

**ORGANIZAÇÃO E ESTRUTURA DAS COMUNIDADES VEGETAIS
DE CERRADO EM UM GRADIENTE TOPOGRÁFICO
NO BRASIL CENTRAL**

SECRETARIA
DE
PÓS-GRADUAÇÃO
I B.

Tese apresentada

por

Raimundo Paulo Barros Henriques (nt)

ao

Instituto de Biologia

como requisito parcial para obtenção

do grau de

Doutor em Biologia (Ecologia)

Universidade de Campinas

Campinas, São Paulo

Dezembro 1993

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato(a)
RAIMUNDO PAULO BARROS HENRIQUES

e aprovada pela Comissão Julgadora.

[Handwritten signature]

UNICAMP
1993

"Tomou, pois, o Senhor Deus o homem, e o pôs no Jardim do Éden, para o lavrar e guardar" (Gên. 2. 15)

**Para André e Sara
afetuosamente**

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador John DuVall Hay pela confiança, paciência, constante cobrança e apoio. Ao Braulio F. Dias que facilitou e incentivou este trabalho. A Augusto C. Franco, pela leitura do manuscrito sugestões e discussões sobre a tese e, auxílio nas várias fases deste trabalho. A Adriana G. Moreira, Carlos Klink pela leitura crítica, discussões e sugestões. A Ivone R. D. Rocha que forneceu a maioria das estacas usadas no início das marcações dos quadrados e, também aos amigos Tarcisio e Roberta da RECOR - IBGE pela colaboração durante os trabalhos na Reserva. A June S. Freitas pelo auxílio no Excel. Aos meus alunos Ricardo, Flavio, Chico e Rezeck pela inestimável ajuda durante os trabalhos de campo. Aos colegas do Departamento de Engenharia Florestal da UnB, pelas facilidades concedidas durante a realização deste trabalho, a Alba Valéria de Rezende pela leitura e correção do manuscrito. Aos amigos Paulo S. Oliveira, Thomas M. Lewinson, Martinho e Sergio pelo constante auxílio, calorosa acolhida e discussões frutíferas durante a minha estadia em Campinas. E também aos amigos Flavio M. dos Santos, Fernando Martins e George Sheperd pela amizade, calorosa convivência e discussões frutíferas. Enfim, a todos os amigos da UNICAMP alunos, professores e funcionários por toda amizade, auxílio e atenção que me prestaram durante a realização desta tese. E especialmente a Sonia Regia, que dando atenção e cuidado em dobro ao nosso filho, proporcionou-me a tranquilidade necessária para concluir este trabalho.

RESUMO

Várias evidências sugerem que a variação fisionômica nos cerrados pode ser determinada e mantida pela ação do fogo. O objetivo desta tese foi, determinar e descrever o desenvolvimento das comunidades vegetais de cerrado, após 19 anos de proteção contra o fogo. A hipótese deste estudo é de que o cerrado protegido do fogo, converge para uma vegetação com maior densidade e cobertura independente do tipo de habitat. Foram realizadas amostragem da composição e abundância de espécies, em três parcelas ao longo de um gradiente topográfico.

Os resultados mostraram que aumentaram ao longo do gradiente: número de famílias; número de gêneros; número de espécies, número de caules e número de indivíduos. Análise de gradiente direto revelou que existem diferenças nos padrões de distribuição das espécies, mas foi possível reconhecer a presença de 2 grupos ecológicos de espécies, que apresentavam comportamentos semelhantes em cada grupo. Os resultados da ordenação por Análise de Correspondência ('DCA') mostrou, que independente das diferenças de habitat, algumas amostras de cada um dos habitat apresentavam alta similaridade indicando convergência. A comunidade de convergência é caracterizada por maior área basal, riqueza de espécies e número de espécies zoocóricas. É também característica nessa comunidade a presença de "moitas" formada de arbustos/árvores. A ordenação pela técnica das Médias Recíprocas ('RA'), mostrou que as moitas produzem sensíveis variações na composição e abundância de espécies.

As mudanças sucessionais na composição da vegetação depois de 19 anos de proteção contra o fogo, foram estudadas usando 'DCA' para ordenar as comunidades do período de queimadas e depois de protegido. A recomposição e resiliência das comunidades ao longo do gradiente, foi medida usando a Distância Euclidiana entre o período do fogo e depois de protegidos, no espaço de ordenação. A resiliência variou ao longo do gradiente, sendo

maior nas comunidades com menor riqueza de espécies, nos solos secos das partes elevadas do gradiente e maior naquelas com menor riqueza de espécies nos solos úmidos, da parte baixa do gradiente. Os resultados também indicam que a estabilidade das comunidades de cerrado está relacionada com a presença de reprodução vegetativa nas espécies.

Outro estudo determinou a importância da reprodução vegetativa nas comunidades de cerrado. Os resultados mostraram que ela ocorre na maioria das espécies (59%) e que aproximadamente metade destas espécies (51%) apresentem caules do mesmo indivíduo a < 0,1 m de distância e as restantes (49%) apresentaram caules afastados entre 0,1 - 1,4 m, em média. Algumas espécies apresentaram caules afastados variando de 1,0 m (*Pouteria torta*) e 2,5 m (*Pterodon pubescens*). O número de caules vegetativos aumentou ao longo do gradiente da parte úmida para a seca, ao nível da comunidade e população. Outros resultados indicam que as espécies raras e ocasionais, apresentam maior número de caules por indivíduo, em média do que as espécies comuns.

Em conclusão os resultados mostram que (1) as áreas de cerrado protegidas da ação do fogo se desenvolvem e convergem para uma comunidade com maior biomassa e riqueza de espécies; (2) a presença de moitas na vegetação de cerrado pode ter um papel relevante no desenvolvimento da vegetação (3) e que a reprodução vegetativa pode ter papel fundamental na estrutura e desenvolvimento das comunidades de cerrado.

ABSTRACT

Several lines of evidence suggest that the variation in Cerrado physiognomy is determined and maintained by fire. The objective of this study was to determine and describe patterns indicating that after 19 yr of fire protection, the Cerrado vegetation developed to a high density and cover mature vegetation. The hypothesis of this study was that protected Cerrado converges to a mature vegetation irrespective of habitat. Wood plant species composition and abundance were sampled in three plots across slope.

Across the slope the number of plant family, number of genus, number of individuals, number of stems, basal area, increased. Direct gradient analysis indicated different distributional patterns for species, but two ecological groups of species with similar abundance behavior could be recognized. Results of Detrend Correspondence Analysis (DCA) showed that despite different localization, stands have high similarity in ordination space, suggesting convergent development. The convergent community was characterized by high basal area, species richness and number of zoochoric species. The presence of shrub/tree clusters was also characteristic of this community. Reciprocal Averaging ordination showed that these cluster produced a strong shift in the species composition and abundance spatially.

The vegetation changes after 19 yr of fire protection were studied using DCA among disturbed (burned) and protected communities across the slope. Euclidean Distance between disturbed and post disturbed samples in ordination space was used to compare community recovery or resilience. Ordination through time for plant communities revealed convergence of successional pathways at different sites on the slope. Resilience varied among plant

communities, but was lowest for the rich upslope community on dry soils, and highest for less diverse downslope community on wetter soils.

Another study determined the relative importance of vegetative reproduction in Cerrado communities. The results showed that it occurred in 59% of plant species, irrespective of site. Half of these species (51%) had stems within 0,1 m distance, and remaining 49% with stems between 0,1-1,4 m on the average. Some species presented stem between 1,0 m (*Pouteria torta*) and 2,5 m (*Pterodon pubescens*). The vegetative stems increased upslope in the communities and populations. Rare and occasional species presented more stems per individual, on the average, than did common species.

These results indicate (1) The Cerrado communities when protected from fire developed and converge to a closed woodland irrespective of habitat, (2) the presence of clusters of tree/shrub could have a role in the community development, and (3) vegetative reproduction has a fundamental role in the structure, development and stability of this plant community.

CONTEÚDO

DEDICATÓRIA	i
AGRADECIMENTOS	ii
RESUMO	iii
ABSTRACT	v
CONTEÚDO	vii
INTRODUÇÃO	1
A vegetação dos Cerrados	5
Formulação do Problema	8
Descrição da Área de estudo	9
MÉTODOS	11
Amostragem da Vegetação	11
Análise dos Dados	12
Ordenação da Vegetação	13
Sucessão das Comunidades	14
Medida da Estabilidade	16
Reprodução Vegetativa	17
RESULTADOS	19
Composição e Abundância de Espécies	19
Análise de Gradiente Direto	29
Ordenação da Vegetação	34
Reprodução vegetativa	46
Sucessão e Resiliência da Vegetação	54

DISCUSSÃO	61
Composição Florística e Riqueza de Espécies	61
Padrões de Coexistência de Espécies	64
Distribuição e Evolução das comunidades	71
Reprodução Vegetativa	73
Estabilidade das comunidades	77
CONCLUSÕES	78
BIBLIOGRAFIA	81

INTRODUÇÃO

Uma das poucas generalizações que podem ser feitas sobre as comunidades vegetais é a de que são heterogêneas na composição, distribuição das populações e diversidade de espécies. Esta heterogeneidade apresenta a sua maior expressão nas florestas da região tropical, que são também as formações com a maior diversidade de espécies (Gentry 1982, Mac Arthur 1969, Richards 1976,). As diferenças nas respostas de espécies e populações aos recursos e tipos de habitats, resultam nos padrões em mosaico observado na distribuição de espécies e comunidades. A forma de distribuição e o tipo de gradiente entre as diferentes fases do mosaico, varia com os fatores ambientais e interação com outras espécies (Glenn-Lewin & VerHoff 1988, Shmida & Whittaker 1981). Nas comunidades de savana, com cobertura descontínua de árvores e arbustos, o mosaicismo da vegetação é florístico e fisionômico (Walker & Gillison 1982, Eiten 1982, Huntley 1982). A cobertura parcial do componente lenhoso nas comunidades de savana, coloca este tipo de vegetação na posição intermediária entre as formações florestais e campestres. É comum, também, encontrarmos "moitas" de vegetação nas savanas, formadas pela maior proximidade de arbustos e árvores, aumentando a cobertura vegetal em determinados locais. A presença das moitas na vegetação pode ser mais evidente em alguns casos como nos campos de murundus e formações similares nas savanas africanas (Cox & Gakahu 1985), nos llanços da Venezuela (San José & Farinas 1983, 1991), ou menos aparente nos outros tipos de vegetação de savana (e.g. cerrado¹). Embora existam poucos estudos, pelo menos duas hipóteses foram propostas para explicar a ocorrência de moitas de vegetação no meio de uma matriz de gramíneas, ervas e arbustos baixos: (1) erosão diferencial, associada ou não a presença de ninhos de cupins e atividade de roedores (Cox & Gakahu 1985, Diniz *et al.* 1986, Furley 1986, Oliveira-Filho 1992); (2) evolução sucessional nuclear autogênica, pelo estabelecimento de plantas mães facilitadoras (Archer *et al.* 1988). As duas hipóteses não são excludentes e, se aplicam a comunidades de savanas em diferentes condições ambientais. A primeira hipótese tem sido aplicada aos campos de murundus e formações similares e,

¹ Para evitar dúvidas e obter mais clareza usou-se o termo **cerrado**, no singular para se referir ao tipo de vegetação (*cerrado sensu strictu*) e, dos **cerrados** no plural para a unidade fitogeográfica que engloba os diferentes tipos de vegetação.

a segunda as savanas de cobertura intermediária. Na segunda, hipótese às moitas funcionariam como "núcleos de regeneração", que dependendo do nível de perturbação (e.g. queimadas) e clima, podem se unir para formar pequenas manchas de florestas (Archer *et al.* 1988, Acher 1991, Besky & Amundson 1992).

As perturbações (i. e. destruição parcial ou total de biomassa, causada por um agente físico ou biológico (Grime 1977)), tem sido consideradas como um dos principais produtores de heterogeneidade espacial e temporal na estrutura, dinâmica e diversidade das comunidades (Grubb 1977, White 1979, Sousa 1984a). Sua ocorrência pode ser em conjunção ou não com tensão abiótica (i. e. condições subótimas de nutrientes, água, luz, espaço ou temperatura, que limitem em parte ou no todo a produção de biomassa (Grime 1977)). As alterações produzidas por perturbações nas comunidades podem ser avaliadas pela medida da estabilidade das comunidades (Connell & Sousa 1983, Holling 1973, Orians 1975, Pimm 1984, Sutherland 1981, Westman 1978, Westman & O'Leary 1986). A consequente resposta, e posterior evolução das comunidades, vai depender do seu estado inicial, tipo e intensidade da perturbação, condições ambientais, herbivoria e efeitos estocásticos. Portanto, podemos esperar a ocorrência de múltiplas trajetórias sucessionais posteriormente a perturbação (Abrams *et al.* 1985, Halpern 1988, 1984b, Turner 1983). Podemos considerar uma comunidade como estável, se a trajetória sucessional resultar em um retorno para a situação inicial em um dado período de tempo (Sutherland 1981). O retorno a situação inicial vai depender (*sensu* Sutherland 1981) da sua resistência (i. e. o grau de manutenção da estrutura e/ou função original após a perturbação) e sua resiliência (i. e. a taxa, modo e extensão em que as características originais são reconstituídas).

As queimadas tem sido consideradas como uma das principais perturbações nas savanas, provocando modificações na estrutura e funcionamento das comunidades vegetais (Gillon 1983, Lacey *et al.* 1982, Trollope 1982). O fogo modifica a composição de espécies, provoca dano e morte dos indivíduos, altera o crescimento e reprodução, muda a disponibilidade de uso de recursos, altera a competição e outras relações na comunidade (Frost & Robertson 1987, Frost 1984, San José & Medina 1975). Todos estes efeitos vão depender da época da queimaada, temperatura do fogo, biomassa inflamável e ocorrência de eventos futuros, como déficit hídrico e herbivoria. As modificações na composição de espécies vão ocorrer, principalmente, pelo

desaparecimento de espécies sensíveis ao fogo. Enquanto em certas espécies o fogo provoca apenas destruição parcial da parte aérea, sem danificar os tecidos vasculares, em outras ele provoca a morte de 100% dos indivíduos (Frost 1984). Como a sensibilidade ao fogo está relacionada diretamente com a altura das plantas, as árvores são mais resistentes ao fogo que os arbustos baixos (Trollope 1984). No entanto, podemos encontrar espécies sensíveis em comunidades de queimadas recorrentes, se estiverem representadas por indivíduos em classes maiores de tamanho (Trapnell 1959). Normalmente, as espécies persistentes, que apresentam pequena altura, possuem órgãos subterrâneos que permitem a regeneração vegetativa (Frost & Robertson 1987).

As evidências de que as savanas sofrem o efeito de queimadas por um longo período de tempo (Gillon 1983), levou a suposição de que as características encontradas nas plantas (e. g. casca espessa, caducifolia na seca, presença de órgão subterrâneos) seriam adaptações que teriam evoluído em resposta ao fogo (Lacey *et al.* 1982). No entanto, é também possível que estas características possam ter evoluído em resposta a pressão seletiva provocada pela pobreza de nutrientes dos solos, déficit hídrico e herbivoria (Gill 1974).

O fogo pode reduzir drasticamente o recrutamento via sementes e o crescimento de regenerações vegetativas, levando a uma estabilização da savana (Frost & Robertson 1987, Gillon 1983). Alguns estudos tem mostrado que a proteção completa das savanas contra o fogo, resulta em uma evolução sucessional da vegetação para uma formação de maior cobertura e densidade de árvores (Huntley 1982, Lacey *et al.* 1982, San José & Farinas 1983, 1991), podendo até ocorrer o estabelecimento de espécies tipicamente florestais (Brokman-Amissah *et al.* 1980, Menaut & Cesar 1982, Swaine *et al.* 1992).

São poucos os estudos sobre a estabilidade das savanas. As análises tem investigado o equilíbrio lenhoso/ervoso da vegetação (veja para uma revisão Walker & Noy-Meier 1982). Recentemente, Silva (1993) desenvolveu uma hipótese que relaciona a estabilidade das savanas a perturbações, dependendo da diversidade no gradiente de água disponível para as plantas (ADP). Nesta hipótese, é esperado menor resiliência da comunidade na parte seca do gradiente de ADP (com maior diversidade). No entanto, estes estudos são essencialmente teóricos, havendo uma necessidade de trabalhos

empíricos. Vários estudos tem enfatizado a importância da reprodução vegetativa na estabilidade das savanas a frente as queimadas (veja para uma revisão Rutheford 1982, Lacey *et al.* 1982, Frost 1982). A capacidade das plantas rebrotarem após o fogo, vegetativamente, está estreitamente correlacionada com a presença de órgão subterrâneos (Frost 1982).

Infelizmente, existe falta de informação quantitativa sobre a presença de reprodução vegetativa nas savanas e sua importância nas comunidades. Os estudos existentes tem assinalado apenas a sua ocorrência nos diversos tipos de savana e provável importância (Medina 1982, Menaut 1983, Sarmineto & Monaterio 1983, Rawitscher 1948). Normalmente as plantas que possuem órgãos subterrâneos apresentam produção de vários caules, formados pela perda da dominância do meristema apical e substituição por vários outros a partir do órgão subterrâneo (Lacey & Johnston 1990). Um dos poucos estudos sobre produção de caules em plantas de savana foi realizado por Ramos (1990) e seus resultados mostraram que a produção de caules por indivíduo é maior em áreas queimadas do que em áreas protegidas.

Podemos considerar os indivíduos multicaulinares como resultantes da produção sequencial de unidades modulares ("ramets") com a mesma identidade genética ("genets", Harper 1977). Na produção de ramets pelas plantas foram apontadas as seguintes vantagens adaptativas: estabelecimento em habitats onde plântulas não sobreviveriam (Lovett-Doust 1981, Lau & Young 1988); aumento da sobrevivência do genet (Cook 1979); aumento da capacidade de colonização (Salzman & Parker 1985), recuperação de herbivoria (Schmid *et al.* 1988); aumento da habilidade competitiva (Turkington & Harper 1979). Foi proposto, também, que a reprodução vegetativa produziria estabilização do tamanho populacional das plantas em períodos desfavoráveis de recrutamento de plântulas (Bradstock & Myerscough 1988, Cook 1983, Kingsolver 1986, e referências incluídas).

A Vegetação dos Cerrados

A região dos cerrados ocupa 2,0 milhões de km² no Planalto Central do Brasil (Adamoli *et al.* 1987). Ocorrendo desde 25° 12' Lat. S até 5° 00' Lat. N e, de 65° 12' long. W.Gr. até 35° 48' long. W.Gr.

O clima desta região é caracterizado por uma estação seca bem marcada, de abril a setembro, coincidindo com os meses mais frios do ano. A precipitação média anual varia de 1.400 - 1.700 mm, na sua área " Core " , podendo ser de 500 mm, na região Nordeste, e de 2.300 mm, na parte sob influência Amazônica (Azevedo & Caser 1979).

Uma grande variedade de tipos de solos são encontrados na região de domínio dos cerrados (Adamoli *et al.* 1987). A maior parte (c. 40%) é constituída de solos distróficos (Latossolos), que ocorrem do topo das chapadas até as vertentes superiores das áreas dissecadas. Estes solos, possuem pH ácido, baixos valores de CTC, fósforo, matéria orgânica e alta saturação de alumínio. Em áreas onde o material de origem são rochas básicas podem desenvolver-se solos mesotróficos (Podzólicos), com maiores valores de CTC, matéria orgânica, fósforo, cálcio, sendo baixa a saturação de alumínio (Askew *et al.* 1970, Furley & Ratter 1988, Lopes & Cox 1977). Os solos hidromórficos (Laterita Hidromórfica, Solos Glei) são encontrado no fundo dos vales e vertentes inferiores das áreas dissecadas, sendo saturados de água periódica ou permanentemente.

A ocorrência de vegetação de cerrado no topo das chapadas, em solos antigos fortemente intemperizados e lixiviados, nas superfícies erosivas mais antigas geologicamente e das formações florestais e campestres nas superfícies mais recentes, levou Cole (1986) a sugerir grande antiguidade para o cerrado. Outros autores também atribuem grande idade a vegetação do cerrado (Ab'Saber 1971, Furley & Ratter 1989, Sarmiento 1985).

A região dos cerrados é a segunda unidade biogeográfica em extensão no Brasil, depois da Amazônica. Em consequência da grande variação de altitude, topografia, solos, climas (Adamoli *et al.* 1987), existe considerável heterogeneidade vegetal. Na região dos cerrados podemos encontrar desde formações campestres, dominadas por

gramíneas (campo limpo), até formações florestais (cerradão). Ao longo dos cursos de água no fundo dos vales, ocorre a mata de galeria. A maior parte da região dos cerrados é constituída por um gradiente vegetacional compreendido entre as formações de campos e as formações com dominância de arbustos e/ou árvores (cerrado, cerradão). As plantas dos cerrados apresentam características xeromorfas e, os arbustos e árvores são baixos, com troncos tortuosos e casca espessa. As folhas de muitas espécies são megáfilas, coriáceas e glabras. O escleromorfismo da vegetação foi relacionado com as deficiências de nutrientes nos solos (Arens 1958, Sarmiento *et al.* 1985).

Desde o estudo clássico de Warming (1892) que ficou evidenciado o grande desenvolvimento e complexidade dos órgãos subterrâneos das plantas dos cerrados. Algumas plantas podem ter raízes com mais de 12 m de profundidade (Rawitscher & Rachid 1946, Rawitscher 1948). Várias espécies possuem indivíduos multicaulnares, podendo apresentar caules com grandes distâncias de afastamento e, alguns estudos atribuem importante papel a reprodução vegetativa (Rizzini 1971, Rizzini & Heringer 1961, 1962, Rizzini & Mattos Filho 1960/1961).

O fogo é um importante fator influenciando a vegetação dos cerrados (Coutinho 1982). A existência de carvões datados entre 27.100 - 41.700 A. P. indicam que as queimadas ocorrem a bastante tempo nos cerrados (Vicentini 1993). Nos cerrados o efeito do fogo tem sido estudado principalmente na vegetação do extrato herbáceo. Os resultados destes estudos tem mostrado que a produção primária aumenta significativamente nas áreas queimadas em relação as áreas protegidas (Batmanian 1983, Batmanian & Haridasan 1985, Cavalcante 1978, Cesar 1980, Coutinho 1982, Meirelles & Henriques 1993). Nas plantas lenhosas a existência de órgãos subterrâneos de regeneração é aparentemente uma das principais adaptações as queimadas (Rachid-Edwards 1956, Rizzini & Heringer 1966, Coutinho 1976, 1980). O fogo também influencia na produção, data de floração e dispersão de sementes (Cesar 1980, Cesar & Gifford 1982, Coutinho 1982). O fogo atua também seletivamente eliminando as plantas nas menores classes de tamanho e estimulando a produção de caules (Ramos 1990, Raw & Hay 1985). No entanto, Oliveira (1986) mostrou que plântulas de *Kielmeyera coriacea*, de 6 meses de idade podem resistir a queimadas.

Observações nos cerrados protegidos pelo fogo indicam que a vegetação muda de composição, aumentando a densidade e cobertura de árvores (Coutinho 1982, Eiten 1963, Ramos 1990). Diferenças significativas foram observadas na composição, abundância e forma de vida entre áreas submetidas às queimadas e protegidas (Moreira 1992). Nesse estudo, as maiores diferenças foram encontradas nos extremos do gradiente fisionômico (Campo sujo e cerradão).

Como consequência da heterogeneidade ambiental existe também uma grande variação fisionômica e florística. Ratter & Dargie (1992) mostraram, usando dados de 26 estudos em diferentes latitudes e longitudes, que de 485 espécies registradas, apenas 27 ocorriam em 15 ou mais localidades. Em um levantamento de seis áreas no Brasil Central, Felfili *et al.* (1993), encontraram apenas 22 espécies comuns entre as áreas de um total de 139 espécies.

Os estudos pioneiros sobre a vegetação dos cerrados consistiram principalmente de descrições, classificações fisionômicas (Eiten 1972, 1982, 1984), caracterização florística e ambiental das principais comunidades (Ratter 1971, 1986, Ratter *et al.* 1973, 1977, 1978a, 1978b). Outros estudos da vegetação de cerrado têm descrito principalmente, a composição e abundância de espécies usando os métodos de quadrantes (Felfili & Silva Jr. 1993, Haridasan & Araujo 1988, Oliveira *et al.* 1982, Pagano *et al.* 1989, Ratter *et al.* 1989,) e de parcelas (Durigan *et al.* 1987, Cesar 1988, Oliveira Castro 1975, Toledo Filho *et al.* 1984, Ratter 1986).

Uma das principais características da vegetação dos cerrados é a variação fitofisionômica ao longo dos gradientes topográficos. Esta variação é acompanhada, também, de mudanças na composição e abundância de espécies (Goodland 1971, Goodland & Ferri 1979, Oliveira-Filho *et al.* 1989, Ribeiro *et al.* 1983, Silberbauer-Gottsberger & Gottsberg 1984). Diferenças florísticas entre as comunidades dos cerrados têm sido associadas com características dos solos (Oliveira-Filho & Martins 1991). Outros estudos atribuíram as variações na vegetação aos seguintes fatores: concentração de alumínio no solo (Goodland & Pollard 1973); concentração de nutrientes (Lopes & Cox 1977); disponibilidade de água, e topografia (Oliveira-Filho *et al.* 1989); perturbação humana e exposição à geada (Gibbs *et al.* 1983), queimada (Moreira 1992).

Em áreas fisionômicas homogêneas de cerrado ocorre apreciável variação na distribuição espacial no número de espécies e número de plantas (Silberbauer-Gottsberger & Eiten 1983, 1984), o que é consistente com a apreciável variação espacial das características edáficas observadas por Moura (1985), para um cerrado no Brasil Central. Nesse estudo foram detectadas diferenças entre sítios em uma área de 1,5 ha, de 3X na concentração de Al e de 5 a 55X na concentração de alguns nutrientes. Infelizmente, esses resultados não foram correlacionados com a distribuição da vegetação. A distribuição da maioria das populações é agregada (Oliveira *et al.* 1989, Meirelles 1993), provavelmente devido a reprodução vegetativa e ocorrência de maior recrutamento de plântulas abaixo das copas das árvores (Moreira 1987, Oliveira *et al.* 1989, Santos 1991). Todas estas características produzem um mosaicismo na distribuição de plantas e espécies na vegetação de cerrado. Este mosaicismo pode ser formado por unidades florísticas que se repetem no espaço em diferentes escalas (Moura 1985). A repetição no espaço do mesmo padrão florístico, pode indicar a existência de sítios e/ou processos que se repetem em diferentes escalas.

Formulação do Problema

Os estudos pioneiros sobre os cerrados enfatizaram a importância da fertilidade do solo, na existência do gradiente fisionômico da vegetação (Eiten 1972, Goodland & Pollard 1973, Lopes & Cox 1977). No entanto, outros estudos não conseguiram demonstrar a existência desta relação (Moreira 1992, Oliveira Filho *et al.* 1989, Ribeiro 1977, mas veja Silva Jr. *et al.* 1987). Por outro lado, Coutinho (1992) atribui ao fogo o principal papel na origem e manutenção das fisionomias da vegetação nos cerrados. O estudo de Moreira (1992) é consistente com esta hipótese e atribui ao fogo o principal fator responsável pela distribuição das espécies. Observações indicam que a vegetação dos cerrados aumenta em densidade e cobertura com a proteção contra o fogo (Coutinho 1982, Durigan *et al.* 1987, Eiten 1963). Em outras savanas também foi observado que a vegetação protegida do fogo tende a uma comunidade com maior densidade e cobertura de árvores (Frost 1984, Kruger 1984, Menaut & Cesar 1982, San José & Fariñas 1991 e referências incluídas).

Se as diferenças fisionômicas nos cerrados são resultado principalmente da ação do fogo, podemos esperar que em áreas protegidas a vegetação deverá evoluir para uma vegetação mais densa com maior cobertura. Desde que a posição no gradiente ambiental topográfico não determina as diferenças fisionômicas, devemos esperar que independentemente das condições ambientais a vegetação tenderá a convergir.

A hipótese a ser testada neste estudo é a de que a vegetação de cerrado protegida de queimadas, converge para um único tipo de vegetação no espaço e no tempo, independente das características do habitat.

Descrição da Área de Estudo

As parcelas estão localizadas a 16 km SW de Brasília, a 15° 57' Lat. S e 47° 53' Long. W Gr., na Reserva Ecológica do IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística), que possui 1.300 ha de área protegida (Fig.1). A altitude da área varia entre 1045 e 1125 m, com uma declividade de aproximadamente 6%. Os solos pertencem em sua maioria ao tipo Oxisol (Classificação do U.S. Soil Taxonomy) que correspondem aos Latossolos (EMBRAPA 1978). Análises em solos de diferentes tipos de vegetação da reserva indicam pH ácido (5,0-5,7), baixa concentração de fósforo (<1 ppm), baixa concentração de cations (K, Ca, Mg), alta concentração de alumínio e alta porcentagem de argila (Moreira 1992). Estas características estão no intervalo dos valores encontrados para uma grande variedade de solos na região dos cerrados (Eiten 1972, Furley & Ratter 1988, Oliveira-Filho *et al.* 1989). A precipitação média anual é de 1397 mm (1987-1990), concentrados nos meses de novembro a fevereiro, coincidindo com o verão. A temperatura média anual é de 21,3°C, com a mínima ocorrendo no inverno, em julho (15,8°C), e a máxima no verão, em setembro (29,3°C).

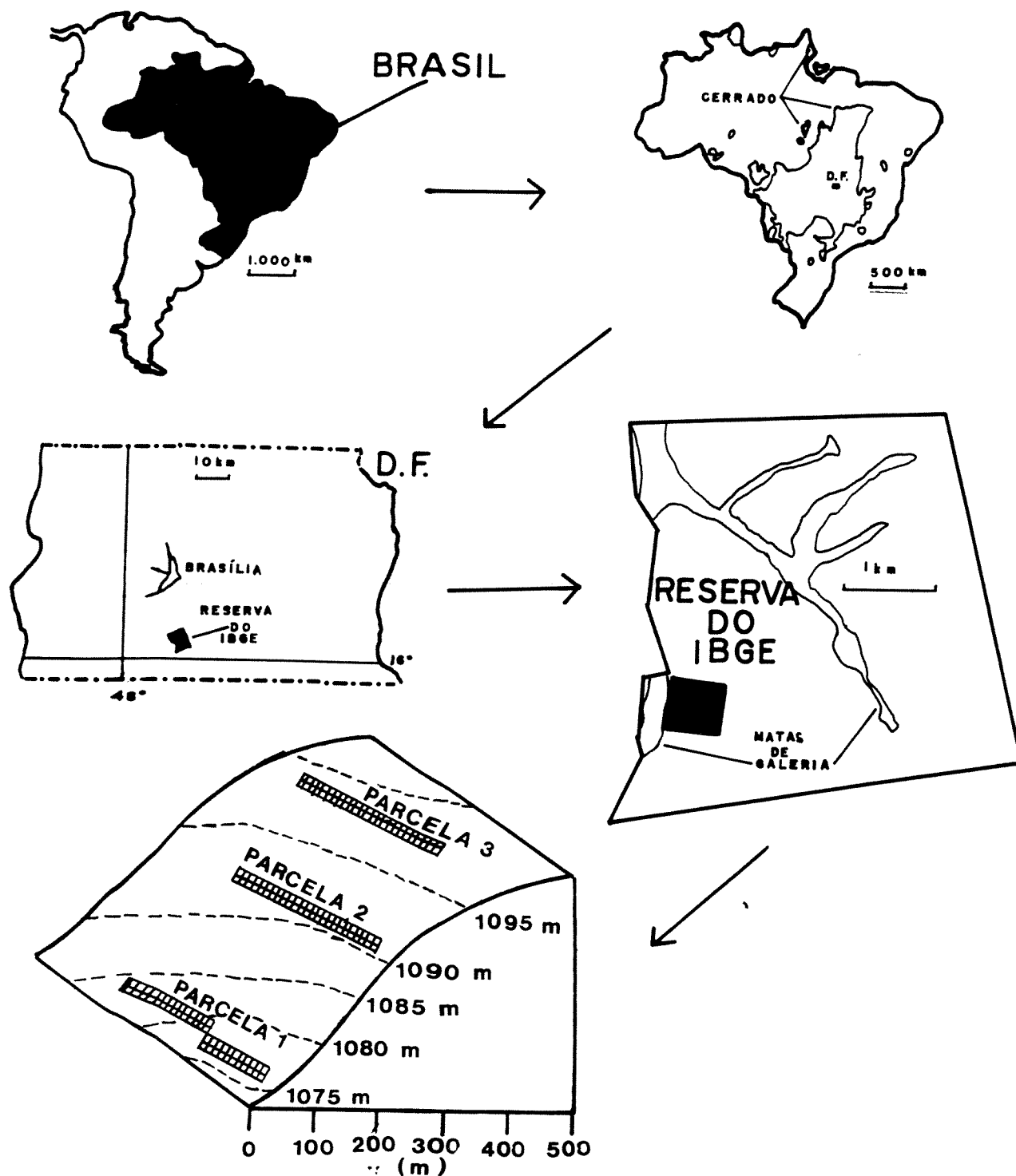


Figura 1. Localização geográfica da Região dos cerrados no Brasil e América do Sul, da área de estudo na Reserva Ecológica do IBGE e no Distrito Federal, e das parcelas na área de estudo. A distribuição dos Cerrados foi retirado de IBGE (1988). **Mapa de Vegetação do Brasil.** Escala 1: 20.000.000, IBGE, Brasil.

Os principais tipos fisionômicos da região dos cerrados são encontrados na área da reserva. A maior parte da vegetação é constituída de cerrado. Moreira (1992) descreveu detalhadamente as principais características dos principais tipos de vegetação da Reserva. As áreas de cerrado denso e cerradão apresentam número de espécies um pouco maior do que as áreas mais abertas (campo sujo-cerrado). Foram as seguintes as espécies mais importantes em cada fisionomia: *Emmoton nitens*, *Guapira graciliflora*, *Blefarocalyx salicifolia*, *Rapanea guianensis* (cerradão-cerrado denso), *Miconia albicans*, *Rourea induta*, *Roupala spp.* (cerrado), *Styrax ferrugineus*, *Bauhinia cf. pulchella*, *Rourea induta*, *Ouratea hexasperma* (campo cerrado-campo sujo). Exceto por uma pequena área, a reserva é protegida de queimadas desde 1974 (B. F. Dias, comunicação pessoal), incluindo inclusive as áreas onde foram realizados este estudo.

MÉTODOS

Amostragem da vegetação

Foram estabelecidas três parcelas para amostragem, dispostas paralelamente ao Córrego Taquara, acompanhando um gradiente topográfico com fisionomia de cerrado (parte baixa) até cerrado denso (parte mais elevada) (Fig. 1). A parcela 1, foi estabelecida aproximadamente a 50 m da mata de galeria do Córrego Taquara; a parcela 2, a 250 m e a parcela 3, a 500 m. A diferença em altura, da primeira para a última parcela, é de aproximadamente 20 m. Embora não tenham sido realizadas perfurações no solo, podemos supor a existência de uma relação inversa entre profundidade do lençol freático e a posição no gradiente. Assim espera-se que ele seja mais raso na Parcela 1 e mais profundo na Parcela 3. Suposições semelhantes já foram feitas em outros estudos (Oliveira-Filho *et al.* 1989), e se baseiam nas observações de diversos gradientes estudados na região dos cerrados (Furley 1992, Diniz 1986).

Foram estabelecidas parcelas de 20 x 250 m perpendicularmente ao gradiente e paralelas ao córrego, a exceção da primeira parcela, formada por duas transeções

contíguas no canto, de 20 x 110 e 20 x 150 m, a fim de acompanhar a mesma fisionomia de cerrado. Cada parcela em forma de transeção, foi dividida em quadrados de 10 x 10 m. Comparações florísticas e fitossociológicas entre as três parcelas utilizaram a mesma área (0,5 ha). Para as análises de classificação da vegetação foram usadas os 152 quadrados das três parcelas reunidas.

O censo das parcelas foi realizado no período de 3 de outubro de 1988 a 25 de maio de 1989. Em cada quadrado foram identificadas todas as plantas com circunferência ≥ 15 cm (≈ 5 cm de diâmetro), na superfície do solo. Para cada planta foram registrados a circunferência as coordenadas x e y, em um sistema de eixos formados pelos limites perpendiculares da transeção.

Para analisar as modificações ocorridas na estrutura da vegetação após a proteção contra as queimadas, foi registrado também a presença de cicatriz de fogo (carvão no caule). Em casos onde haviam dúvidas, se caules afastados até 1 m entre co-específicos, pertenciam ao mesmo indivíduo, realizou-se escavações ($\approx 0,4$ m) de profundidade). As escavações foram realizadas no ponto médio de afastamento entre caules. Em alguns casos de plantas sabidamente apresentando ligações, escavou-se entre caules com $> 2,5$ m de afastamento.

Foi determinado, também, se o quadrado estava em uma moita de vegetação ou *vice versa*, por observação direta. Considerou-se como moita, a fisionomia formada pela reunião de um grupo de plantas próximas o bastante para haver contato de copas e que se diferenciava do restante da paisagem.

Análise dos Dados

As espécies foram classificadas nas seguintes formas de crescimento pelo tamanho da maior planta de cada espécie na parcela: árvores (> 10 cm de diâmetro e > 3 m de altura), arbusto grosso (> 10 cm de diâmetro e < 3 m de altura), arbusto fino (< 10 cm de diâmetro e < 3 m de altura) e palmeira (espécies de *Palmae* e *Vellozia squamata*).

As espécies foram agrupadas também em quatro categorias de abundância na escala de cada parcela: espécies raras (1 indivíduo/parcela), espécies ocasionais (2-9 indivíduos/parcela), espécies frequentes (9-29 indivíduos/parcela) e, espécies comuns (> 29 indivíduos/parcela).

Foi calculado para cada espécie o índice de valor de importância (IVI), como soma dos valores relativos da densidade, frequência e área basal (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974). Na análise de gradiente direto usou-se o índice do valor de cobertura (IVC), calculado pela soma dos valores relativos da densidade e área basal (Föster 1973), como sugerido por Oliveira-Filho *et al.* 1989. Foi feito um programa em FORTRAN IV para a realização destes cálculos.

Ordenação da Vegetação

Foram ordenados os 152 quadrados de 10 x 10 m das três parcelas, utilizando os dados fitossociológicos de cada quadrado. Três tipos de dados foram usados para ordenação: (1) presença/ausência de espécies; (2) número de indivíduos; (3) área basal das espécies com > 15 indivíduos no total das três parcelas. Duas técnicas de ordenação foram aplicadas aos dados (Gauch 1982): Análise de Correspondência ('DCA') e, das Médias Recíprocas ('RA'). Os quadrados foram ordenados separadamente, usando combinações diferentes de tipo de dado, técnica de ordenação, inclusão de espécies raras e transformação logarítmica de dados (e.g. 0,25 = 1, 0,75 = 2, 1,5 = 3, 3 = 4, 6 = 5, ...). Estas duas últimas possibilidades eram oferecidas pelo programa. O grau de eficiência das análises foi julgado usando três critérios (Chang & Gauch 1986): (1) possibilidade de interpretação ecológica dos dados; (2) capacidade de espalhamento dos pontos (quadrados) no espaço de ordenação; (3) redução da distorção em arco (correlação do primeiro eixo com o segundo na ordenação (Gauch 1982)). As ordenações foram realizadas usando o programa DECORANA (Hill 1979).

Afim de explorar a natureza das relações encontradas na vegetação, foram analisadas graficamente as variações dos seguintes parâmetros estruturais na ordenação dos quadrados: (1) área basal, (2) número de espécies, (3) presença/ausência de moitas, (4) número de espécies zoocóricas, usando a classificação de Gottsberg & Silberbauer-Gottsberg (1983) e Pijl (1969:70).

Para analisar as variações na composição florística devido a ocorrência das moitas, realizou-se ordenação dos quadrados de 10 x 10 m de cada uma das parcela. Neste sentido, a abordagem utilizada aqui é a mesma adotada em outros estudos desse tipo (Whittaker *et al.* 1979, Shmida & Whittaker 1981, Olsvig-Whittaker 1988). Os quadrados foram ordenados usando os dados de área basal, incluindo todas as espécies, com exceção apenas das cinco espécies da mata de galeria da Parcela 1. A técnica de ordenação empregada foi a das Médias Recíprocas ('RA') (Hill 1973, Gauch *et al.* 1977), utilizando o programa DECORANA (Hill 1979). A periodicidade da similaridade florística na área foi analisada graficamente usando os valores do eixo 1 da ordenação (Y) vs. sequência de quadrados. A árvore de maior diâmetro na moita foi assinalada nos padrões formados pelas moitas nos gráficos de periodicidade.

Sucessão das Comunidades

As modificações na vegetação após o fogo, podem ter ocorrido na composição e abundância de espécies. No entanto, as modificações na vegetação não foram acompanhadas por parcelas permanentes, tornando impossível a obtenção de dados sobre variação na abundância após o fogo. Portanto, foram usados apenas dados florísticos nas análises. A composição "potencial" das parcelas no período das queimadas (até 1974, B. F. Dias, comunicação pessoal), foram obtidas pelos registros das marcas de carvão nos caules das plantas durante os levantamentos. Ramos (1992) mostrou que os danos causados pelo fogo com, morte da parte aérea, ocorre em 70-97% das plantas com circunferência < 2,9 cm de diâmetro e altura < 1,3 m de altura. A classe de dano se situa bem abaixo do limite inferior dos tamanhos usados nos levantamentos de vegetação, inclusive deste estudo (Cesar *et al.* 1988, Durigan *et al.* 1987, Felfili *et al.* 1993, Felfili & Silva Jr. 1992, Gibbs *et al.* 1983, Haridasan & Araújo 1988, Moura 1983, Oliveira *et al.* 1982, Oliveira-Filho *et al.* 1989, Ratter *et al.* 1988, Oliveira-Filho & Martins 1991, Ribeiro *et al.* 1983, Silberbauer-Gottsberg & Eiten 1983, 1987, Toledo Filho *et al.* 1984). É de se esperar, no entanto, que plantas que apresentem órgãos subterrâneos (xilopódio, rizoma), continuem vivas na área mesmo

com a morte da parte aérea. Portanto, a composição florística do período de queimadas, se refere apenas as espécies que mantiveram a parte aérea viva.

A composição florística do período de queimadas, obtida por esse procedimento, se baseia nas seguintes premissas: (1) não ocorreu desaparecimento (ou foi desprezível) de espécies após a proteção da área; (2) as marcas de carvão no caule não desapareceram com o tempo; (3) as queimadas que ocorreram foram homogêneas na área, não excluindo de dano (queima no caule) nenhuma espécie.

As evidências a favor da primeira premissa se baseia no fato de que a grande maioria das espécies (59%) da área apresentarem capacidade regenerativa a partir de órgãos subterrâneos (veja resultados), permitindo assim, a sobrevivência de muitas espécies mesmo com a morte da parte aérea. Paralelamente, San José & Farinas (1983, 1991) mostraram que mesmo depois de 25 anos de proteção de uma área de savana contra o fogo, não ocorreu o desaparecimento de nenhuma espécie. A segunda premissa se baseia no fato de que aproximadamente 58% das espécies registradas apresentaram a presença de carvão no caule, incluindo plantas do limite inferior e superior da classe de diâmetro. Em relação a terceira premissa, a exclusão de espécies por queimadas não homogêneas na área, é reduzida, em função da pequena área da parcela (0,5 ha). Além disso, no DF as queimadas são frequentes mesmo em áreas protegidas do fogo. É portanto, improvável que uma área tão pequena tenha escapado periodicamente do fogo.

Pelas razões apresentadas é, no entanto, prudente considerar a composição de espécies das parcelas como aproximada na época das queimadas. Por outro lado, desde que as três parcelas estão submetidas as mesmas limitações na determinação da composição de espécies, os dados devem ser aceitos como tendo valor relativo.

Os dados de composição das parcelas no período das queimadas juntamente com o do período de levantamento, foram submetidos a ordenação utilizando a técnica de Análise de Correspondência ('DCA'), usando o programa DECORANA (Hill 1979). A escolha desta técnica se baseia na disponibilidade local e sua eficiência na análise de dados sucessionais (Austin 1977, Besky 1986, Hobbes & Gimingham 1984, Hopkins 1968, Malanson & Trabaud 1987, Westman & O'Leary 1986). Além disso, comparada

com outras técnicas de ordenação, é a que melhor representa mudanças equivalentes na composição de espécies (Hill & Gauch 1980).

Medida da Estabilidade

Para medir a mudança na composição de espécies são comumente usados índices de dissimilaridade entre períodos temporais das amostras. O grau de recomposição da comunidade após a perturbação é feito em relação a composição da comunidade antes da perturbação. Como não temos dados de amostragem em períodos anteriores as queimadas, calculou-se o grau de mudança usando a composição da comunidade no período de queimadas, conforme descrito na seção anterior. Abordagem semelhante também foi usada por San José & Farinas (1991) para os llaños da Venezuela. Nesta situação, a dissimilaridade vai refletir a taxa de recomposição, desde que o intervalo de tempo é o mesmo nas três parcelas. Um valor relativamente baixo de dissimilaridade pode indicar maior taxa de recomposição de espécies na comunidade 19 anos depois do fogo.

Neste estudo, a resiliência é definida como sendo a taxa de recomposição de espécies na comunidade, independente da composição da comunidade anterior a perturbação. A maior taxa neste caso corresponde a maior resiliência, o que significa que a comunidade apresenta, em termos relativos, condições para uma recomposição mais rápida. A resiliência é definida, portanto, como inversamente proporcional a dissimilaridade entre o período de queimadas e o levantamento (Halpern 1988). A dissimilaridade foi calculada no espaço de ordenação formado pelo eixo 1 e 2 usando a distância Euclidiana (DE),

$$DE = [\sum (E_{i\ r} - E_{i\ p})^2]^{1/2}.$$

onde $E_{i\ r}$ e $E_{i\ p}$ são os valores obtidos nos eixos i de ordenação entre o período r (queimadas) e p (protegido).

É conveniente aqui salientar, que em virtude das limitações imposta pela natureza dos dados, os resultados obtidos nestas análises devem ser aceitos com cautela.

Reprodução Vegetativa

Para cada espécie foi calculado o número de caules de crescimento vegetativo, como sendo a diferença entre o número total de caules e o número de indivíduos. Um programa em FORTRAN IV foi preparado para a realização destes cálculos.

O crescimento vegetativo das espécies foi classificado em dois tipos: (1) crescimento vegetativo com caules próximos (CVCP), quando as plantas apresentavam os caules contíguos a uma distância média < 10 cm; e (2) crescimento vegetativo de caules afastados (CVCA), se as plantas apresentavam além dos caules contíguos outros caules afastados a ≥ 10 cm, conectados por órgãos subterrâneos.

Para determinar se as espécies raras possuíam mais ou menos caules de crescimento vegetativo do que as espécies abundantes, foi calculada uma regressão logarítmica entre o número de caules vegetativos (Y), pelo número de indivíduos por espécie (X). Podemos escrever a equação como,

$$\log (y) = \log (a) + b[\log (x)].$$

Transformando para as variáveis originais temos uma equação de potência,

$$Y = a X^b,$$

onde **b** é a inclinação da regressão log-log, **X** o tamanho da população e, **Y** é o número de caules. Se $b = 1$, isto indica que a taxa de caules vegetativos para indivíduo é uma

constante igual a . Se as espécies mais abundantes tiverem mais caules por indivíduo do que espécies raras b será > 1 , e inversamente se as espécies mais abundantes tiverem menos caules vegetativos por indivíduo teremos $0 < b < 1$. Se $b = 0$, não existe relação entre as variáveis.

RESULTADOS

Composição e Abundância de Espécies

Foram registradas um total de 75 espécies, assim distribuídos nas parcelas 1, 2 e 3, respectivamente: 50 (55 se incluirmos as espécies de mata galeria), 49 e 62 (Tabela 1). A soma do IVI das 10 espécies mais importantes foi maior nas parcela 1 (172%) e 2 (189%), sendo menor na parcela 3 (153%), indicando uma diminuição da dominância em direção a parte seca do gradiente.

Algumas espécies foram exclusivas de cada parcela, como *Trembleya parviflora*, *Tibouchina candoleana*, *Myrsine coriacea*, *Cybianthus glaber* e *Pera glabrata* que ocorreram apenas na parcela 1, sendo espécies características de mata de galeria (Ratter 1992). Todas estas espécies juntas somaram apenas 5,6% do IVI. *Machaerium acutifolium* e *Hancornia pubescens* também, ocorreram apenas na parcela 1 (IVI = 1,3%). Três espécies foram exclusivas da parcela 2: *Tocoyena formosa*, *Kielmeyera speciosa* e *K. coriacea* var. *glabripes* (IVI = 1,5). O número de espécies exclusivas aumentou para 9 na parcela 3. Dessas, as mais abundantes foram *Rapanea guianensis* e *Blepharocalyx salicifolia* (IVI = 2,4). As restantes *Agonandra brasiliensis*, *Pouteria torta*, *Andira paniculata*, *Bowdichia virgilioides*, *Vochysia rufa*, *Heteropteres nervosa* e *Vatairea macrocarpa*, somaram apenas 1,2% do IVI.

As espécies mais importantes foram diferentes, em sua maioria, em cada parcela. Na parcela 1, a espécie mais importante foi *Eriotheca pubescens* (IVI = 24,8%), seguida de *Roupala spp* (23,5%) e *Vellozia squamata* (21,5%). As mais importantes na parcela 2 foram *Ouratea hexasperma* (31,8%), *Qualea parviflora* (26,9%) e *Styrax ferrugineus* (22,8%). A espécie mais importante na parcela 3 também foi *Ouratea hexasperma* (31,6%), seguida de *Palicourea rigida* (19,8%) e *Styrax ferrugineus* (18,9%).

Tabela 1. Número de indivíduos (NI), área basal (AB; cm²), frequência (F) e índice de valor de importância (IVI; %) para as espécies encontradas nas parcela 1, 2 e 3, em um gradiente topográfico de Cerrado.

espécie	Parcela 1				Parcela 2				Parcela 3			
	NI	AB	P	IVI	NI	AB	P	IVI	NI	AB	P	IVI
<u>Eriotheca pubescens</u>	68	3710	32	24,8	3	159	3	1,2	6	389	5	1,6
<u>Roupala spp §</u>	60	3516	33	23,5	43	1545	25	12,0	40	1465	30	8,9
<u>Vellozia squamata</u>	60	2878	31	21,5	79	4302	34	22,6	50	2121	32	11,1
<u>Byrsonima verbascifolia</u>	69	2529	29	21,3	44	1928	29	13,6	54	1881	28	9,9
<u>Styrax ferrugineo</u>	40	2998	16	16,0	79	4464	33	22,8	80	5623	39	18,9
<u>Palicourea rigida</u>	51	1894	22	15,9	43	1435	22	11,2	119	3996	43	19,8
<u>Eremanthus glomerulatus</u>	40	1574	20	13,3	36	1338	16	9,2	75	3555	33	14,8
<u>Qualea parviflora</u>	22	2672	16	12,9	69	6472	40	26,9	77	5652	39	18,8
<u>Erythroxylum tortuosum</u>	34	894	24	11,7	12	312	12	4,0	30	680	17	5,3
<u>Symplocos rhamnifolia</u>	22	2245	14	11,4	28	3477	23	13,8	9	1313	7	3,5
<u>Erythroxylum suberosum</u>	31	921	20	10,5	17	385	16	5,4	54	1294	31	9,7
<u>Eremanthus goyazensis</u>	29	934	17	9,7	80	2305	31	18,3	66	1762	32	11,4
<u>Qualea multiflora</u>	25	1003	16	9,1					3	117	3	0,8
<u>Butia leiosphata</u>	13	1879	10	8,5	9	1051	7	4,2	7	1493	5	3,3
<u>Stryphnodendron adstrigens</u>	16	910	14	7,3	6	532	6	2,7	21	1043	15	5,0
<u>Davilla elliptica</u>	15	530	15	6,4	11	385	11	3,9	9	230	9	2,1
<u>Ouratea hexasperma</u>	18	611	11	6,2	126	5798	42	31,8	184	8809	44	31,6
<u>Dimorphandra mollis</u>	12	904	10	5,9					5	175	3	1,0
<u>Didymopanax macrocarpum</u>	11	990	9	5,8	11	764	4	3,3	3	362	3	1,1
<u>Trembleya parviflora</u>	13	844	9	5,7								
<u>Kielmeyera coriacea #</u>	13	383	11	5,0	21	621	19	6,8	19	486	19	4,5
<u>Lafoensia pacari</u>	10	393	8	4,0	2	94	2	0,8	2	53	2	0,5

cont.

espécie	Parcela 1				Parcela 2				Parcela 3			
	NI	AB	P	IVI	NI	AB	P	IVI	NI	AB	P	IVI
<u>Pterodon pubescens</u>	8	559	7	3,9					25	1852	10	5,8
<u>Vochysia elliptica</u>	8	327	7	3,3	9	291	8	3,0	9	283	7	2,0
<u>Autroplenckia populnea</u>	7	279	7	3,1	1	19	1	0,3	1	62	1	0,3
<u>Acosmium dasy carpum</u>	6	276	5	2,5					1	18	1	0,2
<u>Byrsonima coccobifolia</u>	5	185	5	2,2	20	761	15	6,3	12	415	11	2,9
<u>Dalbergia violacea</u>	4	298	4	2,1	13	657	13	5,0	14	1014	12	4,0
<u>Syagrus flexuosa</u>	4	303	3	1,7	14	1091	9	5,2	16	1690	12	5,2
<u>Pisonia noxia</u>	4	247	4	2,0	3	215	3	1,3	7	529	7	2,2
<u>Byrsonima crassifolia</u>	5	130	5	2,0	17	574	12	5,1	43	1652	27	9,0
<u>Enterolobium ellipticum</u>	4	197	4	1,9	5	502	5	2,4	8	860	7	2,7
<u>Tibouchina candoleana</u>	5	167	4	1,9								
<u>Miconia pohliana</u>	3	286	3	1,7					25	1019	18	5,6
<u>Pouteria ramiflora</u>	1	497	1	1,6	1	92	1	0,5	15	1890	11	5,2
<u>Erythroxylum campestre</u>	4	97	3	1,4	10	218	9	3,1	16	388	13	3,4
<u>Tabebuia ochracea</u>	3	115	3	1,3	3	80	3	1,0	2	65	2	0,5
<u>Mimosa clausenii</u>	4	78	3	1,3	35	967	14	8,0	81	2319	30	13,0
<u>Miconia ferruginata</u>	3	193	1	1,1	1	93	1	0,5	9	638	7	2,5
<u>Connarus suberosus</u> ¶	3	93	2	1,0	25	780	13	6,5	45	1449	23	8,3
<u>Machaerium acutifolium</u>	2	70	2	0,9								
<u>Syagrus petraea</u>	2	51	2	0,8					25	582	14	4,4
<u>Qualea grandiflora</u>	1	137	1	0,7	1	37	1	0,4	6	261	6	1,6
<u>Couepia grandiflora</u>	1	92	1	0,6	1	39	1	0,4	1	42	1	0,3
<u>Sclerolobium paniculatum</u> £	1	62	1	0,5	6	1726	6	5,1	9	1932	9	4,6
<u>Cybianthus glaber</u>	1	58	1	0,5								
<u>Rourea induta</u>	1	18	1	0,4	4	83	3	1,1	5	92	4	1,0
<u>Neea theifera</u>	1	24	1	0,4	1	23	1	0,3	1	12	1	0,2
<u>Psidium aerugineum</u>	1	26	1	0,4					3	73	3	0,7
<u>Aspidosperma tomentosum</u>	1	22	1	0,4					3	93	3	0,7

cont.

espécie	Parcela 1				Parcela 2				Parcela 3			
	NI	AB	P	IVI	NI	AB	P	IVI	NI	AB	P	IVI
<u>Allagoptera leucocalyx</u>	1	42	1	0,4	1	23	1	0,3				
<u>Miconia albicans</u>	1	14	1	0,4					17	398	13	3,5
<u>Hancornia pubescens</u>	1	23	1	0,4								
<u>Myrsine coriacea</u>	1	23	1	0,4								
<u>Pera glabrata</u>	1	25	1	0,4								
<u>Syagrus comosa</u>					48	3895	17	15,6	11	1405	7	3,7
<u>Diospyrus burcheli</u>					15	819	10	5,0	5	156	4	1,1
<u>Salacia crassifolia</u>					15	662	10	4,7	14	924	12	3,9
<u>Piptocarpha rotundifolia</u>					4	148	2	1,1	5	150	4	1,1
<u>Tocoyena formosa</u>					1	18	1	0,3				
<u>Aegiphila lhotskyana</u>					1							
<u>Apidosperma macrocarpum</u>					1	29	1	0,3	14	531	10	3,1
<u>Caryocar brasiliense</u>					1	237	1	0,7	18	1439	12	4,9
<u>Kielmeyera speciosa</u>					1	102	1	0,5				
<u>Vochysia thyrsoidea</u>					1	183	1	0,6				
<u>Kielmeyera coriacea *</u>					2	57	2	0,7				
<u>Agonandra brasiliensis</u>									1	19	1	0,2
<u>Rapanea guianensis</u>									13	294	8	2,4
<u>Blephalocalyx salicifolia</u>									9	572	7	2,4
<u>Heteropterys nervosa</u>									5	134	5	1,2
<u>Pouteria torta</u>									2	310	2	0,9
<u>Andira paniculata</u>									1	29	1	0,2
<u>Bowdichia virgilioides</u>									1	250	1	0,6
<u>Vochysia rufa</u>									3	94	3	0,7
<u>Vatairea macrocarpa</u>									1	27	1	0,2

§ Duas espécies estão aqui reunidas: *Roupala brasiliensis* e *R. montana* ; # vars. *coriacea* e *intermedia*; ¶ var. *fulvus* ; £ var. *subvelutinum* ; * var. *glabripes*

Uma porcentagem significativa das espécies registradas em cada parcela foi devido a presença de espécies raras, representadas por apenas um indivíduo. Na parcela 1 a porcentagem de espécies raras foi de aproximadamente 22% (28% se incluirmos as espécies de mata de galeria), 26% na parcela 2 e 13% na parcela 3 (Figura 2). Observa-se, portanto, uma diminuição das espécies na parte seca do gradiente. Estes valores refletem apenas a abundância de espécies raras na escala de cada parcela e, sua variação ao longo do gradiente. No entanto, algumas espécies foram raras em uma parcela e comum em outras, como *Austroplenckia populnea*, *Pouteria ramiflora* e *Miconia ferruginata*, *Syagrus comosa*. A raridade destas espécies, neste caso, é um fenômeno local, resultante de preferência ambiental, como veremos na análise de gradiente. Por outro lado, temos espécies que são raras em todas as parcelas como *Couepia grandiflora*. Podemos ter ainda, um pequeno número de espécies raras que ocorrerem com apenas um indivíduo nas três parcelas reunidas (*Aegiphila lhotskiana*, *Kielmeyera speciosa*). A raridade de algumas espécies pode ser resultado de seu pequeno tamanho, mesmo quando adultas, para serem incluídas dentro da classe mínima para este levantamento, p. ex. *Neea theifera*, cujos maiores indivíduos não ultrapassavam 5,6 cm de diâmetro, portanto, bem perto do limite inferior de tamanho para ser incluída nos levantamentos.

A porcentagem de espécies comuns, aqui consideradas como plantas com mais de 29 indivíduos, aumentou ao longo do gradiente de 18%, 22% e 23%, nas parcelas 1, 2 e 3 respectivamente. A distribuição de espécies raras e comuns ao longo do gradiente, levanta a questão se ambos os grupos de espécies se distribuem entre os habitats (aqui definidos como parcelas), do mesmo modo. Com os dados é possível preparar a Tabela 2 onde podemos observar que a proporção de espécies raras para comuns (excluindo as espécies de mata de galeria) diminui ao longo do gradiente, sendo de 1,2; 1,2 e 0,6 para as parcelas 1, 2 e 3, respectivamente.

O resultado da análise da Tabela 2, mostra que não existe diferença significativa ($\chi^2 = 3,74$; GL = 2; $P > 0,05$) na distribuição de plantas raras e comuns ao longo do gradiente. Portanto, nenhum dos grupos mostrou qualquer

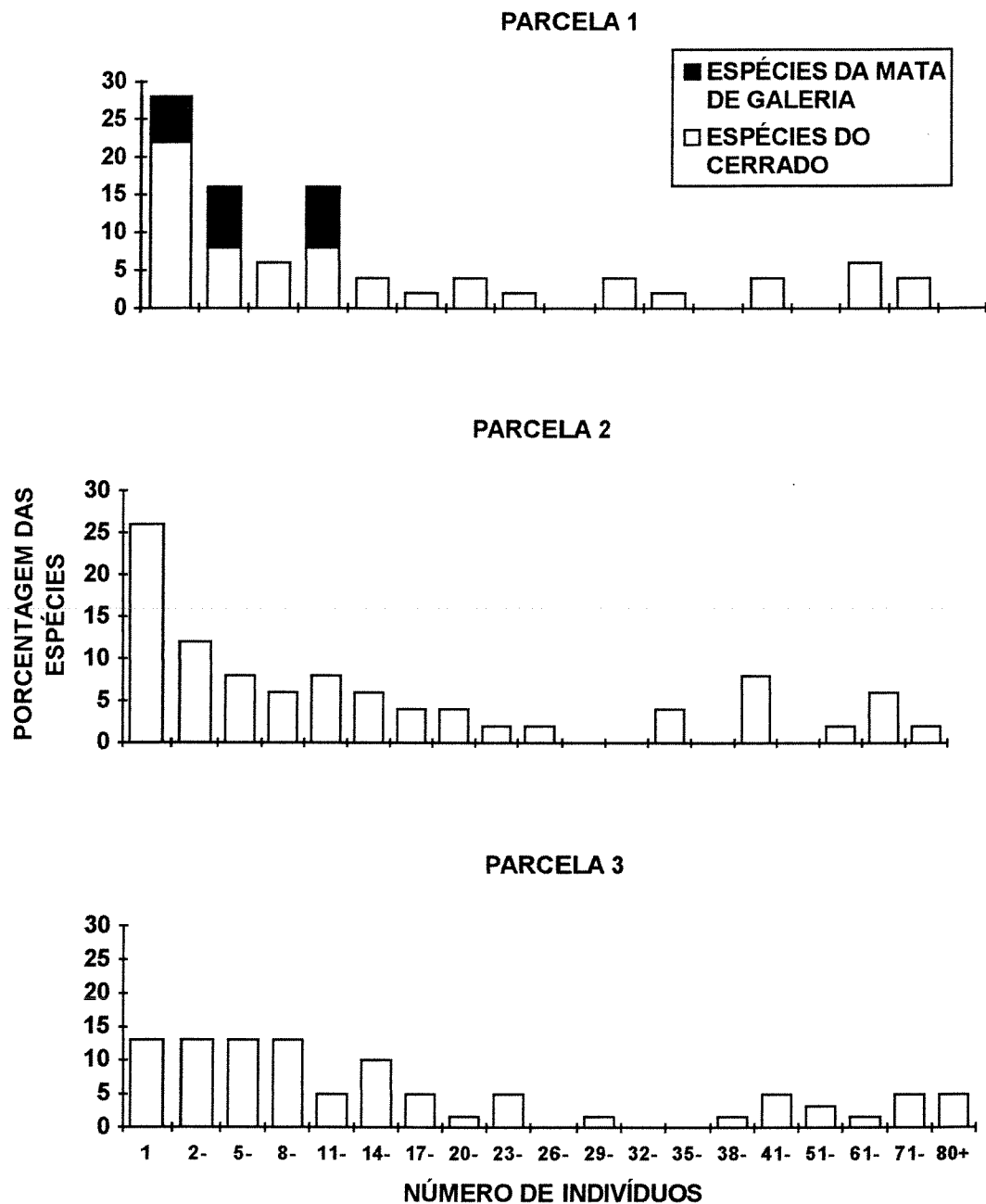


Figura 2. Porcentagem do total de espécies em diferentes classes de número de indivíduos. As classes de abundância do número de indivíduos foi dividida em três tipos para disposição dos dados: 1 espécie com 1 indivíduo; 2- espécies com 2-4, ..., 38-40; 41- espécies com 41-50, ..., 71-80'e 80+ espécies com mais de 80 indivíduos.

Tabela 2. Número de espécies raras (1 indivíduo/parcela) e comuns (> 29 indivíduos/parcela) ao longo de um gradiente de cerrado. Entre parêntese estão incluídas as espécies de mata de galeria da parcela 1.

Classes de abundância	Parcelas			Total
	1	2	3	
Espécies raras	11 (14)	13	8	32 (35)
Espécies comuns	9	11	14	34
Total	20 (23)	24	22	66 (69)*

* $\chi^2 = 3,22$ GL = 2; P > 0,05

Incluindo as espécies de mata de galeria $\chi^2 = 11,02$; GL = 2; P > 0,05

especialização por habitat, comportando-se ambos os grupos como generalistas com respeito ao habitat. Apenas se incluirmos as espécies de mata de galeria as diferenças são significativas ($\chi^2 = 11,02$; GL = 2; $P < 0,005$).

Baseado no tamanho dos maiores indivíduos por espécie, foi possível classificar as formas de crescimento das espécies de cada parcela (Tabela 3). Observamos que as categorias são muito desiguais no número de espécies. No entanto, os dados sugerem um pequeno aumento no número de espécies raras e ocasionais de árvores ao longo do gradiente, podendo alcançar 18% das espécies na parcela 3. O mesmo parece ocorrer com as espécies comuns de arbustos grossos. As espécies comuns de arbustos finos estão subrepresentadas em relação as espécies raras e ocasionais em todas as parcelas, indicando que não há muitas espécies comuns nesta forma de crescimento. O baixo número de espécies em algumas categorias da Tabela 3 limita qualquer análise estatística da significância destes resultados.

Podemos usar todas as espécies em cada parcela, para verificar em que proporção as espécies se distribuem entre as formas de crescimento dentro das parcelas e ao longo do gradiente (Figura 3). A análise da variação das formas de crescimento, mostrou aumento do número de árvores e arbustos finos e diminuição de arbustos grossos ao longo do gradiente. O aumento do número de espécies no final do gradiente (parcela 3) foi devido ao aparecimento de espécies raras de árvores, como *Aspidosperma macrocarpum*, *Pouteria torta*, *Bowdichia virgilioides* e *Vochysia rufa* e, também, a mudança na forma de crescimento de arbusto grosso para árvore em espécies como *Mimosa claussoni*, *Qualea grandiflora* e *Salacia crassifolia*. Houve também aparecimento de espécies raras de arbustos finos, como *Agonandra brasiliensis*, *Heteropteres nervosa*, *Andira paniculata* e *Vatairea macrocarpa*. O número de palmeiras foi aproximadamente constante ao longo do gradiente. A variação no número de espécies nas formas de crescimento ao longo do gradiente não foi significativo ($\chi^2 = 8,3$; GL = 6; $P > 0,05$).

Tabela 3. Número de espécies raras e ocasionais(1-9 indivíduos/parcela) e comuns (>29 indivíduos/parcela) em diferentes formas de crescimento, em um gradiente topográfico de cerrado. Foram excluídas as espécies de mata de galeria da parcela 1.

Classes de abundância	Formas de crescimento*				Total
	árvores	arbustos grossos	arbustos finos	Palmeiras	
Parcela 1					
Espécie raras e ocasionais	8	8	10	3	29
Espécies comuns	5	3	0	1	9
Total	13	11	10	4	38
Parcela 2					
Espécies raras e ocasionais	5	4	13	1	23
Espécies comuns	3	4	0	1	8
Total	8	8	13	2	31
Parcela 3					
Espécies raras e ocasionais	9	5	15	0	29
Espécies comuns	6	4	2	1	13
Total	15	9	17	1	42

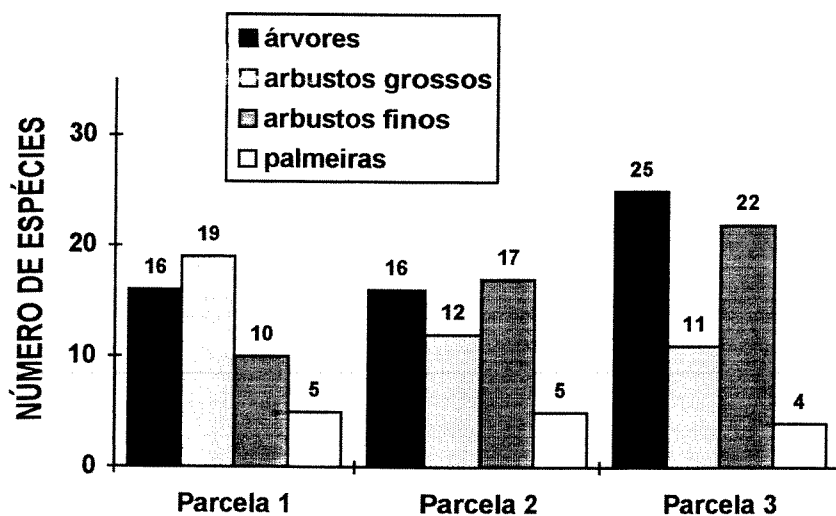


Figura 3. Distribuição do número de espécies nas formas de crescimento ao longo de um gradiente topográfico de cerrado. Existe associação significativa no número de espécies nas formas de crescimento e posição no gradiente ($\chi^2 = 8,3$; GL = 6; $P > 0,05$).

Análise de Gradiente Direto

O número das categorias taxonômicas (família, gênero e espécie) aumentou ao longo do gradiente (Figura 4). Excluindo-se as espécies características de mata de galeria que ocorreram na parcela 1. Aumentaram também no mesmo sentido o número de indivíduos, número de caules e a área basal. A amplitude de variação do diâmetro das espécies diminuiu ao longo do gradiente, mas as diferenças nas médias foram pequenas.

As variações nos valores de IVC das diferentes espécies ao longo do gradiente são apresentadas nas Figuras 5, 6 e 7. As espécies apresentaram diferentes padrões de distribuição ao longo do gradiente, no entanto, pelo menos dois grupos podem ser reconhecidos. O primeiro apresentou maior abundância na parcela 1 diminuindo ao longo do gradiente sendo composto de *Eriotheca pubescens*, *Roupala* spp, *Byrsonima verbascifolia*, *Erythroxylum tortuosum*, *Davilla elliptica*, *Qualea multiflora*, *Butia leiosphata*, *Didymonapax macrocarpum*, *Vochysia elliptica*, *Dimorphandra mollis* e *Lafoensia pacari*. No segundo grupo estão as espécies que aumentaram de abundância atingindo o máximo no fim do gradiente, são as seguintes as espécies: *Ouratea hexasperma*, *Dalbergia violacea*, *Syagrus flexuosa*, *Byrsonima crassa*, *Mimosa clauseni*, *Connarus suberosus*, *Enterolobium ellipticum*, *Erythroxylum campestre*, *Aspidosperma macrocarpum* e *Caryocar brasiliense*. Os dados para outras espécies sugerem uma preferência da parte inicial até o meio do gradiente (*Vellozia squamata* e *Styrax ferrugineus*), e para outras do meio para o fim do gradiente (*Aspidosperma macrocarpum* e *Caryocar brasiliensis*). Existem também, aquelas que foram mais importantes no meio do gradiente (*Diospyrus burcheli*, *Salacia crassifolia* e *Syagrus comosa*). Os padrões de distribuição de espécies como *Palicourea rigida*, *Eremanthus glomerulatus*, *Erythroxylum suberosum*, *Stryphnodendrum adstringens*, *Qualea parviflora*, *Symplocos rhaminifolia* e *Byrsonima coccolobifolia* é mais difícil de compreender. Na Figura 7 observa-se que o padrão de distribuição de espécies co-genéricas, apresentou congruência ao longo do gradiente no máximo para 2 espécies, nenhum padrão com três espécies foi encontrado.

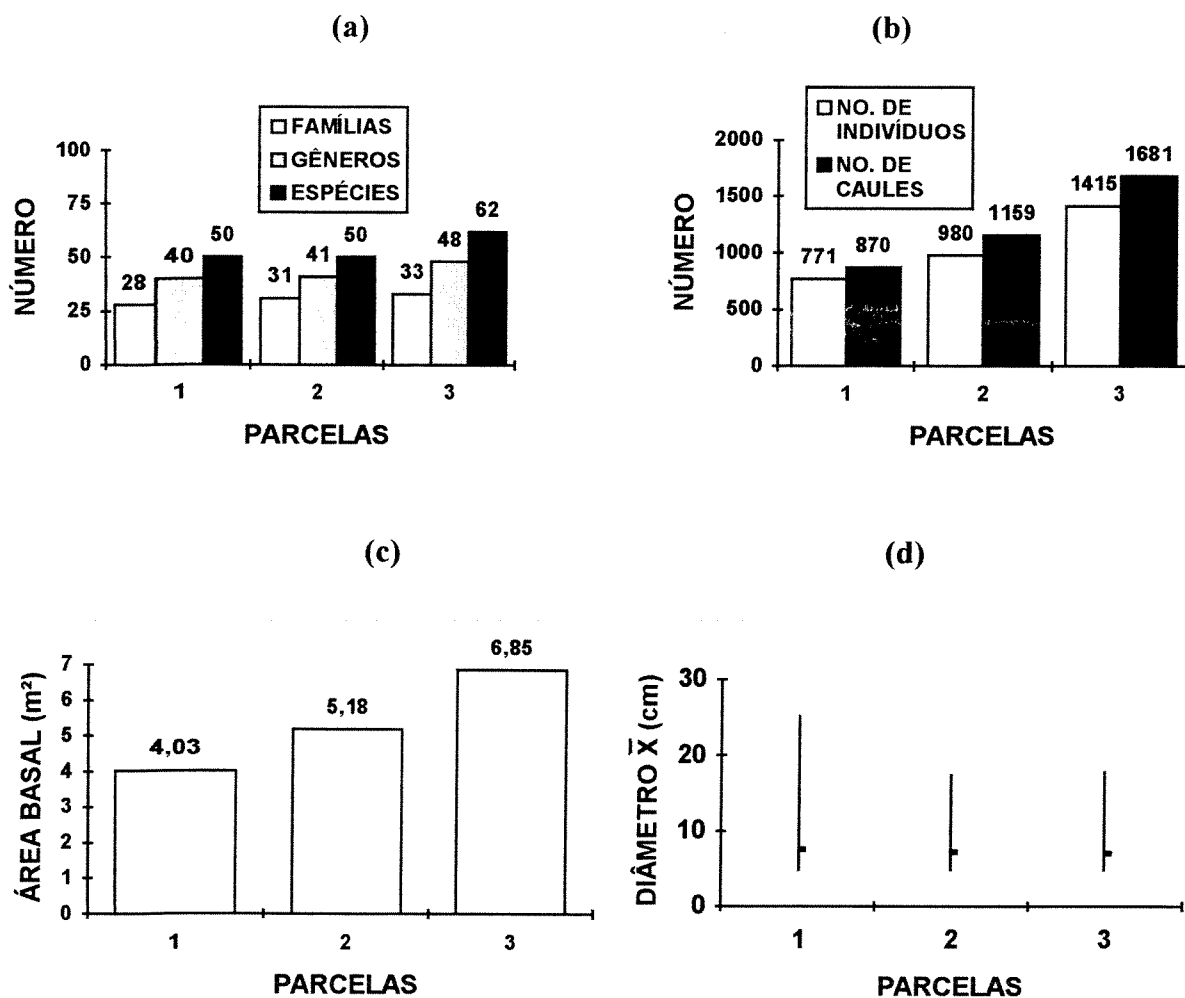


Figura 4. Número de famílias, gêneros e espécies de cerrado(a), excluindo as espécies de mata de galeria; número de indivíduos e número de caules (b); área basal (c) e; diâmetro médio, máximo e mínimo dos caules das espécies (d), ao longo de um gradiente topográfico.

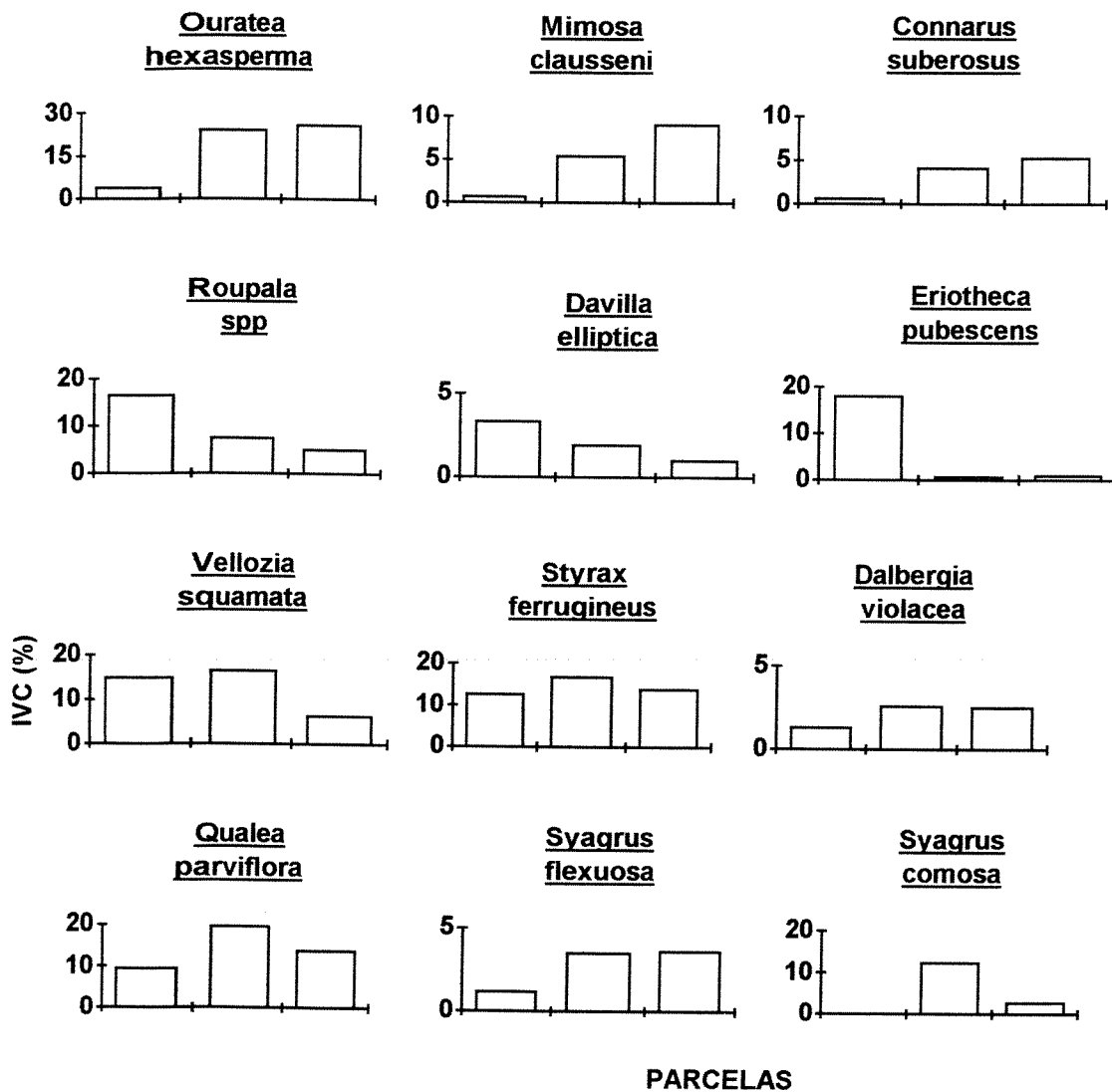


Figura 5. Análise de gradiente espécies cogenéricas de cerrado com > 30 indivíduos nas três parcelas ao longo de um gradiente topográfico. IVC: índice de valor de cobertura. Observe que os valores da escala de IVC são diferentes.

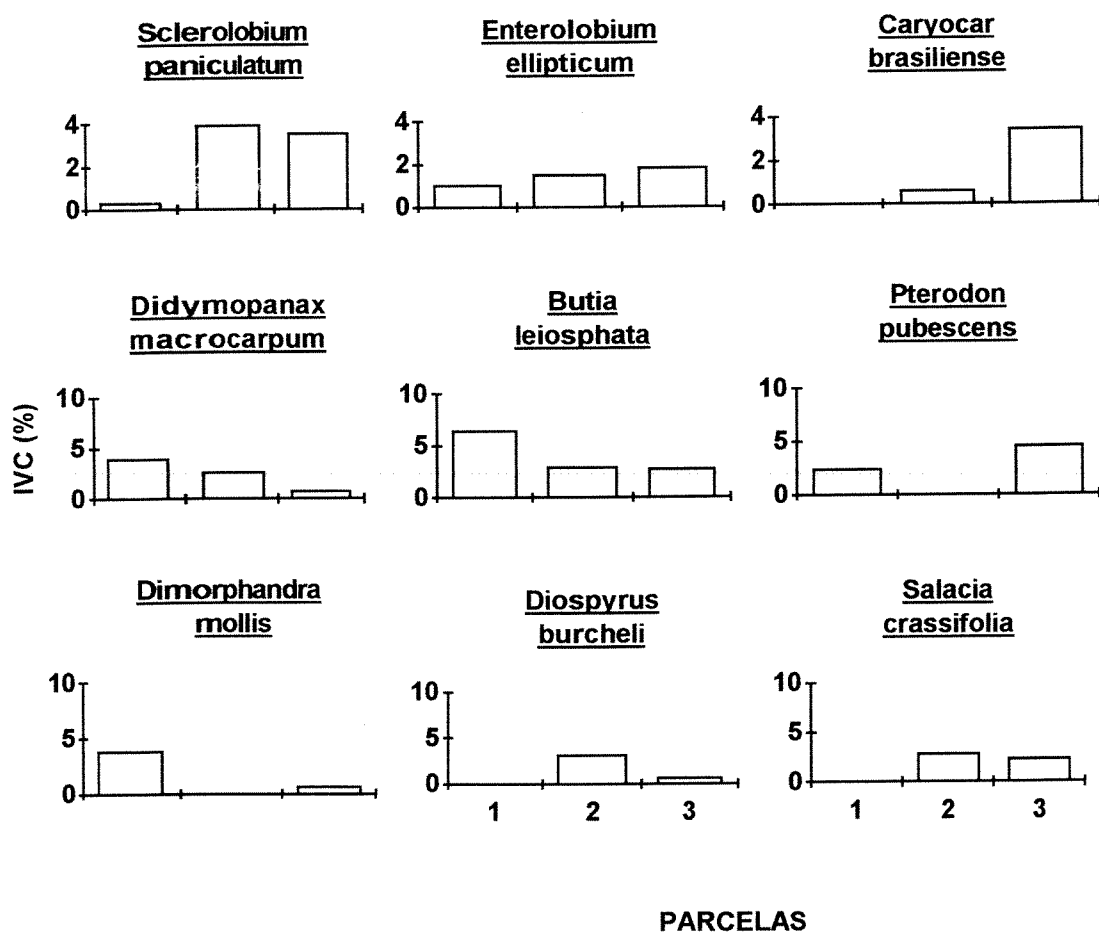


Figura 6. Análise de gradiente direto de 9 espécies de cerrado com 15 - 30 indivíduos nas três parcelas ao longo de um gradiente topográfico. IVC: índice de valor de cobertura. Observe que os valores da escala de IVC são diferentes.

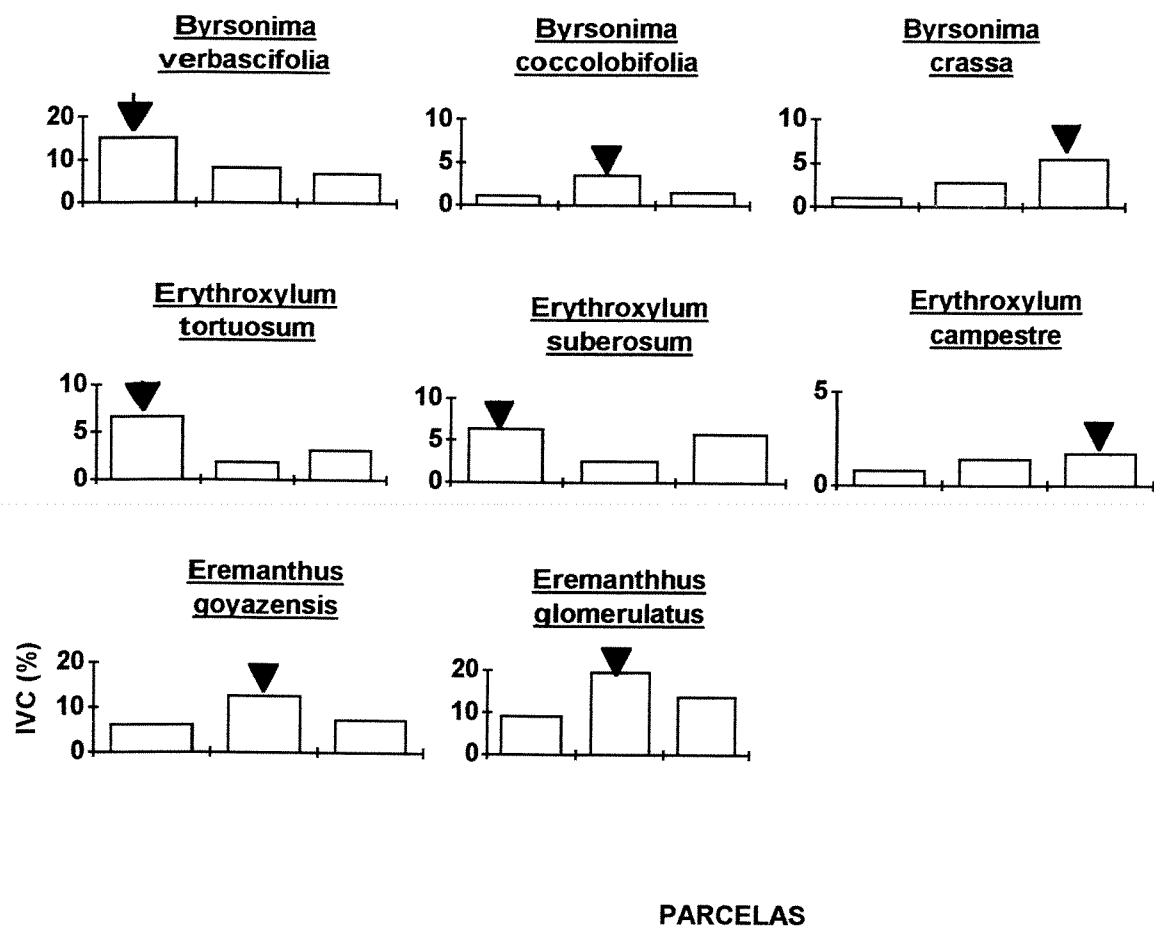


Figura 7. Análise de gradiente espécies cogenéricas de cerrado com > 30 indivíduos nas três parcelas ao longo de um gradiente topográfico. IVC: índice de valor de cobertura. Observe que os valores da escala de IVC são diferentes. As setas assinalam a parcela de maior abundância.

Os dois extremos do gradiente fazem parte de dois tipos de habitat existentes na região dos Cerrados: a margem de rios, córregos e; a área dos platôs mais elevados. O primeiro tipo de habitat ocupa áreas bem menores do que o segundo, portanto, as espécies mais abundante no primeiro formam um grupo mais especializado com relação ao habitat. Podemos indagar se existe alguma correlação entre a abundância das espécies com respeito a sua maior ou menor especialização por habitat. Dividindo as espécies com os dois tipos de padrão de distribuição em duas classes de abundância: ocasionais (15 - 29 indivíduos nas três parcelas) e comuns(> 29 indivíduos) é possível preparar a Tabela 4. Usou-se apenas as espécies frequentes com > 15 indivíduos com pelo menos 1 indivíduo em cada parcela, para dar mais segurança a análise. O teste exato de Fisher mostra que não existe associação significativa ($P = 0,32$) entre especialização pelo habitat com a abundância. Os dois grupos de espécies por classe de abundância não apresentaram preferência por nenhum dos tipos de habitat, ocorrendo igualmente entre eles. No entanto, em virtude do reduzido número de espécies incluído na análise este resultado tem que ser aceito com cautela.

Ordenação da Vegetação

Das quatorze ordenações realizadas a que melhor resultados apresentou foi a Análise de Correspondência ('DCA'); usando dados de área basal das espécies > 15 indivíduos. Os auto valores (AV) obtidos diminuíram gradualmente do segundo para o quarto eixo (AV = 0,274; 0,158; 0,144 e 0,116). O comprimento do gradiente de composição de espécies (sd, ou desvio padrão médio das curvas de abundância de espécies no gradiente (Hill 1979, Hill & Gauch 1980, Gauch 1982), foi máximo (3,022 sd) para o primeiro eixo. Observa-se que este valor está abaixo de 4,0 sd, que corresponde a gradientes onde uma espécie aparece, aumenta de abundância, atinge a moda, decresce e desaparece (Hill 1979). Este valor sugere que a extensão média de ocorrência de espécies no trecho do gradiente (450 m), é de aproximadamente

Tabela 4. Número de espécies frequentes (15 - 29 indivíduos) e comuns (> 29 indivíduos) com dois tipos de padrão de distribuição: especialistas, com maior abundância na beira de rios e córregos (parcela 1) e; generalista, com maior abundância nos platôs elevados (parcela 3).

Classes de abundância	Tipo de distribuição		Total
	especialista	generalista	
Espécies comuns	5	6	10
Espécies frequentes	5	4	10
Total	10	10	20*

* Teste exato de Fisher $P = 0,32$

140 m (ver Gauch 1982: 100). O valor da metade de mudança (HC, o valor de 1 HC é definido como 50% de mudança na abundância das espécies (Gauch 1982)) no gradiente, calculado pela fórmula: $HC = 2,568 [AV/(1 - AV)]^{1/2}$ (Shmida & Whittaker 1981, Whittaker *et al.* 1979), foi de HC = 1,58 para o primeiro autovalor, sugerindo uma mudança maior do que 50% na abundância das espécies ao longo do gradiente. Este resultado é inferior ao encontrado para gradientes na savana subtropical do Texas (1,79 - 1,84) e maior que valores para semidesertos (1,40) e 'fynbos' na África do Sul (0,34) (Shmida & Whittaker 1981, Whittaker *et al.* 1979). Todos estes resultados podem ser usados como uma medida da diversidade beta ao longo do gradiente (Gauch 1982). Eles indicam uma mudança florística um pouco inferior, do que a encontrada em gradientes topográficos de umidade nas montanhas (Marks & Harcombe 1975, Peet 1978, Whittaker & Niering 1965).

Para analisar a variação na distribuição da vegetação foram usados apenas os primeiros dois eixos da ordenação. Os quadrados se distribuíram em três regiões na dimensão formada pelos eixos (Figura 8a), com um agrupamento maior na região central do espaço. Esta região foi constituída pela maioria dos quadrados da parcela 2, 3 e apenas parte da parcela 1. Os quadrados da parcela 1 foram melhor separados do que os das parcelas 2 e 3, ocorrendo em valores aproximadamente maiores que 50 no primeiro eixo da ordenação. Enquanto que os quadrados das parcelas 2 e 3 foram separados ao longo do segundo eixo. Os eixos adicionais não resultaram em separação melhor dos quadrados das três parcelas. O primeiro eixo da ordenação parece estar correlacionado com o gradiente topográfico (usou-se a distância do quadrado para o córrego) ($r = 0,72$; $P < 0,001$; $n = 152$). Neste gradiente os quadrados da parcela 1 da parte mais úmida tiveram valores maiores no primeiro eixo, enquanto que os da parcela 2 e 3 apresentaram valores menores parte mais seca com valores menores no primeiro eixo da ordenação.

A ordenação das espécies nos eixos da ordenação, mostra a existência de quatro grupos de espécies (Figura 8b):

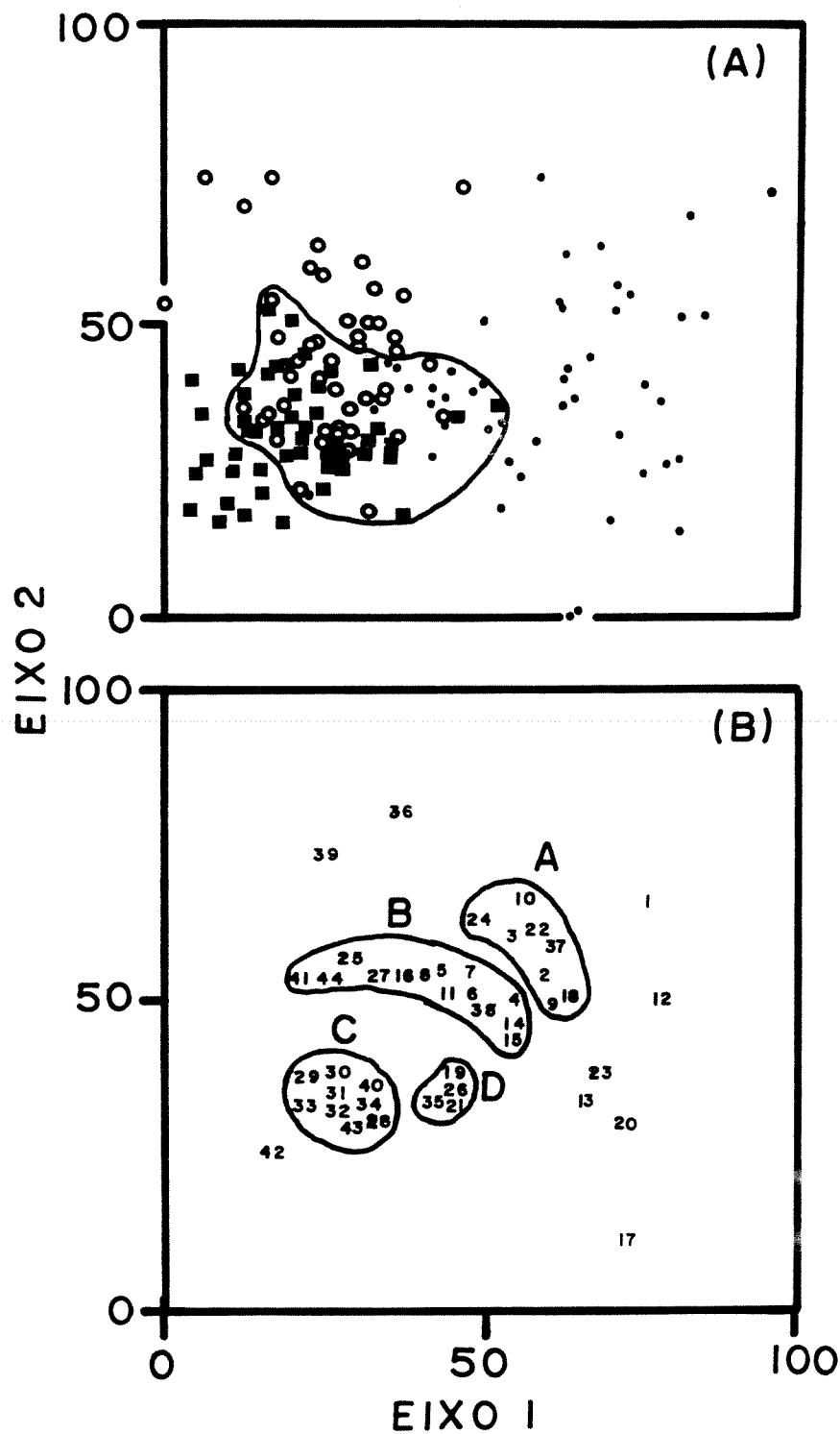


Figura 8. Ordenação por Análise de Correspondência ('DCA') nos primeiros dois eixos de 152 quadrados em um gradiente topográfico com cerrado. (A) ordenação dos quadrados parcela 1 (•), parcela 2 (○) e 3 (■). (B) ordenação de espécies, as letras A, B, C, D, indentificam grupos de espécies;

continua na próxima página→

continuação.

os números correspondem: 1-Eriotheca pubescens, 2-Roupala spp, 3-Vellozia squamata, 4-Byrsonima verbascifolia, 5-Styrax ferugineus, 6-Palicourea rigida, 7-Eremanthus glomerulatus, 8-Qualea parviflora, 9-Erythroxylum tortuosum, 10-Symplocos rhamnifolia, 11-Eremanthus goyazensis, 12-Qualea multiflora, 13-Butia leiosphata, 14-Stryphnodendron adstrigens, 15-Davilla elliptica, 16-Ouratea hexasperma, 17-Dimorphandra mollis, 18-Didymopanax macrocarpum, 19-Kielmeyera coriacea, 20-Lafoensia pacari, 21-Pterodon pubescens, 22-Vochysia elliptica, 23-Byrsonima coccolobifolia, 24-Dalbergia violacea, 25-Syagrus flexuosa, 26-Pisonia noxia, 27-Byrsonima crassifolia, 28-Enterolobium ellipticum, 29-Miconia pohliana, 30-Pouteria ramiflora, 31-Erythroxylum campestre, 32-Mimosa clauseni, 33-Miconia ferruginata, 34-Connarus suberosus, 35-Syagrus petraea, 36-Sclerolobium aureum, 37-Allagoptera leucocalyx, 38-Erythroxylum suberosum, 39-Syagrus comosa, 40-Dyospirus burcheli, 41-Salacia crassifolia, 42-Aspidosperma macrocarpum, 43-Caryocar brasiliense, 44-Rapanea guianensis.

grupo A:

Formado por 8 espécies *Roupala spp*, *Vellozia squamata*, *Erythroxylum tortuosum*, *Symplocos rhamnifolia*, *Didymopanax macrocarpum*, *Vochysia elliptica*, *Dalbergia violacea*, *Allagoptera leucocalyx*.

grupo B:

Formado por 14 espécies: *Byrsonima verbascifolia*, *Styrax ferrugineus*, *Palicourea rigida*, *Eremanthus glomerulatus*, *Eremanthus goyazensis*, *Stryphnodendron adstrigens*, *Davilla elliptica*, *Ouratea hexasperma*, *Syagrus flexuosa*, *Byrsonima crassifolia*, *Erythroxylum suberosum*, *Salacia crassifolia*, *Rapanea guianensis*, *Qualea parviflora*.

grupo C:

Formado por 9 espécies: *Miconia pohliana*, *Enterolobium ellipticum*, *Pouteria ramiflora*, *Erythroxylum campestre*, *Mimosa claussoni*, *Miconia ferruginata*, *Connarus suberosus*, *Diospyrus burchellii*, *Caryocar brasiliense*.

grupo D:

Formado por 4 espécies: *Kielmeyera coriacea*, *Pterodon pubescens*, *Pisonia noxia*, *Syagrus petraea*.

Os grupos obtidos poderiam ser considerados como grupos ecológicos de espécies (Mueller-Dombois & Elleberg 1974, Whittaker 1967), desde que as espécies parecem apresentar a mesma resposta na escala dos quadrados (100 m²) ao longo do gradiente ambiental.

A composição dos grupos não é completamente coincidente com a distribuição das espécies ao longo do gradiente, mas o grupo A e C, é composto principalmente pelas espécies mais abundantes da parcela 1 e 3, respectivamente.

A distribuição de várias características estruturais da vegetação é mostrada na Figura 9. Observa-se que a área basal é máxima no agrupamento central e nos quadrados da parcela 3, diminuindo ao longo do primeiro eixo da ordenação (quadrados da parcela 1) (Figura 9a). A distribuição da riqueza total e o número de espécies zoocóricas pelos quadrados, foi aproximadamente coincidente com o observado para área basal (Figura 9b e 9d). A maior frequência das moitas de vegetação ocorreram principalmente no agrupamento central (Figura 9c).

A abundância das espécies nos quadrados (Figura 10) apresentou um padrão coincidente com a ordenação das espécies na Figura 7b. *Eriotheca pubescens* apresentou a sua abundância e ocorrência associada com os quadrados de menor área basal e número de espécies da parcela 1. Para a maioria das espécies a abundância aumentou em direção ao agrupamento central. Algumas espécies tiveram a sua ocorrência restrita apenas ao agrupamento central (*Caryocar brasiliense*, *Pterodon pubescens*, *Blepharocalyx salicifolia*).

O resultado da ordenação dos quadrados de cada parcela no primeiro eixo pela técnica de Médias Recíprocas ('RA'), em relação a sequência de quadrados é mostrado nas Figuras 11, 12 e 13. O perfil de variação no primeiro eixo da ordenação expressa o padrão de variação como foi registrado no campo, incluindo passagens por moitas densas (valores > 50 no primeiro eixo) e, áreas com vegetação aberta de arbustos isolados (< 40 no primeiro eixo). A variação nos valores do primeiro eixo reflete o gradiente entre quadrados com maior densidade e cobertura de árvores e arbustos grossos (moitas) e áreas mais abertas com indivíduos isolados. As moitas não apresentam um padrão de periodicidade espacial, como observado na savana subtropical do Texas (EUA) (Whittaker *et al.* 1979). A presença das moitas provoca mudanças drásticas na composição da vegetação comparado com as área mais abertas.

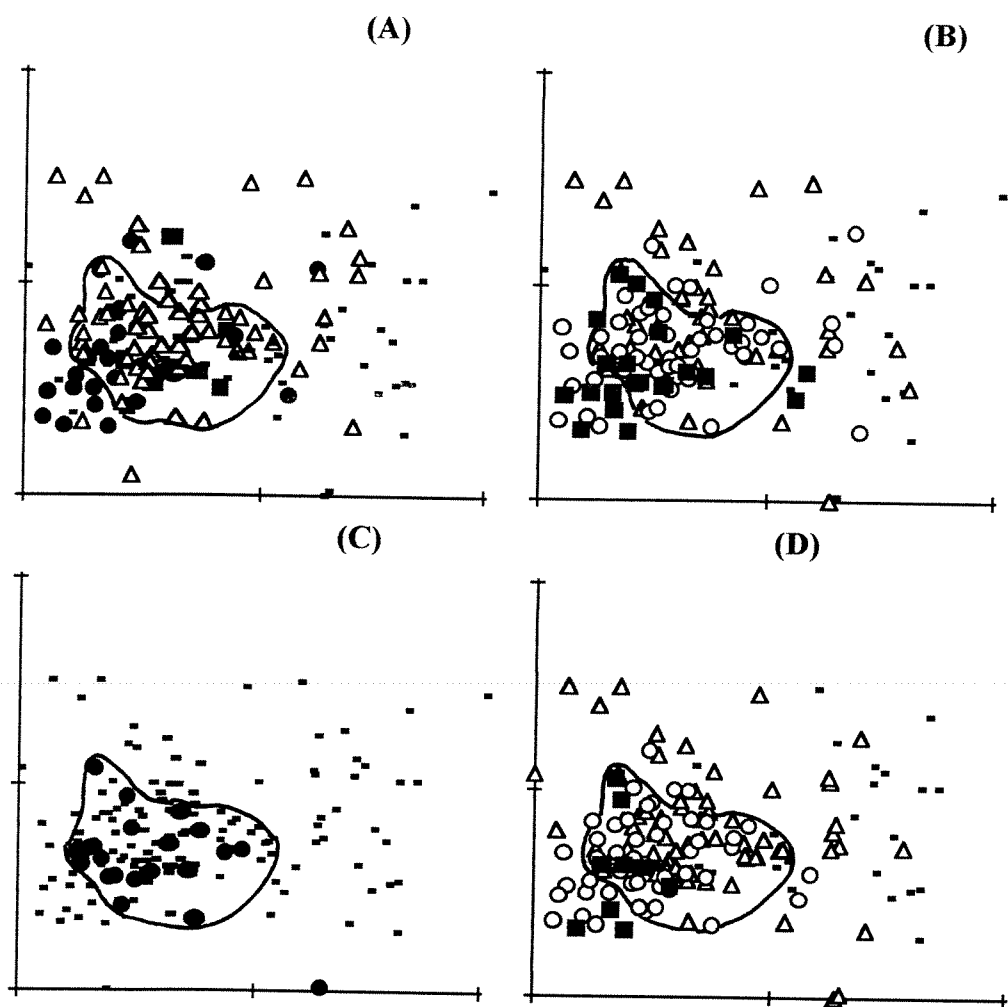


Figura 9. Ordenação por Análise de correspondência (DCA) nos primeiros dois eixos, de 152 quadrados das parcelas 1,2 e 3 em um gradiente topográfico de cerrado: **(A)** área basal do quadrado (m^2) expressa em classes de abundância: (-) 0,20 - 0,80; (Δ) 0,81 - 1,38; ($\bullet$) 1,39 - 1,98; ($\blacksquare$) 1,99 - 2,38 m^2 ; **(B)** número de espécies expressa em classes: (-) < 5; (Δ) 6 - 10; ($\circ$) 11 - 14; ($\blacksquare$) 15 - 22; **(C)** ocorrência de moitas: (-) ausência e ($\bullet$) presença; **(D)** número de espécies com dispersão zoocórica expressa em classes: (-) 0 - 3; (Δ) 4 - 7; ($\circ$) 8 - 11; ($\blacksquare$) 12 - 15.

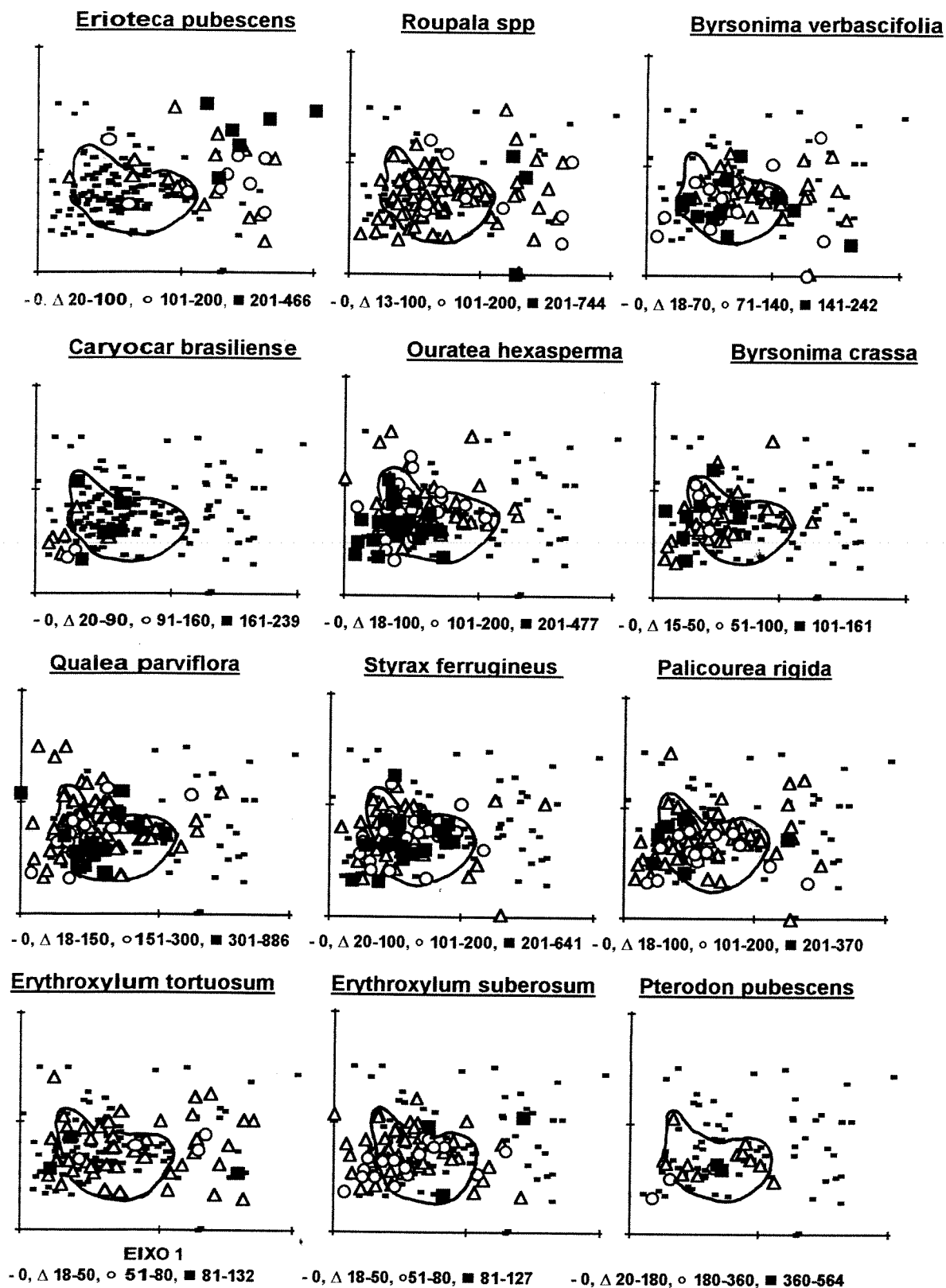
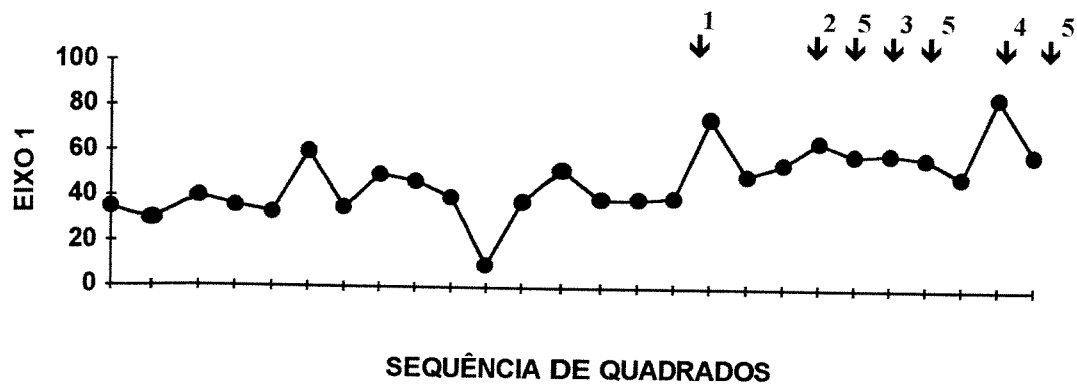


FIGURA 10. Distribuição de doze espécies nos quadrados ordenados. Abundância de cada espécie expressa em classes de área basal (cm²).



5

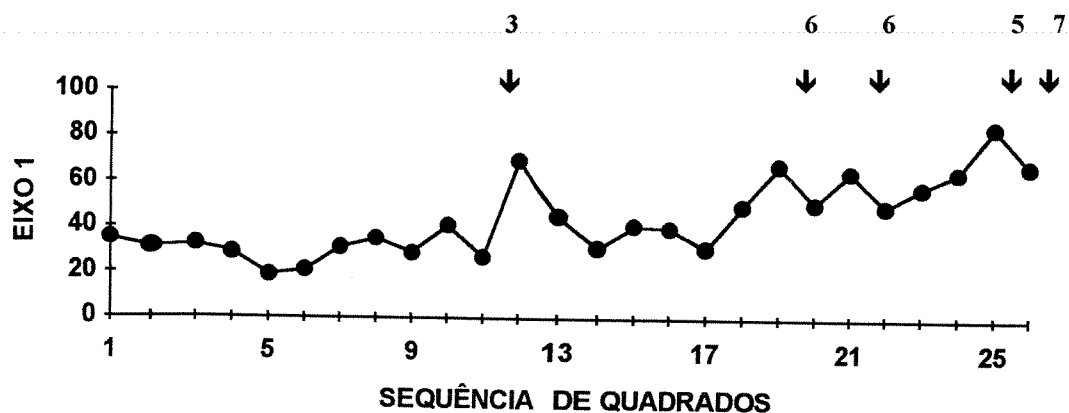


Figura 11. Perfil de variação dos valores de ordenação pela técnica das Média Recíprocas ('RA'), para os quadrados contíguos de 10 x 10 m nas duas transeções paralelas na parcela 1. Os valores do primeiro eixo estão na ordenada (Y) correspondendo a sequência de quadrados na transeção (X). As setas e os números mostram a posição das moitas e os números assinalam as espécies de árvore de maior diâmetro: 1- *Davilla elliptica*, 2- *Pterodon pubescens*, 3- *Stryphnodendron adstrigens*, 4- *Pouteria ramiflora*, 5- *Styrax ferrugineus*, 6- *Qualea parviflora*, 7- *Miconia pohliana*.

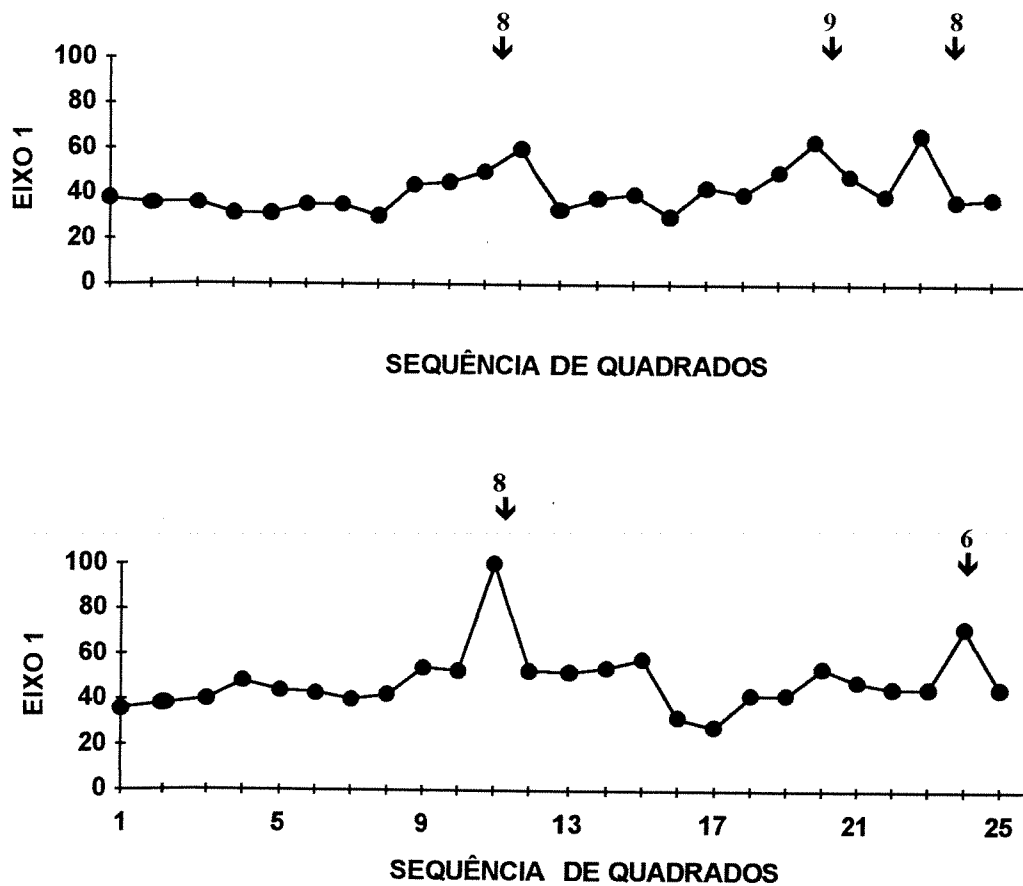


Figura 12. Perfil de variação dos valores de ordenação pela técnica das Média Recíprocas ('RA'), para os quadrados contíguos de 10 x 10 m nas duas transeções paralelas na parcela 1. Os valores do primeiro eixo estão na ordenada (Y) correspondendo a sequência de quadrados na transeção (X). As setas e os números mostram a posição das moitas e os números assinalam as espécies de árvore de maior diâmetro: 6-*Qualea parviflora*, 8-*Symplocos rhamnifolia*, 9-*Diospyrus burcheli*.

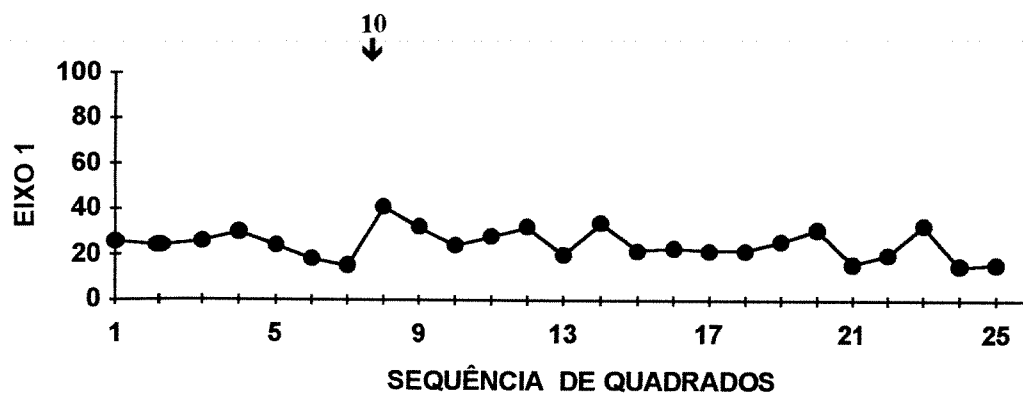
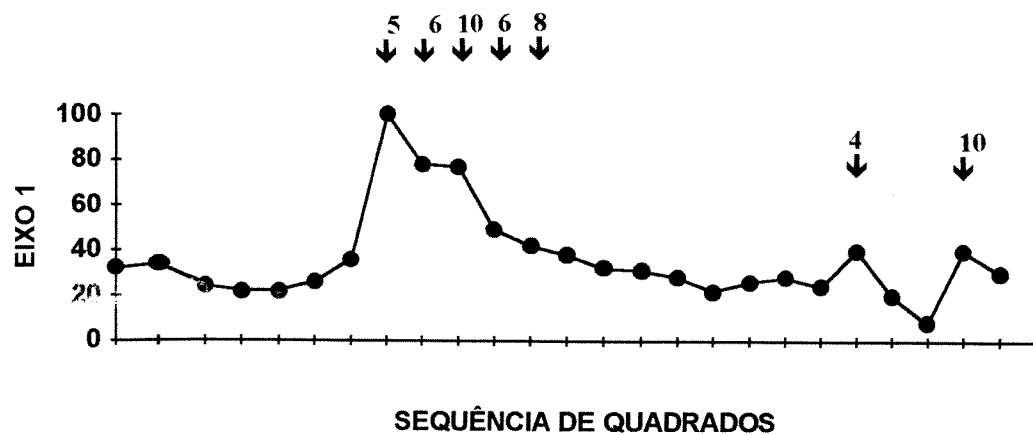


Figura 13. Perfil de variação dos valores de ordenação pela técnica das Média Recíprocas ('RA'), para os quadrados contíguos de 10 x 10 m nas duas transeções paralelas na parcela 1. Os valores do primeiro eixo estão na ordenada (Y) correspondendo a sequência de quadrados na transeção (X). As setas e os números mostram a posição das moitas e os números assinalam as espécies de árvore de maior diâmetro: 4-*Pouteria ramiflora*, 5-*Styrax ferrugineus*, 6-*Qualea parviflora*, 8-*Symplocos rhamnifolia*, 10-*Caryocar brasiliensis*.

A extensão espacial da influência das moitas parece aumentar ao longo do gradiente, pois as moitas da parcela 3 são maiores (Figura 13). A consistência desta influência, é observada pelo paralelismo na forma das curvas correspondente as duas transeções contíguas. Esta consistência é menor na parcela 1, onde o paralelismo nos valores de uma transeção nem sempre acompanha o da outra, e aumenta para a parcela 3. As árvores com maior diâmetro registradas nos quadrados das moitas, pertencem a 10 espécies de arbustos grossos/árvores. A espécie mais frequente foi *Styrax ferrugineus* que ocorreu 6 vezes.

Reprodução Vegetativa

Foram registrados ligações vegetativas em 60% (102/169) das escavações. Aproximadamente 59% (41/69) das espécies apresentaram algum tipo de crescimento vegetativo (Tabela 5). Destas espécies 51% (21/41) teve crescimento do tipo CVCP (crescimento vegetativo de caules próximos) e 49% (20/41) do tipo CVCA (crescimento vegetativo de caules afastados e próximos). A distância média entre caules no mesmo indivíduo por espécie variou de 0,15 m para *Ouratea hexasperma* até 4,5 m para *Pterodon pubescens*. As ligações subterrâneas entre caules que apresentaram as maiores distâncias ficaram compreendidas entre 1,0 m (*Pouteria torta*, *Styrax ferrugineus*, *Symplocos rhamnifolia*) e 2,5 m (*Pterodon pubescens*). Para as espécies em que foram realizadas os maiores números de escavações, as frequências de ligações entre caules foi a seguinte: 88% (*Pouteria ramiflora*), 83% (*Salacia crassifolia*); 79% (*Syagrus flexuosa*); 75% (*Styrax ferrugineus*) e; 62% (*Pterodon pubescens*). As espécies que apresentaram a maior proporção de caules vegetativos na população foram: *Miconia albicans* (77%); *Syagrus flexuosa* (65%); e *Pterodon pubescens* (56%)

A proporção de caules vegetativos do total de cada parcela, aumentou ao longo do gradiente de 11,5; 15,4 e 15,8 nas parcelas 1, 2 e 3 respectivamente

Tabela 5. Espécies que apresentaram algum tipo de reprodução vegetativa, porcentagem dos caules que se originaram de crescimento vegetativo (CCV), número de escavações total e com ligações entre caules e distância entre caules. As espécies estão na mesma ordem da Tabela 1.

	CCV (%)	no.de escavações		Distância dos caules (m)		
		Total	Ligações	Min	x	Max
<u>Erioteca pubescens</u>	1,3	3	2			
<u>Roupala spp</u>	7,1	3	2		0,2	
<u>Vellozia squamata</u>	30,5	2	1			
<u>Byrsonima verbascifolia</u>	2,3	2	0			
<u>Styrax ferrugineus</u>	10,8	20	15	0,1	0,4	1,2
<u>Palicourea rigida</u>	15,8	23	3			
<u>Eremanthus glomerulatus</u>	1,9	1	0			
<u>Qualea parviflora</u>	6,2	4	3	0,1	0,3	0,5
<u>Erythroxylum tortuosum</u>	7,3	4	3			
<u>Symplocos rhamnifolia</u>	15,7	4	4	0,5	1,2	1,5
<u>Erythroxylum suberosum</u>	1,9	1	0			
<u>Eremanthus goyazensis</u>	6,9	1	1			
<u>Qualea multiflora</u>	22,2	9	2	0,4	0,4	0,5
<u>Butia leiosphata</u>	12,5					
<u>Davilla elliptica</u>	2,9	1	1			
<u>Ouratea hexasperma</u>	4,3	7	2	0,1	0,15	0,2
<u>Didymopanax macrocarpum</u>	16,7	5	3	0,1	0,17	0,2
<u>Kielmeyera coriacea</u>	4,4					
<u>Lafoensia pacari</u>	12,5	1	1		0,2	
<u>Pterodon pubescens</u>	56,0	26	16	0,5	1,5	2,5
<u>Byrsonima coccolobifolia</u>	7,5	1	1			

cont.

espécies	CCV (%)	no. de escavações		Distância dos caules (m)		
		Total	Ligações	Min	x	Max
<u>Dalgergia violacea</u>	3,1					
<u>Syagrus flexuosa</u>	65,3	22	18	0,20	0,47	1,1
<u>Byrsonima crassifolia</u>	9,7	2	2			
<u>Miconia Pohliana</u>	26,3					
<u>Pouteria ramiflora</u>	34,6	8	7			
<u>Erythroxylum campestre</u>	3,3	1	1			
<u>Mimosa clauseni</u>	1,6					
<u>Miconia ferruginata</u>	29,4					
<u>Syagrus petraea</u>	15,6	1	1			
<u>Sclerolobium paniculatum</u>	20,0					
<u>Rourea induta</u>	16,7					
<u>Neea theifera</u>	25,0					
<u>Psidium aerugineum</u>	20,0	1	1		0,2	
<u>Miconia albicans</u>	76,9					
<u>Salacia crassifolia</u>	43,1	6	5	0,5	1,2	1,5
<u>Piptocarpha rotundifolia</u>	10,0	1	1		0,3	
<u>Caryocar brasiliensis</u>	5,0					
<u>Kielmeyera speciosa</u>	50,0					
<u>Rapanea guianensis</u>	18,8					
<u>Blepharocalyx salicifolia</u>	10,0					
<u>Pouteria torta</u>	33,3	4	4	0,5	0,7	1,0

(Figura 4). Observa-se que o aumento foi maior da parcela 1 para 2. No entanto apenas 3% (101/3710) do total de caules registrados nas três parcelas estavam ligados a > 20 cm em média.

O número de espécies com reprodução vegetativa de cada parcela, aumentou significativamente da parte úmida (parcela 1) para a parte seca (parcela 3) do gradiente, enquanto as espécies sem reprodução vegetativa diminuíram ($\chi^2 = 19,41$; $P < 0,001$; GL = 2) (Tabela 6). O número de espécies com tipo de crescimento CVCP aumentaram ao longo do gradiente e, as espécies com tipo CVCA foram mais frequentes no meio do gradiente (parcela 2).

A distribuição do número de espécies pelas formas de crescimento é mostrada na Tabela 7. A reprodução vegetativa ocorreu em todas as formas de crescimento. O número de árvores com reprodução vegetativa aumentou ao longo do gradiente, da parte úmida (parcela 1) para a parte seca (parcela 3). Observa-se também, que o número de arbustos finos com reprodução vegetativa aumentou da parte úmida para a seca no gradiente em número de espécies.

As regressões logarítmicas do número de caules pelo do número de indivíduos da mesma espécie são mostradas na Figura 14. As inclinações das regressões transformadas, foram menor do que 1, indicando que as espécies raras e ocasionais possuem em média mais caules vegetativos por indivíduo do que as espécies comuns.

A distribuição do número de espécies pelas classes de porcentagem de caules vegetativos na população, é mostrada na Figura 15. Observa-se que a maior parte das populações ocorrem nas classes entre 1,3 e 16,6%. A porcentagem média dos caules vegetativos das populações aumentou ao longo do gradiente, da parte úmida para a parte seca. Uma análise de Kruskal-Wallis entre parcelas mostrou que as diferenças na distribuição das porcentagens entre parcelas é significativa ($H = 414,36$; $P < 0,0001$).

Tabela 6. Número de espécies com reprodução vegetativa na vegetação de cerrado ao longo de um gradiente topográfico. CVCP - crescimento vegetativo com caules próximos, CVCA - crescimento vegetativo com caules próximos e afastados, SRV - sem reprodução vegetativa.

Tipo de crescimento	Parcelas			Total
	1	2	3	
CVCP	0	6	24	30
CVCA	8	13	10	31
subtotal	8	39	34	61
SRV	42	31	28	101
Total	50	50	62	162*

Comparação das categorias com crescimento vegetativo (CVCP + CVCA) e sem crescimento vegetativo (SRV).

* $\chi^2 = 19,41$; GL = 2; $P < 0,001$

Tabela 7. Distribuição do número de espécies com crescimento vegetativo (CCV) e sem crescimento vegetativo (SCV) pelas diferentes formas de crescimento na vegetação de cerrado em um gradiente topográfico.

Tipo de crescimento	forma de crescimento				Total
	arbusto	arbusto			
vegetativo	árvore	grosso	fino	palmeira	
Parcela 1					
CCV	3	3	1	1	8
SCV	13	16	9	4	42
Total	16	19	10	5	50
Parcela 2					
CCV	4	8	5	2	19
SCV	12	4	12	3	31
Total	16	12	17	5	50
Parcela 3					
CCV	15	6	10	3	34
SCV	10	5	12	1	28
Total	25	11	22	4	62

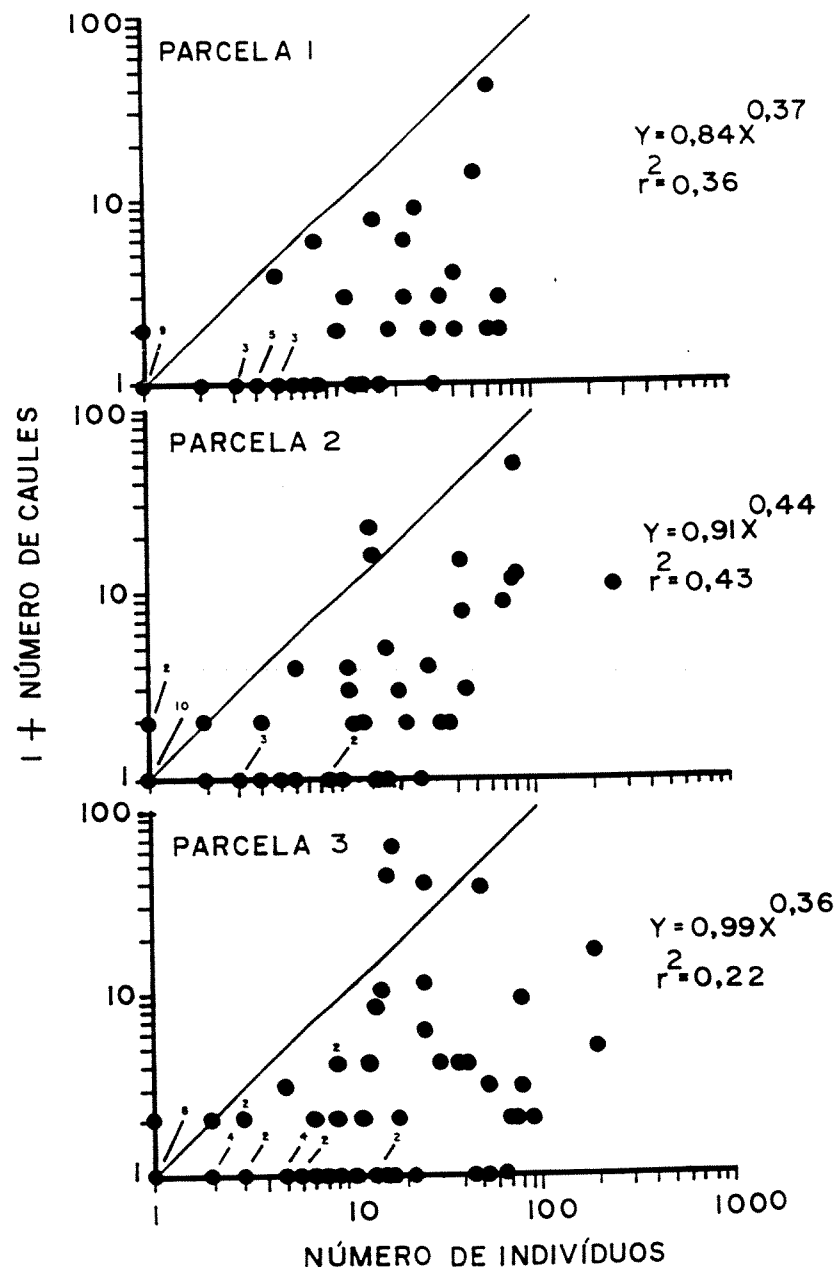


Figura 14. Regressões entre o logaritmo do número de caules de crescimento vegetativo e o número de indivíduos de cada espécie das parcelas 1, 2 e 3.

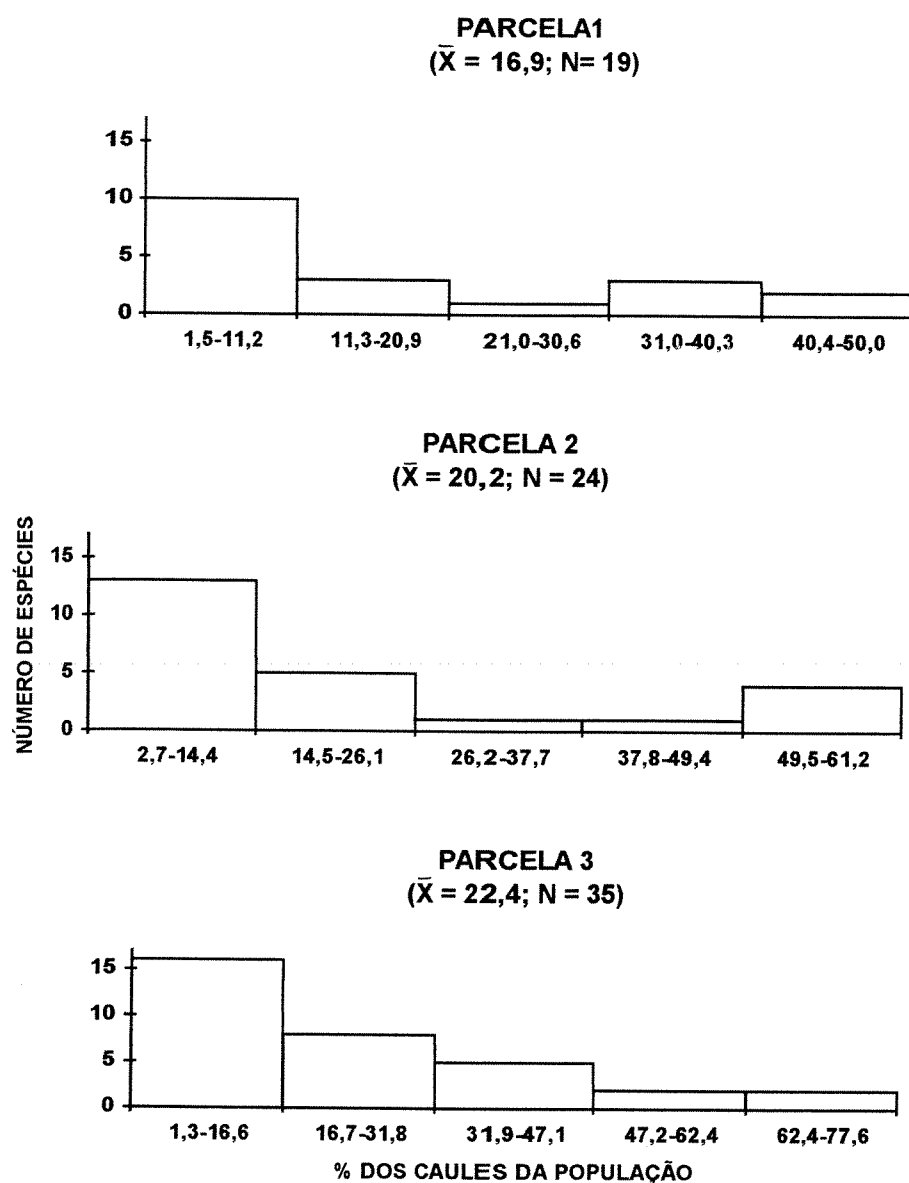


Figura 15. Distribuição do número de espécies pelas classes de porcentagem dos caules da população originários de crescimento vegetativo, para cada uma das parcelas.

Sucessão e Resiliência das Comunidades

As modificações que ocorreram na composição de espécies nas comunidades, após a proteção contra o fogo podem ser observadas na Tabela 8. O número de espécies dobrou aproximadamente após a exclusão do fogo, nas três parcelas, sendo na parcela 1 de 22 espécies no período do fogo e 50 no protegido, para as parcelas 2 e 3 foi de 24 vs. 50 e 33 vs. 62 respectivamente. Uma parte das espécies que se estabeleceram após o fogo, é composta principalmente de arbustos sem reprodução vegetativa (ver Tabela 6), pertencentes a espécies raras como: *Hancornia pubescens*, *Tocoyena formosa*, *Kielmeyera speciosa*, *Agonandra brasiliensis*, *Heteropteres nervosa*, *Andira paniculata* e *Vatairea macrocarpa*. Doze espécies estavam presentes em todas as parcelas no período das queimadas. Entre estas espécies estão algumas que apresentaram grande abundância e distribuição na área (Tabela 1): *Ouratea hexasperma*, *Qualea parviflora* e *Palicourea rigida*. No entanto, algumas espécies raras também foram encontradas fazendo parte da composição das parcelas no período das queimadas: *Tabebuia ochracea* e *Couepia ovalifolia*.

A ordenação dos estágios sucessionais (queimada, proteção) das comunidades é mostrada na Figura 16. Não é surpresa que este resultado tenha sido diferente do obtido pela ordenação da Figura 7a. Embora, tenham sido ordenadas as mesmas parcelas, a natureza dos dados usados foi diferente; em um caso foram usados dados de abundância das espécies mais importantes e em outro apenas a composição de espécies. No entanto, esta diferença sugere que as diferenças observadas na ordenação dos quadrados, pode ser devido principalmente a abundância de espécies mais do que de composição. Só assim podemos entender, o fato de na ordenação usando dados de composição as parcelas 1 e 3 ficarem próximas entre si (Figura 16). Nos resultados obtidos não observou-se nenhuma relação entre a posição das parcelas no gradiente ambiental, e os eixos da ordenação.

Tabela 8. Presença de crescimento vegetativo (CV) nas espécies de cerrado ao longo de um gradiente topográfico (parcelas 1, 2 e 3) no período de queimadas (PQ), e após 19 anos de protegido contra o fogo (PCF). As espécies estão na mesma ordem da Tabela 1.

espécie	CV	Parcela 1		Parcela 2		Parcela 3	
		PQ	PCF	PQ	PCF	PQ	PCF
<u>Eriotheca pubescens</u>	+ ¹	+	+		+		+
<u>Roupala spp</u>	+	+	+	+	+		+
<u>Vellozia squamata</u>	+	+	+	+	+	+	+
<u>Byrsonima verbascifolia</u>	+		+	+	+	+	+
<u>Styrax ferrugineus</u>	+		+	+	+	+	+
<u>Palicourea rigida</u>	+	+	+	+	+	+	+
<u>Eremanthus glomerulatus</u>	+	+	+		+	+	+
<u>Qualea parviflora</u>	+	+	+	+	+	+	+
<u>Erythroxylum tortuosum</u>	+	+	+	+	+	+	+
<u>Symplocos rhamnifolia</u>	+	+	+	+	+	+	+
<u>Erythroxylum suberosum</u>	+	+	+	+	+	+	+
<u>Eremanthus goyazensis</u>	+	+	+	+	+	+	+
<u>Qualea multiflora</u>	+		+				+
<u>Butia leiosphata</u>		+	+	+	+	+	+
<u>Stryphnodendron adstrigens</u>			+		+	+	+
<u>Davilla elliptica</u>	+		+		+	+	+
<u>Ouratea hexasperma</u>	+	+	+	+	+	+	+
<u>Dimorphandra mollis</u>		+	+				
<u>Didymopanax macrocarpum</u>	+		+		+	+	+
<u>Kielmeyera coriacea</u>	+		+	+	+		+
<u>Lafoensia pacari</u>	+		+	+	+		+

cont.

espécies	CV	Parcela 1		Parcela 2		Parcela 3	
		PQ	PCF	PQ	PCF	PQ	PCF
<u>Pterodon pubescens</u>	+		+			+	+
<u>Vochysia elliptica</u>			+		+	+	+
<u>Austroplenckia populnea</u>			+		+		+
<u>Acosmium dasycarpum</u>		+	+				+
<u>Byrsonima coccolobifolia</u>	+		+		+		+
<u>Dalbergia violacea</u>	+		+	+	+	+	+
<u>Syagrus flexuosa</u>	+	+	+	+	+	+	+
<u>Pisonia noxia</u>		+	+		+	+	+
<u>Byrsonima crassa</u>	+		+		+	+	+
<u>Enterolobium ellipticum</u>			+		+	+	+
<u>Miconia pohliana</u>	+	+	+				+
<u>Pouteria ramiflora</u>	+		+	+	+	+	+
<u>Erythroxylum campestre</u>	+	+	+		+	+	+
<u>Tabebuia ochracea</u>		+	+	+	+	+	+
<u>Mimosa clauseni</u>	+		+		+		+
<u>Miconia ferruginata</u>	+		+		+		+
<u>Connarus suberosus</u>			+	+	+	+	+
<u>Machaerium acutifolium</u>			+				
<u>Syagrus petraea</u>	+		+				+
<u>Qualea grandiflora</u>		+	+		+	+	+
<u>Couepia grandiflora</u>		+	+	+	+	+	+
<u>Sclerolobium paniculatum</u>	+		+		+		+
<u>Rourea induta</u>	+		+		+		+
<u>Neea theifera</u>	+		+		+		+
<u>Psidium aeruginum</u>	+		+				+
<u>Aspidosperma tomentosum</u>		+	+			+	+

cont.

espécie	CV	Parcela 1		Parcela 2		Parcela 3	
		PQ	PCF	PQ	PCF	PQ	PCF
<u>Allagoptera leucocalyx</u>			+		+		
<u>Miconia albicans</u>	+		+				+
<u>Hancornia pubescens</u>			+				
<u>Syagrus comosa</u>				+	+		+
<u>Diospyrus burcheli</u>				+	+	+	+
<u>Salacia crassifolia</u>	+				+		+
<u>Piptocarpha rotundifolia</u>	+				+		+
<u>Tocoyena formosa</u>					+		
<u>Aegiphila lhotskyana</u>					+		
<u>Apidosperma macrocarpum</u>					+	+	+
<u>Caryocar brasiliensis</u>	+			+	+	+	+
<u>Kielmeyera speciosa</u>	+				+		
<u>Vochysia thyrsoidea</u>				+	+		
<u>Agonandra brasiliensis</u>							+
<u>Rapanea guianensis</u>	+					+	+
<u>Blephalocalyx salicifolia</u>	+						+
<u>Heteropterys nervosa</u>							+
<u>Pouteria torta</u>	+						+
<u>Andira paniculata</u>							+
<u>Bowdichia virgilioides</u>							+
<u>Vochysia rufa</u>							+
<u>Vatairea macrocarpa</u>							+

¹ + Presença

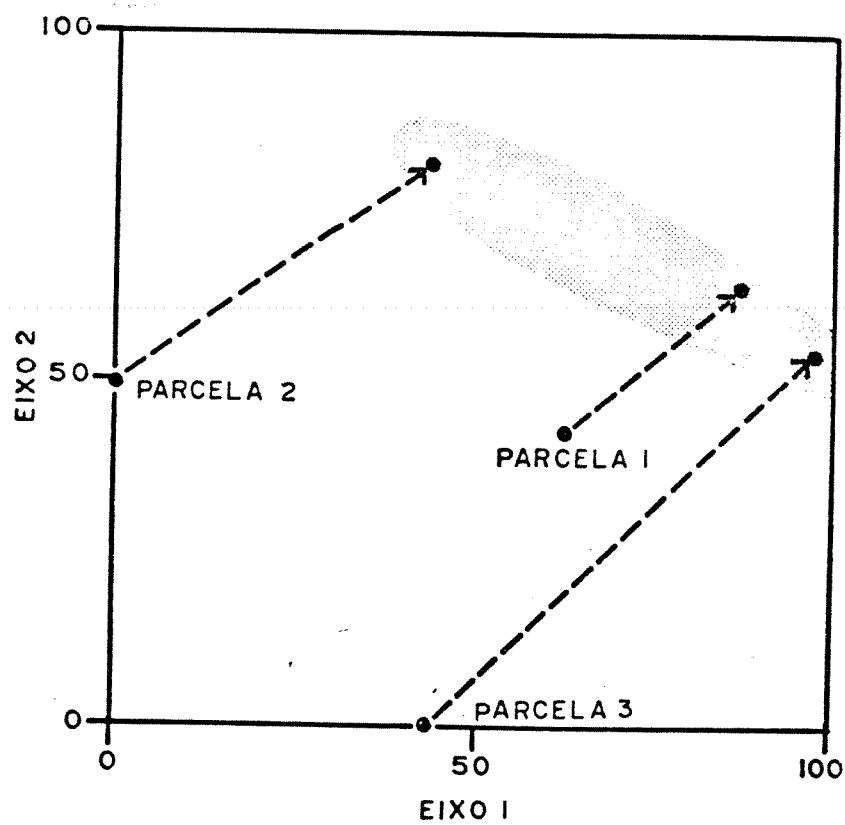


Figura 16. Ordenação das comunidades da época das queimadas e 19 anos depois de protegidas do fogo. A linha tracejada indica as trajetórias sucessionais.

As trajetórias sucessionais das comunidades são paralelas e apresentam acentuada convergência. A distância Euclidiana (DE) das comunidades no período de queima foi em média maior ($\bar{x} = 87,8$) do que o valor depois de protegido do fogo ($\bar{x} = 46,4$). Esta diferença foi significativa ($t = 3,91$; $0,025 < P < 0,05$; GL = 2). Portanto, as comunidades após a proteção estão convergindo na composição florística, em relação ao período das queimadas.

A variação da resiliência das comunidades ao longo do gradiente é mostrada na Tabela 9. Observa-se que a resiliência foi maior na parte úmida (parcela 1) e menor na parte seca (parcela 3). Um dos processos responsáveis pela maior resiliência das comunidades é a reprodução vegetativa, porque permite a rápida colonização da área com o fim da perturbação (queimada). A proporção de espécies com reprodução vegetativa no período das queimadas foi de 63 e 70% para as parcelas 1 e 2, respectivamente, sendo maior do que na de menor resiliência (56%, parcela 3). Observa-se também, que a taxa de colonização (no. espécies/ano) após o fim das queimadas, variou inversamente com a resiliência. Os valores da taxa de colonização foram um pouco maiores quando comparados com resultado de 0,8 espécies/ano para os Llanos da Venezuela (San José & Farinas 1991).

Tabela 9. Medidas relativas das resiliências derivadas da distância Euclidiana (DE) entre as comunidades de cerrado do período das queimadas e após 19 anos de proteção contra o fogo, no espaço de ordenação pela técnica de Análise de Correspondência ('DCA').

Comunidade	DE	Resiliência relativa	Entrada de espécies
Parcela 1	74,1	1	1,2 ¹
Parcela 2	81,2	2	1,3
Parcela 3	122,7	3	1,7

¹ espécies/ ano

DISCUSSÃO

Composição Florística e Riqueza de Espécies

Os resultados mostraram que ocorrem várias diferenças nas características florísticas e estruturais da vegetação ao longo do gradiente. A dominância das espécies pode ser fortemente influenciada pela posição topográfica. A espécie dominante na parcela 1 foi *Eriotheca pubescens*, enquanto que *Ouratea hexasperma* foi dominante nas outras duas parcelas. Do meu conhecimento, este é o primeiro relato da dominância de um Cerrado por *E. pubescens*. Por outro lado, a dominância de *O. hexasperma* parece ser uma característica dos cerrados nos platôs e partes elevadas das vertentes no Distrito Federal (Felfili *et al.* 1993, Felfili & Silva Jr. 1992, Moura 1993, Oliveira *et al.* 1982). Esta espécie apresenta uma grande amplitude ecológica, mas parece aumentar de importância do cerradão para o campo limpo e também com as queimadas (Moura 1992).

A composição da flora das parcelas apresenta semelhança com a de outros cerrados (Oliveira Castro 1975, Felfili *et al.* 1993, Felfili & Silva Jr. 1992, Gibbs *et al.* 1983, Moura 1992, Oliveira *et al.* 1982, Pagano *et al.* 1989, Silberbauer-Gottsberger & Eiten 1983, 1987), mas existe também consideráveis diferenças na abundância das espécies com a deste estudo. Por exemplo: apenas 1 indivíduo de *Vatairea macrocarpa* foi encontrado nos levantamentos, no entanto, esta espécie é relativamente frequente nos cerrados da Chapada dos Guimarães e no Pantanal de Mato Grosso (Oliveira-Filho & Martins 1991, Oliveira-Filho *et al.* 1989, Ratter *et al.* 1988). Outras espécies raras como *Tocoyena formosa* e *Agonandra brasiliensis*, encontradas no presente estudo, ocorrem também com baixa abundância em cerrados bastantes afastados entre si (Oliveira-Filho & Martins 1991, Oliveira-Filho *et al.* 1989). As espécies com este comportamento constituem parte significativa da riqueza de espécies das comunidades da área (13-26% das espécies ocorrem com 1 indivíduo/parcela). No entanto, não se encontrou associação destas espécies com o habitat e embora as espécies deste grupo sejam representadas principalmente por arbustos finos, não foi possível testar a significância desta associação. Hubbell & Foster (1986) não encontraram associação de espécies raras com formas de crescimento das plantas na floresta tropical de Barro Colorado e sugerem que a raridade das espécies seria resultado de especialização por habitats de reduzida dimensão. Esta explicação é o mesmo que dizer que as espécies são raras porque os habitats são raros, portanto não acrescenta nada ao

conhecimento da raridade em si. Determinar que fatores são responsáveis pela raridade nas plantas do cerrado é de fundamental importância para o manejo e conservação da flora.

A variação observada no número de espécies em cada formas de crescimento entre os extremos do gradiente foram: +36% para árvores -73% para arbustos grossos, e +120% para arbustos finos e -25% para palmeiras. No entanto, esta variação não foi acompanhada pela entrada de novas espécies ao longo do gradiente, apenas 4-15% do total de espécies foi de ocorrência exclusiva. Estes valores estão abaixo da variação observada nas formas de crescimento (Figura 3). Portanto, as espécies das comunidades do cerrado apresentam uma grande flexibilidade adaptativa, podendo ocupar mais de uma forma de crescimento dependendo do habitat. Este comportamento das espécies dos cerrados já havia sido observado por Silberbauer-Gottsber & Gottsberg (1984).

Na parte úmida do gradiente (parcela 1) a riqueza de espécies do cerrado foi menor (50 espécies) do que na parte mais seca (parcela 3, 62 espécies). Estes resultados de riqueza de espécies ao longo do gradiente são consistentes com a hipótese de que solos secos e distróficos são mais ricos em espécies do que solos mais úmidos (Frost *et al.* 1986).

A riqueza de espécies nas comunidades de cerrado é considerada relativamente alta, superando em até quatro vezes a das comunidades temperadas (Silberbauer-Gottsberger & Eiten 1983). No entanto, nenhuma análise comparativa existe entre comunidades de cerrado. Na Figura 17 são comparados os resultados de riqueza de espécies deste estudo e de outros, que registraram plantas com diâmetro superior a 3-5 cm de diâmetro, utilizando o método de parcela. Observa-se que as áreas deste estudo se situam na tendência esperada dos pontos apresentados. O fato das áreas estarem protegidas do fogo a 19 anos, não produziu uma alteração no número de espécies em relação aos outros estudos. A tendência dos pontos para o cerrado e cerradão sugere um aumento linear das espécie, sendo mais acentuado no cerradão. Esta relação é semelhante ao que

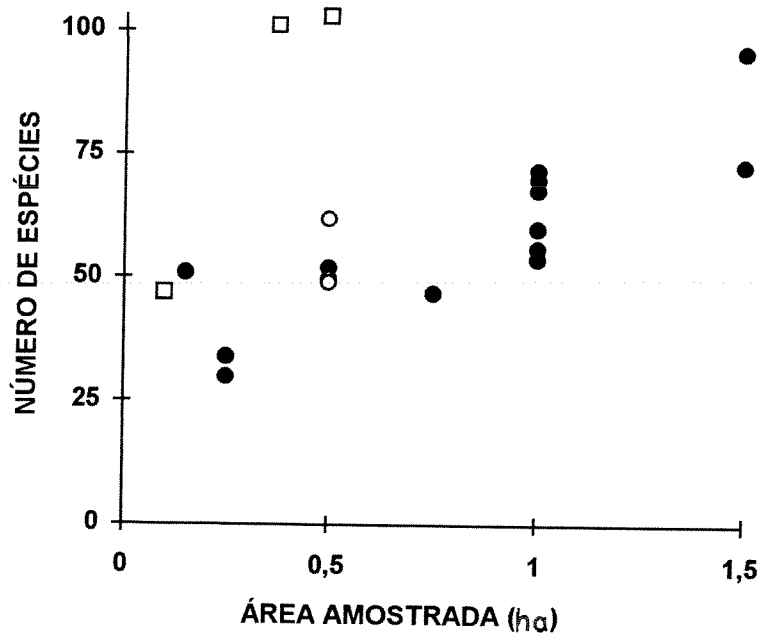


Figura 17. Riqueza de espécies de cerrado e cerradão em amostras de vários tamanhos em diferentes localidades. Este estudo (○), cerrado (●), cerradão (□). Os dados para as outras áreas foram retirados de Cesar *et al.* 1988, Gibbs *et al.* 1983, Moura 1983, Oliveira Castro 1975, Oliveira Filho *et al.* 1989, Ribeiro *et al.* 1983, Silberbauer-Gottsberger & Eiten 1983, 1987, Toledo Filho *et al.* 1984.

seria esperado em uma comunidade com alta dominância e dispersão aleatória de espécies raras (Crawley 1986). Esta idéia é consistente também com a não detecção de diferenças significativas na distribuição de espécies raras ao longo do gradiente neste estudo. Se isto for comprovado, as comunidades de cerrado diferem das florestas tropicais úmidas não só na riqueza absoluta, mas também na dispersão das espécies raras mais agregadas nesta última (Gentry 1982, Hubbell & Forter 1986).

No caso das comunidades do cerrado, a confirmação desta hipótese teria uma grande importância no manejo das espécies raras, pois o modelo de manejo poderia ser aplicado do mesmo modo aos diferentes tipos de comunidades de cerrado.

Padrões de Coexistência de Espécies

Os resultados das análise de gradiente direto mostraram que as espécies do cerrado apresentam uma distribuição de abundância bastante influenciada pela posição no gradiente topográfico. Espécies como *Eriotheca pubescens*, apresentam acentuada dominância em determinadas partes do gradiente topográfico. Por outro lado, certas espécies apresentam uma variação na abundância mais gradual.

As espécies vegetais apresentam diferenças entre a resposta ecológica (incluindo competição potencial, nicho fundamental) e a resposta fisiológica (nicho realizável) aos gradientes ambientais (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974). No gradiente do presente estudo, *Eriotheca pubescens* apresentou acentuada abundância na parte mais úmida, diminuindo drasticamente em direção a parte mais seca. Por outro lado, *Ouratea hexasperma* mostrou comportamento inverso com aumento gradual para a parte mais seca do gradiente. Mudanças relativamente abruptas na abundância de espécies também já foram relatadas para outras áreas dos cerrados (Oliveira-Filho *et al.* 1989). A resposta destas duas espécies, em porções diferentes do gradiente, levanta algumas questões relevantes sobre a distribuição de plantas nos cerrados.

Estudos experimentais tem demonstrado que as espécies em uma comunidade, apresentam coincidência nos máximos da resposta fisiológica e diferenças da resposta ecológica (Austin & Austin 1980 e referências incluídas). Estas diferenças tem sido atribuída

a competição interespecífica. No caso do gradiente deste estudo, não se observou nenhuma variação ambiental abrupta que explicasse a variação acentuada da abundância de *E. pubescens*, sendo difícil de compreender o padrão encontrado. Variações hídricas no solo são acompanhadas gradualmente pelas características da vegetação (Austin 1976), mesmo nas comunidades dos cerrados (Goldsmith 1974, Oliveira-Filho *et al.* 1989). No entanto, em nenhuma das características das comunidades analisadas se observou variações semelhante a observada em *E. pubescens* (Figura 4), que justificasse a existência de descontinuidade abrupta no gradiente ambiental (hídrico).

Foi sugerido também, que plantas que toleram alguma forma extrema nas condições do solo, ficam restritas a estes locais pela inabilidade de ter sucesso competitivo com plantas não tolerantes (Grime 1973, 1977, Hart 1980). No cerrado é conhecida a intolerância de plantas ao alagamento do solo, mesmo durante períodos curtos, pela restrição na respiração das raízes (Eiten 1972, 1975, Joly & Crawford 1982). No gradiente de estudo o lençol freático deve ser mais superficial na área de maior abundância de *E. pubescens*, no período chuvoso ele aflora a poucos metros de distância na direção da mata de galeria. É de se esperar portanto, que a anoxia seja bem maior nesta parte do gradiente.

Embora não se possa usar a área basal média por indivíduo, observada ao longo do gradiente como uma medida da resposta fisiológica das espécies, ela pode fornecer uma indicação da 'performance' média dos indivíduos das duas espécies (Austin & Austin 1980). Para *E. pubescens* os valores de área basal média (desvio padrão) por indivíduo foram (cm²): 50,7 (4,0); 47,1 (9,7); 59,4 (6,4). As plantas da extremidade seca do gradiente foram maiores, mas as plantas parecem se desenvolver do mesmo modo ao longo do gradiente (ANOVA, $F = 0,19$; $GL = 2,73$; $P > 0,05$). Para *O. hexasperma* os valores de área basal tenderam a crescer ao longo do gradiente (36,8 (2,9); 46,8 (5,7); 46,2 (4,1)), mas as diferenças não foram significativas (ANOVA, $F = 0,82$; $GL = 2,314$; $P > 0,05$). Estes resultados sugerem que as duas espécies podem se desenvolver ao longo de toda extensão do gradiente. É provável então, que a baixa abundância de *E.*

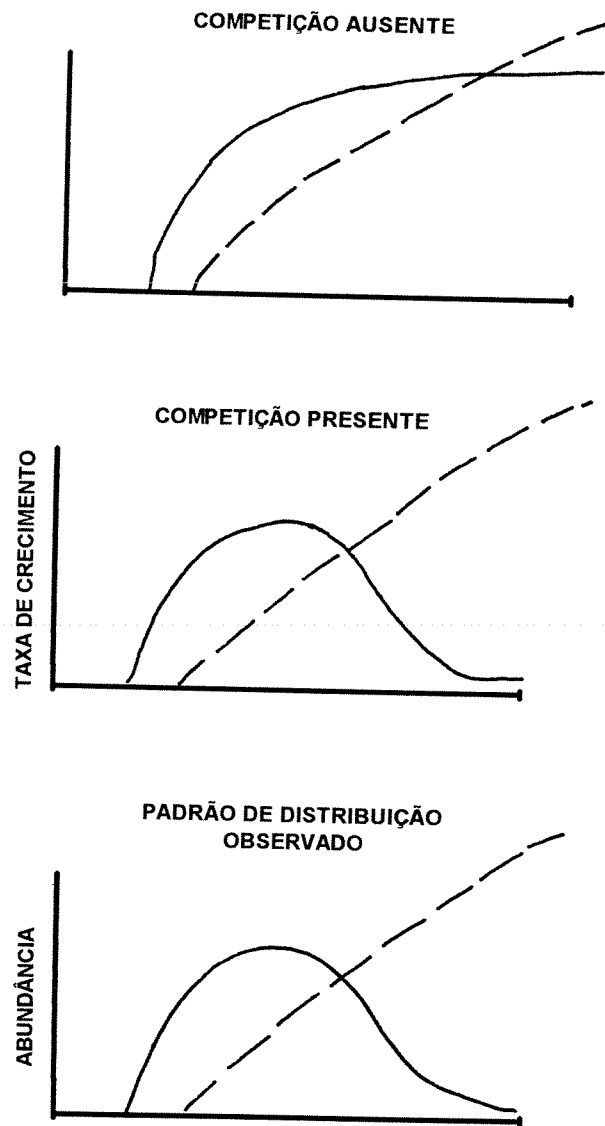


Figura 18. Modelo de competição para explicar as distribuições de *Erioteca pubescens* (linha contínua) e *Ouratea hexasperma* (linha tracejada) ao longo de um gradiente topográfico de maior secura do solo.

pubescens na parte seca do gradiente, se deva a interação competitiva (*sensu latu*), enquanto que a abundância crescente de *O. hexasperma* para a parte seca ocorra devido a intolerância a maior umidade do solo no início do gradiente. O potencial para existência de competição na parte úmida também é menor, devido a baixa abundância de plantas (Figura 4). Na parte seca o potencial para competição é maior, principalmente por luz. É possível que as plântulas de *O. hexasperma* se ajustem melhor a este ambiente do que as de *E. pubescens*.

Na Figura 18 é proposta uma hipótese para explicar as vantagens e desvantagens de *E. pubescens* e *O. hexasperma* ao longo de gradientes topográficos nos cerrados. O modelo apresentado é semelhante ao desenvolvido por Goldberg (1982) para explicar situação análoga entre duas espécies em gradiente de nutriente no solo. Neste modelo a espécie com maior especialização para a parte seca do gradiente (*Ouretea hexasperma*), apresenta vantagem competitiva nesta região do nicho quando compartilhado com espécie mais generalista (ampla tolerância, *Eriotheca pubescens*). A premissa mais importante do modelo da Figura 18, é que *E. pubescens* tenha taxas de crescimento (populacional) inferiores quando comparada com *O. hexasperma*. Outra premissa importante é a de que existe uma redução na população de plântulas de *E. pubescens* nas áreas mais secas, antes que seu estabelecimento definitivo seja possível. Experimentos são necessários para testar estas hipóteses.

Outra questão de interesse nas comunidades dos cerrados é a resposta de espécies congêneres ao gradiente ambiental, supondo que espécies próximas taxonomicamente são competidoras potenciais. Os resultados mostram a existência de 10 grupos co-genéricos de espécies (Tabela 1). É possível que uma parte destas espécies co-ocorram devido ao efeito de massa, ou estabelecimento casual de espécies em habitats onde não pode se reproduzir (Shmida & Wilson 1985), que estende a distribuição de algumas delas ao longo do gradiente. No entanto, podemos examinar os padrões de distribuição, para alguns grupos co-genéricos de espécies representadas ao longo de todo o gradiente e com abundância > 15 indivíduos (Figura 7).

Embora os fatores que determinam a distribuições das espécies não possam ser determinado sem experimentação, uma comunidade pode ser estruturada em um padrão aleatório dos seus componentes. Neste caso não existe nenhum mérito em se invocar a existência da competição como agente estruturador da comunidade (Grant & Schluter 1984), se o padrão pode ter outra explicação.

Nos resultados da Figura 7, observamos que as espécies podem apresentar padrões individualísticos ou coincidentes de distribuição no gradiente. Podemos esperar pelo acaso estes padrões de distribuição ? Reformulando esta questão podemos indagar se o padrão de distribuição das abundâncias ocorre pelo acaso. Este é um problema simples de permutação com reposição. Os dados para *Byrsonima* servirá para mostrar como podemos responder esta questão: as três espécies deste gênero podem se distribuir nas três posições do gradiente de $(3)^3 = 27$ maneiras diferentes. A probabilidade de um arranjo qualquer é igual a $1/27 \approx 0,037$ desde que todas são equiprováveis. A probabilidade de dois arranjo concordantes pode ser calculada usando a distribuição Binomial $[3!/2!(3-2)!] (0,037)^2 (0,963)^1 = 0,0014$. A probabilidade de três arranjos concordantes é menor ainda $P \approx 0,00005$. Não é de surpreender portanto, que não se tenha encontrado três distribuições iguais no mesmo gênero. Usando este procedimento para *Erythroxylum*, que apresenta 2 distribuições concordantes e 1 discordante obtemos $P = 0,0014$ e para *Eremanthus*, que possui duas distribuições concordantes ($P = 0,004$).

As probabilidades de co-ocorrência de espécies co-genéricas são extremamente baixas. Portanto, podemos concluir que os padrões encontrados são decisivamente não aleatórios, para *Erythroxylum* e *Eremanthus*. No entanto, não podemos excluir esta possibilidade para *Byrsonima*. Baseado nestes resultados poderíamos excluir a competição como responsável pelos padrões observados ?

A coexistência de espécies nas comunidades vegetais tem sido associada a heterogeneidade ambiental (Crawley 1986), ao modo de regeneração das espécies (dispersão, germinação, crescimento, fenofases, Grubb 1977) e diferenças nas estruturas morfofuncionais (nicho morfológico) das espécies (Cody 1986). Os resultados mostram que para as espécies de *Byrsonima* existe uma grande semelhança nas formas de crescimento: as três espécies podem ocorrer como arbustos grossos e árvores. Além disso, existe uma semelhança no nicho de regeneração de espécies, como *B. verbascifolia* e *B. crassa*, as quais parecem ocupar os mesmos sítios na escala dos quadrados, pois pertencem ambas ao grupo B da ordenação de espécies (Figura 8). Por estas razões, é provável que possa existir competição potencial entre estas espécies levando a distribuições distintas no gradiente topográfico. No caso de *Erythroxylum tortuosum* e *Erythroxylum suberosum*, ambas as espécies ocorrem com a mesma forma de crescimento. No caso de *Eremanthus* ambas as espécies parecem ocorrer juntas também no mesmo nicho de regeneração na escala do quadrado (100 m²), como sugerido pelos resultados da Figura 8. Estes resultados indicam que, exceto para *Byrsonima*, há pouca evidência para atribuir a competição os padrões de

distribuição de espécies co-genéricas. É possível, portanto, que outros fatores possam ter uma importância maior na explicação destes padrões (e.g. predação, tolerância fisiológica). No entanto, apenas com experimentação podemos julgar a validade destas hipóteses.

O número pequeno de parcelas (3) ao longo do gradiente limitou uma análise mais detalhada do padrão de distribuição das espécies. No entanto, foi possível identificar pelo menos dois grupos ecológicos de espécies (*sensu* Mueller-Dombois & Ellenberg 1974), formadas por 5 guildas (Tabela 10). O conceito de guilda aplicado neste estudo é basicamente morfo-ambiental e supõe que as espécies partilham a mesma forma de crescimento e ocorrem no mesmo habitat (Terborgh & Robison 1986). As guildas são formadas por 2-3 espécies pertencentes a mesma forma de crescimento e tipo de reprodução vegetativa. Outras espécies também ocorreram nos grupos ecológicos porém, não estavam reunidas em guildas.

A parte úmida do gradiente apresentou 3 guildas e a parte seca 2. As guildas com maior número de espécies na parte úmida foi a das árvores/CVCP (3 espécies) e na parte seca a de arbustos grossos/CVCP (3 espécies). Apenas um tipo de guilda foi comum nos dois habitats (árvores/SRV), o que sugere a origem de padrões adaptativos semelhantes em habitats independentes. Das 12 guildas possíveis 7 não ocorreram. O esquema apresentado na Tabela 10 tem que ser visto com cautela e deve ser interpretado mais como uma hipótese de trabalho. No entanto, ele representa, ainda que de modo grosseiro, as principais associações adaptativas de espécies com o habitat nas comunidade de cerrado.

Finalizando, observa-se que a coexistência de espécies no cerrado pode ser dependente da existência de diferenciação no gradiente ambiental (heterogeneidade do habitat), e que esta diferenciação pode ocorrer em resposta, dependência fisiológica e competição não estando todavia descartada a importância de outros fatores como herbivoria. A forma de regeneração e o nicho morfológico parecem ter igualmente importante papel na ocorrência de espécies. As espécies também podem ajustar estes dois últimos fatores em resposta a diferenças ambientais. Todas estas características podem conferir às comunidades do cerrado grande flexibilidade a variabilidade espacial e temporal das condições ambientais.

Tabela 10. Grupos ecológicos e guildas em dois tipos de habitats de Cerrado. Ver texto.

Guilda	No. de espécies	Forma de crescimento ¹	Reprodução vegetativa ²	Espécies
Grupo ecológico da parte úmida				
1	3	a	CVCP	<u>Eriotheca pubescens</u>
		a	CVCP	<u>Roupala spp</u>
		a	CVCP	<u>Byrsonima verbascifolia</u>
2	2	a	CVCA	<u>Qualea multiflora</u>
		a	CVCA	<u>Didymopanax macrocarpum</u>
3	2	a	SRV	<u>Vochysia elliptica</u>
		a	SRV	<u>Dimorphandra mollis</u>
		ag	SRV	<u>Erythroxylum tortuosum</u>
		af	CVCA	<u>Davilla elliptica</u>
		P	SRV	<u>Butia leiosphata</u>
		Grupo ecológico da parte seca		
		a	SRV	<u>Enterolobium ellipticum</u>
5	3	a	SRV	<u>Aspidosperma macrocarpum</u>
		ag	CVCP	<u>Byrsonima crassa</u>
		ag	CVCP	<u>Mimosa clauseni</u>
		ag	CVCP	<u>Dalbergia violacea</u>
		a	CVCP	<u>Caryocar brasiliense</u>
		ag	SRV	<u>Connarus fulvus</u>
		af	SRV	<u>Erythroxylum campestre</u>
		P	CVCA	<u>Syagrus flexuosa</u>

¹ a - árvore; ag - arbusto grosso; af - arbusto fino; P - palmeira

² CVCP - crescimento vegetativo de caules próximos; CVCA - crescimento vegetativo de caules afastados; SRV - sem reprodução vegetativa.

Distribuição e Evolução das Comunidades

Duas hipóteses foram propostas para explicar a dinâmica da vegetação de savanas: a primeira, defende a natureza multidirecional dos processos sucessionais (Walker 1981); a segunda, propõe a progressão unidirecional da vegetação para um tipo único de comunidade mesmo com a presença do fogo (Archer *et al.* 1988, Archer 1991, Menaut *et al.* 1991).

A progressão unidirecional na estrutura (composição e abundância de espécies) é também conhecida como convergência (McCune & Allen 1985). Podemos distinguir dois tipos de convergência: entre habitats diferentes e entre habitats iguais. No primeiro caso, a comunidade teria o controle e regulação de seu desenvolvimento e, no segundo, a comunidade final seria o resultado da similaridade na resposta adaptativa das espécies. Estamos considerando, nestes casos, que fatores históricos (bióticos e abióticos peculiares, circunstanciais e estocásticos) sejam apenas moduladores da evolução da comunidade.

O critério primário para reconhecimento da convergência usado neste estudo é a similaridade entre amostras separadas espacialmente. A hipótese nula da convergência das comunidades, se baseia no fato das espécies apresentarem resposta individualística aos gradientes ambientais (Auerbach & Shmida 1993), produzindo combinações diferenciadas na composição e/ou abundância de espécies. Os resultados encontrados indicam claramente que independente das diferenças de habitat ao longo de um gradiente topográfico, as comunidades estão convergindo para uma região (no espaço de ordenação) equidistante das três parcelas. A convergência das comunidades pode ser consequência da presença de espécies com grande amplitude ecológica e pequena especialização (Halpern 1988). Os resultados obtidos suportam este comportamento para uma parte das espécies do cerrado. Este agrupamento central de convergência apresenta os maiores valores de área basal e riqueza de espécies, que podem também serem utilizados como índices de evolução sucessional e idade relativa das amostras (Loucks 1970). Outro resultado que dá consistência a esta hipótese é o fato da similaridade florística média das comunidades, depois de protegidas contra o fogo, ter sido significativamente maior do que a das comunidades no período das queimadas.

A ocorrência de moitas no agrupamento central de convergência sugere que elas podem ter um papel importante na evolução das comunidades de cerrado. É possível que as moitas

possam servir de núcleos de colonização (Archer 1991, Archer *et al.* 1988, Belsky & Amundson 1992), onde o desenvolvimento da vegetação se daria segundo o modelo de facilitação de Connell & Slayter (1977).

Para as savanas foi sugerido que algumas espécies de árvores poderiam iniciar o processo de formação de moitas (Belsky & Amundson 1992). Estas árvores necessitam possuir os seguintes atributos básicos: abundante produção de sementes de longa sobrevivência no solo (anemocóricas ?); capacidade de germinar em uma ampla variedade de solos, regimes de água e luminosidade; alta capacidade regenerativa nas plântulas após sofrer danos ou queimadas; capacidade de suportar secas; melhorar as condições físicas e de fertilidade do solo e de melhorar o microclima (Archer *et al.* 1988). Embaixo da copa das árvores a biomassa de herbáceas também, é significativamente menor do que nas áreas abertas (Belsky 1993). Isto reduz o potencial para ocorrência de competição e, aumenta a probabilidade de sobrevivência de plântulas recém estabelecidas. Existem evidências que indicam que no cerrado as plântulas se desenvolvem melhor embaixo as copas das árvores, quando comparado com as áreas fora das copas. Oliveira *et al.* (1989) mostrou que no cerrado a densidade de plântulas de *Kielmeyera coriacea* é negativamente correlacionada com a cobertura de herbáceas e positivamente correlacionada com a cobertura de arbustos e árvores.

Nas savanas neotropicais a proteção contra o fogo também permitiria a colonização das moitas por espécies tipicamente florestais (Kellman & Miyanishi 1982, Kellman 1985). Na parcela 1 observou-se abundante colonização principalmente, embaixo da copa das árvores e moitas de espécies da mata de galeria como: *Tibouchina candoleana*, *Cybianthus glaber*, *Myrsine coriacea*, *Pera glabrata*, além de *Xylopia emarginata*, *Matayba guianensis*, *Didymopanax morototo* (estas últimas não incluídas nos levantamentos por apresentar diâmetro < 5,0 cm).

Os perfis de ordenação das transeções (Figuras 11, 12 e 13), indicou que a presença das moitas produz acentuada modificação na composição da vegetação, o que reflete nos valores do primeiro eixo da ordenação. É possível que existam grupos de espécies separados para as moitas e as áreas abertas. Estes resultados indicam também que mais de uma espécie pode desempenhar o papel de árvore colonizadora inicial, o que já foi registrado para as savanas subtropicais do Texas (EUA) (Archer *et al.* 1988). *Qualea parviflora* poderia ser uma destas candidatas a árvore mãe das moitas. Pode desenvolver copa densa e foi uma

espécie relativamente freqüente nas moitas, sendo conhecida a sua ampla distribuição ecológica nos mais variados tipos de solo e clima (Ratter & Dargie 1992).

Para que as árvores isoladas iniciais se transformem em moitas, é necessário que ocorra entrada de propágulos e/ou propagação vegetativa. Pela importância que a avifauna e os morcegos tem como dispersores de sementes (Estrada *et al.* 1984, Uhl *et al.* 1990, Vazquez-Yanes *et al.* 1975), eles devem desempenhar um papel ativo no processo de desenvolvimento das moitas. Provavelmente a origem da moita se dá pelo estabelecimento inicial de uma árvore com dispersão anemocórica, a medida que a árvore se desenvolve e cresce ela pode ser usada como poleiro pela avifauna. Existem evidências de que plantas isoladas recebem uma chuva de sementes muito maior do que áreas abertas (Fuentes *et al.* 1986, Uhl *et al.* 1990). Nas etapas mais desenvolvidas das moitas seria de se esperar uma maior proporção de espécies zoocóricas. Os resultados deste estudo são consistentes com este padrão de colonização. A maior proporção de espécies zoocóricas foram encontradas no agrupamento central de convergência, onde também foi maior a presença de moitas. Espécies de árvores dispersas por pássaros, como *Styrax ferrugineus* e *Symplocos rhamnifolia*, e por morcegos *Pouteria ramiflora* (Gottsberg & Silberbauer-Gottsberger 1983), foram mais frequentes nas moitas maiores.

Mesmo se ocorrerem queimadas as moitas podem continuar crescendo. A menor biomassa herbácea e maior umidade pode reduzir o impacto do fogo (Trollope 1984). Estudos de simulação também preveem comportamento semelhante (Menaut *et al.* 1991). Portanto, a estrutura das moitas apresenta relativa resistência às queimadas. Pode-se então concluir, que várias linhas de evidências sugerem que as moitas atuam como, "núcleos" de regeneração nas savanas e que dependendo do regime hídrico, podem coalescer se unindo e formando pequenas manchas de florestas (Archer 1991, Belsky & Amundson 1992). É provável que processo semelhante possa ocorrer no cerrado.

Reprodução Vegetativa

Existem várias evidências que indicam a ampla distribuição e ocorrência da reprodução vegetativa nas savanas (Frost 1984, Lacey *et al.* 1982, Medina 1982, Menaut & Cesar 1982, Rutherford 1982, Sarmiento & Monasterio 1983). Uma das principais características destas

plantas é a grande produção de caules (Ramos 1990) oriundos de órgãos subterrâneas (Lacey & Johnston 1990).

A ocorrência de propagação vegetativa em plantas do cerrado é conhecida há bastante tempo (Warming 1892). Os estudos realizados posteriormente descreveram a presença de órgãos subterrâneos e sua importância na regeneração da vegetação (Rawitscher & Rachid 1946, Rawitscher 1948, Rizzini 1971, Rizzini & Heringer 1961, 1962, Rizzini & Mattos Filho 1960/1961, mas veja Laboriau *et al.* 1963).

Infelizmente este é um assunto muito pouco quantificado e estudado (Sarmiento *et al.* 1985). Do meu conhecimento só dois estudos fazem um registro do crescimento vegetativo para a vegetação do cerrado, a contagem de caules vegetativos por Silberbauer-Gottsberger & Eiten (1987) e o estudo da influência do fogo na estimulação da produção de caules nas plantas do cerrado (Ramos 1990). O fato é que esta é uma matéria amplamente sujeita a especulação, não sendo ainda conhecida a sua importância na estrutura das comunidades dos cerrados em particular, e das savanas de uma maneira geral.

Os resultados obtidos indicam que a reprodução vegetativa ocorre na maioria das espécies de cerrado (59% das espécies), sendo aparentemente independente das relações taxonômicas. Isto sugere que a pressão seletiva que levou ao desenvolvimento deste caráter atuou ao nível da comunidade e, provavelmente por bastante tempo. Os resultados observados sugerem a existência de grande diversidade na forma da reprodução vegetativa entre as espécies. Alguns exemplos podem dar uma idéia desta variação. O máximo afastamento entre caules no mesmo indivíduo foi observado em *Pterodon pubescens*, que apresentou caules afastados até 2,5 m. É provável que esta espécie forme pré-clones. Enquanto em *Qualea parviflora* não foram detectados caules afastados a mais de 0,5 m. Existem também diferenças quantitativas na reprodução vegetativa. Espécies com a mesma arquitetura podem diferir muito na intensidade da reprodução vegetativa. Por exemplo, *Miconia ferruginata* e *Miconia albicans* apresentam número de caules *per capita* igual a 1,4 e 4,3, respectivamente (Tabelas 1 e 5).

A proporção de caules vegetativos de toda a comunidade varia de acordo com as condições ambientais ao longo do gradiente, com menor valor na parte úmida (11,5%) e maior na parte seca (15,8%). Estes resultados são semelhantes ao encontrado por Silberbauer-Gottsberger & Eiten (1987), que foi de 9,9%. Existem resultados que indicam que estas proporções podem mudar drasticamente quando a comunidade é submetida a

queimada. Ramos (1990) observou, que nas comunidades queimadas, o número de caules por indivíduo pode dobrar em relação as áreas protegidas. O número de espécies com reprodução vegetativa varia significativamente ao longo do gradiente, sendo maior na parte mais seca (Tabela 6). Isto indica que pode existir, ao nível da espécie e comunidade, respostas estratégicas específicas a determinadas condições ambientais, como a variação de umidade no gradiente topográfico. Permite também à comunidade uma alta resiliência (composicional estrutural ?) frente a perturbações como o fogo.

Vários estudos tem demonstrado que a possibilidade de variar o investimento na reprodução vegetativa é um importante mecanismo de autoregulação populacional (Cook 1983, e referências incluídas). Existem evidências que suportam a hipótese de que a reprodução vegetativa reduz, ao nível populacional, a variância no recrutamento anual, devido ao alto risco de perda de plântulas nos períodos desfavoráveis, diminuindo paralelamente o tempo para a população atingir a distribuição de idade estável (Kingsolver 1986, Bradstock & Myerscough 1988).

Estratégias de desenvolvimento (como a reprodução vegetativa) que limitem a oscilação populacional, são em si mesmas adaptativas desde que reduzem a probabilidade de extinção local (Lewontin & Cohen 1969, Gillespie 1977). As comunidades dos cerrados ocorrem em um tipo de ambiente com grande variação na precipitação. A reprodução sexuada via semente, embora não tenha, aparentemente, impedimento para ocorrer (Labouriau *et al.* 1963, Oliveira 1986), pode ser dependente de períodos favoráveis de precipitação para crescer até o tamanho mínimo e sobreviver ao período seco, herbivoria e ataque de patógenos. Isto é mais importante, pelo fato das plântulas das espécies do cerrado apresentarem uma taxa de crescimento muito baixa (Moreira 1992), necessitando portanto, de um longo período de tempo para alcançar as camadas do solo com maior umidade, para obter principalmente água para o seu desenvolvimento. Em um ambiente com estas características, a reprodução vegetativa é uma importante adaptação que permite a sobrevivência da espécie, nos períodos desfavoráveis de recrutamento sexuada. Para que isso ocorra, as plantas do cerrado tem que apresentar uma vida longa, com idade maior que o intervalo de tempo médio entre os eventos estocásticos catastróficos que afetam a sobrevivência das plântulas. Não existem informações sobre a idade das plantas dos Cerrados, mas podemos usar a taxa média de crescimento anual e o diâmetro da parte subterrânea para uma estimativa (Henrique, R. P. B. & Hay, J. D., dados não publicados). Se dividirmos o diâmetro (1,5 m) do caule subterrâneo, pela taxa de crescimento médio (1,4 cm/ano) obtemos para um indivíduo de *Pouteria ramiflora* uma idade de aproximadamente

100 anos, e para um indivíduo de *Symplocos rhamnifolia*, com caule de 0,5 m de diâmetro e taxa de crescimento de 0,4 cm/ano, uma idade de 145 anos. Estes valores servem apenas para dar uma idéia da ordem de grandeza da longevidade de algumas espécies com reprodução vegetativa nos cerrados, mas são bastante inferiores aos encontrados para algumas espécies com reprodução vegetativa nas savanas australianas (330-600 anos, Lacey & Johnston 1990), mas são suficientemente longos para conter mais de um período favorável de precipitação.

Um outro aspecto das vantagens adaptativas da reprodução vegetativa se relaciona com a manutenção da diversidade de espécies nas comunidades. Os resultados obtidos mostram que, em termos *per capita*, o número de caules vegetativo das espécies raras é maior do que das espécies comuns (Figura 14). Existe, portanto, uma razão compensatória inversa entre a capacidade para crescimento vegetativo e abundância de espécies. Este mecanismo é análogo ao modelo compensatório proposto por Connell *et al.* (1984), para explicar a manutenção de diversidade de espécies nas florestas tropicais. No modelo proposto por Connell a compensação é função da abundância local da espécie atuando, em resposta a maior abundância de outras espécies, portanto é um mecanismo dependente de densidade. Este mecanismo tende a prevenir a extinção local de espécies, mantendo a diversidade.

Nas comunidades de Cerrado a razão compensatória na reprodução vegetativa, sugere que as espécies relativamente raras tendem a recrutar mais vegetativamente do que as espécies comuns. Embora o modelo proposto por Connell não considere o mecanismo de compensação como um atributo da espécies. No caso das plantas do Cerrado a razão compensatória é dependente das características de desenvolvimento da espécies, no caso a habilidade para produzir mais ou menos caules.

Poucos são os estudos tentando explicar a manutenção da diversidade nas savanas. Duas são as hipóteses apresentadas sobre esse tema: (1) a primeira considera o sistema em equilíbrio, onde a coexistência é mantida por separação de nicho (e.g. exploração diferencial de água do solo pelo estrato herboso e arbustivo-arbóreo (Walker & Noy-Meier 1982); a segunda (2) considera o sistema fora do equilíbrio e enfatiza o papel da tensão abiótica (déficit hídrico, baixa fertilidade do solo), reduzindo o crescimento e evitando a exclusão competitiva (Frost *et al.* 1986). No entanto, existem poucas evidências para demonstrar a validade de qualquer das hipóteses.

Devido a variabilidade e estocasticidade dos fatores ambientais (precipitação), com consequente alta imprevisibilidade na sobrevivência de plântulas, a presença de uma espécie na comunidade do Cerrado, vai ser uma função da idade dos adultos e da reprodução vegetativa. Estas características são muito semelhantes as condições propostas pelo modelo de Loteria ("Lottery Model") para explicar a manutenção da diversidade em comunidades fora do equilíbrio (Sale 1977, Crawley 1986). No modelo de loteria o ambiente é considerado uniforme e sem competição entre espécies, os propágulos se estabelecem nos habitats vagos nos momentos propícios. A riqueza de espécies neste caso vai ser função principalmente da longevidade dos indivíduos e massa de propágulos.

É provável que no Cerrado o recrutamento via semente só seja significativo nos anos de boa precipitação. Num ambiente assim, a riqueza de espécies vai depender principalmente da longevidade dos indivíduos e da reprodução vegetativa.

Estabilidade da Comunidades

Neste estudo a estabilidade das comunidades é definida em termos de composição de espécies. E a resiliência como a capacidade da comunidade se recompor (ou regenerar) após o término da perturbação. São importantes estas considerações iniciais, uma vez que existe considerável diferenças entre autores na definição destes termos. Devemos também considerar que estes conceitos se inserem num cenário definido pela escala e intensidade da perturbação (Frost *et al.* 1986). Neste sentido, a perturbação aqui é considerada como o impacto causado pelo fogo em uma escala maior do que o tamanho das parcelas (0,5 ha), que se encerrou a 19 anos antes do presente.

Recentemente, Silva (1993) propôs que a resiliência das comunidades de savana seria maior nas comunidades com baixa riqueza de espécies, que ocorrem na parte com maior tensão abiótica no gradiente de ADP (água disponível para plantas) e NDP (nutrientes disponíveis para plantas). Os resultados obtidos neste estudo são consistentes com a hipótese de Silva. A resiliência medida foi maior na parte do gradiente com menor riqueza de espécies, na época das queimadas e também atualmente (Tabela 9). Considerando aproximadamente o mesmo número de espécies de Cerrado, a resiliência foi maior na parte mais úmida do que na parte mais seca (parcelas 1 e 2 respectivamente). O fato de no modelo

de Silva a maior tensão abiótica ocorrer na parte do gradiente ADP com maior déficit hídrico, não é contraditório com os resultados obtidos. Embora Silva não tenha incluído no gradiente de ADP, a parte com solos alagados onde é maior a anoxia das raízes não há dúvida de que esta também é uma região de grande tensão abiótica. Principalmente se considerarmos que muitas espécies do Cerrado não toleram o alagamento (Eiten 1975, Joly & Crawford 1982).

Vários estudos teóricos tem demonstrado que nas comunidades mais complexas, com maior número de interações por espécie (conectância), a estabilidade é menor do que nas comunidades mais simples (Pimm 1980, e referências incluídas). No entanto, esta é uma matéria com evidências contraditórias a esse respeito (McNaughton 1977, King & Pimm 1983). No entanto, muito da contradição encontrada é possivelmente, resultado de diferentes definições para conceitos como estabilidade, persistência e resiliência.

Tem sido demonstrado que a resiliência das comunidades depende das características de desenvolvimento das espécies, como reprodução vegetativa (Halpern 1988, Malanson & Traband 1987, Sutherland 1981). Isto significa que a estabilidade não é uma propriedade da comunidade emergente por si mesma, mas dependente das características individuais das espécies componentes. Se considerarmos a composição das espécies na época das queimadas, observamos que a maior proporção de espécies com reprodução vegetativa (63 - 70%) ocorreu nas parcelas com maior estabilidade. Portanto, é possível que parte significativa da estabilidade das comunidades do cerrado, seja dependente da presença de reprodução vegetativa nas espécies. No entanto, a relação entre características de desenvolvimento das espécies e estabilidade das comunidades, pode ser mais complexa. Fatores como eventos estocásticos localizados, variação na composição de espécies e história, podem modificar a relação entre resiliência e estabilidade da comunidade (Halpern 1988).

CONCLUSÕES

As principais conclusões deste estudo são:

1. O cerrado protegido do fogo converge para uma comunidade com maior área basal, densidade e riqueza de espécies. Esta convergência ocorre aparentemente independente do tipo de habitat.
2. As moitas que ocorrem no cerrado, parecem estar associadas com o processo de evolução e convergência da vegetação.
3. A resiliência do cerrado parece ser maior nas comunidades com menor riqueza de espécies, em habitats com maior tensão abiótica. A reprodução vegetativa parece ser um importante componente da resiliência destas comunidades.
4. A reprodução vegetativa parece ser um importante mecanismo de manutenção da diversidade das comunidades do cerrado.

Os resultados encontrados são consistentes com a hipótese, de evolução unidirecional das comunidades de savana (Archer 1991, Archer *et al.* 1988). Por esta hipótese, a vegetação protegida do fogo tenderia para uma formação mais fechada, com maior biomassa e cobertura arbórea, ocorrendo inclusive a invasão de espécies florestais. Existem várias evidências indicando que este processo ocorre em savanas da África e da região neotropical (Brokman & *et al.* 1980, Menaut & Cesar 1982, Swaine *et al.* 1992). Estudos de simulação sugerem, que este comportamento da vegetação pode ocorrer mesmo com a presença do fogo (Menaut *et al.* 1991).

Desde que a similaridade é o critério primário para o reconhecimento de convergência na vegetação, o padrão de similaridade observado neste estudo indica, que no cerrado as diferenças de habitat não são suficientes para que ocorra divergência sucessional. O que pode sugerir uma grande semelhança na resposta adaptativa das espécies do cerrado. Em parte isto é confirmado pelo fato de várias espécies compartilharem a mesma forma de crescimento e, padrão de distribuição. O que poderia levar no entanto, a uma intensa competição, como salientado por Frost *et al.* (1986) mas isto pode ser prevenido pela extrema infertilidade e déficit hídrico dos solos, que reduz a taxa de crescimento com que as populações poderiam alcançar o equilíbrio para que ocorra exclusão competitiva.

Não foi encontrada para as comunidades de cerrado estudadas, evidências que apoiem a evolução multidirecional da vegetação de savana proposta por Walker (1981). Estes

resultados são apoiados pelas evidências de que a vegetação dos cerrados quando protegida do fogo, tende para uma formação florestal (Coutinho 1982, Eiten 1963). Isto parece ocorrer independente do tipo de fisionomia (Durigan *et al.* 1987). É provável que as diferenças fisionômicas e florísticas observada entre as comunidades dos cerrado, seja resultante da interação do fogo (Moreira 1992) com a presença de gradientes topográficos. Desde que este último provoca variações consideráveis, mesmo na ausência do fogo, nas formas de crescimento, composição e abundância de espécies, como mostrado neste estudo.

A reprodução vegetativa tem sido indicada, como uma importante resposta adaptativa das plantas a ocorrência de perturbações ambientais como fogo, herbivoria, ou extremos de tensão abiótica (Abrahamson *et al.* 1980). No cerrado, a presença de órgãos subterrâneos desenvolvidos capazes de rebrotar com a perda da parte aérea, foi considerada principalmente uma adaptação contra o fogo (Rawitscher & Rachid 1946). Os resultados apresentados aqui, mostram que a reprodução vegetativa é uma importante característica das comunidades e populações da vegetação dos cerrados. E se apresenta em uma grande variedade de formas e intensidade, entre as várias espécies. Isto sugere origem independente nos diferentes taxa, em resposta a uma pressão seletiva, que atuou ao nível da comunidade provavelmente durante longo tempo.

É conhecida as amplas vantagens adaptativas para a sobrevivência do "genet", a presença da reprodução vegetativa (Cook 1979, 1983, Harper 1977). Em uma ambiente como os cerrados, com grande heterogeneidade espacial e temporal na oferta de recursos, além da ocorrência de eventos estocásticos catastróficos, a presença de reprodução vegetativa proporciona uma grande flexibilidade adaptativas para as plantas. Neste sentido, o maior número de caules *per capita* observado nas espécies raras, relativo as espécies comuns, sugere que a reprodução vegetativa tenha também uma relativa importância na coexistência de espécies no cerrado, juntamente com a heterogeneidade e tensão abiótica.

BIBLIOGRAFIA

- Abrams, M.D., Sprugel, D.G. & Dickman, D. I. 1985. Multiple sucessional pathways on recently disturbed jack-pine sites in Michigan. Forest Ecology and Management 10: 31-48.
- Abramson, W. G. 1980. Demography and vegetative reproduction. In: Solbrig, O. T. (ed) Demography and evolution in plant population. p. 89-106. Bclakwell Scientific Publications, Oxford.
- Ab'Saber, A.N. 1971. Contribuição à geomorfologia da área dos cerrados. In: Ferri, M.G. (Coord) Simpósio sobre o cerrado. p. 97-104. Edgard Blucher, São Paulo.
- Adámoli, J., Macedo, J., Azevedo, L. G. & Netto, J. L. 1987. Caracterização da região dos cerrados. In: Goedert, W. J. (ed) Solos dos cerrados.Tecnologia e estratégia de manejo. p. 33-74. Nobel Editora, São Paulo.
- Archer, S. 1991. Development and stability of grass/woody mosaics in a subtropical savanna parkland, Texas, USA. In: Werner, P. A. (ed) Savana Ecology and Management. Australian perspective and intercontinental comparisons. p.109-118. Blackwell Scientific Publications, London
- Archer, S., Scifres, C. & Bassbam, C.R. 1988. Autogenic sucession in a subtropical savanna: conversion of grassland to thorn woodland. Ecological Monographs 58: 111-127.
- Arens, K. 1958. O cerrado como vegetação oligotrófica. Boletim da Faculdade de Filosofia Ciências e Letras. USP Botânica 15: 59-77.
- Askew, G.P., Moffat, D.S., Montgomery, R.F. & Searl, P.L. 1970. Soil landscapes in northeastern Mato Grosso. Geographical Journal 136: 221-227.
- Auerbach, M. & Shmida, A. 1993. Vegetational change along an altitudinal gradient on Mt Hermon, Israel - no evidence for discrete communities.

Journal of Ecology 81: 25-34.

- Austin, M.P. 1976. On non - linear species response models in ordination. Vegetatio 33: 33-41.
- Austin, M.P. 1977. Use of ordination and other multivariate descriptive methods to study succession. Vegetatio 35: 165-175.
- Austin, M.P. & Austin, B.O. 1980. Behaviour of experimental plant communities along a nutrient gradient. Journal of Ecology 68: 891-918.
- Azevedo, L.G. & Caser, R. L. 1979. A vegetação de cerrado. mimeografado, Brasília.
- Batmanian, G.J. 1983. Efeitos do fogo sobre a produção primária e acumulação de nutrientes no estrato rasteiro de um cerrado. Tese de Mestrado, Universidade de Brasília, Brasília.
- Batmanian, G.L. & Haridasan, M. 1985. Primary production and accumulation of nutrients by the ground layer community of cerrado vegetation of central Brazil. Plant e Soil 88: 437-440.
- Besky, A.J. 1986. Regeneration of artificial disturbances in grasslands of the Segengeti National Park, Tanzania. II. Fire years of successional change. Journal of Ecology 74: 937-951.
- Belsky, A.J. & Amundson, R.G. 1992. Effects of trees on understorey vegetation and soils at forest - savanna boundaries in east Africa. In: Furley, P.A., Proctor, J. & Ratter, J.A. (eds) Nature and Dynamics of forest - savanna boundaries. p. 353-366. Chapman & Hall, London.
- Belsky, A.J., Mwonga, S.M., Amundson, R.G., Duxbury, J.M. & Ali, A.R. 1993. Comparative effects of isolated trees on their undercanopy environments in high-and low rainfall savannas. Journal of Applied Ecology 30: 143-155.

- Bradstock, R. A. & Myerscough, P.J. 1988. The survival and population response to frequent fires of two woody resprouters Banksia serrata and Isopogon anemifolius. Australian Journal of Botany 36: 415-432.
- Brookman-Amissah, J., Hall, J.N., Swaine, M.D. & Attakorah, J.Y. 1980. A re-assessment of a fire protection experiment in north-eastern Ghana savanna. Journal of Applied Ecology 17: 85-99.
- Cavalcante, L. H. 1978. Efeitos das cinzas resultantes da queimada sobre a produtividade do estrato herbáceo subarbustivo do cerrado de Emas. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Cesar, H. L. 1980. Efeitos da queima e corte sobre a vegetação de um campo sujo na Fazenda Água Limpa, Brasília - Distrito Federal. Tese de Mestrado, Universidade de Brasília, Brasília.
- Cesar, H. L. & Gifford, D. R. 1982. Flora indicadora de fogo e corte em um campo do Distrito Federal. Anais da XXXII Congresso Nacional de Botânica. p. 201-206.
- Cesar, O., Pagano, S.N., Filho, H.F.L., Monteriro, R., Silva, O.A. da, Marinis, G. & Shepard, G. J. 1988. Estrutura fitossociológica do estrato arbóreo de uma área de vegetação de cerrado no município de Corumbataí (Estado de São Paulo). Naturalia 13: 91-101.
- Chang, D.H.S. & Gauch, H.G. 1986. Multivariate analysis of plant communities and environmental factors in Ngari, Tibet. Ecology 67: 1568-1575.
- Cody, M.L. 1986. Structural niches in plant communities. In: Diamond, J. & Case, T.J. (eds) Community Ecology. p. 381-405. Harper & Row Publishers, New York.
- Cole, M.M. 1986. The savannas: biogeography and geobotany. Academic Press, London.

- Connell, J.H. & Slatyer, R.O. 1977. Mechanisms of sucession in natural communities and their role in community stability and organization. American Naturalist 111: 1119-1144.
- Connell, J. H. & Sousa, W. P. 1983. On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. American Naturalist 121: 789-824.
- Connell, J.H., Tracey, J.G. & Webb, L. 1984. Compensatory, growth, and mortality as factors maintaining rain forest tree diversity. Ecological Monographs 54: 141-164.
- Cook, R.E. 1979. Asexual reproduction: a futher consideration. American Naturalist 113: 769-772.
- Cook, R. E. 1983. Clonal plant populations. American Scientist 71:244-253.
- Cox, G. W. & Gakahw, C. G. 1985. Mima mound microtopography and vegetation pattern in kenyan savannas. Journal of Tropical Ecology 1: 23-36.
- Coutinho, L.M. 1982. Ecological effect of fire in brazilian cerrado. In: Huntley, B.J. & Walker, B. H. (eds) Ecology of tropical savanna. p. 273-291. Springer-Verlag, Berlim. (Ecological Studies, V. 42)
- Crawley, M.J. 1986. The structure of plant communities. In: Crawley, M.J. (ed) Plant Ecology. p. 1-50. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Diniz, M.A.N., Furley, P.A., Haridasan, M. & Johnson, C.E. 1986. The murundus of the cerrado region of central Brazil. Journal of Tropical Ecology 2: 17-35.
- Durigan, G., Saraiva, I., Garrido, L.M.A.G., Garrido, M.A.O. & Filho, A.P. 1987. Fitossociologia e evolução da densidade da vegetação do cerrado, Assis, SP. Boletim Técnico do Instituto Florestal 41: 59-78.
- Eiten, G. 1963. Habitat flora of Fazenda Campininha. I. In: Ferri, M. G. (Coord) Simpósio sobre o cerrado. p. 181-231. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo

- Eiten, G. 1972. The cerrado vegetation of central Brazil. Botanical Reviews 38: 201-341.
- Eiten, G. 1975. The vegetation of the Serra do Roncador. Biotropica 7: 112-135.
- Eiten, G. 1982. Brazilian "savannas" In: Huntley, B. J. & Walker, B. H. (eds) Ecology of Tropical savannas. p.24-47. Springer Verlag, Berlin. (Ecological Studies, V. 42)
- Eiten, G. 1984. Vegetation of Brasília. Phytocoenologia 12: 271-292.
- EMBRAPA. 1978. Levantamento e reconhecimento dos solos do Distrito Federal. Boletim do Serviço Nacional de Levantamento e Conservação de Solos 53: 1-455.
- Estrada, A., Coates-Estrada, R. & Vazquez-yanes, C. 1984. Observations on fruiting and dispersers of Cecropia obtusifolia at los Tuxtlas, Mexico. Biotropica 16: 315-318.
- Felfili, J.M. & Silva Jr., M.C. da 1993. Floristic composition phytosociology and comparison of cerrado and gallery forests at Fazenda Água Limpa, Federal District Brazil. In: Furley, P.A., Proctor, J. & Ratter, J.A. (eds) Nature and dynamics of forest-savanna boundaries. p. 393-416. Chapman & Hall, London.
- Felfili, J. M., Silva Jr., M. C. da, Rezend, A. V., Machado, J. W. B., Walter, B. M. T., Silva, P. E. N. da, Hay, J. D. 1993. Análise comparativa da florística e da fitossociologia da vegetação arbórea do cerrado sensu strictu na chapada Pratinha-Brasil. Revista Brasileira de Botânica (no prelo).
- Föster, M. 1973. Strukturanalysis eines tropischen regenwaldes in kolumbien. Allgemeine Forstund Jägazeitung 144: 1-8.
- X Frost, P. G. H. 1984. The responses and survival of organisms in fire-prone environments. In: Booyesen, P. de V. & Tainton, N. M. (eds) Ecological

Effects of fire in South African Ecosystems. p. 273-310. Springer-Verlag, Berlin. (Ecological Studies, V. 48)

Frost, P. Medina, E., Menaut, J. C., Solbrig, O. Sweift, M. & Walker, B. (eds) 1986. Responses of savannas to stress and disturbance. A proposal for collaborative programme of research. International Union of Biological Sciences

Frost, P. G. H. & Robertson, F. 1987. The ecological effects of fire in savannas. In: Walker, B. (ed) Determinants of tropical savannas. p. 93-140. IRL Press Limited, Oxford. (IUBS Monographs Series, No. 3)

Fuentes, E. R., Otaiza, R. D., Catalina, M., Alliende, A., Hoffmann, A. & Poiani, A. 1984. Shrub clumps of the chilean matorral vegetation: structure and possible maintenance mechanisms. Oecologia 62: 405-411.

Furley, P. A. 1986. Classification and distribution of murundus in the cerrado of Central Brazil. Journal of Biogeography 13: 265-268.

Furley, P. A. & Ratter, J. A. 1988. Soil resources and plant communities of central brazilian cerrado and their development. Journal of Biogeography 15: 97-108.

Gauch, H. G. Jr. 1982. Multivariate analysis in community ecology. Cambridge University Press, Cambridge.

Gauch, H. G., Jr., Whittaker, R. H., Wentworth, T. R. 1977. A comparative study of reciprocal averaging and other ordination techniques. Journal of Ecology 65: 157-174.

Gentry, A. H. 1982. Patterns of Neotropical plant species diversity. Evolutionary Biology 15: 1-84.

Gibbs, P. E., Filho, H. F. L. & Shepherd, G. 1983. Floristic composition and community structure in an area of cerrado in SE Brazil. Flora 173: 433-449.

- Gill, A. M. 1974. fire and the Australian flora: a review. Australian Forestry 38: 4-25.
- Gillespie, J. H. 1977. Natural selection for variance among offspring numbers: a new evolutionary principle. American Naturalist 111: 1010-1014.
- Gillon, D. 1983. The fire problem in tropical savannas. In: Bourliere, F. (ed) Tropical savannas. p. 617-642. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.
- Glen-Lewin, D. C. & VerHoff, J. M. 1988. Scale, pattern analysis, and species diversity in grasslands. In: During, H. J., Werger, M. J. A. & Willems, J. H. (eds) Diversity and pattern in plant communities. p. 115-129. SPB Academic Publishing, The Hague, Netherlands.
- Goldberg, D. L. 1982. The distribution of evergreen and deciduous trees relative to soil type: an example from Sierra madre, Mexico, and a general model. Ecology 63: 942-951.
- Goldsmith, F. B. 1974. Multivariate analysis 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 Brazil. Journal of Ecology 59: 411-419.
- Goodland, R. & Ferri, M. G. 1979. Ecologia do cerrado. Editora USP, São Paulo.
- Goodland, R. & Pollard, R. 1973. The brazilian cerrado vegetation: a fertility gradient. Journal of Ecology 61: 219-224.
- Gottsberg, G. & Silberbauer-Gottsberg, I. 1983. Dispersal and distribution in the cerrado vegetation of Brazil. Souderbd naturwissenschaft 7: 315-352.
- Grant, P. & Schutler, D. 1984. Interspecific competition inferred from patterns of guild structure. In: Strong, D., Simberloff, D., Abele, L. G. & Thistle, A. B. (eds) Ecological communities: conceptual issues and the evidence. p. 201-233. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

- Grime, J. P. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. Nature 242: 344-347.
- Grime, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. American Naturalist 111: 1169-1194.
- Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of regeneration niche. Biological Reviews 52: 107-145.
- Halpern, C. B. 1988. Early successional pathways and the resistance and resilience of forest communities. Ecology 69: 1703-1715.
- Harper, J. L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, New York.
- Haridasan, M. & Araujo, G. M. 1988. Aluminium-accumulating species in two forest communities in the cerrado region of central Brazil. Forest Ecology and Management 24: 15-26.
- Hart, R. 1980. The existence of weeds and restricted native plants on serpentine barrens in southern Pennsylvania. Ecology 61: 688-701.
- Hill, M. O. 1973. Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination. Journal of Ecology 61: 237-249.
- Hill, M. O. 1979. DECORANA - a FORTRAN program for detrend correspondence analysis and reciprocal averaging. Ecology and Systematic, Cornell University, Ithaca, New York.
- Hill, M. O. & Gauch, H. G. 1980. Detrend correspondence analysis: an improved ordination technique. Vegetation 42: 47-58.
- Hobbs, R. Y. & Gimingham, C. H. 1984. Studies on fire in Scottish heathland communities. II. Post-fire vegetation development. Journal of Ecology

72: 585-610.

Holling, C. S. 1973. Resilience and stability of ecological systems.

Annual Review of Ecology and Systematics 4: 1-23.

Hopkins, D. 1968. Vegetation of the Olokemeji forest reserve, Nigéria. Journal of Ecology 56: 97-115.

Hubbell, S. P. & Foster, R. B. 1986. Comoness and rarity in a neotropical forest: implications for tropical tree conservation. In: Soulé, M. E. (ed) Conservation biology. The Science of scarcity and diversity. p. 205-231. Sinauer Associates, Inc. Publishing, Sunderland.

Huntley, B. J. 1982. Southern African savannas. In: Huntley, B. J. & Walker, B. H. (eds) Ecology of tropical savannas. p. 101-119. Springer-Verlag, Berlin. (Ecological Studies, V. 42)

Joly, C. A. & Crawford, R. M. M. 1982. Variation in tolerance and metabolic responses to flooding in some tropical trees. Journal of Experimental Botany 33: 799-809.

Kellman, M. 1985. Forest seedling establishment in Neotropical savannas: transplant experiments with Xylopia frutescens and Calophyllum brasilein. Journal of Biogeography 12: 373-379.

Kellman, M. & Miyanishi, K. 1982. Forest seedling establishment in neotropical savannas: observations and experiments in the mountain Pine Ridge savanna, Belize. Journal of Biogeography 9: 193-206.

King, A. W. & Pimm, S. L. 1983. Complexity, diversity, and stability: a reconciliation of theoretical and empirical results. Amerian Naturalist 122: 229-239.

Kingsolver, R. W. 1986. Vegetative reproduction as a stabilizing feature of the population dynamics of Yucca glauca. Oecologia 69: 380-387.

× Kruger, F. J. 1984. Effects of fire on vegetation structure and dynamics. In:

- Booyesen, P. de V. & V. M. Tainton (eds) Ecological effects of fire in south african ecosystems. p. 219-244. Springer-Verlag, Berlin. (Ecological Studies, V. 48)
- Lacey, C. & Johnston, R. D. 1990. Woody clumps and clumpwoods. Australian Journal of Botany. 38: 299-334.
- Lacey, C. J., Walker, J. & Noble, I. R. 1982. Fire in australian tropical savannas. In: Huntley, B. J. & Walker, B. H. (eds) Ecology of tropical savannas. p. 246-272. Springer-Verlag, Berlin. (Ecological Studies, V. 42).
- Lau, R. R. & Young, D. R. 1988. Influence of physiological integration on survivorship and water relations in a clonal herb. Ecology 69: 215-219.
- Lewontin, R. C. & Cohen, D. 1969. On population growth in a randomly varying environment. Proceedings of National Academy of Sciences. USA 62: 1056-1060.
- Lopes, A. S. & Cox, F. R. 1977. Cerrado vegetation and edaphic gradient. Agronomy Journal 69: 828-831.
- Lovett-Doust, L. 1981. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (Ranunculus repens) . I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. Journal of Ecology 69: 743-755.
- Loucks, O. L. 1970. Evolution of diversity, efficiency, and community stability. American Zoologist 10: 17-25.
- MacArthur, R. H. 1969. Patterns of communities in the tropics. Biological Journal of Linnean Society 1: 19-30.
- McNaughton, S. J. 1977. Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empiricism in ecology. American Naturalist 111: 515-525.

- MacCune, B. & Allen, T. F. H. 1985. Will similar forests develop on similar sites. Canadian Journal of Botany. 63: 367-376.
- Malanson, G. P. & Trabaud, L. 1987. Ordination analysis of components of resilience of Quercus coccifera garrigue. Ecology 68: 463-472.
- Marks, P. L. & Harcombe, P. A. 1975. Community diversity of coastal plain forests in southern east texas. Ecology 56: 1004-1008.
- Medina, E. 1982. Physiological ecology of neotropical savanna plants. In: Huntley, B. J. & Walker, B. H. (eds) Ecology of tropical savannas. p. 308-335. Springer-Verlag, Berlin. (Ecological Studies, V. 42)
- Meirelles, M. L. & Henriques, R. P. B. 1992. Produção primária líquida em área queimada e não queimada de campo sujo de cerrado. Acta Botânica Brasílica 6: 3-14.
- Meirelles, M. L. & Martins, E. 1993. Distribuição espacial de plantas de cerrado. Revista Brasileira de Botânica (no prelo)
- Menaut, J. C. 1983. The vegetation of african savannas. In: Bourlière, F. (ed) Tropical savannas. p. 109-150. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam. (Ecosystems of the world 13)
- Menaut, J. & Cesar, J. 1982. The structure and dynamycs of west african savanna. In: Huntley, B. J. & Walker, B. H. (eds) Ecology of tropical savannas. p. 80-100. Springer-Verlag, Berlin. (Ecological Studies, V. 42)
- Menaut, J. C., Gignoux, J., Prado, C. & Clobert, J. 1991. The community dynamics in a humid savanna of the Côte-d'Ivoire: modelling the effects of fire and competition with grass and neighbours. In: Werner, P. A. (ed) Savanna ecology and management. Australian perspectives and intercontinental comparisons. p. 127-138. Blackell Scientific Publications, London.
- Moreira, A. G. 1987. Aspectos demográficos de Emmotum nitens (Benth) Miers. (Icacinaea) em um cerradão distrófico no Distrito Federal. Tese de Mestrado. Universidade de Campinas, Campinas.

- Moreira, A. G. 1992. Fire protection and vegetation dynamics in the brazilian cerrado. Tese de PhD. Harvard University, Cambridge.
- Moura, L. C. 1983. Associação interespecífica em um estudo fitossociológico de cerrado "sensu strictu"(Brasília - DF). Tese de Mestrado. Universidade de Brasília, Brasília.
- Mueller-Dombois, D. & Ellenberg, H. 1974. Aims and Methods of Vegetation Ecology. Wiley & Sons, New York.
- Noble, I. R. & Slayter, R. O. 1980. The use of vital attributes to predicts sucessional changes in plant communities subject to recurrent disturbance. Vegetatio 43: 5-21.
- Oliveira, P. E. A. M. de 1986. Biologia de reprodução de espécies de Kielmeyera (Guttiferae) de cerrados de Brasília, DF. Tese de Mestrado, Universidade de Campinas, Campinas.
- Oliveira, P. E. A. M. da, Pereira, L. A. Freitas-Lima, V. L. G. de, Franco, A. C., Barbosa, A. A. A., Batmanian, G. J. & Moura, L. C. de 1982. Levantamento preliminar de um cerrado no Parque Nacional de Brasília. Boletim Técnico do IBDF 7: 25-31.
- Oliveira, P. E. A. M. de, Ribeiro, J. F. & Gonzales, M. I. 1989. Estrutura e distribuição espacial de uma população de *Kielmeyera coriacea* Mart. de cerrados de Brasília. Revista Brasileira de Botânica 12: 39-47.
- Oliveira-Castro, G. M. 1975. Anotações ecológicas: I. Anais da Academia Brasileira de Ciências 47: 521-536.
- Oliveira-Filho, A. T. de 1992a. Floodplain 'murundus' of central Brazil: evidence for the termite-origin hypothesis. Journal of Tropical Ecology. 8: 1-20.
- Oliveira-Filho, A. T. 1992b. The vegetation of brazilian 'murundus'-the island-effect on the plant community. Journal of Tropical Ecology 8: 465-486.

- Oliveira-Filho, A. T. & Martins, F. R. 1991. A comparative study of five cerrado areas in southern Mato Grosso, Brazil. Edinburg Journal of Botanic. 48: 307-332.
- Oliveira-Filho, F. R. & Stubblebine, W. H. 1989. Environmental factors affecting physiognomic and floristic variation in an area of cerrado in central Brazil. Journal of Tropical Ecology 5: 413-431.
- Olsvig-Whittaker, L. 1988. Relating small-scale vegetation patterns to the environment. In: During, H. J., Werger, M. J. A. & Willems, J. H. (eds) Diversity and pattern in plant communities. p. 87-94. SPB Academic Publishing, The Hague, Netherlands.
- Orians, G. H. 1975. Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. In: Van Dobben, W. H. & Lowe-McConnel, R. H. (eds) Unifying concepts in ecology. p. 139-150. Dr. W. Junk, The Hague, Netherlands.
- Pagano, S. N., Cesar, O., Leitão-Filho, H. F. 1989. Estrutura fitossociológica do estrato arbustivo-arbóreo da vegetação de cerrado da área de proteção ambiental (APA) de Corumbataí-Estado de São Paulo. Revista Brasileira de Biologia 49: 49-59.
- Peet, R. K. 1978. Forest vegetation of the colorado Front Range: patterns of species diversity. Vegetatio 37: 65-78.
- Pijl, L. van der. 1969. Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verlag, Berlim.
- Pimm, S. L. 1984. The complexity and stability of ecosystems. Nature 307: 321-326.
- Ratter, J. A. 1971. Some notes on two types of cerradão occurring in northeastern Mato Grosso. In: Ferri, M. G. (Coord) III Simpósio sobre o cerrado. p. 100-102. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo.

- Ratter, J. A. 1992. Notas sobre a vegetação da Fazenda Água Limpa (Brasília, DF). Editora da Universidade de Brasília, Brasília. (Textos Universitários, No. 003)
- Ratter, J. A. & Dargie, T. C. D. 1992. An analysis of the floristic composition of 26 cerrado areas in Brasil. Edinburg Journal of Botanic 49: 235-250.
- Ratter, J. A., Pott, A., Pott, V. J., Cunha, C. N. da & Haridasan, M. 1988. Observations on wood vegetation types in the pantanal and at Corumbá, Brazil. Notes of Royal Botanic Garden of Edinburg 45: 503-525.
- Ratter, J. A., Richards, P. W., Argent, G. & Gifford, D. R. 1973. Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso. I. The woody vegetation types of the Xavantina-Cachimbo expeditions areas. Philosophical Transaction of Royal Society Ser B 266: 449-492.
- Ratter, J. A., Askew, G. P., Montgomery, R. F. & Gifford, D. R. 1977. Observações adicionais sobre o cerradão de solos mesotróficos no Brasil Central. In: Ferri, M. G. (Coord) VI Simpósio sobre o cerrado. p. 303-316. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Ratter, J. A., Askew, G. P., Montgomery, R. F. & Gifford, D. R. 1978a. Observations of northeastern Mato Grosso. II. Forests and soils of the Rio Suiá-Missú area. Proceedings of Royal Society of London Ser B 203: 191-208.
- Ratter, J. A., Askew, G. P., Montgomery, R. F. & Gifford, D. R. 1978b. Observations on forests of some mesotrophic soils in central Brazil. Revista Brasileira de Botânica 1: 47-58.
- Raw, A. & Hay, J. D. 1985. Fire and other factors affecting a population of Simaruba amara in "cerradão" near Brasília, Brazil. Revista Brasileira de Botânica 8: 101-107.
- Rawitscher, F. K. 1948. The water economy of the vegetation of campos cerrados in souther Brazil. Journal of Ecology 36: 237-268.

- Rawitscher, F. K. & Rachid, M. 1946. Troncos subterrâneos de plantas brasileiras. Anais da Academia Brasileira de Ciências 17: 261-280.
- Ribeiro, J. F., Silva, J. C. S. & Azevedo, L. G. 1983. Estrutura e composição florística em tipos fisionômicos dos cerrados e sua interação com alguns parâmetros do solo. Anais do XXXII Congresso Nacional de Botânica p. 141-156.
- X Richards, P. W. 1976. The tropical rain forest. An ecological study. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rizzini, C. T. 1971. Aspectos ecológicos da regeneração em algumas plantas do cerrado. In: Ferri, M. G. (Coord) III Simpósio sobre o cerrado. p. 61- 64. Editora Edgard Blücher, São Paulo.
- Rizzini, C. T. & Heringer, E. P. 1961. Underground organs of plants from some brazilian savannas, with particular reference to the xylopodium. Phyton 17: 105-124.
- Rizzini, C. T. & Heringer, E. P. 1962. Studies on the underground organs of trees and shrubs from some southern brazilian savannas. Anais da Academia Brasileira de Ciências 34: 235-247.
- Rizzini, C. T. & Mattos Filho, A. 1960/1961. Contribuição ao estudo da caviúna do cerrado. Rodriguésia 35/36: 213-228.
- Rutheford, M. C. 1982. Woody plant biomass distribution in Burkea africana savannas. In: Huntley, B. J. & Walker, B. H. (eds) Ecology of tropical savannas. p. 120- 142. Springer-Verlag, Berlim. (Ecological Studies, V. 42)
- Sale, P. F. 1977. Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. American Naturalist 111: 337-359.

- Salzman, A. G. & Park, M. A. 1985. Neighbours ameliorate local salinity stress for a rhizomatous plant in a heterogeneous environment. Oecologia 65: 273-277.
- San José, J. J. & Farinas, M. R. 1983. Changes in tree density and species composition in a protected trachypogon savanna. Ecology 64: 447-453.
- San José, J. J. & Farinas, M. R. 1983. Temporal changes in the structure of a Trachypogon savanna protected for 25 years. Acta Oecologica 12: 237-247.
- San José, J. J. & Medina, E. 1975. Effect of fire on organic matter production and water balance in a tropical savanna. In: Golley, F. B. & Medina, E. (eds) Tropical ecological systems. p. 251-264. Springer-Verlag, Berlin (Ecological Studies, V. 11)
- Santos, F. M. dos 1991. Padrão espacial de jovens em relação a adultos de espécies arboreas de cerrado que ocorrem no Estado de São Paulo. Tese de outorado, Universidade de Campinas, Campinas.
- Sarmiento, G., Goldstein, G. & Meinzer, F. 1985. Adaptative strategies of wood species in neotropical savannas. Biological Reviews 60: 315-355.
- Sarmiento, G. & Monaterio, M. 1983. Life forms and phenology. In: Bourlière, F. (ed) Tropical savannas. p. 79-108. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam. (Ecosystems of the world 13)
- Schmid, B., Puttick, G. M., Burgess, K. H. & Bazzaz, F. A. 1988. Clonal integration and effects of simulated herbivory in old-field perennials. Oecologia 75: 465-471.
- Shmida, A. & Wilson, M. V. 1985. Biological determinants of species diversity. Journal of Biogeography 12: 1-20.
- Shmida, A. & Whittaker, R. H. 1981. Pattern and biological microsite effects in two shrub communities, southern California. Ecology 62: 234-251.

- Silberbauer-Gootsberg, I. & Eiten, G. 1983. Fitossociologia de um hectare de cerrado. Brasil Florestal 54: 55-69.
- Silberbauer-Gottsberger, I. & Eiten, G. 1987. A hectare of cerrado. I. General aspects of the trees and thick-stemmed shrubs. Phyton 27: 55-91.
- Silberbauer-Gottsberg, I. & Gottsberg, G. 1984. Cerrado-Cerradão. A comparison with respect to number of species and growth forms. Phytocoenologia 12: 293-303.
- Silva, J. F. 1993. Tropical savanna biodiversity and resilience. manuscrito inédito apresentado na reunião sobre biodiversidade, Brasília.
- Sousa, W. P. 1984a. The role of disturbance in natural communities. Annual Review of Ecology and Systematics 15: 353-391.
- Sousa, W. P. 1984b. Intertidal mosaics: patch size, propagule availability, and spatially variability patterns of sucessions. Ecology 65: 1918-1935.
- Sutherland, J. P. 1981. The fouling community at beaufort, North Carolina: a study in stability. American Naturalist 118: 499-519.
- Swaine, M. D., Hawthorne, W. D. & Orgle, T. K. 1992. The effects of fire exclusion on savanna vegetation at Kpong, Ghana. Biotropica 24: 106-172.
- Terborg, J. & Robison, S. 1986. Guilds and their utility in ecology. In: Kikkawa, J. & Anderson, D. J. (eds) Community ecology: pattern and process. p. 65-90. Blackwel Scientific publications, London.
- Toledo Filho, D. V. de, Filho, H. F. L. & Rodrigues, T. S. 1984. Composição florística de área de cerrado em Moji Mirim (SP). Boletim Técnico do Instituto Florestal 38: 165-175.
- Trapnell, C. G. 1959. Ecological results of woodland burning experiments in northern Rhodesia. Journal of Ecology 47: 129-168.

- Trollope, W. S. W. 1982. Ecological effects of fire in south african savannas. In: Huntley, B. J. & Walker, B. H. (eds) Ecological tropical savannas. p. 202-306. Springer-Verlag, Berlim (Ecological Studies, v. 42).
- Turner, T. 1983. Complexity of early and middle successional stages in a rock intertidal sedgegrass community. Oecologia 60: 56-65.
- Uhl, C. & Nepstad, D. 1990. Biotic barriers to tree establishment in amazonian old fields. Manuscrito inédito.
- Vazquez-Yanes, C., Orozco, A., Francois, G. & Trejo, L. 1985. Observations on seed dispersal by bats in a tropical humid region in Veracruz, Mexico. Biotropica 7: 73-76.
- Walker, B. H. 1981. Is succession a viable concept in african savanna ecosystems ? In: West, D. C., Shugart, H. H. & Botkin, D. B. (eds) Forest succession. p. 431-447. Springer-Verlag, New York.
- Walker, J. & Gillison, A. N. 1982. Australian savannas. In: Huntley, B. J. & Walker, B. H. (eds) Ecology of tropical savannas. p. 5-24. Springer-Verlag, Berlim. (Ecological Studies, V. 42)
- Walker, B. H. & Noy-Meier, I. 1982. Aspects of the stability and resilience of savanna ecosystems. In: Huntley, B. J. & Walker, B. H. (eds) Ecology of tropical savannas. p. 556-590. Springer-Verlag, Berlim. (Ecological Studies, V. 42)
- Warming, E. (1892). Lagoa Santa Et Bidrag til den biologiske plantegeografi. Kopenhagen, Royal danish Society of Natural Sciences.
- Westman, W. E. 1978. Measuring the inertia and resilience of ecosystems. BioScience 28: 705-710.
- Westman, W. E. & O'Leary, J. F. 1986. Measures of resilience. The response of coastal sage shrub to fire. Vegetatio 65: 179-189.

White, P. S. 1979. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation.
Botanical Reviews 45: 229-299.

Whittaker, R. H., Gilbert, L. E. & Connel, J. H. 1979. Analysis of two phase in a
mesquite grassland, Texas. Journal of Ecology 67: 935-952.