

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

**Vegetação de Cerrado e Conservação:
Relações entre Teorias, Influência da Escala e Variação Espacial**

RAQUEL NEGRÃO BALDONI

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, da Universidade Federal de São Carlos, como partes dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências, área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

**Orientador: Profa. Dra. Dalva
Maria da Silva Matos**

São Carlos – SP
2014

**Vegetação de Cerrado e Conservação:
Relação entre Teorias, Influência da Escala e Variação Espacial**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, da Universidade Federal de São Carlos, como partes dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências, área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Orientador: Profa. Dra. Dalva Maria da Silva Matos

Ficha catalográfica elaborada pelo DePT da Biblioteca Comunitária UFSCar
Processamento Técnico
com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

B178v Baldoni, Raquel Negrão
Vegetação de cerrado e conservação : relação entre
teorias, influência da escala e variação espacial /
Raquel Negrão Baldoni. -- São Carlos : UFSCar, 2016.
123 p.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal de São
Carlos, 2014.

1. Ecologia de comunidades. 2. Heterogeneidade
espacial. 3. Invalisbilidade. 4. Cerrado brasileiro.
5. Conservação da flora. I. Título.

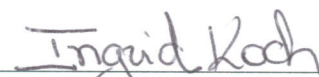
RAQUEL NEGRÃO BALDONI

Tese apresentada à Universidade Federal de São Carlos, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências.


Aprovada em 09 de junho de 2014


BANCA EXAMINADORA

Presidente 
Prof.ª. Dra. Dalva Maria da Silva Matos
(Orientadora)

1º Examinador 
Prof.ª. Dra. Ingrid Koch
PPGDBC/UFSCar

2º Examinador 
Prof.ª. Dra. Francisca Soares de Araújo
UFC/Fortaleza-CE

3º Examinador 
Prof. Dr. Marcus Vinícius Vieira
UFRJ/Rio de Janeiro-RJ

4º Examinador 
Prof.ª. Dra. Helena Dutra Lutgens
IF/Itirapina-SP

Dedico esse trabalho a todas e todos que contribuíram de alguma forma para sua realização. Em especial à Minha mãe Penha Baldoni, minha irmã Carol Baldoni e às queridas amigas colaboradoras Profa. Dalva M. Silva Matos e Msc. Talita Ariela Sampaio e Silva. Incansáveis, não deixaram de me apoiar até o presente fim.

AGRADECIMENTOS

Agradeço á Capes de Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, Capes, pela cessão da bolsa.

Ao Programa de Pós- Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Ufscar por todo suporte oferecido.

À todas as gestoras, gestores, funcionárias e funcionários da Estação Ecológica de Itirapina pela recepção, cordialidade, todo apoio garantido para o desenvolvimento desse projeto: Helena Dutra Lutgens, Denise Zanchetta, Paulo Rufino, Francisco. Especialmente a Helena, pelas valiosas contribuições durante a banca do exame de qualificação.

Sobretudo, agradeço à minha família, minha mãe querida e à minha irmã Carolina Baldoni por todo suporte e estrutura. Também agradeço por todo incentivo, modelo, compreensão e amor incondicional que ajudaram na construção da minha identidade.

Um agradecimento especial aos amigos do Lab. Ecologia e Conservação e da Ufscar por todo apoio intelectual e emocional, e por contribuírem com amadurecimento do meu conhecimento ecológico e da vida. Pela boa companhia em todos esses anos em campo ou fora dele: Cinthya Santos, Fernanda Tibério, Gabriela Rancan, Isabela Lucena, Isabelle Blengini, Marcelo Leite, Melina Alcalá, Pavel Dodonov, Rafael O. Xavier, Renata Vilar, Talita Sampaio e Silva e Wagner Chiba. Também aos amigos e agregados do Lab. Ecologia e Conservação que ajudaram em campo, na coleta de dados e de solo: Helena Janke, Rafaela Fernandes e Uziel (e família), Luciana Jatobá.

Um agradecimento especial ao Marcelo Leite, Rafael Xavier e Pavel Dodonov, por toda ajuda e solidariedade em diversos momentos em campo e fora dele! Pela identificação das espécies, troca de ideias e pelos ensinamentos sobre o Cerrado, especialmente ao Pavel pela ajuda com as análises no R. Ainda, um agradecimento especial ao Luisinho Aparecido Joaquim, por nos levar em segurança para campo, por toda ajuda, disponibilidade e diversão.

Agradeço também ao Prof. Dr. Milton César Ribeiro pela orientação na definição do delineamento do projeto e troca de ideias muito frutíferas sobre heterogeneidade espacial e Ecologia de Paisagem. Ao Giordano Ciocheti pelas discussões em relação ao projeto, por todo conhecimento sobre Ecologia da Paisagem e Ecologia de Estradas, pela oportunidade nas monitorias e com o QGIS, pela ajuda em

campo e pelas boas discussões conservacionistas e sobre a vida. E, à Angela Fushita, pela análise de distribuição espacial do capítulo 1 e pelas contribuições durante o exame de qualificação que muito contribuíram para o resultado final.

Ao Dr. Gustavo Martinelli, coordenador do Centro Nacional de Conservação da Flora, pela colaboração com o capítulo 3, permitindo o uso dos dados de ocorrência de espécies ameaçadas e, sobretudo, pela confiança e oportunidade de me incluir em sua brilhante e heroica equipe. Um agradecimento especial ao geógrafo Leonardo Novaes pela construção dos mapas do capítulo 3, e ao Ricardo Avancini pelas tabelas de dados. Agradeço aos novos amigos do CNCFlora e colaboradores (do capítulo 3 e do árduo trabalho em prol da conservação da flora): Tainan pela oportunidade, Lucas Moraes, Lucas Moulton, Luiz, Rodrigo, Daniel, Eline, Nina, Verdi, Thiago, Diogo e Dalcin.

Outro agradecimento especial às minhas amigas-irmãs que muito me acolheram, muito me alegraram, me divertiram, me suportaram e pelas muitas ideias trocadas de perto ou de longe: Helena Janke, Julia Ramos Estevão, Lia Sabinson, Letícia Quito, Luciana Jatobá, Mayla Willik, Val, Talis, Fer Tibério, Emma e Maria Eugenia.

Também agradeço ao Prof. Mike Hutching e Anne Magurran pelo carinho, atenção e pela oportunidade de aprender muito em tão breve contato.

Ainda, um agradecimento mais que especial à amiga e colaboradora Talita Ariela Sampaio e Silva (Talis) cuja colaboração foi vital para esse trabalho desde o início. Meus agradecimentos vão desde a troca de ideias ecológicas, metodológicas, analíticas incluindo as diversas análises complexas no R, passando por todas as idas a campo, identificação das espécies, discussões e todo incentivo, amizade, as melhores vibrações até o fim! Espero que este seja apenas um de muitos trabalhos nessa parceria!

Finalmente, um agradecimento muito especial à querida Profa. Dalva pela orientação, mas também por TUDO que me proporcionou nesses 11 anos de convívio. Por todo conhecimento de n -ordens oferecido, construído e compartilhado, por todo respeito, atenção, confiança, amizade, diversão e principalmente pela lealdade e parceria nos bons e maus momentos durante esses anos (e que, seguramente, aqui não se findará).

"life and earth evolve together"
(Vida e Terra evoluem juntas)
Croizat, 1964

SUMÁRIO

Resumo	1
Abstract	2
1.INTRODUÇÃO GERAL.....	4
2.ÁREA DE ESTUDO.....	24
1.1 <i>Estação Ecológica de Itirapina</i>	25
1.2 <i>Definição e Localização das áreas de estudo na EEI</i>	27
1.3 <i>Definição das unidades amostrais.....</i>	29
Capítulo 1	31
INTRODUÇÃO	32
MÉTODOS.....	37
2.1 <i>Amostragem</i>	37
2.2 <i>Análise dos dados</i>	39
RESULTADOS	44
3.1 <i>Heterogeneidade das comunidades campestres e savânicas.....</i>	44
3.2 <i>Similaridade e β-diversidade de parcelas-múltiplas</i>	49
3.2 <i>Transições Naturais</i>	51
3.3 <i>Distribuição espacial da diversidade – análise geoestatística</i>	53
DISCUSSÃO	55
4.1 <i>Heterogeneidade das comunidades campestres e savânicas.....</i>	55
4.2 <i>Similaridade e β-diversidade de parcelas-múltiplas</i>	59
4.3 <i>Detecção de transições naturais</i>	62
4.4 <i>Padrão Espacial da Diversidade.....</i>	63
CONCLUSÃO.....	64
ANEXO I	65
Capítulo 2.....	70
INTRODUÇÃO	71
MÉTODO	76
2.1 <i>Amostragem</i>	76
2.2 <i>Análise dos dados</i>	77
RESULTADOS	78
DISCUSSÃO	82

CONCLUSÃO.....	86
Capítulo 3.....	89
INTRODUÇÃO	90
MÉTODO	95
2.1 <i>Amostragem</i>	95
2.2 <i>Análise dos dados</i>	99
RESULTADOS	99
DISCUSSÃO	105
CONCLUSÕES.....	107
CONCLUSÃO GERAL	108
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	115

Resumo

Uma comunidade pode ser definida puramente como o conjunto de indivíduos de determinada área? Desde o início da Ecologia enquanto ciência, muitos autores vêm propondo teorias que expliquem a estruturação das comunidades vegetais e, portanto, da variação espacial. Entretanto, ainda que o conhecimento acumulado tenha avançado com a contestação das teorias entre si, não alcançamos muitos consensos dentro da ecologia de comunidades. Da mesma forma que não tem sido uma tarefa fácil estabelecer limites físicos ou funcionais entre as comunidades vegetais em campo, também não tem sido fácil estabelecer fronteiras entre as teorias, abordagens e influências de princípios de outras áreas da ciência, como por exemplo, a biogeografia e evolução. Ainda que alguns pesquisadores tenham se debruçado sobre tentativas para o estabelecimento de uma teoria integrada, não só foi alcançado pouco sucesso como ganhou a antipatia de diversas tendências ou acirrou ânimos no meio científico. Por um lado a estrutura da comunidade vegetal pode ser resultado do acaso que se acumula ao longo do tempo e do espaço, ou da heterogeneidade ambiental devido a adaptações ecológicas únicas de espécies diferentes. Por outro lado, o estudo de gradientes indica o reconhecimento de comunidades fechadas separadas por áreas de transição, cuja influência entre as comunidades, como áreas muito dinâmicas, regulam sua diversidade e, como centro de enemismos seriam essenciais para ações de gestão e conservação. Assim, os limites podem refletir descontinuidades em muitos níveis diferentes, mas todos os tipos de limites podem ajudar a desenhar a linha onde há sucesso ou fracasso no predomínio de sobrevivência, crescimento e reprodução, suficientes para evitar a extinção de uma espécie. Nesse contexto, o objetivo deste trabalho é sobretudo o de propor uma nova forma para o olhar para a estrutura das comunidades vegetais, buscando reconhecer os princípios das teorias propostas a partir da influência da escala na variação espacial da composição das comunidades. Ainda, considerando o atual contexto de transformações ambientais causadas por atividades antrópicas, avaliaremos o efeito de transições artificiais na estrutura e diversidade das comunidades. Além disso, diante da importante contribuição das zonas ecotonais como centros de endemismos, avaliaremos a contribuição da ocorrência de espécies ameaçadas nessas zonas para o estado de conservação dos ecossistemas brasileiros. Nessa análise, maior foco foi dado ao Cerrado, visto que é o Domínio Fitogeográfico brasileiro apresentando áreas de transição com quase todos os outros ecossistemas, com exceção do Pampa. Nossos resultados indicaram uma maior heterogeneidade entre as formações campestres do que no savânicas, porém em escalas finas ambas guardam similaridade próximas de 1, sendo maior a similaridade entre as amostras do que a esperada ao acaso. Isso nos permite considerar que em escala fina a teoria do continuum se aplica a estruturação das comunidades e sua variação espacial. Em uma escala mais grossa, as comunidades variam como *continuum*, sendo nesse caso de estudo, na Estação Ecológica de Itirapina (EEI), o gradiente é representado por parte do gradiente de Coutinho (Campestre-Savânica-Floresta), como "Campestre-Savanica". No entanto, dentro de um mosaico de ecótonos e tipos de vegetação homogênea, encontramos gradientes aninhados com o refinamento da escala. Nesse caso, a influência da escala para as abordagens sobre a estruturação das comunidades de Cerrado poderiam estar relacionadas a teoria dos fractais, a partir do reconhecimento de repetições de unidades em cadeia. Considerando-se a fragmentação intensa do cerrado, a invasibilidade das comunidades, e a perda de diversidade por invasão de espécies exóticas, é preciso cautelosamente avaliar o efeito de transições artificiais na estrutura das comunidades vegetais e estabelecer medidas eficientes de manejo de gramíneas invasoras para os focos já estabelecidos de invasão. Ainda, é preciso considerar que o estado de conservação dos ecossistemas são

influenciados significativamente pela heterogeneidade que deve ser considerada em ações prioritárias para a conservação.

Palavras-chave: Ecologia de Comunidades, Heterogeneidade Espacial, Invisibilidade, Cerrado Brasileiro, Conservação da Flora

Abstract

A community can be defined purely as a group of individuals in a certain area? Since the beginning of ecology as a science, many authors have proposed theories to explain the structure of plant communities and therefore the spatial variation. However, although the accumulated knowledge has advanced to challenge the theories with each other, we have not reached many consensus within the community ecology. Likewise it has not been an easy task to establish physical or functional boundaries between the plant communities in the field, has also not been easy to establish boundaries between theories, approaches and influences of different areas of science, such as the biogeografia and evolution. Although some researchers have been working on attempts to establish an integrated theory was not only achieved little success and earned the antipathy of many trends or incited passions in scientific circles. On the one hand, the structure of the plant community may be the result of chance that accumulates over time and space, or by environmental heterogeneity due to specific ecological adaptations of different species. On the other hand, the gradient study indicates recognition of closed communities separated by transitional areas whose influence among communities, such highly dynamic areas, regulate their diversity, as endemic center would be essential for management and maintenance actions. Thus, the thresholds may reflect discontinuities on many different levels, but all kinds of limits can help to draw the line where there is success or failure in the prevalence of survival, growth and reproduction, sufficient to prevent the extinction of a species. In this context, the objective of this work is especially to propose a new old way to look at the structure of plant communities, trying to recognize the principles of the proposed theories from the scale of influence on spatial variation in community composition. Still, considering the current context of environmental changes caused by human activities, we will evaluate the effect of artificial transitions in the structure and diversity of communities. Furthermore, given the important contribution of ecotonal areas as endemic centers, we evaluate the contribution of the occurrence of threatened species in these areas for the Brazilian ecosystems conservation status. In this analysis, greater focus was given to the Cerrado, as the Brazilian Phytogeographic Domain presenting transition areas with almost all other ecosystems, with the exception of Pampa. Our results indicated a greater heterogeneity among the grasslands than in the savanna, but in thin scales both guard similarity close to 1, with a higher similarity between samples than expected by chance. This allows us to consider that the fine-scale continuum theory applies to structuring of communities and its spatial variation. In a coarser scale, communities vary as of continuum, in which the case studied in Itirapina Ecological Station, the continuum is represented by the part of Coutinho's gradient ("Grassland – Savanna - Forest") as Grassland-Forest. However, within a mosaic of ecotones and homogeneous types of vegetation, we find gradients nested with the refinement of the scale. In this case, the influence of the scale in approaches to the structuring of the Cerrado communities could be related to fractals, from the recognition of repeated linked units. Considering the intense fragmentation of the Cerrado vegetation, the invisibility of the communities and the biodiversity loss by invasive alien species, it is necessary to carefully evaluate the effect of artificial transitions in the structure of plant communities and establish

effective measures of management of invasive grasses for the focus of established invasion. Still, one must consider the ecosystem conservation status are significantly influenced by the heterogeneity that should be considered in priority actions for conservation.

Keywords: Community Ecology, Spatial Heterogeneity, Invasibility, Brazilian Cerrado, Flora Conservation

1. INTRODUÇÃO GERAL

Ainda persiste o célebre enigma de Schoerer (1974) de “muitas respostas, poucas respostas”, em que antigas questões na ecologia ainda merecem atenção, como por exemplo: “O que é uma comunidade ?” Entretanto, discutir a definição e delimitação de comunidades atualmente, frente à intensa e ampla ação antrópica no ambiente, seria tão fora de contexto como perguntar - *Qua ut status?*- quando se deveria dizer: *Where to start?* (Por onde começar?), fazendo referência a Rathke (1984), quando perguntou retoricamente “*Quo Vadis?*” (O que há de novo?) em relação aos avanços da ecologia de comunidades.

Para embasar alguns pontos ligados aos conceitos e termos que serão tratados ao longo desse estudo, tentaremos desenvolver uma linha de raciocínio partindo da nossa questão inicial, não menos retórica e redundante que a questão de Rathke: Por onde começar? De acordo com a revisão clássica de McIntosh (1993) intitulada “O Conceito de Continuum na Vegetação”, a “Ecologia da comunidade pode ser o único entre os ramos da ciência que não apresenta uma definição de consenso da entidade com a qual está principalmente preocupado”. Talvez, um dos motivos recaia sobre o fato que até os dias de hoje ou não houve um entendimento ou mesmo um reconhecimento prático sobre a natureza não-discreta, e sim contínua, da vegetação. Ou Tampouco, possivelmente não houve clareza na definição de comunidades, para além da característica inerente aos biólogos, representada pela “necessidade de classificação e mapeamento” (McIntosh, 1993, 1995). Nesse contexto, não há como começar senão pelo nó mais fácil da divergência que é reconhecer as diferenças entre as teorias iniciais de comunidades de onde derivaram os conceitos, análises, métodos de amostragem usados e as demais divergências.

Apesar de parecer resolvida a polarização entre a teoria organicista de Clements

(1907) e a teoria individualista de Gleason (1917, 1926) sobre a natureza da vegetação, na prática ainda existem muitas confusões sobre as teorias. A ideia clementisiana considera comunidades como “unidades discretas e integradas que combinadas formam classes abstratas ou entidades naturais como “super-organismos”, também, relacionada à ideia de sucessão ecológica (Simberloff 1980; Egerton 1983; McIntosh 1993; 1995). Por esses motivos, a teoria foi interpretada por diversos ecólogos como suposições teleológicas de Clements, com referência a ideia de que a natureza fluiria constantemente no sentido da estabilidade e cujo estágio de clímax final, Clements designou como “superorganismo”. Apesar de contestada, essa ideia dominou o campo da ecologia por décadas e ainda após sua morte em 1945 (Jax 2011), até que foi reconhecidamente superada na ecologia pela teoria individualista de Gleason (McIntosh, 1993; 1995). Entretanto, a teoria de Gleason que de forma geral define “comunidades compostas de organismos mais ou menos independentes, individualmente inter-relacionados e, até certo ponto coordenado, de modo que toda a comunidade constitui uma unidade da organização” (McIntosh 1995), parece estar incluída em um emaranhado dentro do tema “ecologia de comunidades”. Dessa forma o conceito de unidades discretas parece sobrepor-se a ideia de uma unidade de organização constituída por um *continuum*. Assim, também precisa ser na prática melhor definida a dicotomia “comunidades-tipo” x *continuum*, visto que as teorias individualistas e do *continuum* foram consideradas equivalentes por diversos autores e antitéticas à hipótese tradicional de comunidades-tipo (McIntosh, 1993).

Quando na prática não há clareza entre as diferentes abordagens teóricas, também os métodos de análise são frequentemente usados de forma arbitrária, como por exemplo, os de classificação ou ordenação, muitas vezes não relacionados aos objetivos das teorias. Lambert e Dale (1964) sugerem que os partidários do conceito comunidade-

tipo costumam propor métodos de classificações e os que defendem o conceito *continuum* adotam métodos de ordenação, embora não seja contraditório o uso de ambas as análises. Em alguns casos, como em fronteiras de difíceis delimitações, os métodos de ordenação foram gerados como consequência secundária do fracasso em encontrar uma base efetiva para a classificação, ao invés de uma preferência inicial para a continuidade (McIntosh, 1993).

Por outro lado, a definição de métodos de amostragem deveria obrigatoriamente partir da tendência teórica que se pretende seguir: considerando o viés dos resultados de uma amostragem em unidades discretas e subjetivas quando as amostras são coletadas em “comunidades-tipo” ou contrariamente, considerando uma amostragem imparcial de todas as comunidades conhecidas, como requisito para o tratamento da vegetação em termos de *continuum* (Gimingham 1961; McIntosh, 1993).

Apesar da polarização das teorias, é difícil negar o sentimento intuitivo da experiência que supostamente permite a “detecção de diferenças florísticas mínimas” evidenciadas pelas combinações de certas espécies (McIntosh, 1993). A essas diferenças os continuistas reconhecem como variações de fisionomias. Assim, ambas as teorias aceitam a ideia de descontinuidades. Logo, os estudos de vegetação ora delimitam uma área geográfica, comumente um tipo de vegetação discreta com mudança abrupta, e ora a vegetação é fisionomicamente delimitada por gradientes ambientais, respeitando os limites biogeográficos (McIntosh, 1993).

Nesse ponto, a teoria do *continuum* relaciona a distribuição das espécies de acordo com um gradiente ambiental determinado por variáveis abióticas. Entretanto, são equivocadas as interpretações que atribuem à teoria individualista a ideia de aleatoriedade de espécies selecionadas apenas por sua resposta ao ambiente físico local (McIntosh 1995). Gleason, entretanto, reconheceu padrões em que as espécies

respondem individualmente a um complexo de forças bióticas e abióticas (McIntosh 1993). Assim, a comunidade seria “apenas parte mínima de um caleidoscópio de vegetação vasto e em constante mudança, sendo restrita em seu tamanho, limitada em sua duração, nunca duplicada, exceto em suas imediações e apenas como uma coincidência, e raramente ou nunca repetida” (Gleason 1939). Odum (1959) comenta que um *continuum* não continua indefinidamente, de forma que cedo ou mais tarde, um conjunto diferente de plantas e animais se torna aparente. Assim, tanto a hipótese individualista como o conceito *continuum* concordam que um conjunto de organismos pode ser substituído por outro de acordo com um gradiente. O problema, porém, está em determinar se as mudanças em uma série de comunidades são abruptas ou graduais, ou seja, descontínuas ou contínuas.

De acordo com McIntosh (1993), Wells aceita a ideia de tipos de gradientes contínuos ou brusco de acordo com fisionomias semelhantes ou diferentes, sendo imposto pela competição dos dominantes. Porém, Whittaker (1956), afirma que transições acentuadas entre as comunidades são excepcionais e não se baseiam na exclusão competitiva (McIntosh, 1993). Ainda, em muitas situações as populações se sobreporiam amplamente ao longo de uma variedade de gradientes, havendo mudanças na densidade de espécies e, conseqüentemente, mudança gradual e contínua da composição da comunidade (Whittaker, 1956). Whittaker (1956) também sugere que as plantas evoluíram para produzir uma dispersão de centros de distribuição no espaço-habitat e, por inferência, no espaço-vegetacional, produzindo integradas misturas de espécies, em vez de grupos de associados. Schoener (1986), citando o debate de longa data entre os defensores da teoria organicista e conceito de Gleason, julga que os modelos nulos propostos como teste de hipóteses por Connor & Simberloff (1984), da “Escola da Flórida”, compunham uma visão individualista mais extrema que a de

Gleason (McIntosh 1993).

Apesar de diversas tentativas para unificar as teorias em meio a pedidos de pluralismo nas discussões na década de 80 (McIntosh 1993; 1995), não só houve pouco progresso, como também acirrou ânimos no meio científico ou intensificou a antipatia entre diversas tendências. A “Teoria neutra unificada de biodiversidade e biogeografia” (TNB), de Hubbell (2001), apesar de bem-intencionada, foi considerada uma das mais polêmicas e conhecidas dentro dessa perspectiva. Entretanto, a TNB de Hubbell (2001) ainda tem sido testada e, diversos autores consideram sua importância para a proposição de hipóteses nulas, bem como de ferramentas conceituais e analíticas em ecologia (Cassemiro e Prado, 2009). Com o intuito de integrar o conhecimento acumulado até então, em muitos pontos a TNB vai de encontro às outras teorias. Por exemplo, se relaciona com as teorias individualista (Gleason, 1939) e de invasibilidade (Elton 1958), quando considera que “as comunidades naturais devem seguir um padrão de dinâmica da comunidade no sentido de diminuição da similaridade com o tempo”. Entretanto, parece contrapor a ideia de gradientes e se aproximar dos modelos nulos da “Escola da Flórida” quando considera que “a variação espacial na estrutura das comunidades naturais poderia ser gerada na ausência de qualquer requisito de habitat original” (Hubbell 2001). Porém, um dos pontos mais polêmicos da TNB está em não incluir diferenças ecológicas entre as espécies: considerando “indivíduos de todas as espécies como equivalentes, sendo excluída a possibilidade de qualquer vantagem de uma espécie em relação às outras no acesso aos recursos deixados por indivíduos que morreram na comunidade” (Hubbell 2001). Dessa forma, prevê mudanças na estrutura e composição de espécies da comunidade, considerando a variação no espaço principalmente devido à limitação de dispersão. Logo, se aproxima de “teorias de invasão”, julgando a dispersão como fator que assegura a diferença entre a composição

de espécies e a estrutura das comunidades locais, como consequência de eventos aleatórios que afetam a frequência de indivíduos de uma população (Hubbell 2001). Portanto, assume-se que a comunidade local é aberta e, ocasionalmente, alguns indivíduos chegam provenientes de fora da comunidade (Hubbell 2001). Essa caracterização se aproxima da teoria individualista de Gleason, bem como na ideia baseada na influência do pool regional de propágulos (Elton 1958). Consequentemente, se distancia em essência da teoria organicista baseada em um modelo de comunidades fechadas, separadas por ecótonos (transições abruptas) e temporalmente determinadas pela sucessão até um monoclímax (Clements 1905, 1917).

Por muito tempo os estudos centrados na subjetivamente de escolhas de comunidades-tipo foram desacompanhados de estudos analíticos que incluíssem as descontinuidades, e, pouca atenção foi dada à relação da variação dentro das comunidades-tipo (Holland et al. 1991; McInthosh 1993; Fortin 2000). Por outro lado, os estudos focados nas descontinuidades, “via de regra” focam no conceito organicista de “ecótone”, termo que Clementes definiu em 1905, como “áreas transicionais” de vegetação. Atualmente, com o avanço dos recursos computacionais e o desenvolvimento de *softwares* específicos para estudos ecológicos, uma gama de estudos tem sido desenvolvida para avaliar descontinuidades. Diversos deles com foco na análise de detecção e efeito de transições naturais e artificiais (Harper et al. 2005; Camarero e Fortin, 2006; Delgado et al. 2007; Dodonov et al. 2013), como também, na heterogeneidade ambiental da paisagem e detecção de transições com base em dados de composição e abundância de espécies para comparação de similaridades da vegetação em multi-escalas (Jurasinski et al. 2012; Freitas et al. 2013).

Para descrever a variação espacial da vegetação é possível usar a composição e diversidade de espécies como variáveis para medir suas continuidades e/ou

descontinuidades, por meio de análises de similaridade ou dissimilaridades, respectivamente (Magurran e McGill, 2011). A vegetação responde às alterações no ambiente alterando as características qualitativas e quantitativas de populações e a composição de espécies (McIntosh, 1993). A variação espacial na composição de espécies é um dos traços mais fundamentais da natureza e pode ajudar na caracterização de descontinuidades geradas por gradientes ambientais ou funções espaciais básicas (Magurran e McGill, 2011).

Naturalmente, a variação das características populacionais e da composição de espécies está refletida nas medidas de diversidades. A biodiversidade pode ser descrita como a “biologia de números e diferenças” (Magurran e MacGill, 2011). Entretanto, quantificar a diversidade biológica de forma que os resultados representem avanços teórico-práticos, não é uma tarefa simples quanto parece à primeira vista (Magurran e McGill, 2011). O conceito de biodiversidade é um conceito multifacetado, e por isso há dificuldades em analisá-lo e aplicá-lo da melhor forma na prática de gestores e tomadores de decisão (Magurran e McGill, 2011). Dentre uma miríade de medidas de diversidade, muitas derivam de medidas de similaridade da composição e abundância de espécies no espaço geográfico, quantificando a variação da diversidade regional (γ -diversidade), nas comunidades (α -diversidade) e entre comunidades (β -diversidade) (Magurran e McGill, 2011). Essas medidas podem auxiliar no entendimento da heterogeneidade espacial no contexto atual de paisagens fragmentadas e indicar caminhos para uma melhor gestão de áreas protegidas (SNUC). Assim, inferências sobre a riqueza e composição de espécies são fundamentais tanto para hipóteses ecológicas sobre a estruturação e funcionamento dos ecossistemas quanto para a conservação e manejo da sua biodiversidade (Legendre et al. 2005, Magurran e McGill, 2011).

Além da dificuldade de entendimento de teorias ecológicas de comunidades, dois outros temas relacionados são especialmente difíceis de entendimento: a heterogeneidade espacial e as transições (“ecótono”). Soma-se a essa dificuldade a necessidade de compreensão dessas variações de forma contextualizada. Nesse sentido, interessados na ecologia das comunidades, precisamos incluir em nossa análise a atual condição das áreas naturais, consideradas severamente fragmentadas por ações antrópicas, compondo paisagens heterogêneas para além da heterogeneidade ambiental natural. Portanto, é árduo o trabalho de se tentar entender a complexidade de ambientes naturalmente heterogêneos e influenciados por atividades humanas, de uso da terra, que silenciosamente geram heterogeneidade por significativas alterações bióticas e abióticas, representando ameaças às espécies e aos seus habitats (Freitas et al. 2013).

Buscando um elo entre conceitos da biogeografia e da ecologia

O conceito é uma unidade do conhecimento. Sendo um mesmo conhecimento (conjunto de informações) usado para definições diferentes é possível reconhecer as diferenças entre elas, ainda que sutis, bem como é desejável traçar uma ponte usando os pontos semelhantes entre ambas. Apesar de ser uma constatação óbvia que a biogeografia integra informações referentes a geografia, ecologia, biologia e evolução, as teorias biogeográficas e ecológicas não estão integradas ou explicitadas como um conhecimento unificado. Assim, a partir da ideia que áreas da geografia e biologia apresentam um conhecimento compartilhado, agregando os mesmos objetos de estudo como o espaço, o tempo e organismos/espécies (incluindo a humana), por onde começar a análise da associação de uma teoria ecológica em relação a uma classificação biogeográfica? Embora a biogeografia possa representar uma disciplina intermediária, heterogênea em conteúdo e praticantes (por exemplo: sistematas, ecólogos, biólogos,

paleontólogos, geógrafos, etc) nem por isso apresenta uma conexão evidente com essas áreas, ainda que possa ser localizada em um campo específico da biologia (Morrone 2004). Logo, o distanciamento entre geografia, biologia e suas divisões específicas dificulta a integração de conceitos que constituem o arcabouço de teorias de ambas as áreas e são complementares entre si. Provavelmente, o uso dos temas compartilhados por essas diferentes áreas do conhecimento seja de certa maneira intuitivo, sem uma reflexão mais profunda que permita alcançar a conexão entre os saberes, especialmente entre aqueles que estudam os processos em escala espaço-temporal muito fina como ecólogos, botânicos, zoólogos, ou muito ampla, no caso, geógrafos. A relação entre a biogeografia e as ecologias (de populações, de comunidades, de ecossistemas e da paisagem) é tão próxima que as definições, conceitos e termos são muitas vezes compartilhados e se confundem. Por exemplo: “... disciplina que estuda a distribuição dos seres vivos no espaço e no tempo” é a definição de Biogeografia segundo diversos autores (Morrone 2004). Porém, essa definição poderia sem dúvida se aplicar a Ecologia, considerando os diferentes níveis hierárquicos.

De acordo com Morrone (2004), alguns autores definem que a biogeografia reconhece padrões de distribuição das espécies de diferentes grupos de organismos, propõe hipóteses sobre os processos que geram tais padrões e identifica regiões, províncias e outras unidades biogeográficas menores em um sistema de regionalização biótica do planeta. De modo geral, também no âmbito da ecologia de comunidades, ecossistemas e da paisagem, ecólogos desenvolveram o arcabouço de teorias, métodos e análises voltadas a essas atividades. Ainda, com relação à prática, tanto a biogeografia como ecologia se baseiam nos padrões de distribuição das espécies para quantificar e prever as consequências de mudanças ambientais globais (Morrone 2004). Além disso, ambas se empenham em selecionar áreas para a conservação da biodiversidade, um dos

temas de grande importância das últimas décadas (Morrone 2004).

Morrone (2004) cita que o botânico Léon Croizat (1964) propôs que espaço, tempo e formas são as três dimensões inseparáveis da diversidade biológica, sendo que a biogeografia dá mais ênfase ao espaço e tempo, enquanto a biologia e evolução priorizam as formas. Entretanto, a ecologia como estudo do meio, também busca respostas para relações bióticas e abióticas, em diferentes grupos hierárquicos e ambientes, de acordo com a dinâmica temporal dos processos e em diferentes escalas espaciais. Da mesma forma que durante a história da ecologia surgiram dicotomias entre abordagens, a biogeografia encontrou a dicotomia entre fatores internos e externos, representada pela oposição história/ecologia. Nesse caso, Morrone (2004) julga que diversos autores tem criticado a inércia intelectual em perpetuá-las, considerando a falta de integração entre biogeografia histórica e ecológica, reforçando inclusive a necessidade de integração em um programa de investigação unificado.

Morrone (2004) se pergunta: *“Pero, ¿cómo podríamos comenzar a construir un programa de investigación biogeográfica único?”*. Ele mesmo considera, inicialmente, que uma possibilidade seria limitar os âmbitos a partir das escalas: as explicações ecológicas empregariam escalas espaço-temporais pequenas, enquanto as históricas empregariam escalas espaço-temporais maiores. Mas, é preciso também considerar que são possíveis tanto situações de uma inversão entre essas condições, bem como interação indissociável entre ecologia e história, já que mudanças históricas são mediadas ecologicamente e as mudanças ecológicas são contingenciadas historicamente (Gray 1989). Assim, Morrone (2004) menciona que Gray (1989) já apontava a necessidade de uma nova visão baseada na rede de processos interativos entre fatores ecológicos e históricos. Também, Morrone (2004) julga positiva a conceituação da biogeografia por Hayden et al. (1994) a partir de um triângulo de relações

complementares entre a ecologia, história e acaso. Neste caso, os padrões biogeográficos resultam da interação entre processos ecológicos, históricos e estocásticos (Hayden et al. 1994)(Figura 1).

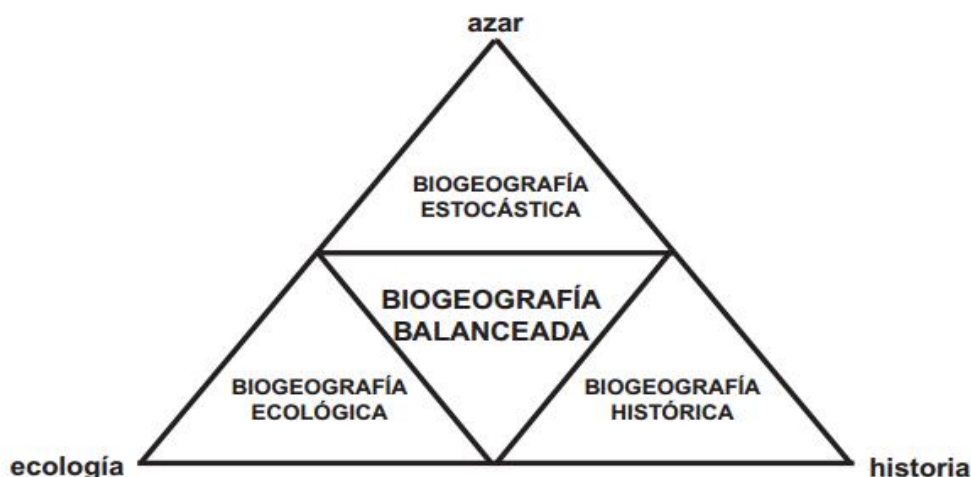


Figura 1. Conceitualização da biogeografia balanceada de Hayden et al. 1994, a partir das relações complementares entre ecologia, história e acaso. Extraído de Morrone (2004).

Os padrões biogeográficos se referem ao arranjo ou a distribuição dos táxons no espaço geográfico (Morrone 2004). O estudo de certos padrões específicos, geralmente, segue uma abordagem biogeográfica particular, como os padrões de riqueza de espécies (ecologia geográfica e biogeografia de ilhas), os padrões de distribuição de formas de vida (biogeografia ecológica), os padrões corológicos (areografia) e padrões de homologia biogeográfica (biogeografia histórica).

Nosso objetivo aqui não é discutir abordagens da biogeografia, porém vamos buscar alguns pontos de apoio da biogeografia para o suportar uma conexão até as teorias ecológicas que queremos abordar. Assim, considerando isoladamente a perspectiva histórica, são considerados pela biogeografia como processos fundamentais: a dispersão, a vicariância e a extinção (Nelson y Platnick, 1981). A dispersão é a

expansão da área de distribuição de um táxon a partir de seu centro de origem, atravessando barreiras e chegando a colonizar novas áreas. Pielou (1992) distingue três tipos: a dispersão “em saltos” (movimento de organismos através de barreiras, que levam ao estabelecimento exitoso da espécie em áreas distantes), a difusão (movimento gradual de populações através de habitats adequados, em muitas gerações) e a migração secular (movimento que ocorre tão lentamente que a espécie evolui durante o processo). Por sua vez, a vicariância assume que o surgimento de barreiras geológicas ou de outro tipo leva a fragmentação das distribuições das espécies ancestrais, de forma que após “a quebra” as espécies podem evoluir separadamente. De acordo com Crisci (2001), são distinguíveis três tipos: (1) vicariância seguida de especiação (origina alopatria); (2) vicariância sem especiação (ocasiona a existência de espécies distribuídas amplamente); e (3) vicariância seguida de especiação, mas logo após um evento prévio de especiação (ocasiona paralogia geográfica). Finalmente, a extinção consiste no desaparecimento local ou total de uma espécie.

Então, como alinhar a definição de conceitos derivados da biogeografia ao conteúdo de teorias ecológicas? Ou inversamente, como as teorias ecológicas podem ser aplicadas diante dos processos ecológicos, históricos e estocásticos que definem os padrões biogeográficos?

Para nos aproximar de respostas para essas perguntas vamos nos guiar pelo triângulo conceitual de relações complementares entre ecologia, história e acaso, segundo Hayden et al. (1994) usado para definição da biogeografia balanceada e adaptado por nós incluindo a interface com as principais teorias da ecologia de comunidades: teoria organicista (Clements, 1907), teoria individualista/continuum (Gleason 1927, 1939), modelos nulos (Connor e Simberloff 1984), Teoria Neutra Unificada da biodiversidade e Biogeografia (Hubbell 2001) e Teoria de

Metacomunidades (Leibold et AL. 2004) (Figura 2).

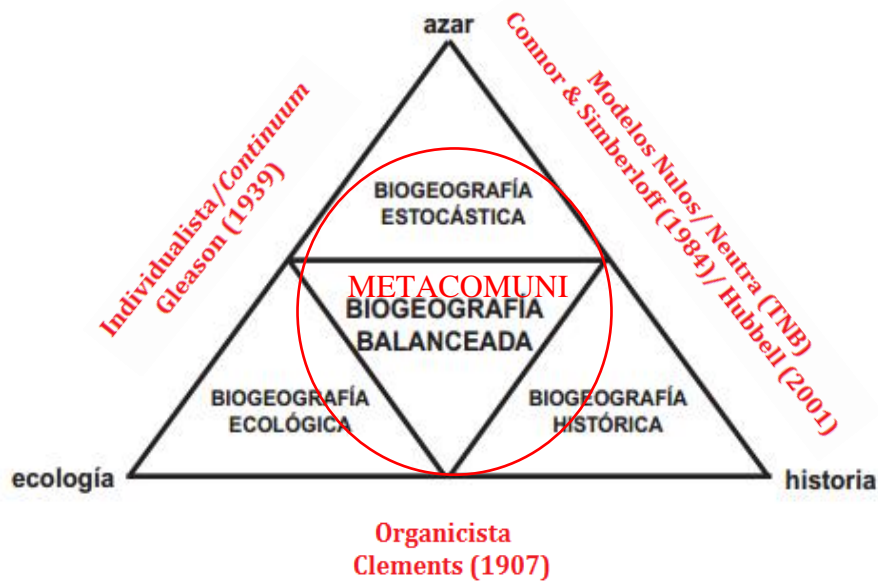


Figura 2. Proposta de integração dos conceitos de teorias ecológicas de comunidade e biogeografia balanceada de Hayden et al. (1994), baseado nas relações complementares entre ecologia, história e acaso. Baseado e modificado a partir de Morrone (2004).

Dentro da perspectiva da “Ecologia de Comunidades”, diversos autores se empenharam em definir uma teoria que permitisse a classificação ou ordenação de comunidades, buscando um padrão estrutural ou funcional a partir de suas propriedades emergentes. As teorias se basearam na definição de “comunidades fechadas”, ou como assembleias e conjunto de indivíduos com distribuições sobrepostas em “comunidades” “abertas” variando continuamente de acordo com um gradiente ou completamente guiadas pela estocasticidade (McIntosh 1993, McIntosh 1995). Clements (1907), primeiramente, definiu a abordagem organicista, considerando comunidades como unidades discretas de espécies associadas, evoluindo segundo a sucessão ecológica como “super-organismo”. Nessa abordagem determinística, as comunidades-tipo são separadas por “ecótonos” (Clements 1907). McIntosh (1993) considera que “mudanças vegetacionais abruptas são comumente associadas a descontinuidades bruscas no solo devido a mudanças no

habitat, tratamento histórico ou talvez acaso. Além disso, autores como Goodall (1954a) afirmam que a perturbação humana e seleção intensa ao longo de grandes períodos dão origem a fronteiras nítidas e a tipos de vegetação mais claramente diferenciados. Nessa mesma linha, Daubenmire (1966) afirma que a perturbação enfraquece descontinuidades, e logo, a vegetação não perturbada pode ser composta por tipos mais distintos. Assim, a tendência determinística de unidades discretas com uma divisão abrupta entre elas, permite reconhecer nessa abordagem uma menor influência da estocasticidade, de forma que as comunidades seriam determinadas predominantemente pela ecologia e história. McInthosh (1995) considera que apesar de muitos ecólogos não concordarem com a ideia organicista de Clements, Gleason (1917, 1926, 1939) foi o único a atacá-la abertamente usando seu "conceito individualista" como alternativa, considerando a capacidade de espécies na variação contínua do ambiente e diversas probabilidades de chegada de propágulos. A teoria de Gleason de forma geral define comunidades compostas de organismos mais ou menos independentes, individualmente inter-relacionados e, até certo ponto coordenado, constituindo uma unidade contínua de organização (McInthosh 1995). São equivocadas as interpretações que atribuem à teoria individualista a ideia de completa aleatoriedade de espécies, selecionadas apenas por sua resposta ao ambiente físico local (McInthosh 1995). Gleason, entretanto, reconheceu padrões em que as espécies respondem individualmente a um complexo de forças bióticas e abióticas (McInthosh 1993). Estudos sobre distribuição espacial de comunidades vegetais ou suas populações componentes em gradientes ambientais aparentemente contínuos, apontam a importância da competição e o papel do dominante (McInthosh 1993). Também, para McInthosh (1993), as teorias da dinâmica populacional são explícita ou implicitamente envolvidas em muitos momentos da discussão dos pontos de vista opostos entre comunidade-tipo e *continuum*. Nesse caso, a

competição, o papel do dominante e o efeito da perturbação sobre a vegetação seriam comumente usados para apoiar uma ou outra posição. Por exemplo, Watts (1964) sugere que o controle do dominante é destruído por perturbação (pastagem), permitindo maior efeito do acaso e justaposição fortuita, o que resultaria em comunidades bem menos definidas. Portanto, de acordo com a teoria individualista/*continuum* a distribuição das espécies em “comunidades abertas” poderia ser determinada pela maior influência da ecologia e da estocasticidade, sendo menor a influência histórica, porém significativa quando causada por perturbação. Finalmente, considerando a abordagem dos modelos nulos de Connor & Simberloff (1994), bem como a Teoria Neutra Unificada de Biodiversidade e Biogeografia (TNB) de Hubbell (2001), maior peso é dado a estocasticidade na determinação das comunidades. No caso da TNB, Hubbell (2001) considera que a variação espacial na estrutura das comunidades naturais poderia ser gerada na ausência de qualquer requisito de habitat original. Além disso, o ponto mais polêmico de sua teoria considera indivíduos de todas as espécies como equivalentes, sendo excluída a possibilidade de qualquer vantagem de uma espécie em relação às outras no acesso aos recursos deixados por indivíduos que morreram na comunidade (Hubbell 2001). Logo, quando prevê que as mudanças na composição da comunidade em relação à variação no espaço é devido, sobretudo, à limitação de dispersão, fica evidente que o acaso ganha peso maior na definição das comunidades em relação à história e a ecologia dentro dessa perspectiva.

Há tempos e atualmente, frente aos progressos limitados na análise da comunidade, diversos autores afirmam a necessidade de integração entre a ecologia e evolução (McIntosh 1995). Nesse sentido, julga que a ecologia teria a função de descrever as condições existentes e, a evolução, a de explicar como elas ficaram assim. Entretanto, ainda atualmente, é preciso buscar o conhecimento acumulado da

biogeografia nesse sentido. Entre todas abordagens das teorias ecológicas apenas a TNB de Hubbell faz referência explícita à biogeografia. Ainda, nota-se que entre os processos fundamentais da determinação dos padrões biogeográficos a dispersão é o processo melhor abordado nas teorias ecológicas, sendo a abordagem da vicariância de certa forma limitada pela metodologia e análise da retrodição (análise do passado remoto) e a extinção mais evidente na teoria de metacomunidades. São recentes as abordagens que tratam do conceito de Metacomunidades, aplicado como uma forma importante para relacionar diferentes escalas espaciais em ecologia, de forma mais realística às condições atuais de transformações intensas das paisagens e habitats, por conseguir tratar de extinções e recolonizações como processos locais e dinâmicos (Leibold et al. 2004)

Assim, voltamos a nossa questão inicial: como analisar uma classificação biogeográfica do ponto de vista de uma teoria ecológica específica?

A relação mais íntima entre ecologia e biogeografia está no fato da biogeografia ter sido originada a partir de estudos ecológicos. Ao contrário do que um estudante desavisado possa imaginar, a estudo e a observação das relações ecológicas entre as espécies e o ambiente, ou seja, entre as espécies e os fatores abióticos, precede a classificação de comunidades em unidades homogêneas discretas (Santos, 1985). A partir da distribuição geográfica tratada pela biogeografia foi percebida a adaptação das espécies (ecologia propriamente dita). Naturalistas anteriores ao século XIX, como Wildenow, orientador de Humboldt, já havia dividido a Europa em Províncias Florísticas, explicando que cada província seria um centro de criação e refúgio. Estudos ecológicos acompanhados de estudos paralelos de geologia, geomorfologia e pedologia, como nos estudos de Humboldt e Warming no século XIX, mostravam que os perfis do solo, a influência predominante do regime climático e o tipo de vegetação se desenvolvem

associadamente (Santos 1985). Logo, a interação entre o clima e o solo é um importante fator na explicação dos tipos de vegetação a eles associados e sob os quais ela se desenvolve, não sendo portanto, os conceitos de vegetação estáticos (Santos 1985). Assim, a biogeografia passa a ser definida como sinônimo de estudo de tipos de vegetação mundial, climaticamente definidos e solos afins (Santos 1985). Com isso, os estudos ecológicos e geográficos tinham como fim a descrição e/ou explicação do clímax vegetacional-climático e, portanto, a fitogeografia com o mapeamento da vegetação foi e ainda permanece de grande importância não só para os geógrafos e para os biogeógrafos, mas para todas as áreas afins como ecologia e evolução (Santos 1985).

Portanto, se uma classificação geográfica reflete um padrão de distribuição geográfica dos táxons em condição climaticamente definida e solos afins, a teoria ecológica pode explicar a relação adaptativa das espécies: i) com fatores abióticos (clima e solo, especialmente); ii) intraespecíficas e interespecíficas considerando dispersão e competição; iii) em relação a condições de isolamento ou perturbação (histórica) e iv) em relação a estocasticidade .

Se um objeto de estudo de uma área do conhecimento é o reflexo do objeto de estudo de outra, como é o caso da biogeografia em relação à ecologia, é inevitável que se diferencie esses “objetos de estudo” a partir da diferença de escalas. O estudo dos ecossistemas, em uma escala mais fina, diz respeito mais diretamente aos ecólogos (Santos, 1985). Por outro lado, o estudo dos ecossistemas numa perspectiva horizontal de análise da distribuição, estrutura e organização espacial dos componentes bióticos e abióticos constitui o objetivo dos geógrafos e biogeógrafos (Santos, 1985). Logo, a decomposição das escalas de padrões biogeográficos até ecossistemas, de forma que um nível é a representação do outro em escala subsequente, pode nos indicar uma estrutura de redundância, muito próxima às condições da Teoria do Fractal ou Teoria do Caos. De

acordo com Frontier (1987), a geometria fractal parece ser uma propriedade básica de ocupação do espaço de sistemas biológicos, aparecendo ao longo da trajetória de organismos móveis, em espaços de representação abstratos como, por exemplo, na equitabilidade (regularidade) da diversidade de espécies e na dinâmica populacional. Portanto, seria esperado também que uma classificação biogeográfica refletisse os conceitos de uma teoria ecológica específica, que por sua vez refletiria os processos de dispersão, de diversidade das comunidades (composição e estrutura) e os processos populacionais.

Após essa contextualização sobre os conflitos ao lidar com o tema da ecologia de comunidades e a relação das teorias ecológica com a biogeografia, seguiremos com o primeiro capítulo abordando a validade do conceito de *continuum* para o Cerrado Brasileiro. Coutinho (1978) definiu o Domínio fitogeográfico do Cerrado a partir do “conceito floresta-ecotono-campo”, considerando suas variações fisionômicas, florísticas e ecológicas. Apesar de nesse trabalho usar diversos termos ou conceitos da teoria do *continuum* (por ex. gradiente, fisionomias, mosaico), em nenhum momento se refere essa teoria (Coutinho, 1978). Inclusive, não fica claro se não a menciona por não aceitá-la, já que em mais de um momento enfatiza que, do seu ponto de vista, o Cerrado “*sensu lato*” representa um complexo de formações e não uma unidade complexa como sugerido por Romariz (1972). Também, gera dúvida o uso recorrente do termo clementsiano “ecótono” para se referir às formações savânicas representadas pelas fisionomias intermediárias de campo sujo, campo cerrado e cerrado “s.s.” (Coutinho, 1978). Assim, não fica claro se o uso concomitante de termos de diferentes teorias na sua conceituação é em razão da resistência a abordagem ou se por falta atenção ou truncamento de ideias gerado pela polarização entre elas.

A validade do conceito *continuum* gira em torno de estudos que utilizam as abordagens definidas acima (como por exemplo, métodos de amostragem imparciais e análises de ordenação) e, cuja interpretação envolve a demonstração de: i) distribuição individualista das espécies; 2) a similaridade entre as comunidades; 3) a continuidade ou descontinuidade entre as comunidades (McIntosh, 1993). Assim, analisaremos o comportamento da diversidade e similaridade considerando multi-escalas de análise, respondendo as seguintes questões: Até que ponto a definição do Cerrado por Coutinho permite considerar que é mantida a unidade do “complexo campo-ecotono-floresta”, quando apenas parte do gradiente de fisionomias é analisada ? É possível identificar um *continuum* e descontinuidades considerando a composição, abundância e riqueza de espécies? Como varia a diversidade local, regional e entre fisionomias dessas unidades? Também, outro desafio é entender o efeito de transições artificiais, como aceiros, que representam descontinuidades bruscas em áreas naturalmente heterogêneas e complexas e atualmente sujeitas a uma infinidade de ameaças. No segundo capítulo, faremos um paralelo entre as teorias de invasão de comunidades como a de “Invasibilidade-Diversidade” de Elton (1958) e as atuais abordagens sobre invasões biológicas por espécies exóticas. Nesse contexto, também consideraremos os possíveis efeitos das transições artificiais, aceiros, na invasão por gramíneas africanas no cerrado. Além disso, consideraremos o efeito de transições artificiais na diversidade de espécies do cerrado, levando em conta o efeito da distância dos aceiros na diversidade de diferentes formações de cerrado em diferentes escalas.

Ainda, no quarto capítulo, avaliaremos a influência das espécies de áreas de transição no estado de conservação dos diferentes ecossistemas brasileiros. Mas, mais especificamente, discutiremos o estado de conservação do Cerrado, que representa o

Domínio fitogeográfico com maior perímetro central e com maior área de contato entre outros domínios fitogeográficos brasileiros

“Finalmente, “dando dois passos atrás, para dar um passo à frente”, como diriam os bolcheviques, não concluiremos dizendo que “são necessários novos papers” para uma melhor definição a cerca da natureza da vegetação. Nosso passo atrás vai no sentido de indicar um esforço em resgatar o estudo e ensino de uma disciplina de “História da Ecologia e biogeografia” para subsidiar a elaboração de futuras e plurais teorias alternativas, melhor embasadas a partir do conhecimento já acumulado. Em outra revisão clássica intitulada “H.A. Gleason’s individualistic concept and theory of animal communities: a continuing controversy”, McInthosh (1995) julga que “alguma atenção à história da ecologia e dos ecólogos pode servir para promover o pluralismo e a tolerância aclamada por diversos ecólogos. O aforismo daqueles que são ignorantes da história os condena a repeti-los como parte da resposta ao *Quo Vadis?*”(McInthos1995).

2. ÁREA DE ESTUDO

O cerrado paulista, atualmente, está representado por fragmentos da cobertura original no Interior, constituindo áreas disjuntas, embora sem indicações de que esteve algum dia ligado a porção nuclear, ainda que em um passado recente (Coutinho 2002). Do total de 3.330.744 ha de cobertura vegetal natural, apenas 283.622 ha correspondem a áreas com vegetação de cerrado, o que corresponde a 8,51% da vegetação nativa remanescente do estado que recobre 1,13% de sua superfície (Krokna et al. 1993). No estado, a maioria dos fragmentos tem limite sudeste de distribuição na divisa entre a Depressão Periférica Paulista e o Planalto Cristalino do Atlântico.



Fig.5. Mapa do Estado de São Paulo ilustrando Relevo do Estado de São Paulo, Brasil. Extraído de: < [http:// www.fiorgeograf.com.br](http://www.fiorgeograf.com.br)> Acessado em maio de 2014.

1.1 Estação Ecológica de Itirapina

Esse estudo foi realizado na Estação Ecológica de Itirapina (EEI), distribuída em uma área de 2.300 hectares, localizada na região Sudeste do Estado de São Paulo, em parte dos municípios de Itirapina e Brotas ($22^{\circ} 11'$ e $22^{\circ} 15'$ S e $47^{\circ} 51'$ e $48^{\circ} 00'$ W) (Zanchetta et al. 2006) (Fig. 1). A Estação Ecológica de Itirapina, sob gestão do Instituto Florestal, foi criada há exatos 30 anos pelo Decreto Estadual n.º 22.335 de 07 de junho de 1984.

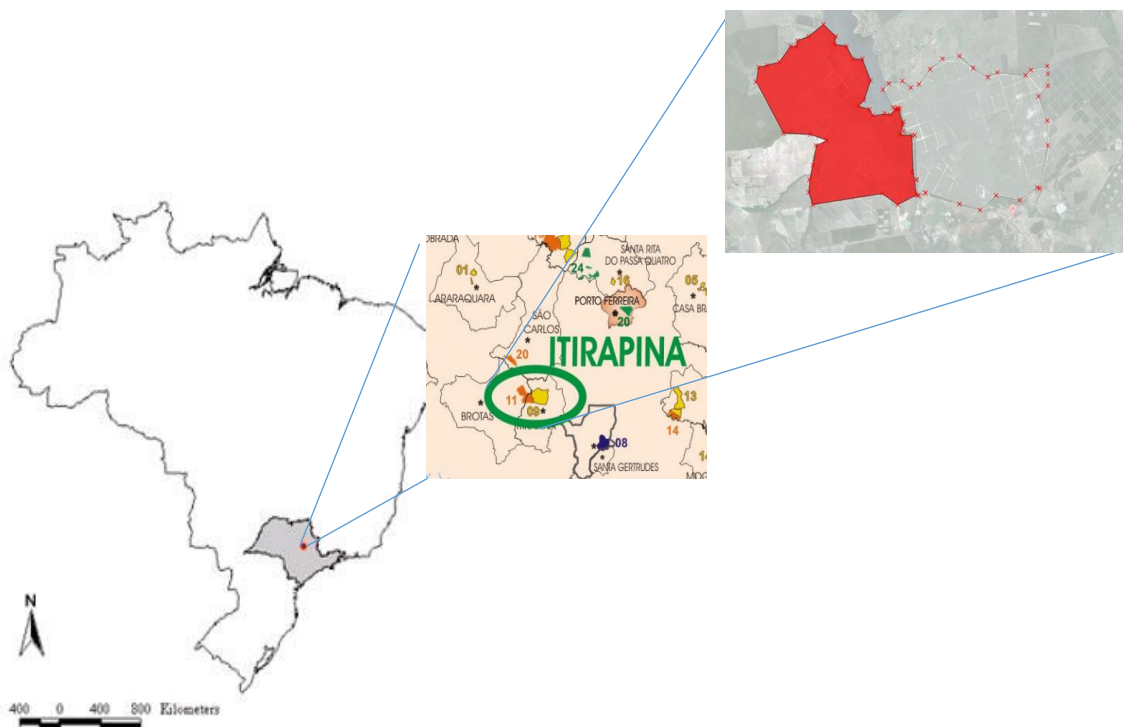


Fig. 1. Localização da Estação Ecológica de Itirapina (EEI), nos municípios de Brotas e Itirapina, na região centro-norte do Estado de São Paulo, Região Sudeste do Brasil. Polígono traçado usando programa Quantum GIS v.1.8.0.

As atividades que ocorrem na Estação Ecológica incluem: i) Pesquisa básica e aplicada realizada e realizadas sob a responsabilidade de pesquisadores do IF (Zanchetta et al. 2006) por pesquisadores do IF e de diferentes instituições de pesquisa federais e estaduais como por exemplo Universidade Federal de São Carlos (UFSCar),

Universidade Estadual Paulista (UNESP), Universidade de Campinas (UNICAMP), Universidade de São Paulo (USP); ii) Educação Ambiental realizada por meio de palestras, excursões, visitas monitoradas e auto-guiadas, seminários, cursos e treinamento envolvendo a comunidade de entorno, estudantes, professores, funcionários e moradores da unidade de conservação, dos municípios de Brotas, Itirapina, São Carlos e região; Ntação Experimental são permitidas atividades como siii) Visitação com finalidades diversas como jogos esportivos, natação, campismo, pesca, piquenique, corridas, caminhadas, excursões, fotografias, ciclismo, contemplação e observação da natureza; iv) Manejo Florestal na Estação Experimental e na zona tampão, com exploração de produtos e sub-produtos da floresta implantada de Pinus e Eucaliptus, envolvendo a produção de mudas, coleta de sementes, madeira e resinagem (Zanchetta et al. 2006). Nas áreas da EEI e EEX há registro de atividades ilegais, consideradas atividades conflitantes, como caça, pesca, estrada estadual e municipal, fogo, vandalismo, agricultura (Zanchetta et al. 2006), além de competições automobilísticas observadas como “rallyes” de jipes e MotoCross (observação pessoal), consistindo, portanto, ameaças para as espécies da fauna e flora da área.

A região apresenta clima do tipo Cwa (Köppen), mesotérmico com inverno seco e verão chuvoso, cuja precipitação não ultrapassa 30 mm no período seco, média em torno de 1.458,9 mm e temperatura média anual em torno de 22°C (Silva, 2005, Zanchetta et al. 2006). Na EEI predominam solos do tipo Neossolo Quartzarênico, seguido pelo Latossolo Vermelho-Amarelo e Vermelho (Zanchetta et al. 2006).

A vegetação da Estação Ecológica de Itirapina é caracterizada por grande heterogeneidade de formações abertas do Domínio Fitogeográfico do Cerrado, com predomínio de formações savânicas e campestres como o campo limpo, campo úmido, campo sujo, campo cerrado e cerrado *sensu stricto* (Zanchetta et al., 2006) (Fig. 2).

Assim, é uma das únicas áreas naturalmente cobertas por campo úmido, campo limpo e campo sujo no estado de São Paulo (Zanchetta et al., 2006). Por esse motivo, há grande riqueza de gramíneas nativas na EEI, com o predomínio de três espécies: *Loudetiopsis chrysothrix* (Nees) Conert, *Tristachya leiostachya* Nees (Poaceae) e *Andropogon bicornis* L. Além disso, ocorrem na área espécies do gênero *Eragrostis*, *Panicum*, *Aristida* e *Chlorys*.

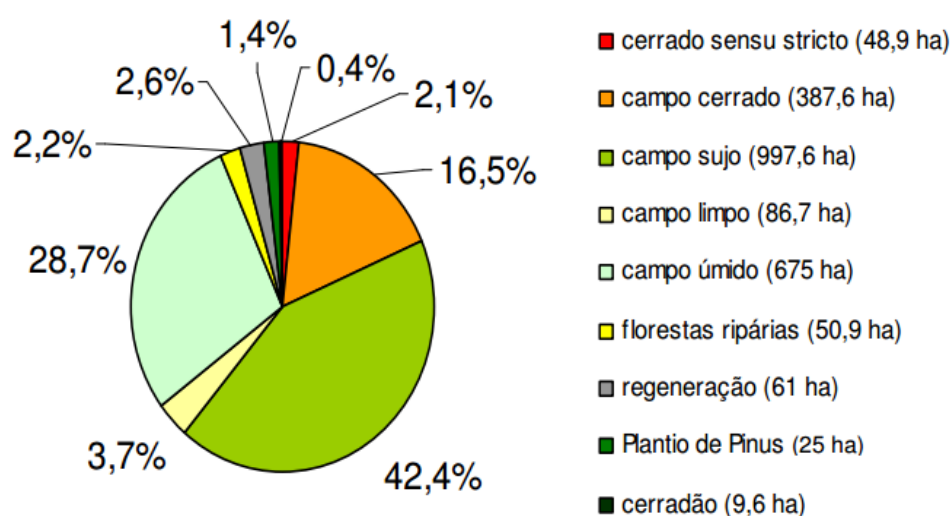


Fig. 2. Proporção de tipos vegetacionais da Estação Ecológica e Estação Experimental de Itirapina, Itirapina, São Paulo. Extraído de Zanchetta et al. (2006).

De acordo com o Plano de Manejo da EEI quase todas as fisionomias da unidade estão contaminadas por gramíneas africanas como *Melinis minutiflora* (capim-gordura) e *Urochloa decumbens* (braquiária) (Zanchetta et al. 2006). Além disso, na EEI ocorrem *Rhynchelitrum repens* e algumas manchas de *Panicum maximum*.

1.2. Definição e Localização das áreas de estudo na EEI

As áreas foram selecionadas a partir da definição prévia de formações campestres e savânicas, não considerando as divisões em fitofisionomias usuais do

Cerrado (Coutinho, 2006, Aziz Ab'Saber) (Figura 3). Assim, foram amostradas duas áreas de cada uma das diferentes formações designadas, a fim de identificar as variações espaciais e/ou transições entre as diferentes formações naturais (Figura 3).

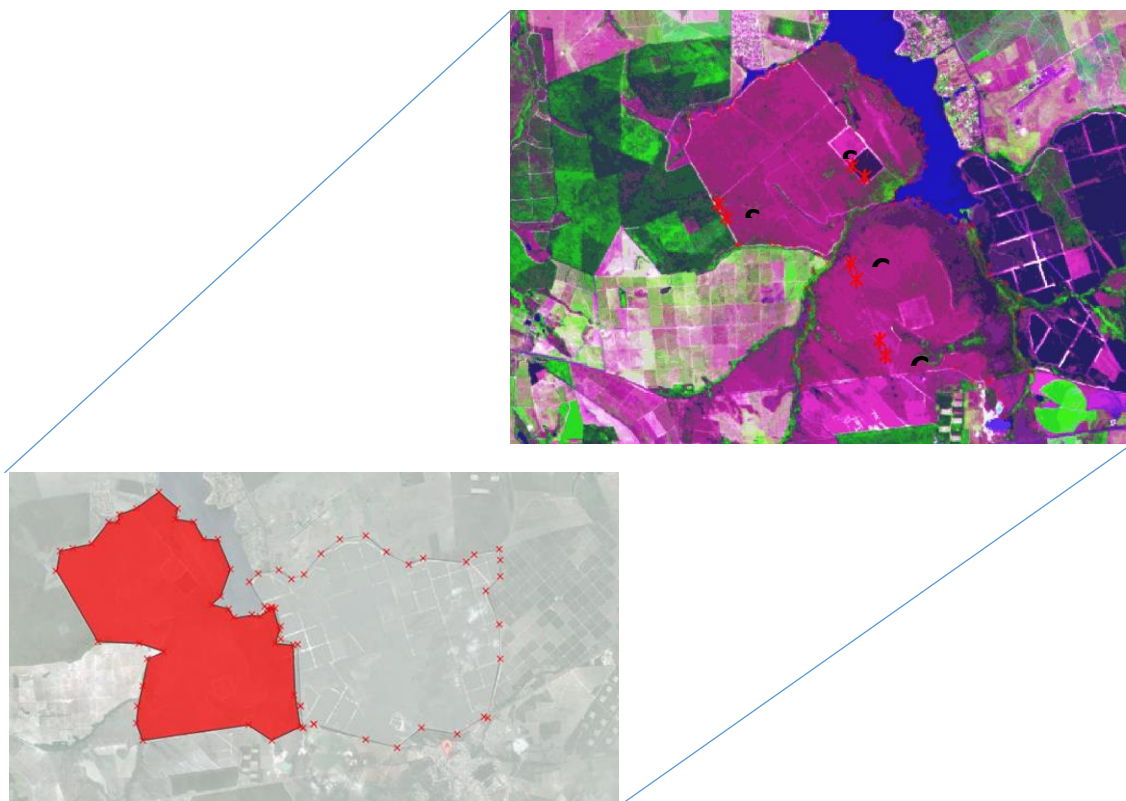


Fig. 3. Localização das áreas de estudo na Estação Ecológica de Itirapina (EEI), cujas formações campestres se referem aos conjuntos das áreas Campestre 1 (C1) e Campestre 2. (C2), e as formações savânicas são representadas pelos conjuntos das áreas Savânica 1 (S1) e Savânica 2 (S2).

São designadas e selecionadas como: (1) **comunidade campestre**: áreas compostas predominantemente por arbustos e herbáceas. Dentro desta classificação, foram consideradas como formações campestres as áreas com predominância de campo limpo ou campo sujo ou campo úmido, composta predominantemente por plantas herbáceas, gramíneas e pequenos arbustos; (2) **comunidades savânicas**: áreas com estrato arbustivo-arbóreo predominante. As Formações savânicas englobaram predominantemente fisionomias de campo cerrado ou cerrado *sensu stricto*, sendo

composta predominantemente por arbustos e árvores.

1.3. Definição das unidades amostrais

Utilizamos o método de amostragem espacialmente explícito, adaptado do método de multi-escalas de Jurasinski e Beierkuhnlein (2006) (Figura 4). Para isso foram estabelecidos em cada formação campestre e savânica, dois grids de parcelas hexagonais em um desenho espacialmente aninhado (Figura 4). Os conjuntos de hexágonos foram marcados paralelamente a transição artificial (aceiro principal) apresentando 5 níveis de escalas espaciais cada, distantes 30 m entre si (Figura 4). A maior escala de amostragem dos hexágonos foi de 300m, tendo assim o maior hexágono 150m de lado. Gradativamente variando a escala, os hexágonos concêntricos distaram entre si 180, 150, 120, 90, 60, 30 e 0 m nas diferentes direções (Figura 4). A cada 30 m, portanto, estabelecemos parcelas hexagonais de 4,3 m de lado (unidades amostrais) com área total de 48 m² cada.

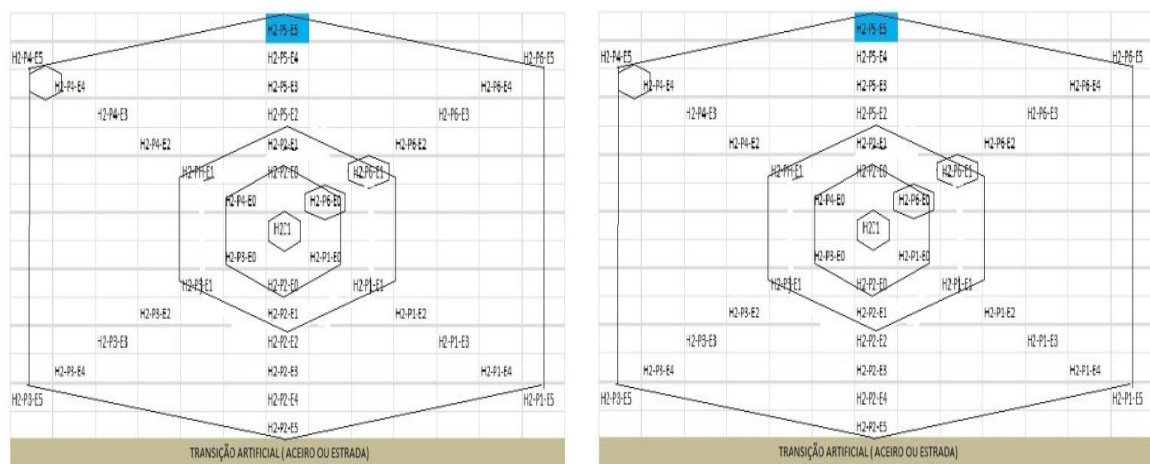


Fig. 4. Esquema de conjuntos hexagonais de plots aninhados: métodos de multi-escalas adaptada do método desenvolvido por Jurasinski e Beierkuhnlein (2006). As unidades amostrais constituem os hexágonos de 4,3 m de lado, estabelecidas nos vértices dos hexágonos de cada escala, e sempre dispostos a uma distância de 30 m entre si. E com área igual a 48m².

A distância entre as parcelas em relação ao aceiro principal foi calculada de acordo com as relações trigonométricas dos hexágonos para as diferentes escalas, sendo estabelecidas distâncias de 0, 30, 60, 75, 90, 105, 120, 135, 150, 165, 180, 195, 210, 225, 270 e 300 m.

Capítulo 1

O conceito de *continuum* aplicado ao cerrado *sensu lato*

INTRODUÇÃO

As teorias ecológicas na definição do conceito de cerrado de Coutinho

Na história da ecologia, é reconhecido que o conceito individualista de Gleason foi o estímulo primário para o desenvolvimento das ideias de *continuum* e gradiente, aplicado a comunidades vegetais por volta de 1950, por Curtis, Wittaker e seus aluno (McIntosh 1995). Em 1980, o conceito de Gleason e as abordagens propostas foram introduzidos em livros didáticos, apesar de não aplicados imediatamente pela ecologia animal (McIntosh 1995). Muitos reconheceram o conceito individualista e os problemas que ele impôs à busca de habitats uniformes e comunidades (McIntosh 1995). Esse é um ponto importante, pois demonstra a dificuldade dos ecólogos em lidar com a nova ideia na prática, acostumados a estudar ambientes homogêneos, usando métodos tradicionais como parcelas, transectos, réplicas, etc., sendo preciso aceitar a ideia de criar novos métodos de coleta de dados e análises.

Apesar da teoria de Gleason ter sido formulada entre os anos de 1927 e 1939, apenas entre 1950 e 1980, houve um reconhecimento oficial por parte dos ecólogos como Richardson (1980) que notou: “Na América o conceito individualista está em ascensão por pelo menos 30 anos e agora há um reconhecimento generalizado de que Clements pressionou sua analogia organísmica longe demais”. Entretanto, em estudos subsequentes do final dos anos 70 e 80, a teoria organicista na prática se sobrepunha a teoria de Gleason, ainda que ecólogos por todo mundo encontrassem, insatisfeitos, resultados que corroboravam com sua teoria e refutavam a teoria organicista. McIntosh (1995, 1993) considera a “necessidade essencial” dos ecólogos em classificar e a praticidade em mapear unidades discretas como um dos motivos da sobrevivência da teoria organicista, ainda que estudos biogeográficos já estivessem em desenvolvimento

atentos às relações ecológicas e ambientais. Porém ainda que refutada, a teoria organicista de Clements e diversas ideias derivadas dela resistiram e talvez resistam no subconsciente de muitos ecólogos contemporâneos. De certa forma, a teoria clementsiana figurativamente ocupa as entrelinhas dos estudos ecológicos quando na prática está onipresente com o uso de seus conceitos e terminologia expressos nas ideias de: comunidades-tipo, áreas de ecótonos como transição entre comunidades-tipo e ainda o conceito de bioma. Este último, muitos conflitos ainda causa entre ecólogos, ecologistas, conservacionistas, estudantes e técnicos de diversas áreas e, sobretudo quando é usado para definir ações políticas ou de tutela ambiental entre tomadores de decisão. Enfim, Clements em muito contribuiu com a Torre de Babel, confundindo a língua dos ecólogos.

Apesar de McInthosh (1993, 1995) apontar diversos estudos pelo mundo que discutem as teorias ecológicas organicista e individualista/gradientes, não há nenhuma referência a estudos de comunidades no Brasil, apesar da megadiversidade de espécies e ecossistemas. Além disso, nesse período de discussão das teorias ecológicas, importantes brasileiros geógrafos e biogeógrafos como Aziz Ab'Saber e Rizzini e ecólogos como Leopoldo Coutinho, desenvolviam na década de 50 a 80 seus trabalhos mais importantes. Portanto, para abordar as teorias ecológicas, não nos falta diversidade e heterogeneidade espacial, bem como estudos de ecologia de comunidades de profissionais importantes daquela época.

Dentro desse contexto, o Cerrado parece um modelo de comunidade a ser abordada e as definições de Leopoldo Coutinho (1978 e 2006) um bom ponto de partida para análise de teorias ecológicas no Brasil. Em “O conceito de Cerrado”, Coutinho (1978) discute a “falta de uniformidade ou continuidade no emprego dos termos que definem o Cerrado brasileiro, ora seu conceito sendo usado com sentido *stricto* por

alguns autores, ora no sentido *lato* por outros”, reconhecendo essa como a causa da “dificuldade quando se procura comparar dados ou observações na literatura”, julgando ser esse o motivo da “confusa terminologia e conceituação”. E, portanto, foi esse o motivo que o levou a conceituar o cerrado no seu estudo. A partir disso, Coutinho (1978) discute a principal linha de conceituação do cerrado, expondo no final o seu conceito próprio do cerrado como um “complexo de formações oreádicas que pode ser definido como o gradiente campo-ecótono-floresta”. Assim, a própria necessidade de Coutinho (1978) olhar para conceituação do cerrado, porém usando termos tanto da teoria do continuum (fisionomia e a ideia de gradiente), bem como da teoria Clementisiana (ecótono) deixa uma dúvida sobre a posição do autor em relação as teorias ecológicas. Outra questão curiosa, é que apesar de muitos ecólogos se referirem à definição do conceito de Cerrado por Coutinho (1978) como uma teoria de gradiente ou *continuum*, em momento algum o autor cita a teoria do *continuum* ou referências de Gleason e demais referências relacionadas a essa teoria. O mesmo ocorre em Coutinho (2002), quando em o autor define “O bioma do Cerrado”. Além disso, em “O conceito de Bioma”, Coutinho (2006), usa diversas referências da teoria organicista citando termos e conceitos de Weaver e Clements (1938) e de Clements (1949), porém, em nenhum momento faz qualquer referência a teoria individualista, ao *continuum* ou gradiente e, tampouco cita Gleason.

Chamando a atenção para a grande diversidade do cerrado, Coutinho (1978) distingue na literatura uma linha básica de conceituação fisionômica e outra de conceituação florística seguida pelos autores. Porém, diante das 4 classificações de Muller Dombois e Elleberg (1974) e das 19 a 16 classificações de Eiten (1968), considera impossível definir ou descrever o cerrado por uma única classe fisionômica (savana), o que seria pouco satisfatório, pois uma ou outra forma não se enquadraria

nessa definição (Coutinho 1978). Referindo-se ao fato de uma flora comum entre o cerrado sensu stricto e cerradão, Coutinho (1978) julga que uma classificação geral de Eiten (1963) seguida pelos fitogeógrafos brasileiros, é tão radical como a classificação fisionômica, pois classificá-lo como um tipo florístico ordenado ao lado de floresta tropical ou equatorial, implicaria também a classificação dessas florestas como tipo florísticos únicos. Ainda, com relação à conceituação florística de Rizzini e Heringer (1966) em duas floras distintas, sendo uma herbáceo-subarbustiva e outra arbustivo-arbórea, Coutinho (1978) diz que não consegue ver como duas floras poderiam representar um mesmo tipo florístico. Nesse caso, considera que a diversidade de formas corresponde também a diversidade florística. Logo, olhando para o cerrado como um complexo de formações oreádicas, Coutinho (1978) faz referência a definição das províncias fitogeográficas de Martius (1824) como espaços de “endemismos de gêneros e espécies que refletem a diversidade de condições ambientais que criaram isolamentos geográficos e/ou ecológicos, possibilitando o surgimento de táxons distintos ao longo da evolução”. Assim, deixa evidente que não concorda com o conceito de formação complexa definido por Romariz (1972). Porém, aparentemente, se alinha a teoria individualista, do *continuum* e invasibilidade, enquanto unidade heterogênea, aberta, em que a ocorrência do endemismo pode estar ligada em nível local a interações interespecíficas, dispersão e isolamento ecológico. Por outro lado, distinguindo formas intermediárias “ecotonais” (savâneas) onde há coexistência tanto de formas campestres como florestais, Coutinho (1978), discrimina essas áreas como de condições de tensão ecológica entre as duas floras competindo entre si. Dessa forma, dependendo das características de fatores ambientais de cada ecossistema, quanto à geomorfologia, topografia, qualidades químicas e físicas do solo, frequência de queimada, pastoreio etc, poderia haver maior ou menos desenvolvimento de indivíduos

de uma das floras, representando, portanto, grande diversidade de formas de cerrado (Coutinho 1978). Entretanto, formas ecotonais deveriam apresentar entre si áreas entre descontinuidades abruptas, se distanciando da ideia de *continuum*.

Assim, apesar de omitir ou negar de certa forma a teoria do *continuum* em sua definição de Cerrado, Coutinho (1978, 2002) não deixa evidente os porquês disso ou tampouco se a ideia de continuum é óbvia em sua descrição, sem necessidade de explicitar ou ainda se adota outra teoria ecológica. Nesse sentido, nosso objetivo será avaliar a validade do conceito de *continuum* para um *spectro* “campo-savana” do conceito de complexo de formações oreádicas campo-ecótono-floresta, de Coutinho (1978), a partir de um modelo em multi-escalas.

Para isso pretendemos responder as seguintes perguntas:

Formações campestres e savânicas compartilham uma mesma composição florística?

Como varia a diversidade γ , β , α considerando formações campestres e savânicas?

É possível ordenar a composição das áreas como comunidades-tipo ou *continuum* ?

Existe diferença na similaridade entre formações campestres e savânicas, sendo possível classificar comunidades-tipo entre essas formações?

É possível detectar transições naturais abruptas de acordo com o conceito de ecótono, como áreas de alta diversidade e compartilhamento de espécies?

Como é o padrão espacial da riqueza de espécies nas formações campestres e savânicas?

MÉTODOS

2.1 Amostragem

Tradicionalmente as descrições de comunidades ou estudos de “comunidades-tipo” partiram de áreas selecionadas subjetivamente com base em tipos de áreas supostamente homogêneas, uniformes, de acordo com os preceitos de uma ou outra escola ecológica (McIntosh, 1993). Entretanto, é recomendada uma seleção objetiva de áreas de amostragem pelo menos da vegetação amplamente definida incluindo uma gama de variações da comunidade de estudo. Gimmingham (1961) evidenciou que um requisito para o tratamento da vegetação, em termos de *continuum*, é a análise de todas as comunidades que caem dentro de um quadro de referência de uma região ou, pelo menos, uma amostragem imparcial de “todas” as comunidades conhecidas. Assim, este estudo foi realizado da partir da definição inicial de comunidades campestres e savânicas, desconsiderando as divisões em fisionomias, de forma a considerar heterogeneidade espacial na área de estudo.

Dentro da Estação Ecológica de Itirapina (EEI), cuja descrição é apresentada na introdução geral da tese, demarquei duas áreas de cada um dos dois tipos mais gerais do *spectro* campo-savana do gradiente de Coutinho (1978), a fim de identificar as variações da composição de espécies entre as formações de cerrado que designarei como: (1) comunidades campestres, compostas predominantemente por arbustos e herbáceas e (2) comunidades savânicas, apresentando indivíduos arbustivos e arbóreos, principalmente. Dentro desta classificação, foram consideradas como formações campestres as áreas com campo limpo, campo sujo e campo úmido, que são dominadas por espécies herbáceas, gramíneas e pequenos arbustos. As formações savânicas englobaram fisionomias de campo cerrado e cerrado *sensu stricto*, sendo compostas predominantemente por arbustos e árvores.

A demarcação das parcelas seguiu o método de amostragem espacialmente explícito, adaptado do método de multi-escalas de Jurasinski e Beierkuhnlein (2006, Figura1). Assim, foi estabelecido um *grid* sistemático de parcelas hexagonais em um desenho espacialmente aninhado para análise de continuidade em diferentes direções nas comunidades campestres e savânicas (Figura1). Em cada área foram demarcados 2 conjuntos de hexágonos paralelos a transição artificial (aceiro principal). Cada conjunto de hexágonos é composto por 5 níveis de escalas espaciais, de forma que as unidades amostrais são hexágonos distantes 30 m entre si nas diferentes direções (Figura 1). Gradativamente variando a escala a partir da unidade central, os hexágonos concêntricos distaram entre si 30, 60, 90, 120, 150 e 180 metros em diferentes direções (Figura 1). Em cada vértice dos hexágonos estabeleci unidades hexagonais de 4,3 m de lado, portanto cada uma dessas parcelas apresentou área de 48m², de acordo com a área do hexágono:

$$A = \frac{3 \cdot a^2 \sqrt{3}}{2}$$

sendo a= lado do hexágono.

Assim, foram amostradas 62 parcelas em cada formação, campestre e savânica, totalizando 248 unidades amostrais, representando 1,2 ha de área amostradas na EEI. Considerando que o hexágono da maior escala tem 150 m de lado, cada conjunto de hexágonos cobriu uma extensão de 5,84 ha. Portanto, em cada formação os dois conjuntos cobriram o equivalente 11,7 ha, de forma que todos cobriram uma extensão total de 46,77 ha de formações campestres e savânicas da EEI.

Todos os indivíduos presentes nas parcelas com diâmetro na altura do solo (DAS) maior que 1 cm foram marcados, medidos e identificados para a determinação da estrutura, composição, similaridade e diversidade das comunidades.

2.2. Análise dos dados

2.2.1. Análise de composição, ordenação e diversidade

Para responder a primeira pergunta de como a composição de espécies, considerando riqueza e abundância, varia entre formações semelhantes apliquei o teste pareado *t-student*. Para comparar a abundância e riqueza entre as diferentes formações usei teste não-paramétrico Kruskal-Wallis. Além disso, foram criados gráficos mostrando a variação espacial da riqueza de espécies nas parcelas vizinhas, nas diferentes comunidades. Utilizei, também, o método de ordenação à partir da composição de espécies nas comunidades campestres e savânicas, utilizando a análise de agrupamento UPGMA com base na medida de similaridade de Bray-Curtis.

Para descrever a variação espacial da vegetação é possível usar a composição e diversidade como variáveis para medir suas continuidades e/ou discontinuidades, por meio de análises de similaridade ou dissimilaridades, respectivamente (Magurran & McGill, 2011). A variação espacial na composição de espécies é um dos traços mais fundamentais da natureza e pode ajudar na caracterização de discontinuidades geradas por gradientes ambientais ou funções espaciais básicas (Magurran & McGill, 2011). Naturalmente, a variação das características populacionais e da composição de espécies refletem nas medidas de diversidades. Dentre uma miríade de medidas de diversidade, muitas derivam de medidas de similaridade da composição e abundância de espécies no espaço geográfico, quantificando a variação da diversidade local de comunidades (α -diversidade), entre comunidades (β -diversidade) e da diversidade regional (γ -diversidade), (Magurran & McGill, 2011). Para avaliar a diversidade em diferentes escalas, calculei o índice de diversidade de Shannon para cada parcela (α -diversidade), a diversidade regional das áreas (γ -diversidade) considerando o índice de diversidade de Shannon (H') e equitabilidade (J), de acordo com Magurran (2004). Também comparei a

diversidade local das comunidades (α - diversidade) usando teste t de diversidade (*Diversity t-test*). Para comparar a variação da diversidade entre as comunidades campestres e savânicas (β -diversidade), agrupei os índices de diversidade das comunidades semelhantes e testei a diferença entre elas usando *Diversity t test*.

Todas as análises foram realizadas usando o programa estatístico Past. As análises não paramétricas foram realizadas utilizando o programa BioStat 5.0. Os gráficos de riqueza foram construídos a partir de funções do pacote simba (Juraski 2011) do Programa R (R Development Core Team).

2.2.2. Análise de medidas de similaridade de parcelas-múltiplas

Na comparação de conjuntos ou classes de objetos estão implícitas as noções de correlação e similaridade (McIntosh 1993). É inerente ao ponto de vista tradicional de comunidades-tipo que certas propriedades andam juntas e uma aparência restrita indica uma classe de objetos similares (McIntosh 1993). Segundo McIntosh (1993), as abordagens básicas para o estudo da vegetação são direcionadas para as ideias de similaridade e, os estudos recentes cujo conceito de *continuum* é uma questão testada as abordagens metodológicas podem ser de dois tipos básicos: (1) a análise de correlação ou associação de espécies para determinar a que ponto eles são agregados em grupos distintos de outros grupos; (2) a comparação de comunidades para avaliar o grau de similaridade entre elas. Estas comparações podem ser geralmente reconhecidas como um dos dois tipos: (2a) as comunidades podem ser comparadas pela análise direta dos dados florísticos disponíveis para avaliar o grau de semelhança ou relação entre duas ou mais comunidades. Neste caso, a composição de espécies é considerada como a base destas comparações; (2b) as comunidades podem ser comparadas em relação às informações derivadas de outras fontes, normalmente atributos do meio físico.

Nesse estudo utilizei a análise de similaridade com base nos dados florísticos (2a), porém avaliando a variação da similaridade em multi-escalas, a partir da unidade central. Assim, realizei a análise de medidas de similaridade de parcelas-múltiplas a partir do novo coeficiente de singularidade simétrica (*mos.f*) proposto por Jurasinski et al. (2012) por ser mais adequado para detecção de hotspots de dissimilaridade local e regional. Nessa análise o valor de *mos.f* é dado pela similaridade entre uma parcela focal e sua vizinhança nos diferentes conjuntos de hexágonos. A parcela focal é aquela que é colocada em foco quando o índice é calculado (Jurasinski et al. 2012). De acordo com Jurasinski et al. (2012), é desejável que o coeficiente de singularidade: 1) compare similaridade de uma parcela focal com diversas parcelas circundantes, levando em consideração também a identidade de todas as espécies dentro de todo conjunto de dados; 2) seja produzido apenas um único valor, atribuído diretamente a parcela-focal investigada e 3) por uma questão de padronização e facilidade na interpretação, seu valor varia entre 0 (nenhuma semelhança com parcelas vizinhos) e 1 (semelhança completa em relação as parcelas vizinhas).

Dessa forma, o coeficiente de medida de singularidade proposto, compara a identidade das espécies de todas as parcelas quando se calcula o índice. A vizinhança, por sua vez, tem seu tamanho aumentado à medida que inclui todas as parcelas do banco de dados (Jurasinski et al. 2012). Para todas as espécies que ocorrem na parcela-focal (S_o) a frequência proporcional de ocorrência na vizinhança é somada. Também é somada a frequência proporcional de não-ocorrência na vizinhança das espécies da parcela focal (S_a). Além disso, considera a probabilidade da espécie encontrada na parcela-focal ser encontrada em qualquer parte de todo conjunto de dados (Jurasinski et al. 2012). Para esse trabalho, as parcelas-focais foram consideradas, separadamente, como as unidades centrais de cada conjunto de hexágonos. Também foram realizados

testes de permutação para avaliar se as medidas de singularidade entre parcela focal-parcela vizinha desviam significativamente de expectativas aleatórias (Jurasinski et al. 2012). Nesse processo, após o cálculo das medidas de similaridade e singularidade, foram feitas 1000 permutações na matriz de espécies, conservando a frequência das espécies, mas alocando as ocorrências aleatoriamente entre as parcelas, para obtenção de valores de diferença de significância estatística (p) (Jurasinski et al. 2012).

A diversidade-beta, considerada como a variação na composição de espécies entre locais diferentes, é um conceito chave para a compreensão do funcionamento dos ecossistemas, para a conservação da biodiversidade e para a gestão dos ecossistemas. Um dos motivos relacionados a sua importância está em permitir o reconhecimento da heterogeneidade e indicar a proteção de áreas onde há "maior variedade de formas, ou espécies", representando um conjunto de condições e informações biológicas e/ou genéticas (Jurasinski et al. 2012). Para Legendre et al. (2005), a origem da diversidade beta pode ser testada dividindo a variação espacial de dados de composição da comunidade (dados presença-ausência ou abundância) em relação às variáveis ambientais ou às funções espaciais básicas. Assim, utilizei a soma dos quadrados para testar a variação espacial de dados de composição da comunidade em relação às funções espaciais básicas, no caso a vizinhança. Para isso, comparei a variação da β -diversidade nos hexágonos e na área total, com medidas de singularidade de parcelas múltiplas, avaliando se essa relação se aplica a uma condição de *continuum*. Segundo esses autores, a variância de uma tabela de composição da comunidade é uma medida de diversidade beta. O procedimento estatístico de particionamento canônico foi indicado por Legendre et al. (2005), para particionar a variação espacial de dados de composição de comunidade entre os componentes espaciais, usando o algoritmo SOS. Para isso, a análise da diversidade beta e medidas de singularidade de parcelas múltiplas foram

realizadas com base na matriz de composição de espécies.

Todas as análises de similaridade de parcelas múltiplas foram realizadas a partir de funções do pacote *simba* (Jurasinski 2011) do Programa R (R Development Core Team).

2.2.3. *Transições naturais*

Buscando formas simples para detectar transições naturais, considerei as premissas encontradas na literatura definindo ecótonos como áreas dinâmicas de alta diversidade e compartilhamento de espécies (Holland et al. 1991; Fortin 2000; Camarero 2006; Senft 2009). Nesse sentido, transições naturais foram definidas em nível das parcelas, na escala mais fina, com base nos valores de diversidade (cujo valor deveria ser maior que o valor médio de diversidade da área) e na ocorrência de compartilhamento de espécies (cuja unidade amostral deveria apresentar espécies das duas parcelas adjacentes, ou seja, nos níveis diretamente superiores e inferiores do aninhamento). Para análise do compartilhamento de espécies, *Miconia albicans* foi desconsiderada da análise por ocorrer em todas as parcelas. Após a diferenciação das parcelas referentes à transição natural, avaliei a similaridade de espécies a partir da análise de agrupamento UPGMA e medida de similaridade de Bray-Curtis.

2.2.4. *Distribuição espacial da diversidade – análise geoestatística*

Analisei os dados pontuais no software SPRING 5.2. As informações foram estruturadas sendo x= coordenada X (UTM SAD69 fuso 23S), y=coordenada y (UTM SAD69 fuso 23S) e, z= índice de Shannon. Utilizei a krigeagem (modelo estatístico de efeito local), uma vez que os estimadores desta técnica têm propriedade que visam minimizar os erros inferenciais, por não serem tendenciosos (Camargo et al, 2004). Para

as quatro áreas (C1, C2, S1 e S2) calculei o semivariograma de superfície, que considera o comportamento anisotrópico dos dados espaciais (distribuição espacial dos elementos ocorre mais intensamente em uma direção). Com base no semivariograma de superfície, detectei os eixos de maior e menor variabilidade espacial, o que permitiu a modelagem da anisotropia em cada área. Para cada eixo, calculei o semivariograma experimental direcional (modelos relativos às direções de mínima e máxima continuidade espacial) e após ajustados, foram combinados em um único modelo para todas as direções (modelagem da anisotropia combinada) (Camargo et al, 2004). Após a modelagem e validação do modelo, estimei a distribuição espacial do índice de diversidade de Shannon por meio da krigeagem ordinária.

RESULTADOS

3.1. Heterogeneidade das comunidades campestres e savânicas

No total foram amostrados 7.411 indivíduos, de 35 famílias, 63 gêneros e 100 espécies nas áreas de estudo (Tabela 1). Nas formações campestres o número total de indivíduos amostrados foi de 2.019 e nas formações savânicas o número total de indivíduos amostrados foi de 5.392 (Tabela 1).

Tabela 1. Distribuição do número de indivíduos, famílias, riqueza, índice de diversidade de Shannon (H) e equitabilidade (J) em comunidades campestres e savânicas, Estação Ecológica de Itirapina, SP, Brasil. AC= área coletada (ha); EA= extensão amostrada; N° ind= número de indivíduos; R/G=proporção de espécie por gênero.

Formação	N° Plots	AC/EA (ha)	N° ind	N° Família	N° Gênero	Riqueza	R/G	H	J
Campestre 1	62	0,3 / 11,7	600	17	22	51	2.31	2.39	0.71
Campestre 2	62	0,3 / 11,7	1419	23	38	53	1.39	2.68	0.68
Savânica 1	62	0,3 / 11,7	2534	28	48	63	1.31	3.11	0.75
Savânica 2	62	0,3 / 11,7	2858	29	49	70	1.42	3.10	0.72
Total	248	1.2/46.76	7.411	35	63	100	1.58	3.34	0.29

Os resultados encontrados indicam maior heterogeneidade na abundância das comunidades campestres 1 e 2 (Teste *t-student*, $t = -4.25$, $p < 0.0001$), sendo as comunidades savânicas mais homogêneas entre si (Teste *t-student*, $t = -1.18$, $p = 0.24$). Encontrei grande heterogeneidade no número de indivíduos entre as áreas das comunidades campestres e savânicas (Kruskal-Wallis, $H = 121.2$, $P < 0.0001$).

As famílias mais representativas encontradas em ambas as áreas da comunidade campestre foram respectivamente: Asteraceae (29% e 26%), Melastomataceae (18% e 26%), Bignoniaceae (12% e 22%) e Malpighiaceae (18% e 13%). Entretanto, as famílias Annonaceae (18%), Arecaceae (18%) foram também representativas na área campestre 1, enquanto as famílias Myrtaceae (22%) e Apocynaceae (13%) também foram representativas na área campestre 2 (ANEXO 1). Nas comunidades savânicas, as famílias mais representativas em ambas as áreas foram respectivamente: Bignoniaceae (25% e 21%), Asteraceae (25% e 17%) e Myrtaceae (18 e 24%) (ANEXO 1). Na área savânica 1, as famílias mais representativas também foram Melastomataceae (29%), Annonaceae (18%), Leguminosae e Vochysiaceae (11%). Na área savânica 2, Vochysiaceae (21%) foi uma das famílias mais representativas, seguida por Annonaceae (17%) (ANEXO 1).

Syagrus microphylla Burret. (Arecaceae) foi a espécie mais abundante tanto nas áreas campestres 1 e 2 (123 indivíduos/ha e 437 indivíduos/ha) com nas áreas savânicas (302 indivíduos/ha e 552 indivíduos/ha) (ANEXO 1). Nas comunidades campestres, *Gochnatia polymorpha* (Less.) Cabrera (Asteraceae) foi mais abundante na área campestre 1 (171 indivíduos/ha), seguida por *Miconia albicans* Steud. (Melastomataceae) (71 indivíduos/ha) e *Gochnatia barrosii* Cabrera (Asteraceae) (52 indivíduos/ha). *Byrsonima coccolobifolia* Kunth. (59 indivíduos/ha) foi mais abundante

na área campestre 2 (ANEXO 1). Nas comunidades savânicas, *Myrsine guianensis* (Aubl.) Kuntze (Primulaceae) também foi abundante em ambas as áreas (158 indivíduos/ha na áreas savânica 1 e 174.7 indivíduos/ha na 2). *Attalea geraensis* Barb.Rodr. (Arecaceae) foi a espécie mais abundante na área savânica 1 (350.3 indivíduos/há) (ANEXO 1). *Handroanthus ochraceus* (Cham.) Mattos (Bignoniaceae), ipê-amarelo do cerrado, foi abundante na área 2 (306.6 indivíduos/ha) (ANEXO 1). *Miconia albicans* Steud. (Melastomataceae) ocorreu em 100% das unidades amostrais, tanto nas comunidades campestres como savânicas (ANEXO 1).

A riqueza de espécies por fisionomia também seguiu a mesma tendência da abundância, havendo heterogeneidade entre comunidades campestres (teste t, $t = 7.80$, $p < 0.0001$) (Figura 1a) enquanto as comunidades savânicas foram homogêneas (teste t, $t = 0.15$, $p = 0.87$) (Figura 1b). De forma geral, a área apresentou alta γ diversidade, porém baixa equitabilidade. A área campestre 1, apresentou o menor valor para o índice de α -diversidade, porém a área campestre 2 apresentou o menor índice de equitabilidade (Tabela 1). A área savânica 1 apresentou o maior valor do índice de α -diversidade e equitabilidade, havendo pouca diferença em relação a área savânica 2 (Tabela 1). Assim, a diversidade das comunidades campestres 1 e 2 foi diferente (*Diversity t teste*, $t = -3.58$, $p < 0.0001$), enquanto a diversidade das comunidades savânicas foi semelhante (*Diversity t-test*, $t = 0.65$, $p = 0.51$). A diversidade das áreas campestres e savânicas também é significativamente diferente (*Diversity t test*, $t = -6.61$, $p < 0.0001$).

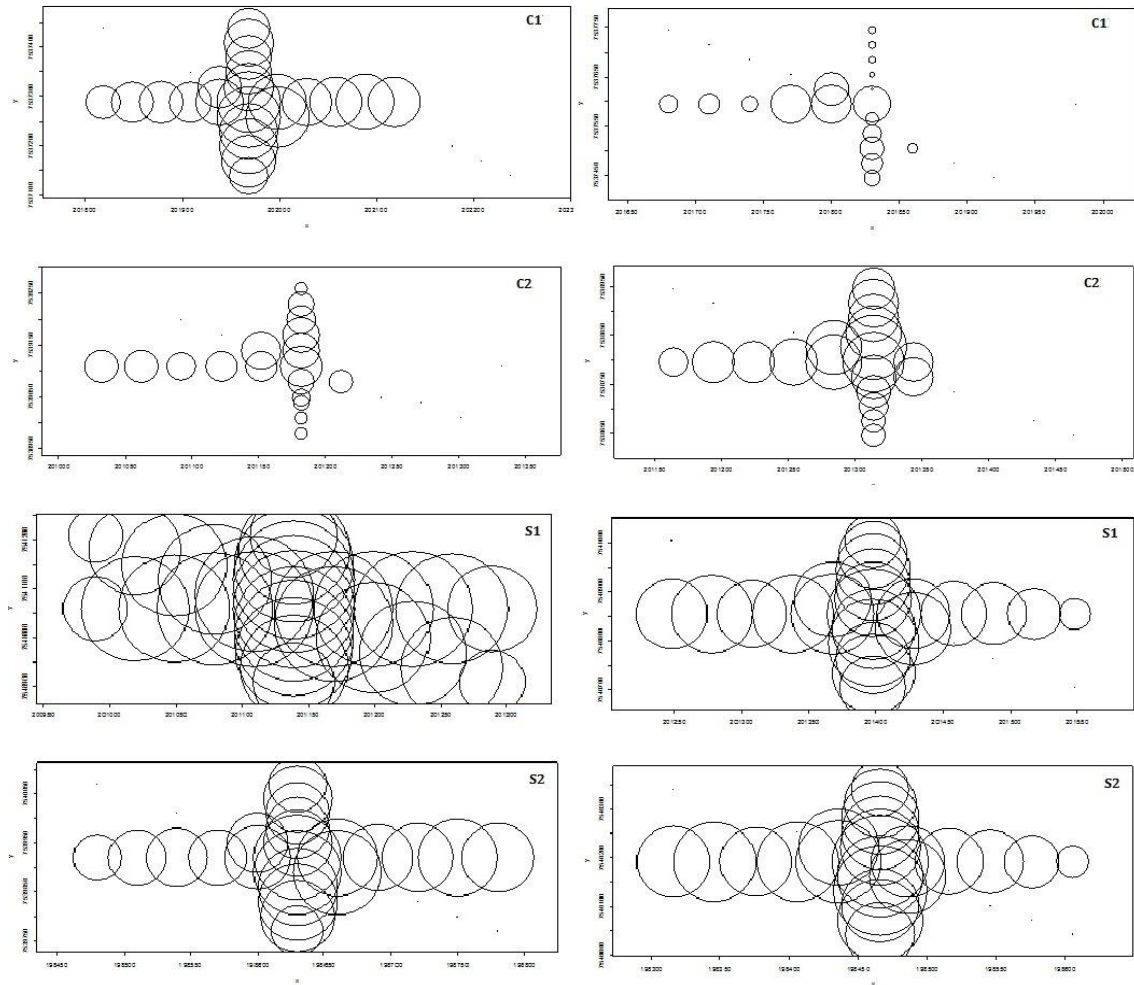


Figura 1. Padrão de distribuição da riqueza em relação aos parcelas vizinhos mais próximos os conjuntos hexagonais das formações campestres 1 e 2 (C1, C2, respectivamente) e das formações savânicas 1 e 2 (S1, S2, respectivamente) da Estação Ecológica de Itirapina, SP.

A análise de agrupamento UPGMA (ordenação) mostrou a separação de dois grupos com baixo índice de similaridade (Bray-Curtis similarity index <0.12 , Figura 2). O grupo menor apresentou 85 parcelas do total de 248, sendo composto predominantemente por unidades da formação campestre e, o segundo grupo incluiu 163 parcelas sendo composto predominantemente por unidades da formação savânicas (Figura 2). Com relação à proporção de parcelas das formações em cada grupo cada grupo: 65,3% das parcelas de formações campestres (C1+C2) compõem o grupo menor e 34,7% delas compõem o grupo maior (Figura 2). Contrariamente, 96,8% das parcelas

das formações savânicas (S1+S2) estão localizadas no grupo maior e apenas 3.2% estão incluídas no grupo maior (Figura 2).

Com relação à composição dos grupos, a área campestre 1 (C1) contribuiu com 75% da composição do grupo menor (agora denominado campestre) sendo seguida pela outra área campestre (C2) que contribuiu com 24,5% e pela savânica 1 (S1) que contribuiu com 0,5%. A área savânica 2 (S2) não contribuiu para a formação desse grupo. Para o grupo maior (denominado grupo savânico), a área savânica 2 (S2) contribuiu com 38% das unidades, seguida pela área savânica 1 (S1) que contribuiu com 36% das unidades nesse grupo e, ainda em menor proporção pelas áreas campestres 2 (C2) e 1 (C1) com respectivamente 25% e 1%.

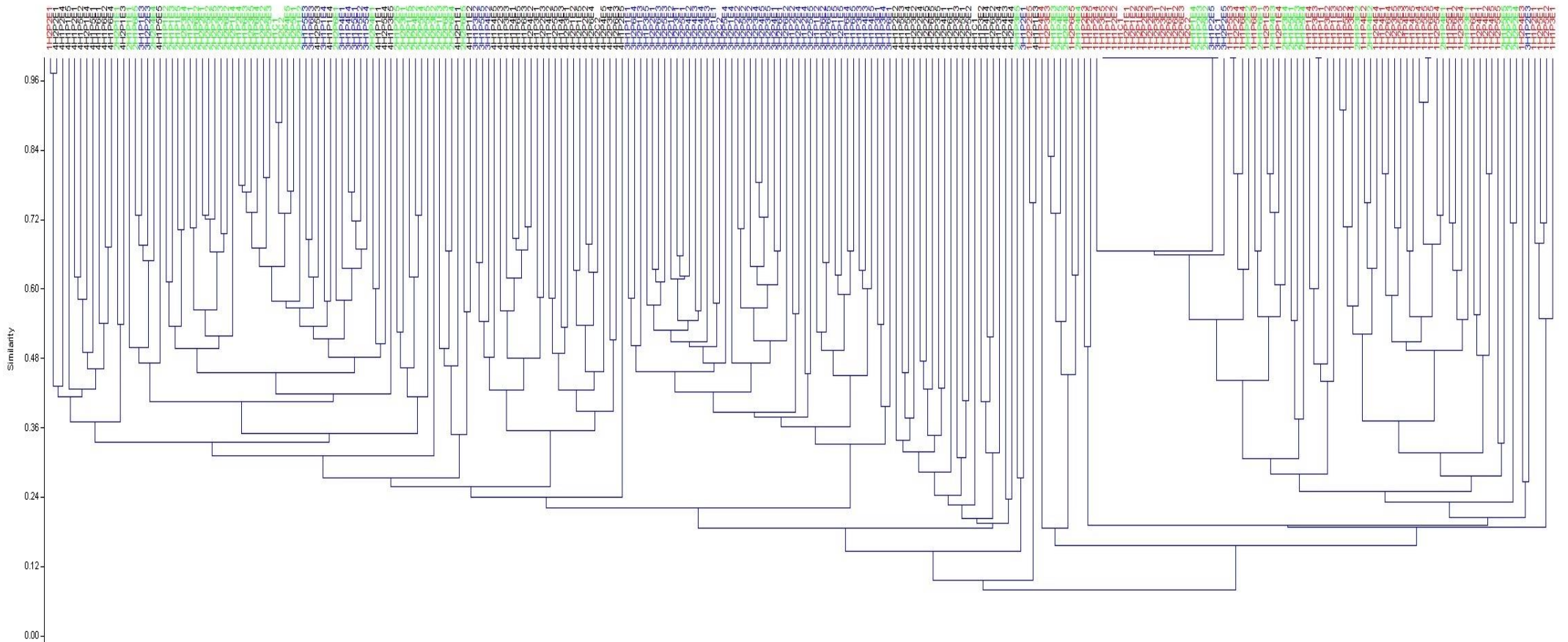


Figura 2. Agrupamentos (UPGMA) das unidades amostrais na Estação Ecológica de Itirapina, SP, com utilização do índice de similaridade de Bray-curtis, para 100 espécies e 248 unidades amostrais (vermelho- Campo1; verde- Campo 2; azul escuro - Savanico1; preto – Savânico 2).

3.2. Similaridade e β -diversidade de parcelas-múltiplas

Com base na similaridade da composição de espécies em multi-escalas, encontrei altos valores de medidas de singularidade de forma geral. Assim, foi grande a similaridade de parcelas vizinhas em relação a parcela focal, considerando todas as áreas amostradas nas diferentes formações (Tabela 2).

Tabela 2. Distribuição do índice de similaridade $mos.s$ (= $mos.f$), obtido após 30 permutações, para toda área de estudo em relação aos “parcelas focais” de cada conjunto de hexágonos das formações campestres e savânicas da Estação Ecológica de Itirapina, SP, Brasil. O limite mínimo e máximo de parcelas que compõem a vizinhança foi de 15 e 57, respectivamente. O número de espécies observado nas vizinhanças variou de 46 ± 16 ; $mos.f$ = índice de similaridade $mos.s$; p = valor p do teste de permutação; + = Sinal se similaridade observada > esperada

Área	Parcela focal	Mos.f	p
Campestre 1	C1H1	0.917833	0.004 (+)
Campestre 1	C1H2	0.917833	0.004 (+)
Campestre 2	C2H1	0.917801	0.004 (+)
Campestre 2	C2H2	0.912894	0.004 (+)
Savânica 1	S1H1	0.917833	0.004 (+)
Savânica 1	S1H2	0.861448	0.004 (+)
Savânica 2	S2H1	0.849261	0.004 (+)
Savânica 2	S2H2	0.900135	0.004 (+)

Da mesma forma, os valores de $mos.f$ foram altos considerando a similaridade entre cada parcela focal e sua vizinhança em diferentes escalas, em cada uma das duas áreas das formações campestres e savânicas (Tabela 3). A similaridade da parcela focal foi a mesma para todas as escalas de vizinhanças (a partir de 30 m até 150m de distância da parcela focal) com exceção de uma das áreas savânicas (S1H1), onde houve uma brusca redução de similaridade ($mos.f= 0,2122$) entre a parcela focal e a parcela localizada a 150 m de distância (Tabela 3).

Tabela 3. Distribuição do índice de similaridade (mos.f), obtido com 1000 permutações, considerando na análise a vizinhança em diferentes escalas (distâncias em relação ao parcela focal) em relação a composição florística das “parcelas focais” de cada conjunto de hexágonos nas formações campestres e savânicas da Estação Ecológica de Itirapina, SP, Brasil. mos.f = índice de similaridade; p= valor p do teste de permutação.

Área	Parcela focal	Escala (m)	Mos.f	p
Campestre 1	C1H1	30, 60, 90,120,150	0.917833	0.009
Campestre 1	C1H2	30, 60, 90,120,150	0.917833	0.009
Campestre 2	C2H1	30, 60, 90,120,150	0.917801	0.009
Campestre 2	C2H2	30, 60, 90,120,150	0.912894	0.009
Savânica 1	S1H1	30, 60, 90,120 150	0.917833 0.212243	0.009 0.009
Savânica 1	S1H2	30, 60,90,120,150	0.861448	0.009
Savânica 2	S2H1	30, 60,90,120,150	0.849261	0.009
Savânica 2	S2H2	30, 60,90,120,150	0.900135	0.009

A análise da β -diversidade, considerando os dados de composição da comunidade (abundância), usando o algoritmo *sos* com 1000 aleatorizações, indicou grande heterogeneidade considerando as formações campestres e savânicas (Tabela 4)

Tabela 4. Distribuição β -diversidade com partição canônica usando 1000 aleatorizações a partir do algoritmo *sos*, para toda área de estudo e para cada conjunto de hexágonos das formações campestres e savânicas da Estação Ecológica de Itirapina, SP, Brasil. *sos* = índice de β -diversidade; p= valor p do teste de permutação; C1= comunidade campestre 1; C2= campestre 2; S1= savânica 1; S2=Savânica 2; H1= conjunto de hexágonos 1 e H2= conjunto de hexágonos 2.

Área	β -diversidade (<i>sos</i>)	p
Áreal total (C1+C2+S1+S2)	4.43	0.03
C1H1	1.20	0.03
C1H2	35.83	0.03
C2H1	5.30	0.03
C2H2	4.44	0.03
S1H1	3.47	0.03
S1H2	2.82	0.03
S2H1	29.39	0.03
S2H2	3.10	0.004 (+)

3.2. *Transições Naturais*

Considerando que transições são áreas de descontinuidade, de maior diversidade em relação à diversidade média da área e com compartilhamento de espécies com unidades adjacentes (Fortin et al 2000; Camarero & Fortin 2006), consegui detectar “transições naturais” em todas as áreas (Tabela 5). De acordo com esse critério estabelecido, as comunidades campestres apresentaram menos descontinuidades desse tipo em relação às comunidades savânicas (Tabela 5). De acordo com análise de ordenação (agrupamento) entre as comunidades campestres e savânicas, encontrei que aquelas unidades identificadas como transições naturais, de acordo com o critério estabelecido, estão distribuídas de forma heterogênea e não formam um agrupamento próprio (Figura 3).

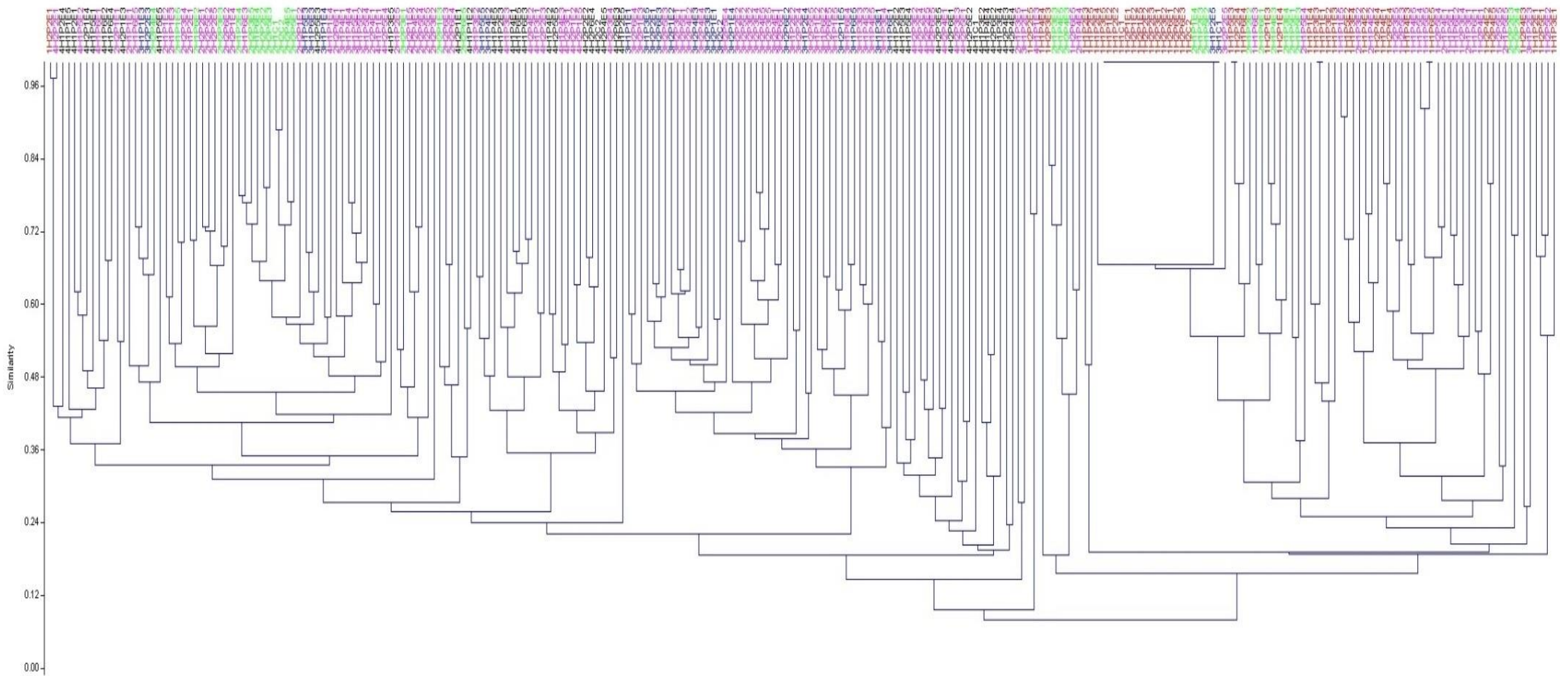


Figura 3. Agrupamentos (UPGMA) das unidades amostrais na Estação Ecológica de Itirapina, SP, com utilização do índice de similaridade de Bray-curtis, para 100 espécies e 248 unidades amostrais (vermelho- Campo1; verde- Campo2; azul escuro – Savânico 1; preto – Savânico 2, rosa- Transições Naturais estabelecidas com base nos valores de diversidade maiores que a média da área com compartilhamento de espécies nas parcelas adjacentes).

Tabela 5. Determinação de transições naturais com base na diversidade (H') da parcela maior que diversidade média (H' médio) da área e no compartilhamento de espécies com as unidades adjacentes. As parcelas que compartilham com 2 unidades adjacentes (ua) estão aptas a serem consideradas transições naturais. C1= comunidade campestre 1; C2= campestre 2; S1= savânica 1; S2=Savânica 2; H1= conjunto de hexágonos 1 e H2= conjunto de hexágonos 2.

Área	$H' > H'$ médio	Compartilha 2 ua	Compartilha 1 ua	Não compartilha	Nº de Transições naturais detectadas
C1H1	52%	28%	28%	44%	6 (19%)
C1H2	45%	23%	23%	60%	5 (16%)
C2H1	61%	60%	20%	20%	11 (35%)
C2H2	55%	100%	-	-	17 (54%)
S1H1	61%	96%	4%	-	15 (48%)
S1H2	68%	100%	-	-	16 (51%)
S2H1	61%	100%	-	-	17 (54%)
S2H2	48%	100%	-	-	12 (38%)

3.3. Distribuição espacial da diversidade – análise geoestatística

Os resultados da análise de distribuição espacial da diversidade, indicaram grande variação no padrão de distribuição tanto nas áreas campestres como nas savânicas (Figura 4). A diversidade apresentou padrão aleatório nas áreas campestre 1 e savânica 2 (Figura 4 a, d) e padrão agregado nas áreas campestre 2 e savânica 1 (Figura 4 b, c).

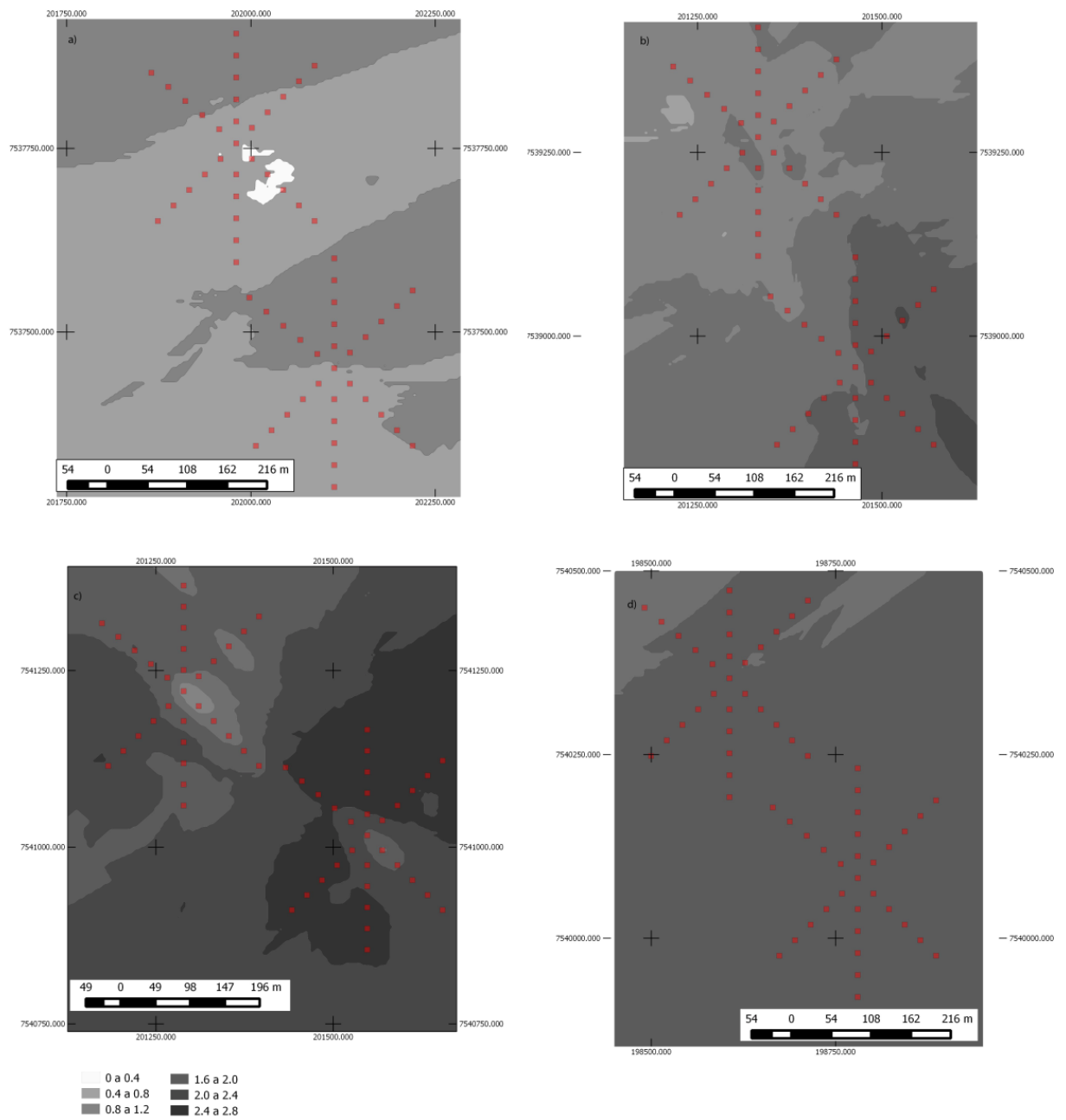


Figura 4: Distribuição espacial do índice de diversidade de Shannon nas unidades amostrais de formações campestres C1 e C2, respectivamente (a) e (b) e de formações savânicas S1e S2, respectivamente (c) e (d) da Estação Ecológica de Itirapina, SP. Brasil. Quanto mais escuro, maior o valor do índice diversidade.

DISCUSSÃO

4.1. Heterogeneidade das comunidades campestres e savânicas

Os resultados indicam que tanto do ponto de vista das características fisionômicas quanto florísticas, o cerrado se comporta na escala mais ampla como um *continuum*. Considerando a abundância, riqueza e diversidade a partir da formação “predominantemente” campestre até a formação “predominantemente” savânica, encontrei um número crescente de indivíduos, famílias, gêneros e espécies. A diversidade regional é alta na área, porém encontrei um baixo valor de equitabilidade, o que demonstra que a diversidade está distribuída de forma desigual, considerando formações campestres e savânicas conjuntamente.

Além disso, encontrei uma maior diferença florística entre as comunidades campestres (C1 e C2) do que entre as comunidades savânicas (S1 e S2), tanto pela distribuição da riqueza de espécies como pela diversidade. Essas diferenças foram encontradas em nível regional (beta-diversidade), considerando a diversidade regional entre formações campestres e savânicas, bem como para a diversidade local (alfa-diversidade). Coutinho (1978) estava correto em questionar o uso de uma terminologia embasada em uma única classe para definir a vegetação de cerrado, tendo em vista que esta diversidade de formas ou fisionomias já era descrita naquele momento (Muller Dombois e ElleMBERG 1974; Eiten 1968). Entretanto, mais que uma questão de terminologia única, é preciso reconhecer a natureza heterogênea e contínua da vegetação de cerrado.

O número de famílias e espécies encontradas neste estudo é representativo comparado a outras áreas de cerrado da região que apresentaram uma flora composta de 39 a 56 para famílias e de 93 a 200 para espécies (Giannotti 1988; Cavassan 1990; Castro 1987; Bertoni 2001). Do ponto de vista florístico, a distribuição das famílias e

espécies mais representativas do estrato arbustivo-arbóreo seguiram uma mesma tendência, com comunidades campestres apresentando maior heterogeneidade (7 famílias e 4 espécies mais representativas na área campestre 1; 3 famílias e 2 espécies mais representativas na área campestre 2) e, comunidades savânicas mais homogêneas entre si (4 famílias e 3 espécies mais representativas em ambas as áreas). Entretanto, as famílias mais representativas de ambas as comunidades variaram pouco, tendo sido compartilhadas entre elas (Asteraceae e Melastomataceae na área campestre 1, Asteraceae na área campestre 2, Melastomataceae na área savânica 1 e Myrtaceae na área savânica 2). Apesar de não representar uma das famílias mais representativas para formações campestres, Myrtaceae está representada no *pool* regional de espécies da formação campestre 2. Com exceção de *S. microphylla* que foi a espécie dominante tanto em comunidades campestres como savânicas, as outras espécies dominantes não foram as mesmas nessas comunidades, caracterizando uma variação florística entre as diferentes áreas e formações. Dessa forma, o *pool* regional de espécies é compartilhado entre as áreas em grande proporção pelas mesmas famílias nas diferentes formações.

A densidade de propágulo não só afeta a colonização de comunidades locais, como também as interações internas das comunidades (Hillebrand e Bleckner 2002). Apesar da limitação de recrutamento (invasibilidade) ter sido apontada como um processo importante de determinação de riqueza local de espécies, necessariamente pode ser influenciada também por traços dos organismos relacionados à dispersão (tamanho do estágio de dispersão, número de propágulos produzidos, durabilidade do estágio de dispersão) e características ambientais (Hillebrand e Bleckner 2002). Assim, apesar da distribuição homogênea de famílias entre as áreas refletir a composição do *pool* regional de propágulos, a dominância de espécies diferentes nas áreas e em diferentes formações também reflete a limitação de recrutamento, e portanto, a

influência da competição na riqueza local. Essa condição também pode estar relacionada a invasibilidade das áreas.

Entre todo o conjunto de espécies amostradas, apenas 5 gêneros foram compartilhados entre todas as áreas. A área campestre 1 apresentou menor número de gêneros em relação as demais áreas campestres (22), bem como de gêneros compartilhados entre todo o conjunto de espécies da área (6). Também, essa área considerada mais homogênea apresentou a maior proporção de espécies por gênero. Assim, nossos resultados indicaram que comparativamente a área campestre 1 apresenta menor diversidade filogenética do que as demais. Entretanto, apresenta alta equitabilidade, o que indica por sua vez, menor dominância de espécies. Logo, pode representar uma maior limitação gerada pelo *pool* regional de espécies do que por exclusão competitiva entre espécies mais aparentadas, ao contrário das outras áreas. A diversidade filogenética é uma medida que incorpora relações filogenéticas das espécies (Magurran 2004). Espécies coexistindo devem diferir significativamente, sendo a maior parte da variação entre as espécies aparentadas uma resposta adaptativa à competição no passado quando os traços não diferiam (Harvey & Rambaut 2000). Elton (1946) considerou que pequeno número de gêneros em comunidades locais, quando comparado ao *pool* regional de espécies, era uma evidência de exclusão competitiva entre espécies congênicas ecologicamente similares.

A análise de ordenação (agrupamento) foi eficiente para ordenar as formações campestres e savânicas, indicando grande heterogeneidade e a formação de dois grupos principais de baixa similaridade. Assim, não houve uma separação evidente entre comunidades-tipo em fisionomias campestres, intermediárias e savânicas. Mudança nas características qualitativas e quantitativas na composição de espécies da vegetação indicam respostas das espécies às alterações no ambiente ou as funções espaciais

básicas (McIntosh, 1993). Assim, destacou-se a formação de um grupo menor, composto predominantemente por unidades associadas à formação “mais homoganeamente campestres” (C1) e sem elementos da formação “mais homoganeamente savânica”(S2). O segundo grupo, agrupou maior número de parcelas e apresentou-se mais homoganeamente composto por unidades de formações savânicas S2 e S1 e em menor proporção as campestres (C2 e C1, respectivamente), porém com maior similaridade entre unidades savânicas e pequena representatividade da formação mais campestre (C1).

A variação espacial na composição de espécies é um dos traços mais fundamentais da natureza e pode ajudar na caracterização de discontinuidades geradas por gradientes ambientais ou funções espaciais básicas (Magurran & McGill, 2011). Logo, em menor escala encontrei heterogeneidade composicional generalizada entre as unidades de formações campestres e savânicas, o que representa grandes variações na descontinuidade da composição de espécies em diversas escalas, tanto nos grupos como nas formações previamente estabelecidas como campestres e savânicas. Ainda que aparentemente seja factível classificar comunidades, em escala mais ampla a heterogeneidade espacial associada a gradiente abiótico ou funções espaciais, aumenta a complexidade fisionômica e florística da vegetação. De acordo com Lawton, (1999), também em escala local, conceitualmente, a estruturação de comunidades reflete uma série de filtros que representam restrições históricas (dispersão e especiação) e ecológicas (competição, predação, distúrbios, fatores abióticos) na chegada e sobrevivência das espécies nas localidades. E, essas condições locais refletirão na diversidade filogenética regional, bem como na similaridade florística local e regional. Portanto, o cerrado não pode ser classificado como conjunto de comunidades-tipo fisionomicamente ou florísticamente associadas ou definidas por uma questão de

sucessão ecológica, baseada na ideia determinística de monoclímax.

4.2. Similaridade e β -diversidade de parcelas-múltiplas

De forma geral, com uma única exceção, os resultados da análise da composição de espécies em multi-escalas indicam alta similaridade regional e local. A única variação foi encontrada para uma das áreas savânicas (S1H1), onde houve uma brusca redução de similaridade entre o parcela focal e a vizinhança na escala de 150 m de distancia. Essa descontinuidade pode ser relacionada a perturbação por fogo e invasão das gramíneas exóticas *Urochloa decumbens* e *Melinis minutiflora* (observação pessoal) em uma grande parte da área nessa escala. Perturbações como fogo e invasão de espécies exóticas reduzem drasticamente o recrutamento de espécies nativas, aumentando a invasibilidade das áreas a essas espécies (Davis et al. 2005). Portanto, reduzindo a diversidade de espécies localmente, há redução drástica da similaridade em nível regional (D'Antonio e Vitousek 1996). Avaliando a similaridade do ponto de vista de um *continuum*, os valores de similaridade entre vizinhanças foi maior entre as áreas dos extremos desse contínuo, na área campestre 1 (C1) e no segundo conjunto de hexágonos da área savânica (S2H2). Nas áreas intermediárias entre a área campestre 2 (C2) até a savânica 2 (S2H1) a similaridade da parcela focal em relação a vizinhança reduziu, ou seja, aumentou a variação da composição de espécies da área campestre em relação a área savânica.

Aliada à variação espacial da composição de espécies em relação às vizinhanças, reconhecemos tanto uma variação da similaridade focal (regional e localmente), bem como da β -diversidade. “Beta-diversidade” foi o termo usado por Wittaker (1972) para designar a variação na composição de espécies entre áreas. Considerando a β -diversidade, também encontramos um *continuum* para entre as áreas, sendo que a

origem dessas variações pode estar relacionada a diferentes processos aleatórios ou históricos de acordo com as principais hipóteses correntes sobre a origem da β -diversidade (Legendre et al. 2005). Assim, a área mais extrema campestre (C1H1) apresentou baixo valor de beta-diversidade associado a alta singularidade. Portanto, a pouca variação na composição associada a maior similaridade com o parcela focal, representa maior homogeneidade. A origem da variação da composição de espécies, nesse caso, poderia ser explicada de acordo com a hipótese da composição uniforme de espécies em grandes áreas. De acordo com Legendre et al (2005), “esta hipótese, que desempenha o papel de um modelo nulo, enfatiza o papel das interações biológicas”, de forma que quando a diversidade beta é pequena há uma tendência de que as comunidades sejam dominadas por um conjunto limitado de espécies superiormente competitivas (Pitman et al 1999, 2001). Entretanto, esse resultado não leva em conta a diversidade filogenética, de forma que a hipótese se opõe a ideia de limitação pelo *pool* regional de espécies quando se leva em conta a diversidade filogenética. Além disso, a distribuição espacial da diversidade, indica uma distribuição aleatória dos índices de Shannon.

Por outro lado, nas áreas consideradas intermediárias nas demais análises, assim como a similaridade focal, a diversidade beta também diminuiu a partir de áreas predominantemente campestres (C2) até a área predominante mais savânica (S1), indicando aumento da heterogeneidade entre as vizinhanças (devido a redução da similaridade focal) e redução da variação regional da composição (pela redução da beta-diversidade). Nesse caso, essa condição poderia se relacionar com uma variação aleatória da composição das espécies. De acordo com Legendre et al (2005), essa hipótese enfatiza uma dispersão espacial limitada, derivada dos modelos baseados na teoria neutra, pois considera que todas as espécies são demograficamente e

competitivamente semelhantes. Assim, as diferenças seriam criadas através da dispersão espacialmente limitada de espécies extraídas aleatoriamente de uma metacomunidade, além de, possivelmente, o aparecimento de espécies recém-evoluídas nas diferentes áreas (Bell 2001, Hubbell 2001).

O segundo hexágono da área campestre 1 (C1H2) apresentou alta diversidade beta e alta similaridade focal, indicando portanto uma condição agregada. Essa condição pode se alinhar a uma terceira hipótese tratando da distribuição das espécies condicionadas por fatores ambientais (Legendre et al. 2005). Essa hipótese enfatiza o controle ambiental, onde as paisagens são mosaicos, e a composição de espécies é controlada por características ambientais locais (Whittaker 1956, Bray e Curtis de 1957, Hutchinson de 1957). Nessa área, a distribuição agregada da composição de espécies está relacionada ao lençol freático superficial, de forma que o campo limpo que cobre a área é dominado por espécies que toleram períodos de alagamento, sendo parte da área amostrada dominada por *Andropogon bicornis* L.. Outra condição de exceção está no primeiro conjunto da formação savânica 2 (S1H2), que apresentou alto valor de diversidade beta, porém menor valor de similaridade focal. Nesse caso, a área apresenta maior uniformidade, enfatizando o papel das interações biológicas, uma vez que em comunidades cuja diversidade beta não é muito pequena há uma tendência destas serem dominadas por um conjunto proporcional de espécies superiormente competitivas (Pitman et al 2001).

Apesar de se considerar a influência tanto de fatores regionais quanto locais, a importância desses fatores é ainda incerta, já que eles atuam em diferentes escalas temporais e locais (Hillebrand e Blenckner 2002). Muitos autores (Leibold et al. 2004; Tilman 2004; Davis et al. 2005) têm dado atenção ao efeito da escala, examinando a ecologia de comunidades em multi-escalas, indicando como padrões locais de

composição de comunidades são afetados pelo pool regional de espécies e, portanto, como os processos da comunidade local podem realimentar e afetar processos regionais, ou seja, em escalas mais amplas. Assim, pesquisas teóricas e empíricas em metacomunidades têm sido desenvolvidas com foco na dinâmica de manchas, efeito de massa de dispersão (mass-effect) e paradigmas neutros (Davis et al. 2005).

4.3. Detecção de transições naturais

Considerando transições naturais como zonas de descontinuidade, com maior diversidade e compartilhamento de espécies (Fortin et al 2000; Camarero & Fortin 2006), conseguimos identificar transições naturais tanto nas comunidades campestres como savânicas. Nas comunidades campestres apesar da maior heterogeneidade, encontrei menor número de transições naturais em relação às comunidades savânicas. De acordo com o conceito de Coutinho (1978), as formações savânicas, considerando suas funções de “ecótone”, podem apresentar a mais ampla gama de características fisionômicas e estruturais intermediárias. Além disso, do ponto de vista florístico, de acordo com as condições ecológicas e com a coexistência de elementos de duas floras, as comunidades savânicas permitem aproximar as comunidades do ótimo campestre ou do ótimo florestal (Coutinho 1978). Este resultado evidencia a presença de descontinuidades no cerrado, uma vez que estas áreas delimitam a heterogeneidade espacial encontrada na paisagem onde a diversidade é maior do que a diversidade das áreas adjacentes (Harris 1988; Naiman and Décamps 1990; Holland et al 1991; Camarero & Fortin 2006). Nesse sentido, as transições naturais nas comunidades campestres e savânicas em escala local, bem como as fisionomias intermediárias na escala regional (do ponto de vista do continuum) representam pontos importantes de aporte e tensão ecológica, em que as espécies das comunidades adjacentes competem

entre si e, ora se expandem e predominam uma em relação à outra em condições de variação ambiental, estocasticidade ou em resposta a perturbações.

4.4. Padrão Espacial da Diversidade

Encontramos heterogeneidade nos padrões espaciais da diversidade tanto para comunidades campestres como para comunidades savânicas. Assim, as comunidades mais extremas, a área campestre 1, com menor diversidade de espécies e a área savânica 2 com maior diversidade de espécies, apresentaram distribuição aleatória da diversidade. Podemos considerar que o padrão espacial agregado para diversidade da área campestre 1 está relacionada aos menores valores de diversidade, distribuídos de forma esparsa. Por outro lado, a distribuição aleatória da diversidade área savânica 2, reflete o elevado valor da diversidade bem distribuído no espaço. Com relação à área campestre 2, pode-se atribuir a agregação da diversidade nessa área a maior concentração dos valores mais altos de diversidade em dada região. Por outro lado, a agregação da diversidade da área savânica 1, reflete maior valor de diversidade mais bem distribuídos no espaço, porém ainda próximos.

Desse modo, o padrão de distribuição espacial da diversidade pode refletir ausência ou presença de comportamento, nesse caso, distribuições agregadas implicam em presença de variações e comportamento dos dados e distribuição aleatória implica na ausência deles (Perry 1995). Assim, o conjunto das formas mais extremas e suas transições se diferem do conjunto das formas intermediárias e suas transições em relação à distribuição espacial. Portanto, o conjunto de extremos e suas transições poderiam ser considerados como um *continuum* em menor escala definido como: “savânica - savânicas intermediárias – savânicas/campestres intermediárias- campestre intermediárias – campestre”. Essa representação de *continuum*, formado por unidades

redundantes pode indicar uma direção aos estudos relacionados a teoria do caos. Existem muitos exemplos na natureza de comportamentos irregulares, porém matematicamente são demonstrados como condições regulares, de forma que as unidades se decompõem em outras unidades, semelhantes a elas mesmas sob a influência de diferentes escalas. Fractais são comumente conhecidos em aplicações científicas. De acordo com Frontier (1987), a geometria fractal parece ser uma propriedade básica de ocupação do espaço de sistemas biológicos, aparecendo ao longo da trajetória de organismos móveis, em espaços de representação abstratos como, por exemplo, na equitabilidade (regularidade) da diversidade de espécies e na dinâmica populacional. Portanto, seria esperado também que uma classificação biogeográfica refletisse os conceitos de uma teoria ecológica específica, que por sua vez refletiria os processos de dispersão, de diversidade das comunidades (composição e estrutura) e os processos populacionais. Portanto, podem ser desenvolvidos estudos nesse sentido, com o outro extremo do “gradiente de Coutinho”, considerando o extremo formação florestal-savânicas, afim de se comprovar a possibilidade de redundância e os processos relacionados nessa extremidade do *continuum*.

CONCLUSÃO

As caracterizações do Cerrado cunhadas por Coutinho (1978), que considera o Cerrado dois tipos extremos de vegetação, sendo uma campestre e uma florestal passando por savanas intermediárias se aplicam também em escalas menores. Assim, mesmo em menor escala, em um gradiente mais restrito “ecotono-campestre”, encontrei um gradiente de abundância, riqueza e diversidade de espécies, garantindo a unidade ecológica do Cerrado.

ANEXO I

Lista florística com abundância de indivíduos amostrados espécies nas fisionomias campestres e savânicas da Estação Ecológica de Itirapina, SP, Brasil. C1= comunidade campestre 1; C2= campestre 2; S1= savânica 1; S2=Savânica 2; H1= conjunto de hexágonos 1 e H2= conjunto de hexágonos 2.

	C1H 1	C1H 2	C2H 1	C2H 2	S1H1	S1H2	S2H1	S2H2
Anacardiaceae								
<i>Anacardium humile</i> A. St. -Hil.	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	0	0	0	0	0	1	0	0
Annonaceae								
<i>Annona coriaceae</i> Mart.								
<i>Annona crassiflora</i> Mart.	0	0	0	1	1	6	9	13
<i>Annona dioica</i> A. St. -Hil.	2	0	0	1	8	5	18	0
<i>Annona</i> sp.	0	0	0	0	0	4	0	5
<i>Duguetia furfuraceae</i> (A. St. Hil.) Benth.	0	0	0	0	0	0	1	0
& Hook	0	0	0	2	1	1	15	26
<i>Xylopia aromatica</i> Baill.	1	0	0	0	5	113	0	0
Apocynaceae								
<i>Aspidosperma macrocarpo</i> Mart.								
<i>Aspidosperma tomentosum</i> Mart.	0	0	0	62	29	30	38	12
<i>Hancornia speciosa</i> Gomes	0	0	1	60	1	0	5	26
<i>Himatanthus obovatus</i> (Mull. Argh.) Woodson	0	0	0	0	0	0	3	0
	0	4	2	10	0	0	23	8
Araliaceae								
<i>Schefflera</i> sp. J.R.Forst. & G. Forst.	1	0	0	0	0	2	0	0
Arecaceae								
<i>Attalea geraensis</i> Barb.Rodr.	1	0	6	1	198	219	60	66
<i>Syagrus microphylla</i> Burret.	3	144	189	331	185	174	506	151
Asteraceae								
<i>Baccharis dracunculifolia</i> D.C.	0	0	14	11	7	6	13	8
<i>Eupatorium</i> sp.	3	28	26	42	44	24	3	9
<i>Gochnatia barrosii</i> Cabrera	25	37	2	1	40	41	19	1
<i>Gochnatia polymorpha</i> (Less.) Cabrera	38	49	61	56	7	1	2	0
<i>Gochnatia pulchra</i> Cabrera	30	26	27	21	25	99	8	9
<i>Bidens</i> sp.	0	3	0	0	1	0	0	0
<i>Piptocarpha rotundifolia</i> Baker	0	2	8	0	8	6	25	5

Bignoniaceae

Cybistax antisiphilitica Mart.

<i>Jacaranda caroba</i> Hort. Ex Lem	0	0	7	0	0	0	0	0
<i>Jacaranda oxyphylla</i> Cham.	0	0	2	0	0	0	9	1
<i>Jacaranda</i> sp. Juss.	0	0	31	19	10	48	48	26
<i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos	1	0	0	7	90	0	142	0
<i>Handroanthus serratifolius</i> (Vahl.)	0	0	5	0	34	15	0	66
S.O.Grose	0	0	0	0	5	5	0	27
<i>Handroanthus</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Zeyheria montana</i> Mart.	0	0	0	0	0	9	0	1

Burseraceae

<i>Protium heptaphyllum</i> Marchand	0	0	0	0	0	1	0	2
--------------------------------------	---	---	---	---	---	---	---	---

Caesalpiniaceae

<i>Bauhinia rufa</i> (Bong.) Steud.	0	0	0	0	0	0	49	0
<i>Bauhinia</i> sp.	0	0	0	0	4	14	12	15

Caryocaraceae

<i>Caryocar brasiliense</i> Cambess.	0	2	4	8	5	0	55	36
--------------------------------------	---	---	---	---	---	---	----	----

Clusiaceae

<i>Kielmeyera coriacea</i> Mart.	2	0	0	0	0	0	5	1
<i>Kielmeyera</i> sp. Mart. & Zucc.	0	0	4	2	9	16	1	44
<i>Kilmeyera speciosa</i> A. St. Hil	0	0	29	0	0	0	0	12

Connaraceae

<i>Connarus suberosus</i> Planch.	0	3	0	14	14	19	52	19
<i>Rourea induta</i> Planch.	0	0	0	1	0	0	7	4

Dilleniaceae

<i>Davilla elliptica</i> A. St. -Hil.	0	0	0	0	0	0	2	3
---------------------------------------	---	---	---	---	---	---	---	---

Ebenaceae

<i>Diospyros hispida</i> A. DC.	0	4	1	6	2	10	89	68
---------------------------------	---	---	---	---	---	----	----	----

Erythroxylaceae

<i>Erythroxylum deciduum</i> A. St. -Hil	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Erythroxylum</i> sp. P. Browne	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Erythroxylum suberosum</i> A. St. Hil.	0	5	0	1	11	40	53	38

Fabaceae								
<i>Leptolobium elegans</i> Vogel	0	0	3	0	22	32	1	0
<i>Dalbergia miscolobium</i> Benth.	0	0	0	0	2	25	1	0
Flacourtiaceae								
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	0	0	0	0	9	5	2	2
Lamiaceae								
<i>Aegyphilla lotzkiana</i> Cham	0	0	1	0	9	7	0	7
Leguminosae								
<i>Dimorphanda mollis</i> Benth.								
<i>Hymenaea stigonocarpa</i> Mart. Ex Hayne	0	0	0	2	1	1	0	2
<i>Inga</i> sp. Mill.	0	0	0	4	1	24	41	11
<i>Stryphnodendron adstringens</i> (Mart.) Coville	0	0	0	0	0	0	1	0
	0	0	0	0	2	3	15	17
Malpighiaceae								
<i>Banistereopsis stellaris</i> (Griseb.) B. Gates	0	0	0	4	0	0	0	0
<i>Byrsonima coccolobifolia</i> Kunth.	1	16	3	67	8	20	52	36
<i>Byrsonima intermedia</i> A.Juss.	0	1	2	11	3	7	24	10
<i>Byrsonima verbascifolia</i> Rich. Ex. Juss	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Heteropterys byrsonimifolia</i> A.Juss.	0	0	0	0	0	0	2	0
Malvaceae								
<i>Eriotheca gracilipes</i> (K. Schum.) A. Robyns	0	0	1	0	2	20	9	1
<i>Sida glaziovii</i> K. Schum.	7	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sida</i> sp.	5	0	0	0	0	0	0	0
Melastomataceae								
<i>Leandra</i> sp. Raddi.	12	9	16	0	1	4	0	0
<i>Miconia</i> sp.1 Ruiz & Pav.	17	0	10	0	0	0	0	0
<i>Miconia albicans</i> Steud.	64	31	31	31	55	35	35	31
<i>Miconia fallax</i> DC.	6	23	0	3	0	11	0	1
<i>Miconia ferruginea</i> DC.	0	2	0	1	26	94	0	4
<i>Miconia ligustroides</i> Naudin	0	0	0	0	0	23	0	0
<i>Miconia rubiginosa</i> (Bonpl.) DC.	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>Miconia</i> sp.2	0	0	0	0	0	4	0	0
<i>Tibouchinia stenocarpa</i> Cogn.	0	0	0	0	0	1	0	0
Moraceae								

<i>Brosimum gaudichaudii</i> Trecul	0	0	0	0	1	1	0	0
Myrtaceae								
<i>Campomanesia adamantium</i> Blume	0	0	7	39	37	103	33	12
<i>Campomanesia</i> sp. 1	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Campomanesia</i> sp. 2	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Eugenia dysenterica</i> DC.	0	0	9	0	0	0	1	5
<i>Myrcia bella</i> Cambess.	0	0	0	0	0	0	11	0
<i>Myrcia lingua</i> (O. Berg) Mattos & D. Legrand	0	0	0	3	1	13	5	5
<i>Myrcia</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Psidium cinereum</i> Mart.	0	0	15	18	3	2	9	4
<i>Psidium myrsinoides</i> O.Berg	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Psidium</i> sp.	0	0	0	0	0	0	3	0
Myrsinaceae								
<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) Kuntze	0	1	0	0	76	113	211	154
Ochnaceae								
<i>Ouratea spectabilis</i> Engl.	0	0	0	0	1	0	1	0
Pinaceae								
<i>Pinus elliottii</i> Engelm.	3	0	1	0	0	0	0	0
<i>Pinus taeda</i> L.	0	0	0	0	0	3	0	0
Proteaceae								
<i>Roupala montana</i> Aubl.	0	0	0	0	0	16	0	0
Rubiaceae								
<i>Palicourea rigida</i> Kunth.	0	0	0	0	0	0	1	0
Sapotaceae								
<i>Pouteria ramiflora</i> Radlk.	0	0	0	23	0	1	0	0
<i>Pouteria torta</i> Radlk.	0	0	3	10	7	14	65	18
Solanaceae								
<i>Solanum</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	14
<i>Solanum lycocarpum</i> A. St. Hil.	0	0	2	1	0	0	0	0
Styracaceae								
<i>Styrax ferrugineus</i> Ness & Mart.	0	0	0	0	1	1	0	1

Verbenaceae

Lantana sp.	0	0	4	0	0	0	0	0
Lipia sp.	0	0	1	3	0	0	0	0

Vochysiaceae

<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	0	0	0	0	0	0	4	2
<i>Qualea parviflora</i> Mart.	0	0	0	0	0	2	3	1
<i>Qualea</i> sp. Aubl.	0	0	0	4	0	1	0	0
<i>Salvertia convallariaeodora</i> A. St. -Hil.	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Vochysia</i> sp. Poir.	0	0	0	0	0	4	0	5
<i>Vochysia thyrsoides</i> Pohl.	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Vochysia tucanorum</i> Mart.	1	0	0	0	0	0	0	3

Capítulo 2

A hipótese da invasibilidade-diversidade na relação
entre gramíneas nativas e invasoras

INTRODUÇÃO

Na última década, muitos estudos vêm tentando caracterizar a estruturação das comunidades com ênfase na importância das interações entre os processos locais e os regionais (Hubbell, 2001; Tilman 2004; Leibold et al. 2004; Davis et al. 2005). Uma das polêmicas centrais da ecologia de comunidades ainda tem sido entender se existe um limite para riqueza de espécies ou se a diversidade local das comunidades varia em função de um limite na riqueza regional de propágulos (Davis et al. 2005). Porém, é consenso que os principais processos que influenciam a diversidade em escala regional são a diversidade local de espécies e a capacidade de dispersão das espécies na região. Por outro lado, os processos locais poderiam envolver produtividade, estocasticidade demográfica e tamanho do ecossistema (Davis et al. 2005).

A invasão biológica é considerada a segunda maior causa de perda de diversidade biológica, por esta razão, é um processo que tem gerado interesse devido aos prejuízos causados, ao seu difícil controle e entendimento (IUCN 2013, Coradin 2006, Simberloff & Rejmanek 2011). O processo de invasão pode ser definido como uma relação entre duas condições: a primeira representada pela invasibilidade do ambiente e a segunda pela relação entre a capacidade de uma espécie se tornar invasora (invasividade da espécie) por meio de sucesso na reprodução, dispersão e estabelecimento no ecossistema (Rejmanek 2011). Porém, nem toda espécie exótica é invasora em todos os ambientes. Os processos de invasão biológica estão intimamente ligados às ações humanas, se iniciando de forma direta e/ou acidentalmente, por introdução destas espécies invasoras no ambiente e/ou, indiretamente, como consequência de atividades antrópicas como a transformação da paisagem e fragmentação de habitats, a partir da abertura de novas vias de acesso, contato e dispersão (Alves et al. 2011). Portanto, espera-se que a invasibilidade das comunidades

esteja também relacionada com a distância até a fonte de propágulos, além das condições edafo-climáticas e do grau de perturbação das comunidades invadidas (Fridley 2011).

Invasibilidade é um termo prático derivado da ideia de “vulnerabilidade de um ecossistema à invasão”, definida no livro pioneiro de Elton (1958). A invasibilidade pode ser considerada uma condição geral de todos os ambientes, contudo, seu conceito tem tido limitado alcance, utilização e aplicação na perspectiva da ecologia das comunidades (Davis et al. 2005). A condição do ambiente, neste caso, representa a susceptibilidade das comunidades para a colonização e estabelecimento de indivíduos de espécies que naquele momento não faziam parte da comunidade residente (Davis et al. 2005). Assim, a invasibilidade descreve o potencial da comunidade de ser colonizada, portanto, dependente da presença e abundância de propágulos (Davis et al. 2005). Nesse contexto, o primeiro efeito da invasibilidade de um ambiente sobre a diversidade local seria como filtro de propágulos de entrada (Davis et al. 2005). Em ambientes com maior invasibilidade uma maior proporção de propágulos, vindos de outros ambientes, seriam capazes de se estabelecer. Desta forma, sempre que os propágulos estabelecidos representarem uma nova espécie, haverá um aumento da diversidade na comunidade (Davis et al. 2005). Neste ponto, a estruturação das comunidades encontra a controversa hipótese da diversidade-invasibilidade proposta por Elton (1958).

Davis et al. (2005), consideram que a ideia original de Elton, de que é a diversidade que varia em função da invasibilidade e não o contrário, tem sido há décadas mal interpretada pelos ecólogos, quando consideram a diversidade como variável independente e a invasibilidade como variável dependente. Nessa perspectiva, a invasibilidade é vista como propriedade dinâmica da comunidade, precedendo a diversidade, podendo ser influenciada por processos físicos e biológicos em escala local,

como temperatura, disponibilidade de água, substrato e por interações interespecíficas. Em comunidades ricas, onde a maioria dos nichos está ocupada, a resistência à invasão de novas espécies deve ser maior (Davis et al. 2005). Portanto, a invasibilidade é atribuída a essência fundamental da comunidade, a diversidade, como condição de integração de diversos processos locais associados aos processos regionais. A dispersão a partir da diversidade regional de espécies, dessa forma, atuaria na manutenção da diversidade em nível local.

O avanço das teorias relacionadas à estruturação da comunidade, de um lado, e a invasão biológica, de outro, sugerem uma convergência gradual dessas duas abordagens teóricas amplamente separadas (Davis et al. 2005). Autores consideram que havendo alta “pressão de propágulo”, ou seja, elevado número de sementes chegando à área, espera-se uma alta probabilidade de estabelecimento de pelo menos um indivíduo fonte capaz de promover a expansão da espécie (Simberloff 2009). De acordo com Fridley (2011), comunidades mais diversas seriam mais resistentes às invasões, em função de características e condições bióticas e abióticas, incluindo o grau de perturbação da área que condiciona maiores flutuações na disponibilidade de recursos (Davis *et al.*, 2000). Portanto, parece que a união dessas abordagens permite entender o processo de invasão na perspectiva da estruturação das comunidades. Com isso, a invasibilidade não seria apenas uma condição periférica da comunidade, relevante apenas para um subgrupo particular de espécies e processos ecológicos já estabelecidos, mas seria condição geral e dinâmica de todo ecossistema, nas mais diversas circunstâncias.

As paisagens agroflorestais nos neotrópicos estão heterogeneamente distribuídas no espaço de acordo com uso do solo, o que implica em um ambiente com diferentes matrizes. Porém, de forma geral, todas as matrizes são compostas por espécies invasoras, amplamente distribuídas nos países de economia com base agroflorestal

como *Pinus*, *Eucalyptus*, além de cana-de-açúcar, café, soja, sorgo, arroz, milho, laranja e pastagens formadas por gramíneas invasoras como a braquiária, *Urochloa decumbens* (Stapf) R.D.Webster (Pires *et al.*, 2012) e o capim gordura, *Melinis minutiflora* P. Beauv. (Martins 2011, Pivello 2011). Nas savanas tropicais, as gramíneas exóticas atuam como invasoras altamente agressivas, sendo responsáveis pela substituição de várias espécies de gramíneas nativas (D'Antonio & Vitousek, 1992). Uma das características que aumenta a invasividade dessas gramíneas, é sua capacidade de rebrotamento intenso e rápido após o fogo, criando uma retroalimentação positiva, de forma que o aumento da frequência e duração de incêndios se torna cíclico em função da elevada biomassa combustível produzida comparada as espécies nativas (D'Antônio e Vitousek, 1992).

Frequentemente, o processo de invasão é apenas constatado após a dominância da invasora nas comunidades naturais, com a consequente alteração da riqueza, composição de espécies e de condições abióticas do ecossistema (Lopes *et al.* 2009). Quando a invasão é visualmente evidente ou já causou prejuízo relevante, seu manejo e controle são mais difíceis, de alto custo e sem garantias técnicas de sucesso (Lopes *et al.* 2009).

Embora o problema das invasões seja debatido no mundo todo, poucos estudos contextualizados foram desenvolvidos nos neotrópicos (Pivello *et al.* 1999a, 1999b, Pauchard *et al.* 2004). Considerando-se apenas a flora, no Brasil, foi registrada até o momento a existência de 108 espécies exóticas em ambientes terrestres e seis macrófitas aquáticas (Coradin, 2006). Milhares de plantas, por exemplo, foram espalhadas pelo mundo a partir de áreas agrícolas e, algumas dessas, atualmente, estão entre as invasoras mais amplamente distribuídas e prejudiciais (Richardson & Rejmanek 2011). No Brasil, muitos estudos sobre invasão biológica estão limitados ao impacto, biologia, prevenção

e manejo de espécies daninhas ou pragas agrícolas (Groth 1983, Andreani Jr. *et al.* 1987, Gavilanes *et al.* 1989, Groth 1989, Suda *et al.* 1989, Medeiros *et al.* 1990, Carmona *et al.* 1993, Maluf 1994, Filhos *et al.* 1996, Ricci *et al.* 2000, Antuniassi *et al.* 2002, Balbinot Jr. *et al.* 2002, Flerck *et al.* 2002, Rizzardi *et al.* 2003, Roman *et al.* 2004, Vargas *et al.* 2006, López-Overjero *et al.* 2006, Simoni *et al.* 2006, Lazaroto *et al.* 2008, Schaedler *et al.* 2009, Schawanke *et al.* 2008, Yamashita *et al.* 2008, Paula *et al.* 2011, Dias *et al.* 2013). Entretanto, são necessários avanços nas pesquisas sobre o desenvolvimento dos processos de invasão, seus impactos, formas de prevenção e controle de espécies invasoras em ecossistemas naturais (Coradin 2006).

Nesse contexto, é preciso avaliar os processos de invasão na perspectiva da estruturação das comunidades, considerando a heterogeneidade dos ambientes invadidos. Comunidades mais ou menos diversas estão dispostas de forma heterogênea no espaço e, em diferentes escalas espaciais, sua diversidade é determinada pela invasibilidade, pela diversidade regional de propágulos (Davis *et al.* 2005) e ainda, pela proximidade das vias de dispersão e/ou fonte de propágulos (Simberloff 2009). Neste estudo, o objetivo foi avaliar a invasibilidade de diferentes comunidades de cerrado, considerando a relação entre invasibilidade com a diversidade, e entre invasibilidade em relação à riqueza e abundância de gramíneas invasoras. Além disso, avaliamos se a invasão por gramíneas invasoras nas comunidades está relacionada com os focos estabelecidos de invasão ou com a transição artificial, representada pelos aceiros, como vias de introdução acesso e dispersão. A hipótese deste trabalho é que a invasibilidade varia de acordo com a heterogeneidade ambiental em toda a área de estudo, qualquer que seja a comunidade avaliada porém, que ela esteja relacionada às vias de introdução, acesso e dispersão. Além disso, espera-se que a invasibilidade seja diferente para gramíneas nativas e invasoras nas diferentes comunidades.

MÉTODOS

A vegetação da Estação Ecológica de Itirapina é caracterizada por grande heterogeneidade de formações abertas do Domínio Fitogeográfico do Cerrado. São típicas as espécies do gênero *Eragrostis*, *Panicum*, *Aristida* e *Chloris*, porém predominam três espécies: *Loudetiopsis chrysothrix* (Nees) Conert, *Tristachya leiostachya* Nees (Poaceae) e *Andropogon bicornis* L. De acordo com o Plano de Manejo da EEI quase todas as fisionomias da unidade estão contaminadas por gramíneas africanas como *Melinis minutiflora* (capim-gordura) e *Urochloa decumbens* (braquiária) (Zanchetta et al. 2006). As espécies *Rhynchelytrum repens* (Willd.) C.E. Hubb. e *Panicum maximum* Jacq. também ocorrem na EEI porém são menos abundantes.

2.1 Amostragem

Amostramos duas áreas de cada uma das diferentes formações designadas, a fim de identificar as transições entre as diferentes formações naturais, que designaremos como: (1) comunidade campestre, compostas predominantemente por arbustos e herbáceas e (2) comunidades savânicas, apresentando indivíduos arbustivos e arbóreos predominantes. Dentro desta classificação, foram consideradas como formações campestres as áreas com campo limpo, campo sujo, campo e úmido, composta predominantemente por herbáceas, gramíneas e pequenos arbustos. As Formações savânicas englobaram fisionomias de campo cerrado e cerrado sensu stricto, sendo composta predominantemente por arbustos e árvore.

Utilizamos o método de amostragem espacialmente explícito, adaptado do método multi-escalas de Jurasinski & Beierkuhnlein (2006). Assim, estabelecemos um grid (malha) sistemático de parcelas hexagonais em um desenho espacialmente aninhado nas

comunidades campestres e savânicas (Figura1). A cada 30m, portanto, estabelecemos parcelas hexagonais de 4,3 m de lado, de forma que as unidades amostrais apresentaram 48m² de área,

A distância entre as parcelas em relação ao aceiro principal foi calculada de acordo com as relações trigonométricas dos hexágonos para as diferentes escalas, sendo estabelecidas distâncias de 0, 30, 60, 75, 90, 105, 120, 135, 150, 165, 180, 195, 210, 225, 270 e 300m.

Nas unidades amostrais, hexógonos de 48m², a porcentagem de cobertura da área por gramíneas nativas e invasoras foi estimada visualmente. A estimativa foi estabelecida com base na proporção de cobertura por setor do hexagono. Foram consideradas gramíneas invasoras as espécies africanas: *Melinis minutiflora*, *Urochloa decumbens* e *Rynchelytrum repens*. Para avaliar a riqueza de espécies, todos os indivíduos lenhosos com diâmetro na altura do solo (DAS) maior que 1cm foram marcados, medidos e identificados para a determinação da estrutura e composição das comunidades.

2.2 Análise dos dados

A invasibilidade das áreas foi definida a partir da proporção e riqueza de gramíneas invasoras e nativas, bem como de acordo com a diversidade do estrato arbustivo-arbóreo. Para avaliar diferenças na proporção das gramíneas nas formações campestres e savânicas usamos Teste t-student. Os valores de diversidade foram calculados com base no índice de diversidade de Shannon (Magurran 2004).

Para análise das relações entre gramíneas africanas e nativas na área de estudo foi utilizado o Modelo Linear Simples, a partir do algoritmo Reduced Major Axis (RMA) indicado para casos em que não há certeza sobre a variável independente e o

objetivo é descobrir como é a relação entre as variáveis. Além disso, usando o mesmo modelo, porém a partir do algoritmo de quadrados mínimos (Ordinary Least Square LS), foi analisada a cobertura de gramíneas invasoras em relação as distâncias da transição artificial (aceiro) na área como um todo e nas formações campestres e savânicas.

O Modelo Lineas Simples, com algoritmo Reduced Major Axis (RMA) também foi aplicado para análise da relação entre proporção de cobertura de gramíneas nativas e invasoras e a diversidade média das parcelas nas áreas.

Também, representamos a variação da proporção de cobertura de gramíneas nativas e invasoras em função da distância do aceiro a partir de gráficos de dispersão.

RESULTADOS

Independente da formação vegetacional, a proporção de cobertura total de gramíneas nativas e invasoras foi diferente (Teste t-student, $t= 2.974$, $p=0.003$), sendo maior a proporção de cobertura de gramíneas nativas em relação à proporção de gramíneas invasoras (Tabela 1, Figuras 1, 3, 5, 7, 9, 11, 13 e 15). Os resultados encontrados através da RMA, indicaram relação negativa entre a proporção de cobertura de gramíneas invasoras e de gramíneas nativas na área de estudo (RMA, $p<0.0001$, tabela 2, figura 17). Entre as gramíneas invasoras, *U. decumbens* apresentou maior proporção de cobertura, seguida por *M. minutiflora* e *R. repens*.

As diferenças foram significativas tanto na proporção de gramíneas nativas (teste t-student, $t= 10.82$, $p<0.0001$), como na proporção de gramíneas invasoras (teste t-student, $T=-7.415$, $P<0.0001$) entre as formações campestres e savânicas. A proporção de gramíneas invasoras foi maior do que a de gramíneas nativas nas formações

savânicas (Figuras de 1 a 16), enquanto que a de gramíneas nativas foi superior nas formações campestres (Tabela 1, Figuras, 1, 3, 5 e 7). O modelo linear simples mostrou que a relação negativa entre a proporção de gramíneas nativas e de invasoras, foi maior nas formações campestres (Tabela 2, Figura 18) do que nas formações savânicas (Tabela 2, Figura 19). *U. decumbens* apresentou maior cobertura tanto em formações campestres, como em formações savânicas, com exceção da área campestre 1 (Tabela 1). *R. repens* apresentou baixa proporção nas áreas, sendo mais abundante nas formações campestres do que nas formações savânicas (Tabela 1).

As formações campestres apresentaram maior riqueza de espécies lenhosas, porém menor diversidade do estrato arbustivo-arbóreo (Tabela 1, Figura 27). Por outro lado, as formações savânicas apresentaram maior diversidade do estrato arbustivo-arbóreo, porém menor riqueza de espécies de gramíneas nativas (Tabela 1, Figura 27).

Apesar do baixo coeficiente de determinação, a relação entre a proporção de gramíneas invasoras e diversidade de estrato arbustivo-arbóreo foi positiva nas comunidades estudadas (Tabela 4, Figura 23). Por outro lado, embora o coeficiente de determinação também seja baixo, a relação entre proporção de gramíneas nativas e diversidade de estrato arbustivo-arbóreo foi negativa (Tabela 4, Figura 24). Nossos resultados indicaram uma fraca relação negativa entre a proporção de gramíneas invasoras e a riqueza de gramíneas nativas, tanto em formações campestres como em formações savânicas (Tabela 5, Fig 28 e 29). Nesta área, com maior riqueza de gramíneas nativas, *M. minutiflora* apresentou maior proporção média de cobertura, ainda que muito próxima, a proporção de *U. decumbens* (Tabela 1).

Tabela 1. Proporção média de gramíneas nativas e invasoras em formações campestres (Áreas: Campestre 1 -C1; Campestre 2- C2) e em formações savânicas (Áreas: Savânica 1-S1; Savânica 2 – S2) do Domínio fitogeográfico do Cerrado na Estação Ecológica de Itirapina, São Paulo.

Área (m ²)	% Nativas	% invasoras	M. minutiflora	R. repens	U. decumbens	Riqueza de gramíneas nativas	Shannon
Total (C1+C2+S1+S2)	45.79 ± 33.44	33.53 ± 35.65	9.37 ± 19.27	1.55 ± 5.77	21.49 ± 31.84		
C 1	73.63 ± 24.9	10.48 ± 17.83	5.40 ± 11.28	1.37 ± 7.69	3.63 ± 12.87	4 ± 1.3	0.78 ± 0.62
C 2	55.56 ± 32.02	26.05 ± 32.86	4.92 ± 13.66	4.52 ± 7.83	16.77 ± 32.68	3.5 ± 2.6	1.37 ± 0.54
S 1	24.27 ± 25.15	54.52 ± 39.94	16.61 ± 27.20	0.16 ± 0.89	33.23 ± 37.57	2.1 ± 1.5	2.07 ± 0.59
S 2	29.68 ± 25.12	43.06 ± 31.89	10.56 ± 18.95	0.16 ± 0.89	32.34 ± 29.21	2.6 ± 1.5	2.11 ± 0.36

Tabela 2. Resultados da regressão linear simples entre proporção de gramíneas invasoras e gramíneas nativas na Estação Ecológica de Itirapina, São Paulo. R= coeficiente de correlação linear de Pearson; R²=coeficiente de determinação de Pearson, T=t estatístico e p=probabilidade de correlação nula com base no t.

Área (m)	Inclinação da reta	Intercepto	R	R ²	T	p
Total (C1+C2+S1+S2)	- 0.93	77.23	- 0.76	0.58	- 18.60	<0.0001
Formações Campestres	-1.09	84.53	- 0.76	0.59	- 13.24	<0.0001
Formações Savânicas	-0.69	60.68	- 0.67	0.45	- 10.10	<0.0001

De forma geral, não encontramos relação entre a proporção de cobertura de gramíneas invasoras e a distância do aceiro na área como um todo, bem como nas formações campestres e savânicos (Tabela 3, Figura 20, 21, 22, respectivamente) quando analisadas individualmente.

Em relação à variação da proporção de gramíneas nativas e invasoras em função da distância dos aceiros principais, as proporções de nativas e invasoras foram inversamente proporcionais nas distâncias considerando toda a área e as formações campestres (Figuras 25 a, c). Entretanto, nas formações savânicas, as proporções de cobertura das gramíneas nativas e invasoras variou de forma semelhante, sendo que os picos de aumento ou redução das proporções entre elas ocorreram nas mesmas distâncias (Figura 25 b).

Tabela 3. Resultados da regressão linear simples entre proporção de gramíneas invasoras em relação a diferentes distâncias de aceiros da Estação Ecológica de Itirapina, São Paulo. R= coeficiente de correlação linear de Pearson; R²=coeficiente de determinação de Pearson, T=t estatístico e p=probabilidade de correlação nula com base no t

Área (m)	Inclinação da reta	Intercepto	R	R ²	T	p
Total (C1+C2+S1+S2)	-0.04	39.01	-0.08	0.006	-1.3	0.19
Formações Campestres	-0.04	25.65	-0.12	0.010	-1.38	0.16
Formações Savânicas	-0.03	54.15	-0.06	0.004	-0.75	0.44

Tabela 4. Resultados da regressão linear simples entre proporção de gramíneas invasoras e nativas em relação a diversidade do estrato arbustivo-arbóreo de comunidades de Cerrado da Estação Ecológica de Itirapina, São Paulo. R= coeficiente de correlação linear de Pearson; R²=coeficiente de determinação de Pearson, T=t estatístico e p=probabilidade de correlação nula com base no t

Área (m)	Inclinação da reta	Intercepto	R	R ²	T	p
Invasoras x Shannon	46.20	-39.40	0.26	0.07	4.36	<0.0001
Nativas x Shannon	43.34	114.2	-0.41	0.17	-7.23	<0.0001

Tabela 5. Resultados da regressão linear simples entre proporção de gramíneas invasoras em relação a riqueza de gramíneas de formações campestres e savânicas de Cerrado da Estação Ecológica de Itirapina, São Paulo. R= coeficiente de correlação linear de Pearson; R²=coeficiente de determinação de Pearson, T=t estatístico e p=probabilidade de correlação nula com base no t

Área (m)	Inclinação da reta	Intercepto	R	R ²	T	p
Formações campestres	-18.94	85.78	-0.04	0.002	-0.55	0.55
Formações savânicas	24.08	106.48	-0.12	0.016	-1.41	0.16

DISCUSSÃO

Apesar da grande incidência de gramíneas invasoras em área de estudo, a proporção dessas espécies não se sobrepôs a proporção de gramíneas nativas nas formações da Estação Ecológica de Itirapina. Isto pode indicar a invasibilidade destas formações em relação à invasão de gramíneas africanas. Uma vez que a invasibilidade de uma comunidade varia com o tempo (Davis *et al.* 2005), é possível a invasibilidade destas áreas esteja aumentando e assim as gramíneas invasoras possam se tornar dominantes. Entretanto, é esperado que a invasibilidade diminua desde a perturbação ocorrendo um aumento da abundância ou riqueza de espécies, na comunidade residente (Symons & Arnott, 2014). Assim, por outro lado, é possível que a invasibilidade destas áreas esteja diminuindo e por isso, a atual proporção das gramíneas nativas em relação as invasoras seja maior. Em ambientes heterogêneos, apesar do impacto causado pela ocorrência de espécies invasoras ser imperceptível em dado momento, as mudanças na comunidades vegetal poderiam levar mais tempo para serem detectados (Caspary e Affolter, 2013).

Encontramos diferenças na invasibilidade das formações campestres e savânicas, considerando a proporção de gramíneas nativas e invasoras. De acordo com nossos resultados, as comunidades savânicas apresentaram maior invasibilidade em relação a

sua capacidade de ser invadida por gramíneas exóticas, quando comparada às comunidades campestres. É possível que a elevada diversidade encontrada no estrato herbáceo das formações campestres estejam atuando como uma barreira a invasão destas gramíneas exóticas. Dessa forma, estas formações diferem da natureza altamente invasível de pastagens cuja elevada diversidade se deve a composição de espécies anuais, bianuais e perenes de vida curta, que são mantidas por um sistema de regeneração de alta rotatividade a partir de sementes (Davis et al. 2005). A natureza dinâmica da invasibilidade pode refletir processos que ocorreram no momento inicial de estruturação da comunidade, quando a acessibilidade era semelhante para todos os colonizadores em potencial. Desta forma, comunidades mais ricas podem ter sido mais invasíveis, pelo menos periodicamente (Davis et al. 2005).

Além da diversidade, um indicador potencial de invasão é a distância filogenética entre espécies nativas e não nativas em uma comunidade, de forma que a resistência biótica e facilitação podem se intensificar com a distância filogenética dependendo de interações interespecíficas (correspondência ou diferenças fenotípicas) e trajetória evolutiva da comunidade (Jones et al. 2013). Dessa forma, a menor invasibilidade nas áreas campestres pode indicar uma maior proporção de nichos ocupados pelas gramíneas nativas, restringindo o estabelecimento das gramíneas invasoras. Neste caso, a invasibilidade está relacionada a diversidade filogenética, uma vez que espécies mais aparentadas filogeneticamente competem pelos mesmos recursos (Jones et al. 2013).

A relação linear negativa significativamente mais forte entre a proporção de gramíneas invasoras e nativas nas comunidades campestres em relação às savânicas sinaliza atenção com relação ao aumento da invasibilidade às invasoras nessas comunidades. O sinal de alerta é dado pela natureza da invasibilidade, que como

atributo composto, é influenciada por condições físicas, biológicas, eventos e processos que operam em escala local, portanto, variando ao longo do tempo e de acordo com o balanço entre essas condições (Davis et al. 2005; Jones et al., 2013). A propagação de espécies invasoras aumentou substancialmente a diversidade do pool de espécies, em muitas regiões do mundo (Rosenzweig, 2001) e, a presença dessas novas espécies, sua colonização e estabelecimento nas comunidades podem aumentar ou diminuir a invasibilidade (Davis et al. 2005).

Levando em consideração o conceito de invasibilidade-diversidade proposto por Elton (1958), segundo o qual uma comunidade pode ser prontamente invadida afetando a sua diversidade num determinado momento no tempo. As com maior diversidade do estrato arbustivo arbóreo e menor abundância de gramíneas nativas, apresentou uma maior invasibilidade para gramíneas invasoras. Nas formações savânicas onde a proporção de espécies arbustivo-arbóreas é maior do que as campestres, há limitação na estruturação do estrato herbáceo, incluindo as gramíneas nativas. Para Coutinho (1978), as formações savânicas são formas transicionais da vegetação de cerrado com redução do componente herbáceo e aumento do componente arbustivo-arbóreo. Dessa forma, é esperado que haja maior substituição das espécies filogeneticamente mais próximas. Entretanto, a maior proporção de gramíneas exóticas nas savanas pode ser devido ao fato destas invasoras possuírem vantagens competitivas em relação às nativas, garantida por características ecofisiológicas (Pivello et al., 1999 a,b; Williams e Baruch, 2000; Almeida-Neto et al., 2010). Após uma perturbação, e.g fogo, as espécies invasoras podem monopolizar mais recursos levando a uma redução na invasibilidade do ambiente para espécies nativas (Bobbink & Willems, 1987; Symons & Arnott, 2014). Conseqüentemente, as invasoras poderiam afetar a diversidade do estrato herbáceo em comunidades sujeitas a perturbações.

Entre as gramíneas africanas estudadas, *U. decumbens* apresentou a maior proporção em todas as formações vegetacionais em relação às outras espécies invasoras e, *M. minutiflora* ocorreu de forma mais agregada nas áreas, sendo mais abundante nas áreas campestres. Por outro lado, *R. repens* apresentou baixa proporção e apesar de exótica, aparentemente ela não é ainda invasora na área, tendo sido também considerada por alguns autores como espécie naturalizada (Arce & Sano 2001). No Brasil, *U. decumbens* tem se destacado como invasora agressiva em áreas de cerrado devido a suas características que garantem altas taxas de captação de recursos e produção de biomassa (Pivello et al., 1999 a,b; Williams e Baruch, 2000; Almeida-Neto et al., 2010). Assim, seu rebrotamento intenso e rápido após o fogo pode gerar uma retroalimentação positiva, tornando cíclico o aumento da frequência e duração de incêndios, o que por sua vez, altera a ciclagem de nutrientes favorecendo sua dominância em detrimento da vegetação nativa (D'Antônio e Votousek, 1992; Holzmueller e Jose, 2011).

Estudos apontam que no estado de São Paulo, *M. minutiflora* é comum em remanescentes de cerrado (Pivello et al. 1999 a, b), ainda que não tenha características específicas para persistir em condições de alta frequência de incêndios (Hoffmann et al, 2004; Hoffmann & Haridasan, 2008). Entretanto, esta espécie se adaptou bem às condições climáticas dos neotrópicos, sendo mais inflamável que as outras espécies e apresenta altas taxas de produção de biomassa, o que aumenta a frequência e, especialmente, a intensidade dos incêndios (Williams & Baruch, 2000). Distúrbios como fogo podem aumentar a invasibilidade do ambiente a partir da liberação de recursos para colonizadores (Symons & Arnott, 2014). Por outro lado, altas taxas de distúrbios diminuem a invasibilidade, e com isso, mesmo com a liberação de recursos tanto para residentes como colonizadores, poucas espécies seriam tolerantes e capazes de colonizar e persistir nesses ambientes (Davis et al. 2005). Assim, a invasibilidade não

só varia com o tempo, mas também de acordo com a espécie invasora associada ao distúrbio.

De forma geral, nossos resultados indicam que os focos estabelecidos de invasão são mais determinantes para a invasibilidade do que as vias de introdução, acesso e dispersão. Assumindo que focos de invasão são áreas onde existe uma relação negativa significativa entre a proporção de gramíneas invasoras e nativas, eles são determinantes para a invasibilidade das comunidades estudadas. Nas formações campestres, onde a relação negativa entre a proporção das gramíneas invasoras e das nativas é significativa, maiores são os focos de invasão, ou mais agregados, de forma que onde existe invasão, a proporção de nativas é muito reduzida.

Entretanto, ao contrário dos focos de invasão, a relação marginalmente significativa entre a proporção de gramíneas invasoras e de nativas com a distância dos aceiros, não nos permite considerar que a invasibilidade esteja relacionada à proximidade destes aceiros, como vias de introdução, acesso e dispersão. Comparando a proporção de gramíneas invasoras e nativas nas diferentes distâncias do aceiro, encontramos um relação inversa entre elas em todas as áreas, e nas formações campestres. Por outro lado, nas formações savânicas, a proporção de gramíneas invasoras e nativas é semelhante em qualquer distância do aceiro. Estes resultados indicam que isoladamente, apenas a proximidade das vias de introdução, acesso e dispersão não é suficiente para definir uma maior ou menor invasibilidade da área.

CONCLUSÃO

É evidente a importância das áreas protegidas na conservação *in situ* frente às muitas ameaças a que as espécies estão sujeitas, como por exemplo, em relação às invasões biológicas, a segunda maior causa de perda de biodiversidade mundial

(Simberloff & Rejmanek 2011). Considerando a natureza dinâmica da invasibilidade, influenciada localmente por condições físicas, biológicas, eventos e processos ecológicos, é necessária uma atenção contínua por parte dos gestores na identificação dos focos de invasão. Dessa forma, é possível planejar o manejo com atenção focalizada para priorizar os maiores focos, ou áreas mais infestadas, de forma a reduzir os focos em si e a proporção de propágulos das invasoras em escala local e regional.

A estruturação das comunidades campestres e savânicas, a partir da chegada e estabelecimento de novas espécies, nativas e não-nativas, são guiadas concomitantemente pela invasibilidade, de forma que a invasibilidade como propriedade do ecossistema atua localmente da mesma forma nas diferentes comunidades. Não necessariamente em ordem temporal direta, a relação entre espécies mais ou menos próximas filogeneticamente e a relação entre cada espécie e o ambiente, determinam a composição regional de espécies, a ocupação dos nichos vagos e, conseqüentemente a evolução das comunidades. A competição em nível local garantida pela invasibilidade determina a diversidade, o predomínio das espécies em nível regional no pool de espécies e, conseqüentemente, ao longo do tempo, a extinção de antigas formas em detrimento das novas de acordo com a mais básica premissa ecológica (Darwin, 1859). Sendo assim, é importante aliar ao conhecimento acumulado das invasões biológicas a perspectiva da dinâmica de metapopulações conduzida pela invasibilidade, como propriedade que dirige a diversidade dos ambientes, ecossistemas e comunidades. E, por que não, entender a invasibilidade dos ecossistemas naturais na escala da paisagem, considerando a interação entre os elementos da paisagem que influenciam a composição do pool regional de espécies das diferentes comunidades, como por exemplo, as vias de acesso e dispersão, matrizes, corredores e ecótonos.

Finalmente, ainda que existam as controvérsias em relação à estruturação das

comunidades, é importante que os ecólogos ofereçam uma opção de manejo para espécies invasoras com base na complexidade do funcionamento dos ecossistemas, já que atualmente, muitas são as batalhas perdidas na tentativa de se isolar as possíveis variáveis “causadoras” das invasões. Sendo a invasibilidade considerada uma das engrenagens da evolução das comunidades, é preciso influenciá-la a ponto de trabalhar localmente barrando a entrada de novos propágulos de espécies não-nativas ou excluindo-as das comunidades. nas comunidades savânicas a facilitação as gramíneas invasoras é intensificada localmente, de acordo com a dominância de espécies nativas (não-gramíneas) que compõem o estrato arbustivo-arboreo, filogeneticamente mais distantes das invasoras, havendo maior vantagem competitiva dessas espécies. Contudo, sendo as comunidades savânicas consideradas transições, portanto, com alta rotatividade de espécie, a trajetória dessas comunidades é atualmente considerada de maior invasibilidade às espécies do estrato arbustivo-arboreo e gramíneas invasoras.

Capítulo 3

O estado de conservação da flora nas zonas de
transição do Cerrado

INTRODUÇÃO

Uma das questões de grande preocupação entre os conservacionistas tem sido a alta taxa de extinção de espécies, atualmente representada por níveis mil vezes maiores que a taxa de extinção de fundo (Martinelli & Moraes 2013). Talvez, seja impossível imaginar todas as ameaças que causam extinções não-naturais de espécies. Porém, de forma geral, a interação entre destruição de habitats, sobrematança, introdução de espécies exóticas e mudanças climáticas podem representar um “quinteto diabólico” de cadeias de extinção em larga escala, segundo Martinelli e Moraes (2013), em referência ao Quarteto Diabólico de Diamond (“Evil Quartet”) (1989).

Frente à intensa e ampla perda de biodiversidade, muitas linhas de pensamento e estratégias de conservação foram construídas com o intuito de priorizar ações e recursos em um contexto emergencial, crítico. O conceito de “*Hotspots de biodiversidade*” como áreas prioritárias para conservação foi criado em 1988 pelo ecólogo Norman Myers (1988) estabelecendo inicialmente 10 áreas e, tendo sido revista em 1999 e 2005, atualmente, lista 34 áreas (Mittermeier *et al.* 2011). Já há alguns anos a categorização dessas áreas com altos níveis de endemismo e de ameaças é tratada não só entre pesquisadores e conservacionistas (Mittermeier *et al.* 2011). Mas também, a abrangência e apropriação desse conceito entre tomadores de decisão e sociedade civil, representou uma estratégia imediata estabelecida para garantir a conservação, inclusive popularizando os termos e o conceito da “Conservação da biodiversidade”. O estabelecimento de critérios de classificação de risco de extinção de espécies e construção de Listas Vermelhas, que se iniciou com o surgimento da União Internacional para Conservação da Natureza (IUCN), significou também um ponto de apoio às estratégias de priorização de esforços e recursos para conter as altas taxas de extinção das espécies mais ameaçadas (Rodriguez, *et al.* 2011), Assim, os critérios da

IUCN representam um referencial para indicadores da Convenção da Diversidade Biológica (CBD 2003, 2010) usados para acompanhar o progresso em direção ao cumprimento de metas internacionais de conservação (Butchart et al. 2007). Além disso, também serviram para nortear as ações de conservação balizando os compromissos firmados pelos governos dos países signatários.

Diante da grande discussão ecológica sobre a necessidade de se proteger para além de espécies individuais, enquanto os seus habitats estão sendo destruídos paulatinamente, foi recentemente lançada a Lista Vermelha de Ecossistemas (Rodriguez et al. 2012). Essa é também uma forma de priorizar recursos, começando por determinados ecossistemas mais raros e mais ameaçados por atividades humanas em larga escala, sendo uma ação complementar e que integra a Lista Vermelha de espécies (Rodriguez et al. 2012). Assim, a partir de critérios quantitativos e qualitativos essa avaliação tenta classificar probabilidades de extinção, orientando a política para aplicação de intervenções em todos os níveis: global, regional nacional e local (Rodriguez et al. 2012)

Para Hoekstra et al. (2005) além de uma “crise de extinção” de espécies, existe uma crise mais ampla, a “crise dos biomas”, ainda mais grave pois é resultado da destruição dos ambientes naturais, onde as espécies surgiram e se desenvolveram. Nesse caso, as espécies fatalmente desaparecerão com a destruição de seus habitats naturais.

O conceito de bioma foi primeiramente proposto por Clements (1949), sendo definido como: *“Bioma- comunidade de plantas e animais, geralmente da categoria de uma formação: uma comunidade biótica. Ele se caracterizaria pela **uniformidade** fisionômica do clímax vegetal e pelos animais de maior relevância, possuindo uma constituição biótica característica”*. Também Walter (1986) definiu bioma como *“uma área do espaço geográfico, com dimensões superiores a um milhão de km²,*

representada por um tipo **uniforme** de ambiente, identificado e classificado de acordo com o macroclima, a fitofisionomia (formação), o solo e a altitude, os principais elementos que caracterizam os diversos ambientes continentais”. Coutinho (2006), também inclui na definição de bioma a recorrência de fogo natural como elemento importante na determinação de certos ambientes terrestres. Portanto, de forma geral as definições de bioma se afinam tanto na uniformidade/homogeneidade de grandes áreas contínuas, bem como no conceito de comunidade-tipo.

A Conservação se preocupa em garantir a diversidade, ou seja, a maior variedade de formas, organismos e informações (genéticas e ecológicas) logo, deve estar atenta a heterogeneidade e áreas de maior dissimilaridade (Jurasinski et al. 2012). Entretanto, parece um contrassenso que as ações prioritárias de conservação em nível global, regional e nacional reflitam a ideia de priorizar a conservação de “comunidades-tipo” homogêneas, a partir da definição mundial de biomas. Na escala de biomas, são perdidas as informações de heterogeneidade espacial de escalas mais finas do que 1 milhão de Km², quando se considera como homogênea toda essa área sob uma classificação de bioma. Por exemplo, categorizando uma área ampla em determinada unidade homogênea, se exclui áreas heterogêneas onde ocorreram diferentes interações ecológicas (bióticas e abióticas), perturbações históricas e eventos estocásticos. Portanto, muitas informações de heterogeneidade biogeográficas são perdidas, como por exemplo: perde-se o refinamento de áreas naturalmente heterogêneas, como zonas de transição entre diferentes ecossistemas e zonas de refúgio, ricas em endemismo e heterogeneidade de clima e solo.

Dentro da abordagem da teoria de *continuum*, as transições são descontinuidades implícitas aos ecossistemas, podendo ser áreas amplas, linhas abruptas e/ou mosaico de manchas. Entretanto, independente da polaridade dos termos transições e ecótonos, as

transições naturais podem funcionar como controle ou filtros de nutrientes, sedimentos, água e diásporos, geralmente sendo caracterizados por alta diversidade (Harris 1988; Naiman and Décamps 1990; Holland et al 1991; Camarero & Fortin 2006). Longman & Jenik (1992) consideraram que as fronteiras certamente refletem muitas discontinuidades em diferentes níveis, mas todos os tipos de fronteiras podem contribuir para desenhar a linha onde existe o sucesso ou o fracasso no predomínio de sobrevivência, crescimento e reprodução, suficientes para evitar extinção. Neste cenário, transições naturais e artificiais têm um papel fundamental para inúmeros processos ecológicos, como a dispersão, competição e especiação, que refletem na composição dos ecossistemas em escala de paisagem (Strayer et al. 2003, Babak e He 2009).

Possuidor de uma megabiodiversidade, o Brasil apresenta uma flora em torno de 44 mil espécies conhecidas e de mais de 19 mil espécies endêmicas (Forzza et al. 2014). A grande diversidade de condições ambientais fez parte do processo de formação de isolamentos geográficos e/ou ecológicos no espaço territorial brasileiro, criando endemismos com o surgimento de táxons distintos ao longo da evolução (Coutinho, 2002). A definição mais aceita desses grandes espaços de endemismos em gêneros e espécies embasa a classificação de 6 domínios morfoclimáticos ou fitogeográficos de Aziz Ab'Saber (1971) (domínio amazônico, domínio da Mata Atlântica, domínio das caatingas, domínio dos cerrados, domínio das araucárias e domínio das pradarias do Sul).

Dentro das prioridades de conservação, o “bioma” Cerrado é um dos 34 *hotspots* de biodiversidade do mundo (Mittermeier *et al.* 2011). Considerado um domínio de grandes dimensões, estima-se a área “core” (nuclear) do cerrado em aproximadamente 1,5 milhões de Km² (Coutinho, 2002). Somando-se as áreas periféricas encravadas nos domínios vizinhos e nas faixas de transição, a área estimada do cerrado pode alcançar 2

milhões de Km². Assim, está representado em grande parte dos estados brasileiros, concentrando-se na região central do Brasil, mais especificamente no Planalto Central (Coutinho, 2002). Em decorrência de sua amplitude de área e centralidade, o domínio dos cerrados faz fronteira com quase todos os demais domínios, à exceção do domínio das pradarias (Pampas sulinos). Portanto, sua grande extensão implica tanto em alta diversidade e endemismo da flora (estimada em cerca de 12 mil espécies e de 5 mil espécies endêmicas) quanto em grau de ameaça. Em relação ao grau de ameaça, esse domínio recobria áreas que atualmente concentram os maiores centros urbanos, a maior proporção da população humana, cidades e áreas voltadas a agropecuária, bem como de mineração (Mittermeier 2011).

Tomando como modelo o domínio fitogeográfico do cerrado, como área prioritária para conservação, apresentando alto grau de endemismo e altos níveis de ameaça, meu objetivo será avaliar a relação do estado de conservação de sua área nuclear como unidade (representação do bioma propriamente dito) e um área de fronteira com outros domínios fitogeográficos brasileiros (representação de zona de transição). Para isso dividirei a área delimitada como “bioma cerrado” em uma área nuclear e uma zona de transição, buscando a heterogeneidade.

Assim, pretendo responder às perguntas: Qual o impacto de áreas de transição no estado de conservação desse domínio fitogeográfico? As espécies ameaçadas estão distribuídas de forma uniforme nos estados e encontram proteção em unidades de conservação tanto na área nuclear como na transição? As áreas naturalmente heterogêneas, sem uma classificação definida, devem ser consideradas como prioridade para a conservação?

MÉTODOS

2.1 Amostragem

Para esse trabalho foram usados os dados de ocorrência de espécies ameaçadas da flora do Cerrado, à partir do banco de dados do Centro Nacional de Conservação da Flora (CNCFlora), e cuja avaliação de risco de extinção compõe o Livro Vermelho da Flora do Brasil (Martinelli e Moraes 2013). O cerrado apresenta a segunda maior proporção de espécies ameaçadas por bioma (Martinelli e Moraes 2013, Figura 1).



Figura 1. Mapa de número e proporção de espécies ameaçadas por bioma, avaliadas pelo Livro Vermelho da Flora do Brasil (Martinelli e Moraes, 2013)

Para estabelecer a área nuclear e área de transição, levei em conta inicialmente o valor da área total do cerrado estimada em 2 milhões de Km² e da área nuclear em 1,5 milhões de Km², segundo Coutinho (2002). Também, ponderei o traçado de “Zona de transição” considerada no mapa de domínios morfoclimáticos de Aziz Ab’Saber (1975) e o limite do cerrado tendo como referência o mapa de biomas do IBGE (2012) (Figura 1). Assim, a partir desse mapa estabeleci uma área de margem interna e externa (*buffer*) de 50 km, a partir do limite estabelecido pelo IBGE (2012, Figura 2). A área total do bioma cerrado (IBGE 2012) foi de 2.039.380 km². Dentro dessa estimativa, a área correspondente a área nuclear foi de 1.347.184 Km², enquanto a área da zona de transição estimada no buffer foi de 1.385.391 Km² (Figura 2).

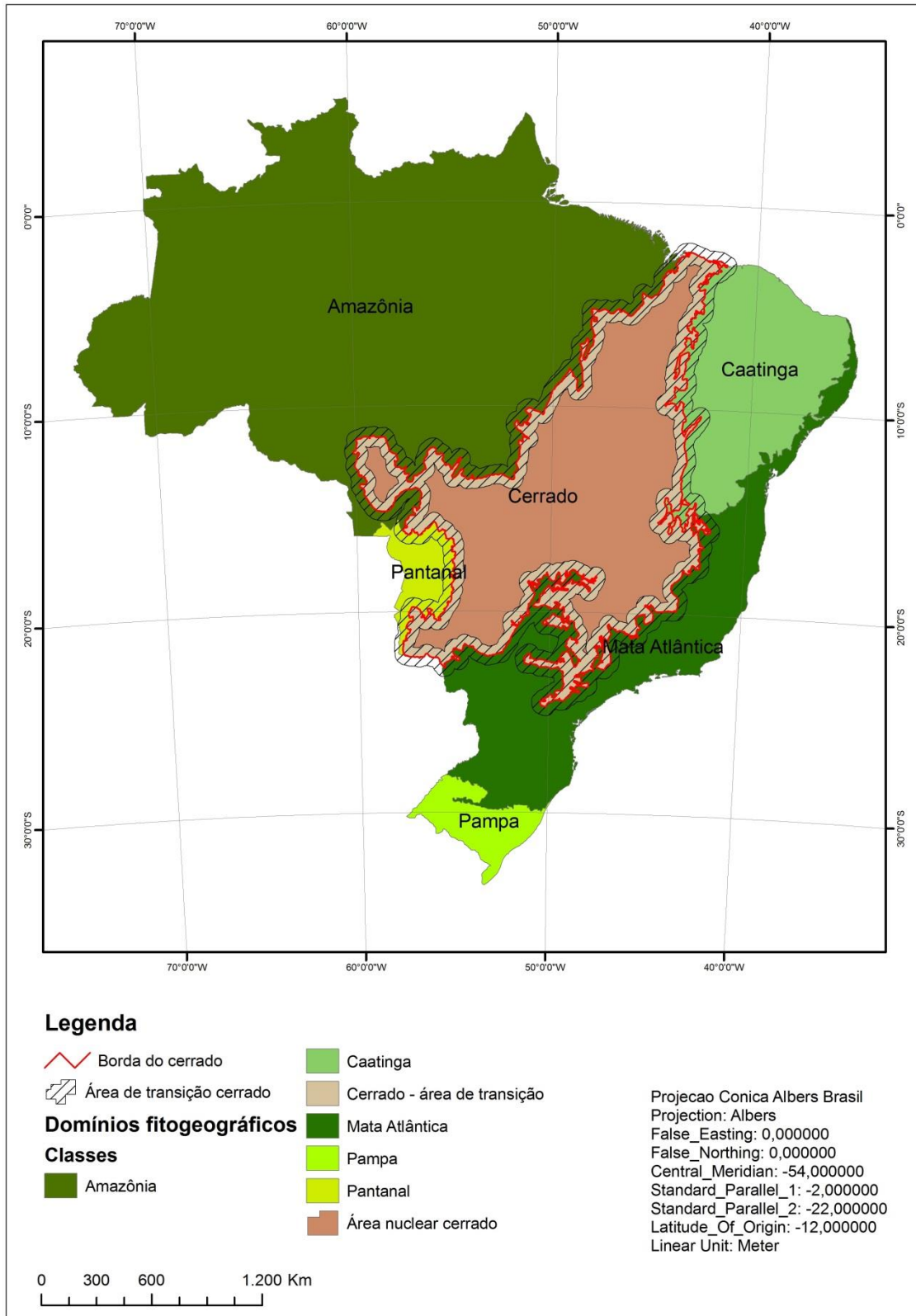


Figura 2. Definição da área de transição do bioma cerrado

2.2. Análise dos dados

Foi realizada uma espacialização das ocorrências de espécies ameaçadas para a área nuclear do cerrado e para a área de transição estabelecida. Além disso, os registros de ocorrência de espécies ameaçadas foram apresentados nas diferentes categorias de unidades de conservação (SNUC) na área nuclear e na área de transição. Para representação foram criados mapas de distribuição de ocorrência de espécies ameaçadas. As análises foram realizadas utilizando softwares de geoprocessamento ArcGis/ArcInfo 9.3.

RESULTADOS

No total de registros de espécies ameaçadas do cerrado, foram encontrados 23.188 registros de ocorrência de espécies ameaçadas em sua área nuclear (Figura 3) e 41.987 registros na área de transição (Figura 4). Na área nuclear os registros correspondem a 296 espécies ameaçadas de extinção em diferentes categorias, o que representa 25% de um total de espécies avaliadas na área (Tabela 1). Na Zona de transição, os registros representam 696 espécies ameaçadas em diferentes categorias, representando 31,5% das espécies avaliadas (Tabela 1). As áreas do núcleo e da zona de transição compartilharam apenas 177 espécies. Além disso, a área nuclear apresentou 56 espécies consideradas com “dados insuficientes” (DD) e a zona de transição 127 espécies nessa categoria DD (Tabela 1).

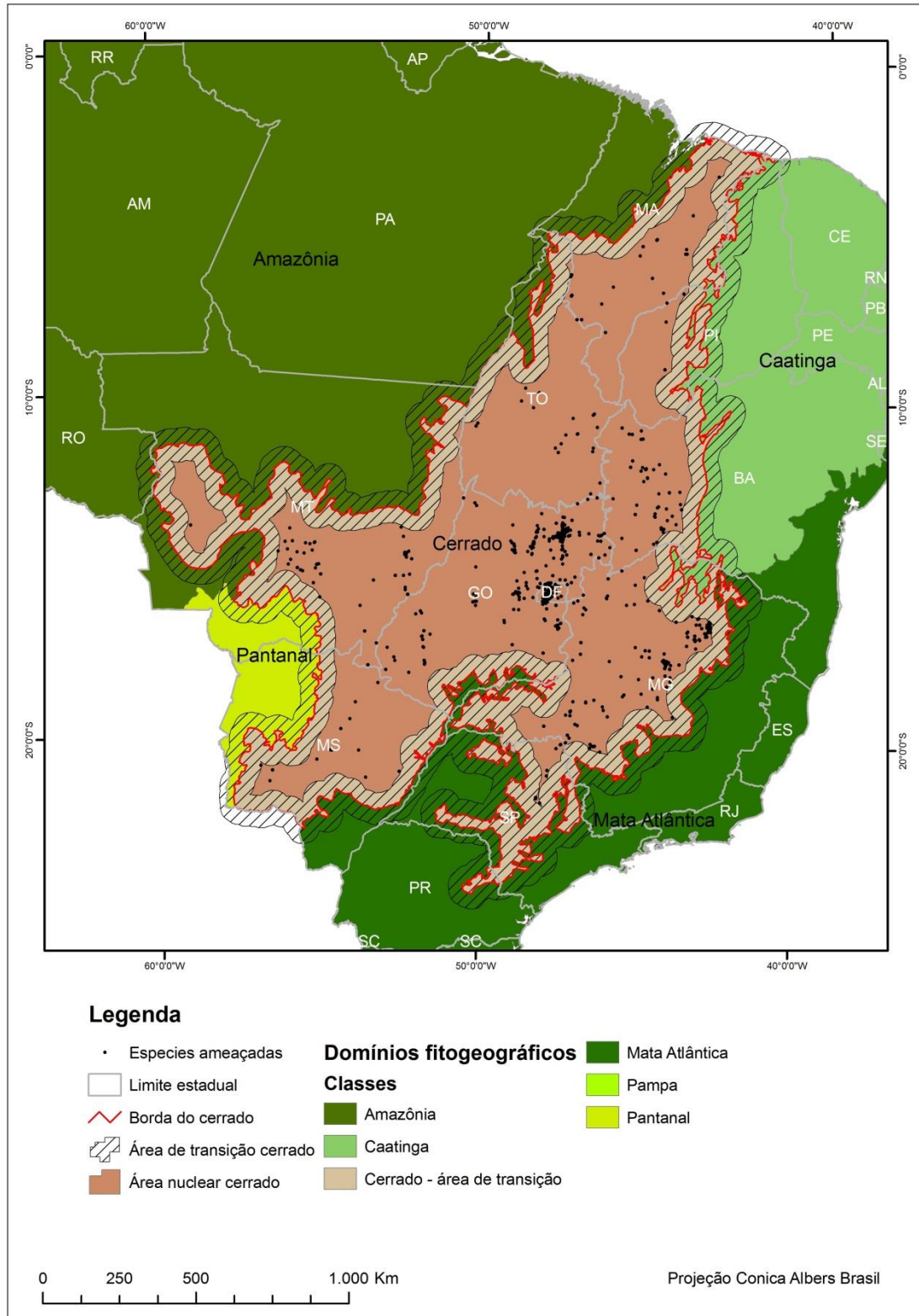


Figura 3. Mapa de distribuição de ocorrência de espécies ameaçadas na área nuclear do cerrado, considerando os limites do bioma cerrado de acordo com definição IBGE (2012).

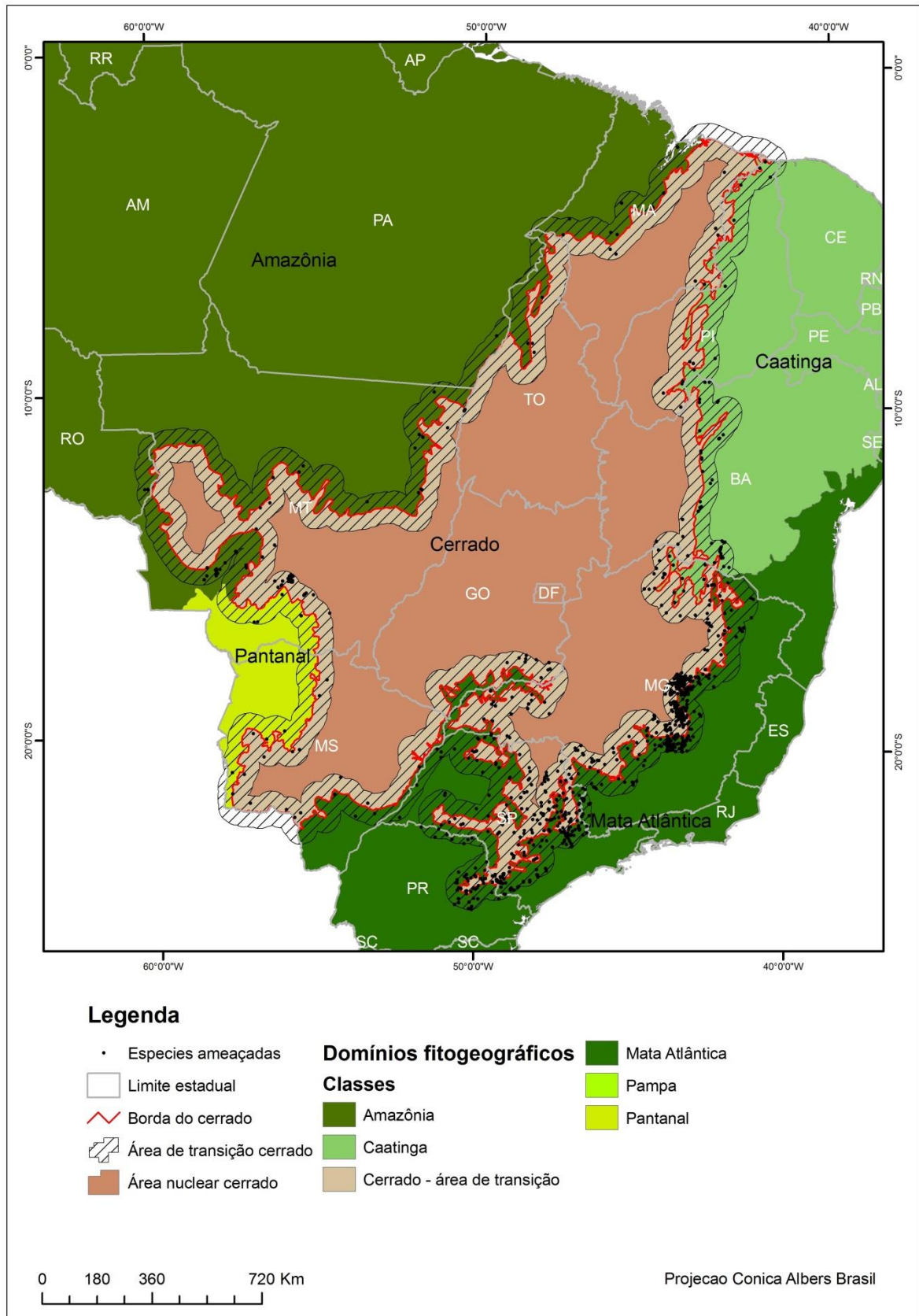


Figura 5. Mapa de distribuição de ocorrência de espécies ameaçadas na zona de transição do cerrado, considerando os limites do bioma cerrado de acordo com definição IBGE (2012).

Tabela 1. Distribuição da ocorrência de espécies ameaçadas na área nuclear e zona de transição de cerrado. Categorias de ameaça de acordo com critérios estabelecidos pela IUCN: CR= “Críticamente em perigo”; EN= “Em Perigo”; VU= “Vulnerável”; DD= “Dados insuficientes”; * = o cálculo da proporção foi feita com base nas avaliadas.

	Área total	Área de Nuclear	Zona de Transição
Área (km ²)	2.039.380	1.347.184	1.385.391
Nº de registros	65.175	23.188	41.987
Nº espécies Avaliadas	3394	1188	2206
Espécies Ameaçadas	638 (13,82%)	296 (25%)	696 (31,5%)
Categorias de Ameaça			
CR	109 (17%)	38 (13%)	113 (16,2%)
EN	358 (56%)	153 (51,7%)	388 (55,7%)
VU	171 (27%)	105 (35,4%)	195 (28%)
DD*	118 (3%)	56 (4%)	127 (6%)

A área nuclear cobriu 10 estados e o a zona de transição do cerrado se distribuiu em 13 estados brasileiros (Figura 4). O estado da região Centro Oeste (GO e DF, respectivamente) concentraram os registros de ocorrência de espécies ameaçadas na área nuclear. Nas zonas de transição, os estados da região Sudeste (MG, SP e PR, respectivamente) concentraram o maior número de ocorrência de espécies ameaçadas.

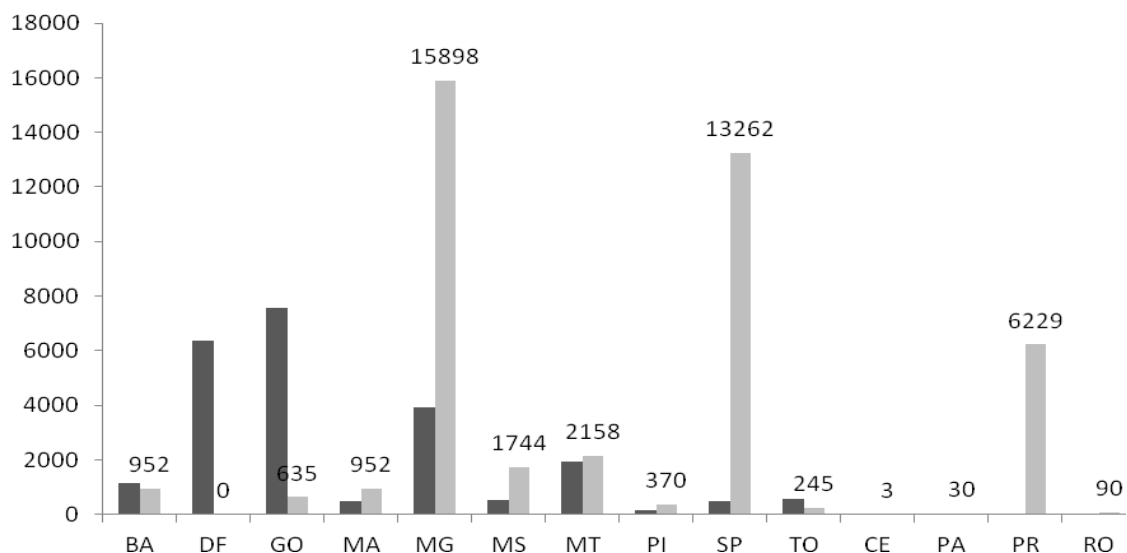


Figura 4. Distribuição das espécies ameaçadas por estados da área nuclear (barras escuras) e nos estados da zona de transição (barras claras).

Do total de registros de ocorrência de espécies ameaçadas, 3.046 registros, cerca de 4%, estão em área protegida de acordo com diferentes categorias de proteção (SNUC, Figura 5).

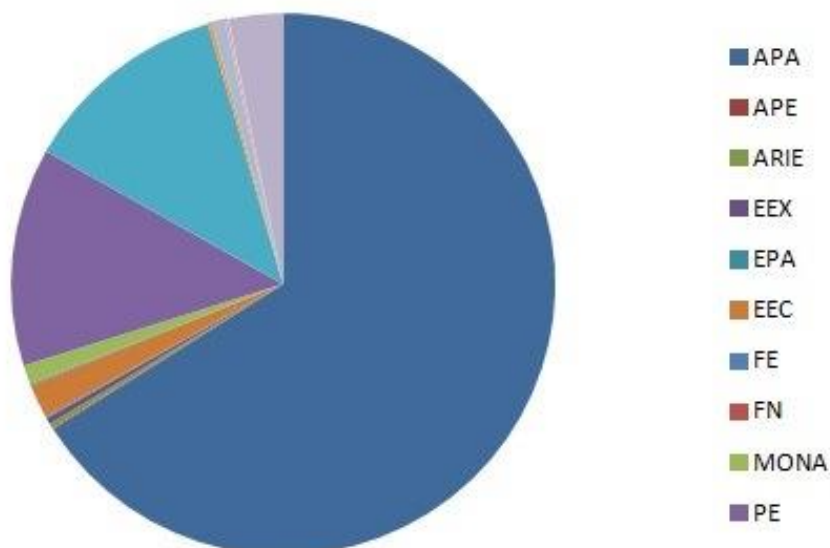


Figura 5. Proporção de registros de ocorrência de espécies ameaçadas no cerrado em diferentes categorias de unidades de conservação de Proteção Integral (EEC; MONA PE; PN; PNM; REBIO) e de Uso Sustentável (APA; APE; ARIE; EEX; EPA; FE; FN; REC; RES; RPPN)

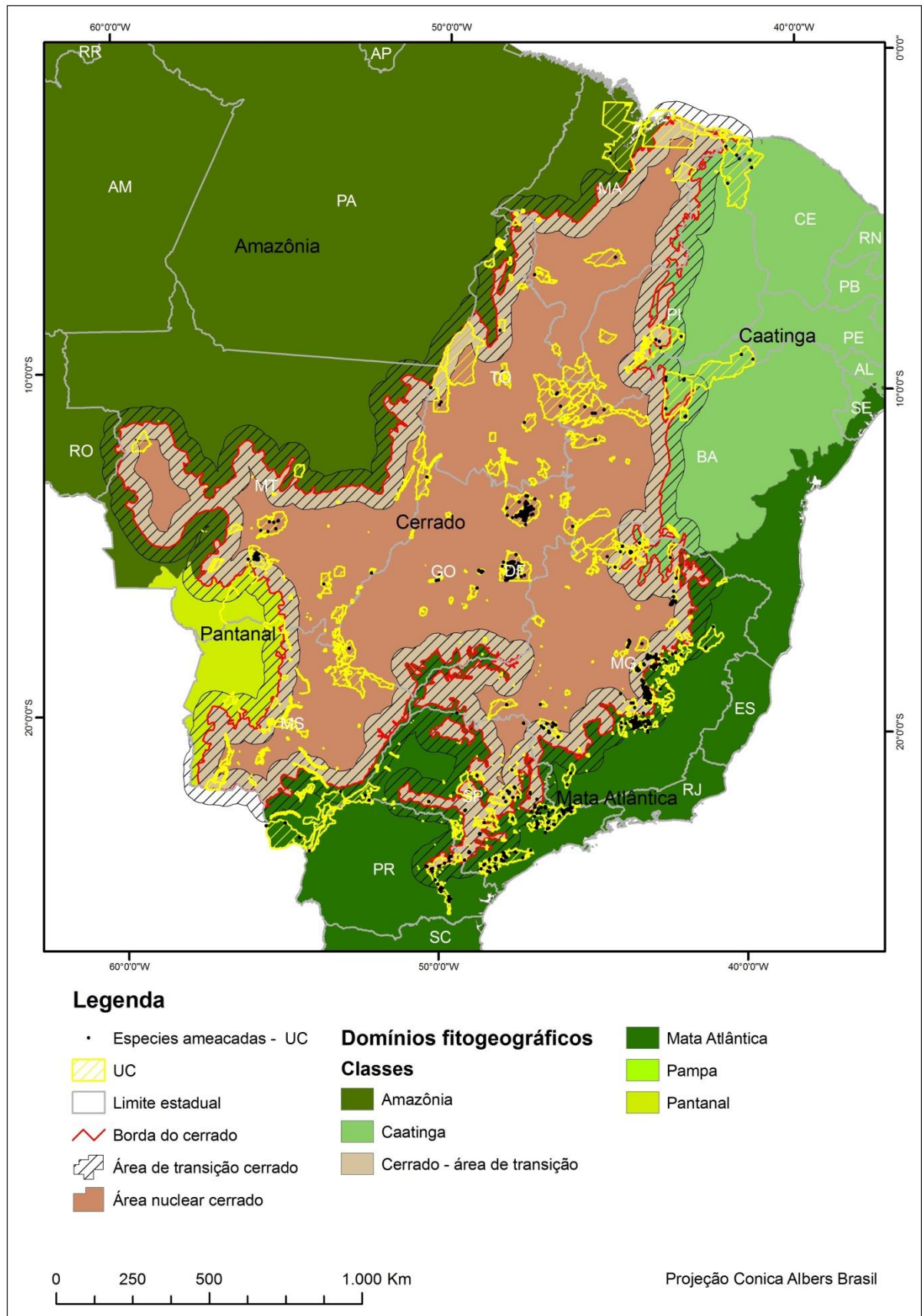


Figura 7. Distribuição de registros de ocorrência de espécies ameaçadas em unidades de conservação do cerrado

DISCUSSÃO

Os resultados indicam significativa influência da área de transição para o estado de conservação do cerrado. O maior valor encontrado, tanto de registros de ocorrência bem como maior número e uma proporção 6,5% maior de espécies ameaçadas, revelam que são necessárias ações prioritárias para essas áreas. Considerando apenas a elevada proporção espécies ameaçadas, já seria um resultado preocupante com relação a nossa displicência no tratamento dessas áreas naturalmente heterogêneas em condições de solo, clima e interações bióticas. Porém, ainda mais preocupante é que as transições também apresentam maior proporção de espécies em categorias de risco de extinção. Nesse caso, as transições apresentaram uma proporção de 3,2% maior de espécies “Criticamente em Perigo” (CR) e 4% maior de espécies “Em perigo”. Ou seja, uma grande proporção de espécies de cerrado que ocorrem nessas áreas estão sujeitas a risco de extinção a curto prazo, de acordo com IUCN (2013). Analisando os resultados encontrados, percebe-se que as proporções de espécies ameaçadas para dentro do limite geográfico deste ecossistema, refletem influência numérica dos valores de espécies ameaçadas das zonas de transições. Assim, as proporções de espécies ameaçadas encontradas entre o Cerrado e as áreas designadas como transição são muito próximas.

As zonas de transição do cerrado ocupam áreas em metade dos estados brasileiros (13) e apresentam espécies ameaçadas em todos eles, porém de forma desigual. A área nuclear do cerrado cobre também 10 estados brasileiros, especialmente os da região centro oeste, porém de forma mais homogênea. Dessa forma, as espécies ameaçadas encontram-se desigualmente distribuídas nas zonas transicionais. Isto pode ocorrer, também, devido ao viés dos dados, visto que a maioria das espécies são avaliadas a partir de dados de ocorrência de espécies (Martinelli e Moraes 2013). Assim, é possível sugerir a elaboração de hipóteses para avaliar o quanto a concentração de

espécies ameaçadas na região da transição entre cerrado e mata atlântica está relacionada às condições específicas de clima e solo que propiciam tanto a ocorrência de endemismos como a disponibilidade de melhores condições para a agricultura.

Martinelli e Moraes (2013) também encontraram do ponto de vista espacial, maior ocorrência de espécies ameaçadas nos estados das Regiões Sudeste e Sul do Brasil, de forma que Minas Gerais apresentou a maior quantidade de espécie em todas as três categorias de risco de extinção, sendo o estado com maior diversidade descrita e de espécies avaliadas. Os autores consideram também que esse resultado pode ser justificado pela maior extensão do estado e um esforço de coleta desigual considerando-se que grande parcela das universidades e dos institutos de pesquisa situa-se no sudeste. Entretanto, seria esperado que a parcela da área nuclear no estado de Minas Gerais apresentasse maior proporção de ocorrências, o que não ocorreu. Dessa forma, podemos considerar dois núcleos distintos da flora ameaçada do cerrado: uma na área nuclear mais concentrada na região centro-oeste e outra parcela concentrada na transição com a mata atlântica no estado de Minas Gerais.

Uma pequena proporção dos registros de ocorrência de espécies ameaçadas está em unidades de conservação de uso sustentável, sobretudo em Área de Proteção Ambiental. Porém, essa categoria não permite uma consideração mais refinada da condição de proteção das espécies em unidades de conservação, devido a grande heterogeneidade dessas unidades e de seu uso, já que muitas incluem área de outras unidades de conservação. Entretanto, considerando-se as categorias de proteção das UCs mais definidas, encontramos maior proporção de registros em unidades de proteção integral do que de uso sustentável.

Essa condição, portanto, implica em um contexto de elevado risco de extinção de espécies. Diante dos resultados apresentados, é preciso considerar o viés da

amostragem e avaliação do risco de extinção de espécies, que possivelmente pode ter sido influenciada pela maior ocorrência de espécies nas áreas próximas a centros de pesquisa, por exemplo em São Paulo, Minas Gerais e Paraná e com mais fácil acesso (Martinelli e Moraes 2013).

CONCLUSÕES

Apesar dos esforços empreendidos em estabelecer estratégias de prioridades e metas ambiciosas para barrar uma condição crítica de extinção de espécies em um futuro próximo, não temos sido tão bem sucedidos . A taxa de extinção ultrapassa velocidade da conservação e de indentificação de novas espécies (Martinelli e Moraes 2013).

Talvez, estejamos incorrendo no erro de seguir o nosso comportamento natural de classificar com base em padrões homogêneos. Nesse caso, a definição de áreas de proteção deveriam considerar situações de maior dissimilaridade (Jurasinski et al. 2012).

Assim, considerar a heterogeneidade em menor escala nas classificações de habitats e ecossistemas, bem como reconhecer áreas amplas heterogêneas como prioritárias para conservação devem envolver o desenvolvimento de uma nova perspectiva teórica e prática. O estudo e mapeamento da heterogeneidade espacial e seu reconhecimento como essencial para a manutenção das relações ecológicas e evolutivas das espécies, pode firmar melhores acordos e políticas em prol da conservação, direcionando as leis de proteção às espécies ameaçadas e seus ecossistemas de forma mais amplas e uniformes entre as diferentes esferas do governo.

CONCLUSÃO GERAL

Para abordar ou testar teorias ecológicas não falta aos trópicos e, especialmente ao Brasil, diversidade biológica e heterogeneidade espacial, devido às dimensões continentais do país. Logo, os ecólogos, biogeógrafos, geógrafos, conservacionistas e afins encontram grandes dificuldades para adequar teoria e prática, frente às condições de grandes dimensões no conjunto de variáveis e de dados para representar significativamente essa diversidade.

Em “O conceito de Cerrado”, Coutinho (1978) discute a “falta de uniformidade ou continuidade no emprego dos termos que definem o Cerrado brasileiro”, reconhecendo essa como a “causa da dificuldade para comparação de dados ou observações na literatura”. Entretanto, a dificuldade de encontrar um termo adequado para designar algo surge quando de fato não existe um consenso sobre a natureza do objeto. Talvez, Coutinho (1978) tenha se equivocado na “mirada”, olhou para o problema da terminologia quando poderia ter apontado para o problema ecológico.

Apesar de ser recorrente a ideia de que a conceituação de cerrado por Coutinho (1978) represente um *continuum* em referência a Gleason, ele omite ou não faz qualquer referência a essas teorias. Da mesma forma que Coutinho (1978) questiona os termos de conceituação do cerrado que não abrangem a diversidade fisionômica e florística, há que se questionar também o uso do termo ecótono na definição conceitual do “complexo floresta-ecótono-campo”, que remete a ideia de comunidades-tipo separadas por transição, ideia que se alinha a teoria de contraposição a ideia de *continuum*. Entretanto, a ideia de descontinuidades, ou transição, permanece como ponto de variação da similaridade, porém não acompanha a ideia de separação entre comunidades-tipo (McIntosh 1993). Por outro lado, Coutinho (1987), diz ainda que savanas apresentam “a mais ampla gama de características fisionômicas e estruturais

intermediárias, dependendo de condições ecológicas, em cada ecossistema de cerrado, se aproximando ora mais do ótimo campestre, ora do florestal”. Assim, no cerrado o termo ecótono poderia ser simplesmente substituído por formação savânica, savana (em maior escala) ou por apenas transição em escala fina, considerando limite de habitats ou ecossistemas. Dessa forma, permite-se considerar que fisionômica e florísticamente as formas que constituem o cerrado apresentam variações contínuas na riqueza, diversidade de espécies e filogenética em diferentes escalas (alfa, beta e gama), de acordo com os resultados encontrados por nós.

Coutinho (1978) considera ainda que condições químicas e físicas do solo podem limitar em grandes mancha a instalação de uma floresta xeromorfa, e aí se instalariam formas de vegetação de cerrado campestre. Portanto considera que se tais limitações forem tênues, ou não existirem, a tendência nessa área seria o desenvolvimento de um cerrado s.s ou cerradão, predominando formas arbustivo-arbóreas (Coutinho 1978). Entretanto, essa ideia parece essencialmente determinística, mais relacionada ao conceito de sucessão monoclimática, que deveria ter sido superada, diante das constatações do efeito da estocasticidade e história evolutiva. Considerando a interação entre as espécies, estocasticidade, perturbações, invasibilidade, entre outros processos que influenciam a estrutura das comunidades, é improvável que se consiga controlar todas as variáveis em campo de forma a testar essa hipótese, ainda mais considerando-se a delimitação de áreas homogêneas em um ambiente inteiramente fragmentado por diferentes usos da terra e ocupação humana.

No gradiente parcial analisado “campo-savâna” na Estação Ecoógica de Itirapina, assim como Coutinho (1978) encontramos que elementos da flora savânica e campestre são compartilhadas em diferentes escalas, de forma que os processos regionais de dispersão e locais de competição ou histórico de perturbação se diferenciam em

determinadas condições e refletem na estrutura da vegetação em escala mais ampla. Assim, visto que processos ecológicos, históricos e estocásticos ocorrem em diferentes escalas de tempo e espaço, por que não considerar as classificações (sendo elas necessárias) de acordo com a heterogeneidade do ponto de vista da heterogeneidade da paisagem? Metzger (2001) propôs a conceituação de paisagem como “mosaico heterogêneo formado por unidades interativas, sendo essa heterogeneidade existente para pelo menos um fator, segundo um observador e uma determinada escala de observação”. Assim, comparativamente e de forma prática, podemos conceituar o Cerrado em escala ampla como *continuum* de formações campestres-savânicas-florestais compostas por unidades interativas que representam processos locais ecológicos e evolutivos e/ou sob influência de processos estocásticos regionais (de dispersão), sendo a sua classificação determinada segundo um observador e segundo as diferentes escalas de observação possíveis (de regional a local). As escalas de observação possíveis devem designar a classe na escala biogeográfica (e.g. Domínio), regional (parte do continuum/ formação), local (ecossistema/habitat).

É preciso ressaltar que ultimamente muitos esforços têm sido feitos no sentido de desenvolvimento de teorias de metacomunidades, que consideram a influência da escala nos processos ecológicos, estocásticos e históricos que refletem na composição, estrutura e diversidade da vegetação (Leibold et al. 2004). Além disso, uma miríade de medidas de diversidade e similaridade tem sido propostas para classificação e definição de áreas relevantes para conservação (Magurran e McGill 2010). Entretanto, ainda existem limitações no tratamento de processos influenciados por diferentes escalas espaço-temporais

Considerando a heterogeneidade espacial atual, o estado de fragmentação dos ecossistemas naturais, a ampla gama de condições e variáveis ambientais, fica uma

incerteza retóricas: talvez não seja possível definir uma forma generalizada de buscar padrões em comunidades diante desse contexto.

Ainda é necessário esclarecer as ambiguidades, dúvidas e indefinições da Ecologia de Comunidades até que seja possível estabelecer um consenso sobre metodologia e conceitos. Essas indefinições, não geram apenas confusão de terminologia e dificuldades na busca de informações. Na prática é um problema que tem comprometido ações conservacionistas, tomada de decisão e definição de estratégias políticas. A terminologia indefinida e conceitos truncados não tem permitido por exemplo que fique claro a importância de transições naturais como áreas que contribuem com significativamente para manutenção da biodiversidade em escala regional. Isso implica em limitadas ações de conservação ou legislação para as espécies de áreas heterogêneas. Por outro lado, em escala local, a confusão na definição do habitat de espécies ameaçadas baseado em bioma, ou domínio não garante o refinamento de informações sobre especificidade de habitats que permitiriam melhor panorama de sua distribuição espacial, tamanho populacional e, portanto, de nível de ameaça. Ainda, informações sobre habitats permitiriam melhor definição de ações de conservação. Dessa forma, uma melhor definição nas classificações do habitat das espécies em diferentes escalas nos permitiria ampliar as esferas da tutela ambiental, bem como ganharíamos tempo no estabelecimento de ações de conservação. Assim, frente a intensa taxa de extinção, o tempo urge e qualquer mudança de paradigma que nos faça ganhar tempo, contribuirá efetivamente para a conservação da biodiversidade

Apesar dos esforços empreendidos em estabelecer estratégias de prioridades e metas ambiciosas para barrar uma condição crítica de extinção de espécies em um futuro próximo, não temos sido tão bem sucedidos e, a lista de espécies ameaçadas vem aumentando em grandes proporções. Milhões de dólares têm sido gastos anualmente

para se avaliar e reavaliar o risco de extinção de espécies da flora e da fauna (Rondini et al. 2013). Entretanto, a velocidade da conservação no resgate de espécies em risco é desigual, de forma que a velocidade para se avaliar e buscar formas de conservação in situ e ex situ é muito menor do que a taxa de destruição de habitats e de extinções em larga escala (Martinelli e Moraes 2013).

Talvez, estejamos incorrendo no erro de seguir o nosso comportamento natural de classificar com base em padrões homogêneos, e estabelecer estratégias e políticas de conservação da biodiversidade com base em classes de ambientes homogêneos. Porém, se a conservação se preocupa em garantir a diversidade, ou seja, a maior variedade de formas, organismos e informações (genéticas e ecológicas) logo, o olhar conservacionista deveria estar atento à heterogeneidade. Nesse caso, a definição de áreas de proteção deveriam considerar situações de maior dissimilaridade, conservando o maior grupo de diferenças (Jurasinski et al. 2012).

Entretanto, parece um contrassenso que as ações prioritárias de conservação em nível global, regional e nacional reflitam a ideia de priorizar a conservação de “comunidades-tipo” homogêneas, a partir da definição mundial de biomas. Pois nessa escala, são perdidas muitas informações de heterogeneidade espacial que seriam detectadas nas escalas mais finas do que 1 milhão de Km². Assim, considerar a heterogeneidade em menor escala nas classificações de habitats e ecossistemas, bem como reconhecer áreas amplas heterogêneas como prioritárias para conservação devem envolver o desenvolvimento de uma nova perspectiva teórica e prática. Apesar de que atualmente as tecnologias geoespaciais estejam muito bem desenvolvidas, bem como as tecnologias da informação, ainda os procedimentos se baseiam em classificações homogêneas de grandes áreas. Dessa forma, evidentemente as informações mais refinadas da heterogeneidade biogeográfica são perdidas.

O conhecimento da história natural e biogeografia, alcançava descrições mais precisas de refúgios ecológicos, áreas transicionais complexas e relações evolutivas das espécies nessas condições, o que as classificações generalistas atuais não permitem alcançar. Assim, prioridades de conservação centradas em unidades homogêneas, na escala de ecossistemas, fatalmente excluem informações de heterogeneidade que centralizam endemismos e, portanto, deixam no campo das exceções a tutela ambiental dessas áreas. Logo, as políticas, ações e prioridades de proteção de habitats inclusos em áreas heterogêneas são também tratadas de forma heterogênea pelo órgãos públicos e fiscalizadores. Assim, a proteção dessas áreas fica ao “gosto do freguês”, dependendo da política de cada estado.

Além disso, o conhecimento da diversidade natural no nosso país (e possivelmente, no mundo) tem sido aparentemente pouco aproveitado e perdido juntamente com o desaparecimento dos últimos naturalistas. Uma mudança de paradigma, idealmente voltado para a prioridade de conservação de áreas heterogêneas permitiria o alcance de investimentos para o desenvolvimento da história natural e um mapeamento biogeográfico refinado, para além das classificações generalistas, baseadas por exemplo no controverso conceito de bioma.

Portanto, a “crise de extinção” não deve ser tratada como uma “crise dos biomas”, talvez a “crise de extinção” esteja mais relacionada à “crise da história natural”.

Finalmente, o estudo e mapeamento da heterogeneidade espacial e seu reconhecimento como essencial para a manutenção das relações ecológicas e evolutivas das espécies, pode firmar melhores acordos e políticas em prol da conservação, direcionando as leis de proteção às espécies ameaçadas e seus ecossistemas de forma mais amplas e uniformes entre as diferentes esferas do governo.

Esta discussão, portanto, não poderia se encerrar senão da mesma forma como se iniciou. Diante de tantas incertezas e dúvidas, por onde começar?! Seguramente, a melhor resposta seria em investimentos de esforços, estudo e recursos em integrar o conhecimento da biogeografia, ecologia e conservação. Entretanto, isso requer um retorno até a história natural. Seria nesse momento preciso dar dois passos atrás para dar um passo a frente no futuro: um investimento em disciplinas de história da ecologia, e em definições biogeográficas mais refinadas considerando a heterogeneidade de um país megabiodiverso como o Brasil, pode ser o primeiro passo. O segundo passo está em não ceder à forte pressão de um sistema produtivista (em termos de publicações em grande volume e velocidade) como justificativa para não olhar para a história e não integrar o conhecimento de diferentes áreas. Dessa forma é possível dar um passo a frente no sentido de não perpetuar a prática do conhecimento altamente fragmentado entre os jovens estudantes das ciências naturais, sem desperdiçar a oportunidade da reflexão e partilha de experiências de campo, conhecimentos teóricos e sobre a vida entre os jovens e os pesquisadores experientes. Dessa forma incorremos menos no erro de nos perguntar apenas retoricamente: *Quo Vadis?! (O que há de novo?)*.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ab'Saber, A. N. (1975). A escultura da Terra. Domínio Morfoclimáticos. Edart/Funbec
- Bell G. (2001). Neutral macroecology. *Science* 293: 2413-2418
- Bertoni JEA, Toledo Filho DV, Leitão Filho HF, Franco GADC, Aguiar OT (2001) Flora arbórea e arbustiva do cerrado do Parque Estadual de Porto Ferreira (SP). *Revista do Instituto Florestal* 13: 169-188.
- Butchart, S.H. et al. (2007). Improvements to the Red List Index. *PLoS ONE* 2(1): 1164-1168.
- Camarero JJ, Fortin JM (2006) Detección Cuantitativa de fronteras ecológicas y ecotonos. *Ecossistemas* 15 (3): 76-87
- Caspary, M. and Affolter, J. (2013) Effects of removing exotic invasive species from the ecotones of two granite rock outcrops in the southeastern Piedmont of the United States. *Management of Biological Invasions* 4 (3): 235-247.
- Castro AAJ (1987) Florística e fitossociologia de um cerrado marginal brasileiro, Parque Estadual de Vassununga. Dissertation, Universidade Estadual de Campinas.
- Cavassan O (1990) Florística e fitossociologia da vegetação lenhosa em um hectare decerrado no Parque Ecológico Municipal de Bauru (SP). Dissertação. Universidade Estadual de Campinas.
- Clements, F. E. (1936). Nature and structure of the climax. *Journal of Ecology* , 252-284
- Clements, F.E. 1949. *Dynamics of Vegetation*. New York, The H.W. Wilson Co.
- Clements, F. E. (1907). *Plant physiology and ecology*. New York: Henry Holt

Clements FE (1905) *Research methods in ecology*. University of Nevada, Lincoln.

Connor, E. F. & Simberloff, D. (1984). Neutral models of species cooccurrence patterns. In *Ecological Communities : Conceptual Issues and the Evidence* (ed. D. R. Strong, Jr., D. Simberloff, L. G. Abele and A. B. Thistle), pp. 3 16-33 I. Princeton University Press, Princeton, New Jersey

Coradin, L. *Espécies exóticas invasoras: situação brasileira*. Ministério do Meio Ambiente, Secretaria de Biodiversidade e Florestas. – Brasília: MMA, 2006. 24p.

Coutinho LM (2006) O Conceito de bioma. 2006 *Acta bot. Brass.* 20: 13-23

Coutinho LM (1978) O conceito de cerrado. *Revista Brasileira de Botânica*. 1 (1):17-23.

Coutinho LM (2002) O bioma do cerrado. In: Klein AL (org), *Eugen Warming e o Cerrado Brasileiro: Um Século Depois*, pp.77-91. Editora UNESP, São Paulo.

Crisci, J.V. 2001. The voice of historical biogeography. *Journal of Biogeography*, 28: 157–168

Croizat, L. 1964. *Space, time, form: the biological synthesis*. Publicado pelo autor, Caracas.

D'Antonio CM, Vitousek PM (1992) Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23:63–87

Daubenmire R (1966) *Vegetation: identification of typical communities*. *Sci* 151:291–298

Davies, K. F., P. Chesson, S. Harrison, B. D. Inouye, B. A. Melbourne, and K. J. Rice. (2005) Spatial heterogeneity explains the scale dependence of the native–exotic diversity relationship. *Ecology* 86:1602–1610.

Delgado JM. et al. (2006) Plano de manejo integrado das unidades de Itirapina-SP. IF Sér. Reg., São Paulo 27: 1-153.

Delgado JN, Arroyo NL, Arevalo JR, Fernandez-Palacios JM (2007) Edge effects of roads on temperature, light, canopy closure, and canopy height in laurel and pine forests (Tenerife, Canary Islands). *Landsc Urban Plan* 81: 328–340

Dodonov P, Harper KA, Silva Matos DM (2013) The role of edge contrast and Forest structure in edge influence: vegetation and microclimate at edge in the Brazilian cerrado. *Plant Ecol* 214:1345-1359

Eiten G. (1968) Vegetation forms. *Boletim de Instituto de Botanica* 4, 1–88.

Egerton, F. N. (1983) The history of ecology: achievements and opportunities, Part One. *J. Hist. Biol.*, 16, 259

Elton, C.S. (1958) The ecology of invasions by animals and plants. Methuen, London

Elton, C. (1946) Competition and the structure of ecological communities. *J. Anim. Ecol.* 15(1):54-68.

Fortin MJ, Olson RJ, Ferson S, et al. (2000) Issues Related to the Detection of Boundaries. *Landscape Ecol* 15: 453-466.

Freitas, S R, Sousa, C.O.M, Boscolo, D., Metzgr (2014) How are native vegetation and reserves affected by different road types in Southeastern of Brazilian State? *Oecologia Australis* 17(4): 447-45.

Fridley JD, Brown RL, Bruno JF. (2004) Null models of exotic invasions and scale dependent patterns of native and exotic richness. *Ecology* 85:3215–22

Frontier, S. (1987) Applications of fractal theory to ecology. In *Developments in Numerical Ecology* (eds P. Legendre and L. Legendre), Springer-Verlag, Berlin, pp. 335–78.

- Gaston K J, Blackburn T M (1996) *Proc R Soc London Ser B* 263:235–240
- Gleason H. A. 1917. The structure and development of the plant association. *Bull. Torrey Bot. Club* 44: 463-481.
- Gleason H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bull. Torrey Bot. Club* 53: 7-26.
- Gleason H. A. 1939. The individualistic concept of the plant association. *Amer. Midl. Nat.* 21: 92-110.
- Gimingham, C. H. 1961. North European heath communities; a network of variation. *Jour. Ecol.* 49: 655-694.
- Giannotti E (1988) Composição florística e estrutura fitossociológica da vegetação de cerrado e de transição entre cerrado e mata ciliar da Estação Experimental de Itirapina, SP. Dissertation, Universidade Estadual de Campinas.
- Goodall, D. W. 1954. Objective methods for the classification of vegetation. III. An essay in the use of factor analysis. *Austral. J. Bot.* 1:39-63
- Harper KA, Macdonald SE, Burton PJ, Chen JQ, Brosnoff KD, Saunders SC, Euskirchen ES, Roberts D, Jaiteh MS, Esseen PA (2005) Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conserv Biol* 19:768–782
- Harris LD (1988) Edge effects and Conservation of Biotic Diversity. *Conserv Biol* 2:330-332
- Harvey, P.H. & Rambaut, A. (2000) Comparative analyses for adaptive radiations. *Philosophical Transactions of the Royal Society Series B*, 355, 1599-1606.
- Haydon, D. T., Radtkey, R. R.; Pianka, E. R. Experimental biogeography: interactions between stochastic, historical, and ecological processes in a model archipelago. Pp. 117-130, in: RICKLEFS, Robert E.; SCHLUTER, Dolph (eds.). *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives.*

Chicago: University Chicago Press, 1994

Hillebrand H and Bleckner T (2002) Regional and local impact on species diversity – from pattern to processes. *Oecologia* 132: 479–491.

Hoekstra, J.M., Boucher, T.M., Ricketts, T.H. & Roberts, C(2005) Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection. *Ecology Letters* 8, 23–29.

Holland MM, Risser PH, Naiman RJ (1991) *Ecotones: The Role of landscape boundaries in the management and restoration of changing environments*. Chapman and Hall. New York.

Hubbell, S.P. (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*, Princeton University Press, Princeton.

Hutchinson, G. E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22:15–427.

Davis MA, Grime JP and Thompson K (2000) Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88: 528–534.

IUCN. World Conservation Union. *Guidelines for Using of IUCN Red List Categories and Criteria*, version 10.1, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN, 2013. Acessado em 2014.

Jax, K. (2011). Stabilizing a Concept. *Ecology Revisited*, 161-170.

Jurasinski G, Beierkuhnlein C (2006) Spatial patterns of biodiversity: assessing vegetation using hexagonal grids. *Proc R Ir Acad Biol Environ* 106B:401–411

Köppen W (1948) *Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra*. Mexico-Buenos Aires: Fondo de cultura econômica, pp 478.

Lambert, J. M. ; Dale, M.B (1964) The use of statistics in phytosociology. *Advan. Ecol. Res.* 2: 59–99. London 1964.

- Lawton, J. H. (1999). Are there general laws in ecology? *Oikos*, 84(2), 177-192.
- Legendre P, Borcard D, Peres-Neto P. (2005) Analysing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecol Monogr* ;75:435-450.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F. *et al.* (2004). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol. Lett.*, 7, 601–613.
- Lambrinos, J. G. (2006) Spatially variable propagule pressure and herbivory influence invasion of chaparral shrubland by an exotic grass. *Oecologia* 147:327–334
- Longman, K.A. & Jeník, J. (1992) Forest-savanna boundaries: general considerations. Pp. 3-20. In: P.A. Furley, J. Proctor, J.A. Ratter (eds.). *Nature and dynamics of forest-savanna boundaries*. London, Chapman & Hall.
- Magurran, A. (ed.) & McGill, B. J. (ed.) 2010 *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. Oxford: Oxford University Press.
- Magurran AE (2004) *Measuring Biological Diversity*, 3rd edn. Blackwell, Oxford.
- Martinelli, G; Moraes, M.A. *Livro vermelho da flora do Brasil*. Rio de Janeiro: Andrea Jakobsson; Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2013, 1100 pp.
- Martins, C R, Hay, J D V, Walter, B M T , Proença, C E B, Vivaldi, L J. (2011) Impacto da invasão e do manejo do capim-gordura (*Melinis minutiflora*) sobre a riqueza e biomassa da flora nativa do Cerrado sentido restrito *Revista Brasil. Bot.*, V.34, n.1, p.73-90.
- McIntosh, R. P. (1995) H. A. Gleason's individualistic concept and theory of animal communities: a continuing of controversy. *Biol. Rev.* 70: 317-357.

McIntosh R. P. (1993) The continuum continued: John T. Curtis' influence on ecology. In John T. Curtis : Fifty Years of Wisconsin Plant Ecology Research (ed. J. Fralish), pp. 95-122. Transactions of Wisconsin Academy of Sciences Arts and Letters Special Issue. Madison, Wisconsin

Metzger, J.P. (2001) O que é ecologia de paisagens? *Biota Neotrop.* 1(1/2)

Morrone, J.J. (2004) *Homología biogeográfica: las coordenadas espaciales de la vida*. Cuadernos del Instituto de Biología 37, Instituto de Biología, UNAM, México D.F.

Mueller-Dombois, D. & Ellenberg, H. (1974) *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. New York, John Wiley & Sons, Inc.

Naiman RJ, Décamps H, (1990) *Ecology and Management of Aquatic Terrestrial Ecotones*. Paris, Carnforth (UK): UNESCO, Parthenon Publishing Group.

Nelson, G. J.; Platnick, N. I. (1980) A vicariance approach to historical biogeography. *BioScience*, 30(5): 339-343

Odum, E. P. (1969). The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262-270.

Pauchard, A, Alaback, P (2004) Influence of elevation, land use, and landscape context on patterns of alien plant invasions along roadsides in protected areas of south-central Chile. *Conservation Biology* 18: pp. 238-248

Pires, B.S.; Dias Junior, M. de S.; Rocha, W.W.; Araujo Junior, C.F.; Carvalho, R. de C.R. (2012) Modelos de capacidade de suporte de carga de um Latossolo Vermelho-amarelo sob diferentes usos e manejos. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*, v.36, p.635-642.

Pivello, V.R. (2011) Invasões Biológicas no Cerrado Brasileiro: Efeitos da Introdução de Espécies Exóticas sobre a Biodiversidade. *Ecologia*. INFO 33.

Rathke, B. (1984) Patterns of flowering phenologies: testability and causal inference using a random model. In *Ecological Communities : Conceptual Issues and the Evidence* (ed. D. R. Strong, Jr, D. Simberloff, L. C. Abele and A. B. Thistle), pp. 383-393. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Rejmánek, M. (2011) Invasiveness. *Encyclopedia of biological invasions* (ed. by D. Simberloff and M. Rejmánek), pp. 379–385, University of California Press, Berkeley.

Richardson, D.M. & Rejmánek, M. (2011) Trees and shrubs as invasive alien species – a global review. *Diversity and Distributions*, 17, 788–809.

Richardson, J. L. (1980) The organismic community: resilience of an embattled ecological concept. *BwScience* 30, 465-47 1

Rizzini, C.T.; Heringer, E.P. (1966) Estudo sobre os sistemas subterrâneos difusos de plantas campestres. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 38:85-112.

Rizzini, C.T. (1963) O fator edáfico na formação do xilopódio de *Mimosa multipinna* Benth. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 35:75-77.

Rodríguez, J.P. et al. (2011). Establishing IUCN Red List criteria for threatened ecosystems. *Conservation Biology* 25(1): 21-29.

Romariz, D. A. A vegetação. In: AZEVEDO, A. Brasil – A terra e o homem - As bases físicas. 2.ed. São Paulo: Companhia Editora Nacional, (1972) v.1. p.521-548

Rondinini, C., Di Marco, M., Visconti, P., *et al.* (2013). Update or outdate: long-term viability of the IUCN Red List. *Conserv. Lett*

Perry JN (1995) Spatial analysis by distance indices. *J Anim Ecol* 64: 303-314.

Pitman, N. C. A., J. W. Terborgh, M. R. Silman, P. Nuñez V., D. A. Neill, C. E. Cerón, W. A. Palacios, and M. Aulestia (2001) Dominance and distribution of tree species in two upper Amazonian terra firme forests. *Ecology* 82: 2101–2117.

- Santos, M J (1985) “Introdução à Biogeografia”. Boletim de Geografia - UEM. p. 59-68
- Schoener, T. W (1986). Mechanistic approaches to community ecology: a new reductionism. *American Zoologist*, 26: 81-106
- Schoener, T. W (1974). Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 21-39
- Senft A (2009) Species Diversity Patterns at Ecotones Dissertation, University of North Carolina.
- Simberloff D, Rejmánek M (2011) Encyclopedia of biological invasions. University of California Press, Berkeley, CA, 765pp.
- Simberloff, D. (2009) The role of propagule pressure in biological invasions. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 40, 81–102.
- Simberloff, D. (1980) A succession of paradigms in ecology: essentialism to materialism and probabilism. *Synthese* 43, 79-93.
- Strayer DL, Power ME, Fagan WF, Pickett STA, Belnap J (2003) A Classification of Ecological Boundaries. *BioScience* 53(8): 723-729
- Tilman D. (2004) Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 101: 10854–10861.
- Walter, H. 1986. Vegetação e Zonas Climáticas. São Paulo, E.P.U. Ltda.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21:213–251
- Whittaker, R.H. 1956. Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecol. Monogr.* 26: 1–80.