrus* com três espécies cada um. O gênero com maior número de espécies em 2009 foi *Miconia* com quatro espécies, seguido pelos gêneros *Erythroxylum*, *Byrsonima*, *Qualea* e *Syagrus* com três espécies cada um (Figura 3a). O maior aumento no número de espécies foi no gênero *Miconia* com o ingresso de duas espécies em 2009. Os gêneros mais abundantes em 1991 foram *Eremanthus*, *Ouratea* e *Byrsonima* e em 2009 foram *Miconia*, *Ouratea* e *Byrsonima* (Figura 3b). O gênero *Miconia* apresentou o maior aumento seguido pelo gênero *Davilla*, enquanto a maior redução na abundância foi no gênero *Eremanthus*, seguido por *Styrax*.

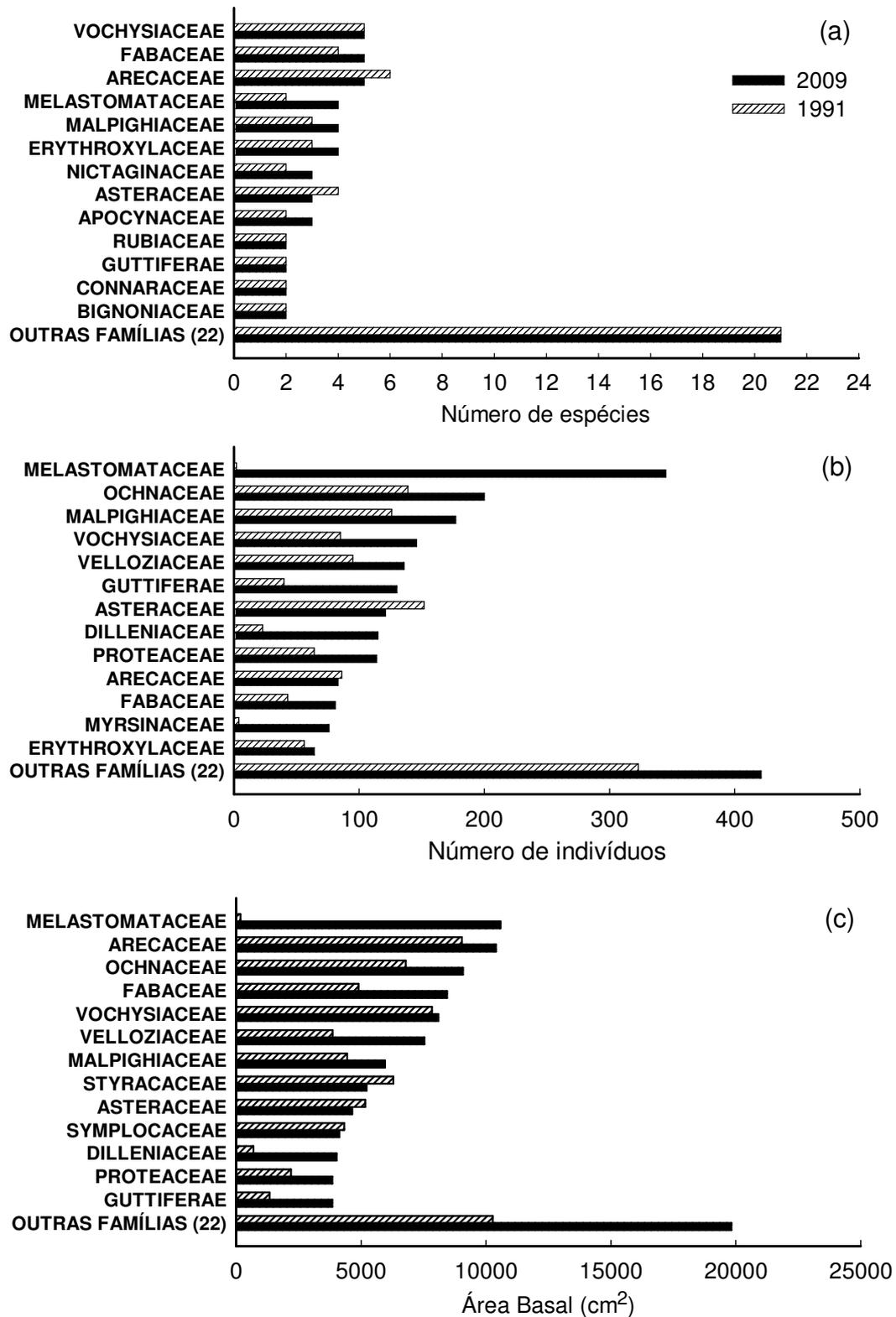


Figura 2. Número de espécies (a), número de indivíduos (b) e área basal em cm² (c) das famílias, em ordem de importância no período de 18,9 anos (1991 - 2009) em 0,5 ha de cerrado *sensu stricto*, na Reserva Ecológica do IBGE, Distrito Federal, Brasil.

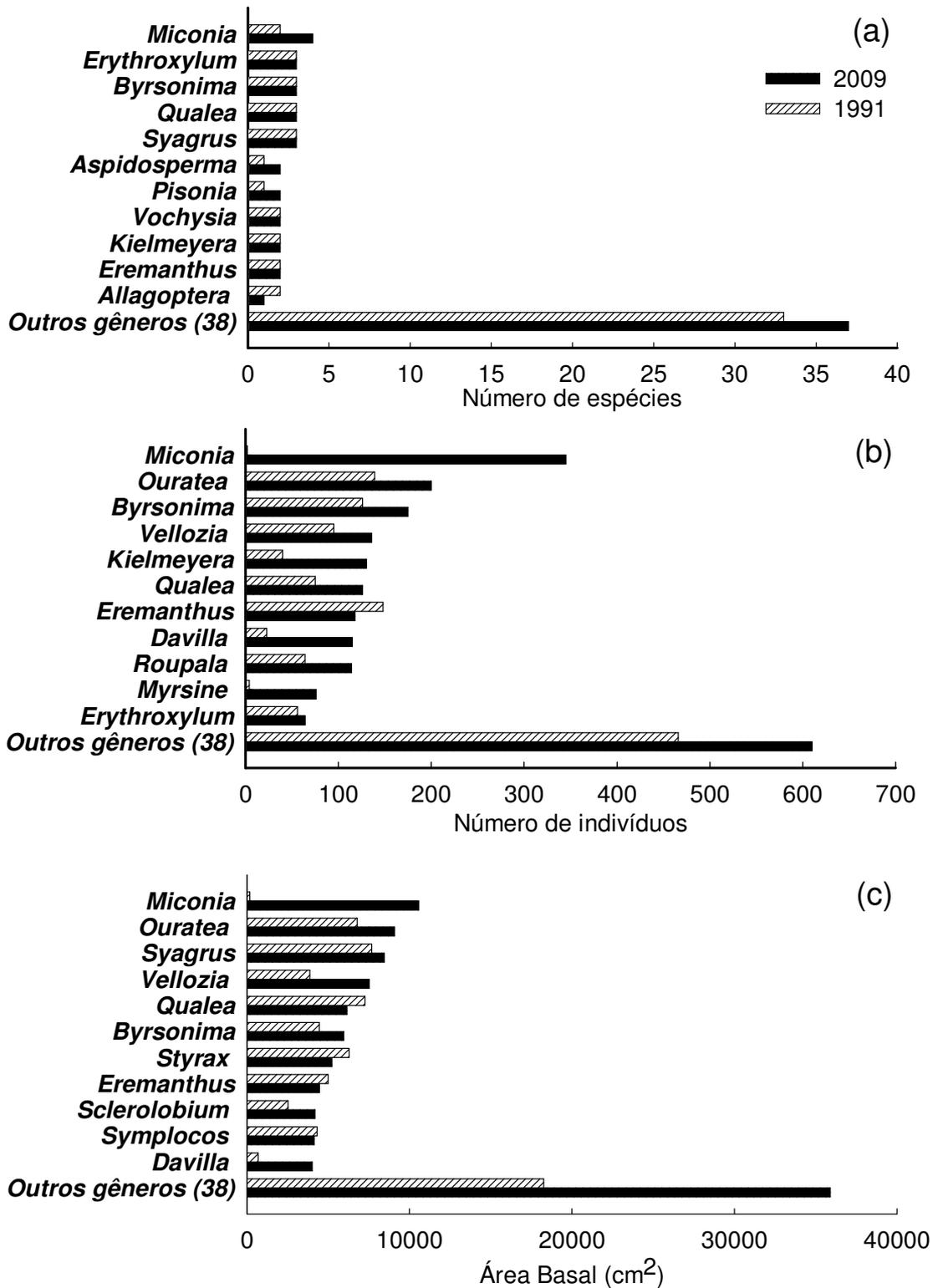


Figura 3. Número de espécies (a), número de indivíduos (b) e área basal em cm² (c) dos gêneros em ordem de importância no período de 18,9 anos (1991 - 2009) em 0,5 ha de cerrado *sensu stricto*, na Reserva Ecológica do IBGE, Distrito Federal, Brasil.

Os gêneros *Miconia* e *Ouratea* também apresentaram maior área basal seguidos pelo gênero *Syagrus* (Figura 3c). O maior aumento registrado foi nos gêneros *Miconia* e *Vellozia*, enquanto que a maior redução foi no nos gêneros *Qualea* e *Styrax*.

A frequência de distribuição de diâmetros em 2009 apresentou uma forma de “J-invertido” semelhante à obtida em 1991 (Figura 4a). Embora o número de indivíduos na primeira classe tenha sido maior em 2009, não foi detectada diferença significativa entre as duas distribuições pelo teste de Kolmogorov-Smirnov (DN = 0,16; K-S = 0,0482; $P = 0,98$).

Na Figura 4b é apresentada a frequência de distribuição das classes de altura, onde o maior número de indivíduos se encontra na terceira classe (1,7 – 2,5 m) com um total de 847 indivíduos. Aproximadamente 87,1% dos indivíduos apresentaram altura entre 0,9 m e 3,2 m. Apenas 13 indivíduos apresentaram altura maior ou igual a 5,6 m.

3.2 FORMAS DE CRESCIMENTO

Das 29 espécies qualificadas para a classificação das formas de vida usando o ajuste assintótico, 20 foram classificadas como árvores e nove foram classificadas como arbustos. Na Figura 5 observa-se a regressão não linear feita para três espécies classificadas nesses dois tipos de formas de crescimento. Desse total, 25 espécies apresentaram uma relação significativa para um intervalo de confiança $\alpha < 0,05$ (Tabela 2).

Usando o diâmetro máximo (D_{\max}) e a altura máxima (H_{\max}) obtidos das 29 espécies classificadas foi encontrada uma relação significativa (Figura 6). As demais espécies (com menos de 15 indivíduos) foram classificadas apenas usando a altura máxima obtida em campo.

No total 33 espécies foram classificadas como árvore, 26 como arbusto e sete espécies foram classificadas como monocotiledôneas (Tabela 2). Nessa última categoria seis espécies pertencem à família *Arecaceae* e a espécie *Vellozia squamata* é a única da família *Velloziaceae*.

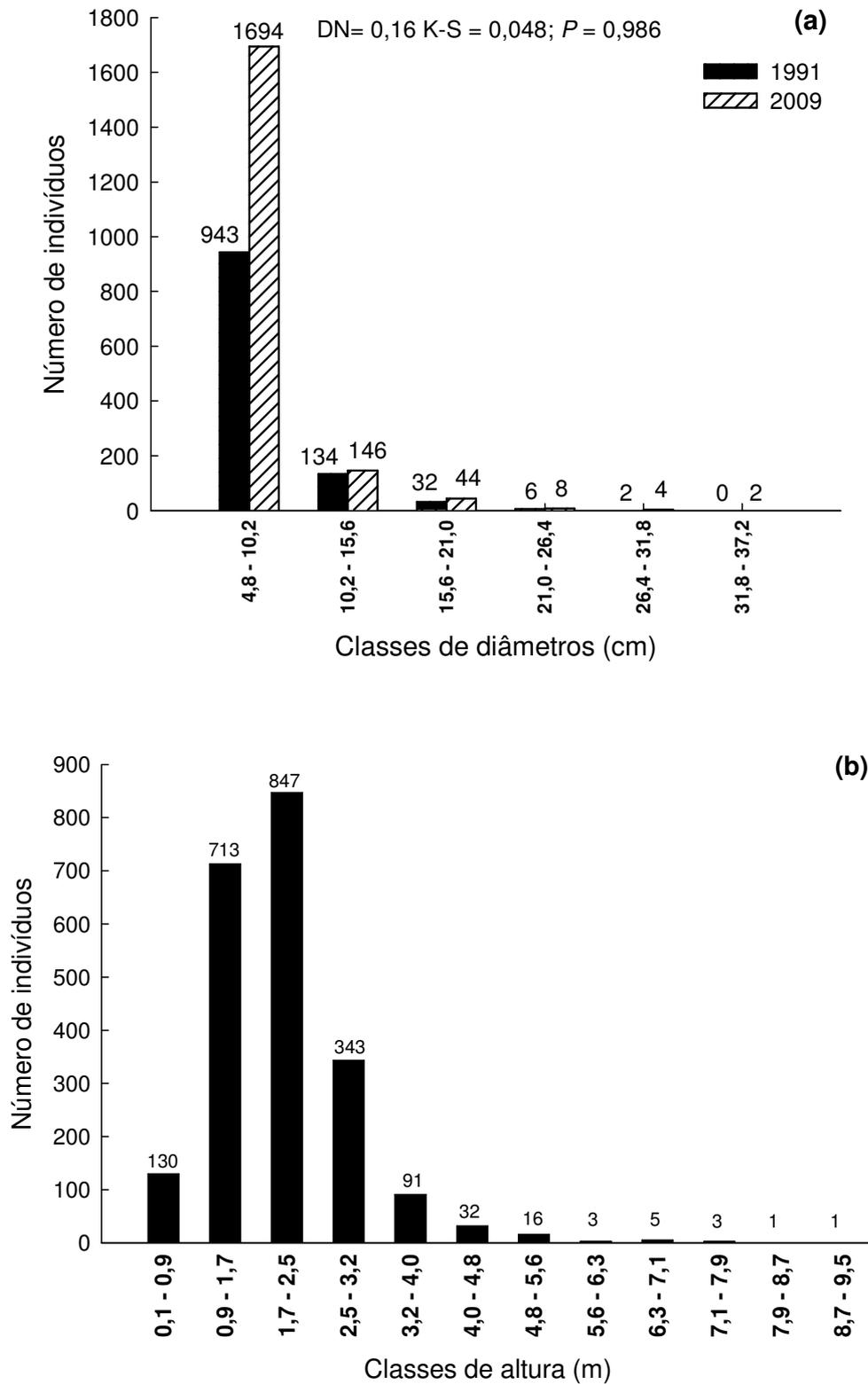


Figura 4. Distribuição de frequências das classes de diâmetro (a) e de altura (b) das plantas no período de 18,9 anos (1991 - 2009) em 0,5 ha de cerrado *sensu stricto*, na Reserva Ecológica do IBGE, Distrito Federal, Brasil.

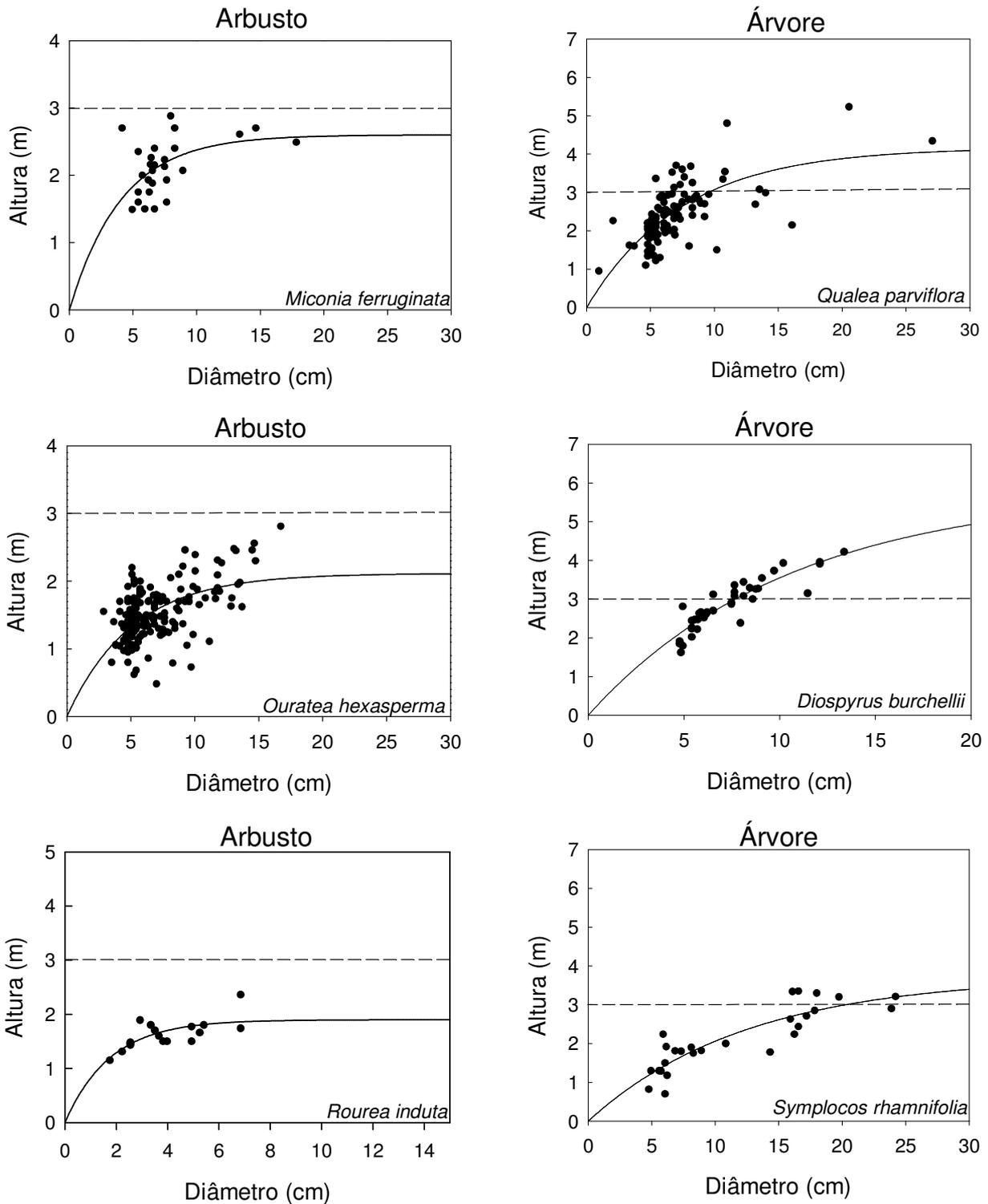


Figura 5. Relação entre diâmetro e altura para três espécies representativas de dois tipos de formas de crescimento (árvores e arbustos) em 2009 em 0,5 ha de cerrado *sensu stricto*, na Reserva Ecológica do IBGE, Distrito Federal, Brasil. A linha pontilhada marca o critério de classificação, assíntota $\geq 3,0$ m é classificada como árvore e assíntota $< 3,0$ m é classificado como arbusto.

Tabela 2. Características alométricas de espécies de lenhosas do cerrado *sensu stricto* na Reserva Ecológica do IBGE, Distrito Federal, Brasil. Relação Assintótica: $H(cm) = H_{max} (1 - \exp(-b \cdot D))$, aonde D é o diâmetro em centímetros ajustado para cada espécie com mais de 15 indivíduos em 2009. $D_{max} = \ln(H_{max})/b$. O r^2 indica o ajuste da relação. F é o valor variância da regressão e P o valor da significância da regressão da equação.

Espécie	Forma de crescimento*	Altura máxima (m)	Diâmetro máximo (cm)	r^2	N	F	P	b
<i>Diospyros burchellii</i>	A	5,80	67,19	0,8184	39	1,712,287	<0,0001	0,0947
<i>Symplocos rhamnifolia</i>	A	3,74	73,76	0,7636	26	807,503	<0,0001	0,0803
<i>Erythroxylum suberosum</i>	A	6,22	98,36	0,669	22	424,494	<0,0001	0,0654
<i>Schefflera macrocarpa</i>	A	6,46	51,69	0,5048	22	22,429	0,0001	0,1252
<i>Eremanthus glomerulatus</i>	A	10,39	125,61	0,4766	16	145,678	0,0015	0,0553
<i>Styrax ferrugineus</i>	A	13,02	270,64	0,4711	62	543,442	<0,0001	0,0265
<i>Miconia pohliana</i>	A	3,10	22,22	0,4592	18	144,354	0,0014	0,2582
<i>Myrsine guianensis</i>	A	10,03	16,22	0,4563	76	62,111	<0,0001	0,0426
<i>Qualea parviflora</i>	A	4,17	45,12	0,444	111	886,342	<0,0001	0,1337
<i>Mimosa clausenii</i>	A	7,94	114,34	0,387	51	322,013	<0,0001	0,0584
<i>Dalbergia miscolobium</i>	A	4,24	28,33	0,3848	48	300,265	<0,0001	0,2136
<i>Kielmeyera coriacea</i>	A	4,73	53,51	0,3436	126	659,588	<0,0001	0,1151
<i>Byrsonima verbascifolia</i>	A	3,31	36,34	0,3353	97	484,291	<0,0001	0,1597
<i>Blepharocalix salicifolium</i>	A	3,69	74,06	0,3184	21	93,429	0,0062	0,0798
<i>Vochysia elliptica</i>	A	4,68	53,00	0,304	14	56,769	0,0331	0,116
<i>Roupala montana</i>	A	4,05	59,57	0,2774	111	426,083	<0,0001	0,1008
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	A	3,43	27,22	0,2251	49	142,329	0,0004	0,2144
<i>Erythroxylum deciduum</i>	A	3,17	56,57	0,2056	25	59,541	0,0228	0,1018
<i>Eremanthus goyazensis</i>	A	3,39	44,91	0,2004	96	240,541	<0,0001	0,1297

Continua

Tabela 2. Continuação

Espécie	Forma de crescimento*	Altura máxima (m)	Diâmetro máximo (cm)	r²	N	F	P	b
<i>Palicourea rigida</i>	A	4,21	87,81	0,0469	25	12,296	0,278	0,0688
<i>Bowdichia virgilioides</i>	A	4,45	8,76					
<i>Caryocar brasiliense</i>	A	4,00	18,15					
<i>Enterolobium gummiferum</i>	A	4,20	19,43					
<i>Erioteca pubescens</i>	A	5,83	18,89					
<i>Hancornia pubescens</i>	A	5,00	12,26					
<i>Pisonia noxia</i>	A	6,40	17,99					
<i>Plenckia populnea</i>	A	7,50	5,60					
<i>Pouteria ramiflora</i>	A	3,56	17,52					
<i>Qualea grandiflora</i>	A	3,57	9,24					
<i>Sclerolobium paniculatum</i>	A	9,20	36,62					
<i>Stripnodendron adstingens</i>	A	4,09	10,83					
<i>Tabebuia ochracea</i>	A	3,29	16,56					
<i>Vochysia thyrsoidea</i>	A	7,59	35,03					
<i>Rourea induta</i>	AB	1,90	9,25	0,4789	15	137,837	0,0021	0,5671
<i>Ouratea hexasperma</i>	AB	2,11	27,27	0,2858	191	764,302	<0,0001	0,1963
<i>Miconia ferruginata</i>	AB	2,60	22,71	0,176	26	55,531	0,0263	0,2449
<i>Acosmium dasycarpum</i>	AB	2,90	35,34	0,1307	49	7,215	0,0099	0,1604
<i>Byrsonima crassa</i>	AB	2,24	11,21	0,095	19	18,885	0,1862	0,4826
<i>Connarus suberosum</i>	AB	1,70	9,94	0,0459	42	19,702	0,168	0,5167
<i>Miconia albicans</i>	AB	2,01	6,53	0,0388	230	92,868	0,0026	0,8124
<i>Davilla elliptica</i>	AB	1,44	8,98	0,0332	112	38,439	0,0524	0,5533
<i>Miconia fallax</i>	AB	1,83	3,49	0,0078	59	0,4623	0,4992	14,947
<i>Aegiphila lhotzkiana</i>	AB	3,29	9,14					

Continua

Tabela 2. Continuação

Espécie	Forma de crescimento*	Altura máxima (m)	Diâmetro máximo (cm)	r²	N	F	P	b
<i>Agonandra brasiliensis</i>	AB	3,53	9,71					
<i>Aspidosperma macrocarpon</i>	AB	2,42	6,85					
<i>Aspidosperma tomentosum</i>	AB	2,24	5,73					
<i>Couepia grandiflora</i>	AB	2,95	12,74					
<i>Cybistax antisyphilitica</i>	AB	1,49	4,78					
<i>Dimorphandra mollis</i>	AB	2,03	7,48					
<i>Erythroxylum tortuosum</i>	AB	1,29	6,37					
<i>Heteropteris byrsonimifolia</i>	AB	2,42	7,48					
<i>Kielmeyera speciosa</i>	AB	2,40	9,87					
<i>Lafoensia pacari</i>	AB	2,80	10,35					
<i>Neea theifera</i>	AB	2,38	6,05					
<i>Piptocarpa rotundifolia</i>	AB	3,10	7,01					
<i>Pisonia graciliflora</i>	AB	1,90	4,78					
<i>Qualea multiflora</i>	AB	2,70	7,32					
<i>Salacia crassifolia</i>	AB	1,92	5,41					
<i>Tocoyena formosa</i>	AB	1,70	4,78					
<i>Allagoptera campestre</i>	M	-	-					
<i>Allagoptera leucocalix</i>	M	1,40	10,19					
<i>Butia leiosphata</i>	M	1,50	17,83					
<i>Syagrus comosa</i>	M	2,70	23,57					
<i>Syagrus flexuosa</i>	M	1,75	13,69					
<i>Syagrus petrea</i>	M	1,36	12,42					
<i>Vellozia squamata</i>	M	2,62	17,20					

*Forma de crescimento: (A) árvores, (AB) arbustos e (M) monocotiledôneas.

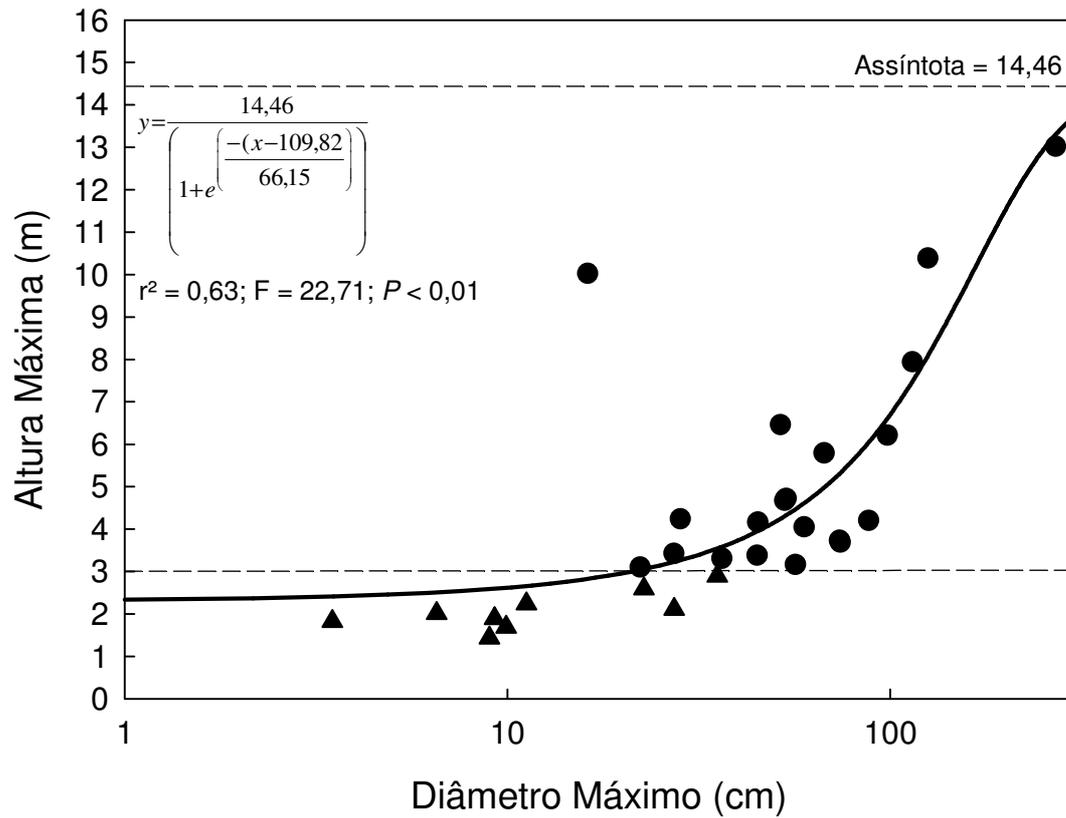


Figura 6. Relação entre o diâmetro máximo (Dmax) e a altura máxima (Hmax) para 29 espécies de plantas lenhosas estimados usando um ajuste assintótico (símbolos cheios). Círculos representam as árvores e os triângulos representam os arbustos em 0,5 ha de cerrado *sensu stricto*, na Reserva Ecológica do IBGE, Distrito Federal, Brasil.

3.3 ESTRUTURA E DINÂMICA DAS FORMAS DE CRESCIMENTO

Houve um aumento líquido no número de indivíduos, caules, e área basal em todos os tipos de forma de crescimento em 2009 e um aumento no número de espécies de árvores e arbustos e a redução de uma espécie de monocotiledônea (Figura 7). As árvores foram a forma de crescimento dominante na área, embora a sua proporção tenha se reduzido de 1991 para 2009 de 63% para 52% em número de indivíduos, de 58% para 41% no número de caules e de 63% para 55% da área basal, mas a sua proporção do número de espécies aumentou de 54% para 63%. As espécies de monocotiledôneas foram o tipo de forma de vida menos abundante em número de espécies, indivíduos, caules e área basal em 1991 e em 2009 (Figura 7).

Foi registrado um aumento de sete espécies de arbustos e uma nova espécie de árvore. Uma espécie de palmeira desapareceu na área estudada e o número de espécies de arbustos grossos e varas não apresentou alteração. Uma comparação entre o número de espécies por forma de crescimento não mostrou diferença significativa entre 1991 e 2009 ($\chi^2 = 0,7$; GL = 2; $P = 0,6772$) (Figura 7a).

Na comparação do número de indivíduos pela forma de crescimento em 1991 e 2009 foi obtida uma diferença significativa ($\chi^2 = 92,3$; GL = 2; $P < 0,0001$). A proporção do número de indivíduos aumentou para os arbustos que passaram de 21% para 37%. Embora o número de indivíduos de monocotiledôneas tenha aumentado, essa forma de crescimento sofreu uma redução na sua proporção (Figura 7b).

Comparando o número de caules pela forma de crescimento em 1991 e 2009 foi detectada uma diferença estatisticamente significativa ($\chi^2 = 237,7$; GL = 2; $P < 0,0001$). Houve aumento no número de caules de arbustos com um incremento de 1152 caules e sua proporção do total passou de 21% para 44% (Figura 7c).

Houve uma diferença significativa na comparação da área basal das formas de crescimento entre 1991 e 2009 ($\chi^2 = 2.468,3$; GL = 2; $P < 0,0001$). Com um incremento em proporção de arbustos de 17% para 27% (Figura 7d).

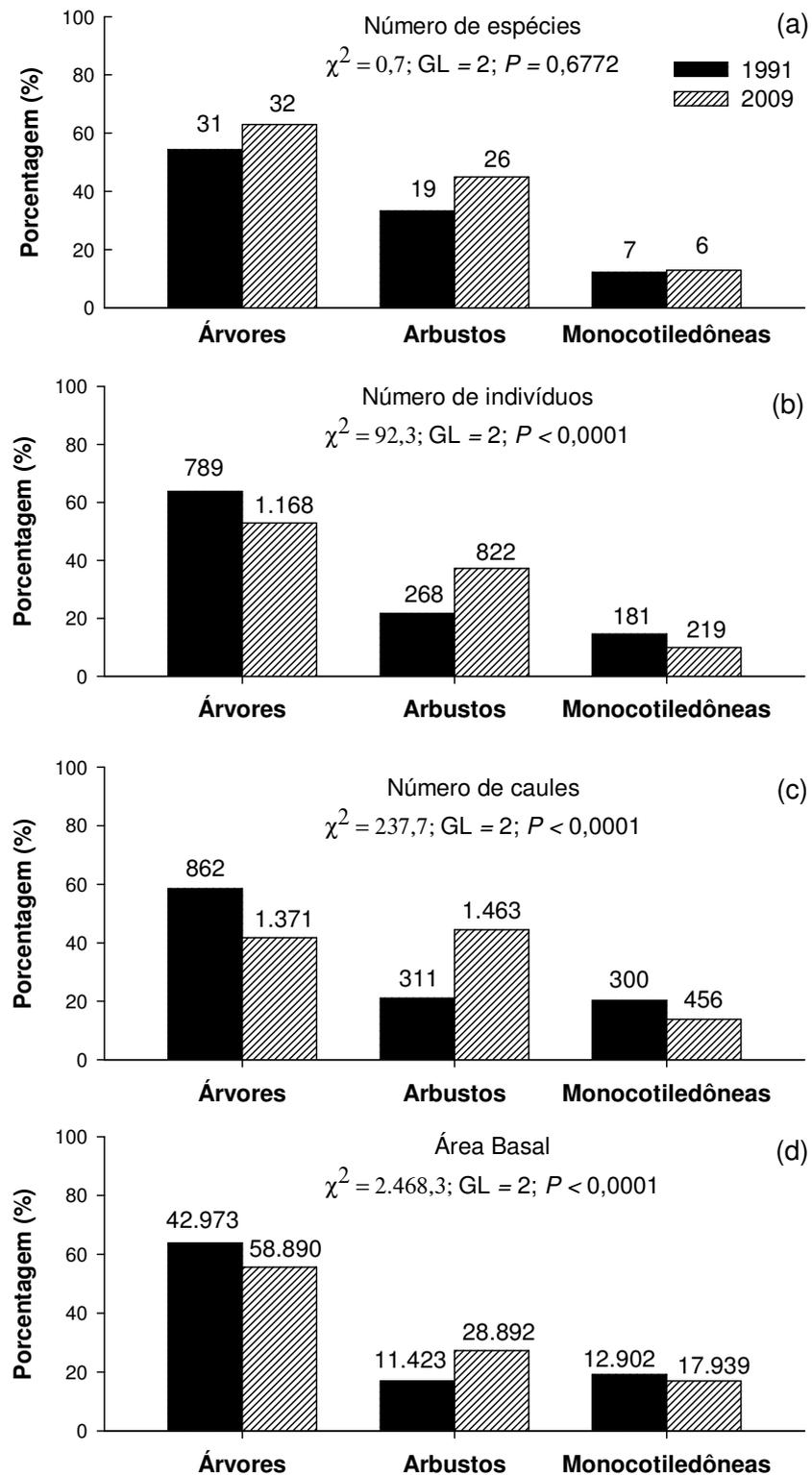


Figura 7. Porcentagem do número de espécies (a), número de indivíduos (b), número de caules (c) e da área basal (cm^2) (d) para três tipos de forma de crescimento no período de 18,9 anos (1991 - 2009) em 0,5 ha de cerrado *sensu stricto*, na Reserva Ecológica do IBGE, Distrito Federal, Brasil.

3.4 MORTALIDADE, RECRUTAMENTO E INCREMENTO LÍQUIDO PELAS FORMAS DE CRESCIMENTO

A maior taxa de mortalidade de número de indivíduos foi de árvores (3,9% ano⁻¹), seguida por monocotiledôneas (3,2% ano⁻¹) e a menor foi de arbustos (2,6% ano⁻¹) (Tabela 3). A maior taxa de recrutamento de indivíduos foi de arbustos (6,8% ano⁻¹) seguidos por árvores (3,7% ano⁻¹) e a menor foi de monocotiledôneas (2,7% ano⁻¹).

As taxas de incremento líquido para número de indivíduos foram positivas. Os arbustos e as árvores apresentaram as maiores taxas de incremento líquido: 39,0% e 57,0%, respectivamente. As monocotiledôneas apresentaram taxa de incremento bastante reduzida (3,9%).

As árvores tiveram a taxa de recrutamento de indivíduos semelhante à taxa de mortalidade, enquanto que os arbustos tiveram a taxa de recrutamento de indivíduos maior que de mortalidade e ao contrário as monocotiledôneas tiveram a taxa de mortalidade maior que de recrutamento. No total houve um incremento líquido de indivíduos positivo de 102,8 indivíduos por ano e a taxa de recrutamento de indivíduos de 4,4% ano⁻¹ foi maior que a taxa de mortalidade (3,5% ano⁻¹).

As monocotiledôneas apresentaram a maior taxa de mortalidade de caules (4,4% ano⁻¹) e a menor taxa de mortalidade de caules foi de arbustos com 3,6% ano⁻¹. As árvores tiveram taxa de mortalidade de caules semelhante a sua taxa de recrutamento 4,3% ano⁻¹ e 4,1% ano⁻¹, respectivamente (Tabela 3).

A maior taxa de recrutamento de caules foi de arbustos com 9,1% ano⁻¹, seguida por árvores, e a menor taxa de recrutamento de caules foi de monocotiledôneas com 4,0% ano⁻¹.

As taxas de incremento líquido de caules foram positivas, mas apresentaram grande variação, sendo que a menor foi de monocotiledôneas com 8,6% e a maior foi de arbustos com 63,4%. As árvores tiveram uma taxa de incremento intermediária de 28,0% (Tabela 3).

Os arbustos apresentaram taxa de recrutamento de caule maior que a taxa de mortalidade, enquanto que o oposto foi obtido para monocotiledôneas. No total foi registrado um incremento líquido de caules de 192,3 caules por ano e uma taxa de recrutamento de caules de 5,58% ano⁻¹ maior que a taxa de mortalidade de 4,22% ano⁻¹ (Tabela 3).

Tabela 3. Taxas de mortalidade, recrutamento e incremento líquido por ano e %, para número de indivíduos, número de caules e área basal por forma de crescimento no período de 18,9 anos (1991 - 2009) em 0,5 ha de cerrado *sensu stricto*, na Reserva Ecológica do IBGE, Distrito Federal, Brasil.

	1991	2009	Mortos 2009	Recrutadas 2009	Taxa de Mortalidade (%/ano)	Taxa de Recrutamento (%/ano)	Incremento líquido por ano	Incremento líquido (%)
Número de indivíduos								
Árvores	789	1.168	417	796	3,90	3,76	40,1	39,0
Arbustos	268	822	107	661	2,66	6,80	58,6	57,0
Monocotiledôneas	181	219	84	122	3,25	2,76	4,0	3,9
Total	1.238	2.209	608	1.579	3,51	4,45	102,8	100,0
Número de caules								
Árvores	862	1.371	489	998	4,34	4,15	53,9	28,0
Arbustos	311	1.463	158	1.310	3,68	9,13	121,9	63,4
Monocotiledôneas	300	456	174	330	4,49	4,00	16,5	8,6
Total	1.473	3.290	821	2.638	4,22	5,58	192,3	100,0
Área Basal (cm²)								
Árvores	42.974	58.891	20.186	36.103	3,30	3,28	1.684,3	41,3
Arbustos	11.423	28.892	4.157	21.797	2,37	5,81	1.857,6	45,6
Monocotiledôneas	12.902	17.940	4.171	9.208	2,04	2,89	533,0	13,1
Total	67.299	105.723	28.514	67.108	2,87	3,73	4.075,0	100,0

As árvores apresentaram a maior taxa de mortalidade de área basal ($3,3\% \text{ ano}^{-1}$) e a menor taxa de mortalidade de área basal foi de monocotiledôneas com $2,0\% \text{ ano}^{-1}$. Os arbustos tiveram uma taxa de mortalidade de área basal intermediária igual a $2,3\% \text{ ano}^{-1}$, (Tabela 3).

A maior taxa de recrutamento de área basal foi de arbustos com $5,8\% \text{ ano}^{-1}$, seguida por árvores com $3,2\% \text{ ano}^{-1}$ e a menor taxa de recrutamento de área basal foi de monocotiledôneas com $2,8\% \text{ ano}^{-1}$ (Tabela 3).

As taxas de incremento líquido de área basal foram positivas, sendo que a menor foi de monocotiledôneas ($533,0 \text{ cm}^2 \text{ ano}^{-1}$) e a maior foi de arbustos com $1.857,6 \text{ cm}^2 \text{ ano}^{-1}$ seguida pelas árvores ($1.684,3 \text{ cm}^2 \text{ ano}^{-1}$).

As árvores apresentaram uma taxa de mortalidade de área basal semelhante a sua taxa de recrutamento de área basal. Arbustos e monocotiledôneas tiveram taxas de recrutamento maior que de mortalidade. No total foi registrado um incremento líquido de área basal de $4.075,0 \text{ cm}^2 \text{ ano}^{-1}$ e uma taxa de recrutamento de área basal de $3,7\% \text{ ano}^{-1}$ maior que a taxa de mortalidade de $2,8\% \text{ ano}^{-1}$ (Tabela 3).

3.5 MORTALIDADE, RECRUTAMENTO E CRESCIMENTO POR ESPÉCIE E FORMAS DE CRESCIMENTO

Vinte e uma espécies foram qualificadas para as análises demográficas: 14 árvores, quatro arbustos e três monocotiledôneas. Dez espécies apresentaram taxas de recrutamento maior que suas taxas de mortalidade e 11 espécies tiveram taxas de recrutamento menores que suas taxas de mortalidade (Tabela 4, Figura 8).

As espécies *Palicourea rigida* e *Eremanthus glomerulathus* apresentaram as maiores taxas de mortalidade: $10,15$ e $8,43\% \text{ ano}^{-1}$, respectivamente, e as menores taxas de mortalidade foi registrada para *Dalbergia miscolobium* com $1,22\% \text{ ano}^{-1}$ e para *Davilla elliptica* com $1,28\% \text{ ano}^{-1}$. Já as espécies que apresentaram as maiores taxas de recrutamento foram *Davilla elliptica* com $9,13\% \text{ ano}^{-1}$ e *Kielmeyera coriacea* com $7,53\% \text{ ano}^{-1}$, enquanto que as espécies *Syagrus comosa* e *Styrax ferrugineus* tiveram as menores taxas de recrutamento de $0,50$ e $1,00\% \text{ ano}^{-1}$, respectivamente.

Oito espécies apresentaram taxa de crescimento variando de $1,1$ a $1,9 \text{ mm ano}^{-1}$ e 13 espécies de $0,2$ a $0,9 \text{ mm ano}^{-1}$. As espécies *Diospyros burchellii* e *Syagrus comosa* tiveram as maiores taxas de crescimento do caule, ambos com $1,9 \text{ mm ano}^{-1}$ e foram seguidas pela

Palicourea rigida com $1,8 \text{ mm ano}^{-1}$. As menores taxas de crescimento de caule foram registradas em *Mimosa clausenii* ($0,2 \text{ mm ano}^{-1}$), e *Byrsonima crassa* ($0,3 \text{ mm ano}^{-1}$).

Os resultados demográficos dessas populações foram agrupados em três formas de crescimento: árvores, arbustos e monocotiledôneas (Arecaceae e Velloziaceae). As árvores apresentaram uma taxa de mortalidade de $4,49 \pm 2,72$ (média \pm DP), significativamente maior do que arbustos ($3,32 \pm 2,10$) e monocotiledôneas ($3,01 \pm 0,75$), esses resultados foram estatisticamente significativos (ANOVA de um fator, $F_{3, 997} = 23,57$; $P < 0,0001$). Os arbustos apresentaram uma maior taxa de recrutamento ($4,57 \pm 3,12$) do que as árvores ($3,29 \pm 1,78$) e as monocotiledôneas que registraram as menores taxas ($2,28 \pm 1,60$) e essas diferenças também foram significativas ($F_{3, 997} = 86,91$; $P < 0,0001$). As monocotiledôneas apresentaram a maior taxa de crescimento ($1,44 \pm 0,49$), seguidas pelas árvores ($0,89 \pm 0,56$) e a menor taxa foi registrada para os arbustos ($0,56 \pm 0,28$). Em relação às taxas de crescimento, também foi observada uma significativa diferença entre as essas formas de crescimento ($F_{3, 997} = 145,75$; $P < 0,0001$) (Figura 9).

A razão entre número de recrutas e número de mortos diferiu marcadamente entre as populações, cinco espécies (como *Erythroxylum suberosum* e *Symplocos rhamnifolia*) apresentaram um número de recrutas semelhante ao número de mortos sugerindo que estão em equilíbrio. Outras cinco espécies apresentam maior número de mortos do que de recrutas (como *Eremanthus glomerulathus* e *Styrax ferrugineus*), o que sugere que essas populações podem estar em declínio neste local. E onze espécies apresentaram o número de recrutas maior que o número de mortos (como *Kielmeyera coriaceae* e *Davilla elliptica*), sugerindo que essas populações estão em estágio de crescimento (Figura 8).

Tabela 4. Taxas de mortalidade, recrutamento de número de indivíduos por espécie e taxa de crescimento do diâmetro do caule por espécie no período de 18,9 anos (1991 - 2009) em 0,5 ha de cerrado *sensu stricto*, na Reserva Ecológica do IBGE, Distrito Federal, Brasil.

Espécie	Forma de crescimento*	Número de indivíduos 1991	Número de indivíduos 2009	Número de mortos	Número de recrutadas	Taxa de mortalidade (% ano⁻¹)	Taxa de recrutamento (% ano⁻¹)	Taxa de crescimento (mm ano⁻¹)
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	A	29	53	14	38	3,428	4,530	0,72
<i>Byrsonima verbascifolia</i>	A	72	98	28	54	2,572	3,005	0,42
<i>Dalbergia miscolobium</i>	A	24	51	5	32	1,228	4,585	1,47
<i>Diospyros burchellii</i>	A	20	40	11	31	4,137	5,078	1,99
<i>Eremanthus glomerulatus</i>	A	37	18	30	11	8,433	1,387	0,79
<i>Eremanthus goyazensis</i>	A	111	100	74	63	5,647	2,407	0,39
<i>Erythroxylum suberosum</i>	A	30	31	16	17	3,952	2,404	0,50
<i>Kielmeyera coriacea</i>	A	39	129	25	115	5,276	7,537	1,30
<i>Mimosa clausenii</i>	A	48	53	38	43	7,964	3,442	0,24
<i>Palicourea rígida</i>	A	53	28	46	21	10,157	1,782	1,80
<i>Qualea parviflora</i>	A	73	115	34	76	3,263	3,847	0,53
<i>Roupala montana</i>	A	64	114	14	64	1,298	3,736	0,47
<i>Styrax ferrugineus</i>	A	87	61	44	18	3,660	1,000	0,73
<i>Symplocos rhamnifolia</i>	A	29	29	9	9	1,947	1,440	1,21
<i>Connarus suberosus</i>	AB	31	43	21	33	5,811	3,910	0,96
<i>Davilla elliptica</i>	AB	23	115	5	97	1,289	9,134	0,53
<i>Byrsonima crassa</i>	AB	25	24	14	13	4,251	2,240	0,31
<i>Ouratea hexasperma</i>	AB	139	200	43	104	1,939	3,000	0,46
<i>Syagrus comosa</i>	M	50	36	19	5	2,498	0,506	1,99
<i>Syagrus flexuosa</i>	M	15	19	6	10	2,667	2,740	1,06
<i>Vellozia squamata</i>	M	95	136	50	91	3,876	3,619	1,27

* Formas de crescimento: (A) árvore, (AB) arbustos, (M) monocotiledôneas.

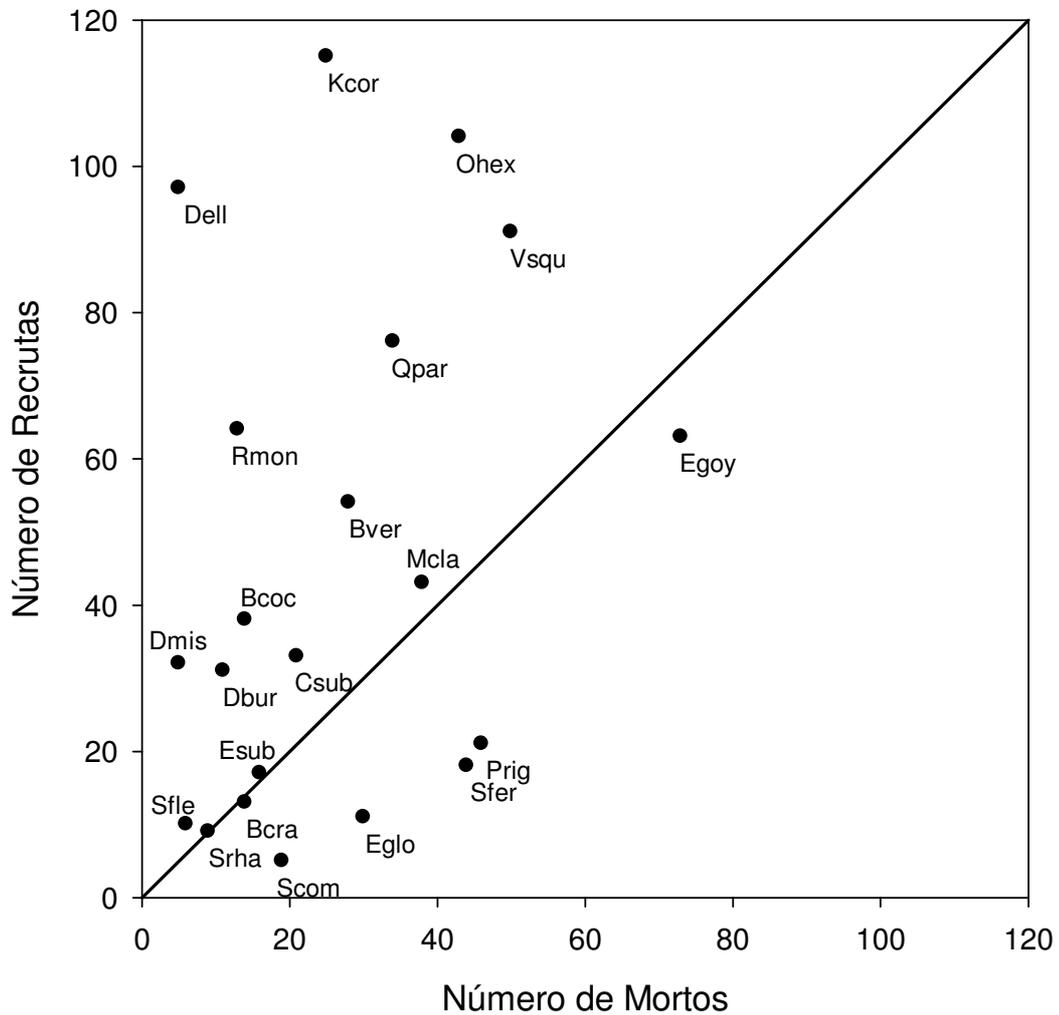


Figura 8. Número de indivíduos mortos e recrutados de 21 espécies de plantas lenhosas no período de 18,9 anos (1991 - 2009) em 0,5 ha de cerrado *sensu stricto*, na Reserva Ecológica do IBGE, Distrito Federal, Brasil. A linha diagonal indica um número igual de mortos e recrutadas. Bcoc: *Byrsonima coccolobifolia*; Bcra: *B. crassa*; Bver: *B. verbascifolia*; Csub: *Connarus suberosus*; Dmis: *Dalbergia miscolobium*; Dell: *Davilla elliptica*; Dbur: *Diospyrus burcherii*; Eglo: *Eremanthus glomerulathus*; Egoy: *E. goyazensis*; Esub: *Erythroxylum suberosum*; Kcor: *Kielmeyera coriácea*; Mcla: *Mimosa clausenii*; Ohex: *Ouratea hexasperma*; Prig: *Palicourea rígida*; Qpar: *Qualea parviflora*; Rmon: *Roupala montana*; Sfer: *Styrax ferrugineus*; Scm: *Syagrus comosa*; Sfle: *S. flexuosa*; Srha: *Symplocos rhamnifolia*; Vsqu: *Vellozia squamata*.

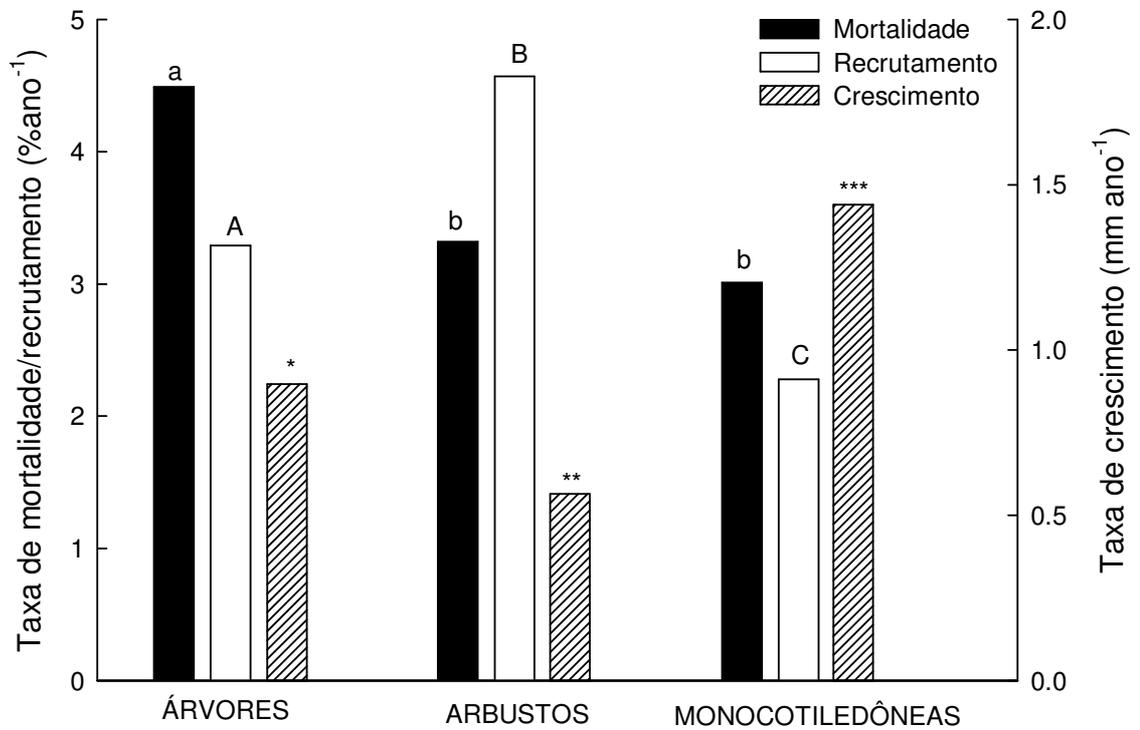


Figura 9. Comparação das taxas de mortalidade, recrutamento e crescimento em três formas de crescimento no período de 18,9 anos (1991 - 2009) em 0,5 ha de cerrado *sensu stricto*, na Reserva Ecológica do IBGE, Distrito Federal, Brasil. Os dados são valores médios e as diferenças significativas entre os grupos ($P < 0,05$) estão indicadas por letras diferentes em cima das barras do histograma.

3.6 MORTALIDADE, RECRUTAMENTO E INCREMENTO POR CLASSE DE DIÂMETRO

Podemos observar na Figura 10 a proporção das taxas de mortalidade, recrutamento e incremento de número de indivíduos, caules e área basal por classes de diâmetro. Os indivíduos que apresentam diâmetro entre 10,2 cm e 15,6 cm e entre 21,0 cm e 26,4 cm apresentaram as maiores de taxas de mortalidade e um incremento negativo em número de indivíduos e número de caules, enquanto que a classe de diâmetro de 26,4 a 31,8 cm não apresentou mortalidade no número de indivíduos, caules e área basal. O maior incremento positivo foi observado na classe de 26,4 a 31,8 cm tanto em número de indivíduos, quanto em número de caules e área basal. A maior proporção de taxa de mortalidade foi na menor classe de diâmetro (4,8 cm a 10,2 cm), essa classe também apresentou a menor proporção de incremento. A proporção das taxas de recrutamento foi semelhante em todas as classes de diâmetro.

A variação da taxa de mortalidade e recrutamento pelo diâmetro das plantas é mostrada na Figura 11. As taxas de mortalidade de número de indivíduos, número de caules e área basal por classe de diâmetro diminuiu nas classes de maior diâmetro. De forma semelhante, as taxas de recrutamento de número de indivíduos, número de caules e área basal foram maiores nas classes de menor diâmetro e diminuíram nas classes de maior diâmetro.

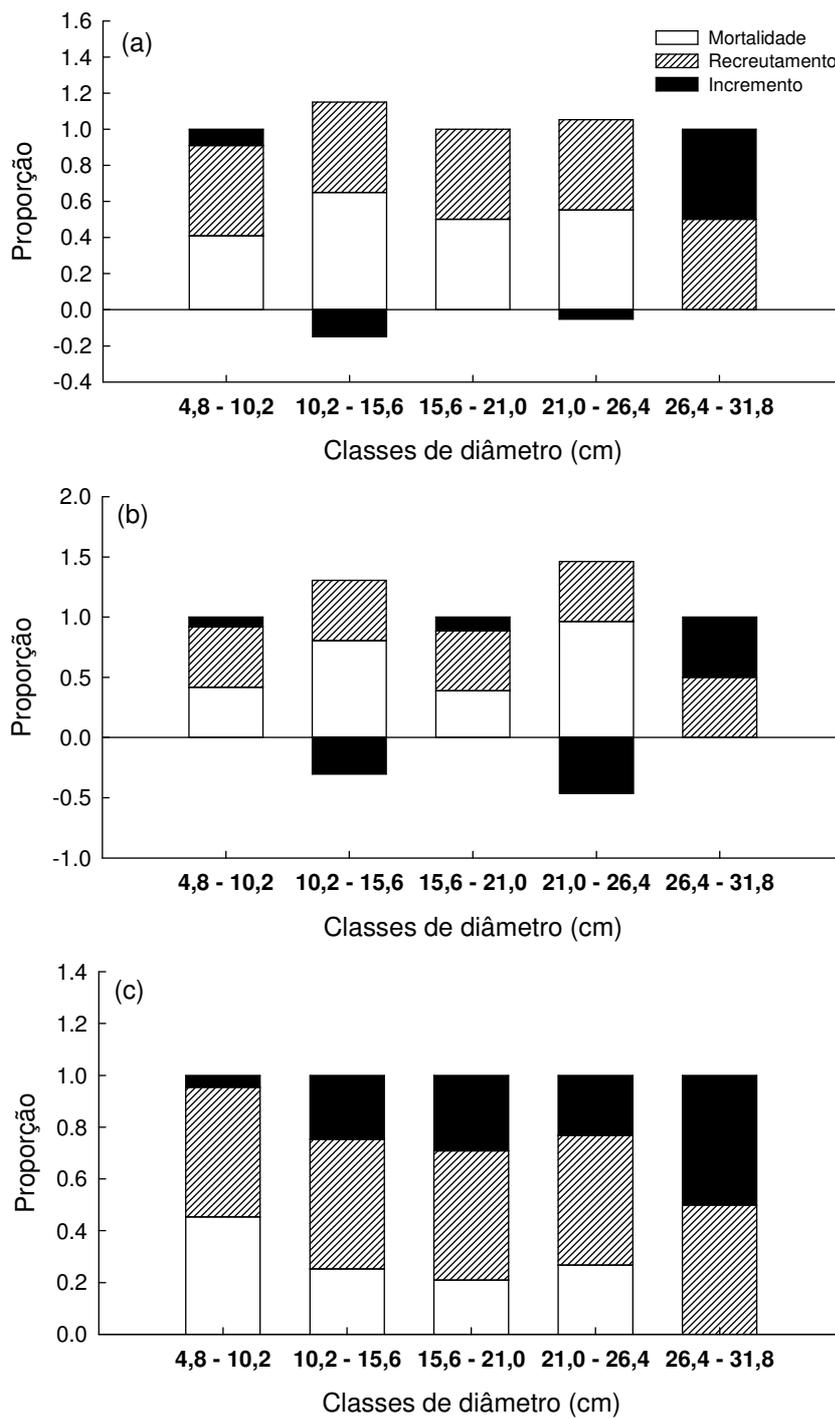


Figura 10. Proporção das taxas de mortalidade, recrutamento e incremento de número de indivíduos (a), número de caules (b) e área basal (c) por classes de diâmetro no período de 18,9 anos (1991 - 2009) em 0,5 ha de cerrado *sensu stricto*, na Reserva Ecológica do IBGE, Distrito Federal, Brasil.

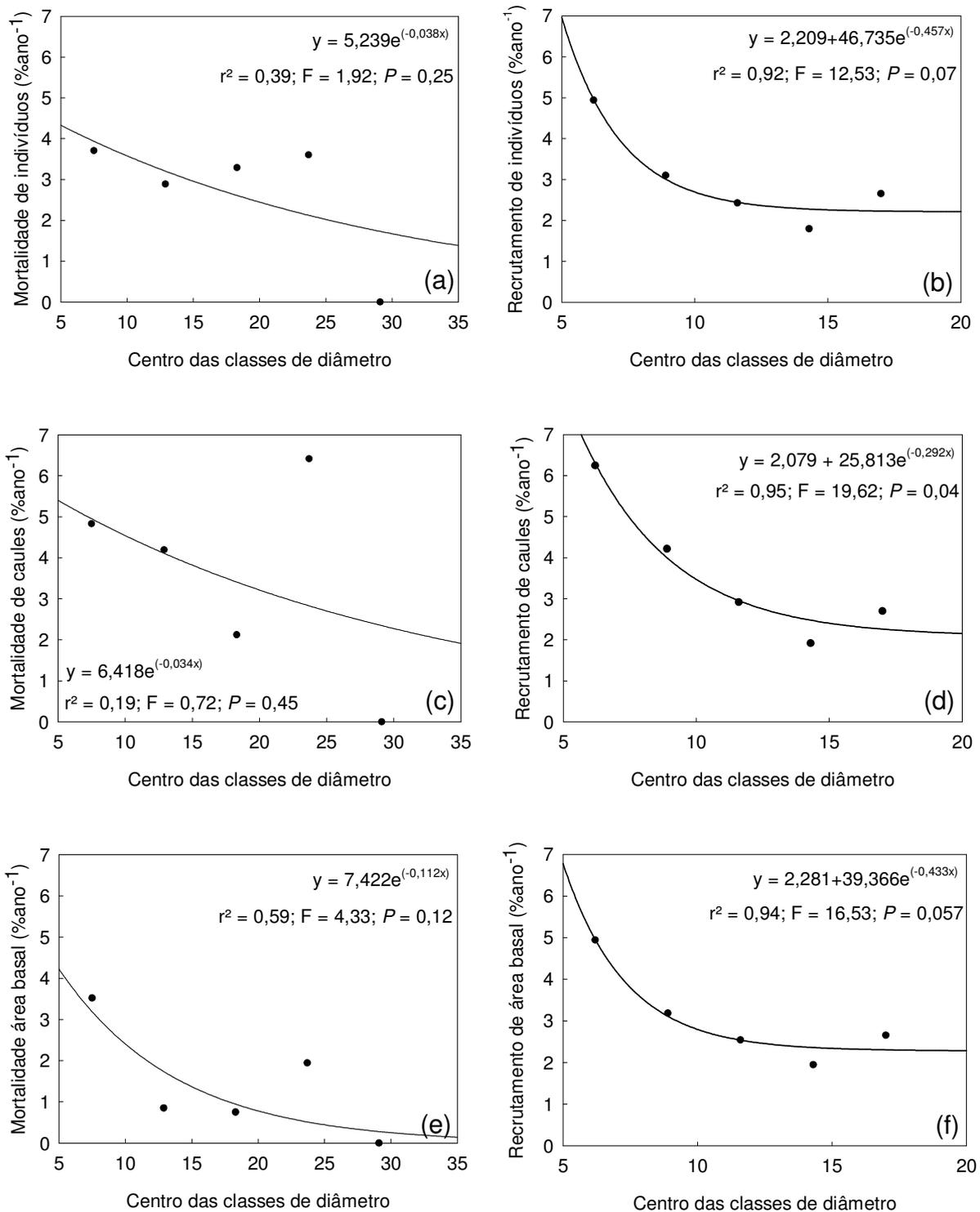


Figura 11. Variação nas taxas de mortalidade e das taxas de recrutamento por classes de diâmetro no período de 18,9 anos (1991 - 2009) em 0,5 ha de cerrado *sensu stricto*, na Reserva Ecológica do IBGE, Distrito Federal, Brasil. (a) e (b) Número de indivíduos; (c) e (d) Número de caules; (e) e (f) área basal.

3.7 INCREMENTO NO NÚMERO DE INDIVÍDUOS, CAULES E ÁREA BASAL POR ESPÉCIE.

O incremento líquido em número de indivíduos, caules e área basal para todas as espécies registradas entre 1991 e 2009 foi positivo para a maior parte das populações. Isto é, a maior parte das populações apresentou crescimento em número de indivíduos e em número de caules e um aumento da área basal entre 1991 e 2009.

A classe de incremento líquido em número de indivíduos com maior número de espécies foi a que varia de 0 a 30 indivíduos. A partir dessa classe o número de espécies diminui com o aumento das classes de incremento e com a diminuição das classes de incremento. Apenas 13 espécies apresentaram incremento líquido negativo em número de indivíduos.

A classe de incremento líquido em número de caules com maior número de espécies foi a que varia de 0 a 40 caules com 45 espécies. O número de espécies diminui tanto do o aumento quanto com a diminuição das classes de incremento líquido partindo da classe de 0 a 40 caules. Dez espécies tiveram incremento líquido negativo em número de caules.

A classe de incremento líquido em área basal de 1991 a 2009 que varia de 0 a 1.000 cm² apresentou o maior número de espécies (38). A partir dessa classe o número de espécies tende a diminuir com o aumento e com a redução das classes de incremento líquido em área basal.

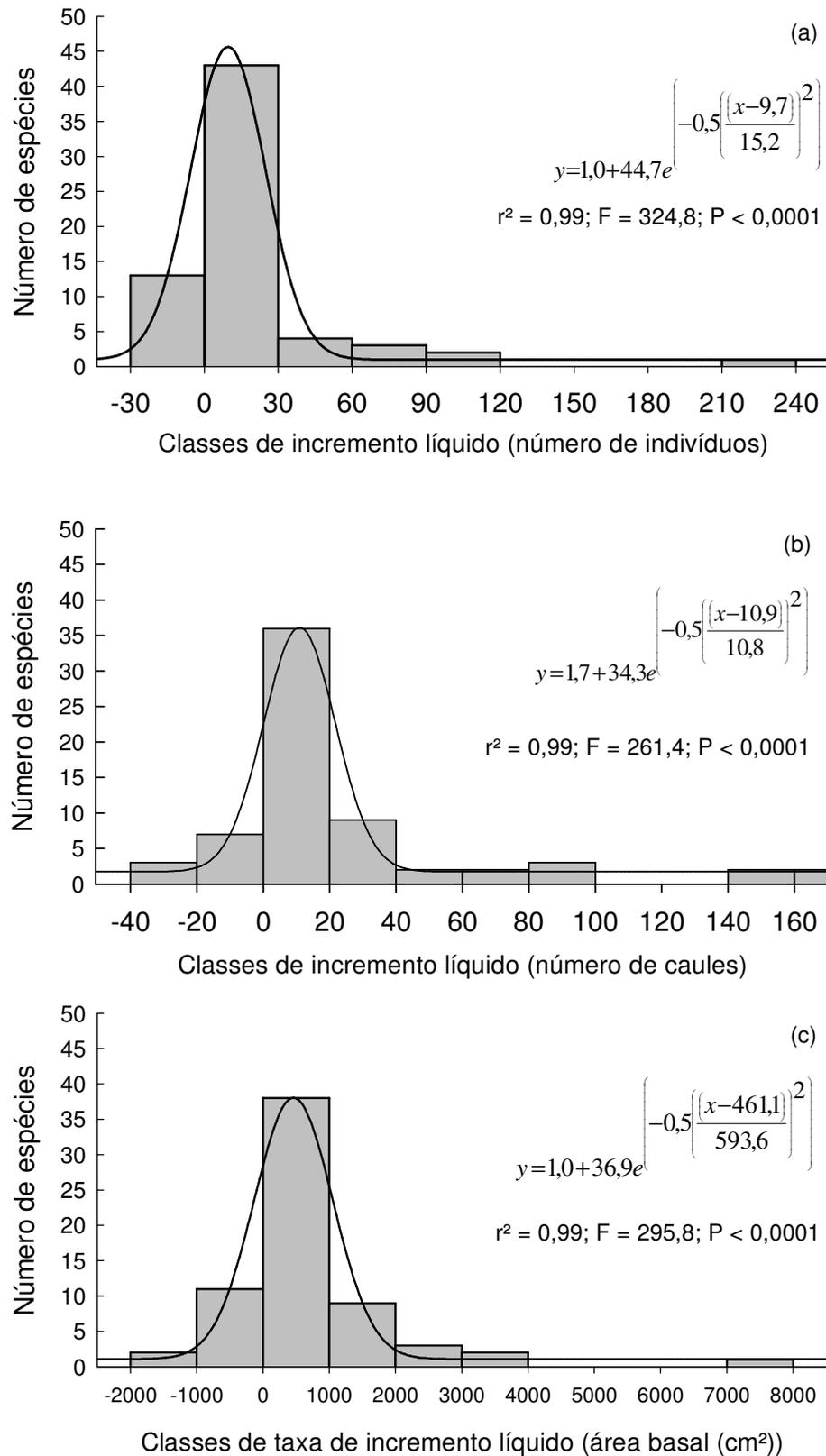


Figura 12. Distribuição da frequência do número de espécies por classes de incremento líquido em número de indivíduos (a), número de caules (b) e área basal (c) no período de 18,9 anos (1991 - 2009) em 0,5 ha de cerrado *sensu stricto*, na Reserva Ecológica do IBGE, Distrito Federal, Brasil.

4 DISCUSSÃO

No cerrado *sensu stricto* foi observado que após 18,9 anos com apenas um evento de queimada nesse intervalo ocorreu uma mudança na composição florística com aumento na riqueza de espécies, no número de gêneros e no número de famílias. A taxa de imigração de espécies ($1,0 \text{ espécies ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$) foi superior à encontrada para outras áreas de cerrado *sensu stricto* protegidas do fogo de $0,7 \text{ espécies ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ (Libano & Felfili 2006) e $0,1 \text{ espécies ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ (Roitman *et al.* 2008) e superior ao encontrado em savanas da Venezuela de $0,23 \text{ espécies ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ (San José & Fariñas 1983). Por outro lado, outros estudos registraram taxas de imigração de espécies em áreas de cerrado *sensu stricto* de $3,3 \text{ espécies ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ (Silberbauer-Gottsberger & Eiten 1987) e em savanas na África de 15,3 a 19,3 espécies $\text{ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ (Devineau *et al.* 1984) superiores ao encontrado nesse estudo. No entanto, essa taxa de imigração foi inferior à registrada anteriormente na mesma parcela ($6,6 \text{ espécies ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$; Henriques & Hay 2002). Essas diferenças entre as taxas de imigração obtidas nesses estudos podem ser devido à variação no período de tempo utilizado em cada estudo, ou devido ao efeito de diferentes perturbações em cada área, tais como ocorrência de fogo ou herbivoria ou devido a diferentes condições iniciais dos locais no período de estudo.

Esses resultados são semelhantes ao registrado em estudos de vegetação lenhosa de cerrado *sensu stricto* protegido do fogo, nos quais o ingresso de espécies é maior que a perda, levando a um aumento na riqueza de espécies na área estudada (Henriques & Hay 2002; Roitman *et al.* 2008). Além disso, as duas espécies que desapareceram da área (*Allagoptera campestris* e *Plenckia populnea*) se apresentavam em baixa densidade, de modo que qualquer evento de mortalidade poderia eliminar essas espécies da área, como observado em outros estudos para cerrado *sensu stricto* (Felfili *et al.* 2000; Libano & Felfili 2006; Roitman *et al.* 2008).

Mesmo com o evento de queimada em 1994, algumas espécies aumentaram em abundância como *Sclerolobium paniculatum*, *Blepharocalyx salicifolius*, *Miconia pohliana*, *Miconia albicans*, *Roupala montana*, *Myrsine guianensis*, esses resultados são consistentes com o observado por Moreira (2000) e Hoffmann (1999), que registraram aumento da abundância dessas espécies em áreas de cerrado com tratamentos de proteção contra o fogo. Libano & Felfili (2006) também registraram o ingresso de *Miconia albicans* em um cerrado *sensu stricto* depois de protegido do fogo.

Outras espécies diminuíram de abundância, entre elas *Styrax ferrugineus*. Essa espécie foi observada como mais abundante em cerrado *sensu stricto* protegidas do fogo (Moreira

2000). A ocorrência do fogo em 1994 e o posterior adensamento da vegetação no local podem ter contribuído para a redução da abundância dessa espécie com a taxa de recrutamento menor que a taxa de mortalidade nesse estudo. A diminuição da intensidade da luz com o adensamento da vegetação nessa área pode ser uma possível explicação para a diminuição dessa espécie, já que essa espécie foi associada com áreas abertas (Moreira 2000). Foi observado que a cobertura do estrato herbáceo de 50 cm de altura pode deprimir a taxa de assimilação de CO₂ em 25% a 63% em *Bowdichia virgilioides* (Nardoto *et al.* 1998) e de 31% a 68% em *Kielmeyera coriacea* (Kanegae *et al.* 2000).

A modificação na composição de espécies foi acompanhada de um aumento no número de indivíduos (78%), número de caules (123%) e área basal (51%) deste período de 18,9 anos. Outros estudos também registraram o aumento no adensamento da vegetação em áreas de cerrado *sensu stricto* (Henriques & Hay 2002; Roitman *et al.* 2008) e em outras áreas de savana quando protegidas do fogo (Bond 2008; Bond *et al.* 2005).

As árvores foram a forma de crescimento dominante em número de espécies, número de indivíduos, número de caules e área basal nesse estudo, assim como observado por Henriques & Hay (2002) e Moreira (2000). Entretanto, o incremento líquido anual do número de indivíduos dos arbustos foi maior (57%) do que de árvores (39%). Esses dados, embora diferentes do proposto por Hoffmann (1999) e Bond *et al.* (2005) de que em áreas com baixa frequência de fogo a taxa de crescimento populacional das árvores seria maior do que de arbustos e ervas, podem ser resultado do evento de queimada em 1994 que pode ter reduzido partes vegetativas e aumentado a mortalidade causando impactando no crescimento de algumas populações como observado em alguns estudos (Hoffmann 1999; Medeiros & Miranda 2005; 2008).

A forma de “J-invertido” da distribuição de frequência de diâmetros encontrada nesse estudo é comumente observada na vegetação lenhosa de cerrado *sensu stricto* (Felfili *et al.* 2000; Aquino *et al.* 2007; Henriques & Hay 2002; Roitman *et al.* 2008) em áreas protegidas do fogo. Uma grande quantidade de indivíduos em classes de tamanho menor é considerada típica de áreas em que está ocorrendo regeneração com maior recrutamento nas classes de tamanho menor.

O adensamento da vegetação observado nesse estudo ocorreu devido à taxa de recrutamento ser maior do que a taxa de mortalidade para a maior parte das populações. No entanto, para algumas outras populações (nove espécies, Tabela 4) a taxa de mortalidade foi maior que de a taxa de recrutamento. Como já discutido acima para *Styrax ferrugineus* outros fatores como o sombreamento pode está associado com a diminuição dessas populações.

Foi observado nesse estudo que as taxas de mortalidade e de recrutamento de indivíduos, caules e área basal diminuíram com o aumento do tamanho do diâmetro dos caules. Roitman *et al.* (2008) registrou uma diminuição da taxa de recrutamento com o aumento do tamanho do diâmetro dos caules, mas a taxa de mortalidade ficou constante. Henriques & Hay (2002) registrou uma diminuição da taxa de mortalidade com o aumento do tamanho da classe de diâmetro em um cerrado *sensu stricto* protegido do fogo.

A taxa de crescimento em diâmetro do caule obtido nesse estudo ($0,9 \text{ mm ano}^{-1}$) foi semelhante à taxa obtida por Roitman *et al.* (2008) de $0,9 \text{ mm ano}^{-1}$ e menor que a obtida por Henriques & Hay (2002) de $1,6 \text{ mm ano}^{-1}$, sendo essas áreas protegidas do fogo, no entanto, foi menor também que as taxas de crescimento obtida por Aquino *et al.* (2007) de $1,3 \text{ mm ano}^{-1}$ e $1,7 \text{ mm ano}^{-1}$ em área de cerrado *sensu stricto* sem proteção contra o fogo. O evento de fogo em 1994 pode ter influenciado a taxa de crescimento com a perda de cascas ou cortiça das plantas afetadas.

Como sugerido em vários estudos (Bond *et al.* 2005; Bond & Keeley 2005; Sankaran *et al.* 2005; Higgins *et al.* 2007; Bond 2008; Prior *et al.* 2009), em savanas méxicas e úmidas (como no caso do cerrado *sensu stricto*) protegidas da ação do fogo, a cobertura e a densidade de plantas lenhosas são maiores do que em áreas sujeitas a queimadas, o que consiste com os resultados obtidos nesse estudo, mesmo com a ocorrência de um evento de queimada no período estudado.

Todos os resultados encontrados nesse trabalho indicam que o fogo deve ser um fator que não só altera a composição de espécies em uma comunidade de cerrado *sensu stricto*, como também limita o desenvolvimento do estrato lenhoso e sua supressão permite um aumento na densidade e área basal das espécies lenhosas (Coutinho 1990; Moreira 2000; Henriques & Hay 2002; Henriques 2005; Aquino *et al.* 2007; Roitman *et al.* 2008; Pinheiro & Durigan 2009).

Esses resultados também apontam que o cerrado *sensu stricto* protegido do fogo não é uma vegetação em equilíbrio e apresenta uma natureza sucessional. Corroborando o aumento esperado em densidade com a supressão do fogo como apontam alguns estudos (Moreira 2000; Henriques & Hay 2002; Henriques 2005; Hoffmann, 1999) e são, portanto, uma comunidade em desequilíbrio (Henriques & Hay 2002). A estrutura da fisionomia estudada é possivelmente mantida pelo fogo como principal fator limitante da cobertura de plantas lenhosas.

Em resumo, os resultados obtidos que apontam que o cerrado *sensu stricto* é uma vegetação em desequilíbrio (Sankaran *et al.* 2008) são: (1) taxa de imigração de espécies

maior que a taxa de extinção; (2) crescimento populacional líquido positivo da maior parte das espécies; (3) taxas de recrutamento de indivíduos, caules e área basal maiores que as taxas de mortalidade.

5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aquino, F.G.; Walter, B.M.T. & Ribeiro, J.F. 2007. Woody community dynamics in two fragments of “cerrado” *stricto sensu* over a seven-year period (1995-2002), MA, Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, 30: 113-121.
- Beerling, D.J. & Osborne, C.P. 2006. The origin of the savanna biome. **Global Change Biology**. 12: 2023-2031.
- Bond, W.J. 2008. What limits trees in C4 grasslands and savannas? **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**. 39: 641-659.
- Bond, W.J. & Keeley, J.E. 2005. Fire as a global “herbivore”: the ecology and evolution of flammable ecosystems. **Trends in Ecology and Evolution**. 20(7): 387-394.
- Bond, W.J.; Woodward, G. I. & Midgley, G. F. 2005. The global distributions of ecosystems in a world without fire. **New Phytologist**. 165: 525-538.
- Bourlière, F. & Hadley, M. 1970. The ecology of tropical savannas. **Annual Review of Ecology and Systematics**. 1:125-152.
- Devineau, J.L.; Lecordier, C. & Vuattox, R. 1984. Evolution de la diversité spécifique du peuplement ligneux dans une succession préforestière de colonisation d’une savane protégée (Lamto, Côte d’Ivoire). **Candollea**. 39: 103-134.
- Dias, B.F.S. 1992. Cerrados: uma caracterização. In: Dias, B.F.S. (Eds.). **Alternativas de desenvolvimento dos Cerrados: Manejo e Conservação dos Recursos Naturais Renováveis**. FUNATURA. Brasília, Distrito Federal, Brasil, p. 11-25.
- Durigan, G & Ratter, J. A. 2006. Successional changes in cerradão/forest ecotonal vegetation in western São Paulo State, Brazil, 1962-2000. **Edinburgh Journal of Botany**. 63: 119-130.
- Coutinho, L. M. 1982. Ecological effect of fire in Brazilian cerrado. In: Huntley, B.J. & Walker, B.H. (eds.). **Ecology of tropical savannas**. Springer-Verlag, Berlin, p. 273-291.
- Coutinho, L. M. 1990. Fire ecology of the Brazilian cerrado. In: Goldammer, J.G. (eds.). **Fire in the tropical biota**. Springer-Verlag, Berlin, p. 82-105.

- Frost, P.; Medina, E.; Menaut, J.C.; Solbrig, O.; Swift, M. & Walker, B. 1986. Responses of savannas to stress and disturbance. **IUBS Special Issue**, 10: 1-82.
- Henriques, R.P.B. & Hay, J.D. 2002. Pattern and dynamics of plant population. In: Oliveira, O.S.; Marquis, R.J. (eds.). **The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna**. Columbia University Press, New York, p. 140-158.
- Henriques, R.P.B. 2005. Influência da história, solo e fogo na distribuição e dinâmica das fitofisionomias no bioma do cerrado. In: Scariot, A.; Souza-Silva, J.C. & Felfili, J.M. (orgs). **Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação**. Probio, Ministério do meio ambiente, Brasil, p.73-92.
- Higgins, S.I.; Bond, W.J.; February, E.C.; Bronn, A.; Euston-Brown, W.; Enslin, B.; Govender, N.; Rademan, L.; O'Reagan, S.; Potgieter, A.L.F.; Scheiter, S.; Sowry, R.; Trollope, L. & Trollope, W.S.W. 2007. Effects of four decades of fire manipulation on woody vegetation structure in savanna. **Ecology**. 88(5): 1119-1125.
- Hoffmann, W.A. 1999. Fire and population dynamics of woody plants in a neotropical savanna: Matrix Model Projections. **Ecology**. 80: 1354-1369.
- Hoffmann, W. A. & Moreira, A. G. 2002. The role of fire in population dynamics of woody plants. In: Oliveira, O.S.; Marquis, R.J. (eds.). **The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna**. Columbia University Press, New York, p. 140- 158.
- Felfili, J.M.; Rezende, A.V.; Silva Júnior, M.C. & Silva, M.A. 2000. Changes in the floristic composition of cerrado *sensu stricto* in Brazil over a nine-year period. **Journal of Tropical Ecology**. 16: 579-590.
- IBGE. 2004. **Reserva Ecológica do IBGE: ambiente e plantas vasculares**. Ministério do Planejamento, Orçamento e Gestão. Rio de Janeiro, Brasil.
- Kanagae, M.F.; Braz, V.S. & Franco, A.C. 2000. Efeitos da seca sazonal e disponibilidade de luz na sobrevivência e crescimento de *Bowdichia virgilioides* em duas fitofisionomias típicas dos cerrados do Brasil Central. **Revista Brasileira de Botânica**. 23: 457-466.
- Libano, A.M. & Felfili, J.M. 2006. Mudanças temporais na composição florística e na diversidade de um cerrado *sensu stricto* do Brasil Central em um período de 18 anos (1985-2003). **Acta Botânica Brasileira**. 20(4): 927-936.
- Lieberman, D.; Lieberman, M.; Peralta, R. & Hartshorn, G. 1985. Mortality patterns and stand turnover rates in a wet tropical forest in Costa Rica. **Journal of Ecology**. 73: 915-924.
- Lund, P.W. 1843. Blik paa Brasilien dryeverden. **Selsk Skriften**. 11: 1-82.

- Medeiros, M. B. & Miranda, H. S. 2005. Mortalidade pós-fogo em espécies lenhosas de campo sujo submetido a três queimadas prescritas anuais. **Acta Botanica Brasilica**. 19: 493-500.
- Medeiros, M. B. & Miranda, H. S. 2008. Post-fire re-sprouting and mortality in cerrados woody plant species over a three-year period. **Edinburgh Journal of Botany**. 65: 53-68.
- Miranda, H. S. & Sato, M. N. 2005. Efeitos do fogo na vegetação lenhosa do Cerrado. In: Scariot, A.; Souza-Silva, J.C. e Felfili, J.M. (orgs). **Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação**. Probio, Ministério do Meio Ambiente, Brasil, p.94-105.
- Moreira, A.G. 1992. **Fire protection and vegetation dynamics in the Brazilian Cerrado**. Ph.D. thesis, Harvard University, Cambridge, MA, U.S.A.
- Moreira, A. G. 2000. Effects of fire protection on savanna structure in Central Brazil. **Journal of Biogeography**. 27: 1021–1029
- Nardoto, G.B.; Souza, M.P. & Franco, A.C. 1998. Estabelecimento e padrões sazonais de produtividade de *Kielmeyera coriacea* (Spr) Mart. nos cerrados do Planalto Central: efeitos do estresse hídrico e sombreamento. **Revista Brasileira de Botânica**. 21: 313-319.
- Newbery, D.M.; Kennedy, D.N.; Petol, G.H.; Madani, L. & Ridsdale, C.E. 1999. Primary forest dynamics in lowland dipterocarp forest at Danun Valley, Sabah, Malaysia, and the role of the understorey. **Phil. Trans. R. Soc. Lond.** 354: 1763-1782.
- Pinheiro, E.S. & Durigan, G. 2009. Dinâmica espaço-temporal (1962-2006) das fitofisionomias em unidade de conservação do Cerrado no sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**. 32(3): 441-454.
- Prior, L.D.; Murphy, B.P. & Russell-Smith, J. 2009. Environmental and demographic correlates of tree recruitment and mortality in north Australian savannas. **Forest Ecology and Management**. 257: 66-74.
- Rizzini, C.T. 1963. A flora do cerrado. In: M.G. Ferri (eds.). **Simpósio sobre o cerrado**. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo, p. 126-177.
- Rizzini, C.T. 1979. **Tratado de Fitogeografia do Brasil: Aspectos Sociológicos e Florísticos**. São Paulo: Hucitec Ltda.
- Roitman, I.; Felfili, J.M. & Rezende, A.V. 2008. Tree dynamics of a fire-protected cerrado *sensu stricto* surrounded by forest plantations, over a 13-years period (1991-2004) in Bahia, Brazil. **Plant Ecology**. 197: 255-267.

- San José, J. J. & Fariñas, M. R. 1983. Changes in tree density and species composition in a protected *Trachypogon* savanna, Venezuela. **Ecology**. 64: 447-453.
- Sankaran, M.; Ratnam, J. & Hanan, N. P. 2004. Tree–grass coexistence in savannas revisited – insights from an examination of assumptions and mechanisms invoked in existing models. **Ecology Letters**. 7: 480–490
- Sankaran, M.; Hanan, N.P.; Scholes, R.J.; Ratnam, J.; Cade, B.S.; Ardo, J.; Augustine, D.J.; Banyikwa, F.; Bronn, A.; Bucini, G.; Caylor, K.K.; Coughenour, M.B.; Diouf, A.; Ekaya, W.; Feral, C.J.; February, E.C.; Frost, P.G.H.; Gignoux, J.; Hiernaux, P.; Higgins, S.I., Hrabar, H.; Le Roux, X.; Ludwig, F.; Metzger, K.L.; Prins, H.H.T.; Ringrose, S.; Sea, W.; Tews, J.; Worden, J. & Zambatis, N. 2005. Determinants of woody cover in African savannas. **Nature**. 438: 846 - 849.
- Sankaran, M.; Ratnam, J. & Hanan, N. 2008. Woody cover in African savannas: the role of resources, fire and herbivory. **Global Ecology and Biogeography**. 17:236-245.
- Scarpe, C. 1992. Dynamics of savanna ecosystem. **Journal of Vegetation Science**. 3:293-300.
- Sheil, D.; Burslem, D. F. R. P. & Alder, D. 1995. The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. **Journal of Ecology**. 83: 331-333.
- Sheil, D. & May, R. M. 1996. Mortality and recruitment rate evaluations in heterogeneous tropical forests. **Journal of Ecology**. 84: 91-100.
- Scholes, R.J. & Archer, S.R. 1997. Tree-grass interactions in savannas. **Annu. Rev. Syst.** 28: 517 – 544.
- Siegel, S. & Castellan Jr., N.J. 1988. **Nonparametric statistics: for behavioral sciences**. Statistic Series. Second edition. McGraw-Hill International Editions. New York.
- Simon, M. F.; Grether, R.; 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. **PNAS**. 106(48): 20359-20364.
- Silberbauer-Gottsberger, I & Eiten, G. 1987. A hectare of cerradão: I General aspects of the trees and thick-stemmed shrubs. **Phyton**. 27: 55-91.
- Systat Software. 2008. **Systat Software version 11**. San Jose. California. USA.

Apêndice I. Lista de espécies e famílias com número de indivíduos, caules e área basal (cm²) obtidas no período de 18,9 anos (1991 - 2009) em 0,5 ha de cerrado *sensu stricto*, na Reserva Ecológica do IBGE, Distrito Federal, Brasil.

Espécie	Família	Número de Indivíduos 1991	Número de indivíduos 2009	Número de Caules 1991	Número de Caules 2009	Área Basal 1991	Área Basal 2009
<i>Acosmium dasycarpum</i> (Vogel) Yakovlev	Caesalpinaceae	3	51	3	53	60,0	1.386,3
<i>Aegiphila lhotzkiana</i> Cham.	Verbenaceae	1	8	1	9	27,3	292,8
<i>Agonandra brasiliensis</i> Miers ex Benth. & Hook. f.	Opiliaceae	1	1	1	1	19,1	74,1
<i>Allagoptera campestris</i> (Mart.) Kuntze	Arecaceae	1	0	1	0	27,3	0,0
<i>Allagoptera leucocalyx</i> (Drude) Kuntze	Arecaceae	3	2	3	2	102,9	135,4
<i>Aspidosperma macrocarpon</i> Mart.	Apocynaceae	1	4	1	5	33,5	109,5
<i>Aspidosperma tomentosum</i> Mart.	Apocynaceae	0	1	0	1	0,0	25,8
<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O. Berg	Myrtaceae	0	22	0	27	0,0	1.314,3
<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth	Papilionaceae	0	1	0	1	0,0	60,2
<i>Butia leiospatha</i> (Barb. Rodr.) Becc.	Arecaceae	10	23	10	52	1.224,2	1.802,8
<i>Byrsonima coccolobifolia</i> Kunth	Malpighiaceae	29	53	30	58	790,2	1.677,1
<i>Byrsonima crassa</i> Nied.	Malpighiaceae	25	24	30	30	869,2	808,0
<i>Byrsonima verbascifolia</i> (L.) DC.	Malpighiaceae	72	98	76	105	2.790,0	3.473,2
<i>Caryocar brasiliense</i> Cambess.	Caryocaraceae	1	4	1	4	277,3	348,7
<i>Connarus suberosus</i> Planch.	Connaraceae	31	43	31	49	1.085,4	1.357,6
<i>Couepia grandiflora</i> (Mart. & Zucc.) Benth. ex Hook. f.	Chrisobalanaceae	1	1	1	1	47,8	400,4
<i>Cybistax antisyphilitica</i> (Mart.) Mart.	Bignoniaceae	0	1	0	1	0,0	17,9
<i>Dalbergia miscolobium</i> Benth.	Fabaceae	24	51	25	56	1.076,0	2.748,2
<i>Davilla elliptica</i> A. St.-Hil.	Dilleniaceae	23	115	27	181	691,1	4.020,1
<i>Dimorphandra mollis</i> Benth.	Fabaceae	0	1	0	1	0,0	44,0
<i>Diospyros burchellii</i> Hiern	Ebenaceae	20	40	20	48	1.068,4	2.072,2

Continua

Apêndice I. Continuação

Espécie	Família	Número de Indivíduos 1991	Número de indivíduos 2009	Número de Caules 1991	Número de Caules 2009	Área Basal 1991	Área Basal 2009
<i>Enterolobium gummiferum</i> (Mart.) J.F. Macbr.	Fabaceae	6	12	6	12	641,6	1.072,4
<i>Eremanthus glomerulatus</i> Less.	Asteraceae	37	18	38	20	1.636,9	980,1
<i>Eremanthus goyazensis</i> (Gardner) Sch. Bip.	Asteraceae	111	100	124	124	3.355,3	3.497,3
<i>Eriotheca pubescens</i> (Mart. & Zucc.) Schott & Endl.	Bombacaceae	4	5	4	5	253,0	634,0
<i>Erythroxylum deciduum</i> A. St.-Hil.	Erythroxylaceae	13	24	13	26	339,2	720,6
<i>Erythroxylum suberosum</i> A. St.-Hil.	Erythroxylaceae	30	31	30	34	706,5	978,2
<i>Erythroxylum tortuosum</i> Mart.	Erythroxylaceae	13	9	14	11	368,0	238,2
<i>Hancornia pubescens</i> Nees & C. Mart.	Apocynaceae	1	1	1	1	49,8	118,1
<i>Heteropterys byrsonimifolia</i> A.Juss.	Malpighiaceae	0	2	0	2	0,0	82,5
<i>Kielmeyera coriacea</i> Mart. & Zucc.	Guttifera	39	129	41	132	1.211,6	3.705,8
<i>Kielmeyera speciosa</i> A. St.-Hil.	Guttifera	1	1	2	2	123,2	139,0
<i>Lafoensia pacari</i> A. St.-Hil.	Lythraceae	2	4	2	5	113,8	173,8
<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Steud.	Melastomataceae	0	236	0	510	0,0	7.240,7
<i>Miconia fallax</i> DC.	Melastomataceae	0	61	0	258	0,0	920,2
<i>Miconia ferruginata</i> DC.	Melastomataceae	1	29	2	36	135,1	1.685,5
<i>Miconia pohliana</i> Cogn.	Melastomataceae	1	19	1	31	38,6	735,1
<i>Mimosa clausenii</i> Benth.	Mimosaceae	48	53	49	58	1.461,3	1.590,0
<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) Kuntze	Myrsynaceae	4	76	4	100	80,5	2.390,2
<i>Neea theifera</i> Oerst.	Nictaginaceae	1	3	1	3	27,3	77,6
<i>Ouratea hexasperma</i> (A. St.-Hil.) Baill.	Ochnaceae	139	200	152	249	6.786,3	9.081,8
<i>Palicourea rigida</i> Kunth	Rubiaceae	53	28	65	43	1.953,2	1.506,6
<i>Piptocarpha rotundifolia</i> (Less.) Baker	Asteraceae	4	3	5	8	172,0	173,8
<i>Pisonia graciliflora</i> Schmidt	Nictaginaceae	0	1	0	1	0,0	17,9
<i>Pisonia noxia</i> Netto	Nictaginaceae	3	3	3	6	303,4	483,3
<i>Plenckia populnea</i> Reissek	Celastraceae	1	0	1	0	24,4	0,0

Continua

Apêndice I. Continuação

Espécie	Família	Número de Indivíduos 1991	Número de indivíduos 2009	Número de Caules 1991	Número de Caules 2009	Área Basal 1991	Área Basal 2009
<i>Pouteria ramiflora</i> (Mart.) Radlk.	Sapotaceae	1	1	1	1	118,1	241,0
<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	Vochisiaceae	1	10	1	13	47,8	280,4
<i>Qualea multiflora</i> Mart.	Vochisiaceae	1	1	1	2	20,4	51,8
<i>Qualea parviflora</i> Mart.	Vochisiaceae	73	115	80	146	7.190,7	5.820,3
<i>Roupala montana</i> Aubl.	Proteaceae	64	114	74	137	2.194,8	3.854,0
<i>Rourea induta</i> Planch.	Connaraceae	6	16	8	33	132,8	329,2
<i>Salacia crassifolia</i> (Mart. ex Schult.) G. Don	Hippocrateriaceae	13	5	28	9	684,8	112,0
<i>Schefflera macrocarpa</i> (Cham. & Schltdl.) Frodin	Araliaceae	11	24	13	33	920,3	2201,0
<i>Sclerolobium paniculatum</i> Vogel	Fabaceae	6	9	9	11	2.522,1	4.189,5
<i>Stryphnodendron adstringens</i> (Mart.) Coville	Fabaceae	7	8	7	8	653,9	384,3
<i>Styrax ferrugineus</i> Nees & Mart.	Styracaceae	87	61	100	69	6.288,4	5.223,5
<i>Syagrus comosa</i> (Mart.) Mart.	Arecaceae	50	36	50	36	5.876,4	6.681,4
<i>Syagrus flexuosa</i> (Mart.) Becc.	Arecaceae	15	19	38	45	1.542,9	1.538,1
<i>Syagrus petraea</i> (Mart.) Becc.	Arecaceae	7	3	31	3	265,3	244,8
<i>Symplocos rhamnifolia</i> A. DC.	Symplocaceae	29	29	32	32	4.324,7	4.126,7
<i>Tabebuia ochracea</i> (Cham.) Standl.	Bignoniaceae	3	9	3	10	85,4	521,9
<i>Tocoyena formosa</i> (Cham. & Schltdl.) K. Schum.	Rubiaceae	1	1	1	2	25,8	31,6
<i>Vellozia squamata</i> Pohl	Velloziaceae	95	136	167	318	3863,4	7.537,2
<i>Vochysia elliptica</i> Mart.	Vochisiaceae	9	16	9	16	329,6	627,3
<i>Vochysia thyrsoidea</i> Pohl	Vochisiaceae	1	4	1	4	241,0	1.315,2
Total		1.238	2.209	1.473	3.290	67.299,4	105.722,6