



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA

**Padrões de estrutura e diversidade da vegetação lenhosa relacionados à heterogeneidade espacial de água no solo em cerrado do Brasil Central**

**Joice Nunes Ferreira**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília, como requisito parcial para a obtenção do grau de Doutor em Ecologia

Orientadora: Dr Mercedes Bustamante

Brasília  
Junho 2006

JOICE NUNES FERREIRA

**Padrões da vegetação lenhosa relacionados à heterogeneidade espacial  
de água no solo em cerrado do Brasil Central**

Tese aprovada junto ao Programa de Pós Graduação em Ecologia da Universidade de  
Brasília como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ecologia

Banca Examinadora:



---

Prof. Dr<sup>a</sup>. Mercedes Maria da Cunha Bustamante  
Orientadora – UnB

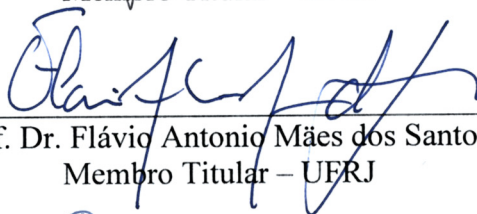
---

Prof. Dr. Manoel Cláudio da Silva Junior  
Membro Titular – UnB




---

Prof. Dr. Fábio Rubio Scarano  
Membro Titular – UFRJ



---

Prof. Dr. Flávio Antonio Mães dos Santos  
Membro Titular – UFRJ



---

Dr<sup>a</sup>. Sandra Janet Bucci  
Membro Titular – University of Miami



---

Prof. Dr. José Roberto Rodrigues Pinto  
Suplente – UnB

Brasília, 23 de Junho de 2006

À

**Minha mãe, Moacyr e Célia**

# **Padrões de estrutura e diversidade da vegetação lenhosa relacionados à heterogeneidade espacial de água no solo em cerrado do Brasil Central**

Joice Nunes Ferreira

Universidade de Brasília, 2006

O Cerrado exibe grande heterogeneidade espacial na estrutura da vegetação e extraordinária diversidade de espécies. Água no solo vem sendo extensivamente debatida como um dos principais fatores influenciando as características do Cerrado. Entretanto, a dificuldade em acessar a variabilidade espacial da água no solo, particularmente nas camadas profundas, sempre limitou esta investigação.

Neste estudo, foi utilizado um método inovador para caracterizar a variabilidade da água disponível para as plantas (ADP), no solo profundo (0-10 m), através de perfis de resistividade elétrica. É apresentada a relação espacial, em fina escala, entre a distribuição de água, estrutura e diversidade de espécies lenhosas. A variação espacial da água disponível para as plantas e dos atributos da vegetação lenhosa foi medida em três transectos (275 m) localizados na mesma fitofisionomia (cerrado denso). Os transectos não mostravam, portanto, qualquer gradiente estrutural óbvio na vegetação.

A posição das plantas, altura, circunferência basal e dimensões da copa, individuais, e índice de área de foliar, riqueza e diversidade de espécies, foram examinados dentro de parcelas de 100 m<sup>2</sup> centrados no transecto de resistividade/ ADP. A heterogeneidade espacial em ADP e na estrutura da vegetação foi avaliada através de medidas de autocorrelação espacial (Coeficiente I de Moran).

Comparações com modelos nulos indicaram que as plantas estão distribuídas aleatoriamente no transecto com maior ADP e baixa heterogeneidade, e agregadas no transecto mais seco e heterogêneo. A densidade de plantas foi relacionada positivamente com ADP. Atributos da

vegetação, indicadores de biomassa, exibiram padrão de variação espacial muito similar ao padrão de variação espacial de ADP. As médias para as parcelas de 100 m<sup>2</sup> para todos os atributos da vegetação foram correlacionadas negativamente com ADP no solo profundo (abaixo de 400 cm) nos três transectos. As correlações negativas sugerem maior absorção de água do solo profundo (até 10 m) por plantas com maior estatura.

Apesar de mostrarem riqueza de espécies similar, os três transectos diferiram em aspectos da diversidade. A diversidade de espécies foi mais baixa no transecto mais seco e heterogêneo; e mais elevada no transecto intermediário em ADP. As diferenças na diversidade de espécies entre transectos foram relacionadas a diferenças nos padrões de diversidade alfa (dentro dos plots) e beta (entre plots). O transecto mais seco e heterogêneo teve a menor diversidade alfa; entretanto mostrou a maior variação espacial na composição de espécies (diversidade beta). O transecto mais úmido e menos heterogêneo teve diversidade alfa maior, porém menor diversidade beta.

A riqueza de espécies foi positivamente correlacionada com ADP de 0-400 cm, em ambas as estações. A equitabilidade e diversidade de Simpson, entretanto, foram negativamente relacionadas com ADP abaixo de 400 cm. Variações em ADP foram significativamente correlacionadas com variações florísticas nos três transectos. Ampla heterogeneidade espacial em ADP, em escala de dezenas de metros, foi encontrada no sítio de estudo. A estrutura da vegetação, riqueza e diversidade de espécies lenhosas co-variaram espacialmente com a água disponível no solo.

# **Woody vegetation patterns coupled to plant available water heterogeneity in a Brazilian savanna**

Joice Nunes Ferreira

Universidade de Brasília, 2006

The Brazilian savanna (Cerrado) shows large structural heterogeneity and rich plant species diversity. Soil water has been extensively debated as one of the major factors influencing vegetation features in savannas. However, this factor has not been well investigated because spatial heterogeneity of the belowground environment is difficult to assess through the usual ecological methods.

Here, I have applied a novel methodological approach (soil electrical resistivity profiling) to convert interpolated data of soil electrical resistivity to volumetric water content. Then, I assessed the spatial and temporal variation of plant available water (PAW). Spatial variation in PAW and vegetation attributes of the woody vegetation were measured along three 275-m transects placed in a core area of the Cerrado (Águas Emendadas Ecological Station, Distrito Federal). The three transects were placed in the same physiognomy and they have not showed any obvious vegetation gradient. Plant position, height, basal circumference, crown dimensions, leaf area index, species identity, richness and diversity were surveyed within 22 100-m<sup>2</sup> plots centered on the resistivity transect.

Resistivity profiling has revealed strong PAW spatial variability among and within transects. Strong co-organization was found between structural attributes and PAW, in the most heterogeneous transect. Plant density was positively related with PAW. Comparisons with null models suggest that plants were randomly distributed over the transect with greater PAW and low ADP heterogeneity, and clustered in the driest and most heterogeneous transect. Averages for 100-m<sup>2</sup> plots for all vegetation attributes were negatively

correlated with PAW below 400 cm in the three transects, suggesting a greater water uptake from the deep soil by plants with greater stature.

Despite their similar total species richness, the three transects showed differences in species diversity. Differences in species diversity among transects seemed related to unlike patterns of alpha (within plot) and beta-diversity (among plots). The driest and most heterogeneous transect showed lower alpha-diversity; however it showed the highest beta diversity. The most humid and less heterogeneous transect showed higher alpha-diversity, but the lowest beta-diversity. Species richness was positively correlated with PAW 0-400 cm depth. Simpson's diversity, however, was negatively related to PAW beneath 700 cm. Dominance of one species, as more soil water became available at depth, contributed to the decline in species diversity. Overall, this study has revealed a strong spatial heterogeneity of the PAW, at fine-scale, which was coupled to structure and diversity of woody species in the studied savanna.

## AGRADECIMENTOS

Agradeço a **Capex** e ao **CNPq** pela concessão de bolsa de pesquisa e também a **Andrew W. Mellon Foundation** pelo suporte financeiro para desenvolvimento deste projeto.

Eu agradeço ao **Moacyr Dias-Filho** pelo seu apoio cotidiano irrestrito. Através de sua experiência em pesquisa, recebi assistência em muitas etapas deste trabalho, sendo constante fonte de idéias, sugestões e comentários críticos valiosos. O encorajamento que dele recebi, especialmente nos momentos mais difíceis, foi vital para concluir este trabalho. Também lhe agradeço pelas revisões dos manuscritos em inglês, pelas quais tenho aprendido muito, e pelo apoio na diagramação do trabalho.

Sou muito grata aos meus pais, **Antônio** e **Maria do Bonfim** pelo zelo em me proporcionar a melhor educação possível, e pelos ensinamentos éticos, essenciais na vida acadêmica. Agradeço, em particular, a minha mãe pelo carinho, atenção e apoio que recebo em todos os momentos de desafio, tais quais o momento atual. A minha irmã **Célia Maria** foi também importante fonte de apoio. Sou grata às minhas avós **Maria Martins** e **Maria da Cunha** (*in memoriam*) e minha bisavó **Jerônima Martins** que me proporcionaram, desde a infância, belos exemplos da vida no campo, de convivência harmoniosa com o Cerrado, os quais, acredito, tiveram grande influência no entusiasmo que tenho pela minha profissão.

Sou muito grata à **Mercedes Bustamante**, minha orientadora, com quem tive grande prazer em trabalhar nos últimos seis anos da minha vida acadêmica. Agradeço pela oportunidade que me ofereceu em desenvolver este projeto que considero bastante inovador, de grande relevância e, sobretudo, muito interessante. Durante o desenvolvimento deste projeto, recebi suporte logístico e facilidades irrestritos para a sua execução. Graças às oportunidades que me ofereceu, vivenciei experiências em diversas etapas da pesquisa (e.g. planejamento, coordenação, etc) que, certamente, serão muito úteis na minha



vida profissional. **Mercedes Bustamante** me proporcionou oportunidades valiosas de intercâmbio acadêmico, com diferentes grupos de pesquisa em savanas. Os conselhos e discussões acadêmicas foram extremamente valiosos para a consolidação da minha formação profissional.

Tive, também, grande satisfação em colaborar com **Eric Davidson**, a quem agradeço por todo o suporte logístico para desenvolvimento do projeto. O seu criticismo construtivo e as discussões científicas, ao longo destes últimos anos, foram importantes fontes de aprendizado. **Diana Garcia-Montiel** colaborou com este trabalho por meio da sua participação na metodologia para estimar água disponível para as plantas e discussões durante a elaboração do manuscrito. Agradeço, particularmente, o seu apoio logístico durante a minha visita ao The Woods Hole Research Center. Comentários de **Andy Bunn** e **Frederick Meinzer** foram úteis para melhorar o manuscrito referente ao Capítulo 3.

Eu agradeço ao **Mario Fariñas** pela atenção e discussões que tivemos sobre análises estatísticas, em fase preliminar da análise de dados, durante a minha visita a Universidad de Los Andes, na Venezuela. **Juan Silva e Aura Azócar** também ofereceram suporte logístico para esta visita. Agradeço a **Susan Smith** pelas discussões. Eu também recebi apoio de **Anairamiz Aranguren e Dimas Acevedo**.

Agradeço ao **Kelly Caylor** pelas discussões durante a minha visita à Universidade da Virgínia e, em especial, pela colaboração na análise de distribuição espacial das plantas. Suas sugestões ao Capítulo 3 foram muito valiosas. Durante esta visita à UV, também recebi importante apoio de **Robert Swap e Hank Shugart**. **Ryan Emmanuel** ofereceu-me, gentilmente, dicas importantes para utilizar o programa Matlab. **Stephanie Harbeson e Tana Wood** foram muito gentis oferecendo-me hospedagem e apoio durante o meu período em Charlottesville.

Recebi comentários e sugestões, durante a elaboração do trabalho, de **José Roberto Rodrigues Pinto, Eddie Lenza, Alessandra Kozovits e Rafael**

**Oliveira.** Sou imensamente agradecida a **César Luiz Prado, Pedro Luiz Simpson-Junior, Danielle Matias, Eliza Bruziguessi, Moara Pedrosa** pela habilidosa ajuda na coleta de dados. Também recebi gentil auxílio no campo de **Fabiana Aquino, Yoko Ishida e Luiz Vaz Ribeiro.** **Carlos Klink** e seu grupo de pesquisa - **Marcos Soares e Liliane Bezerra** - estiveram sempre dispostos a colaborar, compartilhando as medidas do refletômetro de domínio temporal (TDR). A **Administração da Estação Ecológica de Águas Emendadas** ofereceu apoio logístico para o desenvolvimento deste trabalho.

Recebi gentil apoio, durante minhas visitas à Brasília, de **Sírley Carvalho, José Roberto Rodrigues Pinto, Adriana Bocchiglieri e Girlene Reis.** Os amigos **Eddie Lenza e Fabiana Aquino** estiveram presentes em vários momentos de alegria e, principalmente, de dificuldade, como constante fonte de apoio e encorajamento.

O trabalho apresentado nesta tese é parte integrante de um projeto de larga escala, desenvolvido em áreas de Floresta Amazônica e Cerrado, compreendidas entre Brasília (Distrito Federal) e Santarém (Pará). **Gustavo Luedeman, Pedro Luiz Simpson-Junior, Agneta Julia Borg, César Luiz Prado e Danielle Matias** estiveram presentes, pelo menos em parte, desta interessante jornada. Agradeço-lhes pelo auxílio e agradável companhia nas expedições. **José Roberto R. Pinto, Newton Rodrigues e Ana Paula Ferreira** colaboraram, gentilmente, em uma destas expedições. Ao longo destes muitos quilômetros, recebi apoio de um número imenso de pessoas. Cito, a seguir, algumas delas. Em Porto Nacional, Tocantins: **Wagner Melo** (UFT), Sr. **Luiz e Irene Ribeiro.** Em Palmas, Tocantins: **Ricardo e Meire Carreira** e Pessoal do **Instituto Ecológica.** Em Pium, Tocantins: **Sr. Adão.** Em Santana do Araguaia, Pará, **Sr. Toledo** (*in memoriam*). Em Urbano Santos, Maranhão, **Maurício da Silva** (Paineiras). Em Santarém, Pará, **equipe do Projeto ‘Seca Floresta’.**

Finalmente, agradeço aos membros da banca examinadora **Fábio R. Scarano, Flávio M. dos Santos, José Roberto Rodrigues Pinto e Sandra Bucci** pelas valiosas sugestões para aperfeiçoar a versão final deste trabalho.

# ÍNDICE

<b>Capítulo 1</b>	<b>A vegetação do Cerrado e a disponibilidade de água .....</b>	<b>01</b>
	Referências.....	06
<b>Capítulo 2</b>	<b>Uso de perfis de resistividade elétrica do solo para estimar água disponível para as plantas.....</b>	<b>10</b>
	Introdução.....	10
	Métodos.....	14
	Resultados.....	19
	Referências.....	28
<b>Capítulo 3</b>	<b>Variação espacial na estrutura da vegetação lenhosa ligada à água disponível às plantas em um cerrado do Brasil Central</b>	<b>31</b>
	Resumo.....	31
	Abstract.....	32
	Introdução.....	34
	Métodos.....	37
	Resultados.....	41
	Discussão.....	56
	Referências.....	62
<b>Capítulo 4</b>	<b>Diversidade de plantas lenhosas relacionada à heterogeneidade espacial da água no solo em um cerrado do Brasil Central.....</b>	<b>68</b>
	Resumo.....	68
	Abstract.....	69
	Introdução.....	70
	Métodos.....	73
	Resultados.....	77
	Discussão.....	102
	Referências.....	111
<b>Capítulo 5</b>	<b>Considerações finais.....</b>	<b>119</b>
	<b>Anexos.....</b>	<b>127</b>

## LISTA DE TABELAS

Tabela 2.1 - Amplitude dos valores de água disponível para as plantas (ADP), na estação seca (Outubro 2003), para os três transectos de estudo na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal.....	24
Tabela 3.1 - Estatística descritiva para os atributos estruturais da vegetação em três transectos (10 m x 220 m), na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal.....	42
Tabela 3.2 - Coeficientes significativos de correlação de Pearson para as relações entre atributos estruturais e água disponível para as plantas na estação chuvosa (Fevereiro 2003) e estação seca (Outubro 2003). Os atributos estruturais da vegetação são representados por médias ou somas para parcelas de 100m <sup>2</sup> . Números em negrito são também significativos (p<0,05) após corrigir os graus de liberdade, estimando a autocorrelação espacial com teste t modificado de Duttillleul.....	54
Tabela 4.1 - Comparação dos parâmetros de diversidade, para espécies lenhosas, entre três transectos (10 m x 220 m) estudados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, Distrito Federal.....	79
Tabela 4.2 - Coeficientes significativos (p<0,05) para a correlação de Mantel entre água disponível para as plantas (ADP), nas estações chuvosa e seca, e componentes da diversidade de espécies lenhosas no Transecto 2, Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, Distrito Federal.....	87
Tabela 4.3 - Similaridade na composição de espécies entre três transectos (10 m x 220 m) estudados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, Distrito Federal. Índice de Sørensen (presença-ausência) é apresentado na metade superior e índice de Bray-Curtis (abundância) na metade inferior.....	97
Tabela 4.4 - Coeficientes de Mantel significativos para as correlações entre similaridade florística e similaridade na água disponível para as plantas (ADP) em três transectos (10 m x 220 m) estudados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, Distrito Federal. Os níveis de significância foram determinados a partir de 1000 casualizações.....	98
Tabela 5.1 - Resumo das relações entre água disponível para as plantas e os atributos estruturais e florísticos da vegetação lenhosa, nos três transectos estudados, localizados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal.....	121
Tabela 5.2. Resumo dos padrões estruturais e florísticos relacionados à água disponível para as plantas (ADP) no transecto 2, localizado na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal.....	122
Tabela A1– Lista das espécies lenhosas encontradas nos três transectos de estudo, localizados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal, e seus respectivos parâmetros fitossociológicos.....	127
Tabela A2 - Lista de identificação dos acrônimos usados na Figura 4.5.....	130

---

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 2.1 - Representação esquemática das medidas de resistividade elétrica realizadas no campo. A e B correspondem aos eletrodos utilizados para aplicar corrente elétrica no solo. M e N são os eletrodos potenciais através dos quais a diferença de voltagem é medida. A resistividade é calculada a partir da intensidade da corrente aplicada (I), da diferença de voltagem ( $\Delta V$ ) e da posição geométrica dos eletrodos A, B, M e N..... 11
- Figura 2.2 - Localização geográfica da Estação Ecológica de Águas Emendadas (EEAE) no mapa do Brasil. Acima, vista da EEAE e seu entorno, em Planaltina, Distrito Federal (Fonte: Google Earth). Em detalhe, é mostrada a distribuição dos três transectos (275 m) para estudo da vegetação na imagem (IKONOS, Junho 2000): Transecto 1 (T1, 47° 35'34.29" W, 15° 34' 16.03" S), Transecto 2 (T2, 47° 34' 42.71" W, 15° 33' 36.79") e Transecto 3 (T3, 47°36' 10.45" W, 15° 34' 50.81" S ). O Transecto 0 (165 m) foi utilizado para calibração do método da resistividade elétrica, a partir de medidas de conteúdo volumétrico de água coletadas com refletômetro de domínio temporal (TDR). A altitude aumenta cerca de 10 m no sentido de T3 para T2. A faixa distinta de vegetação, na diagonal da imagem IKONOS, é uma vereda (área alagável, onde o lençol freático frequentemente atinge a superfície durante a estação chuvosa)..... 15
- Figura 2.3 - Perfis de resistividade elétrica para três transectos (275 m) localizados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal..... 20
- Figura 2.4 - Relação entre conteúdo volumétrico de água estimado pelo refletômetro de domínio temporal (TDR) e a resistividade elétrica do solo. As medidas foram realizadas simultaneamente, nos meses de Janeiro, Março, Abril e Setembro, em um transecto (165 m), localizado na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal..... 21
- Figura 2.5 - Conteúdo volumétrico de água (0-10 m de profundidade), na estação seca (Outubro 2003), estimado a partir de medidas de resistividade elétrica do solo no transecto 2 (275 m), localizado na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal..... 22
- Figura 2.6 - A) Água disponível para as plantas (ADP) nas estações seca (Outubro 2003) e chuvosa (Fevereiro 2003) ao longo do Transecto 1, localizado na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal..... 25
- Figura 2.6 - B) Água disponível para as plantas (ADP) nas estações seca (Outubro 2003) e chuvosa (Fevereiro 2003) ao longo do Transecto 2, localizado na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal..... 26
- Figura 2.6 - C) Água disponível para as plantas (ADP) nas estações seca (Outubro 2003) e chuvosa (Fevereiro 2003) ao longo do Transecto 3, localizado na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal..... 27
- Figura 3.1 - Precipitação mensal nos anos de 2000 a 2003. Dados obtidos na

Estação meteorológica da Embrapa Cerrados (Estação Chapada), localizada próxima dos sítios de estudo (15°35'30" S, 47°42'30" W).....	37
Figura 3.2 - Esquema de amostragem dos transectos de estudo da vegetação (10 m x 220 m) com os perfis de resistividade elétrica demarcados no centro. Cada parcela tem 10 m x 10 m. Os sensores para medidas de resistividade são instalados a cada 5 m.....	39
Figura 3.3 - Classes de altura, diâmetro basal (0,30 cm do solo) e profundidade de copa das plantas lenhosas, com circunferência $\geq 9$ cm, encontradas em três transectos de 10 m x 220 m, na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal. Foram amostradas 1035 plantas no transecto 1, 950 no transecto 2 e 953 no transecto 3.....	43
Figura 3.4 - Distribuição espacial da água disponível para as plantas (ADP) ao longo de três transectos (275 m) localizados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal, durante a estação chuvosa (Fevereiro 2003) e estação seca (Outubro 2003). Os valores de ADP foram somados para intervalos de profundidade (0-400 cm, 400-700 cm e 700-1000 cm).....	46
Figura 3.5 - Correlogramas espaciais de Moran para água disponível para as plantas nos três transectos (275 m) localizados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal. As classes de distância foram definidas de modo a maximizar a similaridade no número de pares de observações (n=27 to 41). Símbolos fechados indicam coeficientes I de Moran significativos (p<0,05), símbolos abertos indicam coeficientes não significativos.....	47
Figura 3.6 - Padrões espaciais na variância da densidade de plantas, em diferentes escalas espaciais, ao longo de três transectos localizados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal. As variâncias esperadas são baseadas em 6000 simulações. Em cada simulação, o total de indivíduos de cada transecto foi distribuído aleatoriamente. As linhas pontilhadas representam 95% de intervalo de confiança.....	48
Figura 3.7 - Correlogramas espaciais de Moran para água disponível para as plantas e atributos estruturais da vegetação no Transecto 2, localizado na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal. As classes de distância foram definidas de modo a maximizar a similaridade no número de pares de observações (n=27 a 41). Símbolos fechados indicam coeficientes I de Moran significativos (p<0,05), símbolos abertos indicam coeficientes não significativos.....	51
Figura 3.8 - Relação entre atributos da vegetação e água disponível para as plantas no intervalo de profundidade de 0-400 cm, durante a estação seca (Outubro 2003) no Transecto 2, localizado na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal.....	55
Figura 4.1 - Curva de acumulação de espécies de plantas lenhosas encontradas em três transectos (10 m x 220 m) na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal.....	78
Figura 4.2 - Sobreposição de espécies de plantas lenhosas em três transectos (10 m x 220 m) estudados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal.....	79
Figura 4.3 - Índice de diversidade de Simpson (1/D $\pm$ desvio padrão) em relação ao tamanho da amostra, seguindo 50 casualizações da ordem da amostra, para três	

transectos (10 m x 220 m) na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal.....	80
Figura 4.4 - Curvas de abundância das espécies lenhosas encontradas em três transectos (10 m x 220 m) localizados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal (A-C). A figura D representa a superposição dos transectos 1, 2 e 3. O eixo y mostra a abundância das espécies expressa pela importância relativa (médias entre frequência, densidade e dominância). No eixo x, as espécies estão representadas por números em ordem decrescente de valor de importância.....	82
Figura 4.5 - Valor de importância (VI) das espécies mais abundantes ( $n \geq 10$ ) encontradas em três transectos (10 m x 220 m) na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal. VI é composto pela soma da densidade relativa (Dens. Re), Frequência relativa (Freq. Re) e Dominância relativa (Dom. Rel.). As espécies estão em ordem decrescente de valor de importância. Identificação das espécies conforme Anexo 1.....	83
Figura 4.6 - Comparação dos componentes da diversidade de espécies entre três transectos (10 m x 220 m), localizados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal. Média (linha tracejada), mediana (linha contínua), percentil 25-75 (caixa), percentil 10-90 (barra) e “outliers” (círculos).....	84
Figura 4.7 - Relação entre riqueza de espécies e densidade de indivíduos ( $r=0,60$ ; $p < 0,05$ ) em parcelas de $100 \text{ m}^2$ , em três transectos (10 m x 220 m), na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal.....	85
Figura 4.8 - Variação espacial da riqueza de espécies e da água disponível para as plantas (ADP), de 0-400 cm de profundidade, ao longo do Transecto 2, localizado na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal.....	88
Figura 4.9 - Relação, para o Transecto 2, entre diversidade de espécies, estimada pelo índice de Simpson, e água disponível para as plantas (ADP) no intervalo de 700-1000 cm de profundidade, na estação seca.....	89
Figura 4.10 - Similaridade florística entre pares de parcelas ( $100 \text{ m}^2$ ) para três transectos (10 m x 220 m) localizados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal. O índice de Sørensen considera apenas a presença e ausência das espécies, enquanto o índice de Bray-Curtis considera a abundância das espécies. Média (linha tracejada), mediana (linha contínua), percentil 25-75 (caixa), percentil 10-90 (barra) e “outliers” (círculos). Letras iguais não diferem significativamente ( $p > 0,05$ ) pelo teste de Tukey (Sørensen) ou teste de Dunn (Bray-Curtis).....	90
Figura 4.11 - Distribuição de frequência da similaridade florística entre pares de parcelas de $100 \text{ m}^2$ em três transectos (10 m x 220 m), na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal. A similaridade florística foi calculada através do índice de Bray-Curtis, o qual considera a abundância das espécies....	91
Figura 4.12 - Diversidade beta em três transectos (10 m x 220 m) na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal. A dissimilaridade (1-índice de Bray-Curtis) entre pares de parcelas adjacentes foi utilizada como estimativa da diversidade beta.....	93

Figura 4.13 - Diagrama de ordenação (DCA) para parcelas (100 m <sup>2</sup> ) ao longo de três transectos (10 m x 220 m) estudados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal. A abundância foi expressa como número de indivíduos por espécie. A parcela número 4 do Transecto 1 foi retirada do conjunto de dados analisados, pois a presença de várias espécies raras teve forte influência sobre a ordenação. Os três transectos foram pouco sobrepostos, ao longo do diagrama, indicando forte coerência espacial, quando a abundância das espécies é considerada.....	95
Figura 4.14 - Diagrama de ordenação (DCA) para parcelas (100 m <sup>2</sup> ) ao longo de três transectos (10 m x 220 m) estudados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal. Apenas a presença das espécies foi considerada nesta análise. A parcela número 5 do Transecto 2 foi retirada do conjunto de dados analisados, pois a presença de várias espécies raras teve forte influência sobre a ordenação. A ampla sobreposição das parcelas indica pouca diferenciação entre os três transectos, em termos de composição de espécies (presença-ausência).....	96
Figura 4.15 - Distribuição das espécies lenhosas mais abundantes (n≥11) ao longo do Transecto 2, localizado na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal. As espécies estão em ordem decrescente de valor de importância.....	99
Figura 4.16 - Distribuição das espécies lenhosas mais abundantes (n≥11) ao longo do Transecto 2, localizado na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal. As espécies estão em ordem decrescente de valor de importância.....	100
Figura 4.17 - Testes de Mantel mostrando relação entre ADP e a variação florística, antes e após considerar o efeito da autocorrelação espacial, para três transectos (10 m x 220 m) localizados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal. ADP 400-700 cm foi utilizado em T1, 0-400 cm em T2 e 700-1000 cm em T3. Todos os coeficientes apresentados são significativos (p<0,05). A correlação entre ADP e variação florística permaneceu significativa após considerar o efeito do espaço.....	101
Figura 5.1 - Representação esquemática da co-variação espacial, observada no Transecto 2, entre os componentes da diversidade de espécies e água disponível para as plantas (ADP), nos intervalos de 0-400 cm e 400-1000 cm.....	124



# A VEGETAÇÃO DO CERRADO E A DISPONIBILIDADE DE ÁGUA

*"The existence of such extensive savanna-like vegetation is generally supposed to be due to the dryness of the climate (...). There are, however, contrary opinions. (...). This problem, however, cannot be solved by theoretical discussions nor by incidental observation. Only a detailed examination of the water relations of the soils and of the vegetation can elucidate the ecological status of the Campos Cerrados."*

*(F. Rawitscher 1948)*

A descrição do Cerrado como a formação vegetal cobrindo vasta área do centro do Brasil tem sido feita desde meados do século XIX por naturalistas viajantes (e.g. Spix e Martius 1817-1820) (Spix 1981). Devido à estação seca prolongada na região, a idéia predominante sobre o Cerrado era de uma vegetação xerofítica, muito adaptada à escassez de água (Goodland e Ferri 1979). Entretanto, a percepção de suas peculiaridades, por exemplo, de que as plantas floresciam e trocavam suas folhas mesmo antes do início da estação chuvosa começou a desafiar a crença de escassez de água no Cerrado (Rawitscher 1948).

Estudos então demonstraram que apenas os primeiros dois a três metros de profundidade do solo permaneciam secos e que as camadas mais profundas armazenavam água do período chuvoso (Rawitscher 1948). Além disso, encontrou-se que muitas árvores e arbustos possuíam raízes profundas, capazes de atingir as camadas úmidas do solo. Resultados de pesquisas abordando a economia de água pelas plantas do Cerrado convergiam à idéia de que grande

parte das plantas deste ecossistema não limitava a transpiração, pois tinha acesso à água estocada no solo profundo (Goodland e Ferri 1979).

Pesquisas mais recentes confirmaram o importante papel da água estocada nas camadas profundas do solo para o balanço hídrico do Cerrado (Oliveira et al. 2005). Por outro lado, maior complexidade nas relações de uso de água das plantas do Cerrado vem sendo demonstrada. Ainda que as camadas profundas do solo possam constituir importante fonte de água, as plantas lenhosas do Cerrado controlam fortemente a transpiração (Meinzer et al. 1999, Franco 2002, Bucci 2001) e apresentam variados padrões de extração de água do solo (Jackson 1999, Oliveira 2005). Além disso, as relações de uso de água das plantas são influenciadas pelo acentuado gradiente de potencial hídrico entre a atmosfera e o solo (demanda evaporativa) e por limitações hidráulicas em extrair água em profundidade (Meinzer et al. 1999).

O Cerrado é caracterizado por ampla variabilidade espacial na estrutura da vegetação (Oliveira-Filho e Ratter 2002; Ribeiro e Walter 1998; Coutinho 1978). A importância relativa da água, dos nutrientes e do fogo em determinar a variabilidade estrutural do Cerrado vem sendo extensivamente debatida ao longo de décadas (e.g. Eiten 1972, Henriques 2005). Goodland e Pollard (1973) encontraram correspondência entre a variação estrutural de um gradiente fisionômico de cerrado e a fertilidade do solo na profundidade de 0-10 cm. Esta relação, entretanto, não foi encontrada em estudos subsequentes (Ribeiro 1983, Ruggiero 2002). O fogo foi o principal fator relacionado às variações estruturais observadas em outro gradiente fisionômico nos estudos de Moreira (2000). Por outro lado, variações estruturais e florísticas ao longo de um gradiente topográfico foram associadas principalmente ao nível do lençol freático por Oliveira-Filho et al. (1989). Os diferentes trabalhos apontam, portanto, relação de distintos fatores com as variações estruturais da vegetação do Cerrado.

Atualmente, a tendência geral é considerar que os diversos fatores interagem, em várias escalas espaciais, na determinação dos padrões da vegetação do Cerrado (Oliveira-Filho e Ratter 2002). De qualquer modo, a

disponibilidade de água deve constituir um fator crucial nesta interação. Ainda que a produtividade seja também limitada por nutrientes, processos como a mineralização e absorção dos nutrientes são, em última análise, também controlados pela dinâmica da água no solo (Rodrigues-Iturbe et al. 2001).

Em termos de diversidade, o Cerrado se destaca como a mais rica em espécies entre todas as savanas do mundo. Esta riqueza, pouco valorizada no passado (Marris 2005), vem recebendo crescente reconhecimento mundial (Myers 2000). O Cerrado é um *'hot spot'* de diversidade (Myers 2000), abrigando mais de 6000 espécies de plantas superiores (Mendonça et al. 1998). Pesquisas ao longo da sua extensa área têm revelado importantes padrões biogeográficos na vegetação (Ratter et al. 2003, 2001, 2000, 1996; Ratter e Dargie 1992). Em escala regional, seis grandes províncias florísticas foram detectadas (Ratter et al. 2003). Este gradiente florístico foi correlacionado principalmente com a latitude e, em alguma extensão, com a longitude (Ratter et al. 2003). A disponibilidade de nutrientes no solo foi outro fator que influenciou nesta separação (Ratter et al. 2003).

Estudos biogeográficos revelaram extrema heterogeneidade florística do Cerrado. Para ilustrar, apenas 4% do total de espécies lenhosas do Cerrado (951) são comuns às seis províncias fitogeográficas determinadas por Ratter et al. (2003) (Bridgewater et al. 2004). Cerca de 120 espécies lenhosas são comuns e amplamente distribuídas ao longo do Cerrado, enquanto a grande maioria é rara e apresenta distribuição mais restrita (Bridgewater et al. 2004). A distribuição de espécies em sítios do Brasil Central foi correlacionada com fatores ambientais como solo, topografia e relevo (Felfili et al. 2004). Neste estudo, maior similaridade florística foi encontrada entre localidades contidas na mesma unidade fisiográfica.

No Cerrado do Brasil Central, a composição de espécies lenhosas ocorre na forma de mosaicos que vão variando na paisagem através de mudanças na densidade das populações (Felfili e Silva-Junior 1993, Felfili e Felfili 2001). Os estudos acumulados nas últimas décadas expuseram, portanto, padrões de

extrema heterogeneidade espacial na vegetação lenhosa do Cerrado. Estudos mais detalhados, em menor escala espacial, podem revelar muito sobre as causas de tais variações no espaço. Adicionalmente, podem contribuir para o entendimento dos padrões nas escalas espaciais maiores, os quais são ainda mais complexos devido à interação entre muitos fatores ambientais.

Apesar da disponibilidade de água no solo ser apontada como um dos principais fatores que determinam as características do Cerrado, há poucos estudos detalhados abordando a relação espacial da vegetação com a disponibilidade hídrica (e.g. Oliveira-Filho et al. 1989). A escassez destes estudos deve-se, muito provavelmente, à limitação dos métodos usuais em Ecologia em investigar os recursos hídricos profundos e, principalmente, em acessar a sua variabilidade espacial. Recursos metodológicos modernos, como refletômetro de domínio temporal ou sonda de nêutrons, permitem avaliar o conteúdo de água em solo relativamente profundo, em locais específicos (Rundell e Jarrell 1991). Entretanto, a variabilidade espacial da água no solo continua sendo difícil de ser mensurada com estes métodos.

Neste contexto, o presente trabalho propôs investigar o papel da distribuição da água no solo, até as camadas profundas, em governar a variabilidade espacial da estrutura e diversidade de espécies da vegetação lenhosa do Cerrado. A resistividade elétrica do solo foi o método escolhido para caracterização da variação espacial e temporal da água no solo. Este método geofísico é relativamente usual em pesquisas hidrogeológicas. Entretanto, não foi empregado, até o momento, em estudos de Ecologia vegetal. O presente estudo consiste em um esforço pioneiro neste sentido. A hipótese central do trabalho é que a água disponível no solo constitui um dos determinantes primários dos padrões, em fina escala, da vegetação do Cerrado. A partir da resistividade elétrica, foi possível estimar a variação espacial na água disponível para as plantas, ao longo de amplas distâncias verticais (10 m de profundidade) e horizontais (ca. 300 m).

A pesquisa foi desenvolvida em três transectos estabelecidos em uma área de proteção ambiental localizada no Distrito Federal, ou seja, no centro de distribuição do Cerrado (Fig. 2.1). O Distrito Federal é uma área chave para o desenvolvimento de estudos do Cerrado, pois abriga 25% do seu total de espécies, apesar de constituir apenas 0,3% da área do bioma (Bridgewater et al. 2004). Ampla variedade espacial na distribuição de água no solo, revelada pela resistividade elétrica, foi encontrada dentro e entre os três transectos, conforme será discutido no Capítulo 2. Esta variação espacial consistiu em um desenho experimental ideal para investigar relações entre a distribuição da água subterrânea e variações estruturais e florísticas da vegetação do Cerrado.

As investigações foram realizadas em três escalas de organização: (1) escala de parcelas de 100 m<sup>2</sup>; (2) escala de transecto de 2200 m<sup>2</sup> e (3) escala de paisagem (variação entre transectos). Esta tese está dividida em cinco capítulos. O presente capítulo (Capítulo 1) forneceu uma introdução geral ao tema e relatou as principais motivações para o desenvolvimento desta linha de trabalho. No Capítulo 2, é feita uma descrição do método empregado para estimar água disponível para as plantas a partir de medidas de resistividade elétrica do solo. A distribuição espacial da água disponível no solo é descrita para os transectos de estudo. No Capítulo 3, são apresentadas inter-relações da variação espacial na estrutura da vegetação lenhosa com a heterogeneidade da água no solo. No Capítulo 4, são investigadas possíveis associações entre a diversidade de espécies lenhosas e a heterogeneidade da água no solo. Finalmente, no Capítulo 5, é feita uma apreciação das principais conclusões da pesquisa e dos possíveis direcionamentos para estudos futuros.

## Referências bibliográficas

- Bridgewater S, Ratter JA, Ribeiro JF (2004) Biogeographic patterns,  $\beta$ -diversity and dominance in the cerrado biome of Brazil. *Biodiversity and Conservation* 13, 2295–2318.
- Bucci SJ (2001) Arquitetura hidráulica y relaciones hídricas de árboles de sabanas neotropicales: efectos de la disponibilidad de agua y nutrientes. Tese de doutorado. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 189p.
- Coutinho LM (1978) O conceito de cerrado. *Revta Brasil Bot* 1 (1): 17-23.
- Eiten G (1972) The Cerrado vegetation of Brazil. *Bot Rev* 38: 201-341
- Felfili JM, Silva-Junior MC (1993) A comparative study of Cerrado (*sensu stricto*) vegetation in Central Brazil. *J Trop Ecol* 9, 277-289.
- Felfili MC, Felfili JM (2001) Diversidade alfa e beta no Cerrado *sensu stricto* da Chapada Pratinha, Brasil. *Acta bot. bras.* 15(2): 243-254.
- Felfili JM, Silva-Junior MC, Sevilha AC, Fagg CW, Walter, BMT, Nogueira PE, Rezende, AV (2004) Diversity, floristic and structural patterns of cerrado vegetation in Central Brazil. *Plant Ecol* 175: 37–46.
- Franco AC (2002) Ecophysiology of woody plants. In: *The Cerrados of Brazil*. PS Oliveira, RJ Marquis (eds.), Columbia University Press, New York, pp 178–197
- Frost P, Medina E, Menaut JC, Solbrig O, Swift M, Walker B (1986) Responses of savannas to stress and disturbance. *Biology International, Special Issue 10*. IUBS, Paris, France
- Goodland R, Pollard R (1973) The Brazilian cerrado vegetation: a fertility gradient. *J Ecol* 61: 219–224

- Goodland R, Ferri MG (1979) *Ecologia do Cerrado*. Ed. da Universidade de São Paulo, São Paulo, 193 p.
- Henriques RPB (2005) Influência da história, solo e fogo na distribuição e dinâmica das fitofisionomias no bioma dos cerrados. In: Scariot AO, Felfili JM, Sousa-Silva JC (Orgs) *Cerrado: Biodiversidade, Ecologia e Conservação*. MMA, Brasília, pp 75-92
- Jackson PC, Meinzer FC, Bustamante M, Goldstein G, Franco AC, Rundel PW, Caldas L, Iglar E, Causin F (1999) Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem. *Tree Physiol* 19: 717-724
- Marris E (2005) The forgotten ecosystem. *Nature* 437, 944-945
- Meinzer FC, Goldstein G, Franco AC, Bustamante M, Iglar E, Jackson P, Caldas L, Rundel PW (1999) Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species. *Funct Ecol* 13: 273 – 282. doi:10.1046/j.1365-2435.1999.00313.x
- Mendonça RC de, Felfili JM, Walter BMT, Silva-Junior MC da, Rezende AV, Filgueiras TS, Nogueira PE (1998) Flora vascular do cerrado. In: Sano SM, Almeida SP de (eds.) *Cerrado: ambiente e flora*. Embrapa – CPAC, Planaltina, pp 289-539
- Mistry J (2000) *World savannas: ecology and human use*. Prentice Hall, England, 344 p.
- Moreira AG (2000) Effects of fire protection on savanna structure in Central Brazil. *J of Biogeography* 27: 1021-1029
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fonseca GAB da, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853-858.

- Oliveira-Filho AT, Shepherd GJ, Martins FR, Stubblebine WH (1989) Environmental factors affecting physiognomic and floristic variation in an area of Cerrado in central Brazil. *J Trop Ecol* 5: 413-431.
- Oliveira-Filho AT, Ratter JA (2002) Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado biome. In: Oliveira OS, Marquis RJ (eds.) *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna*. Columbia University Press, New York, pp 91–120
- Oliveira RS (2005) Comparative water use and water acquisition strategies of trees from the Brazilian Cerrado and Amazônia. Doctoral thesis. University of California, Berkeley.
- Oliveira RS, Bezerra L, Davidson EA, Pinto F, Klink CA, Nepstad DC, Moreira A (2005) Deep root function in soil water dynamics in Cerrado savannas of central Brazil. *Funct Ecol* 19: 574–581
- Ratter JA, Dargie TCD (1992) An analysis of the floristic composition of 26 cerrado areas in Brazil. *Edinb J Bot* 49: 235-250
- Ratter JA, Bridgewater S, Atkinson R, Ribeiro JF (1996) Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation II: comparison of the woody vegetation of 98 areas. *Edinb J Bot* 53: 153–180.
- Ratter JA, Bridgewater S, Ribeiro JF, Dias TAB, Silva MR (2000) Distribuição das espécies lenhosas da fitofisionomia Cerrado sentido restrito nos estados compreendidos pelo bioma Cerrado. *B Herb Ezechias Paulo Heringer* 5: 5-43.
- Ratter JA, Bridgewater S, Ribeiro JF (2001) Espécies lenhosas da fitofisionomia Cerrado sentido amplo em 170 localidades do bioma Cerrado. *B Herb Ezechias Paulo Heringer* 7: 5–112.



- Ratter JA, Bridgewater S, Ribeiro JF (2003) Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation III: Comparison of the woody vegetation of 376 areas. *Edinb J Bot* 60: 57–109.
- Rawitscher F (1948) The water economy of the vegetation of the ‘Campos Cerrados’ in Southern Brazil. *J Ecol* 36:237-268
- Ribeiro JF (1983) Comparação da concentração de nutrientes na vegetação arbórea e nos solos de um cerrado e um cerradão no Distrito Federal, Brasil. Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília, Brasília, DF.
- Ribeiro JF, Walter BMT (1998) Fitofisionomias do bioma cerrado. In: Sano SM, Almeida SP de (eds.) *Cerrado: ambiente e flora*. Embrapa – CPAC, Planaltina, pp 89-152
- Rodriguez-Iturbe I, Porporato A, Laio F, Ridolfi L (2001) Plants in water-controlled ecosystems: active role in hydrologic processes and responses to water stress I. Scope and general outline. *Adv Water Res* 24: 695-705
- Ruggiero PGC, Batalha MA, Pivello VR, Meirelles ST (2002) Soil-vegetation relationships in cerrado (Brazilian savanna) and semideciduous forest, Southeastern Brazil. *Plant Ecol* 160 (1): 1573-5052, DOI: 10.1023/A:1015819219386
- Rundell PW, Jarrell WM (1991) Water in the environment. In: Pearcy RW, Ehleringer J, Mooney HA, Rundel PW (eds.) *Plant physiological ecology: field methods and instrumentation*. Chapman and Hall, USA, pp 29-56
- Sankaran M, Hanan NP, Scholes RJ et al. (2005) Determinants of woody cover in African savannas. *Nature* 438: 846-849
- Spix JB von (1981) *Viagem pelo Brasil: 1817-1820 / Spix e Martius*. Vol. 2, 4<sup>a</sup> ed, Ed. da Universidade de São Paulo, São Paulo, 301 p.

# USO DE PERFIS DE RESISTIVIDADE ELÉTRICA DO SOLO PARA ESTIMAR ÁGUA DISPONÍVEL PARA AS PLANTAS

## 1. Introdução

Estudos de resistividade elétrica são baseados no fluxo de corrente através da subsuperfície, a qual consiste de camadas de materiais com resistividades distintas (Herman 2001). A resistividade de um material é uma medida do quão bem o determinado material oferece resistência ao fluxo da corrente elétrica (Telford et al. 1990). A baixa resistividade elétrica significa que o material permite prontamente o movimento dos elétrons ao longo de sua área. A resistividade elétrica de um material é usualmente dada por:

$$\rho = \frac{RS}{l}$$

onde:

$\rho$  é a resistividade elétrica (medida em ohm metro)

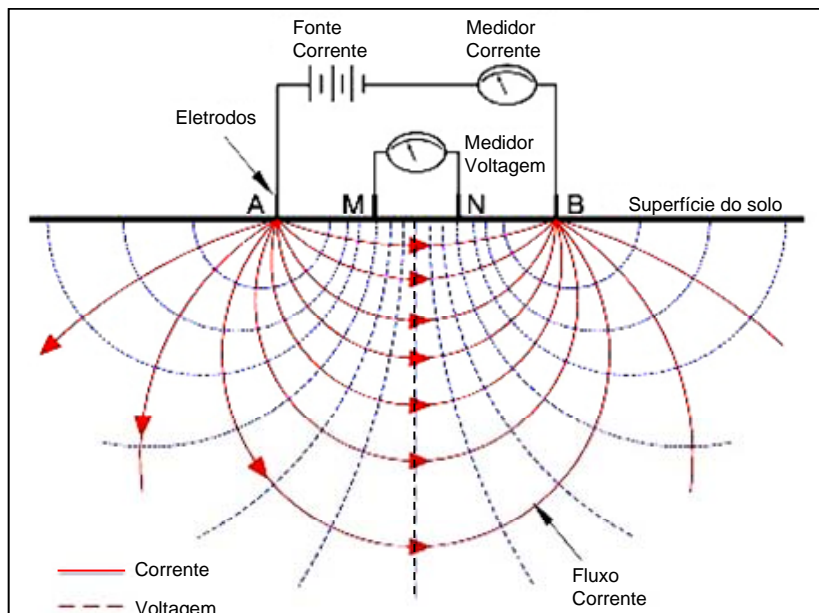
$R$  é a resistência de uma amostra uniforme do material (medida em ohms)

$l$  é o comprimento da amostra (medida em metros)

$S$  é a área da seção transversal da amostra (medida em metros quadrados)

Pesquisas de resistividade elétrica são baseadas no princípio de que a distribuição do potencial elétrico no solo, em volta de um eletrodo carregando corrente, depende da resistividade elétrica dos diferentes materiais compondo os solos (Telford et al. 1990). Portanto, a prática usual deste método geofísico é aplicar uma corrente elétrica entre dois eletrodos implantados no solo e medir a diferença de potencial entre dois eletrodos adicionais que não carregam corrente (Telford et al. 1990; Fig. 2.1). As medidas de voltagem e corrente são obtidas a partir de um conjunto de eletrodos colocados na superfície do solo,

distribuídos em uma linha reta (Ojelabi, Badmus e Salau 2002, Seaton e Burbey 2002).



**Figura 2.1.** Representação esquemática das medidas de resistividade elétrica realizadas no campo. A e B correspondem aos eletrodos utilizados para aplicar corrente elétrica no solo. M e N são os eletrodos potenciais através dos quais a diferença de voltagem é medida. A resistividade é calculada a partir da intensidade da corrente aplicada ( $I$ ), da diferença de voltagem ( $\Delta V$ ) e da posição geométrica dos eletrodos A, B, M e N.

Todos os materiais têm uma resistividade intrínseca, a qual governa a relação entre a densidade de corrente e o gradiente de potencial elétrico (Telford et al. 1990). Variações na resistividade dos materiais resultam em diferenças na relação entre a corrente aplicada e a distribuição potencial e, portanto, revelam informações sobre a composição, extensão e propriedades físicas dos materiais compondo a subsuperfície (Telford et al. 1990). Dentre as propriedades que afetam a resistividade do solo, estão incluídas conteúdo de água, porosidade, composição, salinidade da água e distribuição do tamanho das partículas (Telford et al. 1990).

Nas pesquisas de resistividade elétrica, os eletrodos podem ser arranjados de várias formas, atendendo as necessidades particulares de cada pesquisa. Os arranjos de eletrodos mais comumente utilizados são Schlumberger, Wenner e dipolo-dipolo (Herman 2001). Os diferentes tipos de arranjo variam, especialmente, quanto à resolução, sensibilidade a mudanças verticais ou horizontais na resistividade, profundidade de investigação, cobertura horizontal dos dados e a força do sinal (Seaton e Burbey 2002). Cada configuração de eletrodos tem suas próprias vantagens e desvantagens, dependendo do tipo de pesquisa.

Na configuração Wenner, quatro eletrodos, separados por intervalos equidistantes, são dispostos de modo que os eletrodos potenciais ficam localizados entre os eletrodos corrente (Seaton e Burbey 2002). Este arranjo produz resolução relativamente alta das estruturas horizontais e resposta do sinal satisfatória (Sharma 1997). A profundidade média de investigação deste arranjo é cerca de metade do espaçamento usado entre eletrodos. É apropriado para pesquisas em profundidades relativamente pequenas (<50 m) (Seaton e Burbey 2002) e oferece a vantagem adicional de menor tempo na coleta de dados, uma vez que coleta número relativamente menor de pontos no perfil.

Após a pesquisa de campo, as medidas de resistência são convertidas em valores de resistividade aparente. A resistividade calculada é considerada aparente porque é baseada na resistividade de uma superfície supostamente homogênea, sendo estimada como a média ponderada da resistividade de vários materiais que a corrente encontra (Herman 2001). A determinação da resistividade verdadeira é, então, realizada através de inversão dos valores de resistividade aparente, utilizando um programa de computador específico (Loke e Baker 1996). Neste processo, informações obtidas na superfície são utilizadas para extrair informações sobre a subsuperfície (Herman 2001). Finalmente, os valores de resistividade aparente são convertidos em um modelo de resistividade a ser usado para interpretação dos dados (Loke et al. 2003; Loke e Baker 1996).

Pesquisas de resistividade elétrica têm sido realizadas por várias décadas em áreas como hidrogeologia, mineração e engenharia (Seaton and Burbey 2002; Zhou et al. 2001). Mais recentemente, começou também a ser aplicada em pesquisas ambientais (e.g. Jackson et al. 2005). Na década de 90, o método conquistou maior popularidade devido à introdução de sistemas de coleta de dados automatizados por computador e de métodos mais robustos de inversão dos dados (Loke et al. 2003; Griffiths e Barker 1993). A coleta automática computadorizada de dados tornou possível que centenas de medidas individuais sejam feitas no prazo de horas e reduziu consideravelmente o trabalho laborioso no campo. Programas de computador comercialmente disponíveis para inversão dos dados de resistividade aparente permitiram rápido processamento e inversão para criação de modelos bidimensionais de resistividade da subsuperfície (Seaton e Burbey 2002).

Apesar da aplicação usual em explorações hidrogeológicas, a resistividade elétrica não foi empregada, até o momento, em estudos de ecologia vegetal envolvendo interação da vegetação com a água subterrânea. O objetivo desta seção do trabalho é apresentar o método para estimar água disponível para as plantas através da elaboração de perfis de resistividade elétrica em solos de cerrado. Inicialmente, a metodologia adaptada para estimar água disponível para as plantas é descrita. Então, os resultados da variabilidade espacial da água disponível no solo nos transectos de estudo são apresentados. A partir da caracterização da variabilidade espacial da água no solo, a sua relação com os atributos da vegetação será investigada nos capítulos seguintes (Capítulos 3 e 4).

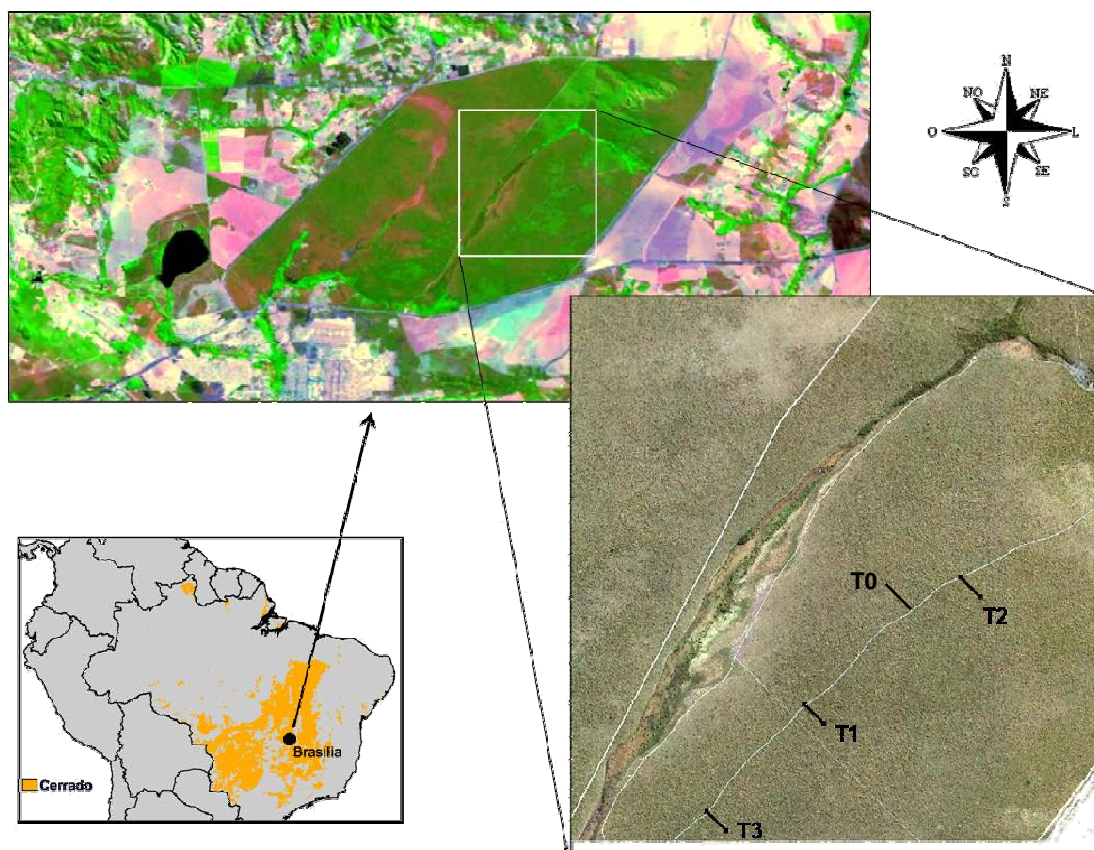
## 2. Área de Estudo

O estudo foi conduzido em uma área protegida (Estação Ecológica de Águas Emendadas - EEAE) localizada no centro de distribuição do Cerrado, aproximadamente 50 quilômetros de Brasília (Figura 2.2). O clima da região é fortemente sazonal com uma estação seca de aproximadamente cinco meses (maio a setembro), precipitação média anual de 1500 mm e temperatura média anual de 15°C (mínima) e 30° C (máxima). Os solos são latossolos profundos com porcentagem elevada da argila (Reatto et al. 1998). Silva (2003) determinou porcentagem de argila entre 71 e 83%, para profundidades do solo entre 30 e 600 cm, em uma área de cerrado denso na EEAE. O estudo foi desenvolvido em um cerrado classificado como cerrado "sensu stricto" (Oliveira-Filho e Ratter 2002).

## 3. Métodos

As medidas de resistividade foram conduzidas em quatro transectos estabelecidos em cerrado *sensu stricto* da EEAE (Fig. 2.2). Três destes transectos, com 275 m de comprimento (T1, T2 e T3), foram selecionados para investigar possíveis relações entre a água no solo e a vegetação. Além destes, um transecto de 165 m de comprimento (T0) foi demarcado para realizar medidas de calibração do método da resistividade elétrica. Neste último, três poços de 8 m de profundidade haviam sido escavados para medidas de conteúdo volumétrico de água utilizando refletômetro de domínio temporal (TDR).

Os perfis de resistividade de 275 m foram elaborados na estação chuvosa (Fevereiro) e seca (Outubro) de 2003. Os perfis de resistividade para calibração com o TDR (165 m) foram elaborados na estação chuvosa (Janeiro, Março), na transição entre as estações (Abril) e também na estação seca (Setembro).



**Figura 2.2.** Localização geográfica da Estação Ecológica de Águas Emendadas (EEAE) no mapa do Brasil. Acima, vista da EEAE e seu entorno, em Planaltina, Distrito Federal (Fonte: Google Earth). Em detalhe, é mostrada a distribuição dos três transectos (275 m) para estudo da vegetação na imagem (IKONOS, Junho 2000): Transecto 1 (T1, 47° 35'34.29" W, 15° 34' 16.03" S), Transecto 2 (T2, 47° 34' 42.71" W, 15° 33' 36.79") e Transecto 3 (T3, 47°36' 10.45" W, 15° 34' 50.81" S ). O Transecto 0 (T0; 165 m) foi utilizado para calibração do método da resistividade elétrica, a partir de medidas de conteúdo volumétrico de água coletadas com refletômetro de domínio temporal (TDR). A altitude aumenta cerca de 10 m no sentido de T3 para T2. A faixa distinta de vegetação, na diagonal da imagem IKONOS, é uma vereda (área alagável, onde o lençol freático frequentemente atinge a superfície durante a estação chuvosa).

### **3.1. Medidas de resistividade elétrica no campo**

As medidas foram realizadas com um aparelho comercialmente disponível, o medidor de resistividade Sting R1 IP com um canal de memória conectado a um sistema automático de dupla modalidade de multi-eletrodos (Advanced Geoscience, Inc, Texas, EUA). Foi utilizado um cabo com 56 eletrodos, colocado ao longo de uma linha reta, no comprimento do perfil cuja imagem seria produzida. Os eletrodos individuais foram apoiados em estacas de aço inseridas no solo. Para os três transectos de vegetação, a separação dos eletrodos foi de 5 m para atingir uma profundidade máxima do perfil de resistividade do solo de aproximadamente 37 m. Para o transecto de calibração com TDR, a separação dos eletrodos foi de 3 m, atingindo uma profundidade máxima do perfil de 23 m.

A configuração Wenner de arranjo dos eletrodos foi utilizada neste estudo. Foram tomadas duas medidas de resistividade em cada ponto de coleta, sendo usualmente aceitas diferenças inferiores a 5% entre as duas medidas. A inversão dos dados e interpretação dos perfis de resistividade foi feita usando o programa de computador EarthImager-2D desenvolvido pela Advanced Geoscience, Inc. (2004).

### **3.2. Interpolação e extração dos dados**

Os valores de resistividade para profundidades específicas do solo foram extraídos dos perfis bidimensionais de resistividade utilizando as técnicas de interpolação e extração de dados no programa de computador IDRISI kilimanjaro, versão 14.02 (Eastman 2003). Os arquivos de dados de resistividade foram convertidos em arquivos de vetores utilizando ferramentas de conversão do IDRISI. Uma triangulação de Delaunay foi produzida dos pontos de vetores de cada imagem usando o modelo de rede irregular triangulada (TIN) do referido programa. Os atributos TIN foram então interpolados para gerar uma imagem, a partir da qual os valores de resistividade ao longo de profundidades específicas foram extraídos. Os valores de



resistividade foram extraídos para as profundidades de 0, 30 cm, 100 cm e, então, em cada metro até uma profundidade máxima de 1000 cm para os transectos de vegetação e de 8000 cm para o transecto de TDR.

### **3.3. Conversão em conteúdo volumétrico de água**

O refletômetro de domínio temporal (TDR), método que permite mensurar conteúdo volumétrico de água no solo (CVA), foi utilizado neste estudo para estabelecer correspondência entre as medidas de resistividade elétrica e CVA nos solos estudados. O TDR é uma técnica que relaciona a constante dielétrica do solo ao CVA, sendo que a constante dielétrica é proporcional ao tempo requerido para um pulso de voltagem atravessar uma extensão conhecida do solo (Topp et al. 1980, Rundel e Jarrell 1991).

Medidas de resistividade elétrica foram realizadas ao longo do transecto de 165 m, no mesmo dia que as medidas de TDR, realizadas por Bezerra (2003). Os pontos de dados de resistividade mais próximos aos sensores de TDR foram obtidos através da técnica de interpolação e extração de dados descrita anteriormente. Análises de regressão foram usadas para desenvolver uma relação funcional e então converter os valores de resistividade em conteúdo volumétrico de água no solo.

### **3.4. Estimativa da água disponível para as plantas**

A água disponível para as plantas (ADP; água do solo que as raízes das plantas conseguem extrair, pois não está retida com excessiva força no solo), em cada profundidade do solo, foi estimada a partir do CVA. ADP na profundidade do solo de 0-400 cm foi calculado como descrito na equação 1 (Oliveira et al. 2005). Para as demais profundidades abaixo de 400 cm, ADP foi calculado como descrito na equação 2:

$$ADP = CVA - CVA_{\min} \text{ (equação 1)}$$

$$ADP = CVA - \theta_r \text{ (equação 2)}$$

Onde CVA é o conteúdo volumétrico de água obtido para a profundidade do solo específica, através das medidas de resistividade, seguidas pela calibração com TDR.  $CVA_{\min}$  ( $0,13 \text{ cm}^3.\text{cm}^{-3}$ ) foi o menor conteúdo volumétrico de água observado em nosso conjunto de dados.  $\theta_r$  ( $0,19 \text{ cm}^3.\text{cm}^{-3}$ ) é o conteúdo de água residual obtido através do modelo de van Genuchten aplicado aos valores dos coeficientes de retenção, determinados para os solos da área de estudo por Bezerra (2003). Os valores de  $\theta_r$  foram, respectivamente,  $0,19 \text{ cm}^3.\text{cm}^{-3}$ ,  $0,22 \text{ cm}^3.\text{cm}^{-3}$  e  $0,21 \text{ cm}^3.\text{cm}^{-3}$  para os intervalos de profundidade de 0-400 cm, 400-700 cm e 700-1000 cm. O mínimo CVA foi selecionado para a profundidade de 0-400 cm (equação 1) porque, neste intervalo do solo, os valores de CVA estimados foram frequentemente inferiores ao  $\theta_r$ . Este resultado sugere que, para este intervalo de profundidade, as plantas deste sítio são capazes de extrair água do solo a potenciais hídricos inferiores àqueles preditos nos parâmetros do modelo de van Genuchten.

ADP foi integrado nos seguintes intervalos de profundidades, de acordo com as semelhanças nos padrões espaciais de variação: 0-400 cm, 400-700 cm e 700-1000 cm. ADP de cada intervalo foi estimado como a média das estimativas de ADP entre o valor do início e do fim daquele segmento, por exemplo de 400-700 cm:

$$\text{(e.g., } ADP_{400-700\text{cm}} = 0.5 \times [(ADP_{400\text{cm}} + ADP_{700\text{cm}}) (z_{700} - z_{400})] \times 10$$

Neste caso,  $z$  é a profundidade do solo na qual ADP foi calculado,  $ADP_{400-700\text{cm}}$  é dado em unidades de mm de água e  $ADP_{400\text{cm}}$  and  $ADP_{700\text{cm}}$  em unidades de  $\text{cm}^3$  água por  $\text{cm}^3$  de solo.

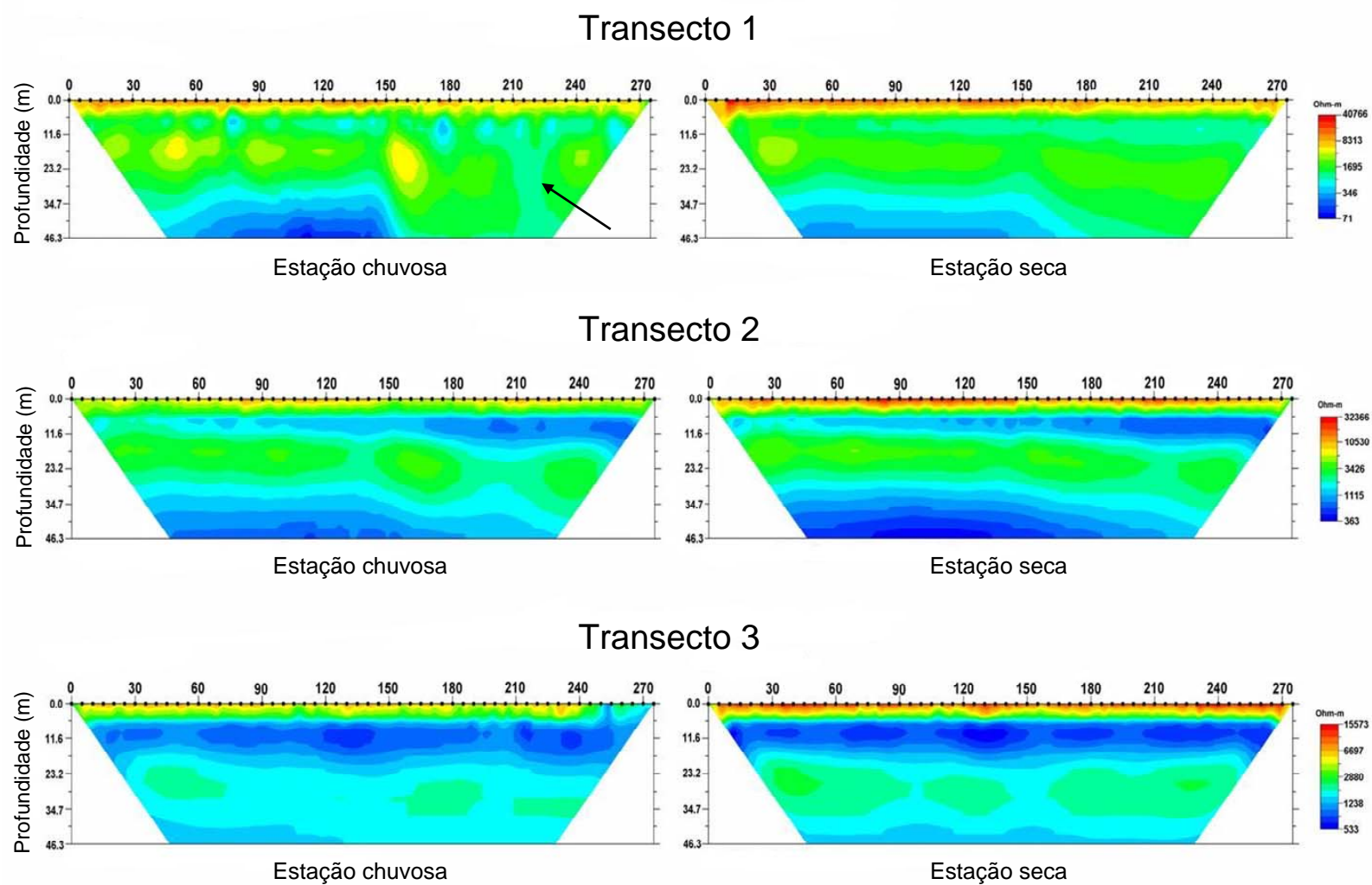
## 4. Resultados

### 4.1. Perfis de resistividade elétrica

Ampla variação espacial na distribuição de água no solo, revelada pela resistividade elétrica, foi encontrada dentro e entre os três transectos, conforme mostrado na Figura 2.3. A resistividade elétrica é inversamente proporcional à disponibilidade de água no solo. As cores vermelha e amarela, próximas à superfície, indicam valores de alta resistividade (menos água disponível). Estas cores foram intensificadas durante a estação seca, nos três transectos, mostrando que considerável quantidade de água nos primeiros 3-4 m do solo foi extraída pela vegetação.

As cores verde e azul indicam zonas de menor resistividade elétrica, ou seja, mais água disponível. Ao longo do transecto 2, uma mudança gradual nas cores, horizontalmente, entre ~5-15 m de profundidade, do azul claro (esquerda) para azul mais escuro (direita), caracteriza um gradiente de água no solo profundo. Em contraste, no mesmo intervalo de profundidade, o transecto 3 é marcado por uma faixa azul escura contínua, indicando baixa variabilidade espacial e maior disponibilidade de água.

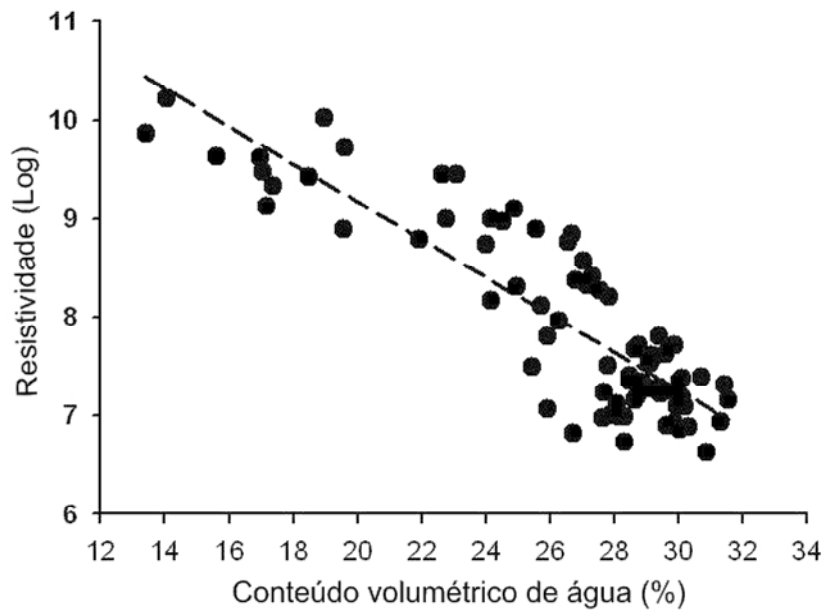
O transecto 1 é intermediário quanto à heterogeneidade e disponibilidade de água no solo. Zonas de fratura vertical aparecem nos três transectos, como o exemplo indicado com uma seta no transecto 1. Estas fraturas parecem interligar a zona saturada profunda, com a menos profunda. Os perfis bidimensionais de resistividade (Fig. 2.3) indicam, portanto, um claro contraste na distribuição espacial da resistividade elétrica entre transectos e dentro de cada transecto.



**Figura 2.3.** Perfis de resistividade elétrica para três transectos (275 m) localizados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal.

## 4.2. Calibração da resistividade com TDR

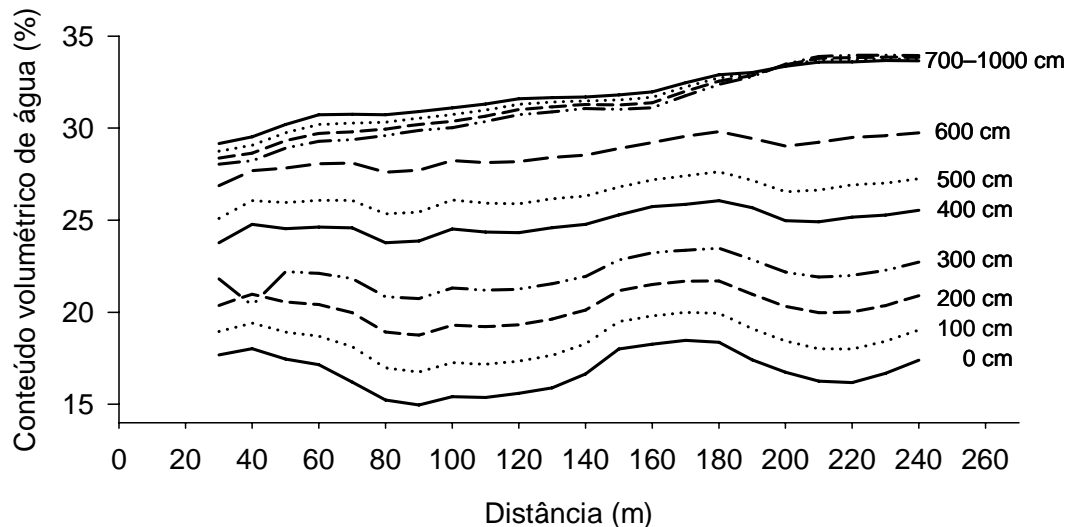
A calibração do método mostrou uma relação inversa ( $r^2=0,80$ ) altamente significativa ( $p<0.001$ ) entre a resistividade elétrica e as medidas de conteúdo volumétrico de água, tomadas pelo TDR nas mesmas profundidades (Fig. 2.4).



**Figura 2.4.** Relação entre conteúdo volumétrico de água estimado pelo refletômetro de domínio temporal (TDR) e a resistividade elétrica do solo. As medidas foram realizadas simultaneamente, nos meses de Janeiro, Março, Abril e Setembro, em um transecto (165m), localizado na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal.

A partir da regressão, foi possível converter os valores de resistividade em CVA para os solos dos três transectos de estudo da vegetação utilizando a seguinte equação:  $CVA = 12.9952 - 0.1913 \ln(\text{Resistividade})$ . A Figura 2.5 representa um exemplo da distribuição espacial de CVA, calculado a partir de medidas de resistividade elétrica, nas diferentes profundidades do Transecto 2, durante a estação seca. Nesta figura, é possível observar o aumento gradual

(horizontalmente) no CVA abaixo de 700 cm de profundidade, do início para o fim do transecto (250 m). Neste gradiente, o CVA atingiu valores superiores a 30% em grande parte do transecto. No intervalo de 0-200 cm, CVA foi frequentemente observado entre 15-20%.



**Figura 2.5.** Conteúdo volumétrico de água (0-10 m de profundidade), na estação seca (Outubro 2003), estimado a partir de medidas de resistividade elétrica do solo no transecto 2 (275 m), localizado na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal.

### 4.3. Água disponível para as plantas

Finalmente, o conteúdo residual de água (ou CVA mínimo, no caso de 0-400 cm de profundidade) foi subtraído do CVA para estimar os valores de água disponível para as plantas (ADP). Os valores de ADP variaram de cerca de 70 mm a 360 mm. A distribuição espacial de ADP foi, em geral, muito similar entre as estações seca e chuvosa (Fig. 2.6, a-c). O intervalo de 0-400 cm de profundidade apresentou a maior diferença sazonal na água disponível. Neste intervalo, ADP na estação seca foi reduzido de 20 a 50% em relação à estação chuvosa. O maior consumo de água pelas plantas no intervalo de 0-400 cm reflete a maior

concentração de raízes nos primeiros metros dos solos de Cerrado. Estudo de distribuição de raízes em área de cerrado denso na Reserva RECOR-IBGE (ca. 70 km da EEAE) mostrou que mais de 90% das raízes finas está no primeiro metro do solo (Oliveira et al. 2005). Da mesma forma, nos estudos de Castro e Kauffman (1998), cerca de 70% da biomassa de raízes (1-30 mm) do Cerrado foi encontrada nos primeiros 30 cm do solo.

No intervalo de 700-1000 cm de profundidade, ADP na estação chuvosa foi inferior à estação seca nos transectos 2 e 3 (Fig. 2.6, b-c). Estudo de Oliveira et al. (2005), na RECOR, demonstrou que a recarga dos compartimentos mais profundos do solo (400-750 cm) ocorreria apenas após cerca de 100 dias após o início da estação chuvosa. O padrão reverso observado no presente estudo, portanto, parece ser reflexo deste atraso na recarga das camadas mais profundas do solo, conforme discutido por Oliveira et al. (2005).

Diferença marcante na disponibilidade e, principalmente, na variação espacial de ADP foi encontrada entre os três transectos. Os menores valores de ADP foram frequentemente encontrados no transecto 2 e os maiores valores no transecto 3, enquanto o transecto 1 apresentou valores intermediários (Tabela 2.1). O transecto 2 foi marcadamente mais heterogêneo na variação espacial de ADP (Fig. 2.6, b). Neste transecto, ADP apresentou dois picos no intervalo de 0-400 cm. Já no intervalo de 400-700 cm e 700-1000 cm, ADP aumentou progressivamente do início para o fim do transecto, indicando um claro gradiente de água em profundidade. Por outro lado, no transecto 3, as variações espaciais em ADP foram menos marcantes que no transecto 2 (Fig. 2.6, c).

A heterogeneidade espacial em ADP pareceu corresponder claramente às variações topográficas entre transectos. O transecto 3, localizado em menor altitude (mais próximo à vereda) e com menor variação topográfica apresentou a menor variabilidade em ADP. O transecto 2, mais distante da vereda, apresenta maior variação topográfica. A altitude diminui gradativamente até o eletrodo 56.

Tabela 2.1. Amplitude dos valores de água disponível para as plantas (ADP), na estação seca (Outubro 2003), para os três transectos de estudo na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal.

	ADP		ADP		ADP	
	0-400 cm		400-700 cm		700-1000 cm	
	Mín	Máx	Mín	Máx	Mín	Máx
Transecto 1	93	215	129	206	239	343
Transecto 2	69	180	149	234	227	384
Transecto 3	148	227	183	220	344	382

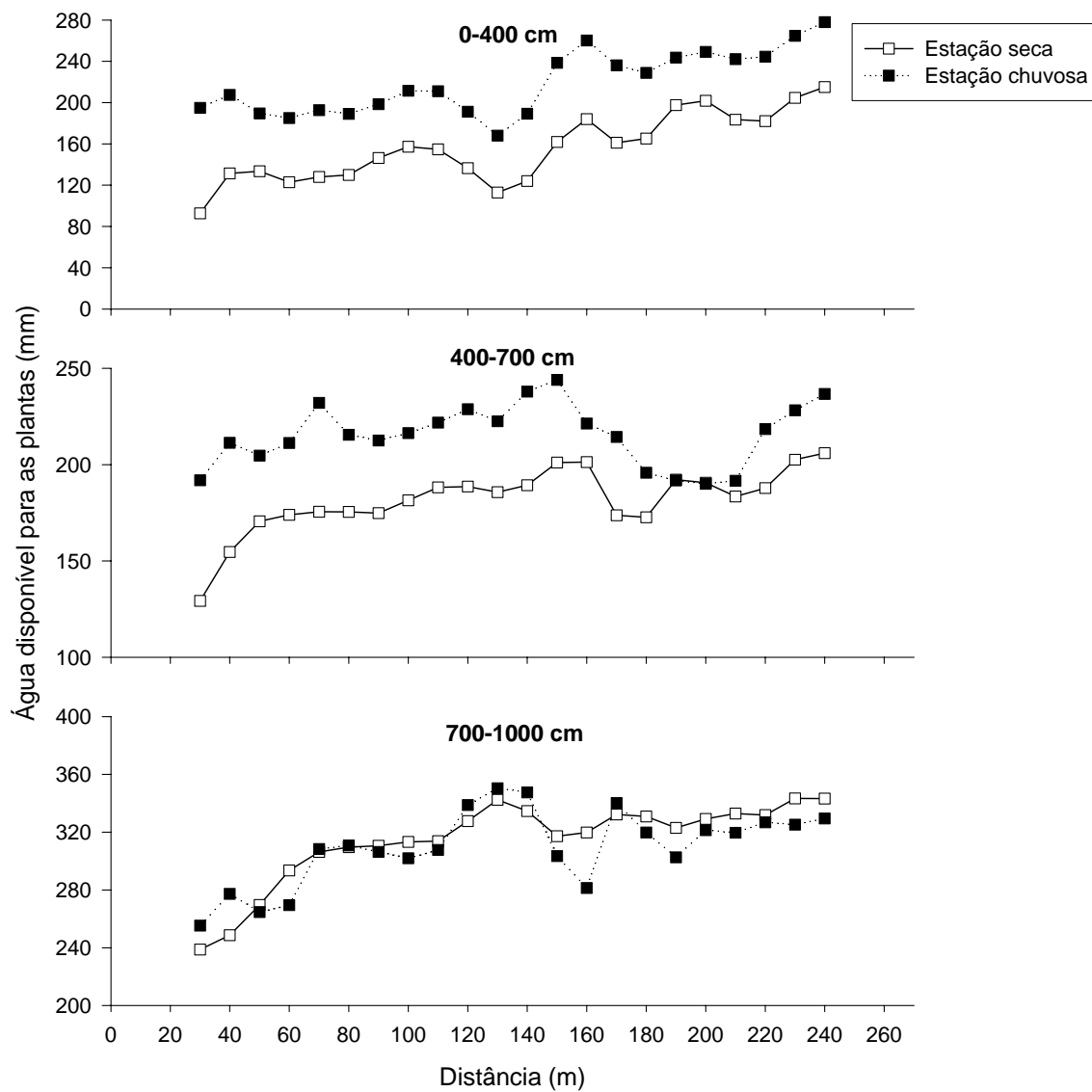
## 5. Conclusões

(1) A aplicação do método da resistividade elétrica permitiu acesso à heterogeneidade espacial da água nos solos do cerrado estudado, em amplas distâncias horizontais (275 m) e grande profundidade (10 m). O esforço de campo requerido para elaboração dos perfis de resistividade é consideravelmente menor, quando comparado aos métodos comumente utilizados para estimar água no solo, em estudos ecológicos. Além disto, a técnica não é destrutiva. O método para estimar água disponível para as plantas a partir de perfis de resistividade elétrica constitui uma ferramenta potencial a ser utilizada em estudos de Ecologia vegetal.

(2) As medidas de resistividade elétrica revelaram que os três transectos de estudo apresentam diferenças na disponibilidade e na variação espacial de água no solo. Estas diferenças foram relacionadas às variações topográficas da área. Considerando principalmente o intervalo de 0-400 cm do solo, nas duas estações, o transecto 3 foi menos heterogêneo e teve mais água disponível, o transecto 1 foi intermediário e o transecto 2 foi mais heterogêneo e teve menos água disponível no solo.

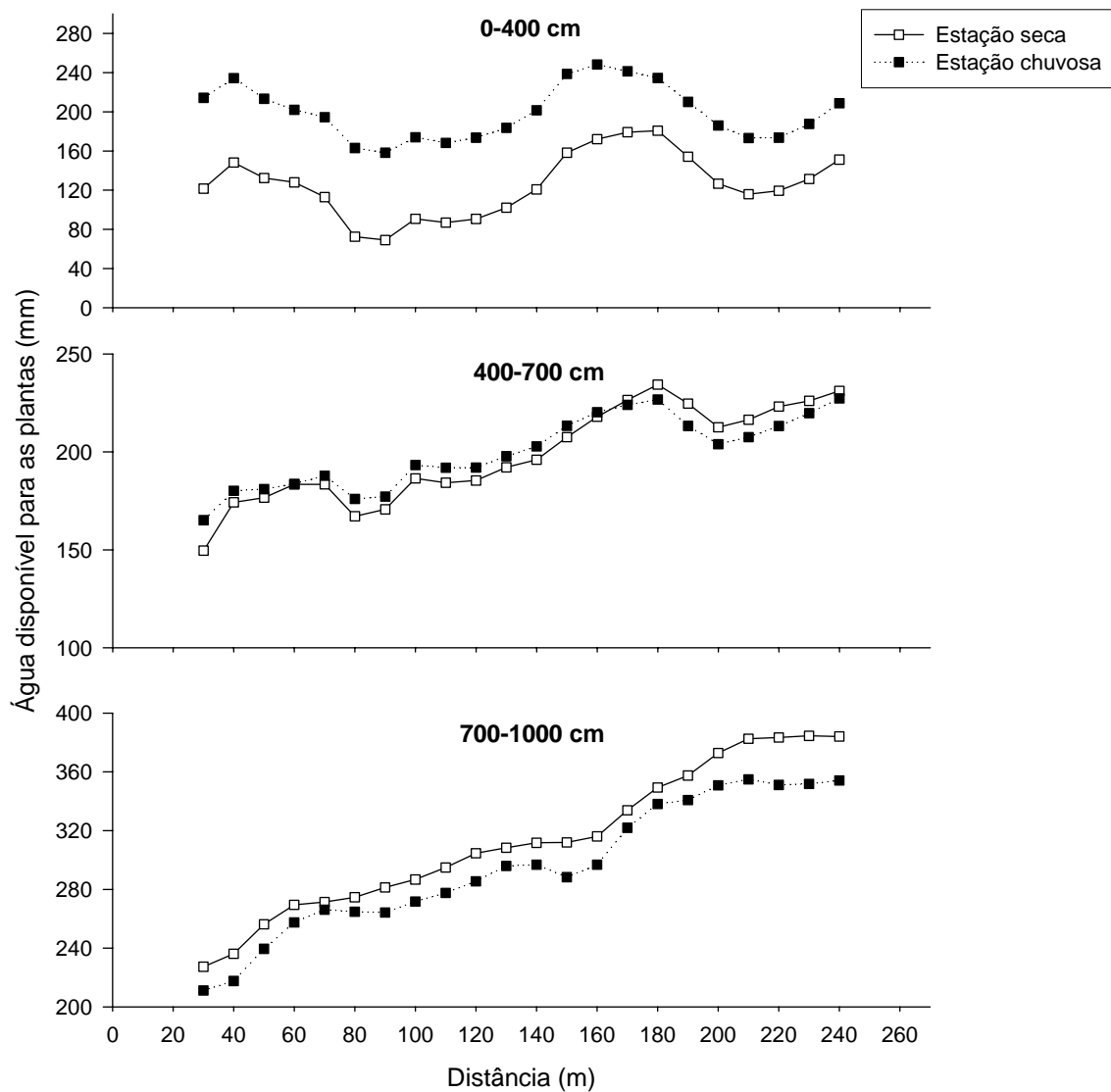


A.



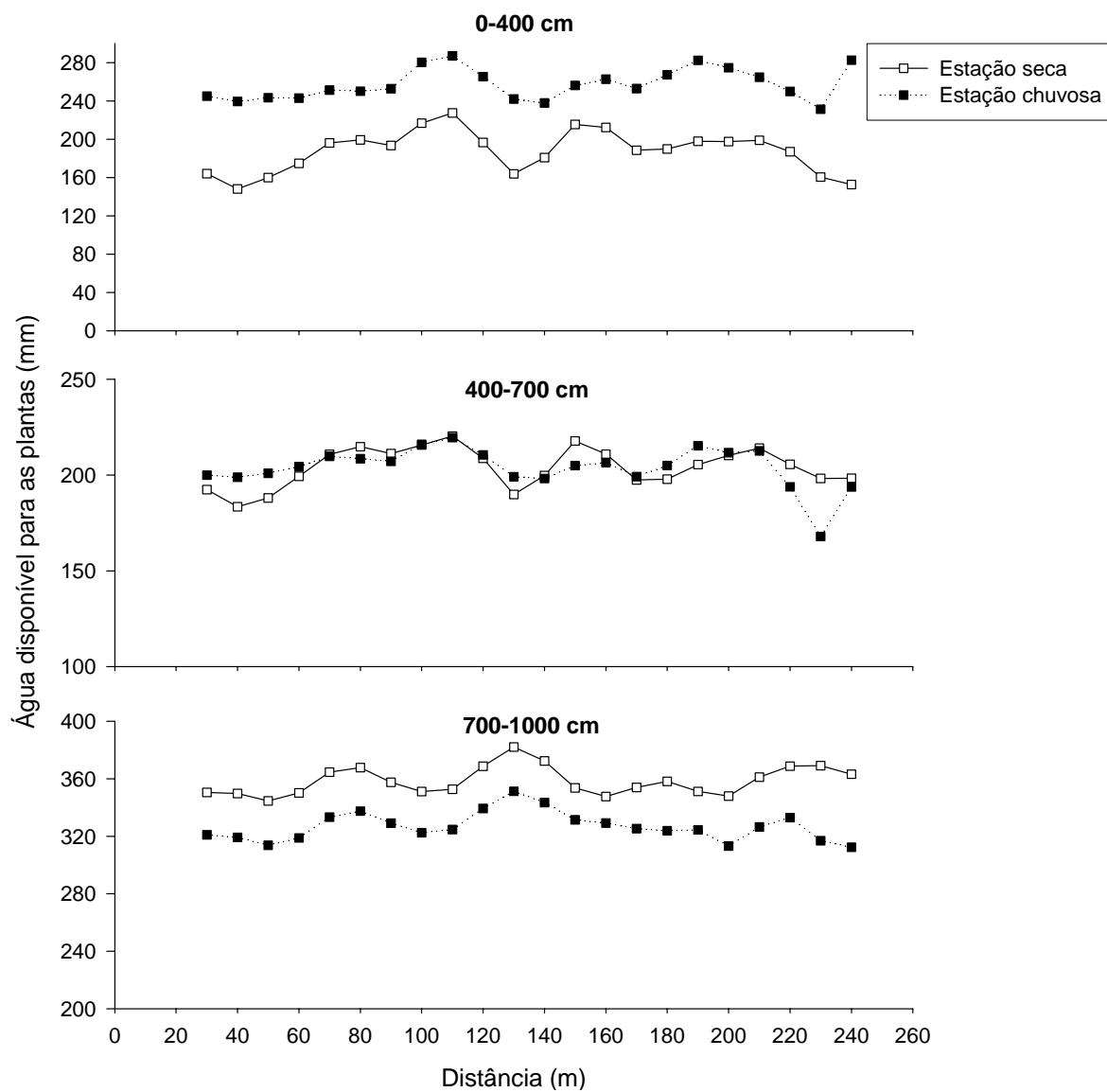
**Figura 2.6.** Água disponível para as plantas (ADP) nas estações seca (Outubro 2003) e chuvosa (Fevereiro 2003) ao longo do Transecto 1, localizado na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal.

B.



**Figura 2.6.** Água disponível para as plantas (ADP) nas estações seca (Outubro 2003) e chuvosa (Fevereiro 2003) ao longo do Transecto 2, localizado na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal.

C.



**Figura 2.6.** Água disponível para as plantas (ADP) nas estações seca (Outubro 2003) e chuvosa (Fevereiro 2003) ao longo do Transecto 3, localizado na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal.

## Referências bibliográficas

- Castro EL, Kauffman JB (1998) Ecosystem structure in the Brazilian Cerrado: a vegetation gradient of aboveground biomass, root mass and consumption by fire. *J Trop Ecol* 14: 263-283.
- Eastman JR (2003) IDRISI Kilimanjaro. Clark Labs, Clark University, Worcester, Massachusetts, USA.
- Griffiths DH, Baker RD (1993) Two-dimensional resistivity imaging and modeling in areas of complex geology. *J Appl Geophys* 29: 211-226.
- Herman R(2001) An introduction to electrical resistivity in geophysics. *Am. J. Phys.* 69 (9): 943-952.
- Jackson RB, Jobbágy EG, Avissar R, Roy SB, Barrett DJ, Cook CW, Farley KA, le Maitre DC, McCarl BA, Murray BC (2005) Trading Water for Carbon with Biological Carbon Sequestration. *Science* 310, 1944 DOI: 10.1126/science.1119282.
- Loke MH, Baker RD (1996) Rapid least-squares inversion of apparent resistivity pseudosections using a quasi-Newton method. *Geophys Prospect* 44: 131-152.
- Loke MH, Acworth I, Torleif D (2003) A comparison of smooth and blocky inversion methods in 2D electrical imaging surveys. *Exploration geophysics* 34: 182-187.
- Ojelabi EA, Badmus BS, Salau AA (2002) Comparative analysis of Wenner and Schlumberger methods of geoelectric sounding in subsurface delineation and ground water exploration – A case study. *J Geol Soc India* 60: 623-628.
- Oliveira-Filho AT, Ratter JA (2002) Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado biome. In: Oliveira OS, Marquis RJ (eds) *The cerrados of*

- Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna. Columbia University Press, New York, pp 91–120.
- Oliveira RS, Bezerra L, Davidson EA, Pinto F, Klink CA, Nepstad DC, Moreira A (2005) Deep root function in soil water dynamics in Cerrado savannas of central Brazil. *Funct Ecol* 19: 574–581.
- Reatto A, Correia JR, Spera ST (1998) Solos do bioma Cerrado: aspectos pedológicos. In: Sano SM, Almeida SP (eds), *Cerrado: ambiente e flora*. EMBRAPA-CPAC, Planaltina, Brazil, pp 47-86.
- Rundell PW, Jarrell WM (1991) Water in the environment. In: Pearcy RW, Ehleringer J, Mooney HA, Rundel PW (eds.) *Plant physiological ecology: field methods and instrumentation*. Chapman and Hall, USA, pp 29-56.
- Seaton WJ, Burbey TJ (2002) Evaluation of two-dimensional resistivity methods in a fractures crystalline-rock terrace. *J Appl Geophys* 51: 21-46.
- Sharma PV (1997) *Environmental and Engineering Geophysics*, Cambridge University Press, New York, USA.
- Silva LBP da (2003) Disponibilidade de água para as plantas e evapotranspiração em um cerrado denso, um cerrado ‘strictu sensu’ e uma pastagem plantada. Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília, Brasília. 42 p.
- Telford WM, Geldart LP, Sheriff RE (1990) *Applied Geophysics*. 2<sup>a</sup> ed., Cambridge University Press, UK.
- Topp GC, Davis JL, Annan AP (1980) Electromagnetic determination of soil water content: measurement in coaxial transmission lines. *Water Resources Research* 16: 574-582.

Zhou QY; Shimada J; Sato A (2001) Three-dimensional spatial and temporal monitoring of soil water content using electrical resistivity tomography. *Water Resources Research*, 37 (2) 273-286.

# VARIAÇÃO ESPACIAL NA ESTRUTURA DA VEGETAÇÃO LENHOSA LIGADA À ÁGUA DISPONÍVEL ÀS PLANTAS EM UM CERRADO DO BRASIL CENTRAL

## Resumo

As savanas tropicais geralmente exibem grande heterogeneidade espacial na estrutura da vegetação. Os fatores ambientais determinantes de tal variabilidade vêm sendo extensivamente debatidos. Padrões em fina escala da umidade do solo, particularmente nas camadas mais profundas do solo, não têm sido bem investigados como fatores possivelmente influenciando nos padrões de vegetação das savanas. Neste estudo, foi investigado o papel da disponibilidade e heterogeneidade da água do solo em determinar a estrutura da vegetação em uma área da savana brasileira ("Cerrado"). O objetivo principal foi determinar se as variações espaciais da água no solo, em escala de dezena de metros, dentro de uma mesma fisionomia, estão ligadas aos padrões da estrutura da vegetação lenhosa. Foi utilizada uma abordagem metodológica inovadora para converter dados interpolados de resistividade elétrica do solo em conteúdo volumétrico de água e, então, avaliar a variação espacial e temporal da água disponível para as plantas (ADP). A variação espacial em ADP e nos atributos estruturais da vegetação lenhosa foram medidos ao longo de três transectos de 275 m, em um cerrado denso. A posição da planta, altura, circunferência basal e as dimensões da copa foram examinadas dentro de 22 parcelas de 100m<sup>2</sup> centrados no transecto de resistividade. O índice de área foliar foi estimado através de fotografias hemisféricas a cada 10 m. A heterogeneidade espacial foi avaliada através de medidas de autocorrelação espacial (Coeficiente I de Moran) em ADP e na estrutura da vegetação. Comparações com modelos nulos sugerem que os indivíduos estão distribuídos aleatoriamente sobre o transecto com maior ADP e baixa heterogeneidade, e de modo agregado no transecto mais seco e heterogêneo. A densidade de plantas foi relacionada positivamente com ADP. Atributos da vegetação, indicadores de biomassa, exibiram padrão de variação espacial muito similar ao

padrão de variação espacial de ADP. As médias para as parcelas de 100 m<sup>2</sup> para todos os atributos da vegetação foram correlacionadas negativamente com ADP no solo profundo (abaixo de 400 cm) nos três transectos. As correlações negativas sugerem maior absorção de água do solo profundo (até 1000 cm) por plantas com maior estatura. Esta pesquisa revelou forte variabilidade espacial em escala fina (dezenas de metros) na água disponível no solo, a qual foi intimamente relacionada à heterogeneidade estrutural da vegetação desta savana.

## **Abstract**

Tropical savannas commonly exhibit large spatial heterogeneity in vegetation structure. Fine-scale patterns of soil moisture, particularly in the deeper soil layers, have not been well investigated as factors possibly influencing vegetation patterns in savannas. Here we investigate the role of soil water availability and heterogeneity related to vegetation structure in an area of the Brazilian savanna (“Cerrado”). Our main objective was to determine whether spatial variations of soil water at the scale of tens of meters, horizontally, and up to 10m depth, are coupled to patterns of vegetation structure. We have applied a novel methodological approach to convert interpolated data of soil electrical resistivity to volumetric water content, and then assessed the spatial and temporal variation of plant available water (PAW). Spatial variation in ADP and structural attributes of the woody vegetation were measured along three 275 m transects which had not showed any obvious vegetation structural gradient. Plant position, height, basal circumference, and crown dimensions were surveyed within 22 100m<sup>2</sup> plots centered on the resistivity transect. Leaf area index was estimated every 10 m using hemispherical photographs. Spatial heterogeneity was evaluated through measurements of spatial autocorrelation in both PAW and vegetation structure. Comparisons with null models suggest that plants were randomly distributed over the transect with greater PAW and low ADP heterogeneity, and clustered in the driest and most heterogeneous transect. Plant density was positively related with PAW. Some vegetation attributes exhibited spatial variation pattern very similar to PAW spatial variation. Averages for 100 m<sup>2</sup> plots for all vegetation



attributes were negatively correlated with PAW below 400 cm in the three transects, suggesting a greater water uptake from the deep soil by plants with greater stature. Our study revealed strong PAW spatial variability at the fine-scale in our study site, which was intimately related to vegetation structural heterogeneity of this savanna.

## 1. Introdução

As savanas tropicais são caracterizadas por imensa heterogeneidade espacial na estrutura da vegetação, onde um mosaico de alta e baixa cobertura é criado pela proporção variada das plantas lenhosas espalhadas em uma matriz graminosa (Sarmiento 1984). A maioria dos estudos abordando padrões espaciais na vegetação das savanas foi conduzida em áreas áridas ou semi-áridas. Nestas áreas, a redistribuição espacial do escoamento superficial em locais com maior densidade de plantas gera um *feedback* positivo e contribui para a formação de padrões estruturais (Hillerislanders et al. 2001; Bromley et al. 1997).

Heterogeneidade dos recursos (água e nutrientes) e distúrbios (fogo e herbivoria) são os principais fatores supostos como controladores da estrutura das savanas (Frost et al. 1986). Na última década, pesquisas em savanas expuseram amplos gradientes espaciais na estrutura da vegetação associados à disponibilidade de água, inferida por gradientes da precipitação (Sankaran et al. 2005; Caylor et al. 2004 a, b; Privette et al. 2004; Scholes et al. 2004, 2002; Williams et al. 1996). Uma análise, em escala continental, ao longo de savanas áridas e semi-áridas, na África, indicou que a disponibilidade de água limita a cobertura lenhosa da vegetação, enquanto distúrbios controlam a cobertura abaixo do máximo que seria determinado pela precipitação (Sankaran et al. 2005). Enquanto estes estudos têm demonstrado, claramente, incremento na estrutura da vegetação em função de crescente disponibilidade de água, a heterogeneidade em escala fina em relação à distribuição local da água do solo tem sido pouco explorada.

A savana brasileira, localmente conhecida como "Cerrado", é caracterizada por uma variedade de tipos fisionômicos que varia de campos, sem a presença de árvores, a florestas de dossel quase completamente fechado (Oliveira-Filho e Ratter 2002). Os diferentes tipos fisionômicos são distribuídos, ao longo da paisagem, em mosaicos ou gradientes e diferem, entre si, em relação à densidade de plantas, área basal, cobertura e altura do dossel

(Eiten 1972; Ribeiro e Tabarelli 2002). Estudos prévios conduzidos no Cerrado revelaram diversos fatores ambientais co-variando com as características estruturais da vegetação, tais como disponibilidade de nutrientes nas camadas superficiais do solo (Goodland e Pollard 1973) e distúrbio pelo fogo (Moreira 2000). Um dos poucos estudos relacionando a estrutura espacial da vegetação de Cerrado à variação da água subterrânea foi conduzido em área próxima a uma área alagável, que serviu de referência para inferir a distância vertical do lençol freático (Oliveira-Filho et al. 1989). Os resultados desse estudo indicaram que as características estruturais da vegetação co-variaram especialmente com a profundidade do lençol freático. Embora os resultados destas pesquisas tenham contribuído para elucidar os fatores que governam a heterogeneidade estrutural no Cerrado, este tópico ainda permanece pouco compreendido.

Há um consenso crescente de que muitos fatores estão interagindo, em várias escalas espaciais e temporais, para moldar os padrões da vegetação nas savanas (Silva et al. 2001, Jeltsch 2000). Entretanto, a umidade do solo é freqüentemente reconhecida como o recurso mais importante afetando a estrutura e organização da vegetação em diferentes ecossistemas (e.g. Rodrigues-Iturbe 2001). Particularmente nos ecossistemas savânicos, sujeitos a longos períodos de seca, a fonte de água de reservatórios profundos do solo deve ser um fator importante a ser considerado (Oliveira et al. 2005, Rawitscher 1948).

Neste contexto, o foco deste trabalho é sobre o papel da disponibilidade e heterogeneidade da água do solo em estruturar comunidades de plantas lenhosas do Cerrado. Em particular, foi investigada a associação entre a variação espacial da água disponível para as plantas (ADP) e as características estruturais da vegetação. A distribuição espacial de ADP ao longo de três transectos de 275 m foi determinada com o uso de perfis bidimensionais de resistividade elétrica. Os detalhes da calibração e da aplicação desta técnica

para determinação da água disponível para as plantas estão descritos no Capítulo 2.

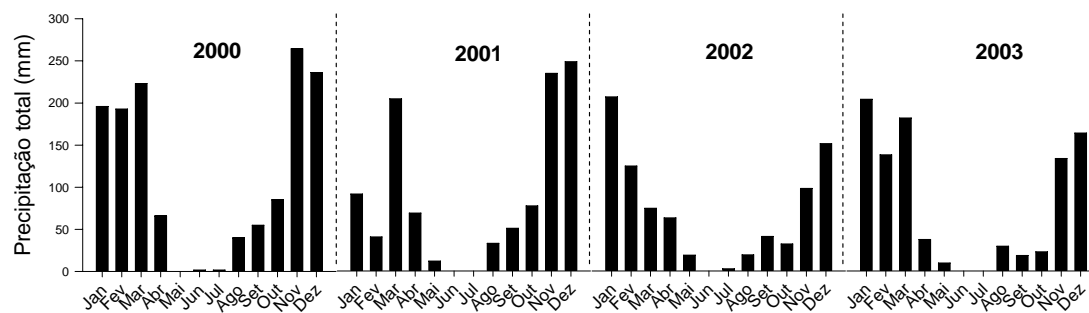
A abordagem deste estudo foi descrever a heterogeneidade espacial de ADP, em nível de paisagem, através de medidas da estrutura espacial. Forte estrutura é associada com heterogeneidade espacial e fraca estrutura espacial com homogeneidade ou ausência de padrões espaciais. Inicialmente, foram feitas análises descrevendo a estrutura espacial da água disponível para as plantas ao longo de transectos de 275 m, usando índices de autocorrelação espacial (Coeficiente I de Moran). Uma vez que a heterogeneidade espacial de ADP foi estabelecida, foi descrita a heterogeneidade espacial dos parâmetros estruturais da vegetação. Então, foram investigadas possíveis similaridades nos padrões, intensidade e escalas da organização espacial entre os parâmetros estruturais da vegetação e ADP. Padrões espaciais na distribuição das plantas foram também investigados através de comparações com modelos nulos. Finalmente, correlações de Pearson, com os graus de liberdade corrigidos para autocorrelação espacial, foram usadas para demonstrar a variação nos padrões dos atributos estruturais da vegetação com a água disponível no solo em várias profundidades.

## **2. Área de Estudo**

O estudo foi conduzido na Estação Ecológica de Águas Emendadas (EEAE), localizada no centro de distribuição do Cerrado, aproximadamente 50 quilômetros de Brasília (Fig. 2.2). O clima da região é fortemente sazonal com uma estação seca de aproximadamente cinco meses (maio a setembro). Cerca de 90% da precipitação anual ocorre entre outubro e março (Fig. 3.1). A precipitação média anual é 1453 mm, baseada no registro de 22 anos. A temperatura média anual de 15°C (mínima) e 30° C (máxima). Os solos são latossolos profundos com porcentagem elevada da argila (Reatto et al. 1998). Silva (2003) determinou porcentagem de argila entre 71 e 83%, para

profundidades do solo entre 30 e 600 cm, em uma área de cerrado denso na EEAE.

A reserva abrange uma variedade de fisionomias do cerrado, variando de campos abertos a florestas. O estudo foi conduzido em um cerrado classificado como cerrado "sensu stricto" (Oliveira-Filho e Ratter 2002). Este tipo de cerrado é dominado por árvores e arbustos, apresentando também uma quantidade moderada de vegetação herbácea. A área estudada é notavelmente densa. No presente estudo, a densidade local de plantas lenhosas foi estimada em 4342 plantas.ha<sup>-1</sup>, considerando árvores e arbustos com circunferência, a 30 cm do solo,  $\geq 9$  cm. O grau de cobertura de copa foi superior a 40%.



**Figura 3.1** Precipitação mensal nos anos de 2000 a 2003. Dados obtidos na Estação meteorológica da Embrapa Cerrados (Estação Chapada), localizada próxima dos sítios de estudo (15°35'30" S, 47°42'30" W).

### 3. Métodos

Foram estabelecidos três transectos de 275 m ao longo da área de estudo (Figura 2.2; T1, T2 e T3). Os transectos mais distantes entre si (T3 e T2) estavam separados por 1800 m. Todos estavam localizados em cerrado "sensu stricto" denso. Estes transectos foram, inicialmente, tratados como réplicas, uma vez que nenhum gradiente estrutural óbvio tinha sido observado na vegetação. Ao longo dos transectos, foram realizadas as medidas da vegetação.

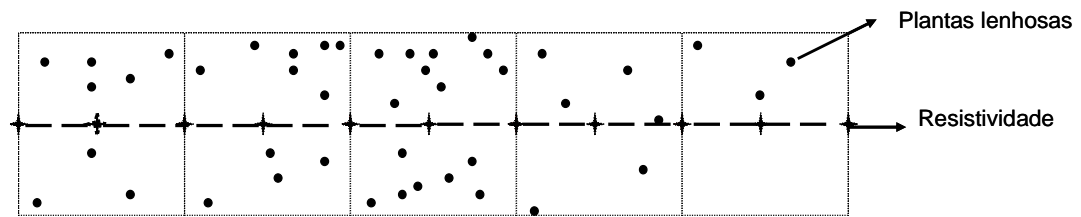
As estimativas de ADP, através da resistividade elétrica do solo, na estação chuvosa (Fevereiro 2003) e seca (Outubro 2003) estão descritas no Capítulo 2.

### **3.1. Medidas da vegetação**

A vegetação foi estudada em transectos de 10 m x 220 m, subdivididos em 22 parcelas de 10 m x 10 m, centralizados no perfil de resistividade (Fig. 3.2). Todas as árvores e arbustos grandes, com circunferência igual ou maior a 9 cm (0,3 m do nível do solo) foram incluídas. O critério para inclusão da espécie foi o mesmo adotado por Ratter et al. (2000, 2003), onde arbustos grandes são definidos como espécies capazes de atingir 1,5 m de altura e 3 cm de diâmetro basal.

As plantas dentro das parcelas foram mapeadas (coordenadas XY), marcadas com etiqueta permanente e identificadas em nível de espécie. Para cada indivíduo, foram medidos a altura total, a circunferência basal (0,30 m do solo), a profundidade da copa e os eixos maiores e menores das copas. A profundidade da copa foi obtida pela diferença entre altura total da planta e altura do menor nível da folhagem. O volume da copa das plantas individuais foi calculado como um elipsóide.

Não foi possível estimar biomassa diretamente, devido ao fato de não haver, até o momento, equações alométricas apropriadas para a ampla variedade arquitetural de plantas do Cerrado. A soma de altura, soma de área basal, soma de altura x área basal, soma de profundidade da copa e soma de volume da copa por parcela foram então usadas como indicadores aproximados de biomassa da parcela. Enquanto os valores médios por parcela são matematicamente independentes da densidade de plantas, as somas incluem o efeito combinado da densidade e da arquitetura.



**Figura 3.2.** Esquema de amostragem dos transectos de estudo da vegetação (10 m x 220 m) com os perfis de resistividade elétrica demarcados no centro. Cada parcela tem 10 m x 10 m. Os sensores para medidas de resistividade são instalados a cada 5 m.

Em cada transecto, foi estimado o índice de área foliar (IAF) através de fotografias hemisféricas (Bréda 2003), tomadas a uma altura de 0,40 m, a cada 10 m do transecto. As fotografias foram tomadas durante três diferentes períodos: Julho 2002 (meio da estação seca), Fevereiro 2003 (meio-fim da estação úmida) e Dezembro 2003 (meio da estação úmida). Foi utilizada uma lente olho de peixe Nikon, com campo de visão de 180°, acoplada a uma câmera fotográfica digital Nikon Coolpix 950. O programa de computador ‘Gap Light Analyzer’, versão 2.0, foi usado para computar IAF (Frazer et al 1999).

### 3.2. Análises estatísticas

Os atributos da vegetação foram primeiramente caracterizados com análise estatística descritiva usando a rotina estatística do programa de computador Sigma Plot for Windows, versão 9.01.

Para determinar se a variação espacial nos atributos da vegetação estava relacionada à distribuição de ADP, a primeira etapa foi caracterizar a estrutura espacial em ADP. Correlogramas de Moran e semivariogramas (Legendre e Legendre 1998) foram usados para avaliar o padrão espacial de ADP; entretanto, somente as análises de Moran são apresentadas porque fornecem acessibilidade a um teste estatístico de significância. Ao calcular o coeficiente I de Moran, mede-se a correlação espacial, avaliando a similaridade entre

amostras de ADP ou de atributos da vegetação, em função da distância espacial (Legendre e Legendre 1998).

Os coeficientes I de Moran variam geralmente entre -1 e 1 para máxima autocorrelação negativa e positiva, respectivamente. Os valores de Moran significativamente diferentes de zero indicam similaridade (para coeficientes positivos) ou dissimilaridade (para coeficientes negativos) maiores do que o esperado ao acaso (Diniz-Filho et al. 2003). A distância espacial, ao longo dos transectos, foi dividida em sete classes (20, 40, 60, 80, 110, 140 e 210 m). As classes de distância foram definidas de modo a maximizar a similaridade no número de pares de observações, os quais variaram de 27 a 47 pares. Este critério forneceu o mesmo poder nos testes de significância em todas as classes de distância (Diniz-Filho et al. 2003).

Os correlogramas foram construídos plotando-se os coeficientes I de Moran em função da distância espacial. O correlograma como um todo foi considerado significativo ( $\alpha=0,05$ ) aplicando o critério de Bonferroni (Legendre e Legendre 1998), ou seja, quando pelo menos um dos coeficientes era significativo em  $\alpha/k$ , onde  $k$  é o número de classes de distância. Os padrões espaciais nos atributos da vegetação foram avaliados usando somente a análise de Moran. Os correlogramas foram então usados para comparar a variação espacial em ADP com a variação espacial nos atributos da vegetação. As análises espaciais foram executadas com o programa de computador Spatial Analysis in Macroecology, versão 1.1. (Rangel et al. 2005).

A variação espacial na densidade de plantas, dependente da escala, foi analisada através da abordagem de modelos nulos. A distribuição de variância observada na densidade de plantas foi comparada à variância esperada sob a hipótese de distribuição aleatória das plantas. Foram geradas 6000 permutações aleatórias da distribuição de plantas individuais, ao longo de cada transecto e, em cada permutação, o transecto de 275 m foi subdividido em parcelas variando de 50 m<sup>2</sup> a 500 m<sup>2</sup>. Para todas as simulações, o número total de plantas individuais dentro de cada transecto foi conservado.



As simulações foram realizadas utilizando o programa de computador Matlab, versão 7.0. A significância dos padrões espaciais observados na densidade de plantas foi determinada comparando-se a variação espacial observada com a amplitude dos valores obtidos nas análises simuladas do padrão espacial (Caylor et al. 2003). Observações da variância na densidade maiores que o intervalo de confiança (95%) obtido nas simulações aleatórias indicaram a presença de padrões espaciais significativos dentro das observações, em cada escala espacial da análise.

Para complementar as análises de Moran, foram também conduzidas análises de correlação de Pearson para quantificar o grau de associação entre ADP e atributos da vegetação. Como a presença de autocorrelação espacial entre as variáveis pode inflar o erro tipo I dos testes estatísticos de significância, foi aplicada a correção dos graus de liberdade com o teste de correlação modificado de Duttillleul (Legendre et al. 2002), usando o programa de computador Spatial Analysis in Macroecology, versão 1.1 (Rangel et al. 2005). Esta análise de correção foi aplicada sempre que o coeficiente I de Moran demonstrou autocorrelação espacial clara entre as variáveis investigadas. Os atributos da vegetação usados para as análises de correlação foram expressos como o valor médio ou a soma total por parcela (100 m<sup>2</sup>). Os valores médios representam as plantas individuais nas parcelas, enquanto as somas adicionam o efeito da densidade de plantas e, indiretamente, servem como indicadores aproximados da biomassa total nas parcelas.

## **4. Resultados**

### **4.1. Estrutura da vegetação**

A estatística descritiva para cada atributo da vegetação é mostrada na Tabela 3.1. Nenhuma diferença marcante foi observada entre os três transectos para as médias de densidade de plantas, altura da planta, área basal,

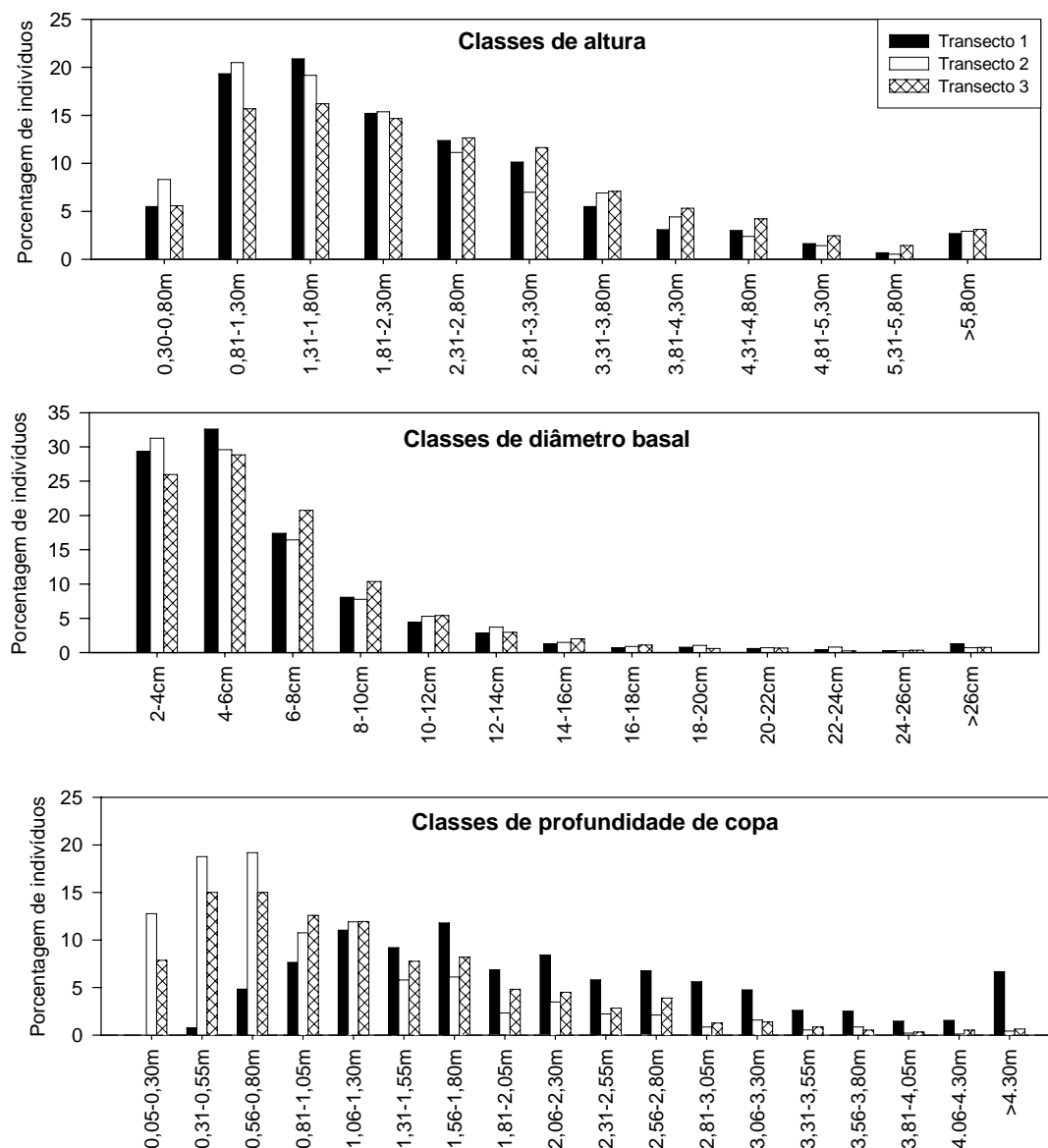
profundidade e volume da copa. A densidade de plantas variou de 31 a 71 plantas por 100 m<sup>2</sup>.

**Tabela 3.1.** Estatística descritiva para os atributos estruturais da vegetação lenhosa em três transectos (10 m x 220 m), localizados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal.

	Transecto 1	Transecto 2	Transecto 3
<b>Atributos</b>			
<b>Densidade Plantas /100-m<sup>2</sup></b>			
Min-Max	31-71	28-61	33-63
Mediana	46	45	42
Média	47	43	43
	(n= 1035)	(n=950)	(n=953)
<b>Altura da planta (m)</b>			
Min-Max	0,40-10,00	0,30-10,50	0,39-12,00
Mediana	2,00	1,90	2,30
Média	2,32	2,24	2,57
<b>Área basal (cm<sup>2</sup>)</b>			
Min-Max	6-1184	6-748	6-1108
Mediana	20	20	24
Média	48	48	49
<b>Prof. de copa (m)</b>			
Min-Max	0,05-6,56	0,05-5,10	0,05-6,50
Mediana	1,03	0,80	1,05
Média	1,27	1,08	1,27
<b>Volume de copa (m<sup>3</sup>)</b>			
Min-Max	0,020-2606	0,008-2064	0,004-2994
Mediana	8,80	4,42	7,51
Média	43,89	43,34	38,09
<b>Índice de área foliar</b>			
	(n=22)	(n=22)	(n=22)
IAF – Julho (2002)			
Min-Max	0,33-1,23	0,36-1,84	0,44-1,38
Mediana	0,86	0,88	0,73
Média	0,80	0,95	0,79
cv (%)	33	42	28
IAF – Fevereiro (2003)			
Min-Max	0,39-1,35	0,44-1,41	0,50-1,42
Mediana	0,81	0,89	0,88
Média	0,85	0,93	0,87
cv (%)	29	27	26
IAF – Dezembro (2003)			
Min-Max	0,44-1,14	0,48-1,66	0,61-1,42
Mediana	0,81	0,90	0,87
Média	0,83	0,92	0,87
cv (%)	21	30	23

<sup>cv</sup> coeficiente de variação

Distribuições de frequência mostraram que os três transectos tiveram maior proporção de plantas representadas nas classes de altura entre 0,80 e 3,30 m e nas classes de diâmetro entre 2 e 8 cm (Fig. 3.3). O transecto 1 teve proporção ligeiramente maior de profundidade de copa nas classes maiores (> 1,5 m), em relação aos outros dois transectos. Grande amplitude de IAF (0,3-1,8) e porcentagem de abertura do dossel (20-60%) foi observada ao longo dos três transectos (Tabela 3.1).



**Figura 3.3.** Classes de altura, diâmetro basal (0,30 cm do solo) e profundidade de copa das plantas lenhosas, com circunferência  $\geq 9$  cm, encontradas em três transectos de 10 m x 220 m, localizados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal.

## 4.2. Padrões espaciais em ADP

Comparações entre os três transectos revelaram claras diferenças na disponibilidade de água no solo entre eles (Fig. 3.4). No primeiro (0-400 cm) e último (700-1000 cm) intervalos de profundidade, os valores mais altos de ADP foram observados em T3, contrastando com menor ADP observado em T2. Valores intermediários de ADP foram observados em T1. Embora T2 apresente áreas muito secas no início do transecto, ADP aumentou continuamente de 0 a 275 m, horizontalmente, ao longo do transecto. No fim de T2, valores de ADP similares a T3 ou até mesmo mais elevados foram encontrados. Tal variação espacial foi também observada em T1, mas foi menos pronunciada (Fig. 3.4). As variações espaciais em ADP entre transectos foram correspondentes entre as estações seca e chuvosa.

Os correlogramas de Moran revelaram clara autocorrelação espacial em ADP em todos os três transectos; entretanto, o grau de autocorrelação diferiu entre eles (Fig. 3.5). T3 apresentou a mais fraca autocorrelação espacial, enquanto T2 apresentou a mais forte autocorrelação espacial. Em T3, os correlogramas para a seca (400-700 cm e 700-1000 cm) e chuva (0-400 cm) não foram significativos (Fig. 3.5). Em contraste, T1 e T2 apresentaram autocorrelação espacial positiva para todas as profundidades do solo, em ambas as estações. Autocorrelação espacial positiva em T2 foi observada até 20 m no primeiro intervalo (0-400 cm) e até 60 m nos intervalos mais profundos. Autocorrelação significativamente negativa foi observada entre as distâncias maiores.

A forma do correlograma para as profundidades abaixo de 400 cm em T2, com uma diminuição monotônica em ADP (Fig. 3.5) é compatível com um gradiente linear (Legendre e Legendre 1998). Gradientes lineares são geralmente revelados pela autocorrelação significativamente positiva em curtas distâncias, juntamente com autocorrelação significativamente negativa em distâncias maiores (Diniz-Filho et al. 2003). Alguns coeficientes I de Moran menores que -1 foram obtidos, na última classe de distância (210 m) para as

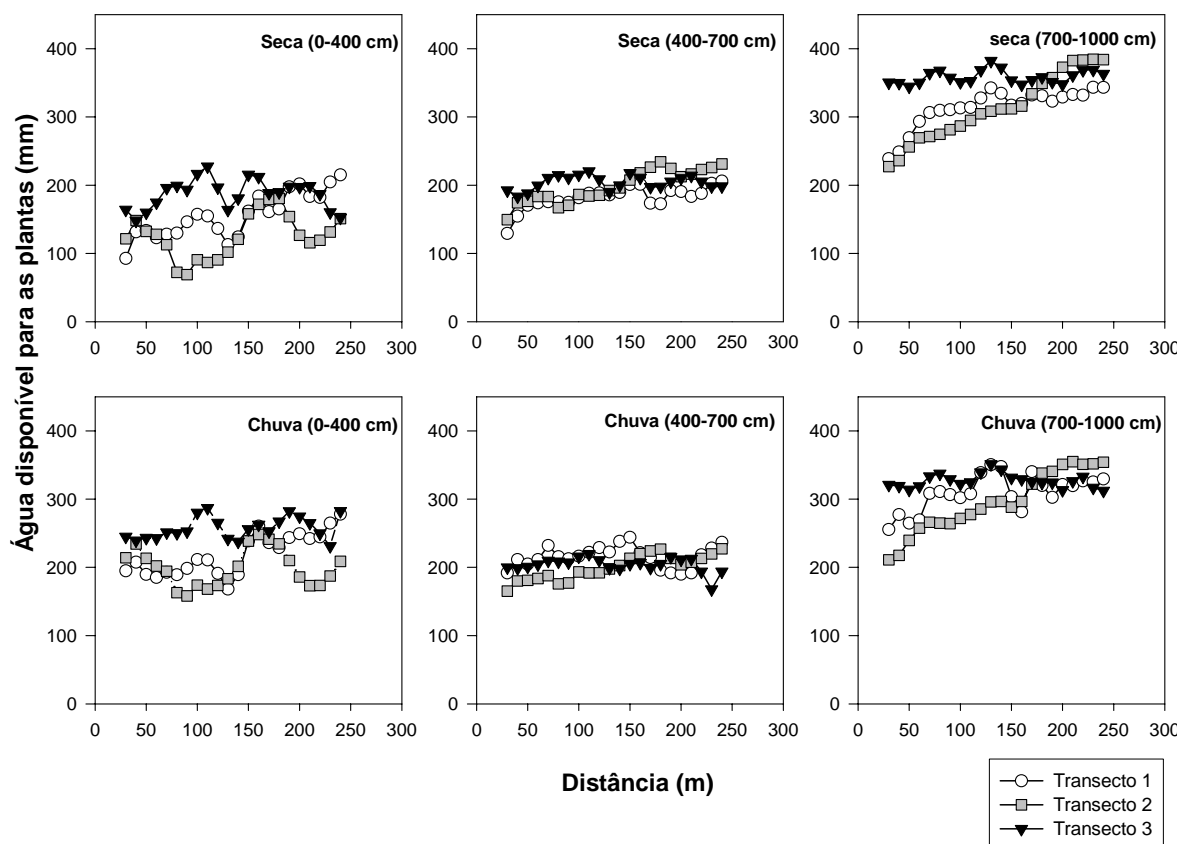
profundidades caracterizadas pelo gradiente linear (400-700 cm e 700-1000 cm). T1 apresentou autocorrelação espacial positiva significativa em ADP, particularmente no compartimento de 0-400 cm, para o qual uma estrutura espacial compatível com um gradiente linear foi também observada (Fig. 3.5).

De modo geral, os três transectos foram situados na seguinte ordem de disponibilidade de água no solo:  $T3 > T1 > T2$ , conforme ilustrado na Figura 3.4. A ordem inversa foi observada em termos de heterogeneidade de água no solo:  $T2 > T1 > T3$ , de acordo com as análises espaciais (Fig. 3.5).

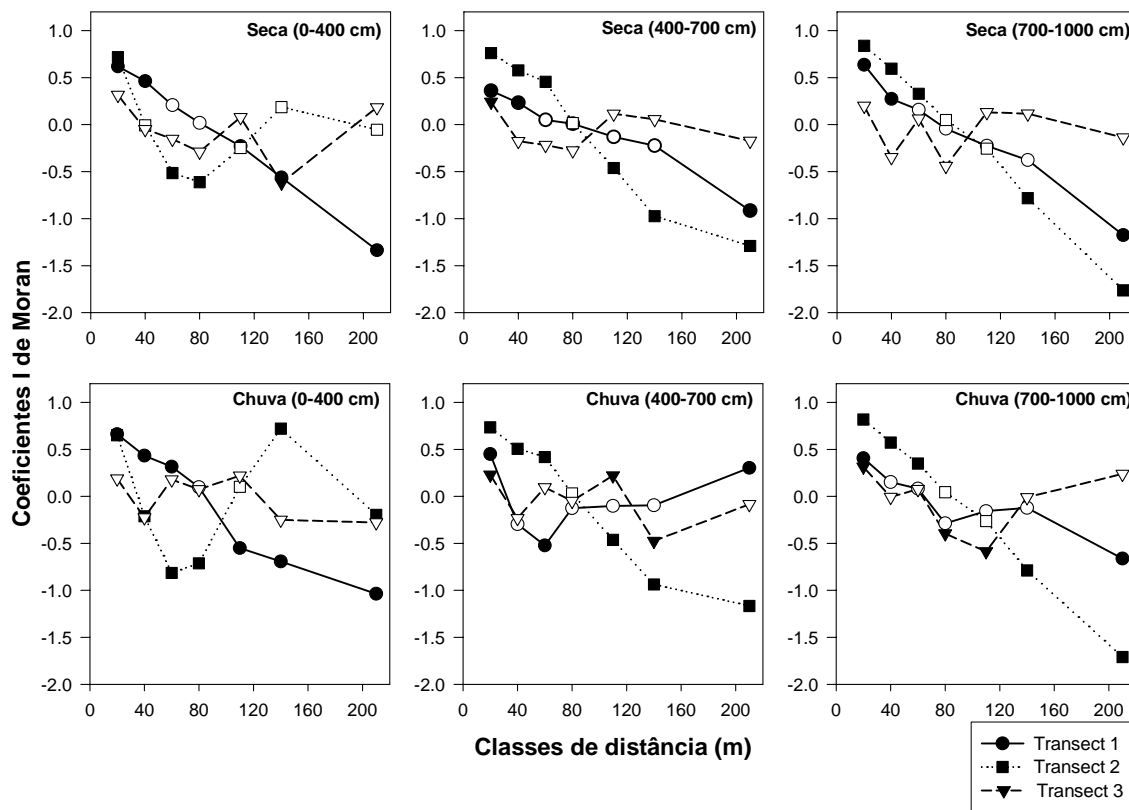
### **4.3. Padrões espaciais nos atributos da vegetação**

#### **4.3.1. Distribuição das plantas através de comparações com modelos nulos**

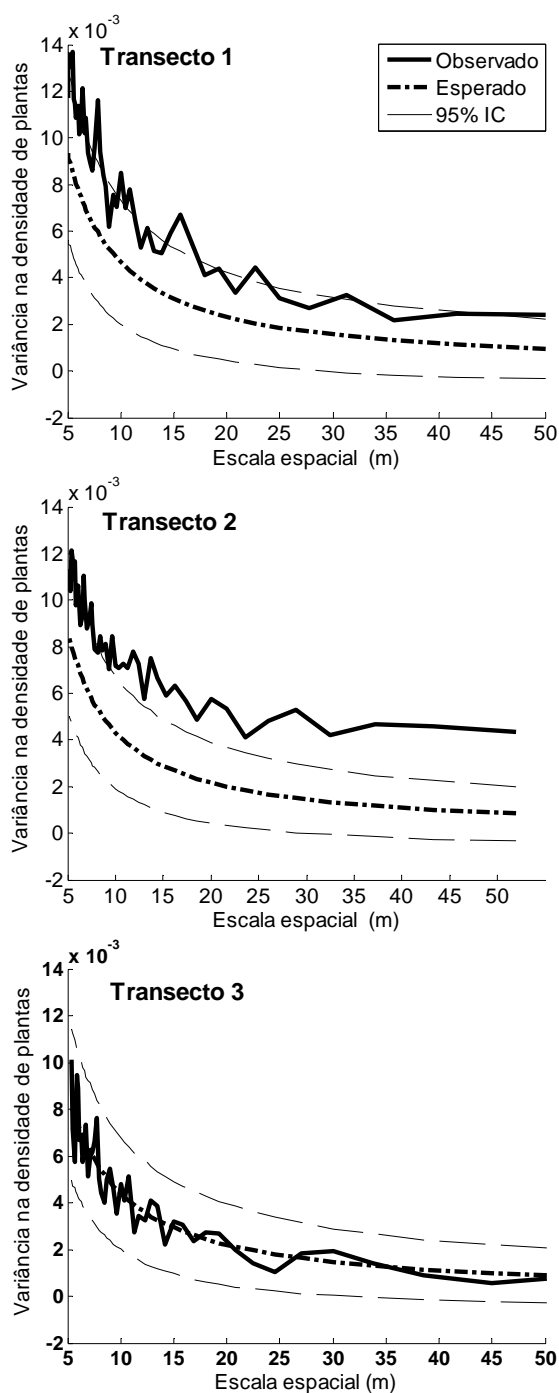
Na Figura 3.6 são apresentadas as tendências dos padrões esperados e observados para a densidade de plantas ao longo de cada transecto, sendo que nas densidades esperadas as plantas foram distribuídas de forma aleatória. Valores observados da densidade de plantas fora dos intervalos da confiança indicam fuga da hipótese nula de completa casualidade na distribuição espacial e, conseqüentemente, a presença de um padrão espacial associado com uma escala espacial específica.



**Figura 3.4.** Distribuição espacial da água disponível para as plantas (ADP) ao longo de três transectos (275 m) localizados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal, durante a estação chuvosa (Fevereiro 2003) e estação seca (Outubro 2003). Os valores de ADP foram somados para intervalos de profundidade (0-400 cm, 400-700 cm e 700-1000 cm).



**Figura 3.5.** Correlogramas espaciais de Moran para água disponível para as plantas nos três transectos (275 m), localizados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal. As classes de distância foram definidas de modo a maximizar a similaridade no número de pares de observações ( $n=27$  a  $41$ ). Símbolos fechados indicam coeficientes I de Moran significativos ( $p < 0,05$ ), símbolos abertos indicam coeficientes não significativos ( $p > 0,05$ ).



**Figura 3.6.** Padrões espaciais na variância da densidade de plantas, em diferentes escalas espaciais, ao longo de três transectos (10 m x 220 m) localizados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal. As variâncias esperadas são baseadas em 6000 simulações. Em cada simulação, o total de indivíduos de cada transecto foi distribuído aleatoriamente. As linhas pontilhadas representam 95% de intervalo de confiança.



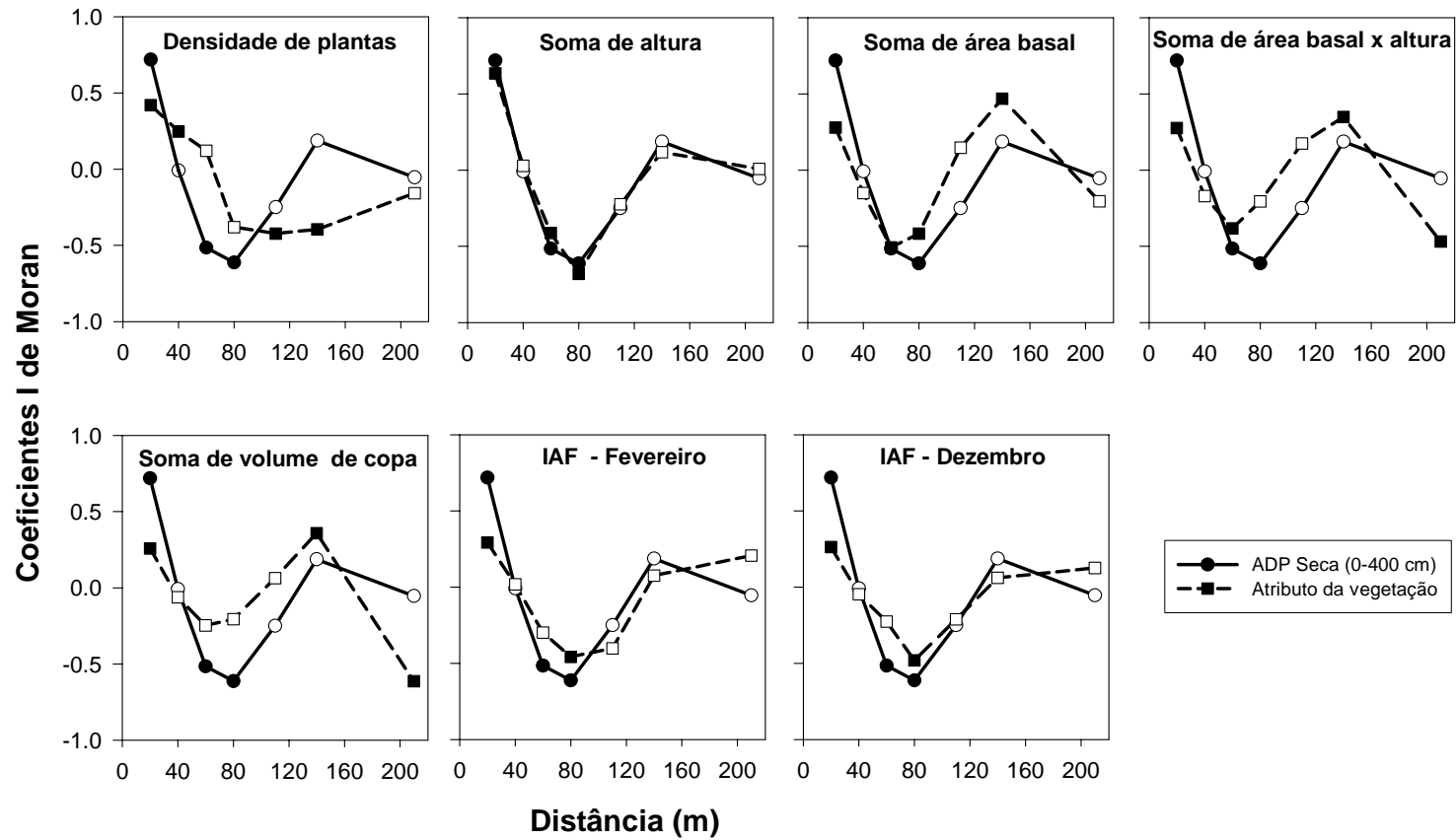
A comparação da distribuição da densidade de plantas entre os dados observados e esperados revelou diferenças interessantes entre os três transectos estudados (Fig. 3.6). Os valores de densidade observados ao longo de T3 foram posicionados sempre em torno dos valores esperados e dentro dos intervalos de confiança, independentemente da escala, indicando distribuição aleatória das plantas. Em contraste, os valores de densidade observados ao longo de T2 foram situados fora do limite superior do intervalo de confiança, sugerindo claramente um padrão agregado para a densidade de plantas em várias escalas espaciais (Fig. 3.6). T1 exibiu alguma agregação, mas não foi tão consistente como observado em T2. Estes resultados mostram que apesar de apresentar médias relativamente similares para todos os parâmetros estruturais (Tabela 3.1), os três transectos mostraram padrões marcadamente diferentes da distribuição das plantas. T2 mostrou padrão de distribuição das plantas fortemente agregado, T1 ligeiramente agregado, enquanto T3 não mostrou qualquer padrão, indicando que as plantas estavam distribuídas aleatoriamente no espaço.

#### **4.3.2. Padrões dos atributos da vegetação através de correlogramas**

Ao longo de T1 e T3, os coeficientes de Moran foram frequentemente não-significativos (dados não mostrados), indicando ausência de autocorrelação espacial para a maioria dos atributos da vegetação, portanto, tendências claras não foram observadas para estes transectos. Por outro lado, T2 mostrou autocorrelação espacial significativa para a maioria dos atributos da vegetação (Fig. 3.7). A densidade de plantas ao longo de T2 foi positivamente correlacionada até a distância de 40 m, enquanto os demais atributos - soma de altura, área basal, altura x área basal, volume de copa e medidas de IAF (Fig. 3.7) – foram positivamente autocorrelacionados até 20 m. Autocorrelação espacial negativa foi também observada para todos os atributos da vegetação ao longo de T2 em distâncias próximas a 60-80 m (Fig. 3.7). De modo geral, a maioria dos atributos em T2 mostrou uma estrutura espacial similar com

escalas espaciais em 20 m e 60-80 m (Fig. 3.7). Em contraste à estrutura espacial significativa para densidade e somas dos atributos, dependentes da densidade, estrutura espacial clara não foi encontrada para as médias dos atributos por parcela em nenhum dos três transectos.

Comparações da variação espacial entre ADP, na estação seca (0-400 cm), e os diferentes atributos da vegetação em T2 são apresentadas na Fig. 3.7. Foi observada uma similaridade marcante entre pares de correlogramas para atributos da vegetação e água disponível neste intervalo de profundidade. Correspondências não foram observadas para as demais profundidades abaixo de 400 cm (dados não mostrados). Os atributos da vegetação mostraram variação espacial em escalas similares àquelas observadas para ADP (em particular, aos 20 m e 60-80 m). Os padrões de variação espacial em T2 para IAF e soma de altura foram muito similares aos padrões de ADP, em 0-400 cm de profundidade, na estação seca. Soma de área basal e de área basal x altura foram apenas relativamente similares. Particularmente, a soma de altura foi o atributo que mostrou um padrão na estrutura espacial com escalas perfeitamente correspondentes àquelas de ADP (Fig. 3.7). A correspondência entre a estrutura espacial dos atributos da vegetação e ADP sugere que a estrutura espacial previamente mostrada não corresponde simplesmente à autocorrelação espacial, mas muito provavelmente, que ambos estão covariando espacialmente, indicando dependência espacial.



**Figura 3.7.** Correlogramas espaciais de Moran para água disponível para as plantas e atributos estruturais da vegetação no Transecto 2 (10 m x 220 m), localizado na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal. As classes de distância foram definidas de modo a maximizar a similaridade no número de pares de observações ( $n=27$  a 41). Símbolos fechados indicam coeficientes I de Moran significativos ( $p < 0,05$ ), símbolos abertos indicam coeficientes não significativos ( $p > 0,05$ ).

### 4.3.3. Correlações entre a estrutura da vegetação e ADP

Os correlogramas mostrados na Figura 3.7 foram uma maneira robusta de demonstrar a co-variação espacial dos atributos estruturais da vegetação com ADP de 0-400 cm de profundidade em T2. Aqui, as análises espaciais são complementadas com análises de correlação para descrever quantitativamente a taxa de mudança nos atributos da vegetação com mudanças em ADP. Os outros transectos e outras profundidades do solo foram também incluídos nestas análises.

Análises de correlação simples e corrigidas para autocorrelação espacial são mostradas na Tabela 3.2. A significância de várias correlações simples foi mantida após levar em conta a autocorrelação espacial. Onde uma estrutura espacial forte em ADP havia sido detectada, entretanto, os coeficientes de correlação foram frequentemente não significativos, como observado para as médias dos atributos em T2 (Tabela 3.2). A falta de correlações significativas para a maioria dos atributos em T2 significa: (1) que a autocorrelação espacial inflou o erro tipo I nas correlações simples ou, alternativamente (2) que o teste modificado de Duttillleul não teve poder suficiente para detectar as correlações. Conforme discutido em Legendre et al. (2002), a presença de forte dependência espacial pode reduzir o poder do teste modificado, particularmente em número amostral pequeno. Portanto, optou-se por apresentar todas as correlações simples significativas (incluindo aquelas não significativas após controlar para autocorrelação), neste caso, devem ser interpretadas apenas como indicadores.

Para garantir, adicionalmente, a validade dos resultados de correlação apresentados, análises de regressão foram também realizadas e checadas quanto a autocorrelação dos resíduos. Neste caso, os atributos da vegetação foram assumidos como a variável resposta e ADP como a variável explanatória. Em todos os casos, o teste de Durbin-Watson não foi significativo, indicando autocorrelação fraca ou ausente nos resíduos.

Como esperado, a partir das relações espaciais entre os atributos dependentes da densidade e ADP de 0-400 cm de profundidade em T2, a

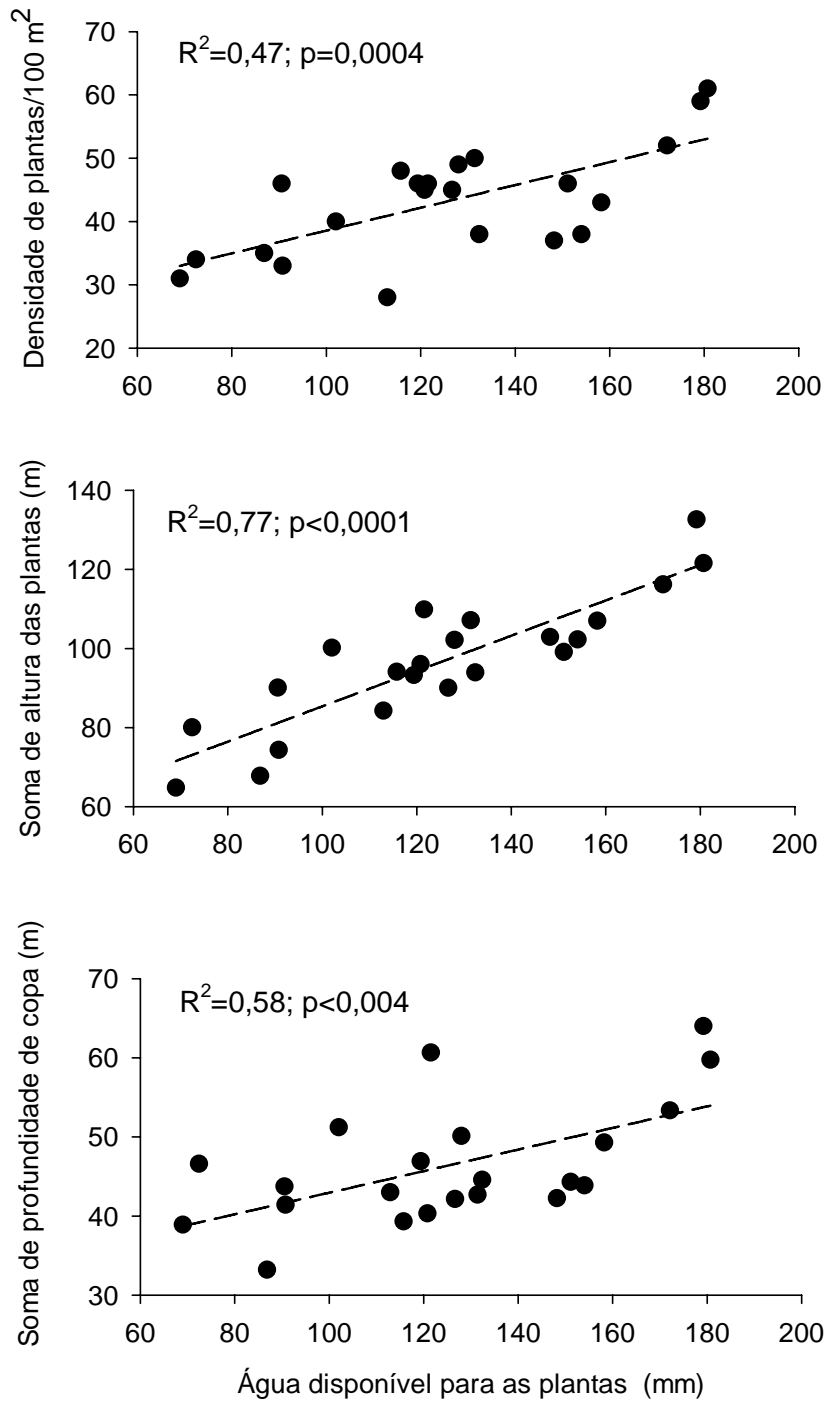
densidade de plantas neste transecto foi significativa e positivamente relacionada a ADP neste compartimento, em ambas as estações (Tabela 3.2, Fig. 3.8). Da mesma forma, fortes correlações positivas foram encontradas para soma de altura ( $r=0,88$ ) e soma de profundidade de copa ( $r=0,60$ ). Diferentemente das correlações positivas com o primeiro intervalo do solo em T2, as médias de altura da planta, área basal, área basal x altura, profundidade de copa e volume de copa foram significativa e negativamente correlacionadas com ADP no solo profundo (abaixo de 400 cm; Tabela 3.2). As correlações significativas variaram de -0,43 a -0,72 e foram encontradas nos três transectos, embora T3 mostrou correlações significativas apenas para atributos da copa (profundidade e volume de copa).

De modo geral, um padrão convergente nos coeficientes de Pearson foi observado para as médias entre os três transectos, ou seja, foram sempre negativamente relacionados com o solo profundo (400-700 cm e 700-1000 cm; Tabela 3.2). IAF em Fevereiro 2003 (estação chuvosa) foi negativamente correlacionado com ADP medido na estação seca subsequente (Outubro 2003) (Tabela 3.2). Todas as correlações significativas entre IAF, na estação chuvosa, e ADP foram encontradas no primeiro intervalo do solo (0-400 cm). Correlações em T1 e T2 foram sempre positivas e presentes em ambas as estações, contrastando com a correlação negativa encontrada em T3, apenas na estação seca.

**Tabela 3.2.** Coeficientes significativos de correlação de Pearson para as relações entre atributos estruturais e água disponível para as plantas (ADP) na estação chuvosa (Fevereiro 2003) e estação seca (Outubro 2003). Os atributos estruturais da vegetação são representados por médias ou somas para parcelas de 100m<sup>2</sup>. Números em negrito são também significativos ( $p < 0,05$ ) após corrigir os graus de liberdade, estimando a autocorrelação espacial com teste t modificado de Duttileul. Células vazias indicam correlações não significativas.

Atributos das plantas	ADP Estação seca			ADP Estação chuvosa		
	0-400	400-700	700-1000	0-400	400-700	700-1000
Média altura						
Transecto 1		<b>-0.534**</b>			<b>-0.684***</b>	
Transecto 2			-0.455*			-0.432*
Média área basal						
Transecto 1		<b>-0.566**</b>				
Transecto 2			-0.521**			-0.508**
Média A.basal x altura						
Transecto 1		<b>-0.604***</b>	<b>-0.426**</b>			
Transecto 2			-0.553***			-0.551***
Média Prof. de copa						
Transecto 1			<b>-0.436*</b>		<b>-0.571**</b>	<b>-0.445*</b>
Transecto 2		-0.588**	-0.664***		-0.560**	-0.627**
Transecto 3		<b>-0.518**</b>				
Média vol. de copa						
Transecto 1		<b>-0.551**</b>	<b>-0.536**</b>		<b>-0.558**</b>	<b>-0.533**</b>
Transecto 2		-0.640***	-0.718***		-0.573**	-0.712***
Transecto 3		<b>-0.431*</b>				
Densidade plantas						
Transecto 2	<b>0.672***</b>	0.618**	0.471*	<b>0.502*</b>	0.635***	0.476*
Soma de altura						
Transecto 2	<b>0.884***</b>	0.498*		0.820***	0.535**	
Soma de prof. copa						
Transecto 2	<b>0.605**</b>			0.637**		
Soma de vol. copa						
Transecto 1		<b>-0.454*</b>			-0.433*	
Índice de área foliar (IAF)						
Fevereiro 2003						
Transecto 1		0.426*			0.440*	
Transecto 2					0.464*	
Transecto 3		<b>-0.454*</b>				
Dezembro 2003						
Transecto 1		0.465*			0.448*	
Transecto 2		0.535*			0.574**	

\*  $p < 0,05$ , \*\*  $p < 0,01$ , \*\*\*  $p < 0,001$



**Figura 3.8.** Relação entre atributos da vegetação e água disponível para as plantas no intervalo de profundidade de 0-400 cm, durante a estação seca (Outubro 2003) no Transecto 2, localizado na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal.

## 5. Discussão

### 5.1. Padrões espaciais em ADP e estrutura da vegetação

Este estudo expôs a forte heterogeneidade espacial, em escala fina, na água disponível para as plantas na área de estudo. Expressiva variação espacial em ADP foi observada, tanto em escala de paisagem (variação entre os três transectos) quanto em escala local (dentro de cada transecto de 275 m). A análise de padrões espaciais revelou que esta variabilidade em ADP foi, com frequência, espacialmente estruturada e, especialmente, que os três transectos diferiram no padrão espacial de ADP (Fig. 3.5). Estes padrões distintos de disponibilidade e heterogeneidade de água no solo revelados no presente estudo consistiram em uma oportunidade ímpar para explorar as relações entre as propriedades estruturais da vegetação e a água disponível para as plantas, em nível de paisagem. O foco principal dos estudos nestas savanas tem sido sobre as variações fisionômicas (e.g. Oliveira-Filho et al. 1989), as quais são mais evidentes. Entretanto, este estudo expõe marcante variabilidade dentro da mesma fisionomia e, portanto, em menor escala espacial.

Os resultados aqui apresentados revelaram coerência entre o arranjo espacial da comunidade e a heterogeneidade espacial na água disponível para as plantas. A primeira evidência desta co-organização é a correspondência entre o padrão de distribuição espacial das plantas e de heterogeneidade em ADP nos três transectos (Fig. 3.6). A maior heterogeneidade espacial de ADP em T2 foi associada a maior agregação na distribuição das plantas neste transecto. Em contraste, a baixa heterogeneidade de ADP em T3 foi associada à completa aleatoriedade na distribuição das plantas neste sítio. T1 exibiu heterogeneidade intermediária de ADP e um grau de agregação relativamente fraco na distribuição das plantas. Agregação é o padrão mais frequentemente observado na distribuição das plantas (Hutchings 1997). Particularmente em savanas, o padrão agregado foi relatado para áreas áridas e semi-áridas ao longo da região de Kalahari (Caylor et al. 2003). Agregação na comunidade foi também descrita em uma savana dos Llanos Sul-americanos, na Venezuela (San José et



al. 1991). No Cerrado, a tendência de distribuição espacial agregada foi relatada para várias espécies lenhosas (Hay et al. 2000), o que pode refletir no padrão espacial da comunidade.

Vários mecanismos são associados aos padrões de distribuição das plantas nas comunidades, tais como distribuição dos recursos (Dale 1999), distúrbio (Higgins et al. 2000), herbivoria (Weber et al. 1998) e padrões de dispersão (Kunstler 2004). Neste estudo, foi observada distribuição aleatória das plantas associada a menor heterogeneidade e níveis de água mais elevados. A relativa homogeneidade na distribuição de ADP em T3 pode representar probabilidade similar de recrutamento ao longo do transecto, onde não existiriam microhabitats marcadamente mais favoráveis que outros. Por outro lado, o forte padrão de agregação em T2, o mais seco dos três transectos, fornece evidência de que ocorreria maior colonização em sítios ótimos ao estabelecimento, onde a água do solo é mais abundante. Estas três áreas vizinhas não têm história recente de distúrbio pelo fogo e exibem composição de espécies relativamente similar; portanto, padrões similares de dispersão são esperados. Assim, o contraste observado nos padrões espaciais de distribuição das plantas entre os três transectos é consistente com a hipótese de que a heterogeneidade na água do solo é um importante fator estruturador da distribuição de plantas lenhosas no cerrado estudado na EEAE.

A segunda evidência de co-organização é a sobreposição dos padrões e escalas de variação espacial entre ADP e os atributos somados em T2. Em particular, a variação espacial da soma das alturas foi quase idêntica ao padrão espacial de ADP (0-400 cm), na estação seca. Assumindo que a vegetação está organizada em torno da heterogeneidade em ADP, o intervalo de profundidade do solo de 0-400 cm parece ser o mais diretamente relacionado às características estruturais da vegetação. A maior parte da demanda sazonal de água foi detectada neste intervalo de profundidade do solo, nos três transectos, conforme discutido no Capítulo 2.

Correspondência nos padrões espaciais entre ADP e a vegetação pôde somente ser encontrada para os atributos somados, que combinam os efeitos da densidade e da arquitetura das plantas. Além disso, co-variação espacial foi detectada exclusivamente em T2, onde um forte grau de agregação foi observado. Como padrão de agregação não foi observado em T1 e T3, nenhum padrão espacial claro nos atributos da vegetação foi encontrado nestes transectos. A co-variação espacial da soma total por parcela de atributos da vegetação (isto é, altura, área basal e profundidade da copa), observada em T2, parece estar relacionada ao padrão de agregação das plantas, uma vez que nenhuma estrutura espacial foi observada para as médias. Estes resultados expõem a densidade de plantas como a característica estrutural primária associada com ADP.

## **5.2. Relações entre ADP e atributos da vegetação**

As análises de correlação revelaram a natureza da co-variação previamente relatada neste estudo através das análises espaciais. O padrão de agregação das plantas observado em T2 parece ser determinado pela presença de nichos com maior disponibilidade de água para as plantas. As correlações positivas entre densidade de plantas e ADP, ao longo de T2, sugerem importante papel da umidade do solo no sucesso do estabelecimento e recrutamento neste ecossistema afetado por períodos secos prolongados. Relação positiva entre sucesso no estabelecimento e umidade do solo foi demonstrada para duas espécies de Cerrado artificialmente irrigadas (Hoffmann 1996).

O sucesso no estabelecimento de plântulas de nove espécies lenhosas de Cerrado, entre doze espécies estudadas por Hoffmann (1996), aumentou com o aumento da cobertura de lenhosas. No presente estudo, a tendência em aumentar IAF com aumento de ADP em T2 (Tabela 3.2) pode representar, portanto, uma relação positiva adicional da água para o estabelecimento das plantas. As causas para o aumento no IAF, entretanto, ainda demandam maior

investigação. Por um lado, maior IAF pode ser resultado da maior densidade de plantas nos sítios mais úmidos. Entretanto, variações fenológicas dentro da população, muito provavelmente em resposta a variações locais na disponibilidade de água, são comuns em espécies lenhosas do Cerrado (Lenza 2005). As espécies lenhosas do Cerrado apresentam diferentes comportamentos fenológicos, variando de espécies sempre verdes, com produção contínua de folhas, a espécies decíduas na seca (Lenza 2005; Franco et al. 2005). Portanto, alterações na composição de espécies também podem implicar mudanças no IAF. A relação entre composição de espécies e disponibilidade de água no solo será discutida mais detalhadamente no Capítulo 4.

Os valores médios para todos os atributos da vegetação foram inversamente correlacionados ao ADP do solo mais profundo (abaixo de 400 cm), ao longo dos três transectos (Tabela 3.2). Este padrão é consistente com duas interpretações plausíveis: 1) mais água no solo profundo é associada com plantas de menores dimensões aéreas ou 2) plantas com maior porte aéreo extraem mais água do solo em profundidade, quando comparadas às plantas menores. Em relação à primeira possibilidade, se as raízes estão acessando as camadas mais profundas do solo porque há mais água disponível no solo nestas camadas, o investimento em biomassa aérea pode ser comprometido em favor das raízes. Resultados experimentais indicam considerável plasticidade na razão raiz:parte aérea em resposta a distribuição dos recursos (Wijesinghe et al. 2005; Coomes e Grubb 2000).

O desenvolvimento de raízes mais profundas pode ser estimulado pela maior densidade de plantas nos sítios mais úmidos, o que implicaria em competição mais forte tanto no espaço aéreo quanto subterrâneo. Callaway et al. (2003) discutem que a presença de plantas vizinhas pode induzir respostas plásticas na alocação e arquitetura das raízes. Entretanto, assumindo que estes resultados fossem relacionados à densidade de plantas, correlações mais fortes seriam esperadas em T2 (maior agregação) em comparação a T1 e T3. Os

padrões semelhantes nos três transectos, portanto, não sustentam essa interpretação.

A segunda explicação plausível para as correlações negativas entre atributos aéreos da vegetação e ADP no solo profundo seria uso de água pela vegetação. Neste caso, plantas com maior estatura (altura, área basal, profundidade e volume de copa) estariam extraindo mais água profunda comparadas às plantas menores. De acordo com Schenk e Jackson (2002), a profundidade de raízes, e principalmente a extensão lateral, aumenta com o tamanho da parte aérea, muito provavelmente porque plantas maiores necessitam de mais raízes para suprir recursos para uma maior área foliar.

Grande amplitude no tamanho das plantas foi observada na área de estudo (Tabela 3.1). Enquanto a maioria das espécies apresenta altura média em torno de 2-3 m, algumas espécies (e.g. *Sclerolobium paniculatum*) podem alcançar 10-12 m de altura e volume de copa mais do que 40 vezes superior à média. Esta variação no tamanho, relacionada às formas de vida (arbustos e árvores) ou mesmo variações intrínsecas à espécie, pode implicar diferenças na demanda e também na profundidade de absorção de água.

Relação positiva entre biomassa aérea e transporte de água foi demonstrada por Meinzer (2003), quem encontrou padrões convergentes nestes aspectos, independentemente da espécie. Estudos em espécies de Cerrado têm revelado associação das relações hídricas com vários outros aspectos, tais como grupo fenológico (Jackson et al. 1999) e densidade da madeira (Bucci 2004). Relação com as dimensões aéreas das plantas, entretanto, ainda não foi explicitamente investigada. Vale ressaltar, no entanto, que duas espécies de Cerrado com grande porte aéreo (*Sclerolobium paniculatum* e *Pterodon pubescens*) foram reportadas por Jackson et al. (1999) como espécies de sistema radicular pouco profundo (< 250 cm). Por outro lado, respostas plásticas do sistema radicular às condições abióticas particulares de cada sítio devem ser consideradas.

Várias evidências relatadas, neste estudo, sustentam a hipótese de que as correlações negativas dos atributos aéreos das plantas com as camadas mais profundas do solo estão relacionadas aos padrões de absorção de água pelas plantas. Para construir um retrato mais completo relacionado a este padrão, entretanto, outros aspectos físicos e biológicos que influenciam a estrutura da comunidade devem ser levados em consideração. Alguns destes aspectos são: dinâmica da água do solo entre os diferentes compartimentos do solo, funcionamento das raízes profundas em relação às superficiais, balanço entre alocação de recursos aéreos e subterrâneos e interações entre plantas vizinhas, incluindo competição pelo espaço.

## **6. Conclusões**

(1) Existe forte co-organização entre a estrutura da vegetação e a água disponível para as plantas, na escala de dezenas de metros, no transecto mais heterogêneo em ADP. Este padrão suporta a hipótese de que água no solo é um fator dominante na estruturação, em fina escala, da comunidade estudada.

(2) O uso de água no solo profundo é, provavelmente, maior pelos indivíduos de maior porte aéreo, ou seja, indivíduos com maior altura, área basal e dimensões da copa.

## Referências

- Bezerra L (2003) Disponibilidade de água para as plantas e evapotranspiração em um cerrado denso, um cerrado *strictu sensu* e uma pastagem plantada. Tese de Mestrado. Universidade de Brasília, Brasil
- Bréda NJJ (2003) Ground-based measurements of leaf area index: a review of methods, instruments and current controversies. *Journal of Experimental Botany* 54 (392): 2403-2417. DOI: 10.1093/jxb/erg263
- Bromley J, Brouwer J, Barker AP, Gaze SR, Valentin C (1997) The role of surface water redistribution in an area of patterned vegetation in a semi-arid environment, south-west Nigeria. *J Hydrology* 198: 1-29
- Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, Scholz FG, Franco AC, Bustamante M (2004) Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree Physiol* 24: 891–899
- Callaway RM, Pennings SC, Richards CL (2003) Phenotypic plasticity and interactions among plants. *Ecology*, 84(5): 1115–1128
- Caylor KK, Shugart HH, Dowty PR, Smith TM (2003) Tree spacing along the Kalahari transect in southern Africa. *J Arid Environ* 54: 281-296
- Caylor KK, Dowty PR, Shugart HH, Ringrose S (2004a) Relationship between small-scale structural variability and simulated vegetation productivity across a regional moisture gradient in southern Africa. *Global Change Biol* 10: 374–382
- Caylor KK, Shugart HH (2004b) Simulated productivity of heterogeneous patches in Southern African savanna landscapes using a canopy productivity model. *Landscape Ecol* 19: 401-415
- Casper BB, RB Jackson (1997) Plant competition underground. *Annu Rev Ecol Syst.* 28:545–70

- Coomes DA, Grubb PJ (2000) Impacts of root competition in forests and woodlands: a theoretical framework and review of experiments. *Ecological Monographs*, 70(2): 171–207
- Dale MRT (1999) *Spatial pattern analysis in plant ecology*. 1<sup>st</sup> ed. Cambridge studies in ecology, Cambridge, pp 1-30
- Diniz-Filho JAF, Bini LM, Hawkins BA (2003) Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. *Global Ecol Biogeogr* 12: 53–64
- Eiten G (1972) The Cerrado vegetation of Brazil. *Bot Rev* 38: 201-341
- Frazer GW, Canham CD, Lertzman KP (1999) Gap Light Analyzer (GLA): Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs. Users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York. 40 p
- Frost P, Medina E, Menaut JC, Solbrig O, Swift M, Walker B (1986) Responses of savannas to stress and disturbance. *Biology International*, Special Issue 10. IUBS, Paris, France
- Goodland R, Pollard R (1973) The Brazilian cerrado vegetation: a fertility gradient. *J Ecol* 61: 219–224
- Hay JD, Bizerril MX, Calouro AM et al. (2000) Comparação do padrão da distribuição espacial em escalas diferentes de espécies nativas do cerrado, em Brasília, DF. *Revta brasil. Bot.*, 23 (3): 341-347
- Higgins SI, Bond WJ, Troolope WSW (2000) Fire, resprouting and variability: a recipe for grass-tree coexistence in savanna. *J Ecol* 88: 213-229
- Hillerislambers R, Rietkerk M, Van Den Bosch F, Prins HHT, De Kroons H (2001) Vegetation pattern formation in semi-arid grazing systems. *Ecology*, 82(1): 50–61
- Hoffmann WA (1996) The effects of fire and cover on seedling establishment in a neotropical savanna. *J Ecol* 84: 383-393

- Hutchings MJ (1997) The structure of plant populations. In: Crawley MJ (ed.) *Plant Ecology*, pp. 325-358
- Jackson PC, Meinzer FC, Bustamante M, Goldstein G, Franco A, Rundel PW, Caldas L, Iglar E, Causin F (1999) Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem. *Tree Physiol* 19: 717–724
- Jeltsch F, Weber GE, Grimm V (2000) Ecological buffering mechanisms in savannas: A unifying theory of long-term tree-grass coexistence. *Plant Ecol* 161: 161-171
- Kunstler G, Curt T, Lepart J (2004) Spatial pattern of beech (*Fagus sylvatica* L.) and oak (*Quercus pubescens* Mill.) seedlings in natural pine (*Pinus sylvestris* L.) woodlands. *Eur J Forest Res* 123: 331–337
- Legendre P, Legendre L (1998) *Numerical ecology (Developments in environmental modelling 20)*. 2<sup>nd</sup> ed. Elsevier, Amsterdam, pp 707-785
- Legendre P, Dale MRT, Fortin MJ, Gurevitch J, Hohn M, Myers D (2002) The consequences of spatial structure for the design and analysis of ecological field. *Ecography* 25: 601–615
- Lenza E (2005) Fenologia, demografia foliar e características foliares de espécies lenhosas em um Cerrado sentido restrito no Distrito Federal e suas relações com as condições climáticas. Tese de doutorado. Universidade de Brasília, Brasil.
- Lousada EO, Campos JEG (in press) proposta de modelos hidrogeológicos conceituais aplicados aos aquíferos da região do Distrito Federal. *Revista Brasileira de Geociências*
- Meinzer F (2003) Functional convergence in plant responses to the environment. *Oecologia* 134: 1-11
- Moreira AG (2000) Effects of fire protection on savanna structure in Central Brazil. *J of Biogeography* 27: 1021-1029



- Oliveira RS, Bezerra L, Davidson EA, Pinto F, Klink CA, Nepstad DC, Moreira A (2005) Deep root function in soil water dynamics in Cerrado savannas of central Brazil. *Funct Ecol* 19: 574–581
- Oliveira PE (1998) Fenologia e biologia reprodutiva das espécies de cerrado. In: Sano SM, Almeida SP (eds) *Cerrado: ambiente e flora*. EMBRAPA-CPAC, Planaltina, Brazil, pp 169-192
- Oliveira-Filho AT, Ratter JA (2002) Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado biome. In: Oliveira OS, Marquis RJ (eds) *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna*. Columbia University Press, New York, pp 91–120
- Oliveira-Filho AT, Shepherd GJ, Martins FR, Stubblebine WH (1989) Environmental factors affecting physiognomic and floristic variation in an area of Cerrado in central Brazil. *J Trop Ecol* 5: 413-431
- Privette JL, Tian Y, Roberts G, Scholes RJ, Wang Y, Caylor KK, Frost P, Mukelabai M (2004) Vegetation structure characteristics and relationships of Kalahari woodlands and savannas. *Global Change Biol* 10: 281-291
- Rangel TFLVB, Diniz-Filho JAF, Bini LM (2005) SAM v.1.1 - Spatial Analysis in Macroecology (Software and User's Guide)
- Ratter JA, Bridgewater S, Ribeiro JF, Dias TAB, Silva MR (2000) Distribuição das espécies lenhosas da fitofisionomia Cerrado sentido restrito nos estados compreendidos pelo bioma Cerrado. *B Herb Ezechias Paulo Heringer* 5: 5-43
- Ratter JA, Bridgewater S, Ribeiro JF (2003) Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation III: Comparison of the woody vegetation of 376 areas. *Edinb J Bot* 60: 57–109
- Rawitscher F (1948) The water economy of the vegetation of the 'Campos Cerrados' in Southern Brazil. *J Ecol* 36:237-268

- Reatto A, Correia JR, Spera ST (1998) Solos do bioma Cerrado: aspectos pedológicos. In: Sano SM, Almeida SP (eds), Cerrado: ambiente e flora. EMBRAPA-CPAC, Planaltina, Brazil, pp 47-86
- Ribeiro LF, Tabarelli M (2002) A structural gradient in cerrado vegetation of Brazil: changes in woody plant density, species richness, life history and plant composition. *J Trop Ecol* 18: 775-794
- Rodriguez-Iturbe I, Porporato A, Laio F, Ridolfi L (2001) Plants in water-controlled ecosystems: active role in hydrologic processes and responses to water stress I. Scope and general outline. *Adv Water Res* 24: 695-705
- San José JJ, Fariñas MR, Rosales J (1991) Spatial patterns of trees and structuring factors in a *Trachypogon* savanna of the Orinoco Llanos. *Biotropica* 23(2): 114-123
- Sankaran M, Hanan NP, Scholes RJ et al. (2005) Determinants of woody cover in African savannas. *Nature* 438: 846-849
- Sarmiento G (1984) The ecology of neotropical savannas. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts
- Schenk HJ, Jackson RB (2002) Rooting depths, lateral root spreads and below-ground/above-ground allometries of plants in water-limited ecosystems. *J Ecol* 90: 480–494
- Scholes RJ, Dowty PR, Caylor K, Parsons DAB, Frost PGH, Shugart HH (2002) Trends in savanna structure and composition along an aridity gradient in the Kalahari. *J Veg Sci* 13: 419–428
- Scholes RJ, Frost PGH, Tian Y (2004) Canopy structure in savannas along a moisture gradient on Kalahari sands. *Global Change Biol* 10: 292–302
- Silva LBP da (2003) Disponibilidade de água para as plantas e evapotranspiração em um cerrado denso, um cerrado ‘strictu sensu’ e uma pastagem plantada. Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília, Brasília. 42 p.

- Silva JF, Zambrano A, Fariñas MR (2001) Increase in the woody component of seasonal savannas under different fire regimes in Calabozo, Venezuela. *J of Biogeography* 28: 977-983
- Weber GE, Jeltsch F, Van Rooyen N, Milton SJ (1998) Simulated long-term vegetation response to grazing heterogeneity in semi-arid rangelands. *J Appl Ecol* 35 (5): 687-699. doi:10.1046/j.1365-2664.1998.355341
- Williams RJ, Duff GA, Bowman DM et al. (1996) Variation in the composition and structure of tropical savannas as a function of rainfall and soil texture along a large scale climatic gradient in the Northern Territory, Australia. *J of Biogeography*, 23: 747–756.
- Wijesinghe DK, John EA, Hutchings MJ (2005) Does pattern of soil resource heterogeneity determine plant community structure? An experimental investigation. *Journal of Ecology* 93: 99–112. doi: 10.1111/j.1365-2745.2004.00934.x

# **DIVERSIDADE DE PLANTAS LENHOSAS RELACIONADA À HETEROGENEIDADE ESPACIAL DA ÁGUA NO SOLO EM UM CERRADO DO BRASIL CENTRAL**

### **Resumo**

A compreensão dos mecanismos associados à manutenção da diversidade de espécies é um aspecto central da Ecologia. A heterogeneidade espacial dos recursos limitantes é invocada como um fator mantenedor de elevada diversidade de espécies. Neste estudo, foi investigado, em escala de paisagem, como a diversidade e a composição de espécies de uma savana brasileira (Cerrado) estariam associadas à heterogeneidade espacial da água disponível para as plantas (ADP). A heterogeneidade espacial em ADP foi avaliada aplicando uma metodologia inovadora para converter dados interpolados de resistividade elétrica do solo em conteúdo volumétrico de água. ADP foi estimado ao longo de três transectos de 275 m. A vegetação foi estudada dentro de parcelas de 100 m<sup>2</sup> centralizados no transecto de ADP. As plantas lenhosas com circunferência  $\geq 9$  cm foram identificadas, em nível de espécie, e tiveram mensuradas a altura, circunferência basal, profundidade e volume da copa. Apesar de mostrarem riqueza de espécies similar, os três transectos diferiram quanto à diversidade. A diversidade de espécies foi mais baixa no transecto mais seco e heterogêneo; e mais elevada no transecto intermediário em ADP. As diferenças na diversidade de espécies entre transectos foram relacionadas a diferenças nos padrões de diversidade alfa (dentro das parcelas) e beta (entre parcelas). O transecto mais seco e heterogêneo teve a menor diversidade alfa; entretanto mostrou a maior variação espacial na composição de espécies (diversidade beta). O transecto mais úmido e menos heterogêneo teve diversidade alfa maior, porém menor diversidade beta. Relações significativas entre diversidade e ADP foram encontradas apenas no transecto mais heterogêneo. Neste transecto, a riqueza de espécies foi positivamente correlacionada com ADP de 0-400 cm. A equitabilidade e diversidade de Simpson, entretanto, foram negativamente relacionadas com ADP abaixo de 400 cm. Variações em ADP foram

significativamente correlacionadas com variações florísticas nos três transectos. Ampla heterogeneidade espacial em ADP, em escala de dezenas de metros, foi encontrada no sítio de estudo. A diversidade e composição de espécies lenhosas foram ligadas à variabilidade espacial na água do solo.

### **Abstract**

Understanding mechanisms associated to the maintenance of species diversity is a central aspect in Ecology. Spatial heterogeneity of limiting resources is invoked as a factor maintaining high species diversity. Here I investigate how species diversity and composition in a Brazilian savanna (Cerrado) area are associated to spatial heterogeneity of plant available water (PAW), at landscape scale. Spatial heterogeneity of PAW was assessed by applying a novel methodological approach to convert interpolated data of soil electrical resistivity to volumetric water content. I have estimated PAW along three 275-m transects. Vegetation was surveyed within 22 plots (10 m x 10 m) centered on the PAW transect. All woody plants with circumference  $\geq 9$  cm were identified to species level and were measured in height, basal circumference, crown depth and volume. Despite of showing similar species richness, the three transects differed in the species diversity. Species diversity was lower in the driest and most heterogeneous transect and higher in the intermediate transect in PAW. Differences in species diversity among transects seemed related to unlike patterns of alpha (within plot) and beta-diversity (among plots). The driest and most heterogeneous transect showed lower alpha-diversity; however it showed the highest beta diversity. The most humid and less heterogeneous transect showed higher alpha-diversity, but the lowest beta-diversity. PAW variation was significantly correlated with floristic variation in all three transects. Species richness was positively correlated with PAW 0-400 cm. Evenness and Simpson's diversity, however, were negatively related to PAW beneath 400 cm. Our study revealed a strong spatial heterogeneity of the PAW at fine-scale in the study site, which was coupled to species diversity of woody species.

## 1. Introdução

O entendimento dos mecanismos associados à manutenção da diversidade de espécies é um aspecto central da Ecologia (Begon et al. 2006, Ricklefs 2004, Chesson 2000). Em nível local, processos como interações bióticas, distúrbios, flutuações climáticas (Huston 1994) e interações com o conjunto regional de espécies (Mora et al. 2003), dentre outros, são freqüentemente relacionados com a diversidade de espécies. Embora haja várias explicações para os padrões de diversidade observados, em diferentes escalas, as respostas não são conclusivas (Begon et al. 2006) e ainda sustentam intenso debate (e.g. Mouquet et al. 2002; Chave 2004; Leigh et al. 2004).

A importância relativa dos processos que influenciam a diversidade de espécies varia entre comunidades, continentes ou grupos de organismos (Huston 1994, Gaston 2000). Grande parte das teorias sobre diversidade está baseada em comunidades de clima temperado, restando muito a ser conhecido sobre os padrões de elevada diversidade dos ecossistemas tropicais. Dentre as teorias para explicar as comunidades tropicais com alta diversidade (e.g. florestas tropicais, recifes de corais), destaca-se a controversa teoria neutra (Hubbel 1997). Esta teoria assume que todas as espécies são demograficamente e competitivamente equivalentes e, portanto, a diversidade é amplamente influenciada por processos estocásticos.

As propriedades dos ecossistemas dependem intimamente da diversidade, em termos das características funcionais das espécies presentes, bem como da sua distribuição e abundância (Loreau 2000; Hooper et al. 2005). Alterações na composição de espécies devem induzir mudanças dramáticas no funcionamento dos ecossistemas, através, por exemplo, de mudanças na produtividade e nos fluxos de matéria e energia (Hooper et al. 2005; Tilman et al. 1997, 1999). Alteração na biodiversidade é atualmente considerada, por si mesma, uma importante mudança global (Sala et al. 2000). Mudanças na composição de

espécies e crescente ameaça à diversidade tornam urgente a necessidade de entender melhor os fatores primários ligados aos padrões de diversidade.

O Cerrado está incluído entre as 25 áreas do planeta com prioridade de conservação, devido à concentração excepcional de diversidade (espécies endêmicas) e acelerada perda de habitat (Myers et al. 2000). É a mais rica e diversa, em espécies, entre todas as savanas do mundo, abrigando mais de 6400 espécies de plantas (Mendonça 1998), entre as quais cerca de 1000 espécies são árvores e grandes arbustos (Ratter et al. 2003). Enquanto mais da metade da área do Cerrado foi convertida em pastagem e agricultura, nas últimas décadas, apenas 2,2% de sua área está, atualmente, protegida em unidades de conservação (Klink e Machado 2005, Silva et al. 2006).

Nos últimos anos, um grande esforço foi devotado para reunir informação sobre os padrões de distribuição das espécies lenhosas do Cerrado (e.g. Felfili e Silva-Júnior 1993; Ratter et al. 1996, 2000, 2001, 2003; Felfili et al. 2004). Os resultados destas pesquisas revelaram que as comunidades locais são compostas principalmente por poucas espécies de ampla distribuição (“espécies oligárquicas do cerrado”) coexistindo com uma grande variedade de espécies de distribuição restrita (Ratter et al. 1996, 2000; Bridgewater et al. 2004). De maneira geral, a composição de espécies do Cerrado é extremamente heterogênea, espacialmente distribuída em mosaicos (Felfili e Silva-Júnior 1993, Felfili e Felfili 2001).

Após este avanço na compreensão sobre como as espécies lenhosas são distribuídas nas paisagens do Cerrado, o novo desafio consiste em responder por que estas espécies se distribuem de determinada maneira no espaço. Água no solo é freqüentemente reconhecida como um dos principais fatores ambientais que influenciam a estrutura e composição dos ecossistemas savânicos (Frost et al. 1986). Estudo em escala sub-continental, realizado nas savanas australianas, encontrou que a riqueza de espécies lenhosas aumentou ao longo de um amplo gradiente de precipitação (500-1000 mm) (Williams et al. 1996). Um dos poucos estudos que investigou explicitamente a co-variação espacial da

composição florística do Cerrado com água no solo foi realizado por Oliveira-Filho et al. (1989) em uma área do Cerrado Central. Neste estudo, foram observadas variações florísticas acompanhando a profundidade do lençol freático, a qual foi inferida por medidas de distância vertical de uma área alagável próxima.

Apesar da relevância da disponibilidade de água para as savanas, ecossistemas que enfrentam períodos secos prolongados, ainda há carência de estudos investigando a relação espacial entre este fator ambiental e atributos da vegetação. Esta carência se deve muito provavelmente à dificuldade em avaliar a heterogeneidade espacial da água no solo, especialmente das camadas profundas. A água profunda do solo é um componente essencial para entendimento da estrutura e funcionamento do Cerrado. Nos estudos de Oliveira et al. (2005), foi estimado que cerca de 80% da água usada pela vegetação em um cerrado denso, durante a estação seca, foi extraída de camadas do solo entre um e sete metros de profundidade.

No presente trabalho, investigou-se a relação entre variação espacial na disponibilidade de água do solo, da superfície às camadas profundas, e a diversidade e composição de espécies lenhosas em uma área de cerrado. A investigação foi realizada em três transectos, localizados na mesma fisionomia de cerrado “sensu stricto”, porém apresentando contrastes na disponibilidade e heterogeneidade de água no solo (Capítulos 2 e 3). O principal objetivo do estudo foi determinar se a diversidade e composição de espécies estariam relacionadas com a água disponível para as plantas, no intervalo do solo de 0 a 10 m de profundidade.

Foram elaboradas as seguintes hipóteses: (1) *a diversidade e composição de espécies co-variam, em fina escala, com a água disponível no solo*. Esta hipótese é baseada no conhecimento de que a disponibilidade de água no solo é um fator ambiental crítico nos ecossistemas savânicos que enfrentam, anualmente, longo período seco (2) *maior diversidade de espécies será encontrada no transecto com maior heterogeneidade espacial de ADP e menor*



*diversidade de espécies será encontrada no transecto com menor heterogeneidade.* Esta hipótese é baseada na teoria clássica de que ambientes com distribuição heterogênea de recursos permitem a coexistência de diferentes tipos funcionais e, então, maior diversidade de espécies (e.g. Huston 1994).

## **2. Métodos**

Foram estabelecidos três transectos de 275 m em um cerrado “sensu stricto” denso na Estação Ecológica de Águas Emendadas. Nestes transectos, foram realizadas as medidas da vegetação e as estimativas de ADP. A água disponível foi estimada através de perfis de resistividade elétrica do solo. As medidas foram efetuadas durante a estação chuvosa (Fevereiro 2003) e seca (Outubro 2003) para abranger as variações sazonais em ADP. Detalhes sobre a área de estudo e as estimativas de ADP são apresentados nos Capítulos 2 e 3.

### **2.1. Medidas da vegetação**

As medidas da vegetação foram realizadas em um transecto de 10 m x 220 m, subdividido em 22 parcelas de 10 m x 10 m, centralizado em cada perfil de resistividade (Fig. 3.2), perfazendo um total de 0,66 ha de área amostrada.

Nos transectos, foram identificadas, em nível de espécie, todas as árvores e arbustos grandes (*sensu* Ratter et al. 2000, 2003) encontradas com circunferência, a 0,3 m do nível do solo, maior ou igual 9 cm. Espécies com identificação duvidosa tiveram material botânico coletado. Os espécimes *voucher* serão depositados no Herbário da Universidade de Brasília (UB).

Todas as plantas foram mapeadas (coordenadas XY), marcadas com etiqueta permanente e mensuradas quanto à altura total, diâmetro basal (0,30 m do solo), profundidade e volume de copa (conforme descrito no Capítulo 3).

## **2.2. Análise de dados**

### **2.2.1. Riqueza e diversidade de espécies**

Primeiramente, foi realizada uma análise descritiva dos parâmetros fitossociológicos para as espécies encontradas nos três transectos, utilizando o programa de computador Fitopac, versão 2.0 (Shepherd 1994). Para cada espécie, foram calculados densidade, frequência, dominância baseada na área basal e valor de importância baseado na soma dos três parâmetros citados. A riqueza, equitabilidade e diversidade de espécies foram calculadas para cada transecto e também para cada parcela de 100 m<sup>2</sup>, individualmente. Foram utilizados os índices de diversidade de Shannon-Wiener e de Simpson (Magurran 2004). Diferenças nos índices de diversidade de Shannon-Wiener entre transectos foram testadas através do teste t de Hutcheson, específico para comparação de índices de diversidade (Zar 1996). A correção de Bonferroni ( $\alpha=0,05/3$ ) foi utilizada para ajustar o nível de significância para comparações múltiplas.

Uma curva cumulativa para o índice de diversidade de Simpson foi construída utilizando o programa EstimateS, versão 7.5.0 (Colwell 2005). Nesta curva, a ordem de inclusão das parcelas foi casualizada 50 vezes. As subamostras foram, então, incorporadas em uma análise de variância (ANOVA) para comparar a diversidade de espécies entre os três transectos. Os requerimentos das análises paramétricas (e.g. normalidade, homogeneidade de variância) foram sempre investigados. Análises não paramétricas foram alternativamente realizadas quando os requerimentos das análises paramétricas não puderam ser satisfeitos. Neste caso específico, resultados da ANOVA são incluídos para facilitar a apresentação dos dados; entretanto, como as amostras não são independentes, os valores de significância devem ser considerados com cautela. Curvas de distribuição de abundância de espécies foram elaboradas (Magurran 2004).

Possíveis associações entre ADP e riqueza, equitabilidade ou diversidade de espécies foram investigadas utilizando as parcelas de 100 m<sup>2</sup> como unidade amostral. O teste de Mantel foi selecionado para estas análises porque representa uma alternativa estatística robusta para dados que apresentem autocorrelação espacial (Fortin e Gurevitch 1993). No teste de Mantel, os dados originais são substituídos por matrizes de dissimilaridade e, então, a correlação entre as duas matrizes é examinada (Legendre e Legendre 1998). O teste de Mantel revela se parcelas que são similares em termos de ADP são também similares nos parâmetros de diversidade de espécies.

As matrizes de dissimilaridade para o teste de Mantel foram construídas usando o índice de Bray-Curtis para os dados de equitabilidade e diversidade e a distância euclidiana para os dados de riqueza de espécies e ADP (McCune e Grace 2002). A significância das correlações foi testada com teste de Monte Carlo com 1000 casualizações (McCune e Grace 2002), utilizando o programa PC-ORD, versão 4.10 (McCune e Mefford 1999). Como o teste de Mantel indicou associação significativa entre diversidade de espécies, estimada pelo índice de Simpson, e ADP de 700-1000 cm de profundidade, foi aplicada uma regressão simples para relacionar as duas variáveis, ajustando-se uma curva de regressão não linear com três parâmetros, através do programa Sigma Plot 9.0.

### **2.2.2. Variação espacial na diversidade de espécies**

A variação na composição de espécies entre sítios, dentro de uma região de interesse, é denominada “diversidade beta” (Whittaker 1960). A diversidade beta pode ser calculada de várias maneiras (Magurran 2004), incluindo basicamente dois tipos de métodos (1) razão entre o número de espécies encontradas em uma área extensa (diversidade gama) e em uma área menor (diversidade alfa); (2) substituição (“turnover”) de espécies ao longo de um gradiente (Whittaker 1960). Neste trabalho, utilizou-se a última definição. Portanto, a extensão com que a composição de espécies variou entre as parcelas de 100 m<sup>2</sup>, ao longo de cada transecto, foi o critério utilizado para avaliar a

diversidade beta (McCune e Grace 2002). A diversidade beta foi calculada a partir da similaridade média entre todos os pares de parcelas dentro do transecto (Magurran 2004). Comparação das médias de similaridade entre os três transectos foi feita através de análise de variância, sendo que maior similaridade entre parcelas indica menor diversidade beta. Para visualizar padrões de diversidade beta em cada transecto, foram construídos gráficos plotando a dissimilaridade entre pares de parcelas adjacentes ao longo do transecto (McCune e Grace 2002). Em ambos os casos, o índice de Bray-Curtis (Sørensen quantitativo ou Czekanowski) foi utilizado como medida de similaridade (McCune e Grace 2002).

### **2.2.3. Composição florística e a água disponível no solo**

Análise de correspondência retificada (“Detrended Correspondence Analysis”, DCA) foi utilizada para comparar os padrões de similaridade florística (McCune e Grace 2002). Dois tipos de análises foram realizados, um baseado na abundância de indivíduos por espécie, e outro considerando apenas a presença e ausência da espécie. Em ambos os casos, utilizou-se o programa PC-ORD, versão 4.10 (McCune e Mefford 1999). A proporção da variação representada pelos eixos da DCA foi estimada pelo coeficiente de determinação entre as distâncias euclidianas das parcelas na ordenação e no espaço original (McCune e Grace 2002). Análises de similaridade entre os transectos foram realizadas utilizando os índices de Sørensen clássico (presença-ausência) e Bray Curtis (abundância) (McCune e Grace 2002) através do programa de computador EstimateS versão 7.5.0 (Colwell 2005).

Correlação de Mantel foi utilizada para investigar associação entre a composição florística e a água disponível para as plantas (Fortin e Gurevitch 1993). Sørensen clássico e Bray-Curtis foram os índices de similaridade usados para os dados de espécie e distância euclidiana para os dados de ADP. Adicionalmente, foi aplicado o teste parcial de Mantel através do programa PASSAGE (Pattern Analysis, Spatial Statistics and Geographic Exegesis, versão

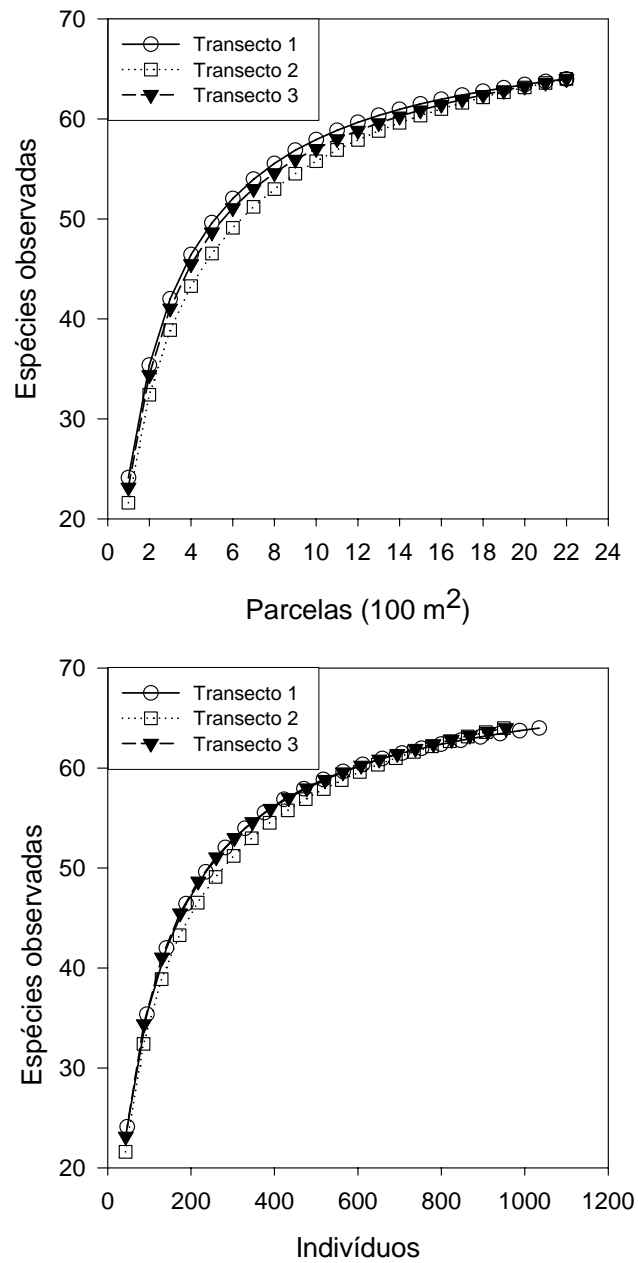
1.1). Este teste consiste em uma regressão parcial na qual são usadas três matrizes de distância (Fortin e Gurevitch 1993). As duas primeiras matrizes correspondem às variáveis de interesse (no caso, ADP e composição florística). A terceira matriz corresponde às distâncias geográficas. O teste parcial de Mantel permite separar a contribuição relativa do espaço e da variável abiótica sobre a variabilidade da composição de espécies (Fortin e Gurevitch 1993).

### **3. Resultados**

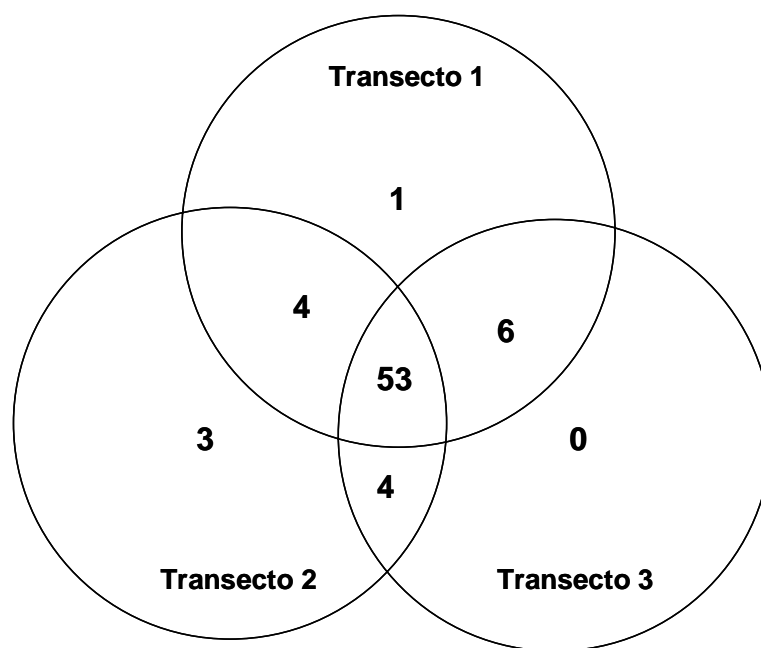
#### **3.1. Riqueza e diversidade de espécies**

Um total de 2938 indivíduos (1035 em T1, 950 em T2 e 953 em T3) pertencentes a 71 espécies e 34 famílias, foi encontrado nos três transectos estudados. A Figura 4.1 mostra que a curva de acumulação de espécies está relativamente próxima de atingir uma assíntota, indicando que uma estimativa razoavelmente satisfatória da riqueza de espécies foi obtida. A lista de espécies por transecto e seus respectivos parâmetros fitossociológicos é apresentada no Anexo 1.

Foram identificadas 65, 64 e 63 espécies nos transectos 1, 2 e 3, respectivamente. Os três transectos compartilharam 53 espécies (75%), enquanto 18 espécies (25%) foram ausentes em pelo menos um dos transectos (Fig. 4.2). O número de espécies exclusivas de cada transecto foi baixo, variando de zero (T3) a três (T2) (Fig. 4.2). Os índices de diversidade de espécies e equitabilidade foram sempre observados na seguinte ordem:  $T1 > T3 > T2$  (Tabela 4.1).



**Figura 4.1.** Curva de acumulação de espécies de plantas lenhosas encontradas em três transectos (10 m x 220 m) localizados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal.

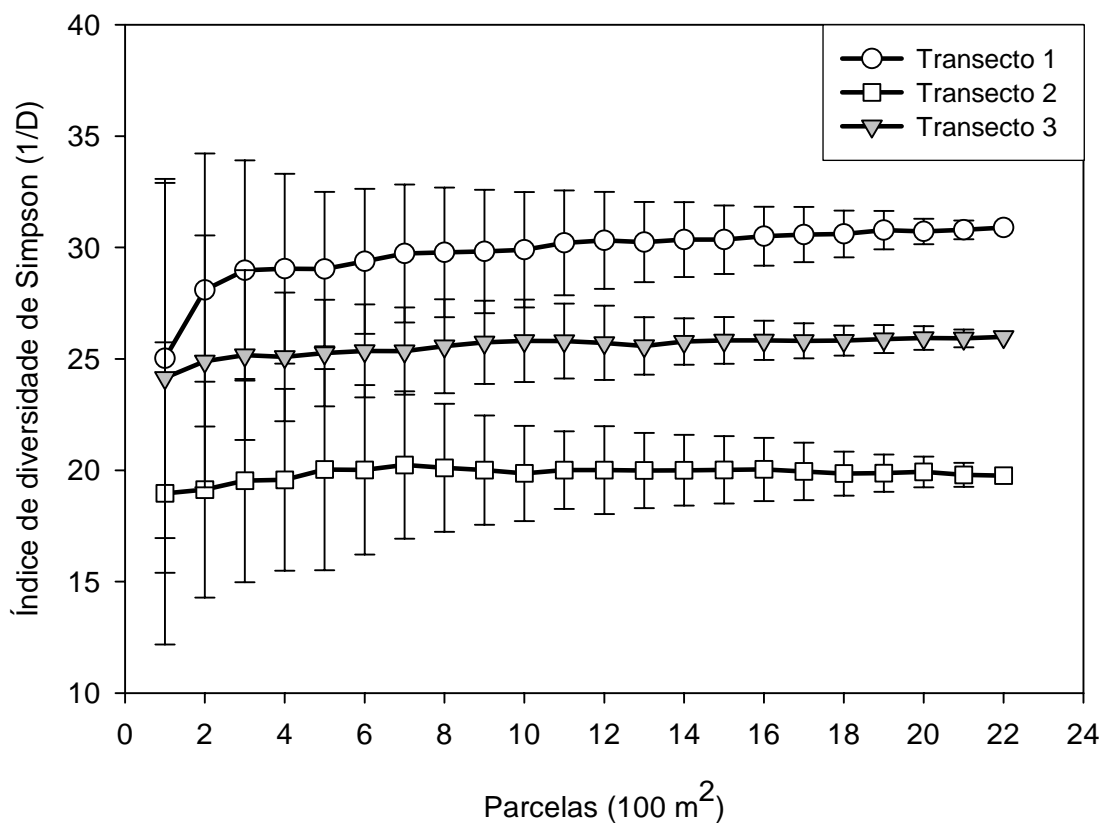


**Figura 4.2.** Sobreposição de espécies de plantas lenhosas em três transectos (10 m x 220 m) estudados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal.

**Tabela 4.1.** Comparação dos parâmetros de diversidade de espécies lenhosas entre três transectos (10 m x 220 m) estudados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal.

	Transecto 1	Transecto 2	Transecto 3
Riqueza	65	64	63
Diversidade (Shannon-Wiener)	3,699	3,520	3,649
Diversidade (Simpson 1-D)	0,968	0,949	0,961
Diversidade (Simpson 1/D)	30,795	19,733	25,812
Eqüitabilidade de Shannon	0,886	0,846	0,881

Não foram observadas diferenças significativas na diversidade de espécies, calculada pelo índice de Shannon-Wiener, comparando-se pares de transectos (teste t;  $p > 0,05$ ). Em contraste com o índice de Shannon-Wiener, diferenças significativas foram encontradas entre os três transectos para o índice de diversidade de Simpson ( $1/D$ ) calculado após casualizações da ordem das amostras (Fig. 4.3). O teste de Kruskal-Wallis (ANOVA ranqueada) indicou diferença significativa entre todos os três transectos ( $H = 55,50$ ,  $P = < 0,001$ ; Teste de Tukey,  $p < 0,05$ ).



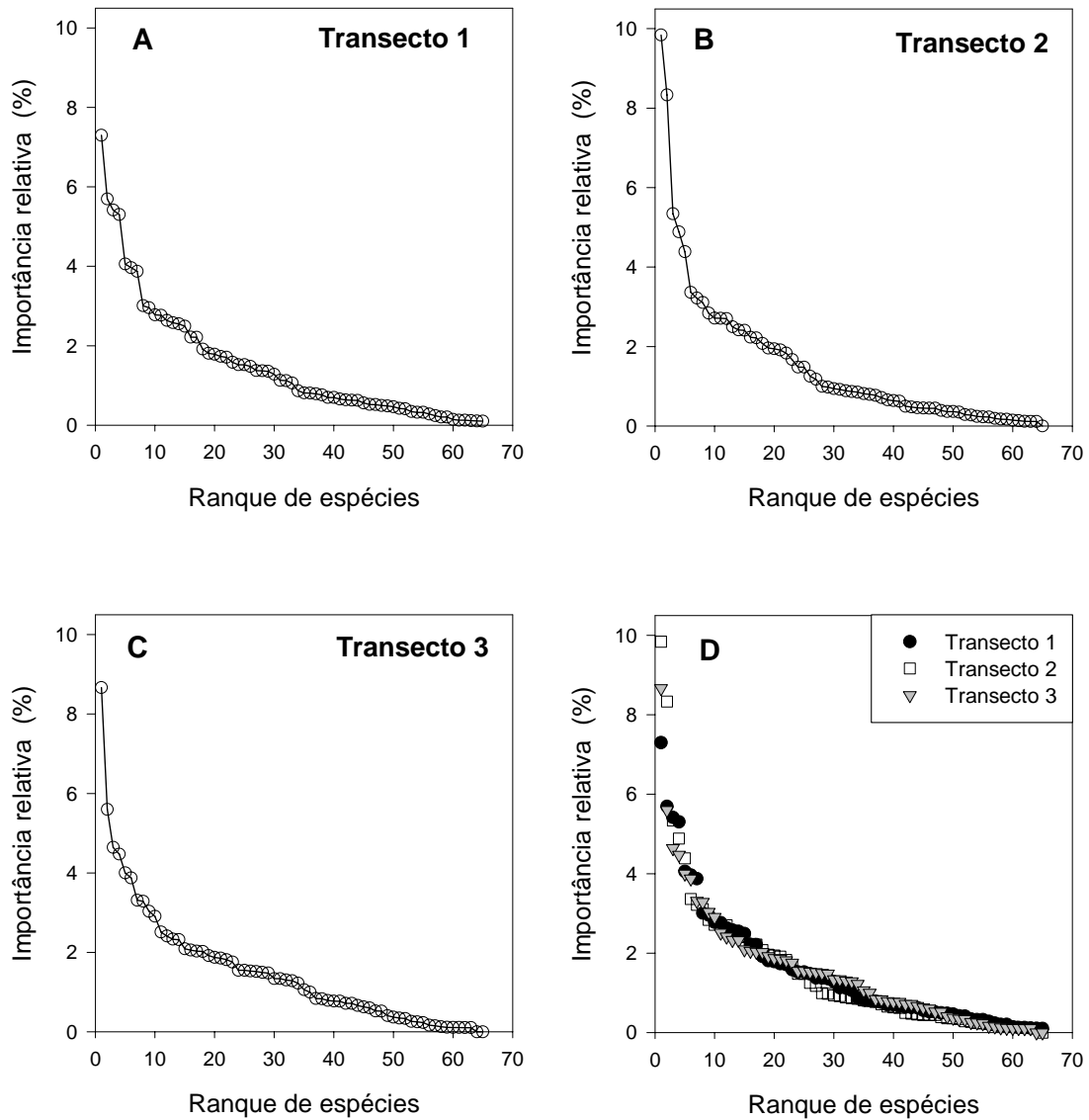
**Figura 4.3.** Índice de diversidade de Simpson ( $1/D \pm$  desvio padrão) em relação ao tamanho da amostra, seguindo 50 casualizações da ordem da amostra, para três transectos (10 m x 220 m) localizados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal.



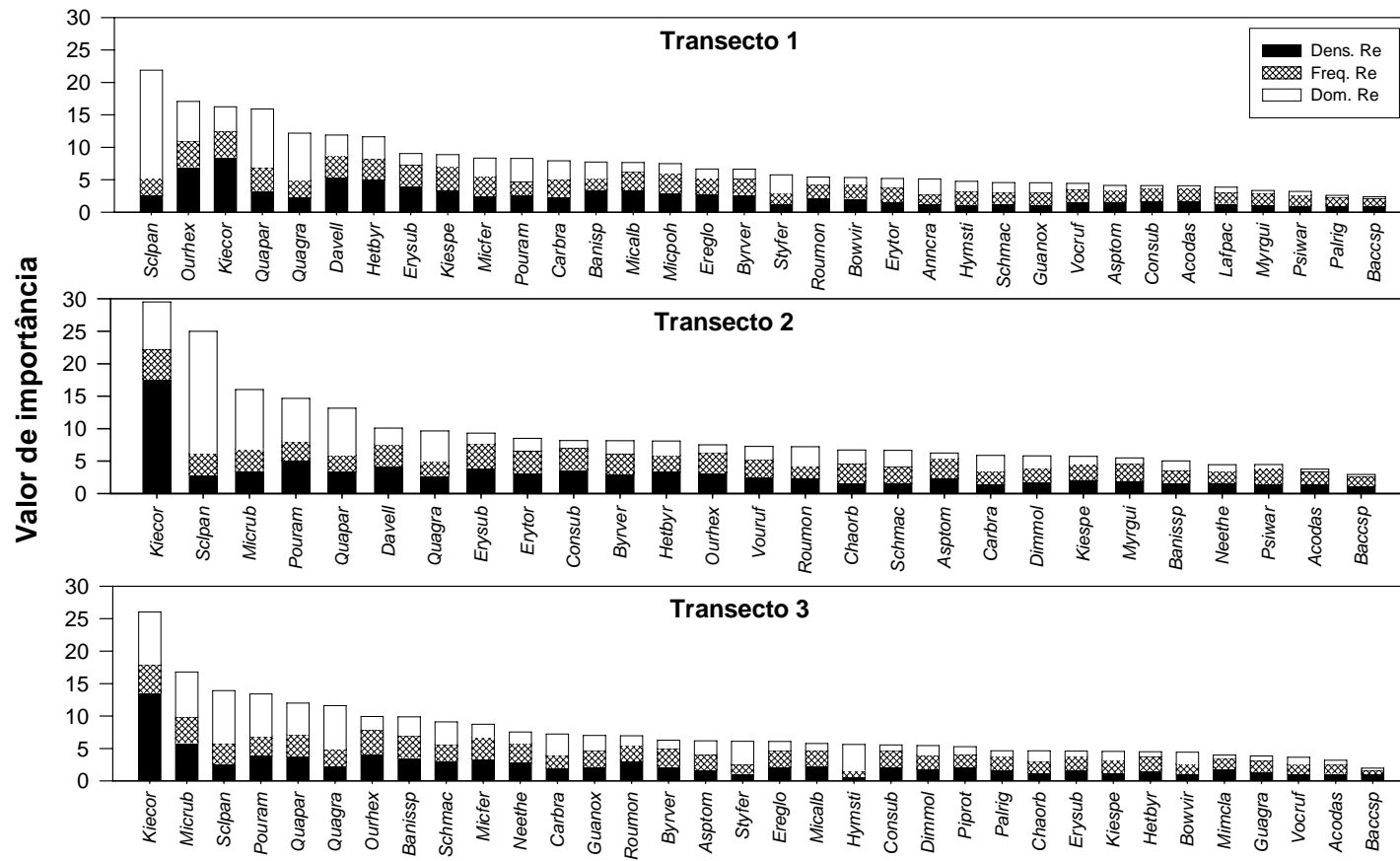
As curvas de abundância de espécies para os três transectos são apresentadas na Figura 4.4. De modo geral, os três transectos mostraram padrão similar de distribuição de abundância de espécies (Fig. 4.4, D). Tal padrão foi marcado por uma forte inclinação inicial, indicando equitabilidade relativamente baixa nas comunidades estudadas. Apenas uma ou duas espécies são muito abundantes, enquanto grande parte (cerca de 1/3) é rara ( $n \leq 5$ ). Além disso, as primeiras 10 espécies representadas nas curvas de abundância contribuíram com aproximadamente metade dos indivíduos em cada transecto e cerca de 24% das 71 espécies foram representadas por somente um indivíduo, em pelo menos um dos transectos.

Apesar da semelhança no padrão geral da distribuição de abundâncias das espécies, a inclinação da curva foi mais pronunciada em T2, intermediária em T3 e menos pronunciada em T1 (Fig. 4.4, A-C). Este contraste indica diferença no grau de dominância das espécies mais abundantes, o qual foi maior em T2 e menor em T1. A espécie *K. coriacea* ocupou primeira posição no ranque de importância em T2 e T3, mas não em T1, transecto em que ocupou a terceira posição. Em T2, onde apresentou dominância mais forte, *K. coriacea* foi representada por 167 indivíduos (17% do total).

A espécie *K. coriacea* se destacou pela alta frequência ao longo dos transectos, sendo a única presente em todas as parcelas de T2 e T3. Embora seja uma espécie de porte relativamente pequeno (altura média de 2 m), o seu alto valor de importância na comunidade deve-se principalmente à densidade (Fig. 4.5). A espécie *Sclerolobium paniculatum* foi também uma das mais importantes nos três transectos. Neste caso, devido principalmente à dominância (Fig. 4.5), pois é uma espécie de porte amplo, atingindo área basal cerca de vinte vezes maior que a média.

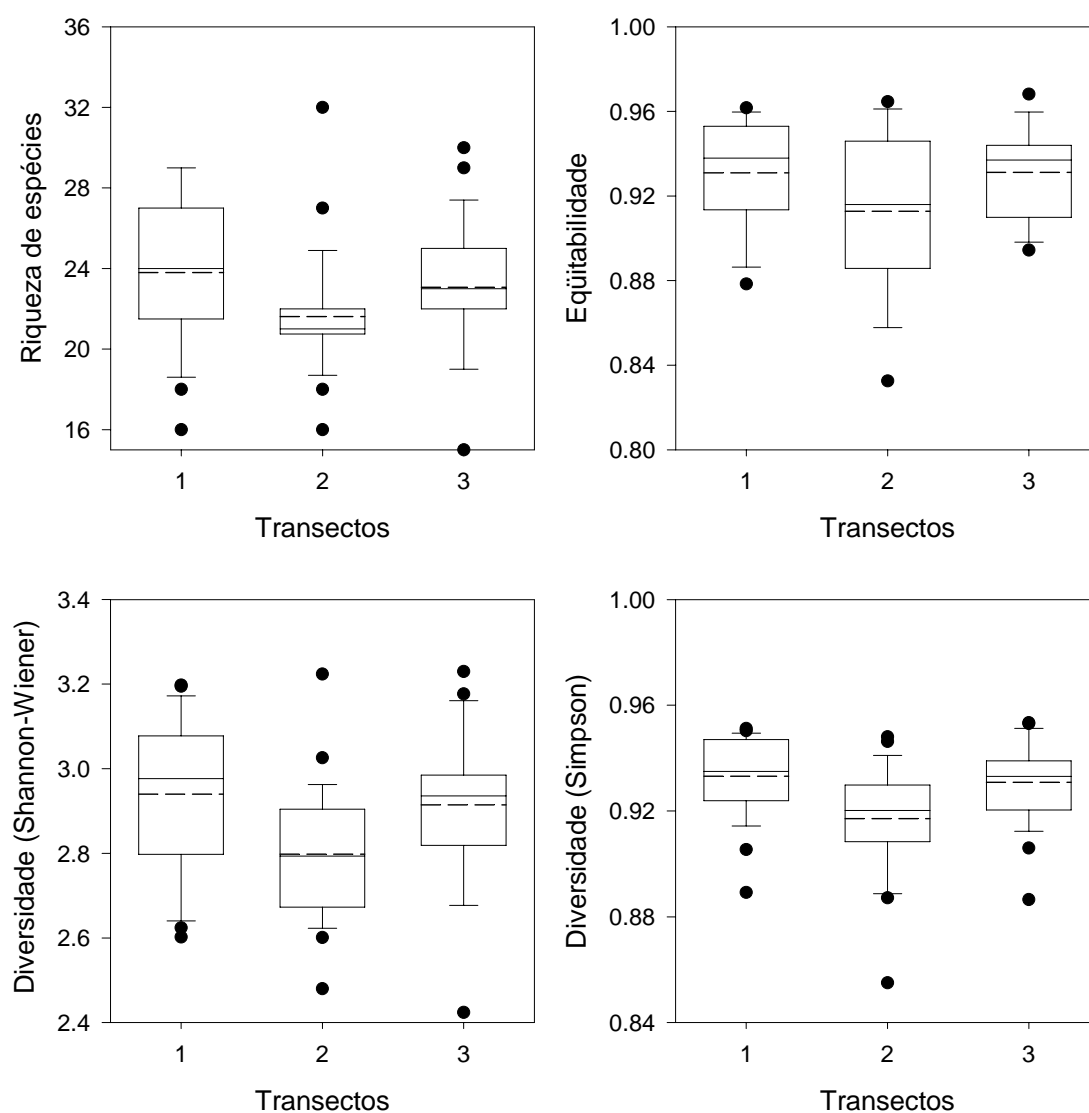


**Figura 4.4.** Curvas de abundância das espécies lenhosas encontradas em três transectos (10 m x 220 m) localizados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal (A-C). A figura D representa a superposição dos transectos 1, 2 e 3. O eixo y mostra a abundância das espécies expressa pela importância relativa (médias entre frequência, densidade e dominância). No eixo x, as espécies estão representadas por números em ordem decrescente de valor de importância.

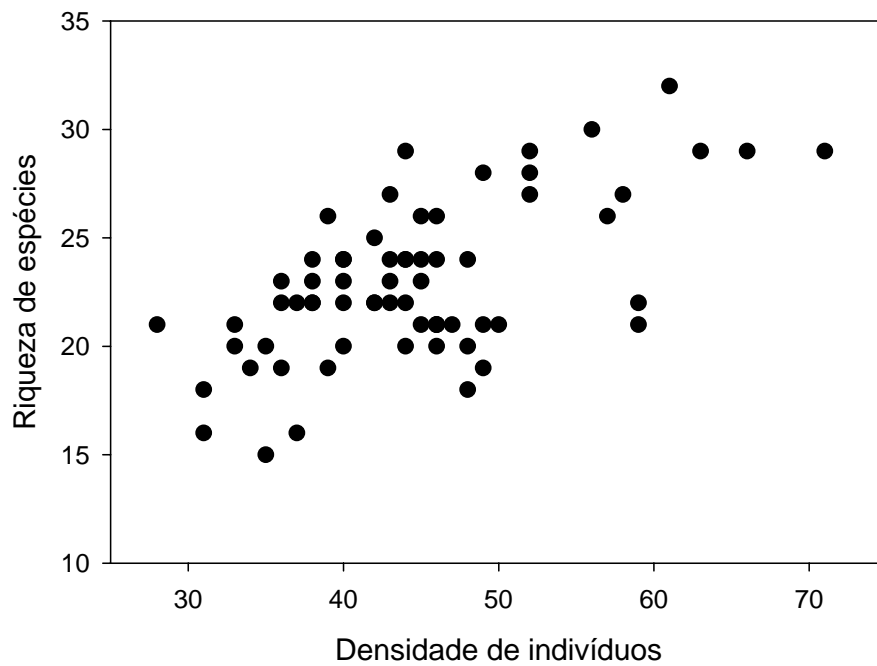


**Figura 4.5.** Valor de importância (VI) das espécies mais abundantes ( $n \geq 10$ ) encontradas em três transectos (10 m x 220 m) na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal. VI é composto pela soma da densidade relativa (Dens. Re), Freqüência relativa (Freq. Re) e Dominância relativa (Dom. Rel.). As espécies estão em ordem decrescente de valor de importância. Identificação das espécies conforme Anexo 2.

A comparação entre parcelas de 100 m<sup>2</sup> indicou que a riqueza de espécies tendeu a ser menor em T2 (média=21,59) quando comparada à T1 (24,04) e T3 (23,13) (Fig. 4.6). Foi também observada tendência de menor diversidade de espécies em T2, associada à menor riqueza de espécies e também menor equitabilidade (Figura 4.6). A riqueza de espécies foi significativa e positivamente associada à densidade de indivíduos, considerando todas as parcelas dos três transectos conjuntamente ( $r=0,60$ ,  $p<0,05$ ; Fig. 4.7).



**Figura 4.6.** Comparação dos componentes da diversidade de espécies entre três transectos (10 m x 220 m), localizados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal. Média (linha tracejada), mediana (linha contínua), percentil 25-75 (caixa), percentil 10-90 (barra) e “outliers” (círculos).



**Figura 4.7.** Relação entre riqueza de espécies e densidade de indivíduos ( $r=0,60$ ;  $p<0,05$ ) em parcelas de  $100\text{ m}^2$ , em três transectos (10 m x 220 m) localizados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal.

### 3.2. Relação entre os parâmetros de diversidade de espécies e ADP

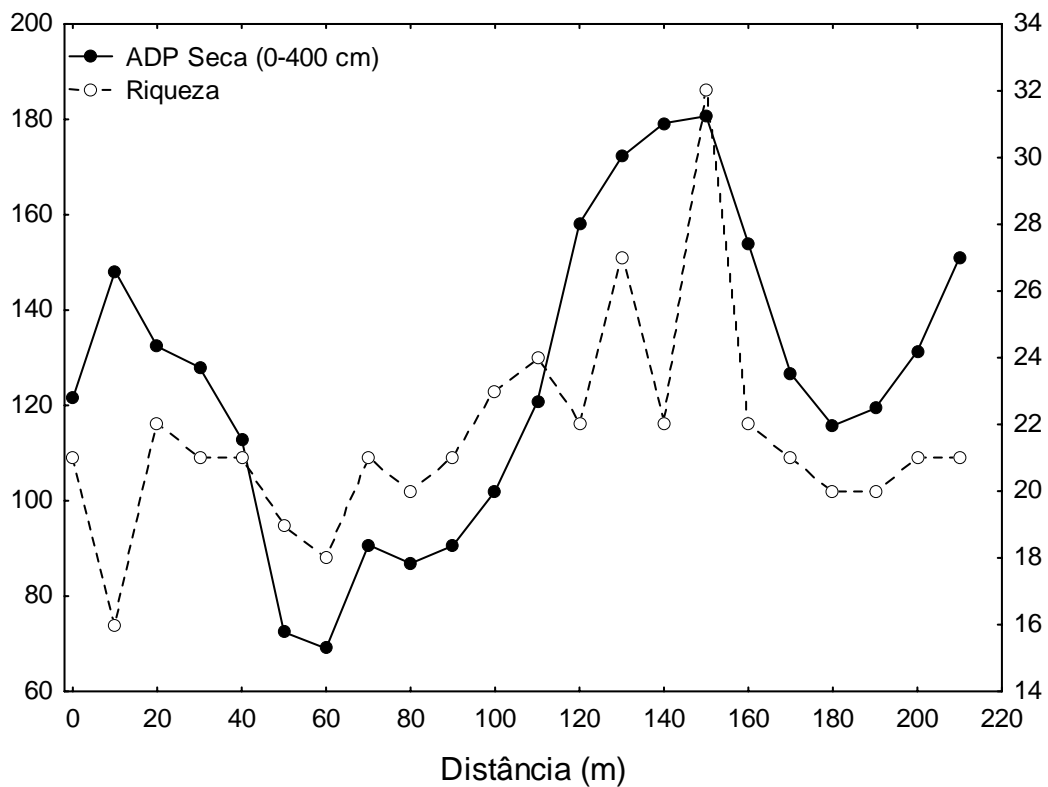
As correlações de Mantel não indicaram tendências claras de associação entre ADP e os parâmetros de riqueza e diversidade de espécies para T1 e T3. Por outro lado, associações foram encontradas para T2 (Tabela 4.2). A riqueza de espécies foi significativa e positivamente correlacionada com ADP no intervalo de 0-400cm, nas estações seca e chuvosa.

A variação espacial na riqueza de espécies em relação à variação espacial da água no solo é mostrada na Figura 4.8. Enquanto a riqueza de espécies foi positivamente associada a ADP no primeiro intervalo do solo, a equitabilidade e a diversidade, estimada pelo índice de Simpson, foram negativamente correlacionadas com o solo profundo (abaixo de 400 cm; Tabela 4.2). Correlações significativas variaram de -0.18 a -0.28 e foram encontradas em ambas as estações.

As correlações com o índice de diversidade de Shannon-Wiener foram apenas marginalmente significativas ( $p < 0,1$ ; dados não mostrados). O índice de Shannon-Wiener recebe maior peso das espécies raras, ao contrário do índice de Simpson que está mais associado às espécies comuns (Magurran 2004). As correlações observadas entre ADP e diversidade, portanto, estariam sendo mais influenciadas pelas espécies comuns. Além disso, como o índice de Shannon-Wiener é inadequado para amostras pequenas (Magurran 2004), os padrões obtidos com o índice de Simpson serão preferencialmente discutidos neste trabalho.

**Tabela 4.2.** Coeficientes significativos ( $p < 0,05$ ) para a correlação de Mantel entre água disponível para as plantas (ADP), nas estações chuvosa e seca, e componentes da diversidade de espécies lenhosas no Transecto 2, estudado na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal. Os valores de significância estão entre parênteses. Células em branco indicam correlações não significativas.

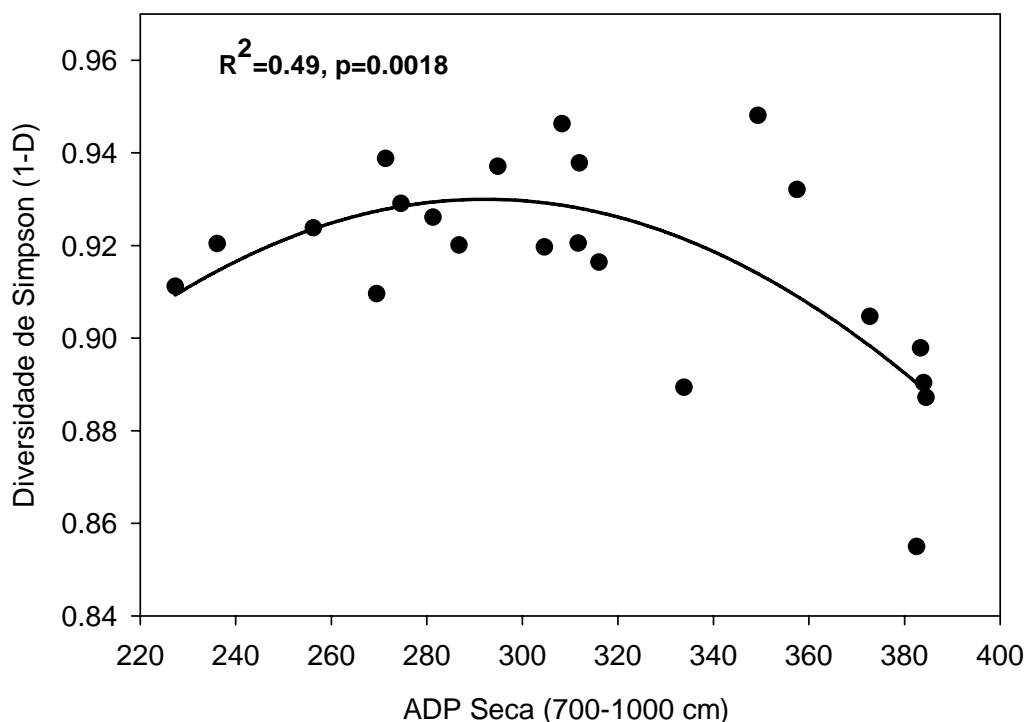
	Riqueza	Eqüitabilidade	Diversidade (Simpson)
Chuva 0-400 cm	0,31 (0,004)		
Chuva 400-700 cm			
Chuva 700-1000 cm		-0,22 (0,019)	-0,22 (0,028)
Seca 0-400 cm	0,35 (0,005)		
Seca 400-700 cm		-0,18 (0,032)	
Seca 700-1000 cm		-0,26 (0,005)	-0,28 (0,002)



**Figura 4.8.** Variação espacial da riqueza de espécies e da água disponível para as plantas (ADP), de 0-400 cm de profundidade, ao longo do Transecto 2, localizado na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal.



A relação entre diversidade de espécies (índice de Simpson) e ADP de 700-1000 cm de profundidade, na estação seca, seguiu um formato curvilíneo, no qual a diversidade atingiu o pico em cerca de 310 mm de ADP e, então, começou a declinar (Fig. 4.9).

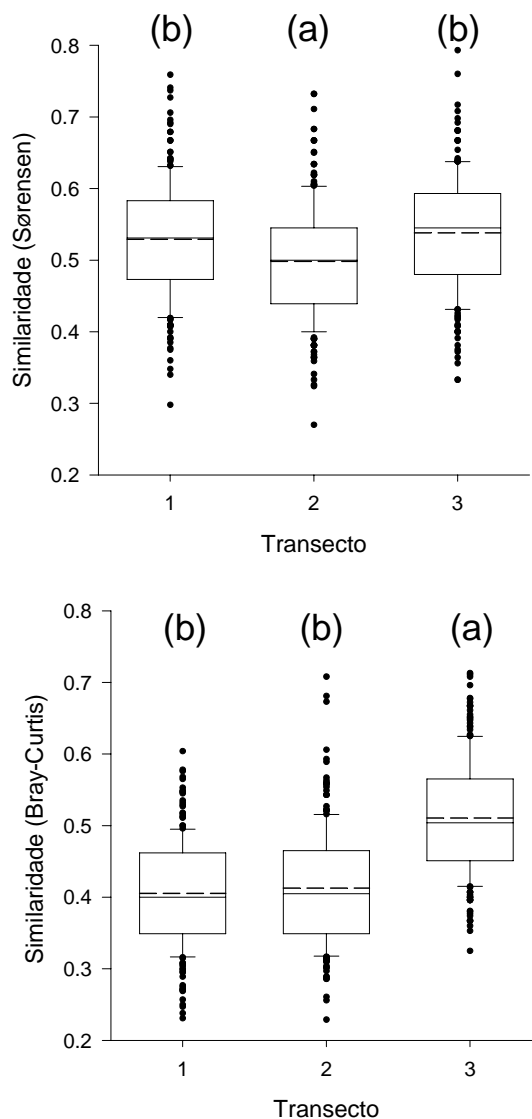


**Figura 4.9.** Relação entre diversidade de espécies e água disponível para as plantas (ADP) no intervalo de 700-1000 cm de profundidade (estação seca) para o Transecto 2, estudado na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal.

### 3.3. Variação espacial da diversidade de espécies nos transectos (diversidade beta)

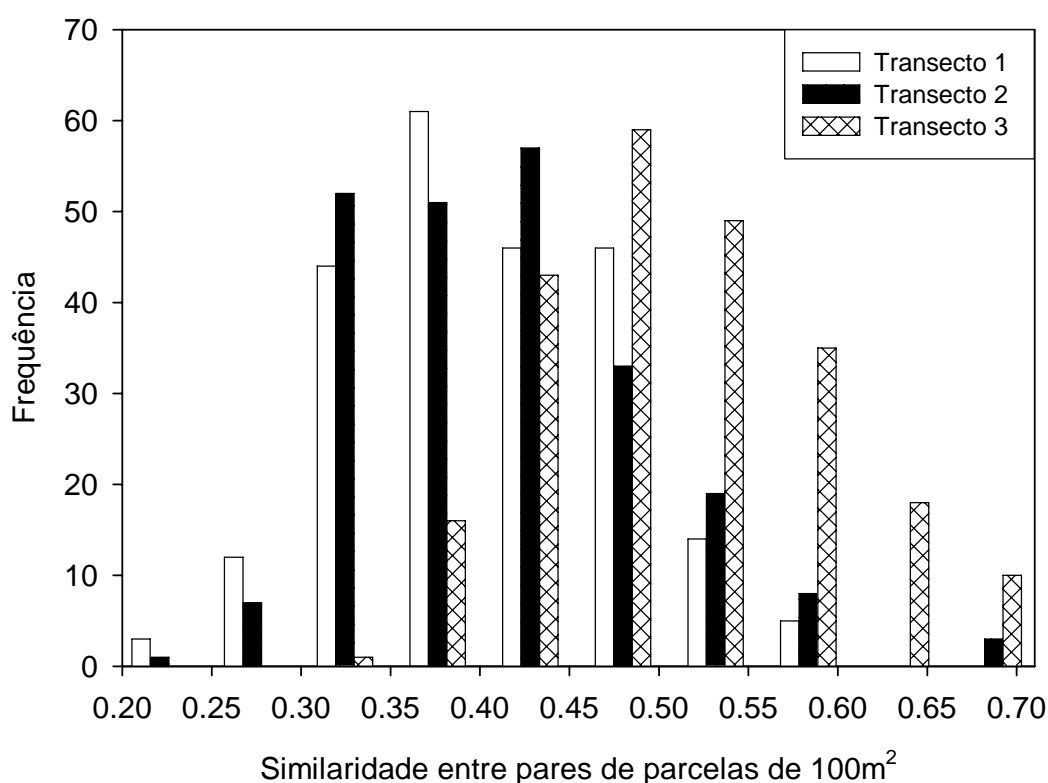
Considerando apenas presença e ausência das espécies, as parcelas em T2 foram mais similares entre si (similaridade média=0,498). A similaridade média em T2 foi significativamente menor que em T1 (0,529) e T3 (0,538), os quais foram similares entre si (ANOVA,  $F=15,82$ ,  $p<0,001$ ; Tukey,  $p<0,05$ ). Quando a abundância das espécies foi considerada (Bray-Curtis), T3 se destacou como o transecto com parcelas mais similares entre si (mediana=0,504), sendo significativamente diferente de T1 (0,400) e T2

(0,405), os quais não diferiram entre si (Kruskal-Wallis Anova ranqueada;  $H = 181,769$ ,  $P = <0,001$ ; Dunn's Test,  $P < 0,05$ ) (Fig. 4.10).



**Figura 4.10.** Similaridade florística entre pares de parcelas ( $100 \text{ m}^2$ ) para três transectos (10 m x 220 m) localizados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal. O índice de Sørensen considera apenas a presença e ausência das espécies, enquanto o índice de Bray-Curtis considera a abundância das espécies. Média (linha tracejada), mediana (linha contínua), percentil 25-75 (caixa), percentil 10-90 (barra) e “outliers” (círculos). Letras iguais não diferem significativamente ( $p > 0,05$ ) pelo teste de Tukey (Sørensen) ou teste de Dunn (Bray-Curtis).

A distribuição de frequência dos valores de similaridade, considerando a abundância das espécies, entre pares de parcelas mostra marcante diferença entre T3 e os demais transectos. Valores de similaridade  $\leq 0,40$  foram pouco representados em T3, enquanto valores  $\geq 0,50$  foram notadamente mais frequentes neste transecto (Fig. 4.11). Os resultados obtidos mostram, portanto, que T3 apresentou a menor variação entre parcelas, ou seja, menor diversidade beta



**Figura 4.11.** Distribuição de frequência da similaridade florística entre pares de parcelas de 100 m<sup>2</sup> em três transectos (10 m x 220 m) localizados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal. A similaridade florística foi calculada através do índice de Bray-Curtis, o qual considera a abundância das espécies.

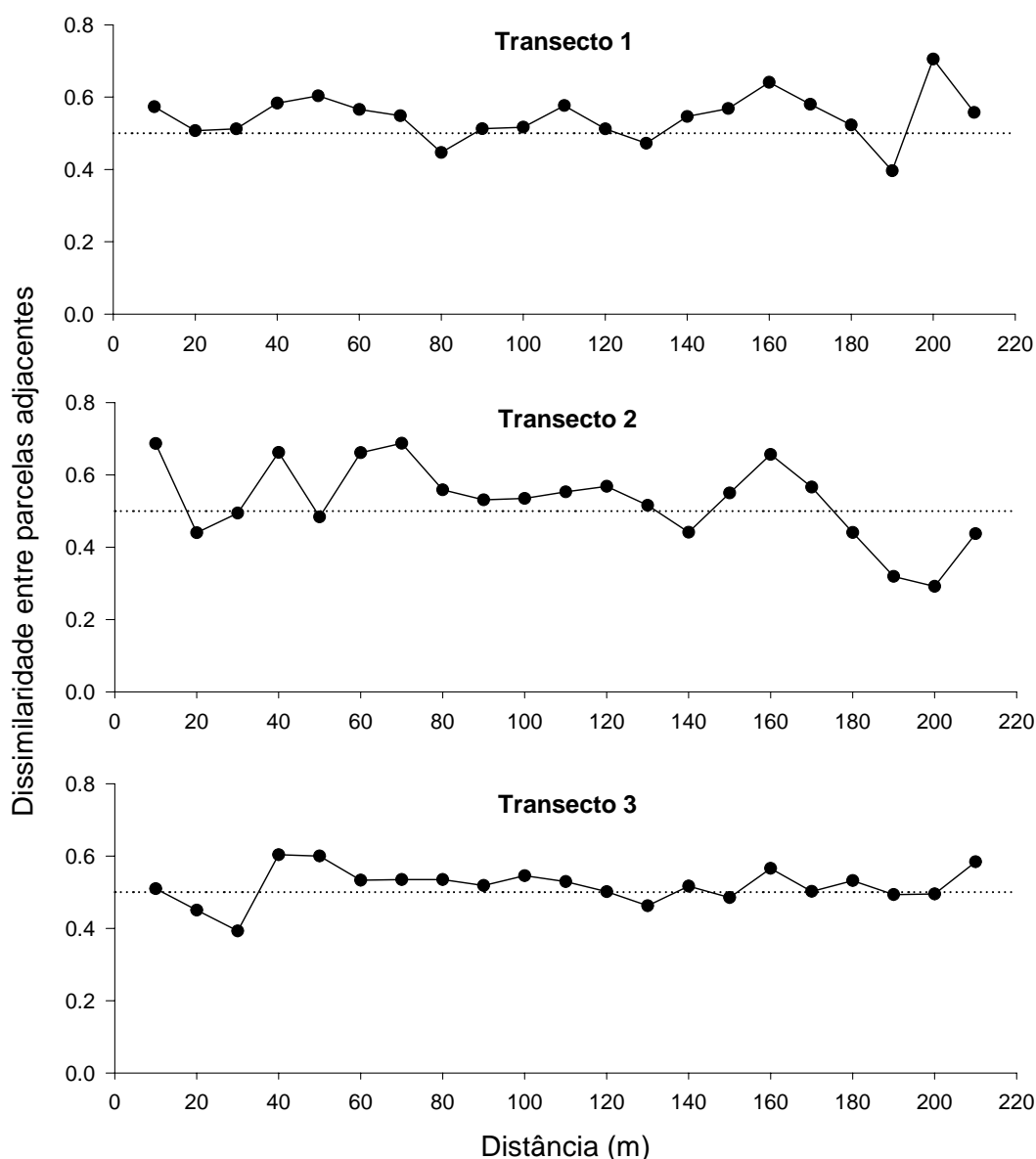
Padrões contrastantes entre os três transectos também foram encontrados ao avaliar a taxa de mudança de espécies entre parcelas adjacentes ao longo de cada transecto (Fig. 4.12). T1 apresentou mudança gradual na composição de espécies, que pareceu regularmente espaçada. A dissimilaridade aumentava a cada duas parcelas, alcançando um pico ao redor de 0,60, e declinava para valores em torno de 0,40 e 0,50.

A substituição de espécies ao longo de T2 foi amplamente heterogênea (Fig. 4.12). A variação espacial na composição de espécies pareceu correspondente à variação na distribuição de ADP de 700-1000 cm. Na parte inicial e mais seca do transecto (0-70 m; Fig. 2.6 B), parcelas adjacentes apresentaram alta dissimilaridade, atingindo valores de 0,70, o que indica mudanças abruptas na composição de espécies. O meio do transecto, intermediário em termos de ADP, foi relativamente homogêneo, com valores de dissimilaridade em torno de 0,50. Na parte final e mais úmida (170-220 m; Fig. 2.6 B), parcelas adjacentes foram progressivamente menos dissimilares atingindo valores de dissimilaridade em torno de 0,30.

Dentre os três transectos, o padrão mais contrastante na substituição espacial das espécies foi observado em T3 (Fig. 4.12). Neste transecto, a mudança na composição de espécies foi mais sutil. Com exceção de algumas parcelas situadas no início do transecto, a dissimilaridade entre parcelas adjacentes sempre flutuou ao redor de 0,50, sem mostrar picos pronunciados. Os resultados evidenciam, portanto, padrões contrastantes de diversidade beta entre os três transectos, os quais parecem consistentemente associados à heterogeneidade de água no solo.

De modo geral, a comparação dos resultados obtidos em T2, bem como entre os três transectos, indicam mudanças espaciais mais sutis na composição de espécies quando há mais água disponível no solo. Os resultados até aqui apresentados indicam que apesar dos três transectos apresentarem riqueza total de espécies similar, eles foram distintos em relação à diversidade de espécies, considerando a diversidade alfa (dentro das parcelas) e diversidade beta (entre parcelas). O transecto com porções mais secas e ADP mais heterogeneamente

distribuído tendeu a apresentar menor diversidade alfa (menor número de espécies nas parcelas), mas por outro lado, maior diversidade beta (maior diferenciação entre parcelas). Em contraste, o transecto mais úmido e menos heterogêneo em ADP tendeu a ter maior diversidade alfa, porém menor diversidade beta.



**Figura 4.12.** Diversidade beta em três transectos (10 m x 220 m) na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal. A dissimilaridade (1-índice de Bray-Curtis) entre pares de parcelas adjacentes foi utilizada como estimativa da diversidade beta. A linha pontilhada é uma referência para dissimilaridade intermediária (valor=0,5).

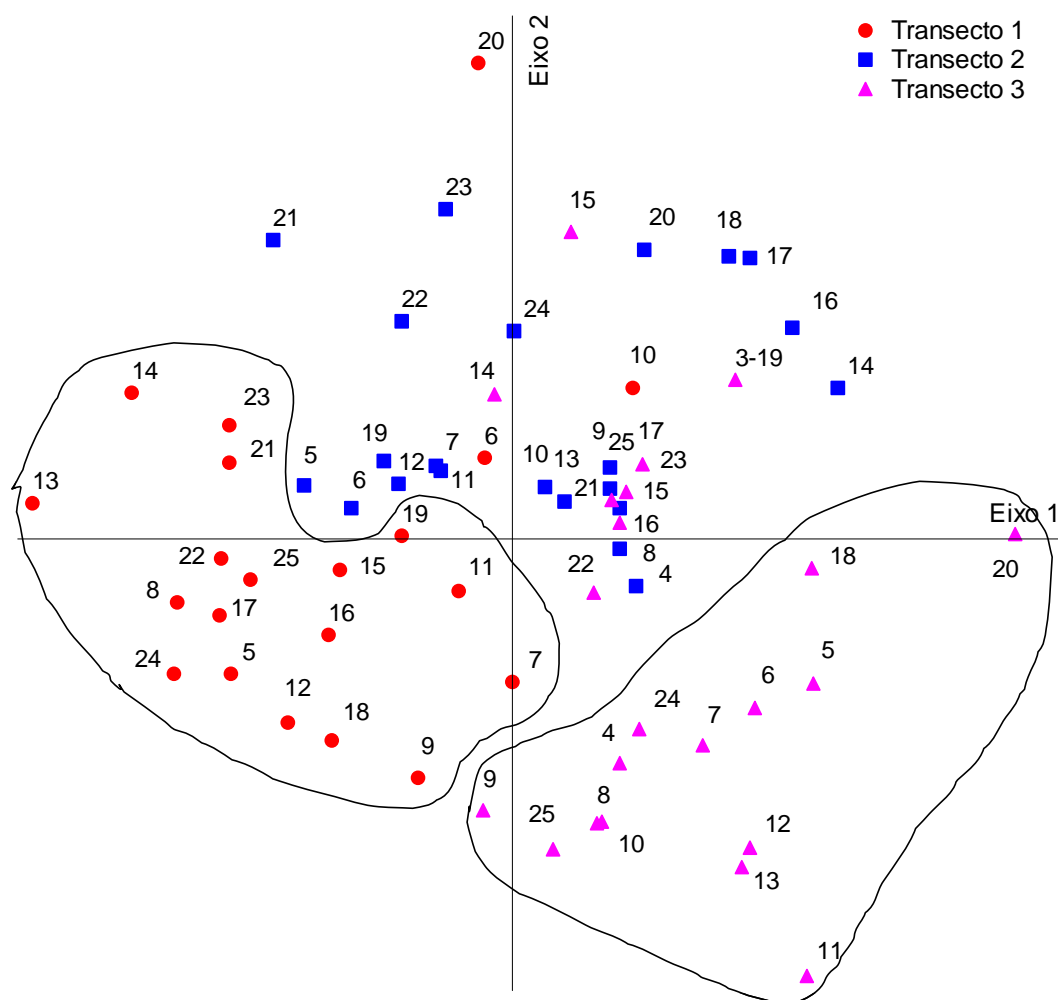
### 3.4. Composição de espécies e variação de ADP

Os resultados da ordenação DCA dos dados de composição de espécies para os três transectos juntos, baseados na abundância, são mostrados na Figura 4.13. Como a parcela 4 de T1 apresentou grande diferença florística, em relação às demais, influenciando fortemente na ordenação, a análise foi refeita eliminando esta parcela. O posicionamento completamente separado da parcela 4 (T1) ocorreu devido a ocorrência de várias espécies raras nesta parte do transecto. As espécies *Agonandra brasiliensis* (1 indivíduo), *Enterolobium gummiferum* (1), *Hancornia speciosa* (1) e *Eugenia dysenterica* (7) ocorreram exclusivamente nesta parcela. Investigando a matriz de ADP, verifica-se que esta parcela mostrou os valores mais baixos de ADP em T1, na estação seca, nas profundidades de 0-400 cm (~90 mm) e 400-700cm (~130 mm).

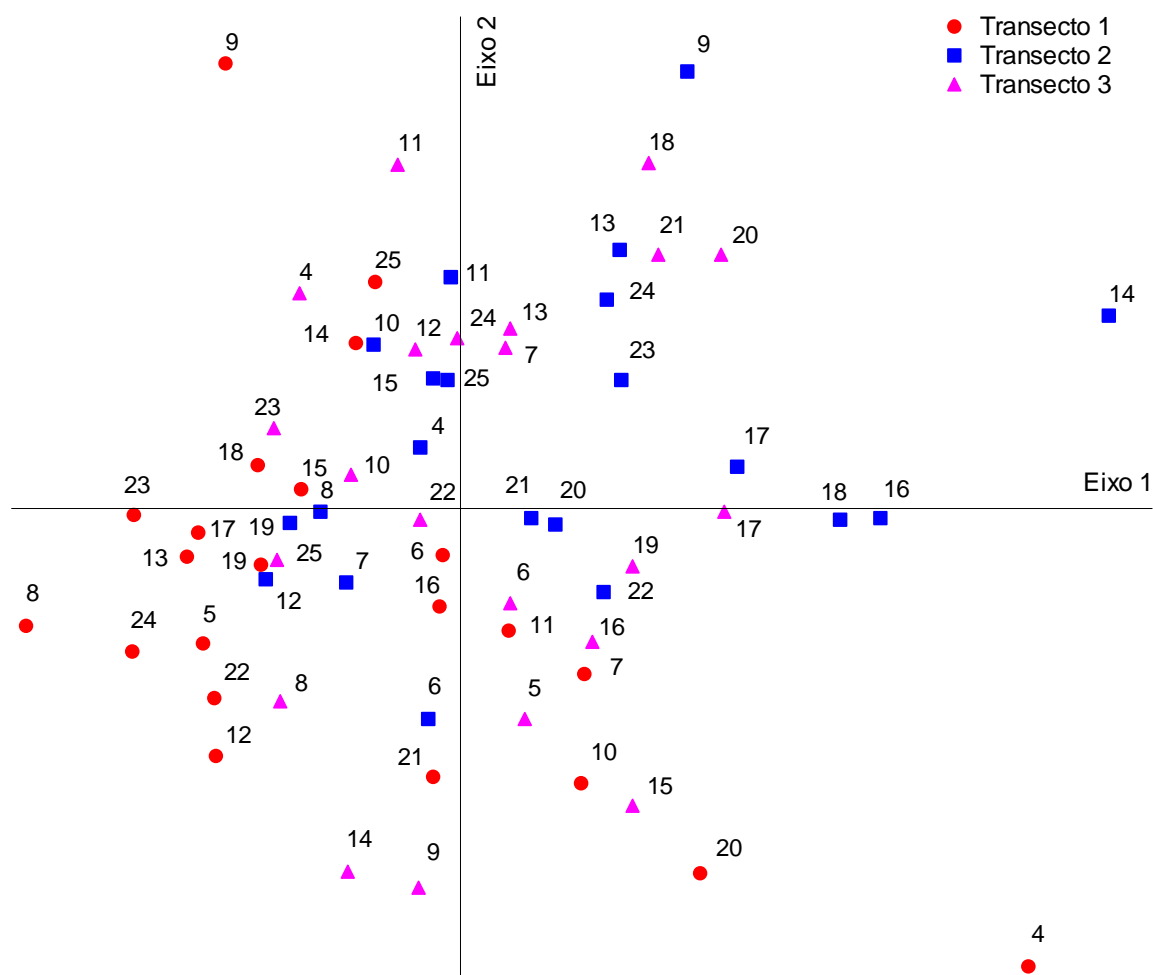
De modo geral, as parcelas de cada transecto foram agrupadas separadamente no diagrama de ordenação DCA: T1 ficou posicionado principalmente no quadrante inferior esquerdo, T3 no quadrante inferior direito, enquanto T2 foi posicionado ao longo dos dois quadrantes superiores. A proporção de variação florística explicada foi baixa, apenas 14,3% com os três primeiros eixos, refletindo a alta heterogeneidade florística destes transectos. A distribuição das parcelas de T2 ao longo de todo o eixo 1 (11,5% da variação), contrastando com T1 e T3, indica maior variabilidade florística neste transecto. Ao longo do segundo eixo (2,3% da variação), T2 foi posicionado relativamente separado dos outros dois transectos, que por sua vez, foram sobrepostos nos quadrantes inferiores.

O diagrama de ordenação para os dados de presença e ausência das espécies é mostrado na Figura 4.14. A proporção de variação explicada na ordenação foi apenas 19%. Neste caso, parcelas dos três transectos foram amplamente sobrepostas nos dois eixos de ordenação, indicando que não há marcante diferença entre os transectos em termos de composição de espécies. Assim, fica evidente que a diferença florística entre os transectos ocorre principalmente pela variação na abundância das espécies. Apenas um conjunto

de parcelas de T2 foi relativamente separado no quadrante superior direito e de T1 no quadrante inferior esquerdo. T3 foi superposto ao longo dos dois eixos, pois não apresentou espécies exclusivas (Fig. 4.2).



**Figura 4.13.** Diagrama de ordenação (DCA) para parcelas ( $100 \text{ m}^2$ ) ao longo de três transectos ( $10 \text{ m} \times 220 \text{ m}$ ) estudados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal. A abundância foi expressa como número de indivíduos por espécie. A parcela número 4 do Transecto 1 foi retirada do conjunto de dados analisados, pois a presença de várias espécies raras teve forte influência sobre a ordenação. Os três transectos foram pouco sobrepostos, ao longo do diagrama, indicando forte coerência espacial, quando a abundância das espécies é considerada.



**Figura 4.14.** Diagrama de ordenação (DCA) para parcelas (100 m<sup>2</sup>) ao longo de três transectos (10 m x 220 m) estudados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal. Apenas a presença das espécies foi considerada nesta análise. A parcela número 5 do Transecto 2 foi retirada do conjunto de dados analisados, pois a presença de várias espécies raras teve forte influência sobre a ordenação. A ampla sobreposição das parcelas indica pouca diferenciação entre os três transectos, em termos de composição de espécies (presença-ausência).



Análises através dos índices de similaridade florística mostraram alta similaridade ( $> 0,80$ ) entre os transectos quando apenas a presença e ausência das espécies é considerada (Tabela 4.3). Neste caso, T2 foi o transecto menos similar dos três, enquanto T1 e T3 foram os mais similares entre si. Quando a abundância das espécies é incorporada na análise, a similaridade florística diminui, como esperado, e os transectos T2 e T3 passam a ser os mais semelhantes entre si (Tabela 4.3).

**Tabela 4.3.** Similaridade na composição de espécies entre os três transectos (10 m x 220 m) estudados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal. Índice de Sørensen (presença-ausência) é apresentado na metade superior e índice de Bray-Curtis (abundância) na metade inferior.

	Transecto 1	Transecto 2	Transecto 3
Transecto 1	-	0,890	0,937
Transecto 2	0,703	-	0,802
Transecto 3	0,695	0,717	-

Variações em ADP foram significativamente correlacionadas com variações florísticas nos três transectos (Tabela 4.4). Os transectos 1 e 2 mostraram correlações significativas, na estação seca em todos os intervalos de profundidade do solo analisados. Por outro lado, T3 não mostrou qualquer correlação significativa com ADP de 0-400 cm ou 400-700 cm, mas somente com o solo abaixo de 700 cm. Os coeficientes de correlação significativos variaram de 0,15 a 0,31 (Tabela 4.4). A distância geográfica entre parcelas também foi significativamente correlacionada à similaridade florística (Tabela 4.4) nos três transectos com coeficiente de correlação maior em T1 (0,22); intermediário em T2 (0,17) e menor em T3 (0,13).

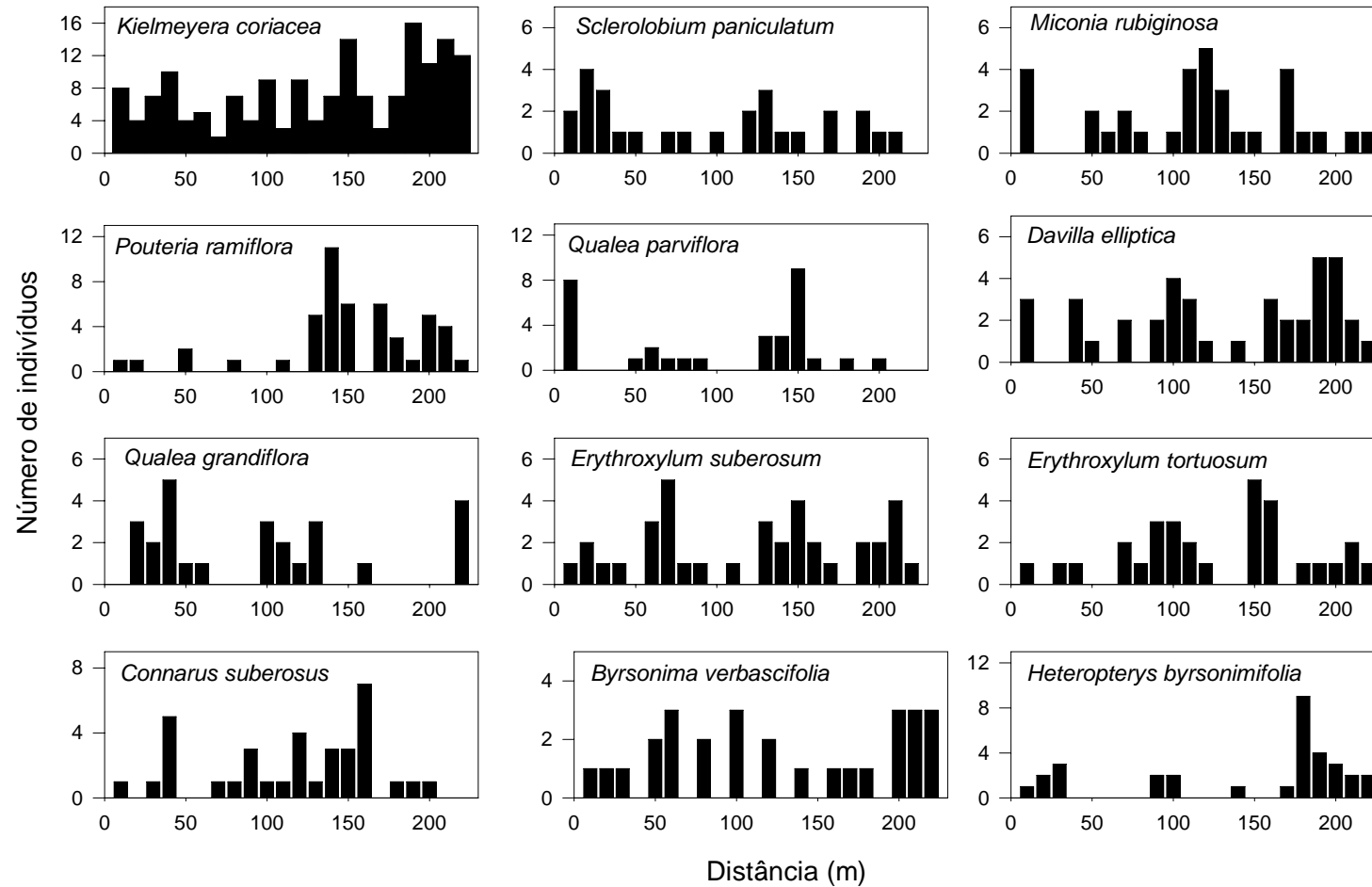
Correlações simples de Mantel para T2, retirando espécies individualmente da matriz florística, indicaram que *Pouteria ramiflora* foi a que mais influenciou no resultado global, uma vez que o coeficiente de correlação

original declinou de 0,18 para 0,12. A retirada de espécies abundantes promoveu apenas ligeira queda na correlação: *Banisteriopsis* sp. (0,15), *D. elliptica* e *S. paniculatum* (0,16), *K. coriacea*, *B. verbascifolia* e *B. coccolobifolia* (0,17). O coeficiente de Mantel utilizando apenas as 38 espécies menos abundantes ( $n \leq 11$ ) foi 0,17. A distribuição das espécies ( $n \geq 11$ ) ao longo de T2 é mostrada nas Figuras 4.15 e 4.16. O teste parcial de Mantel mostrou que a variação em ADP é significativamente correlacionada com a variação florística, independentemente da autocorrelação espacial, previamente mostrada, na composição de espécies (Figura 4.17).

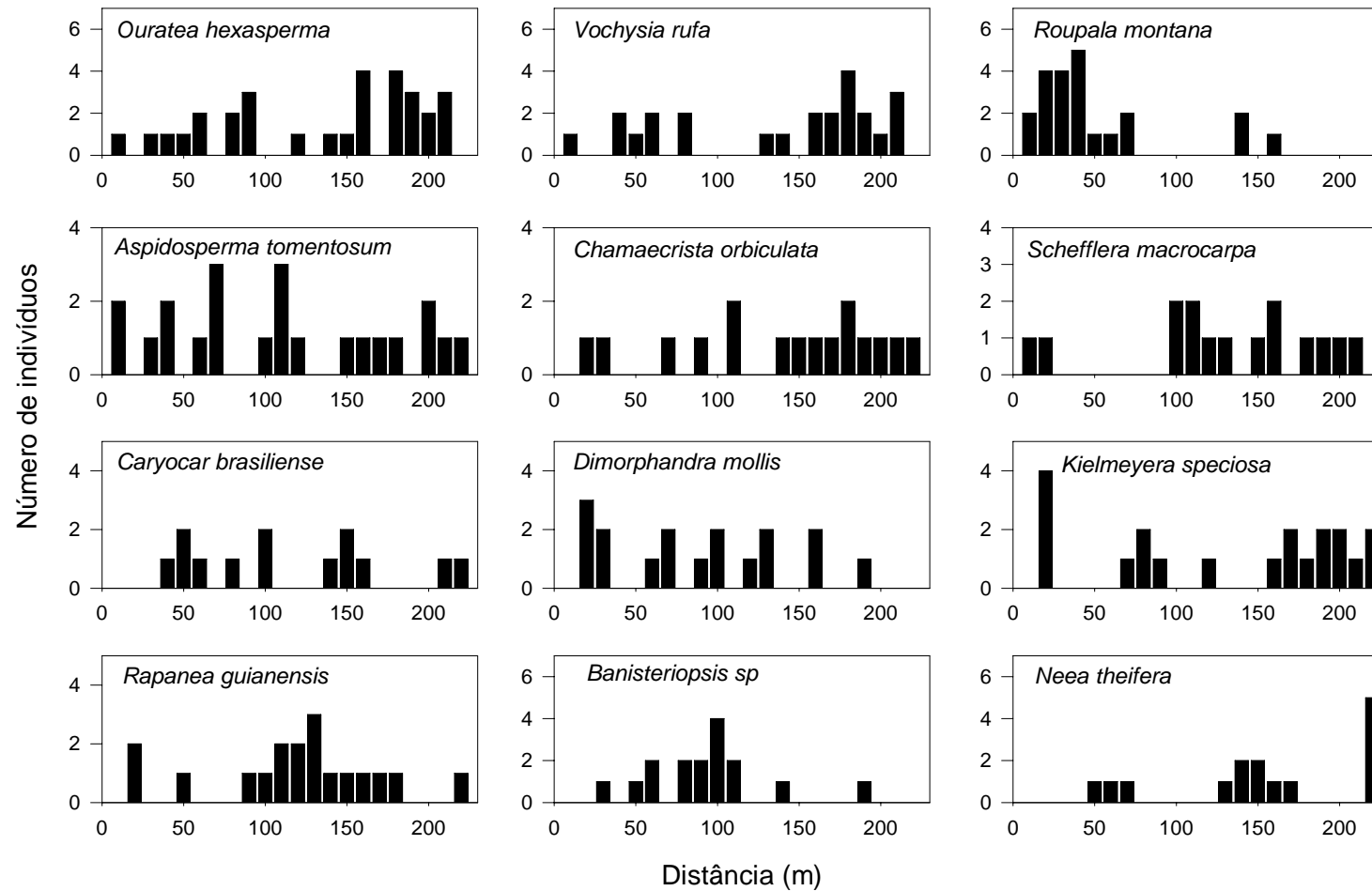
**Tabela 4.4.** Coeficientes de Mantel significativos para as correlações entre similaridade florística e similaridade na água disponível para as plantas (ADP) em três transectos (10 m x 220 m) estudados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal. Os níveis de significância foram determinados a partir de 1000 casualizações. Células em branco indicam correlações não significativas.

	Transecto 1	Transecto 2	Transecto 3
ADP Estação seca			
0-400	0,22**	0,19*	
400-700	0,31**	0,15*	
700-1000	0,30**	0,15*	0,23**
ADP Estação chuvosa			
0-400		0,22**	
400-700		0,15*	
700-1000	0,18*	0,17*	0,26**
Distância geográfica	0,22**	0,17*	0,13*

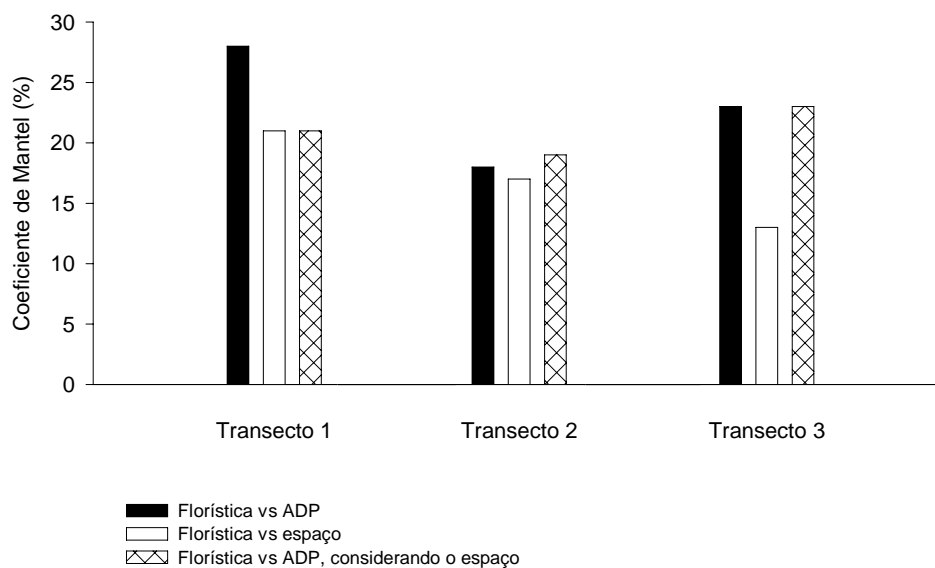
\*  $p < 0,05$ , \*\*  $p < 0,01$



**Figura 4.15.** Distribuição das espécies lenhosas mais abundantes ( $n \geq 11$ ) ao longo do Transecto 2, localizado na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal. As espécies estão em ordem decrescente de valor de importância.



**Figura 4.16.** Distribuição das espécies lenhosas mais abundantes ( $n \geq 11$ ) ao longo do Transecto 2, localizado na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal. As espécies estão em ordem decrescente de valor de importância



**Figura 4.17.** Testes de Mantel mostrando relação entre ADP e a variação florística, antes e após considerar o efeito da autocorrelação espacial, para três transectos (10 m x 220 m) localizados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal. ADP 400-700 cm foi utilizado em T1, 0-400 cm em T2 e 700-1000 cm em T3. Todos os coeficientes apresentados são significativos ( $p < 0,05$ ). A correlação entre ADP e variação florística permaneceu significativa após considerar o efeito do espaço.

#### 4. Discussão

A descrição florística aqui apresentada revela um sítio de elevada riqueza e diversidade de espécies lenhosas, com um total de 71 espécies e índice de diversidade de Shannon-Wiener superior a 3,5. Nos estudos de Felfili e Silva-Junior (1993), em seis sítios do Brasil Central, a riqueza de espécies lenhosas em um hectare variou de 50-80 espécies. Os índices de diversidade alfa (Shannon-Wiener) observados no presente estudo estão entre os valores máximos obtidos para sítios estruturalmente similares no Brasil Central (Silva-Junior e Felfili 2005). Em geral, os padrões florísticos observados na área de estudo refletem os padrões de alta diversidade de espécies lenhosas reportados para o Cerrado central (e.g. Felfili e Silva-Junior 1993, 2000; Ratter 1996, 2000; Bridgewater et al. 2004).

Diferenças consistentes na riqueza e diversidade de espécies foram encontradas entre os três transectos. De modo interessante, as diferenças nos padrões de riqueza e diversidade de espécies foram coerentes com os padrões distintos de distribuição da água no solo. Ao avaliar cada transecto individualmente, entretanto, associação entre ADP e riqueza ou diversidade de espécies foi evidente apenas no transecto mais heterogêneo em ADP (T2). Este resultado indica que as diferenças mais pronunciadas na disponibilidade de água encontradas ao longo de T2 induziram respostas florísticas mais notáveis, quando comparado aos demais transectos.

A riqueza de espécies aumentou com a disponibilidade de água no solo, padrão observado em T2 e também na comparação entre os três transectos. A riqueza média de espécies em T2 foi apenas ligeiramente menor que em T1 e T3, mas essa tendência manteve-se ao longo de grande parte da curva de acumulação de espécies (Fig. 4.1). O declínio na riqueza de espécies em função da menor disponibilidade de água no solo pode estar relacionado à inabilidade de algumas espécies sobreviverem em condições mais secas. Por outro lado, este padrão pode ser simplesmente resultado do acaso, visto que a densidade de espécies não ocorre independentemente da densidade de indivíduos (Stevens e

Carson 1999, Palmer et al. 2000). No presente estudo, a densidade de indivíduos aumentou com maior disponibilidade de água (Capítulo 3). Logo, as chances de ocorrer indivíduos de espécies diferentes aumentam. A correlação positiva aqui encontrada entre densidade de plantas e número de espécies pode constituir evidência de que a maior riqueza de espécies resultaria simplesmente do maior número de indivíduos nos sítios mais úmidos.

O formato curvilíneo da relação entre diversidade e ADP no solo profundo em T2 concorda com a ampla variedade de modelos ecológicos para comunidades de plantas, nos quais picos de diversidade ocorrem em níveis intermediários de disponibilidade de recursos (revisado por Mittelbach et al. 2001). Nestes modelos, a diversidade inicialmente aumentaria com a abundância do recurso, diminuindo, posteriormente, devido às condições favoráveis permitirem a dominância de espécies altamente competitivas, excluindo outras espécies (Grime 2001).

No presente estudo, 310-350 mm de água no solo profundo (700-1000 cm) pareceu ser o nível crítico a partir do qual a diversidade de espécies começou a diminuir. Nos modelos de Grime, a dominância de algumas espécies ocorreria em função do rápido crescimento aéreo, permitindo-lhes mais acesso à luz e, conseqüentemente, maior sucesso competitivo. No Cerrado, onde recursos subterrâneos (água e nutrientes) são aparentemente mais limitantes que recursos aéreos (luz), é esperado que o crescimento radicular e o conseqüente acesso à água profunda garantam maior habilidade competitiva às espécies (Oliveira et al. 2005).

No final do T2 (160-180 m), foi observado grande contraste entre os diferentes intervalos do solo. A camada de 0-400 cm foi extremamente seca (cerca de 70 mm de ADP), contrastando com abundância de água em profundidade (>350 mm de ADP). A redução na equitabilidade observada nesta parte do transecto indica que algumas espécies dominaram mais fortemente nestes sítios com água disponível em profundidade. É plausível a hipótese de que espécies com maior habilidade para acessar a água abundante das camadas

profundas sejam aquelas dominantes nestes sítios. A habilidade de algumas espécies de Cerrado, com sistemas radiculares dimórficos redistribuir água das camadas profundas para as camadas mais superficiais (Scholz et al. 2002, Moreira et al. 2003) deve ser considerada como um possível fator adicional influenciando no acesso à água estocada no solo profundo.

A espécie *Kielmeyera coriacea* influenciou mais fortemente no declínio da equitabilidade na parte mais úmida de T2. É esperado, portanto, que esta espécie apresente estratégias de regeneração e de captura, utilização ou armazenamento de recursos que explicariam a sua dominância nas áreas com maior disponibilidade do recurso (Grime 2001). A presença de sistema radicular profundo, capaz de explorar a água abundante em profundidade, seria a principal característica esperada nesta espécie. De fato, Jackson et al (1999) inferiram, a partir de isótopos de hidrogênio, que *K. coriacea* extrai água de camadas profundas do solo (>250 cm).

Ao contrário de Jackson et al (1999), entretanto, os estudos de Oliveira (2005) mostraram que *K. coriacea* teria sistema radicular dimórfico pouco profundo, extraindo entre 60-70% de água do solo mais superficial. Neste estudo, foi utilizada a técnica de comparação com isótopos de oxigênio, além da escavação direta de raízes da espécie. Plasticidade fenotípica é um fator a ser especulado diante destes resultados aparentemente conflitantes quanto à profundidade de extração de água de *K. coriacea*. Portanto, ainda é necessária maior investigação para esclarecer a contribuição de raízes profundas para o sucesso de *K. coriacea* nos sítios com água mais abundante em profundidade.

Os estudos de Bucci et al. (2004) reportaram taxas de transpiração diária e condutância estomática relativamente altas para *K. coriacea*. Estas características, por sua vez, estão ligadas à alta capacidade de armazenamento de água no caule garantida pela baixa densidade da madeira (Bucci et al. 2004). *K. coriacea* tem uso de água pouco conservativo e, por conseguinte, evita o período mais seco através do seu comportamento fenológico (Lenza 2005; Franco et al. 2005). Enquanto a maioria das espécies é sempre-verde ou



brevidecídua, *K. coriacea* compõe a minoria de espécies decíduas no Cerrado que permanece sem folhas por mais de um mês no auge da estação seca (Lenza 2005; Franco et al. 2005). As características descritas acima apontam *K. coriacea* como uma espécie que evita parte do estresse hídrico, através de seu comportamento fenológico e, em compensação, é capaz de crescer bem em condições de alta disponibilidade de água.

Altas taxas de sobrevivência e recrutamento foram reportadas para plântulas de *K. coriacea* (Oliveira e Silva 1993). A elevada razão raiz/parte aérea da espécie (Moreira e Klink 2000) deve contribuir para o seu sucesso no estabelecimento. A reprodução sexuada de *K. coriacea* é marcada pela formação de plântulas com rápida formação de reserva subterrânea (xilopódio), morte anual da parte aérea, durante a seca, e rebrota subsequente, no início da estação chuvosa (Oliveira e Silva 1993).

Crescimento clonal, constituído por módulos separados, foi também reportado para *K. coriacea* (Fábio R. Scarano, comunicação pessoal). A capacidade de plantas clonais dispor os módulos em microsítios favoráveis através da plasticidade no comprimento dos internós e frequência das ramificações é frequentemente relatada (eg. Hutchings e Kroon 1994). Assim, as respostas plásticas de forrageamento em plantas clonais podem constituir uma adaptação à heterogeneidade espacial no ambiente (van Kleunen e Fischer 2001). O crescimento clonal de *K. coriacea* seria uma explicação muito razoável para as correlações negativas da diversidade encontradas somente com o solo profundo (< 7 m). Neste caso, as plantas adultas desta espécie, com acesso à água profunda, poderiam ser capazes de dispersar os seus módulos em microsítios úmidos. A propagação de *K. coriacea* com água abundante no solo profundo promoveria, então, queda na diversidade de espécies.

A tendência de menor diversidade de espécies lenhosas em T2, em relação a T1 e T3, parece resultante de dois componentes, menor riqueza de espécies associada a menor disponibilidade de água de 0-400 cm de profundidade e também menor equitabilidade associada a mais ADP nas

camadas profundas (abaixo de 400 cm). Dessa forma, ambos extremos de ADP neste transecto podem ter influenciado negativamente na diversidade de espécies. De modo geral, os padrões observados ao longo de T2 suportam a hipótese de que as diferenças na diversidade de espécies entre os três transectos (diversidade em  $T1 > T3 > T2$ ) estão associadas às variações na distribuição de ADP. A condição intermediária de disponibilidade de água em T1 favoreceria maior diversidade de espécies neste transecto, onde a ausência de microsítios muito secos nas camadas menos profundas evitaria redução na riqueza, assim como a ausência de microsítios muito úmidos no solo profundo evitaria a forte dominância de algumas espécies.

A variação espacial na composição de espécies apresentou padrões distintos entre os três transectos, os quais, por sua vez, foram coerentes com os padrões de distribuição espacial de ADP previamente demonstrados. A relativa homogeneidade na distribuição espacial de ADP em T3 foi relacionada a menor diversidade beta. Por outro lado, a ampla heterogeneidade espacial de ADP em T2 foi relacionada a maior diversidade beta. Este padrão contrastante entre os três transectos pareceu também emergir em T2, onde maior dissimilaridade entre parcelas vizinhas ocorreu na sua porção mais seca e menor dissimilaridade na porção mais úmida.

De modo geral, estes resultados sugerem que maior disponibilidade de água no solo promove redução da substituição espacial (“turnover”) de espécies desfavorecendo, portanto, a diversidade. A diferença na substituição espacial de espécies entre transectos corrobora a relação curvilínea encontrada entre ADP e diversidade em T2. Ambos os casos constituem evidências de que espécies mais competitivas dominam e excluem outras espécies quando há maior disponibilidade de água no solo. Até o momento, ainda não existem estudos, em escala fina, abordando relações espaciais entre a distribuição das espécies e da água nos solos do Cerrado. Entretanto, Ratter et al. (2000), (2003) relatam que áreas de Cerrado com solos mais ricos em nutrientes, em diferentes estados brasileiros, apresentam frequentemente menor diversidade de espécies. Nestas

áreas há dominância de um conjunto de espécies típicas de solos mesotróficos. Esta observação confirma que ocorre dominância de poucas espécies e queda na diversidade com a maior disponibilidade de recursos subterrâneos no Cerrado.

A heterogeneidade ambiental em diferentes tipos de ecossistemas é um dos principais fatores associados à diversidade beta (Whittaker 1972, Huston 1994, Hewitt et al. 2005). De acordo com esta teoria, a variação espacial no ambiente cria diferentes condições ou nichos ecológicos onde diferentes espécies podem explorar preferencialmente. Em uma floresta seca no México, a diversidade beta foi principalmente associada a variáveis ambientais indicativas de disponibilidade de água (Balvanera et al. 2002). Variação espacial na geologia e no clima foram fatores ambientais associados à maior diversidade beta em floresta tropical úmida do Panamá que em florestas do Peru e Equador (Duivenvoorden et al. 2002).

Ao comparar padrões de diversidade entre seis áreas do Brasil Central, Felfili e Felfili (2001) encontraram menor diversidade beta na EEAE (área do presente estudo) em relação a áreas de Cerrado em Minas Gerais. Entretanto, as causas para estas diferenças ainda são desconhecidas. É possível especular que a distribuição de água no solo seja um dos fatores relacionados com tais padrões. Nos estudos de Felfili e Felfili (2001), as parcelas utilizadas são maiores (1000 m<sup>2</sup>) que àquelas deste estudo (100 m<sup>2</sup>). A diversidade beta deve parecer reduzida em escala espacial maior. Assim, ao ampliar a escala espacial, as áreas se tornam aparentemente mais homogêneas floristicamente. Por outro lado, a alta diversidade alfa na EEAE relatada por Felfili e Felfili (2001) pode ser resultado da expressiva variação florística, em pequena escala, como a detectada no presente estudo.

Neste estudo, evidências claras de especialização de nichos em relação à disponibilidade de água (discutido adiante) não foram encontradas, mas evidenciou-se que a heterogeneidade na água do solo criaria intermitência na população das espécies dominantes, a qual permitiria o recrutamento de indivíduos das demais espécies (“competidoras inferiores”) (Chesson 2000).

A despeito de contrastes na diversidade de espécies, os três transectos apresentaram virtualmente a mesma riqueza total de espécies. Entretanto, a curva de acumulação de espécies mostrou que a riqueza em T2 permaneceu ligeiramente inferior aos outros dois transectos até que cerca de 17 parcelas de 100 m<sup>2</sup> e 700 indivíduos fossem amostrados. Os contrastes na diversidade alfa e beta pareceram contribuir para a semelhança na riqueza total de espécies nos três transectos. A menor riqueza de espécies nas parcelas em T2 (menor diversidade alfa) seria equilibrada pela maior substituição espacial das espécies (maior diversidade beta). A situação inversa pareceu ocorrer em T3, transecto com maior diversidade alfa, porém menor diversidade beta comparado a T1. De modo geral, a diversidade alfa e beta pareceram consistentemente ligadas à disponibilidade e heterogeneidade na distribuição de água no solo.

Os resultados significativos para o teste de Mantel indicam que parcelas mais similares em ADP foram também mais similares na composição de espécies (Tabela 4.4). Por outro lado, relação significativa entre localização geográfica e composição de espécies também foi observada nos três transectos. Assim, a coesão entre as parcelas do mesmo transecto, observadas na ordenação DCA, é, pelo menos parcialmente, resultante do efeito do espaço. De fato, este padrão de forte semelhança entre áreas próximas, na qual são formados mosaicos com espécies dominantes em trechos do espaço, é frequentemente reportado nos estudos florísticos do Cerrado (Felfili e Felfili 2001; Felfili e Silva-Junior 1993).

A coesão espacial entre as parcelas do mesmo transecto parece, à primeira vista, resultante de eventos estocásticos, por exemplo, maior probabilidade de dispersão das espécies nos sítios mais próximos (Nekola e White 1999). No entanto, mesmo que grande proporção da variação na composição de espécies seja explicada pela distância espacial entre as amostras, a relação se manteve significativa após o controle do efeito do espaço, no teste parcial de Mantel. Este resultado indica que a autocorrelação espacial na variação florística estaria associada não apenas aos eventos estocásticos, mas

também à interação com ADP que, por si só, mostrou considerável dependência espacial (Capítulo 3). A importância maior dos fatores ambientais em relação à distância espacial foi relatada por Felfili et al. (2004) ao comparar a composição de espécies entre áreas de Cerrado no Brasil Central. Neste estudo, áreas separadas por mais de 500 km, porém semelhantes nos solos, topografia e relevo, foram mais similares floristicamente que àquelas localizadas em unidades de paisagem diferentes, separadas por apenas 50 km.

Apesar dos testes de Mantel terem indicado associação significativa entre ADP e a comunidade de plantas lenhosas, em geral, não foi possível detectar evidências de especialização das espécies às condições específicas de água no solo. Apenas *Pouteria ramiflora* pareceu ocorrer preferencialmente em locais com maior disponibilidade de água no solo (Figura 4.15). Em geral, espécies abundantes foram freqüentes ao longo de todo o transecto. Da mesma forma, espécies mais raras (e.g. *Eugenia dysenterica*) foram inventariadas tanto em sítios secos (T1), quanto nos mais úmidos (T3). Deve ser aqui considerado que a investigação de especialização de habitat requereria estudos em maior extensão espacial do que a do presente estudo. Aliás, esta limitação é inerente aos estudos de diversidade dos ambientes tropicais que requerem grande esforço de coleta para amostragem suficiente das espécies mais raras (Phillips et al. 2003).

Embora este estudo não permita inferir sobre associação entre ADP e espécies individualmente, evidências interessantes foram observadas com respeito ao balanço entre as espécies abundantes e raras. Dentre elas: 1) a maior freqüência de espécies raras na parcela mais seca em T1; 2) o declínio na equitabilidade nas parcelas mais úmidas e, 3) as correlações de Mantel significativas com a eliminação tanto de espécies raras quanto de abundantes. Estas evidências levam a crer que a menor disponibilidade de água no solo profundo reduz as oportunidades de colonização das espécies mais competitivas, e conseqüentemente, favoreça o recrutamento de indivíduos das espécies menos competitivas (Barot 2004). Na Floresta Amazônica do Peru, Phillips et al. (2003) encontraram taxa de especialização de habitat relativamente baixa entre

as espécies arbóreas. Ainda assim, muitas espécies foram associadas a um tipo de habitat particular. No caso do Cerrado, seria plausível a hipótese de que a ocorrência das espécies raras esteja principalmente associada às interações com as espécies abundantes, mais do que a própria especialização destas espécies a certos limites do recurso.

Mesmo com a ressalva que os coeficientes da correlação de Mantel são freqüentemente inferiores aos coeficientes de Pearson (Legendre e Legendre 1998), a correlação entre ADP e composição florística nos transectos estudados foi relativamente baixa (15-26%). Estes resultados sugerem a existência de causas adicionais influenciando na composição de espécies nas áreas estudadas. Embora os resultados aqui apresentados sugiram que a água seja um fator crucial na estruturação das comunidades estudadas, tal fator seguramente não seria o único. A disponibilidade de nutrientes, por exemplo, é um importante fator limitante nas comunidades de Cerrado (Haridasan 2005). Além disto, as interações bióticas parecem representar um importante papel nesta estruturação, conforme discutido ao longo do trabalho.

O fato da maioria das espécies não mostrarem distribuição espacial claramente ligada a ADP sugere que processos determinísticos operariam apenas em um pequeno conjunto de espécies. Neste caso, a distribuição de grande parte das espécies, aquelas mais raras, seria resultante, provavelmente, de processos puramente estocásticos. De modo geral, os resultados aqui obtidos suportam a hipótese de que a diversidade de espécies no cerrado estudado é, pelo menos parcialmente, mantida pela influência da água disponível no solo. Baseado nos padrões encontrados, mudanças nos padrões de diversidade do Cerrado são esperadas em cenários de mudanças nos ciclos hidrológicos deste bioma.

## 5. Conclusões

(1) A composição de espécies no cerrado estudado está relacionada com a variação espacial da água disponível no solo. Esta conclusão confirma a primeira hipótese levantada de co-variação entre água no solo e composição florística.

(2) A diversidade de espécies é maior onde a disponibilidade de água no solo é intermediária. Esta conclusão refuta a segunda hipótese levantada de que a diversidade de espécies seria maior no transecto mais heterogêneo em ADP. Portanto, a diversidade de espécies não está relacionada apenas à heterogeneidade do recurso, mas também à sua disponibilidade.

(3) A profundidade na qual a água está disponível é um importante fator influenciador na diversidade de espécies. No cerrado estudado, água mais abundante nos primeiros metros do solo (0-400 cm) influenciou positivamente, enquanto água mais abundante no solo profundo (700-1000 cm) influenciou negativamente na diversidade de espécies.

## Referências

- Balvanera P, Lott E, Segura G, Siebe C, Islas A (2002) Patterns of  $\beta$ -diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science* 13: 145-158.
- Barot S (2004) Mechanisms promoting plant coexistence: can all the proposed processes be reconciled? *Oikos* 106 (1): 185-192
- Begon M, Townsend C, Harper J (2006) *Ecology: From individuals to ecosystems*. 4<sup>th</sup> ed., Blackwell, UK.
- Bezerra L (2003) Disponibilidade de água para as plantas e evapotranspiração em um cerrado denso, um cerrado *strictu sensu* e uma pastagem plantada. Tese de Mestrado. Universidade de Brasília, Brasil.

- Bridgewater S, Ratter JA, Ribeiro JF (2004) Biogeographic patterns,  $\beta$ -diversity and dominance in the cerrado biome of Brazil. *Biodiversity and Conservation* 13: 2295–2318.
- Bucci, S.J. 2001. Arquitetura hidráulica y relaciones hídricas de árboles de sabanas neotropicales: efectos de la disponibilidad de agua y nutrientes. Tese de doutorado. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 189p.
- Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, Scholz FG, Franco AC, Bustamante M (2004) Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree Physiology* 24: 891– 899.
- Chave J (2004) Neutra theory and community ecology. *Ecology Letters* 7: 241–253, doi: 10.1111/j.1461-0248.2003.00566.
- Chesson P (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31:343-66
- Colwell RK (2005) EstimateS - Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5. Persistent URL <purl.oclc.org/estimates>.
- Duivenvoorden JF, Svenning J-C, Wright SJ (2002) Beta Diversity in Tropical Forests. *Science* 295: 636-637.
- Felfili JM, Silva-Junior MC (1993) A comparative study of Cerrado (*sensu stricto*) vegetation in Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 9: 277-289.
- Felfili MC, Felfili JM (2001) Diversidade alfa e beta no Cerrado *sensu stricto* da Chapada Pratinha, Brasil. *Acta bot bras* 15(2): 243-254.
- Felfili JM, Silva-Junior MC, Sevilha AC, Fagg CW, Walter, BMT, Nogueira PE, Rezende, AV (2004) Diversity, floristic and structural patterns of cerrado vegetation in Central Brazil. *Plant Ecology* 175: 37–46.



- Fortin M-J, Gurevitch J (1993) Mantel tests: spatial structure in field experiments. In Scheiner SM, Gurevitch J (eds), *Design and Analysis of Ecological Experiments*. Chapman and Hall, New York, pp 342–359.
- Franco AC (2002) Ecophysiology of woody plants. In: *The Cerrados of Brazil*. PS Oliveira, RJ Marquis (eds.), Columbia University Press, New York, pp 178–197.
- Franco AC, Bustamante M, Caldas LS, Goldstein G, Meinzer FC, Kozovits AR, Rundel P, Coradin VTR (2005) Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees* 19: 326–335.
- Frost P, Medina E, Menaut JC, Solbrig O, Swift M, Walker B (1986) Responses of savannas to stress and disturbance. *Biology International, Special Issue 10*. IUBS, Paris, France
- Gaston KJ (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature* 405: 220-227.
- Grime JP (2001) *Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties*. 2<sup>a</sup> ed. Wiley, Chichester, England.
- Haridasan M (2005) Competição por nutrientes em espécies arbóreas do cerrado. In: Scariot A; Felfili JM; Sousa-Silva JC (Org.). *Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e Conservação*. 1<sup>a</sup> ed. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, pp. 167-178.
- Hewitt JE, Thrush SF, Halliday J, Duffy C (2005) The importance of small-scale habitat structure for maintaining beta diversity. *Ecology* 86 (6): 1619–1626.
- Hooper DU, Chapin III FS, Ewel JJ et al. (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75(1): 3–35
- Hubbell SP (1997). A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. *Coral Reefs*, 16: S9–S21.

- Huston MA (1994) *Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge, UK.
- Hutchings MJ, Kroon H de (1994) Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. *Advances in Ecological Research* 25:159–238.
- Jackson PC, Meinzer FC, Bustamante M, Goldstein G, Franco AC, Rundel PW, Caldas L, Iglér E, Causin F (1999) Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem. *Tree Physiology* 19: 717-724.
- Jones MM, Tuomisto H, Clark DB, Olivas P (2006) Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forest ferns. *Journal of Ecology* 94: 181–195
- Klink CA, Machado RB (2005) Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology* 19 (3): 707-713.
- Legendre P, Legendre L (1998) *Numerical ecology (Developments in environmental modelling 20)*. 2<sup>nd</sup> ed. Elsevier, Amsterdam.
- Leigh EGJr, Davidar P, Dick CW, Puyravaud J-P, Terborgh J, ter Steege H, Wright SJ (2004) Why do some tropical forests have so many species of trees? *Biotropica* 36(4): 447–473.
- Lenza E (2005) Fenologia, demografia foliar e características foliares de espécies lenhosas em um Cerrado sentido restrito no Distrito Federal e suas relações com as condições climáticas. Tese de doutorado. Universidade de Brasília, Brasil.
- Loreau M (2000) Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos* 91: 3-17.
- Magurran AE (2004) *Measuring biological diversity*. Blackwell, Oxford, UK.
- McCune B, Grace JB (2002) *Analysis of Ecological Communities*. MjM, Oregon, USA.

- McCune B, Mefford MJ (1999) PC-ORD Multivariate analysis of ecological data, versão 4.0, MjM Software, Oregon, USA.
- Mendonça RC de, Felfili JM, Walter BMT, Silva-Júnior MC da, Rezende AV, Filgueiras, TS, Nogueira PE (1998) Flora vascular do cerrado. In: Cerrado ambiente e flora. Sano SM, Almeida, P de (eds). Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Planaltina, pp. 289–539.
- Mittelbach GG, Steiner CF, Scheiner SM, et al. (2001) What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology* 82(9): 2381–2396.
- Mora C, Chittaro PM, Sale PF, Kritzer JP, Ludsin SA (2003) *Nature* 421, 933–936
- Moreira AG, Klink CA (2000) Biomass allocation and growth of tree seedlings from two contrasting Brazilian savannas. *Ecotropicos* 13 (1): 43-51.
- Moreira MZ, Scholz FG, Bucci SJ, Sternberg LS, Goldstein G, Meinzer F, Franco AC (2003) Hydraulic lift in a neotropical savanna. *Functional Ecology* 17: 573–581
- Mouquet N, Moore JL, Loreau M (2002) Plant species richness and community productivity: why the mechanism that promotes coexistence matters. *Ecology Letters* 5: 56-65
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fonseca GAB da, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Nekola JC, White PS (1999) The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography* 26: 867–878.
- Oliveira-Filho AT, Shepherd GJ, Martins FR, Stubblebine WH (1989) Environmental factors affecting physiognomic and floristic variation in an area of Cerrado in central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 5: 413-431

- Oliveira PE, Silva JCS (1993) Reproductive biology of two species of *Kielmeyera* (Guttiferae) in the Cerrados of Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 9 (1): 67-79
- Oliveira PE (1998) Fenologia e biologia reprodutiva das espécies de cerrado. In: Sano SM, Almeida SP (eds) *Cerrado: ambiente e flora*. EMBRAPA-CPAC, Planaltina, Brazil, pp 169-192
- Oliveira RS, Bezerra L, Davidson EA, Pinto F, Klink CA, Nepstad DC, Moreira A (2005) Deep root function in soil water dynamics in Cerrado savannas of central Brazil. *Funct Ecol* 19: 574–581
- Oliveira RS (2005) Comparative water use and water acquisition strategies of trees from the Brazilian Cerrado and Amazônia. Doctoral thesis. University of California, Berkeley.
- Oliveira-Filho AT, Ratter JA (2002) Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado biome. In: Oliveira OS, Marquis RJ (eds) *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna*. Columbia University Press, New York, pp 91–120
- Palmer MW, Clark DB, Clark DA (2000) Is the number of tree species in small tropical forest plots nonrandom? *Community Ecology* 1(1): 95-101
- Phillips OL, Vargas PN, Monteagudo AL, et al. (2003) Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale approach. *Journal of Ecology* 91: 757–775
- Rangel, TFLVB., Diniz-Filho, JAF, Bini, LM (2005) SAM v.1.0 beta - Spatial Analysis in Macroecology (Software and User's Guide).
- Ratter JA, Bridgewater S, Atkinson R, Ribeiro JF (1996) Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation II: comparison of the woody vegetation of 98 areas. *Edinburgh Journal of Botany* 53: 153–180.
- Ratter JA, Bridgewater S, Ribeiro JF, Dias TAB, Silva MR (2000) Distribuição das espécies lenhosas da fitofisionomia Cerrado sentido restrito nos

- estados compreendidos pelo bioma Cerrado. *Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer* 5: 5-43.
- Ratter JA, Bridgewater S, Ribeiro JF (2001) Espécies lenhosas da fitofisionomia Cerrado sentido amplo em 170 localidades do bioma Cerrado. *Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer* 7: 5–112.
- Ratter JA, Bridgewater S, Ribeiro JF (2003) Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation III: Comparison of the woody vegetation of 376 areas. *Edinburgh Journal of Botany* 60: 57–109.
- Rawitscher F (1948) The water economy of the vegetation of the ‘Campos Cerrados’ in Southern Brazil. *Journal of Ecology* 36:237-268
- Reatto A, Correia JR, Spera ST (1998) Solos do bioma Cerrado: aspectos pedológicos. In: Sano SM, Almeida SP (eds), *Cerrado: ambiente e flora*. EMBRAPA-CPAC, Planaltina, Brazil, pp 47-86
- Ricklefs RE (2004) A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7: 1–15, doi: 10.1046/j.1461-0248.2003.00554.x
- Sala OE, Chapin III FS, Armesto JJ et al. (2000) Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100, *Science* 287, 1770-1774.
- Shepherd, GJ (1994) *Fitopac, versão 2.0. Manual do usuário*. Campinas, UNICAMP, Departamento de Botânica, 88p.
- Scholz FG, Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, Franco AC (2002) Hydraulic redistribution of soil water by neotropical savanna trees. *Tree Physiology* 22: 603–612.
- Stevens MHH, Carson WP (1999) Plant density determines species richness along an experimental fertility gradient. *Ecology* 80(2): 455– 465
- Silva JF, Farinas MR, Felfili JM, Klink CA (2006) Spatial heterogeneity, land use and conservation in the cerrado region of Brazil. *Journal of Biogeography* 33 (3): 536-556.

- Silva-Júnior MC da, Felfili JM (2005) Diversidade alfa e beta no cerrado sentido restrito, Distrito Federal, Goiás, Minas Gerais e Bahia. In: Cerrado: Biodiversidade, Ecologia e Conservação. Scariot AO, Felfili JM, Sousa-Silva JC (Org.). 1ª ed. Brasília, MMA, p. 20-50.
- Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E (1997) The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science* 277: 1300-1302.
- Tilman D. (1999). The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology* 80: 1455-1474.
- Topp GC, Davis JL, Annan AP (1980) Electromagnetic determination of soil water content: measurement in coaxial transmission lines. *Water Resources Research* 16: 574-582.
- van Kleunen M, Fischer M (2001) Adaptive evolution of plastic foraging responses in a clonal plant. *Ecology*, 82(12), 3309–3319.
- Whittaker RH (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30:279–338.
- Williams RJ, Duff GA, Bowman DMJS, Cook GD (1996) Variation in the composition and structure of tropical savannas as a function of rainfall and soil texture along a large-scale climatic gradient in the Northern Territory, Australia. *Journal of Biogeography* 23 (6): 747-756.
- Zar JH (1996) *Biostatistical analysis*. 3ª ed. Prentice Hall, New Jersey.

### CONSIDERAÇÕES FINAIS

A falta de conhecimento sobre a variabilidade espacial da água no solo e, em especial, sobre como a vegetação lenhosa do Cerrado interage com esta variação, foi a principal motivação para a pesquisa desenvolvida nesta tese. Os resultados obtidos fornecem as primeiras indicações consistentes para savanas, da relação espacial, em fina escala, entre a distribuição de água nas camadas mais profundas do solo, características estruturais da vegetação e manutenção da extraordinária diversidade de espécies lenhosas do Cerrado.

Marcante heterogeneidade espacial na distribuição da água no solo foi o primeiro padrão observado neste trabalho. Os três transectos localizados na mesma unidade de paisagem, a poucos quilômetros de distância entre si, apresentaram diferenças consideráveis na distribuição espacial da água. Da mesma forma, esta diferença foi evidente ao longo de dezenas de metros, no mesmo transecto. Estes resultados ressaltam a necessidade de considerar a variação espacial, em escala fina, nos estudos ecológicos do Cerrado. Tradicionalmente, as pesquisas têm focado nas variações fisionômicas, as quais são estruturalmente mais evidentes. Entretanto, os resultados aqui apresentados demonstram que áreas dentro da mesma fitofisionomia, aparentemente homogêneas em termos estruturais, podem apresentar grande variabilidade ambiental.

Os métodos tradicionalmente empregados para estimativa da água no solo se restringem à exploração das camadas superficiais ou necessitam de escavação de trincheiras, o que limita acesso à variabilidade do recurso no espaço. Nesse sentido, a grande variabilidade espacial demonstrada neste estudo sugere que a disponibilidade de água estimada por métodos convencionais, pode não ser passível de extrapolação. Dessa forma, o método

de elaboração de perfis de resistividade elétrica, como forma de mapear a heterogeneidade da distribuição de água no solo e relacionar essa distribuição com os padrões da vegetação assume grande importância em investigações futuras.

Os padrões observados neste trabalho constituem exemplos de que o método aqui empregado para estimar água disponível a partir de perfis de resistividade elétrica é satisfatoriamente robusto para aplicação em estudos ecológicos. A abrangência de grandes profundidades nos perfis elaborados (>40 m) permite explorar a conexão entre a zona radicular e as camadas mais profundas da subsuperfície. Por outro lado, maior refinamento na elaboração dos perfis pode ser obtido com a diminuição da profundidade das sondagens e aumento do número de medidas.

Certamente, trabalhos futuros que invistam em aprimorar ainda mais esta metodologia e aumentar a acurácia das estimativas de água disponível serão muito importantes. A flexibilidade no arranjo dos sensores e adaptação aos objetivos particulares de cada pesquisa é uma das grandes vantagens deste método. O emprego da resistividade elétrica, aqui demonstrado, abre diversas possibilidades de investigação em estudos ecológicos. Em particular, o papel dos recursos subterrâneos sobre a vasta heterogeneidade espacial da vegetação do Cerrado pode ser investigado sob novo enfoque.

Os padrões contrastantes de distribuição de água no solo entre os três transectos estudados, sendo um transecto muito heterogêneo, um intermediário e outro pouco heterogêneo, constituíram uma oportunidade ímpar para explorar a co-variação espacial entre a vegetação lenhosa e a água no solo. Os padrões de estrutura e composição emergiram claramente no transecto mais heterogêneo na distribuição de água (T2; Tabela 5.1). Os resultados obtidos permitiram a discussão de aspectos importantes para compreensão dos mecanismos associados aos padrões estruturais da vegetação na savana estudada. A co-organização encontrada entre a estrutura da vegetação e a heterogeneidade na água do solo é um forte indício de que a água do solo é o



principal fator relacionado com as características estruturais e de diversidade de espécies da vegetação lenhosa, em escala fina, no cerrado denso estudado.

Tabela 5.1. Resumo das relações entre água disponível para as plantas e os atributos estruturais e florísticos da vegetação lenhosa, nos três transectos estudados, localizados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal.

Atributos	Transecto 1	Transecto 2	Transecto 3
Disponibilidade de água	intermediário	seco	úmido
Distribuição de água	intermediário	heterogêneo	Homogêneo <sup>1</sup>
Densidade de indivíduos	--	x	--
Somas por parcela	--	x	--
Tamanho médio das plantas	x	x	x
Índice de área foliar	x	x	--
Riqueza de espécies	--	x	--
Equitabilidade	--	x	--
Diversidade alfa	--	x	--
Diversidade beta	--	x	--

O símbolo “x” indica correlação observada entre água no solo e atributo da vegetação, enquanto o símbolo “--” indica que não foi observada correlação clara entre ambos.

<sup>1</sup> Relativamente homogêneo

A estrutura da vegetação no transecto 2 co-variou espacialmente com a água disponível nos primeiros quatro metros de solo (Tabela 5.2). Aumento na densidade de plantas foi a principal resposta da vegetação ao aumento da disponibilidade de água nas primeiras camadas do solo. Provável incremento na biomassa total ocorreria devido a maior densidade de indivíduos. A maior disponibilidade de água deve promover maior sucesso no estabelecimento e recrutamento das plantas lenhosas. Aumento do índice de área foliar (maior sombreamento) nos sítios mais úmidos é uma provável contribuição adicional ao estabelecimento das espécies lenhosas.

Tabela 5.2. Resumo dos padrões estruturais e florísticos relacionados à água disponível para as plantas (ADP) no transecto 2, localizado na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal.

	<b>Seco</b>	<b>Úmido</b>
	<b>(menos ADP)</b>	<b>(mais ADP)</b>
Densidade de indivíduos	-	+
Somas por parcela	-	+
Tamanho médio das plantas	+	-
Índice de área foliar	-	+
Riqueza de espécies	-	+
Eqüitabilidade	+	-

O símbolo “+” indica aumento e o símbolo “-” indica redução do atributo da vegetação em relação à água disponível no solo.

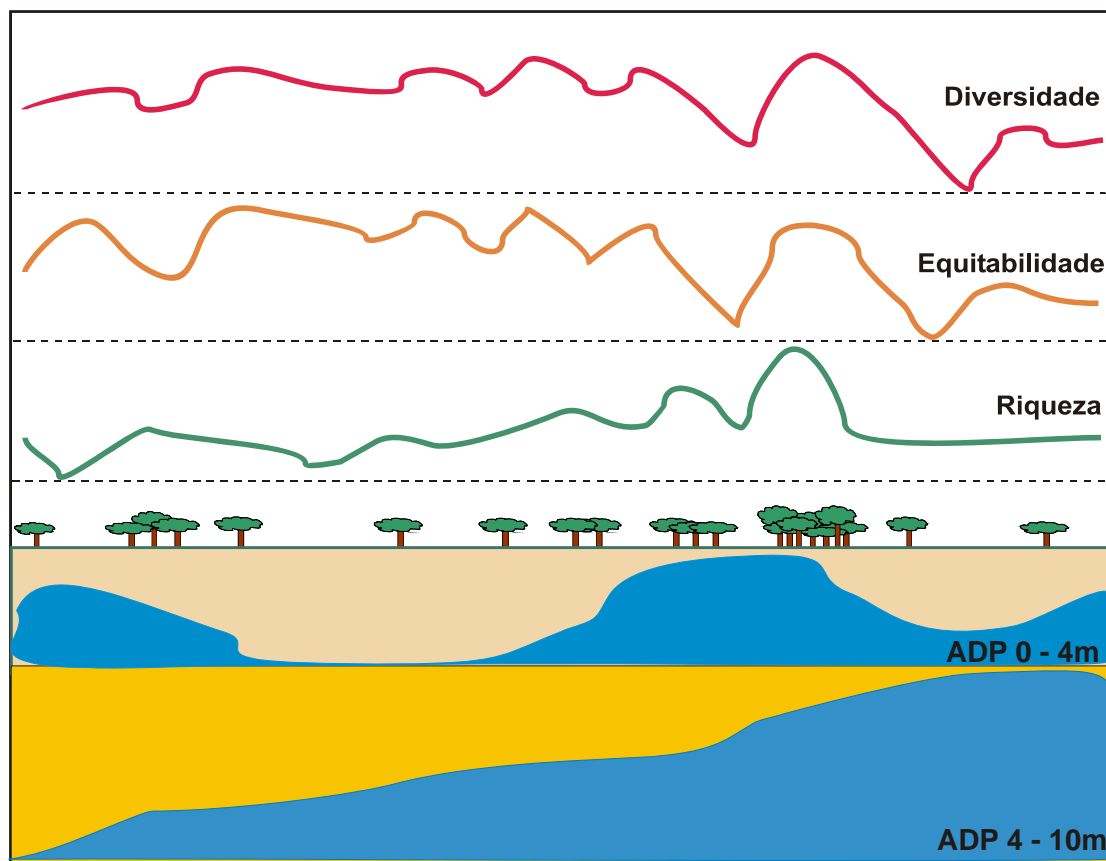
A correspondência espacial da estrutura da vegetação lenhosa apenas com os primeiros metros do solo parece conflitante, à primeira vista, com o conhecimento de que o solo profundo é importante fonte de água para as

plantas do Cerrado. De fato, as correlações negativas entre o porte das plantas individuais (médias) e a água em profundidade, nos três transectos, constituem evidências de que as plantas utilizam água das camadas profundas. Uma interpretação plausível, portanto, é que este reservatório profundo (com custo hidráulico de ser acessado) constitua fonte de água complementar para o funcionamento das plantas em períodos de alta demanda evaporativa. A água nos primeiros 3-4 m do solo, sendo uma fonte mais acessível, estaria mais relacionada ao crescimento e ao padrão estrutural da vegetação lenhosa. Estudos adicionais sobre a dinâmica hídrica na área são fundamentais para entender estes padrões.

Os componentes de diversidade de espécies também co-variaram espacialmente com a água disponível para as plantas. Entretanto, as relações foram mais sutis que aquelas observadas nos estudos de estrutura. Uma representação desta co-organização em T2 é apresentada na Figura 4.1. A riqueza de espécies aumentou com a água disponível nas primeiras camadas do solo, muito provavelmente em função do aumento na densidade de indivíduos. Por outro lado, a diversidade de espécies e a equitabilidade foram relacionadas apenas à água disponível em profundidade (abaixo de 4 m). Este resultado leva a crer que abundância de água nos primeiros 3-4 m favorece as diferentes espécies, de modo geral, enquanto mais ADP no solo profundo beneficiaria apenas algumas espécies em particular.

Os padrões reversos (e aparentemente conflitantes) entre diversidade e riqueza (Tabela 5.2) sugerem que dependendo da profundidade, a abundância de água no solo influencia a diversidade de espécies de forma diferente. Em suma, mais água disponível nos primeiros metros do solo parece beneficiar muitas espécies, o que aumenta a riqueza e influencia positivamente a diversidade de espécies. Por outro lado, água mais abundante em profundidade parece beneficiar apenas algumas espécies, o que reduz a equitabilidade e influencia negativamente a diversidade. Assim, a água disponível no solo, dependendo da camada onde esteja, pode influenciar a diversidade de espécies

de maneira diferente, a partir dos seus dois componentes, riqueza e equitabilidade.



**Figura 5.1.** Representação esquemática da co-variação espacial, observada na área de estudo, entre os componentes da diversidade de espécies e água disponível para as plantas (ADP), nos intervalos de 0-400 cm e 400-1000 cm.

A abundância de água disponível no solo profundo pareceu promover a dominância da espécie decídua *Kielmeyera coriacea*. Esta dominância, por sua vez, contribuiu para reduzir a diversidade nos sítios mais úmidos. Estudos específicos com *Kielmeyera coriacea*, abrangendo uso de água, fenologia foliar, profundidade de raízes, crescimento clonal e interações competitivas podem elucidar muitas questões sobre o seu sucesso e influência na diversidade da área. As espécies *Miconia rubiginosa* e *Pouteria ramiflora* também são

importantes para estudos mais detalhados, em nível populacional. Estas espécies, juntamente com *K. coriacea*, apresentaram valores de importância mais similares entre os transectos mais distantes entre si (T2 e T3). Este padrão é um indício de que a sua distribuição estaria respondendo a um fator ambiental (muito provavelmente, água disponível no solo). É interessante ressaltar que *K. coriacea* e *P. ramiflora* compõem a minoria de espécies lenhosas do Cerrado com ampla distribuição regional (Ratter et al. 2003). Aspectos relacionados à plasticidade fenotípica destas espécies, em relação à distribuição dos recursos, merecem, portanto, serem contemplados em investigações futuras.

As coincidências espaciais entre os padrões estruturais e de diversidade de espécies deve refletir possíveis interações entre os dois componentes. Por exemplo, maior sombreamento, com o aumento de ADP, pode inibir a densidade do estrato herbáceo e reduzir a competição para as espécies lenhosas. Além disso, maior riqueza aumentaria as chances de interação (positiva ou negativa) das espécies. Embora mais ADP tenha sido relacionada à maior densidade em T2, a área basal total e volume total de copa por parcela não aumentaram significativamente. Assim, maior disponibilidade de água resultou em mais indivíduos, porém com menor área basal. Se, por um lado, menor área basal dos indivíduos pode ser dependente da densidade, por outro, pode advir das características estruturais intrínsecas das formas de vida e das espécies. Estudos adicionais podem esclarecer melhor sobre padrões de inter-relação da estrutura com a composição de espécies na área de estudo.

Evidências de diferenciação de nichos das espécies em relação à disponibilidade de água não foram observadas na escala de observação deste estudo. Em geral, os resultados obtidos indicam que a água no solo explica proporção significativa da variação na composição de espécies das comunidades de cerrado denso estudadas. Entretanto, grande parte desta variação, em especial a distribuição das espécies mais raras, permaneceria inexplicada. Pesquisas em maior extensão espacial são fundamentais para esclarecer se esta ausência de padrão resulta de uma real aleatoriedade na

distribuição das espécies raras, ou se é simplesmente um reflexo da escala espacial.

Em suma, os padrões encontrados sugerem que a disponibilidade de água no solo influencia na variação florística, em escala fina, do Cerrado estudado. A disponibilidade intermediária e a heterogeneidade de água no solo seriam fatores mantenedores da diversidade de espécies nesta savana. O papel da competição nos diferentes níveis de disponibilidade de água é um aspecto importante a ser investigado.

A revelação dos padrões encontrados neste estudo permitiu elaborar hipóteses sobre processos operando em comunidades de Cerrado. Maior entendimento destes processos pode ser obtido ao agregar vários estudos desta natureza e ampliar a escala espacial, inclusive escalando para um contexto regional. Estas informações podem elucidar os mecanismos associados com a extrema heterogeneidade estrutural e florística do Cerrado e, em última análise, das savanas, de modo geral. Finalmente, conhecimentos como este gerado no presente estudo podem direcionar a elaboração de modelos das respostas da vegetação a cenários de mudanças ambientais no Cerrado.

## Anexo 1

Tabela A1– Lista das espécies lenhosas encontradas nos três transectos de estudo, localizados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal, e seus respectivos parâmetros fitossociológicos

Espécie	Família	Densidade relativa			Frequência relativa			Dominância relativa			Valor de Importância		
		Transectos			Transectos			Transectos			Transectos		
		1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>Acosmium dasycarpum</i>	Leguminosae	1.65	1.48	1.16	2.09	1.89	1.39	0.33	0.38	0.63	4.06	3.75	3.18
<i>Aegiphilla lhotzkiana</i>	Verbenaceae	0.10	0.32	0.32	0.19	0.63	0.59	0.05	0.21	0.09	0.34	1.16	1.00
<i>Agonandra brasiliensis</i>	Opiliaceae	0.10	0.00	0.11	0.19	0.00	0.20	0.02	0.00	0.08	0.31	0.00	0.38
<i>Andira humilis</i>	Leguminosae	0.29	0.11	0.21	0.57	0.21	0.40	0.11	0.04	0.08	0.97	0.35	0.69
<i>Annona crassiflora</i>	Annonaceae	1.26	0.32	0.74	1.52	0.42	0.99	2.35	0.30	1.26	5.13	1.04	2.99
<i>Annona pygmaea</i>	Annonaceae	0.19	0.21	0.11	0.38	0.42	0.20	0.04	0.05	0.02	0.61	0.68	0.33
<i>Aspidosperma macrocarpon</i>	Apocynaceae	0.00	0.21	0.95	0.00	0.42	0.79	0.00	0.22	0.63	0.00	0.85	2.37
<i>Aspidosperma tomentosum</i>	Apocynaceae	1.55	2.32	1.68	1.90	3.16	2.38	0.68	0.76	2.11	4.12	6.23	6.17
<i>Baccharis sp.</i>	Compositae	0.97	1.16	1.05	1.14	1.47	0.59	0.26	0.30	0.34	2.37	2.93	1.99
<i>Banisteriopsis sp.</i>	Malpighiaceae	3.39	1.69	3.58	1.90	1.89	3.37	2.45	1.43	2.92	7.74	5.01	9.86
<i>Banisteriopsis sp-2</i>	Malpighiaceae	0.00	0.21	0.00	0.00	0.21	0.00	0.00	0.08	0.00	0.00	0.51	0.00
<i>Bowdichia virgilioides</i>	Leguminosae	2.13	0.42	1.05	2.28	0.63	1.58	0.94	1.26	1.80	5.35	2.31	4.44
<i>Brosimum gaudichaudii</i>	Moraceae	0.29	0.11	0.11	0.38	0.21	0.20	0.05	0.02	0.02	0.72	0.34	0.32
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	Malpighiaceae	0.68	0.95	0.84	0.95	1.26	0.99	0.26	0.60	0.49	1.89	2.81	2.32
<i>Byrsonima verbascifolia</i>	Malpighiaceae	2.71	2.95	2.21	2.47	3.16	2.77	1.46	2.02	1.29	6.64	8.13	6.27
<i>Caryocar brasiliense</i>	Caryocaraceae	2.42	1.37	2.00	2.66	2.11	1.98	2.84	2.40	3.25	7.91	5.88	7.23
<i>Casearia sylvestris</i>	Flacourtiaceae	0.48	0.74	0.95	0.95	1.26	1.19	0.13	0.14	0.35	1.56	2.14	2.49
<i>Chamaecrista orbiculata</i>	Leguminosae	0.68	1.69	1.26	1.14	2.95	1.78	0.47	2.07	1.60	2.29	6.70	4.64
<i>Connarus suberosus</i>	Connaraceae	1.65	3.69	2.11	2.09	3.37	2.57	0.37	1.09	0.88	4.11	8.14	5.56
<i>Dalbergia miscolobium</i>	Leguminosae	0.29	0.32	0.32	0.57	0.63	0.59	0.11	0.91	0.89	0.97	1.86	1.80
<i>Davilla elliptica</i>	Dilleniaceae	5.42	4.21	0.74	3.42	3.37	1.19	3.05	2.51	0.23	11.89	10.09	2.15
<i>Dimorphandra mollis</i>	Leguminosae	0.68	1.79	1.79	0.76	2.11	2.18	0.98	1.92	1.49	2.42	5.82	5.45
<i>Diospyros burchellii</i>	Ebenaceae	0.19	0.00	0.11	0.38	0.00	0.20	0.04	0.00	0.15	0.61	0.00	0.45
<i>Emmotum nitens</i>	Icacinaceae	0.00	0.11	0.00	0.00	0.21	0.00	0.00	0.76	0.00	0.00	1.08	0.00
<i>Enterolobium gummiferum</i>	Leguminosae	0.10	0.21	0.00	0.19	0.42	0.00	1.17	0.70	0.00	1.45	1.33	0.00

Cont. Tabela A1		Densidade relativa			Frequência relativa			Dominância relativa			Valor de Importância		
Espécie	Família	Transectos			Transectos			Transectos			Transectos		
		1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>Eremanthus glomerulatus</i>	Compositae	2.81	0.95	2.11	2.47	1.05	2.57	1.38	0.59	1.39	6.65	2.59	6.06
<i>Eriotheca pubescens</i>	Bombacaceae	0.29	0.11	0.63	0.38	0.21	0.40	0.36	0.19	0.55	1.03	0.50	1.57
<i>Erythroxylum deciduum</i>	Erythroxylaceae	0.39	0.32	0.00	0.38	0.63	0.00	0.07	0.14	0.00	0.84	1.08	0.00
<i>Erythroxylum suberosum</i>	Erythroxylaceae	4.07	3.90	1.68	3.23	3.79	2.18	1.73	1.63	0.73	9.02	9.32	4.59
<i>Erythroxylum tortuosum</i>	Erythroxylaceae	1.55	3.16	0.63	2.28	3.37	0.99	1.36	1.99	0.26	5.19	8.52	1.88
<i>Eugenia dysenterica</i>	Myrtaceae	0.68	0.00	0.21	0.19	0.00	0.40	1.00	0.00	0.50	1.87	0.00	1.11
<i>Guapira graciliflora</i>	Nyctaginaceae	0.00	0.63	1.37	0.00	0.84	1.78	0.00	0.44	0.70	0.00	1.91	3.85
<i>Guapira noxia</i>	Nyctaginaceae	1.16	0.63	2.11	1.05	1.9	2.57	1.50	1.30	2.31	4.56	2.98	6.99
<i>Hancornia speciosa</i>	Apocynaceae	0.1	0.11	0.11	0.19	0.21	0.20	0.08	0.12	0.19	0.37	0.43	0.50
<i>Heteropterys byrsonimifolia</i>	Malpighiaceae	5.03	3.37	1.58	3.23	2.53	2.18	3.36	2.20	0.73	11.62	8.1	4.48
<i>Hymenaea stigonocarpa</i>	Leguminosae	1.16	0.00	0.63	2.09	0.00	0.99	1.50	0.00	4.00	4.75	0.00	5.62
<i>Kielmeyera coriacea</i>	Clusiaceae	8.52	17.6	13.58	3.98	4.63	4.36	3.74	7.29	8.07	16.25	29.52	26.0
<i>Kielmeyera speciosa</i>	Clusiaceae	3.29	2.00	1.26	3.80	2.53	1.98	1.79	1.20	1.31	8.87	5.73	4.55
<i>Lafoensia pacari</i>	Lythraceae	1.36	0.11	0.21	1.71	0.21	0.40	0.78	0.07	0.18	3.84	0.39	0.79
<i>Machaerium opacum</i>	Leguminosae	0.48	0.21	0.95	0.76	0.42	1.39	0.85	0.08	1.58	2.09	0.72	3.91
<i>Malpighiaceae sp</i>	Malpighiaceae	0.10	0.00	0.00	0.19	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.30	0.00	0.00
<i>Miconia albicans</i>	Melastomataceae	3.39	0.53	2.32	2.85	0.84	2.38	1.42	0.11	1.07	7.65	1.48	5.76
<i>Miconia ferruginata</i>	Melastomataceae	2.52	0.84	3.37	3.04	1.26	3.37	2.78	0.33	1.99	8.33	2.43	8.72
<i>Miconia pohliana</i>	Melastomataceae	3.00	0.74	0.11	3.04	1.05	0.20	1.43	0.59	0.04	7.47	2.38	0.34
<i>Miconia rubiginosa</i>	Melastomataceae	0.48	3.48	5.89	0.76	3.37	3.96	0.43	9.17	6.95	1.68	16.02	16.8
<i>Mimosa clausenii</i>	Leguminosae	0.00	0.11	1.89	0.00	0.21	1.58	0.00	0.02	0.00	0.00	0.34	4.01
<i>Myrsine guianensis</i>	Myrsinaceae	1.06	1.9	0.00	1.90	2.74	0.00	0.40	0.85	0.00	3.36	5.49	0.00
<i>Neea theifera</i>	Nyctaginaceae	0.48	1.58	2.84	0.76	1.89	2.97	0.31	0.97	1.72	1.55	4.44	7.53
<i>Ouratea hexasperma</i>	Ochnaceae	6.97	3.16	4.11	3.98	3.16	3.76	6.13	1.17	2.07	17.09	7.49	9.94
<i>Palicourea rigida</i>	Rubiaceae	0.97	0.84	1.68	1.33	1.68	2.18	0.30	0.23	0.78	2.59	2.75	4.64
<i>Piptocarpha rotundifolia</i>	Compositae	0.58	0.95	2.11	0.95	1.26	1.98	0.38	0.44	1.18	1.91	2.65	5.26
<i>Plenckia populnea</i>	Celastraceae	0.58	0.74	0.11	0.57	1.05	0.20	0.24	0.76	0.03	1.39	2.55	0.33
<i>Pouteria ramiflora</i>	Sapotaceae	2.61	5.06	3.89	2.09	2.95	2.97	3.59	6.65	6.55	8.30	14.66	13.42
<i>Protium ovatum</i>	Burseraceae	0.00	0.21	0.11	0.00	0.42	0.20	0.00	0.03	0.01	0.00	0.67	0.32
<i>Psidium warmingianum</i>	Myrtaceae	0.97	1.48	0.63	1.71	2.53	1.19	0.51	0.44	0.49	3.18	4.44	2.31



Cont. Tabela A1		Densidade relativa			Frequência relativa			Dominância relativa			Valor de Importância		
		Transectos			Transectos			Transectos			Transectos		
Espécie	Família	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>Pterodon pubescens</i>	Leguminosae	0.29	0.32	0.84	0.57	0.63	0.99	1.23	0.48	2.19	2.09	1.43	4.02
<i>Qualea dichotoma</i>	Vochysiaceae	0.00	0.21	0.00	0.00	0.42	0.00	0.00	0.19	0.00	0.00	0.82	0.00
<i>Qualea grandiflora</i>	Vochysiaceae	2.32	2.74	2.32	2.66	2.32	2.57	7.19	4.59	6.73	12.17	9.65	11.62
<i>Qualea parviflora</i>	Vochysiaceae	3.29	3.37	3.79	3.61	2.53	3.37	9.01	7.26	4.84	15.91	13.16	12.00
<i>Rubiaceae</i>	Rubiaceae	0.19	0.42	0.00	0.19	0.84	0.00	0.04	0.11	0.00	0.43	1.37	0.00
<i>Rapanea guianensis</i>	Myrsinaceae	1.06	1.9	0.00	1.90	2.74	0.00	0.40	0.85	0.00	3.36	5.49	0.00
<i>Roupala montana</i>	Proteaceae	2.23	2.32	2.95	2.09	1.89	2.57	1.10	3.01	1.44	5.42	7.22	6.96
<i>Salvertia convallariodora</i>	Vochysiaceae	0.39	0.00	0.42	0.76	0.00	0.79	2.23	0.00	1.29	3.38	0.00	2.51
<i>Schefflera macrocarpa</i>	Araliaceae	1.36	1.58	3.05	1.71	2.53	2.57	1.51	2.55	3.47	4.57	6.65	9.1
<i>Sclerolobium paniculatum</i>	Leguminosae	2.61	1.58	2.63	2.66	2.53	3.17	16.6	18.8	8.12	21.89	6.65	13.92
<i>Strychnos pseudoquina</i>	Loganiaceae	0.39	0.11	0.32	0.76	0.21	0.59	0.33	0.25	0.13	1.48	0.57	1.04
<i>Stryphnodendron adstringens</i>	Leguminosae	0.58	0.84	0.42	0.95	1.68	0.59	0.90	1.00	0.21	2.43	3.52	1.22
<i>Styrax ferrugineus</i>	Styracaceae	1.26	0.32	1.16	1.71	0.63	1.39	2.78	0.40	3.55	5.74	1.35	6.09
<i>Tabebuia aurea</i>	Bignoniaceae	0.48	0.00	0.21	0.57	0.00	0.40	0.22	0.00	0.15	1.27	0.00	0.75
<i>Tabebuia ochracea</i>	Bignoniaceae	0.39	0.74	0.74	0.76	1.05	1.19	0.08	0.17	0.23	1.23	1.96	2.15
<i>Tocoyena formosa</i>	Rubiaceae	0.68	0.42	0.63	1.14	0.84	0.79	0.17	0.08	0.13	1.98	1.34	1.56
<i>Vochysia rufa</i>	Vochysiaceae	1.65	2.53	1.05	1.90	2.74	1.58	0.89	1.99	1.03	4.44	7.25	3.67

## Anexo 2

Tabela A2 - Lista de identificação dos acrônimos usados na Figura 4.5.

<b>Acrônimo</b>	<b>Espécie</b>
Acodas	<i>Acosmium dasycarpum</i>
Annra	<i>Annona crassiflora</i>
Asptom	<i>Aspidosperma tomentosum</i>
Baccsp	<i>Baccharis sp.</i>
Banisp	<i>Banisteriopsis sp.</i>
Bowvir	<i>Bowdichia virgilioides</i>
Byrver	<i>Byrsonima verbascifolia</i>
Carbra	<i>Caryocar brasiliense</i>
Chaorb	<i>Chamaecrista orbiculata</i>
Consub	<i>Connarus suberosus</i>
Davell	<i>Davilla elliptica</i>
Dimmol	<i>Dimorphandra mollis</i>
Ereglo	<i>Eremanthus glomerulatus</i>
Erysub	<i>Erythroxylum suberosum</i>
Erytor	<i>Erythroxylum tortuosum</i>
Guagra	<i>Guapira graciliflora</i>
Guanox	<i>Guapira noxia</i>
Hetbyr	<i>Heteropterys byrsonimifolia</i>
Hymsti	<i>Hymenaea stigonocarpa</i>
Kiecor	<i>Kielmeyera coriacea</i>
Kiespe	<i>Kielmeyera speciosa</i>
Lafpac	<i>Lafoensia pacari</i>
Micalb	<i>Miconia albicans</i>
Micfer	<i>Miconia ferruginata</i>
Micpoh	<i>Miconia pohliana</i>
Micrub	<i>Miconia rubiginosa</i>
Mimcla	<i>Mimosa clausenii</i>
Myrgui	<i>Myrsine guianensis</i>
Neethe	<i>Neea theifera</i>
Ourhex	<i>Ouratea hexasperma</i>
Palrig	<i>Palicourea rigida</i>
Piprot	<i>Piptocarpha rotundifolia</i>
Pouram	<i>Pouteria ramiflora</i>
Psiwar	<i>Psidium warmingianum</i>
Quagra	<i>Qualea grandiflora</i>
Quapar	<i>Qualea parviflora</i>
Roumon	<i>Roupala montana</i>
Schmac	<i>Schefflera macrocarpa</i>
Scspan	<i>Sclerolobium paniculatum</i>
Styfer	<i>Styrax ferrugineus</i>