

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA - INPA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
ECOLOGIA

DINÂMICA ESTRUTURAL DE UMA SAVANA
AMAZÔNICA SOB DIFERENTES REGIMES DE
QUEIMADA

YGO SILVESTRE DE DEUS

Manaus, Amazonas

Julho, 2011

YGO SILVESTRE DE DEUS

DINÂMICA ESTRUTURAL DE UMA SAVANA
AMAZÔNICA SOB DIFERENTES REGIMES DE
QUEIMADA

ORIENTADORA: Dr^a TÂNIA M. SANAIOTTI

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Biologia (Ecologia).

Manaus, Amazonas

Julho, 2011

RELAÇÃO DA BANCA JULGADORA DO TRABALHO DE CONCLUSÃO ESCRITO E
DA DEFESA DE MESTRADO

TRABALHO DE CONCLUSÃO ESCRITO

William Arthur Hoffmann

North Carolina State University Raleigh – NC State University

Parecer: APROVADO

Izildinha de Souza Miranda

Universidade Federal Rural da Amazônia - UFRA

Parecer: APROVADO COM CORREÇÕES

John Du Vall Hay

Universidade de Brasília - UnB

Parecer: NECESSITA REVISÃO

DEFESA DE MESTRADO

Flávia Costa

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA

Parecer: APROVADO

Niwtton Leal Filho

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA

Parecer: APROVADO

José Júlio de Toledo

Parecer: APROVADO

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA

FICHA CATALOGRÁFICA

D486

Deus, Ygo Silvestre de
Dinâmica estrutural de uma savana amazônica sob diferentes regimes de
queimadas /
Ygo Silvestre de Deus. --- Manaus : [s.n.],2011.
xiii, 45 f. : il.

Dissertação (mestrado) -- INPA, Manaus, 2011
Orientador : Tânia M. Sanaiotti
Área de concentração : Ecologia

1. Savanas – Amazônia. 2. Dinâmica estrutural. 3. Queimadas. 4. Espécies
Florestais. 5. Espécies savânicas. 6. Fitofisionomias. I. Título.

CDD 19. ed. 574.52642

Sinopse:

Foi estudada a dinâmica estrutural de uma savana amazônica sob diferentes regimes de queimada e as diferentes respostas das espécies savânicas e florestais.

Palavras-chave: fitofisionomia, árvores, caminhos sucessionais, estabilidade, mudança,

AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Ciência e Tecnologia (CNPq) pela bolsa de mestrado e pela bolsa de produtividade em pesquisa da orientadora. Ao grupo Fitogeografia da Amazônia do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e a Neotropical Grassland Conservancy (NGC) pelo auxílio financeiro ao projeto de pesquisa. Ao Programa de Pós – graduação em Ecologia do INPA por disponibilizar a estrutura para a realização desse estudo. A minha mãe Marlene Silvestre de Deus e minha irmã Julia Silvestre de Deus pelo apoio incondicional, a Valéria Noronha Bandeira de Oliveira pelo grande apoio e incentivo no início dessa empreitada, a Keyssiane Pereira Maduro pelo apoio na edição desta dissertação, ao Dr William Magnusson pelo apoio e grandes sugestões e a minha amiga Dra Tânia Sanaiotti que conduziu ao meu lado esse projeto.

RESUMO

A dinâmica existente entre savanas e florestas é objeto de estudo em diversas regiões tropicais do planeta. Na Amazônia, foram levantadas muitas evidências dessa dinâmica, permitindo a elaboração de hipóteses para explicar a especiação e extinção de muitos organismos biológicos no passado. No presente, as perspectivas de climas mais secos e intensificação dos efeitos antrópicos na Amazônia sugerem um processo de savanização da floresta na conjuntura do aquecimento global. Nós utilizamos parcelas permanentes em savanas e florestas no mosaico vegetacional da região de Alter do Chão, Santarém, Pará; para tentar compreender a dinâmica da sucessão da savana para a floresta. Desse modo avaliamos a dinâmica estrutural da vegetação arbórea em um período com presença e outro com ausência de queimadas, a contribuição de espécies savânicas e florestais nessa dinâmica e como as árvores se estabelecem e chegam a recrutar para o estrato arbóreo na savana. As queimadas mantêm ou reduzem a vegetação arbórea, sendo assim as árvores necessitam de intervalos sem queimadas para se desenvolverem. Todavia, na ausência de queimadas, as espécies florestais se desenvolvem mais rápidas que as espécies savânicas, contribuindo para um rápido adensamento da savana. Existem espécies florestais de transição que promovem alterações ambientais para a entrada de novas espécies florestais mais duradouras. A presença de moitas beneficia a entrada dessas espécies florestais e também de quase metade das espécies savânicas, mas espécies tipicamente amazônicas não participaram do primeiro estágio de sucessão.

ABSTRACT

Vegetation structural dynamics in an Amazonian savanna under different fire regimes

Savanna-forest dynamics have been studied in many tropical regions of world. Drought combined with anthropogenic effects may increase the coverage of Amazonian savannas under predicted global-warming scenarios. We used permanent plots in a vegetation mosaic in the Alter do Chão region, Pará State, Brazil, to investigate savanna-forest succession dynamics. We assessed the tree structural dynamics and species composition in periods with and without fires, to evaluate how establishment of forest and savanna trees. Fires maintain or reduce tree recruitment, and periods without fire are necessary to increase tree cover. However, forest species grow faster than savanna species during periods without fires, and this result in quick savanna encroachment. Species typical of the savanna-forest boundary provide conditions for establishment of long-live forest species by clump formation pathway. But species typical of Amazonian secondary forests participated little in the early successional stages.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	viii
APRESENTAÇÃO.....	1
OBJETIVOS.....	3
MANUSCRITO DO ARTIGO.....	6
CONCLUSÃO.....	28
REFERÊNCIAS.....	28
APÊNDICES.....	34

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Mapa da área de estudo.....	23
Figura 2 – Abundância média das espécies em parcelas de savana (S) e floresta (F).....	23
Figura 3 – Ordenação das espécies da parcela Q ₁	24
Figura 4 – Densidade absoluta e relativa e área basal absoluta e relativa ao longo dos anos na parcela Q ₁	25
Figura 5 – Mudança na cobertura de espécies florestais e savânicas nas parcelas S sobre 10 anos em diferentes regimes de queimada.....	26
Figura 6 – Local de estabelecimento e recrutamento das espécies arbóreas.....	27
Apêndice A – Relação da cobertura arbórea e área basal entre as parcelas Q ₁ e S ₁	34
Apêndice B – Cobertura de savana no local de estabelecimento das espécies arbóreas.....	34
Apêndice C – Distância da borda da moita no recrutamento das espécies arbóreas.....	35
Apêndice D - Abundância nas 40 parcelas em florestas das espécies arbóreas registradas na parcela Q ₁ durante o período estudado.....	35
Apêndice E - Distribuição de frequência nas 40 parcelas em florestas das espécies arbóreas registradas na parcela Q ₁ durante o período estudado.....	36
Apêndice F - Abundância das espécies arbóreas nas 40 parcelas em savanas.....	36
Apêndice G - Distribuição de frequência nas 40 parcelas em savana.....	38

APRESENTAÇÃO

A existência de enclaves de savana em meio à floresta tropical úmida no bioma Amazônia desperta o interesse de vários pesquisadores há muito tempo, na tentativa de formularem hipóteses para elucidar a questão.

A maioria dos estudos considera a alternância na extensão de florestas e savanas ao longo das variações climáticas ocorridas no Pleistoceno e no Holoceno (Prance, 1996). Contudo, Kubtzki (1983) acredita que as savanas na Amazônia não correspondem a enclaves da vegetação de Cerrado, mas provém de um tipo de savana neotropical generalizada, hipótese que ganha força em outros estudos (Miranda e Carneiro-Filho, 1994; Vieira et. al., 2004). Além disso, Kubtzki (1983) demonstra o potencial de dispersão para longas distâncias das espécies lenhosas das savanas amazônicas, as quais seriam capazes de colonizar áreas propícias distantes entre si, o que dispensaria a existência de um contínuo de vegetação aberta para a formação das savanas isoladas em meio à floresta.

De fato, savanas edáficas e climáticas ocorrem no bioma Amazônia (Myers, 1936; Beard, 1956; Eiten, 1982, Rizzini, 1997), sugerindo que as condições ambientais nesses locais, como presença no solo de camadas lateríticas superficiais e longos períodos secos inviabilizam o estabelecimento da floresta. É sabido que a ruptura da camada laterítica favorece o estabelecimento de árvores (San José e Fariñas, 1983). Todavia a existência de longa estação seca não é suficiente para manter savanas, pois existem florestas secas em diversos locais de estiagem prolongada (Rizzini, 1997; Pennington et al., 2000).

No Cerrado existem duas linhas de pensamento para explicar sua origem. A primeira postula que as savanas são ecossistemas induzidos pela atividade antrópica, baseada na observação de espécies adaptadas ao regime de queimadas, o que sugere que savanas provêm de florestas secas sob a influência do fogo. A segunda defende a origem natural das savanas, embasada na ocorrência desses ecossistemas em áreas apenas recentemente colonizadas pelo homem e na descoberta de fósseis de grandes mamíferos que habitavam florestas abertas no final do Pleistoceno (Ledru, 2002).

Rizzini (1997) defende a origem antrópica de algumas savanas, mas enfatiza a importância das alterações climáticas globais do passado para intensificar o efeito do fogo na formação de savanas. Afirmando que se não fosse a existência de climas mais secos durante o Holoceno, o

fogo não seria capaz de formar savanas como as atuais, com árvores e subarbustos esclerofilos.

Em contraposição De Vivo e Carmignotto (2004) acreditam que do início ao meio do Holoceno a Terra passou por um período com maior pluviosidade do que o existente no fim do Pleistoceno, o que pode ter gerado adensamento das espécies arbóreas nas formações vegetais abertas. Relatam que esse intervalo de grande precipitação é bem aceito no continente africano, mas não é consensual para a América do Sul. Alguns pesquisadores defendem que o início do período úmido no continente sul-americano ocorreu somente no meio do Holoceno.

Independente se o intervalo das grandes chuvas tenha ocorrido no meio ou apenas recentemente no Holoceno, o importante é considerarmos que tanto a Floresta Amazônica quanto a Mata Atlântica estariam atualmente sobre condições ótimas, enquanto florestas secas como a Caatinga e o Chaco se tornariam florestas semidecíduas (De Vivo e Carmignotto 2004).

Sanaiotti et al. (2002) detectaram variações durante o Holoceno entre fitofisionomias mais lenhosas e paisagens mais herbáceas na cobertura do solo dos enclaves de savanas amazônicas de Humaitá, Carolina, Amapá, Roraima e Redenção enquanto as savanas de Alter do Chão e Chapada dos Parecis foram mais constantes, com predomínio de gramíneas. Esta variação pode ser reflexo da diferenças no regime de queimadas nessas áreas.

Prance (1996) diz que muitos dos remanescentes de savana na Amazônia teriam sido substituídos no decorrer do Holoceno se não fosse à intervenção humana. O fogo antrópico é provavelmente o responsável por muitas das variações temporais na densidade de árvores dentro do intervalo de tempo da existência humana (Hoffmann e Miranda, 2002).

Nas condições climáticas atuais e na ausência de queimadas, as savanas poderiam manter sua identidade florística, mas sofreriam grande adensamento dos indivíduos lenhosos e conseqüentemente forte redução das áreas cobertas por gramíneas (De Vivo e Carmignotto 2004).

Henriques e Hay (2002) apesar de considerarem pertinente a hipótese de que as diferentes fitofisionomias do cerrado sejam estágios sucessionais do cerradão, eles relatam que não há fortes evidências para fazer essa afirmação. Destacam que serão necessários estudos de longa

duração para afirmar que a fisionomia de savana é resultado de queimadas de uma cobertura florestal original.

Henriques e Hay (2002) chamam a atenção para a carência de trabalhos de longa duração em ambientes de savana no Brasil. Estudos de longa duração são importantes em savanas, pois em ecossistemas que queimam regularmente as taxas vitais explicam pouco sobre a dinâmica da população de árvores quando medidas pontualmente, sendo necessário o monitoramento sequencial da população nas diferentes fases climáticas, juntamente com o impacto do fogo nos indivíduos (Barbosa, 2001).

Os estudos de longa duração nos proporcionam maior clareza das tendências das comunidades biológicas frente a diversos fatores como alterações climáticas, impactos antrópicos e frequência de queimadas. Possibilitando maiores subsídios para ações de manejo e conservação das comunidades estudadas.

Com a perspectiva de aumento na frequência de eventos de seca extrema (Fearnside, 2006), de constantes queimadas na interface dos biomas Amazônia e Cerrado e considerando que existem enclaves de savana no interior da floresta amazônica, é fundamental compreendermos como as espécies arbóreas de savana se comportam mediante a presença ou ausência de fogo ao longo dos anos. Isto porque a savana pode ampliar dramaticamente sua área sobre a floresta úmida nestas condições, provocando um sistema de retroalimentação positiva secas/queimadas x savanização (IPCC, 2007). Coimbra-Filho e Câmara (1996) sugeriram que constantes queimadas foram responsáveis pela redução do bioma Mata Atlântica e expansão da Caatinga na região Nordeste. Por outro lado os fragmentos de savana, por estarem circundados de vegetação florestal densa podem sofrer efeitos mais rápidos de alteração em sua fitofisionomia com a interrupção das queimadas.

OBJETIVOS

Objetivo Geral

Compreender a sucessão da savana para a floresta em uma savana amazônica

Objetivos específicos

- Classificar quantitativamente espécies savânicas e florestais

- Avaliar a contribuição de espécies savânicas e florestais na sucessão da savana para a floresta
- Quantificar o local de estabelecimento e recrutamento das espécies arbóreas em uma savana amazônica.

de Deus, Y. S.; Sanaiotti, T. M.; Magnusson, W. E.; Lima, A. P. 2011. Papel dos grupos ecológicos arbóreos e os caminhos sucessionais da savana para a floresta em uma savana amazônica. Manuscrito formatado para *Acta Amazônica*.

1 Tipo de artigo: Artigo original

2 Título: **Espécies chaves no avanço de florestas sobre savanas amazônicas**

3 Autores: Ygo Silvestre de DEUS ^{1*}, Tania Margareti SANAIOTTI^{1,2}, William Ernest

4 MAGNUSSON^{1,2}, Albertina Pimental LIMA^{1,2}

5 Instituições: ¹Programa de Pós-graduação em Ecologia/ Instituto Nacional de Pesquisas da
6 Amazônia, ²Coordenação de Pesquisas em Ecologia/ Instituto Nacional de Pesquisas da
7 Amazônia.

8 Endereço das duas instituições: Avenida André Araújo, 2936, Petrópolis. Caixa Postal 478,
9 CEP: 69011 - 970. Manaus, Amazonas, Brasil.

10 *Autor para correspondência: Ygo Silvestre de Deus.

11 Endereço do autor para correspondência: Avenida André Araújo, 2936, Petrópolis. Caixa
12 Postal 478, CEP: 69011 - 970. Manaus, Amazonas, Brasil.

13 E-mail do autor para correspondência: ygo.deus@gmail.com

14

15

16

17

18

19

20

21

22

23

24

25

26 RESUMO

27 Avaliamos a contribuição de espécies florestais e savânicas na dinâmica estrutural de uma
28 savana sob diferentes regimes de queimadas e responder como as árvores colonizam essa
29 savana. Foram estimadas a densidade e área basal das espécies arbóreas num período de 24
30 anos em uma parcela focal próxima de Alter do Chão, Pará, Brasil. A parcela queimou várias
31 vezes de 1986-1997, mas não houve queimadas entre 1998-2010. A espécies arbóreas foram
32 classificadas como florestais ou savânicas baseada na variação em densidade e área basal na
33 parcela focal durante o estudo e suas abundâncias em 40 parcelas em savanas (S) e outras 40
34 em florestas (F). A cobertura arbórea de espécies savânicas e florestais foi também avaliada
35 em 13 parcelas savânicas sob diferentes regimes de queimadas durante uma década. A
36 cobertura de savana ao redor de indivíduos jovens na parcela focal foi usada para avaliar as
37 características do local de estabelecimento das espécies e o local de recrutamento de cada
38 espécie foi avaliado por meio da distância dos recrutados até a borda das moitas. Na parcela
39 focal houve pouca alteração na estrutura e composição das árvores durante o período com
40 queimadas, mas na ausência de queimadas, houve aumento no número de árvores,
41 principalmente de espécies florestais. O padrão longitudinal na parcela focal reflete o padrão
42 transversal nas 13 parcelas. Parcelas com queimadas frequentes tiveram menor cobertura
43 arbórea e menos espécies florestais. *Tachigali vulgaris* ocupa a savana rapidamente nos
44 intervalos sem fogo e atua como engenheiro de sistemas, criando condições para as espécies
45 formadoras de moitas e assim para a colonização de espécies florestais longevas e algumas
46 espécies savânicas, sendo todas essas espécies associadas à interface entre savana e floresta.
47 Contudo, poucas espécies arbóreas tipicamente amazônicas participaram da sucessão inicial.

48 **Palavras-chave** Dinâmica estrutural, árvores, fogo, espécies savânicas e florestais,
49 fitofisionomias.

51 **ABSTRACT**

52 Our objective was to assess the contribution of forest and savanna tree species to structural
53 dynamics in an Amazonian savanna under different fire regimes. We estimated the density
54 and basal area of tree species in seven censuses in a focal one plot (Q_1) over 24 years. The
55 plot was burned frequently between 1986 and 1997 and not burned in between 1998 and
56 2010. Species were classified as primarily from savannas or forests based on density and basal
57 area in the focal plot and their relative abundances in 40 savanna plots and 40 plots in forest
58 plots. The tree cover dynamics in 13 of the 40 plots over 10 years were used to evaluate the
59 effects of different fire regimes. We evaluated the cover of grasses and dicots around
60 young individuals that established within the focal plot. During periods with fire, there were
61 few changes in structure and composition, but changes occurred during the period without
62 fires, mainly due to an increase in forest species. Both forest and savanna species depend on
63 unburned intervals for growth and regeneration and several species are aided by the presence of
64 clumps of bushes and trees. Species typical of the savanna-forest-boundary invaded quickly
65 during unburned intervals, and these created conditions for establishment of long-lived forest
66 species. However, species typical of Amazonian secondary forest participated little in the
67 initial stages of savanna-forest succession.

68 **Keywords:** Structural dynamics, tree, fire, forest and savanna species, phytophysionomies

69 INTRODUÇÃO

70 Savana é uma paisagem com extrato gramíneo contínuo com árvores e arbustos espalhados
71 (Walter, 2006; Moustakas et al., 2010). No entanto, conforme as árvores aumentam sobre o
72 capim, formam um gradiente fitofisionômico, até a savana ser considerada uma floresta
73 (Moreira, 2000; Oliveira-Filho e Ratter, 2002, Ribeiro e Tabareli, 2002).

74 Savanas são constituídas de um mosaico com diferentes manchas fitofisionômicas que variam
75 no espaço e no tempo (Moustakas et al., 2010). Clima, solo e fogo foram utilizados para
76 modelar alteração nos limites entre savana e floresta no Congo (Favier et al.; 2004b). Porém,
77 modelagem estrutural da vegetação indica que as condições climáticas e edáficas do presente
78 atuando sozinhas não evitariam a sobreposição das savanas por florestas, isso sugere que
79 queimadas devem estar mantendo as savanas no mundo (Bond et al., 2005).

80 O fogo é um fator limitante ao estabelecimento de árvores na savana porque mata as árvores
81 finas, evitando o aumento da vegetação lenhosa; mas pouco afeta as árvores grossas, o que
82 mantém a fisionomia da savana relativamente estável (Russel-Smith et al., 2003; Bond, 2008;
83 Hoffmann et al., 2009; Davies et al., 2010). Experimentos de exclusão de fogo resultaram em
84 grande aumento da vegetação lenhosa em savanas onde chove acima de 750 mm anuais,
85 (Higgins et al., 2007; Bond e Keeley, 2005). Contudo, não é claro se o aumento registrado se
86 deve ao crescimento das árvores de savana ou a invasão de espécies florestais das matas
87 adjacentes.

88 Queimadas não estão impedindo o aumento da cobertura arbórea nas manchas de savana nas
89 florestas equatoriais do Congo (Favier et al., 2004a) e na região amazônica do Tumucumaque
90 (Rodrigues et al., 2007). Espécies florestais são vulneráveis ao fogo por terem casca fina,
91 enquanto as espécies savânicas são resistentes por terem casca grossa, o que protege o câmbio
92 vascular (Hoffmann e Moreira, 2002; Hoffmann et al., 2009). Portanto, as espécies savânicas
93 devem ser as responsáveis por aumentar a vegetação arbórea na presença de queimadas.

94 Bond e Midgley (2000) propuseram que o aumento da [CO₂] atmosférico aumentará a taxa de
95 crescimento das árvores, reduzindo o tempo para alcancem o porte que as tornam resistentes
96 ao fogo. Espécies florestais possuem maior assimilação de CO₂ (Rossato et al., 2009) e
97 crescem mais rápido que as espécies savânicas (Rossato et al., 2009; Hoffmann e Franco,
98 2003) e presumivelmente seriam mais capazes de causar o adensamento da savana na
99 ausência de queimadas.

100 Existem divergências sobre o papel de espécies florestais no adensamento da vegetação
101 lenhosa em savanas na América do Sul. O aumento da vegetação arbórea após 25 anos de
102 exclusão do fogo na Venezuela (San José e Fariñas, 1983 e 1991) e durante 18 anos sem
103 queimadas no Brasil Central (Moreira, 2000), foi atribuído a espécies savânicas. Uma floresta
104 composta por espécies de savana, denominada “cerradão” é considerada o estágio final de
105 adensamento arbóreo nas savanas do bioma Cerrado (Rizini, 1997). No entanto, espécies
106 florestais dominaram savanas em São Paulo após 38 anos sem fogo e o cerradão formou um
107 ecótono com a floresta semidecídua (Durrigan e Ratter, 2006). Cerradões sobre solos pobres
108 são fortemente associados com a transição savana/floresta (Oliveira-Filho e Ratter, 2002).

109 Durrigan e Ratter (2006) propuseram que espécies florestais parecem se estabelecer na savana
110 após a formação de um substrato orgânico, evitando que suas raízes tenham contato com o
111 alumínio tóxico. Processos de facilitação gerando melhoria das condições de umidade e
112 nutrientes no solo (Kellman, 1979, Mordelet et al., 1993) e de luminosidade (Hoffmann,
113 1996) favorecem a colonização de espécies florestais na savana. Na África e na Austrália,
114 espécies savânicas podem atuar como facilitadoras para espécies florestais, mas algumas
115 espécies florestais podem se estabelecer diretamente na savana (Fenshan et al., 2003; Favier et
116 al., 2004a, Russel-Smith et al., 2004). Na Venezuela, o estabelecimento de plântulas de
117 árvores foi maior entre gramíneas que sob bosques (San José e Fariñas, 1983). Plântulas
118 podem se estabelecer em muitos locais da savana, mas provavelmente poucos locais oferecem
119 condições para que se tornem árvores. Entretanto não existem estudos relacionando o local de
120 estabelecimento das plântulas com o local de recrutamento para o estrato arbóreo.

121 O adensamento arbóreo da savana ocorre através da progressão da borda da floresta, da fusão
122 de moitas e do crescimento de árvores entre gramíneas (Favier et al., 2004b; Russel-Smith et
123 al., 2004). Modelagem indica que esses processos possuem velocidades muito diferentes
124 (Favier, 2004b) e a importância de um ou outro processo pode variar com as características
125 ambientais das savanas (Russel-Smith, 2004). Os principais processos em savanas sul-
126 americanas são pouco compreendidos.

127 Espécies arbóreas de savanas possuem crescimento lento e grande longevidade (Higgins et al.,
128 2000), mas espécies florestais podem ser de vida longa ou curta, dependendo do estágio de
129 sucessão (Guarigata e Ostertag, 2001). Favier et al. (2004a) definiu três grupos de pioneiras
130 na sucessão savana-floresta: pioneiras da borda da mata (baixa longevidade), pioneiras
131 nucleadoras de moitas (longevidade mediana) e pioneiras das primeiras décadas da floresta

132 (grande longevidade). As diferenças ecológicas entre as espécies pioneiras podem conduzir
133 diversas dinâmicas, afetando a velocidade e a diversidade de espécies envolvidas no processo
134 (Favier et al., 2004b, Norden et al., 2011).

135 A incapacidade de espécies florestais se desenvolverem sobre os solos de savana foi utilizada
136 para explicar as manchas de savanas em meio à floresta pluvial Amazônica (Beard, 1953;
137 RADAMBRASIL, 1976; Rizini, 1997). Espécies savânicas e florestais ocuparam solos com
138 diferentes texturas em São Paulo (Ruggiero et al., 2002). No entanto, Sanaiotti et al. (2002)
139 apontaram Alter do Chão como a única região de savanas amazônicas com diferenças na
140 textura de solos entre savanas e florestas, embora existam savanas nesta região sobre solos de
141 diferentes texturas (Franklin et al., 2004). Usamos parcelas permanentes de estudos da
142 vegetação em savanas e florestas da região de Alter do Chão (Magnusson et al., 2002) para
143 avaliar a contribuição de espécies savânicas e florestais na estrutura da savana em diferentes
144 regimes de queimadas, e para quantificar o estabelecimento de plântulas e o recrutamento
145 para o estrato arbóreo, no capim e nas moitas.

146

147 MATERIAL E MÉTODOS

148 Área de Estudo

149 O estudo foi executado próximo a vila de Alter do Chão (02° 31'41.91"S; 54° 57'15.28"W),
150 município de Santarém, estado do Pará, onde existe um mosaico de savanas e florestas
151 (Figura 1). As savanas de Alter do Chão são classificadas como campo cerrado (Oliveira-
152 Filho e Ratter, 2002), dominada pelas gramíneas *Trachipogon plumosus* e *Paspalum*
153 *carinatum* (Magnusson et al., 2008), onde árvores e arbustos comuns no Cerrado e outras
154 savanas neotropicais se encontram espalhados na paisagem ou agregados em moitas.

155 Os solos são pouco férteis e com blocos de rocha laterítica, sendo classificados como Latosolo
156 Amarelo Distrófico; Latosolo Amarelo Distrófico, plântico e argiloso e Areia Quartzosa
157 Distrófica, com relevo plano/suave ondulado (RADAMBRASIL, 1976). O solo predominante
158 nas savanas é composto de areia solta com superfície amarelada. Contudo, também é possível
159 encontrar solos mais compactos e argilosos (Franklin et al., 2004). O clima é tropical úmido
160 na categoria Am de Köppen, apresentando pluviosidade média de 1.950 mm.ano⁻¹ com
161 médias mensais entre 49,7 e 386,4 mm e temperatura média anual de 27,7 °C, com estação

162 chuvosa entre dezembro e junho e período seco de julho a novembro, sendo outubro o mês
163 mais seco (Miranda, 1995).

164

165 **Densidade e área basal da vegetação arbórea**

166 Os dados foram coletados em sete censos (1986, 1990, 1994, 1995, 1996, 2009 e 2010) ao
167 longo de 24 anos. Durante o período de 1986 a 1997, houve nove queimadas na área,
168 enquanto entre 1998 e 2010 a área não queimou. Antecedendo o estudo, entre 1981 e 1985,
169 foi estimado um período de cinco anos sem queimadas (Sanaiotti e Magnusson, 1995).

170 Circunferência e número de indivíduos de todas as espécies arbóreas foram coletados em 1ha
171 (100 x 100m) de savana denominado parcela Q₁. O critério de inclusão para a comunidade
172 arbórea foi ≥ 5 cm de diâmetro, medido no tronco a 30cm de altura a partir do solo (DAT). Os
173 indivíduos foram plaqueados e plotados em um mapa de papel na escala 1/100 para facilitar a
174 identificação e localização na parcela.

175 Foram calculadas a densidade e a área basal das espécies segundo Felfili e Rezende (2003).
176 As árvores que perderam parte aérea e reapareceram em censos posteriores tiveram sua
177 densidade computada continuamente, demonstrando sua capacidade de rebrota. Os indivíduos
178 mortos em pé foram computados na área basal da espécie correspondente no respectivo censo,
179 pois ainda ocupavam área na savana, interferindo na fisionomia e impedindo que outros
180 indivíduos ocupassem aquele espaço, ao se manterem em pé, mantinham a condição de
181 poleiro, favorecendo a dispersão de espécies no interior das moitas, desse modo, exerciam
182 papel ecológico que influenciava a dinâmica estrutural da savana.

183

184 **Classificação das espécies**

185 Foi feita uma ordenação das espécies pela densidade e área basal nos censos, de modo a tentar
186 agrupar as espécies cujos parâmetros estruturais variaram de forma similar ao longo do
187 período estudado e permitir uma classificação quanto à dinâmica populacional. Os dados
188 foram transformados por divisão pela soma e uma matriz de dissimilaridade entre as espécies
189 foi construída, utilizando a distância de Bray-Curtiz. A ordenação foi realizada através de uma

190 análise multivariada nonmetric multidimensional scale (NMDS), no programa R, com uso do
191 pacote vegan.

192 A abundância média de cada uma das espécies que foram registradas na parcela Q₁ ao longo
193 dos anos foi estimada para 80 parcelas de 3,75ha (250 x 150m), sendo 40 parcelas em savanas
194 denominadas S₁...S₄₀ e 40 parcelas em florestas chamadas F₁...F₄₀. A abundância média por
195 parcela nos dois ecossistemas foi utilizada para classificar as espécies arbóreas como sendo
196 florestal ou savânica. Os indivíduos com DAT ≥ 5cm nas parcelas de savana e diâmetro a
197 altura do peito (DAP) ≥ 10cm a 130cm de altura a partir do solo em florestas foram
198 amostrados. Os dados foram coletados na savana em 2002 (Mokross, 2004) e na floresta em
199 1998 (Magnusson et al. dados não publicados).

200

201 **Unidades amostrais**

202 Para aumentar o número de amostras e determinar se a dinâmica na parcela Q₁ foi típica da
203 dinâmica em outras áreas da região. Foi usada a dinâmica da cobertura arbórea em 13 das 40
204 parcelas na savana (Figura 1) que tiveram a diferentes regimes de queimadas no período
205 analisado. O percentual de área queimada foi medido anualmente desde 1997. Em cada ano
206 quatro transectos de 250 m nas 13 parcelas de savana foram percorridos após a estação seca.
207 A cada dois metros foi registrado se aquele ponto tinha sinais de queimada ou não. A extensão
208 da queimada em cada ano foi calculada pela proporção de pontos queimados sobre o total de
209 pontos distando 2 metros entre si nos quatro transectos (totalizando 500 pontos). A cobertura
210 arbórea foi usada para medir a área ocupada pelos indivíduos de cada espécie nas 13 parcelas
211 e a área basal foi usada como índice de ocupação na parcela Q₁. Entretanto, os dois índices
212 foram medidos na parcela Q₁ apresentando correlação de 0,8 (P<0.0001).

213

214 **Cobertura da vegetação arbórea**

215 A cobertura da vegetação arbórea foi medida através do método de pontos nas parcelas 13
216 parcelas em savana (Figura 1). Para maiores detalhes do delineamento amostral e coleta dos
217 dados ver Magnusson et al. (2008). Os levantamentos foram executados em 1997 e 2007. A
218 mudança foi calculada pela diferença em percentual entre os valores encontrados nos dois
219 levantamentos para cada parcela, tanto para espécies savânicas quanto para espécies florestais.

220

221 Caminhos sucessionais da savana para a floresta

222 Para identificar os caminhos pelo qual as árvores invadem a savana, nós quantificamos o local
223 de estabelecimento e de recrutamento das espécies. Assim, identificamos quais espécies
224 colonizam o capim e quais espécies se beneficiam da presença de moitas.

225 Local de estabelecimento é onde foram encontrados indivíduos das espécies arbóreas que
226 ocorreram na parcela Q₁ ao longo dos anos de estudo, com cicatriz dos cotilédones e altura
227 igual ou inferior a 1 m de altura. Foram utilizados três transectos de 100x10 m equidistantes
228 50 m entre si. Foi mantida uma distância mínima de 10 m entre indivíduos da mesma espécie
229 para aumentar a independência entre as amostras. Um baixo número de amostras foi coletado
230 para as espécies *Lafoensia pacari*, *Alchornea shamburkii*, *Swartzia recurva* e *Nictaginaceae*
231 sp1 e estas espécies não foram analisadas.

232 Nós utilizamos a cobertura de savana para distinguir entre locais influenciados mais por
233 capim e menos por moitas. Utilizamos o método de pontos para quantificamos a cobertura de
234 savana ao longo de duas linhas perpendiculares de 1 m de comprimento cada, centrada nos
235 indivíduos. A cada 10 cm ao longo das linhas (20 pontos por planta) uma vara de 2 mm de
236 espessura foi orientada verticalmente e foi registrado o toque em espécies de gramíneas e
237 ciperáceas típicas da savana.

238 O local de recrutamento é onde as espécies atingem o critério de inclusão para o estrato
239 arbóreo. Todas as moitas na parcela Q₁ foram registradas no mapa em 1986 (Sanaiotti e
240 Magnusson, 1995), o mesmo mapa utilizado para plotar os indivíduos registrados nos censos,
241 permitindo avaliar se os recrutamentos no decorrer do estudo ocorreram no meio do capim ou
242 das moitas existentes no início do estudo. Nós utilizamos a distância a partir da borda da
243 moita mais próxima do indivíduo recrutado para quantificar o local de recrutamento. Foram
244 sorteados 10 indivíduos de cada uma das espécies arbóreas ocorrentes na parcela Q₁ ao longo
245 do estudo, mantendo-se uma distância mínima de 10 m entre indivíduos da mesma espécie
246 para garantir a independência entre as amostras. As espécies *Protium heptaphyllum* e *Tapirira*
247 *guianensis* possuíram apenas quatro recrutamentos ao longo do estudo, mas foram incluídas
248 na análise para ilustrar o padrão sucessionais esperado.

249

250 RESULTADOS

251 As espécies registradas na parcela Q₁ durante o estudo tenderam a ser tipicamente savânicas
252 (rente ao eixo “x”) ou florestais (rente ao eixo “y”), pois apresentaram grande diferença de
253 densidade entre as fitofisionomias analisadas. Nenhuma espécie ocorreu em alta densidade
254 nas duas fitofisionomias (Figura 2). Todavia *Tachigali vulgaris*, *Xylopia aromatica* e
255 *Copaifera martii* ocorrem nos dois ecossistemas em baixa abundância (Figura 2).

256 A ordenação separou as espécies tipicamente savânicas (letras maiúsculas) das tipicamente
257 florestais (letras minúsculas) (Tabela 1), tanto para densidade (Figura 3a) quanto para área
258 basal (Figura 3b). Dentre as espécies que aumentaram muito seus valores estruturais na
259 ausência de queimadas (Tabela 1), *Tachigali vulgaris*, *Xylopia aromatica* e *Copaifera martii*
260 ocorrem nos dois ecossistemas em baixa abundância (Figura 2), mas *Miconia albicans* e
261 *Miconia lepidota* não foram registradas em nenhuma das parcelas analisadas (Figura 2).

262 Espécies savânicas apresentaram baixa variação em densidade e a área basal no intervalo com
263 fogo, com a maioria das espécies apresentando uma dinâmica estrutural muito parecida
264 (Figura 3a e 3b), o que manteve a fisionomia da savana estável (Figura 4). As espécies
265 florestais apresentaram uma dinâmica mais diversa, com *X. aromatica* e *T. vulgaris* ficando
266 mais próxima das espécies savânicas e as demais espécies na extrema direita (Figura 3a e 3b).
267 Dentre as espécies florestais, apenas a população de *T. vulgaris* foi representativa durante o
268 período com queimadas e embora tenha apresentando redução de densidade ao final desse
269 período, sua área basal cresceu continuamente (Tabela 1, Figura 4).

270 Houve aumento superior a 100% na densidade e área basal da comunidade no período sem
271 fogo (Figura 4). Quase todas as espécies arbóreas se beneficiaram com a ausência de
272 queimadas (Tabela 1), mas as espécies florestais que não ultrapassavam respectivamente 10 e
273 15% da densidade e área basal no período com fogo, representaram 30 e 35% desses
274 parâmetros na ausência de queimadas, contribuindo com mais de 50% da mudança estrutural
275 da savana (Figura 4).

276 As cinco espécies de savana que representavam 75% da densidade e 80% da área basal da
277 comunidade no início do estudo continuaram bem representadas, com 49% e 51%
278 respectivamente no final. Todavia a espécie florestal *T. vulgaris*, que inicialmente
279 representava 7% da densidade e 2,7% da área basal, contribuiu com 20% e 23%

280 respectivamente (Figura 4), sendo a espécie com os maiores valores de densidade e área basal
281 na comunidade ao final do estudo (Tabela 1).

282 Dentre as parcelas 13 parcelas na savana, as não queimadas apresentaram a maior mudança
283 positiva na cobertura arbórea, onde as espécies florestais foram as que mais mudaram. As
284 parcelas queimadas de modo geral apresentaram redução da cobertura arbórea, onde as
285 espécies de savana demonstraram maior mudança, pois espécies florestais não foram
286 registradas em cinco das onze parcelas queimadas (Figura 5). Apenas duas das onze parcelas
287 queimadas apresentaram aumento na cobertura arbórea, porém inferior as parcelas não
288 queimadas (Figura 5).

289 O local de estabelecimento não apresentou relação linear com o local de recrutamento. As
290 espécies podem ser separadas em três grupos: Espécies que estabelecem e recrutam no capim,
291 estabelecem e recrutam na moita e estabelecem na moita, mas recrutam no capim. Nenhuma
292 espécie estabeleceu no capim e recrutou na moita (Figura 6).

293

294 **DISCUSSÃO**

295 Como esperado, as espécies savânicas e florestais ocuparam fitofisionomias e apresentaram
296 dinâmica estrutural em função do regime de queimadas muito diferentes, facilitando a
297 classificação das espécies nos dois grupos. Adejuwon e Adesina (1992) conseguiram
298 distinguir parcelas de florestas e savanas por ordenação da composição florística, o que
299 corrobora o uso das técnicas de ordenação para distinguir espécies e parcelas em áreas de
300 contato entre savanas e florestas.

301 A estabilidade estrutural da parcela focal sob regime de queimadas se deve as espécies
302 savânicas. Experimentos controlados com regimes de queimadas demonstram a resistência da
303 vegetação arbórea de savana a frequências e intensidades moderadas de queimadas (Russel-
304 Smith et al., 2003; Smit et al., 2010). Entretanto, o fogo prejudica a vegetação lenhosa e
305 favorece as gramíneas, gerando fisionomias mais abertas na savana (Moreira, 2000). A
306 redução na vegetação lenhosa é maior quando acontecem no fim da estação seca (Russel-
307 Smith et al., 2003; Smit et al., 2010) e ocorrem anual ou bianualmente (Moreira, 2000; Davies
308 et al., 2010). Queimadas frequentes no fim da seca em Alter do Chão estão reduzindo a

309 cobertura arbórea (Figura 5), podendo eliminar as populações de espécies com menor
310 capacidade de rebrota.

311 A ocorrência de árvores na savana é resultado de intervalos sem queimadas, quando permitem
312 crescimento da parte aérea (Higgins, et al., 2000; Bond e Midgley, 2001; Bond et al., 2003).
313 Nestes intervalos, espécies savânicas e florestais conseguirão se desenvolver. Porém sob
314 novas queimadas, as espécies savânicas por terem casca mais espessa que as florestais,
315 protegerão seu câmbio vascular e manterão parte do tronco viva, de onde poderão rebrotar;
316 enquanto as espécies florestais serão eliminadas (Hoffmann et al., 2009).

317 O aumento inferior da cobertura arbórea em poucas parcelas queimadas em relação às
318 parcelas não queimadas (Figura 5) foi também encontrado em outros trabalhos (Russel-Smith
319 et al., 2003; Smit et al., 2010) e como esperado, foi promovido por espécies savânicas. O
320 pequeno aumento das parcelas queimadas pode ser devido a locais protegidos do fogo.
321 Contudo, no Cerrado houve aumento na densidade e área basal numa parcela sujeita a
322 queimadas superior ao encontrado em parcelas queimadas neste estudo e foi causado
323 principalmente por *T. vulgaris*, (Aquino et al., 2007).

324 O grande aumento em densidade, área basal e cobertura arbórea nas parcelas com ausência de
325 queimadas (Figura 4 e Figura 5); indicam que o fogo é o responsável por inibir o aumento da
326 vegetação arbórea. O aumento relativo registrado na parcela Q₁ foi superior ao encontrado por
327 Roitman et al. (2008) usando o mesmo critério de inclusão em uma área pouco maior (1,3ha)
328 sobre o mesmo intervalo de ausência de queimadas no Cerrado. Quando Roitman et al. (2008)
329 iniciou seu estudo, a área estava 13 anos sem queimar apresentando uma estrutura semelhante
330 à encontrada neste trabalho, mas após 26 anos sem queimar a sua área de estudo avançou para
331 um estágio sucessional posterior ao registrado na parcela Q₁. Taxas de mudança mais altas nos
332 primeiros 16 anos e progressiva redução foram encontradas em 25 anos de exclusão do fogo
333 nos Llanos venezuelanos (San José & Fariñas, 1991). No Cerrado paulista as fisionomias
334 mais abertas mudaram drasticamente, enquanto as fisionomias mais fechadas apresentaram
335 baixa mudança relativa sobre 22 anos de proteção ao fogo (Pinheiro e Durigan, 2009),
336 indicando que savanas mais abertas apresentam maiores taxas de mudança na estrutura da
337 vegetação lenhosa.

338 Nós acreditamos que a velocidade de adensamento das savanas brasileiras é fortemente
339 influenciada pela espécie florestal *T. vulgaris*. Essa espécie é sensível ao fogo, mas possui
340 elevadas taxas anuais de crescimento relativo (Aquino et al., 2007; Roitman et al., 2008) em

341 solos pouco férteis, cresce melhor a pleno sol (Felfili et al., 1999) e preferencialmente em
342 meio ao capim (Figura 6), mantém a mesma taxa de transpiração por área foliar na estação
343 seca e chuvosa (Palhares et al., 2010), possui dispersão anemocórica (Miranda, 1995), ciclo
344 de vida curto (Parrotta e Knowles, 1999) e relação positiva com fitofisionomias mais fechadas
345 e proteção ao fogo (Moreira, 2000).

346 Na ausência de queimadas, um grande número de propágulos de *T. vulgaris* se estabelece
347 entre o capim e rapidamente atinge grande porte, ficando resistente ao fogo, o que explica o
348 aumento contínuo em área basal dessa espécie no período com queimadas neste estudo (Figura
349 4). Provavelmente o intervalo de cinco anos sem fogo que antecedeu o estudo permitiu o
350 recrutamento de indivíduos de *T. vulgaris*. Líbano e Felfili (2007) registraram aumento
351 contínuo do valor de importância de *T. vulgaris* sob intervalos de queimadas de cinco anos e
352 aumento da área basal, apesar da redução em densidade em 18 anos de monitoramento. Favier
353 et al. (2004b) sugerem que o aumento populacional de espécies pioneiras que colonizam o
354 capim é o processo mais rápido de adensamento da savana.

355 *T. vulgaris* forma uma liteira sob sua copa, excluindo o capim. O processo de formação de
356 liteira sob si mesmo elimina a competição com o capim por água e nutrientes e aumenta a
357 disponibilidade desses recursos, além de formar um aceiro, aumentando sua resistência a
358 queimadas. Foram observados bosques monoespecíficos de *T. vulgari* na área, o que otimiza o
359 processo mencionado acima. Ratter (1992) enfatiza o nome vernacular “Apaga-apaga” de *T.*
360 *vulgaris* na região ecotonal entre Cerrado e Amazônia, relacionado à extinção das queimadas
361 que atingem as áreas dominadas por essa espécie.

362 Acreditamos que espécies formadoras de moitas conseguem se desenvolver sob a liteira de *T.*
363 *vulgaris*, pois apesar de *T. vulgaris* crescer entre o capim, todos os indivíduos de grande porte
364 estavam nucleando moitas. Espécies nucleadoras de moitas crescem em áreas abertas e
365 rapidamente se tornam dominantes, sendo as responsáveis por criar condições para a
366 colonização de outras espécies florestais (Favier et al., 2004a). Experimento com espécies
367 nativas para recuperação vegetal em áreas de exploração de bauxita na Amazônia resultou em
368 uma fisionomia com dossel dominado por *T. vulgaris*, elevada área basal, abundância, riqueza
369 de espécies e maior estrato de regeneração que os demais tratamentos, mas permitiu grande
370 formação de gramíneas (Parrotta e Knowles, 1999), provavelmente pela ausência das espécies
371 formadoras de moitas, redutoras da luz que atinge o solo.

372 Nós acreditamos que *M. albicans* e *C. martii* estão entre as espécies formadoras de moitas,
373 pois conseguem se estabelecer em locais com uma cobertura média de capim, como sob a
374 copa de outras árvores, mas foram as que recrutaram mais no interior das moitas (Figura 6). O
375 estabelecimento de *M. albicans* é beneficiado pelo aumento da vegetação lenhosa sobre as
376 áreas abertas (Hoffmann, 1996). Além disso, são zoocóricas, podendo ser dispersas através de
377 poleiros. Até o presente estudo só haviam sido registradas na savana como arbusto (Sanaiotti
378 e Magnusson, 1995; Magnusson et al., 2008), o que explica o afastamento dessas espécies de
379 *T. vulgaris* e *X. aromatica* na ordenação (Figura 3). *M. albicans* foi uma das espécies mais
380 abundantes nas moitas na área de estudo (Sanaiotti e Magnusson, 1995), possui distribuição
381 agregada em pequena escala (Silva et al., 2007), o que favorece a formação de moitas.
382 Embora aumente sua população em intervalos com ausência de queimadas (Sanaiotti e
383 Magnusson, 1995; Moreira, 2000), não apresentou relação com fisionomias mais fechadas
384 (Moreira 2000).

385 *M. albicans* não suporta fisionomias muito fechadas (Becker et al., 2007). O que explicaria
386 sua ausência nas parcelas em florestas. Contudo é conhecida, junto com *X. aromatica*, por
387 invadir plantis de eucaliptos no cerrado (Luchi et al., 2005; Neri et al., 2005; Roitman et al.,
388 2008), demonstrando capacidade de crescer sob outras árvores em fisionomias mais abertas.
389 *X. aromatica* parece ter uma associação com *M. albicans*, pois foi recrutando no interior das
390 moitas (Figura 6) que conseguiu acentuado aumento populacional na comunidade arbórea
391 durante o período sem queimadas (Tabela 1). Em fragmento de cerrado com fisionomia quase
392 florestal, *M. albicans* e *X. aromatica* foram mais correlacionadas que as demais espécies
393 analisadas (Becker et al., 2007).

394 *T. vulgaris*, *M. albicans*, *C. martii*, *X. aromatica* e *M. lepidota* representam o estágio inicial
395 da sucessão savana/floresta em Alter do Chão, o que explica a inexistência ou o baixo número
396 de indivíduos dessas espécies tanto em savanas quanto em florestas (Figura 2) e o grande
397 aumento populacional na ausência de queimadas (Tabela 1). São espécies efêmeras, que
398 ocupam um nicho oportunista relacionado à existência de intervalos sem queimadas na
399 savana.

400 *M. lepidota* foi a única espécie típica da Amazônia (Ribeiro et al., 1999) a participar do
401 estágio inicial de sucessão, embora as matas que circundam as savanas de Alter do Chão
402 estejam repletas de espécies comuns em florestas abertas e secundárias na Amazônia (dados
403 não publicados). Nós acreditamos que *M. lepidota* promove a expansão e fusão das moitas,

404 pois recrutaram no capim a menos de 20cm da borda da moita (Figura 6), mas nenhum
405 indivíduo dessa espécie foi encontrado isolado no capim, indicando que as moitas avançaram
406 sobre eles.

407 No entanto, *Simarouba amara*, *P. heptaphyllum* e *T. guianensis* que são abundantes nas
408 florestas de Alter do Chão (Figura 2) e comuns em manchas florestais no bioma Cerrado,
409 constituem o segundo estágio da sucessão savana/floresta, ainda incipiente na área de estudo
410 (Tabela 1). São zoocóricas, atingem o dossel, tem maior longevidade que as espécies iniciais e
411 dependem das moitas para colonizar a savana (Figura 6). Favier et al. (2004a) propõe que a
412 chegada das espécies secundárias de grande porte e longevidade representa a conversão para a
413 fisionomia florestal, estas irão sobrepor as espécies nucleadoras de moitas e facilitar a entrada
414 das espécies típicas da floresta equatorial.

415 Surpreendentemente, quase metade das espécies savânicas analisadas se desenvolve no
416 interior das moitas (Figura 6), ainda que possam ser encontradas isoladas em meio ao capim
417 na área de estudo. Isso sugere que algumas espécies podem aumentar sua população
418 crescendo melhor nas condições ambientais das moitas e quando porventura o fogo danificar
419 essas moitas eliminando competidores florestais, elas persistirão por terem maior resistência
420 às queimadas.

421 Dentre as espécies savânicas, apenas *Byrsonima crassifolia* e *Salvertia convallariodora*
422 demonstraram grande adaptação às áreas abertas (Figura 6), sendo as mais abundantes nas
423 savanas (Mokross, 2004; Magnusson et al., 2008) com baixa cobertura arbórea de Alter do
424 Chão (Magnusson et al., 2002). Talvez a alta frequência de queimadas na região esteja
425 inibindo a formação de moitas e assim, a regeneração de outras espécies savânicas. *Byrsonima*
426 *coccolobifolia* e *Himatanthus fallax* desenvolvem melhor no capim, mas estabelecem mais
427 nas moitas, o que pode dificultar a regeneração dessas espécies em áreas com moitas.
428 *Tocoyena formosa* estabelece no capim, porém recruta mais na borda das moitas. Talvez porque
429 essa espécie possui pequeno porte (Magnusson et al., 2008), mas os indivíduos próximos das
430 moitas devem ter encontrado melhores condições para alcançar o porte arbóreo (Figura 8).

431 Estudos sobre a relação do desenvolvimento de *T. vulgaris* e a formação de moitas e sobre o
432 papel dos nutrientes e simbioses na capacidade de espécies florestais invadirem a savana, são
433 importantes linhas de investigação para testar as proposições teóricas presentes neste trabalho.
434 Estudos paleopolinológicos interessados na dinâmica savana/floresta devem aumentar seus

435 esforços em tentar encontrar registros polínicos das espécies de transição, pois permitirão uma
436 interpretação ecológica do passado, baseada na dinâmica estrutural do presente.

437

438 **CONCLUSÃO**

439 O fogo é o principal agente na manutenção das savanas de Alter do Chão. As espécies
440 savânicas são resistentes ao fogo e sob regime de queimadas a estrutura arbórea fica estável,
441 tendendo a diminuir com o aumento da intensidade e frequência das queimadas. As espécies
442 florestais de transição são mais eficazes em aumentar sua estrutura na ausência de queimadas
443 que as espécies savânicas, criando assim condições mais propícias ao estabelecimento de
444 novas espécies florestais mais duradouras. As moitas foram importantes para a dinâmica de
445 composição e estrutura da savana, podendo facilitar ou inibir a colonização tanto de espécies
446 florestais quanto savânicas. Espécies típicas da região Amazônica demonstraram baixa
447 capacidade de invadir as savanas. Estudos direcionados para a ecologia das espécies de
448 transição e dinâmica das moitas são importantes para aumentar a compreensão do processo da
449 sucessão savana/floresta.

450

451 **AGRADECIMENTOS**

452 Ao Conselho Nacional de Ciência e Tecnologia (CNPq) pela bolsa de estudo do primeiro
453 autor e pela bolsa de produtividade em pesquisa da segunda autora. Ao Grupo de pesquisa
454 Fitogeografia da Amazônia do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e a
455 Neotropical Grassland Conservancy (NGC) pelo auxílio financeiro ao projeto de pesquisa.

4^tTabela 1 Densidade e área basal absolutas das espécies em cada censo realizado na parcela Q₁. * baseado em Angiosperm Phylogeny Group II

Habitat	* Família	Espécie	Sigla	Densidade (indv.ha ⁻¹)							Área basal (m ² .ha ⁻¹)						
				1986	1990	1994	1995	1996	2009	2010	1986	1990	1994	1995	1996	2009	2010
Savana	Malpighiaceae	<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth	A	99	79	74	69	68	97	97	0,2733	0,2267	0,2067	0,2088	0,2045	0,3618	0,2366
	Vochysiaceae	<i>Salvertia convallariodora</i> A. St.-Hil.	B	85	86	91	86	88	142	134	0,4716	0,4784	0,4692	0,4843	0,4556	0,6836	0,5799
	Vochysiaceae	<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	C	98	111	112	110	113	159	151	0,5729	0,518	0,5439	0,5387	0,4909	0,6935	0,6219
	Lythraceae	<i>Lafoensia pacari</i> A. St.-Hil.	D	65	69	76	73	73	101	95	0,2255	0,2089	0,2536	0,2211	0,2007	0,3565	0,2697
	Sapotaceae	<i>Pouteria ramiflora</i> (Mart.) Radlk.	E	42	44	40	41	42	79	79	0,2941	0,2953	0,3092	0,2421	0,2708	0,3893	0,3608
	Malpighiaceae	<i>Byrsonima coccolobifolia</i> Kunth	F	20	20	24	24	25	36	34	0,0565	0,0588	0,0623	0,0587	0,0630	0,0765	0,0704
	Fabaceae	<i>Vatairea macrocarpa</i> (Benth.) Ducke	G	18	21	26	23	23	40	38	0,0919	0,0925	0,1009	0,0752	0,088	0,1125	0,1073
	Fabaceae	<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth	H	12	12	12	12	13	12	12	0,0923	0,1142	0,1215	0,0819	0,1334	0,1434	0,1317
	Anacardiaceae	<i>Anacardium occidentale</i> L.	I	6	13	16	15	15	19	19	0,0149	0,0411	0,0521	0,0303	0,0350	0,0973	0,0962
	Bignoniaceae	<i>Tabebuia ochraceae</i> (Cham.) Standl.	J	6	8	9	7	8	8	7	0,0360	0,0382	0,0455	0,0464	0,043	0,0424	0,0455
	Rubiaceae	<i>Tocoyena formosa</i> K. Schum.	K	6	8	13	9	9	11	9	0,0047	0,0048	0,0121	0,0154	0,0054	0,0152	0,0111
	Proteaceae	<i>Roupala montana</i> Aubl.	L	1	1	1	1	1	0	0	0,0110	0,0041	0,0053	0,0058	0,006	0,0000	0,0000
	Fabaceae	<i>Plathymenia reticulata</i> Benth.	M	2	2	2	2	2	0	0	0,0113	0,0100	0,0106	0,0107	0,0100	0,0000	0,0000
	Myrtaceae	<i>Myrcia obtusa</i> Schauer.	N	2	2	3	1	1	2	2	0,0061	0,0086	0,0026	0,0000	0,0102	0,0039	0,0035
	Bignoniaceae	<i>Cybistax antisyphilitica</i> Mart.	O	1	1	0	0	0	0	0	0,0087	0,0071	0,0058	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
	Apocynaceae	<i>Himatanthus fallax</i> (Müll. Arg.) M. M. Plumel	P	9	11	16	16	17	56	57	0,0561	0,0343	0,0417	0,042	0,0493	0,1991	0,1992
Floresta	Fabaceae	<i>Tachigali vulgaris</i> Silva & Lima	a	37	35	36	25	28	236	226	0,0632	0,2017	0,3495	0,39	0,4066	1,0345	0,9443
	Annonaceae	<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.	b	10	8	8	5	3	64	66	0,0170	0,0147	0,0160	0,0234	0,0078	0,0850	0,1878
	Burseraeae	<i>Protium heptaphyllum</i> Aubl.	c	0	0	1	1	1	4	4	0,0000	0,0000	0,0013	0,0000	0,002	0,0051	0,0058
	Simaroubaceae	<i>Simarouba amara</i> Aubl.	d	1	1	0	0	0	13	14	0,0007	0,0029	0,0000	0,0000	0,0000	0,0221	0,0265
	Melastomataceae	<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Triana	e	0	0	0	0	0	21	24	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0385	0,0400
	Fabaceae	<i>Copaifera martii</i> Hayne	f	0	0	0	0	0	25	29	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0378	0,0429
	Melastomataceae	<i>Miconia lepidota</i> DC.	g	0	0	0	0	0	19	26	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0187	0,0256
	Olacaceae	<i>Heisteria densifrons</i> Engl.	h	0	0	0	0	0	1	1	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0061	0,0061
	Anacardiaceae	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	i	0	0	0	0	0	4	4	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0094	0,0134
	Fabaceae	<i>Swartzia recurva</i> Poepp. & Endl.	j	0	0	0	0	0	1	1	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0016	0,0017
	Euphorbiaceae	<i>Alchornea shomburkii</i> Klotzch	k	0	0	0	0	0	2	2	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0032	0,0033
	Nyctaginaceae	Nyctaginaceae sp1.	m	0	0	0	0	0	1	1	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0008	0,0010
	Salicaceae	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	n	1	1	1	1	1	0	0	0,0007	0,0077	0,0007	0,0006	0,0004	0,0000	0,0000
	Total				521	533	561	521	531	1153	1132	2,3085	2,368	2,6105	2,4754	2,4826	4,4378

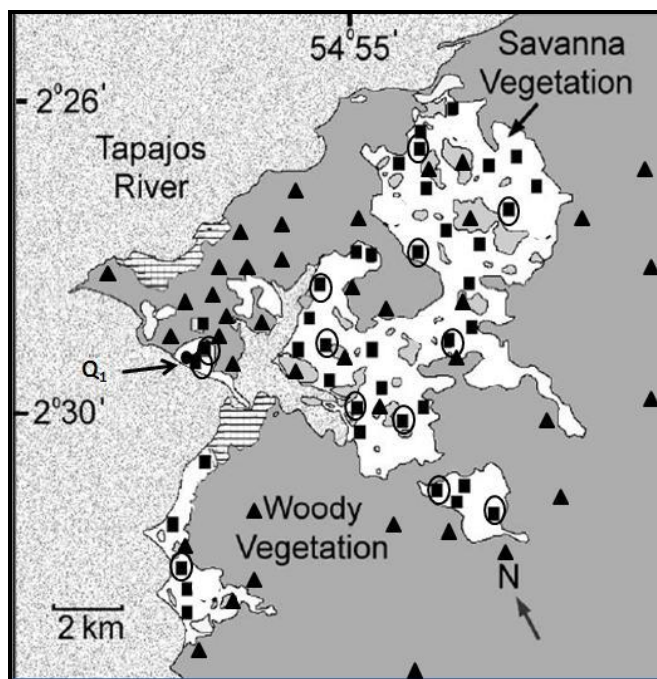


Figura 1 Parcela Q_1 (●), em destaque. Distribuição das 40 parcelas S (■) e em áreas de savana e das 40 parcelas F (▲) em florestas. Dados de cobertura foram coletados nas 13 Parcelas S circuladas. Savanas em branco, florestas em cinza escuro, água em cinza claro, antrópica em listrado. Adaptado de Guizoni Jr. et al. (2005).

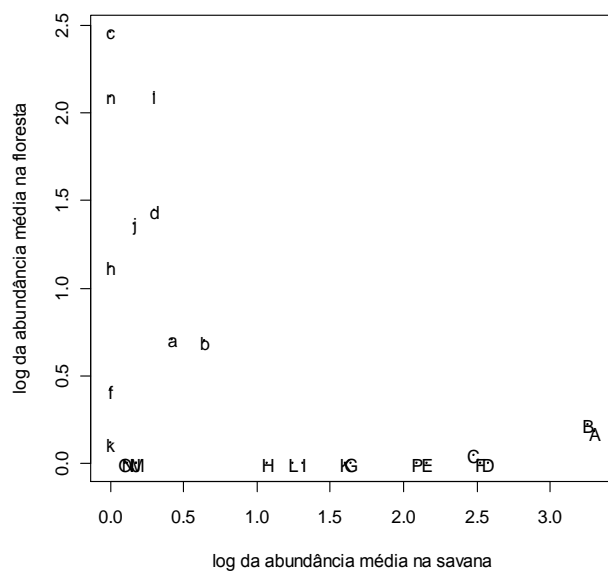


Figura 2 Número médio de indivíduos por parcela das espécies em savanas (S, $N=40$) e florestas (F, $N=40$). Sigla das espécies na Tabela 1.

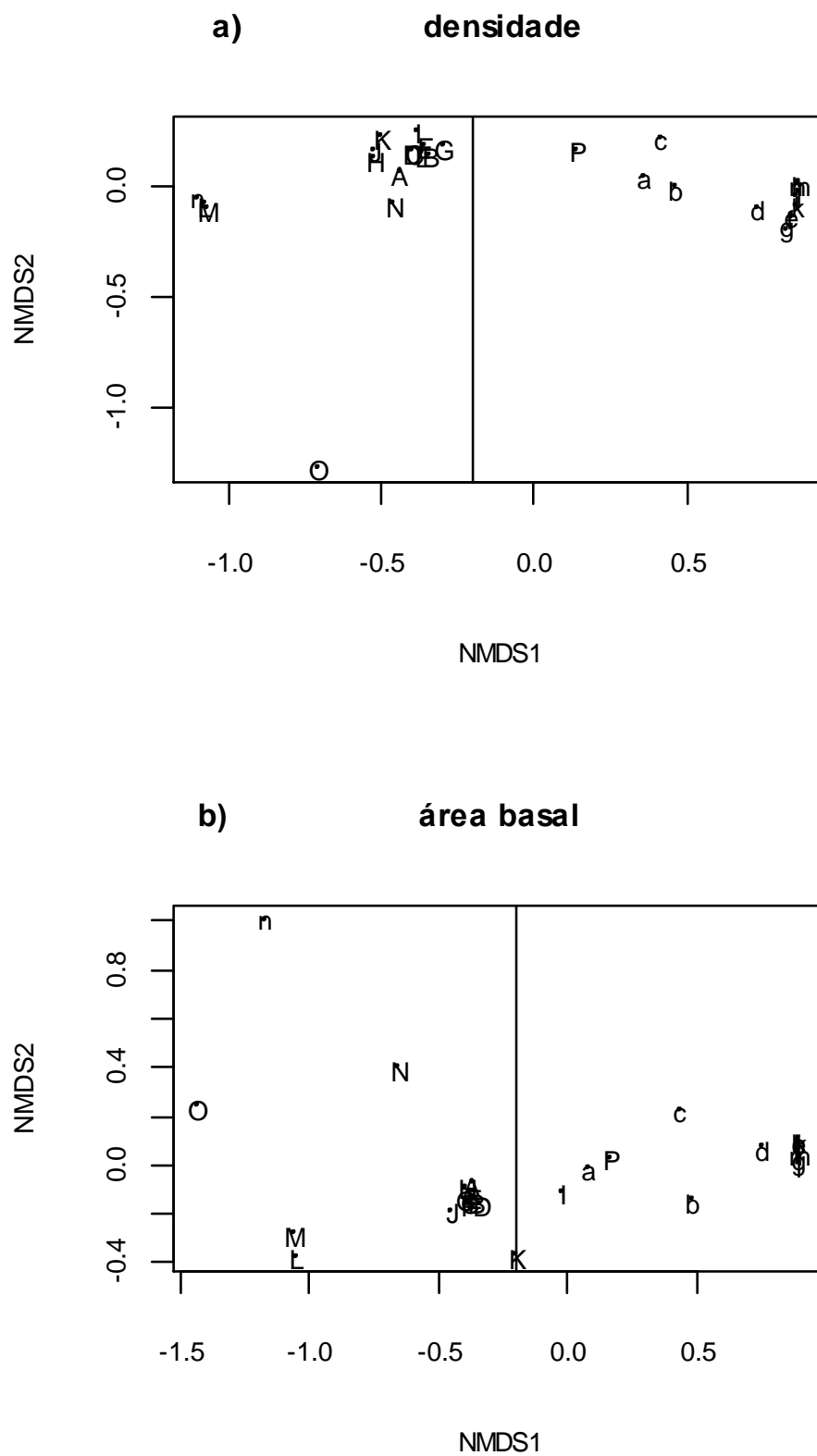


Figura 3 Ordenação das espécies: a) densidade ($\text{indv} \cdot \text{ha}^{-1}$) e b) área basal ($\text{m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$) ao longo dos anos na parcela Q₁. Sigla das espécies na Tabela 1.

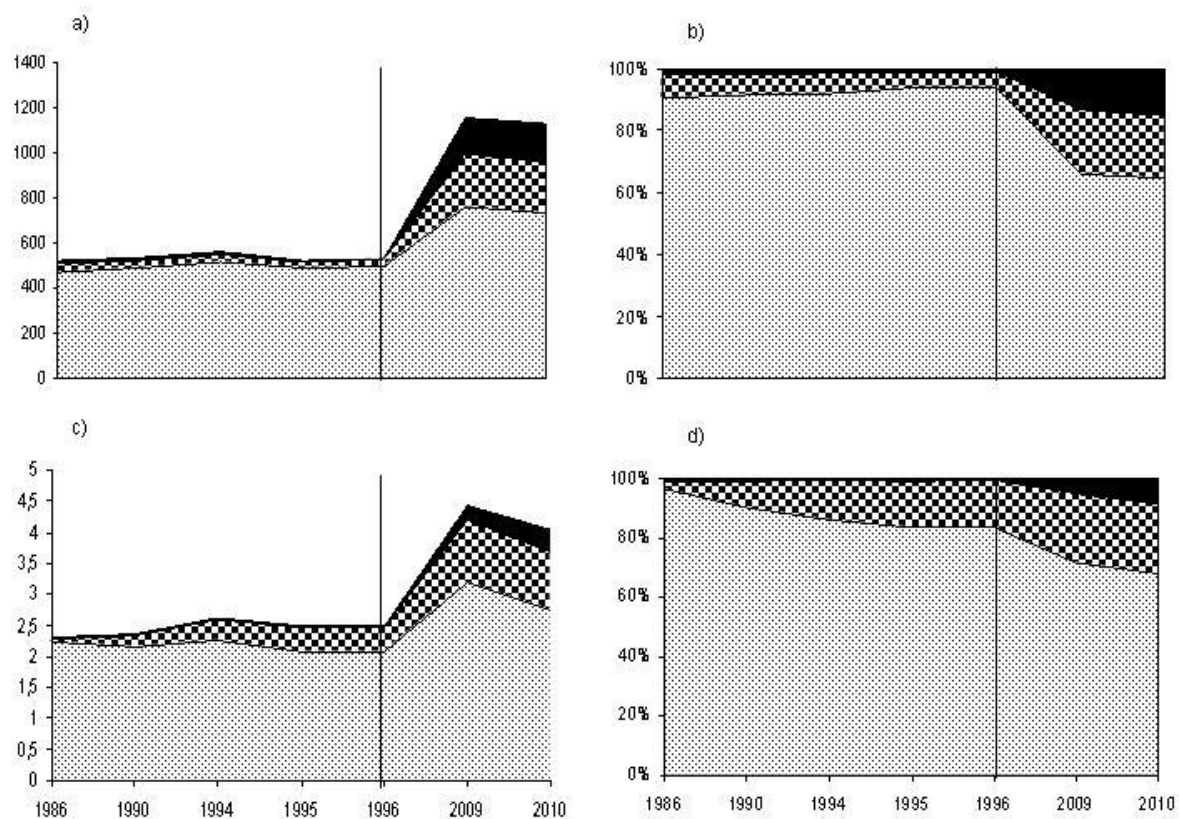


Figura 4 Dinâmica estrutural da comunidade arbórea: a) densidade absoluta (indiv.ha^{-1}), b) densidade relativa ($\% \text{ indiv.ha}^{-1}$), c) área basal absoluta ($\text{m}^2.\text{ha}^{-1}$), d) área basal relativa ($\text{m}^2.\text{ha}^{-1}$). ▨ Espécies savânicas, ▩ *T. vulgaris*, ■ espécies florestais sem *T. vulgaris*. Censos no período com queimadas (< 1996), censos no período sem queimadas (> 1996).

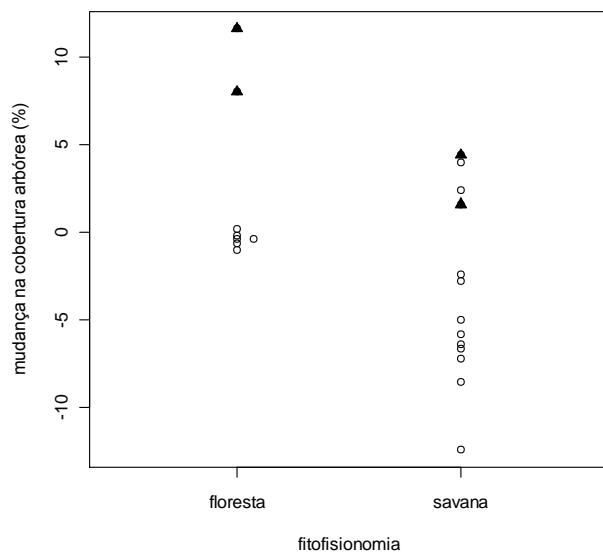


Figura 5 Mudança (%) na cobertura arbórea em um período de 10 anos, para espécies de floresta e de savana, em 13 parcelas de savana (S) sob diferentes regimes de queimadas. Parcelas queimadas ○ (S, N= 11), parcelas não queimadas ▲ (S, N= 2).

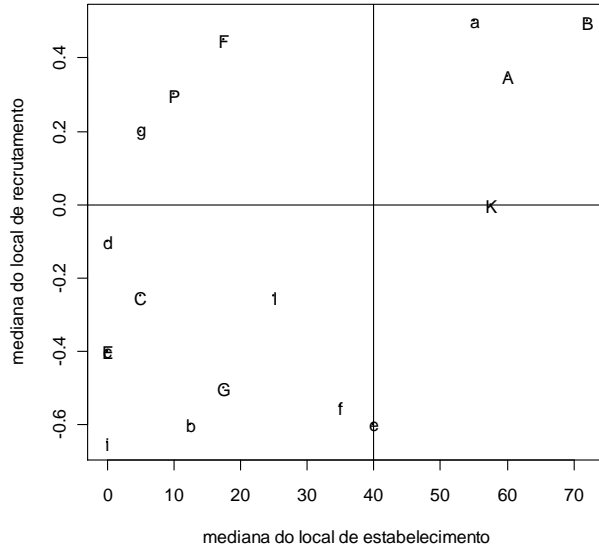


Figura 6 mediana do local de estabelecimento (cobertura de savana, $x > 0$) e do local de recrutamento (y - fora das moitas; $-y$ - interior das moitas); das espécies arbóreas que ocorreram na parcela Q_1 ao longo do estudo. I, e, f ($N= 11$); F, G ($N= 8$); g ($N= 6$), demais espécies ($N= 10$) para o cálculo da mediana do local de estabelecimento. c, i ($N= 4$); demais espécies ($N= 10$) para o cálculo da mediana do local de recrutamento. Ver Anexo 1 e 2.

CONCLUSÃO

Como em muitas partes do planeta, as savanas de Alter no Chão tem sido mantidas por queimadas, porém a alta frequência e intensidade das queimadas antrópicas estão reduzindo a vegetação arbórea. Tanto espécies savânicas quanto florestais necessitam de intervalos sem fogo para atingirem o porte arbóreo, contudo existem espécies florestais adaptadas a colonizarem a savana rapidamente na ausência de queimadas, causando alterações ambientais que favorecem a sua permanência e a entrada de espécies florestais mais longevas. Espécies florestais tipicamente amazônicas não demonstraram capacidade de invadir a savana no estágio sucessional inicial. As moitas facilitam o desenvolvimento de várias espécies arbóreas, inclusive algumas espécies savânicas. Estudos direcionados a formação e dinâmica das moitas são importantes linhas de pesquisa para o esclarecimento das proposições teóricas deste trabalho.

REFERÊNCIAS

Adejuwon, J. O.; Adesina, F. A. 1992. The nature and dynamics of the forest-savanna boundary in south-western Nigeria. p. 331-350. In: Furley, P. A.; Proctor, J.; Ratter, J. (Eds.). *Nature and dynamics of forest-savanna boundaries*. Chapman & Hall press. London.

- Aquino, F. G.; Waltter, B. M.; Ribeiro, J. F. 2007. Dinâmica de populações de espécies lenhosas de Cerrado, Balsas, Maranhão. *Revista árvore*, 31: 793-803.
- Beard, J.S. 1953. The savanna vegetation of Northern Tropical America. *Ecological Monographs*, 23: 149-215.
- Becker, G.; Salomão, A. T.; da Silveira, C. L.; Kercsh, M. R.; Echeverry, S. F. S. 2006. Efeitos diretos e indiretos da cobertura vegetal no recrutamento de plântulas. p. 117-130. In: F. A. M.; Martins, F. R.; Tamashiro, J. Y. (orgs.). *Relatórios da disciplina NE211-Ecologia de campo II do Programa de Pós-Graduação em Ecologia*. IB, Unicamp. Campinas. (www.ib.unicamp.br/profs/fsantos/ecocampo/ne211/2006/R3-NE211-C.pdf).
- Bond, W. J.; Midgley, G. F. 2000. A proposed CO₂-controlled mechanism of woody plant invasion in grasslands and savannas. *Global Change Biology*, 6: 865-869.
- Bond, W. J.; Midgley, G. F. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: persistence niche. *Trends in Ecology & Evolution*, 16: 45-51.
- Bond, W. J.; Midgley, G. F.; Woodward, F. I. 2003. The importance of low atmospheric CO₂ and fire in promoting the spread of the grassland and savanna. *Global Change Biology*, 9: 973-982.
- Bond, W. J.; Keeley, J. E. 2005. Fire as a global herbivory: the ecology and evolution of 477 flammable ecosystems. *TRENDS in Ecology and evolution*, 20: 387-394.
- Bond, W. J.; Woodward, F. I. Midgley, G. F. 2005. The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phytologist*, 165: 525-538.
- Bond, W. J. 2008. What Limits Trees in C₄ Grasslands and Savannas? *Annual. Review. of Ecology, Evolution and Systematic*, 39: 641-659.
- Davies, G. M.; Smith, A. A.; McDonald, A. J. Beakker, J.D.; Legg, C. J. 2010. Fire intensity, fire severity and ecosystems response in heathlands: factors affecting the regeneration of *Calluna vulgaris*. *Journal of Applied Ecology*, 47: 356-365.
- Durigan, G.; Ratter, J. A. 2006. Successional changes in cerrado and cerrado forest ecotonal vegetation in western São Paulo State, Brazil, 1962 – 2000. *Edinburgh Journal of Botany*, 63: 119-130.
- Favier, C.; de Namur, C.; Dubois, M. A. 2004a. Forest Progression modes in littoral Congo, Central Atlantic Africa. *Journal of Biogeography*, 31: 1445-1461.
- Favier, C.; chave, J.; Fabing, A.; Schwartz, D.; Dubois, M. A. 2004b. Modelling Forest-savanna mosaic dynamics influenced environments: effects of fire, climate and soil heterogeneity. *Ecological Modelling*, 171: 85-02.

- Felfili, J. M.; Hilgibert, L. F.; Franco, A. C.; Silva, J. C. S.; Resende, A. V.; Nogueira, M. V. P. 1999. Comportamento de plântulas de *Sclerolobium paniculatum* Vog var. *rubiginosum* (Tul.) Benth. sob diferentes níveis de sobreamento, em viveiro. *Revista Brasileira de Botânica*, 22: 297-301.
- Felfili, J. M.; Rezende, R. P. 2003. *Conceitos e métodos em fitossociologia*. Ed. Universidade de Brasília, Brasília, Distrito Federal. 68pp.
- Fenshan, R. J.; Fairfax, R. J.; Butler, D. W.; Bowman, D. M. J. S. 2003. Effects of fire and drought in a tropical eucalypto savanna colonized by rain forest. *Journal of Biogeography*, 30: 1405-1414.
- Franklin, E.; Magnusson, W. E.; Luisão, F. J. 2004. Relative effects of biotic and abiotic factors of soil invertebrate communities in an Amazonian savannas. *Applied Soil Ecology*, 29: 259-273. 505
- Guariguata, M. R.; Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary Forest sucesion changes in structural and functional caracteristics. *Forest Ecology and Managemment*, 148: 185 – 206.
- Guizoni Jr., I. R.; Layme, V. M. G.; Lima, A. P.; Magnusson, W. E. 2005. Spatially explicit population dynamics in a declining population of the tropical rodent, *bolomys lasiurus*. *Journal of Mammalogy*, 86: 677-682.
- Higgins, S. I.; Bond, W. J.; Trollope, W. S. W. 2000. Fire, resprouting and variability: a recipe for grass-tree coexistence in savanna. *Journal of Ecology*, 88: 213-229.
- Higgins, S. I.; Bond, W. J.; February, E. C.; Bronn, A.; Euston-Brown, D. I. W.; Enslin, B.; Govender, N.; Rademan, L.; O' Regan, S.; Potgieter, A. L. F.; Scheiter, S.; Sowry, R.; Trollope, L.; Trollope, W. S. W. 2007. Effects of four decades of fire manipulation on woody vegetation structure in savanna. *Ecology*, 88: 1119-1125.
- Hoffmann, W. A. 1996. The effects of fire and cover on seedling establishment in a Neotropical Savanna. *Journal of Ecology*, 84: 383-393.
- Hoffmann, W. A.; Moreira, A. G. 2002. The role of fire in population dynamics of wood plants. p. 159-177. In: Oliveira, P. S.; Marquis, R. J. *The Cerrados of Brazil*. Ecology and natural history of a Neotropical Savannas. Columbia University Press. Nova York, USA.
- Hoffmann, W. A.; Franco, A. C. 2003. Comparative growth analysis of tropical forest and savannas woody plants using phylogenetically independent contrasts. *Journal of Ecology*, 91: 475-484.
- Hoffmann, W. A.; Adasme, R.; Haridasan, M.; Carvalho, M. T.; Geiger E. L.; Pereira, M. A. B.; Gotsch, S. G.; Franco, A. C. 2009. Tree topkill, not mortality, governs the dynamics of savanna-forest bounbaries and frequent fire in central Brazil. *Ecology*, 90: 1326-1337.

- Kellman, M. 1979. Soil enrichment by neotropical savana trees. *Journal of Ecology*, 67: 565-577.
- Líbano, A. M.; Felfili, j. M. 2007. Fitossociologia de um cerrado sensu stricto no Brasil Central ao longo de 18 anos. *Revista Brasileira de Biociências*, 5: 90-92.
- Luchi, A. E.; Silva, L. C. P.; Moraes, M. A. 2005. Anatomia comparada do lenho de *Xylopia aromatica* (Lam). Mart, em áreas de cerrado e de plantação de *Pinos elliottii* Engelm. *Revista Brasileira de Botânica*, 28: 809-820.
- Magnusson, W.E.; Sanaiotti, T.M.; Lima, A.P.; Martinelli, L. A.; Araujo, M. C.; Albernaz, A.L.K.M. 2002. A Comparison of $\delta^{13}C$ ratios of surface soils in savanna and forest in Amazonia. *Journal of Biogeography*, 29: 857-863.
- Magnusson, W.E.; Lima, A.P.; Albernaz, A.L.K.M; Sanaiotti, T.M.; Guillaumet, J. 2008. Composição florística e cobertura das savanas na região de Alter do Chão, Santarém - PA. *Revista Brasileira de Botânica*, 31: 165-177.
- Miranda, I.S. 1995. Fenologia do estrato arbóreo de uma comunidade de cerrado em Alter do Chão, PA. *Revista Brasileira de Botânica*, 18: 235-240.
- Mokross, K. S. 2004. *Avaliação de fatores atuando sobre a densidade e composição de espécies de uma savana amazônica*. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Amazonas. 67pp.
- Mordelet, P. Abbadie, L.; Manout, J. C. 1993. Effects of tree clumps on soil characteristics in a humid savanna of West Africa (Lamto, Cote D'Ivoire). *Plant and soil*, 153: 103-111.
- Moreira, A. G. 2000. Effects of fire protection on savanna in Central Brazil. *Journal of Biogeography*, 27: 1021-1029.
- Moustakas, A.; Wiegand, K.; Meyer, K. M.; Ward, D.; Sankaran, M. 2010. Learning new tricks from old trees: revisiting the savanna question. *Frontiers of biogeography*, 2.2: 47-53.
- Neri, A. V.; de Campos, E. P.; Duarte, T. G.; Meira Neto, J. A. A.; da Silva, A. F.; Valente, G. E. 2005. Regeneração de espécies nativas lenhosas sob plantio de *Eucalyptus* em área de Cerrado na Floresta Nacional de Paraopeba, MG, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 19: 369-376.
- Norden, N.; Mesquita, R. C. G.; Bentos, T. V.; Chazdon, L. M.; Williamson, G. B. 2011. Contrasting community, compensatory trends in alternative successional pathways in Central Amazonia. *Oikos*, 120: 143-151.
- Oliveira-Filho, A.T.; Ratter, J. A. 2002. Vegetation physiognomies and wood flora in the Cerrado biome. p. 91-120. In: Oliveira, P.S.; Marquis, R.J. (Eds.). *The Cerrados of Brazil*.

Ecology and natural history of a Neotropical Savannas. Columbia University Press, Nova York, USA.

Palhares, D.; Franco, A. C.; Zaidan, L. B. P. 2010. Respostas fotossintéticas de plantas de cerrado nas estações seca e chuvosa. *Revista Brasileira de Biociências*, 8: 213-220.

Parrotta, A, J.; Knowles, O. H. 1999. Restoration of tropical moist forest in the bauxite-mined lands in the Brazilian Amazon. *Restoration ecology*, 7: 103-116.

Pinheiro, E. S.; Durigan, G. 2009. Dinâmica espaço-temporal (1962-2006) das fitofionomias em unidade de conservação do Cerrado no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 32: 441-454.

R Development Core Team. 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation of Statistical Computing. Viena, Austria. ISBN 3-900051-07-0. Disponível em <http://www.R.project.org>.

RADAMBRASIL. 1976. *Geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação e uso potencial da terra*. Folhas, SA. 21 Santarém, Vol. 10. Rio de Janeiro. 127pp.

Ratter, J. 1992. Transitions between cerrado and forest vegetation in Brazil. p. 417-429. In: Furley, P. A.; Proctor, J.; Ratter, J. (Eds). *Nature and dynamics of forest-savanna boundaries*. Chapman & Hall press, London, UK.

Ribeiro, J. E. L. S.; Hopkins, M. J. G.; Vicentini, A.; Sothers, C. A.; Costa, M. A. Brito, J. M.; Souza, M. A.; Martins, L. H. Lohmann, L. G.; Assunção, P. A. C. L., Pereira, E.; Silva, C. F., Mesquita, M. R.; Procópio, L. C. 1999. *Flora da Reserva Ducke*. Ed. INPA. Manaus, Brasil. 816pp.

Ribeiro, L. F.; Tabareli, M. 2002. A structural gradient in cerrado vegetation of Brazil: changes in woody plant density, species richness, life history and plant composition. *Journal of Tropical Ecology*, 18: 775-794.

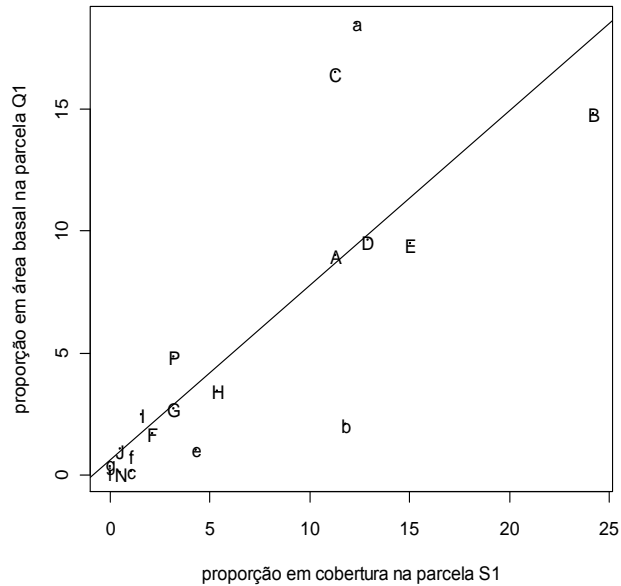
Rizzini, C. T. 1997. *Tratado de fitogeografia do Brasil – aspectos ecológicos, sociológicos e florísticos*. p. 309 – 746. Ed. Âmbito Cultural Edições Ltda, Rio de Janeiro, Brasil.

Rodrigues, C. A. G.; Hott, M. C.; Miranda, E. E; Oshiro, O. T. 2007. Análise da savana e queimadas no Parque Indígena de Tumucumaque (PA) através de imagens de satélite Landsat. *Anais do XIII Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto*, p. 4195-4202. INPE, Florianópolis. Brasil.

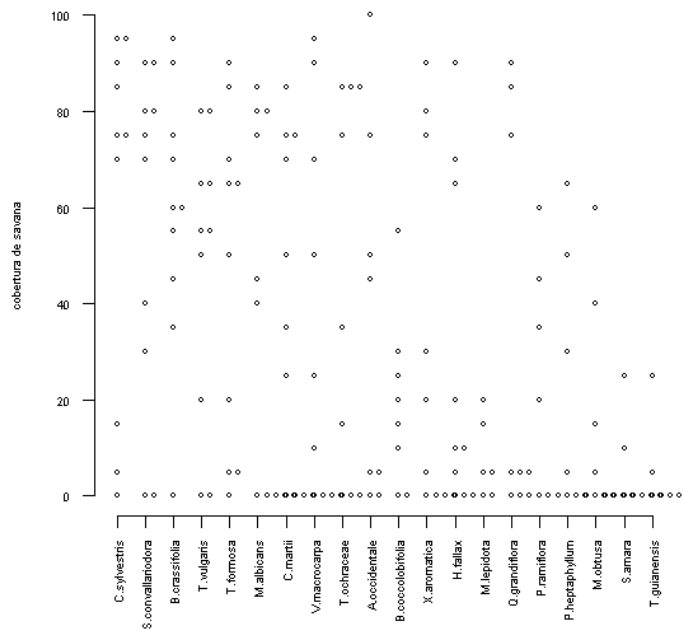
Roitman, I.; Felfili, J. M.; Rezende, A. V. 2008. Tree dynamics of a fire protected cerrado sensu stricto surrounded by forest plantations, over a 13-year period (1991 – 2004) in Bahia, Brazil. *Plant Ecology*, 197: 255-267.

- Rossato, R. D.; Hoffmann, W. A.; Franco, A. C. 2009. Differences in growth patterns in co-occurring forest and savanna trees affect forest-savanna boundaries. *Functional Ecology*, 23: 689-698.
- Ruggiero, P. G. C.; Batalha, M. A.; Pivello, V. G.; Meirelles, S. T. 2002. Soil-vegetation relationships in cerrado (Brazilian savanna) and semideciduous forest, Southeastern Brazil. *Plant Ecology*, 160: 1-16.
- Russel-Smith, J.; Whitehead, P. J.; Cook, G. D.; Hoare, J. L. 2003. Response of *Eucalyptus*-dominated savanna to frequent fires: lessons from monmarlary, 1973-1996. *Ecological Monographs*, 73: 349-375.
- Russel-Smith, J.; Station, P. J.; Whitehead, P. J.; Edwards, E. 2004. Rain forest invasion of eucalypt-dominated woodland savanna, Iron Range, north-eastern Australia: I Successional processes. *Journal of Biogeography*, 31: 1293-1303.
- San José, J. J.; Fariñas, M. R. 1983. Changes in tree density and species composition in a protected *Trachypogon* savanna, Venezuela. *Ecology*, 64: 447-453.
- San José, J. J.; Fariñas, M. R. 1991. Temporal changes in the structure of a *Trachypogon* savanna protected for 25 years. *Acta Oecologica*, 12: 237-247.
- Sanaiotti, T.; Magnusson, W. E. 1995. Effects of annual fires on the production of fleshy fruits eaten by birds in a Brazilian Amazonian savanna. *Journal of Tropical Ecology*, 11: 53-65.
- Sanaiotti, T. M.; Martinelli, L. A.; Victória, R. L.; Trumbore, S. E.; Camargo, P. B. 2002. Past vegetation changes in Amazon Savannas determined using carbon isotopes of soil organic matter. *Biotropica*, 34: 2-16.
- Silva, A. C.; Higuchi, P.; Pifano, D. S. 2007. Padrão espacial e estrutura do gênero *Miconia*, Ruiz & Pav. (Melastomataceae). *Revista Brasileira de Biociencias*, 5: 60-62.
- Smit, I. P. J.; Asner, G. P.; Govender, N.; Bowdoin, T. K.; Knapp, D.E.; Jacobson, J. 2010. Effects of fire on woody vegetation structure in Africa savanna. *Ecological Applications*, 20: 1865-1875.
- Walter, B. M. T. 2006. *Fitofisionomias do Cerrado*. Tese de Doutorado, Universidade de Brasília, Distrito Federal. 373p.

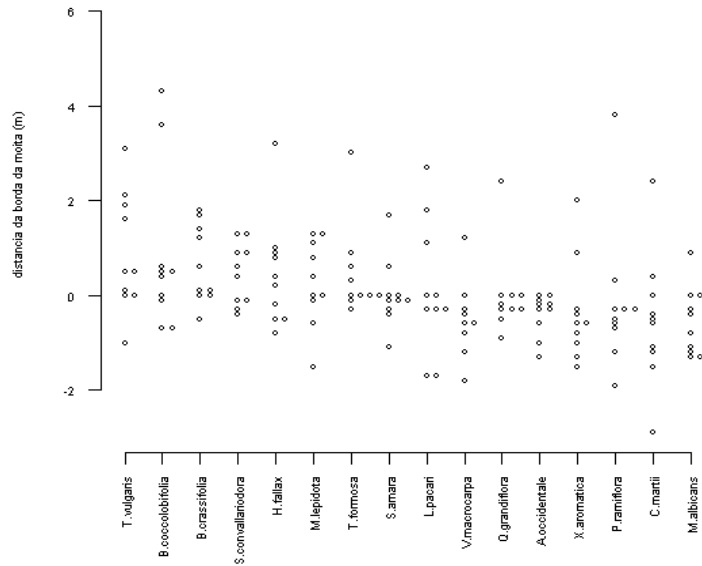
APÊNDICES



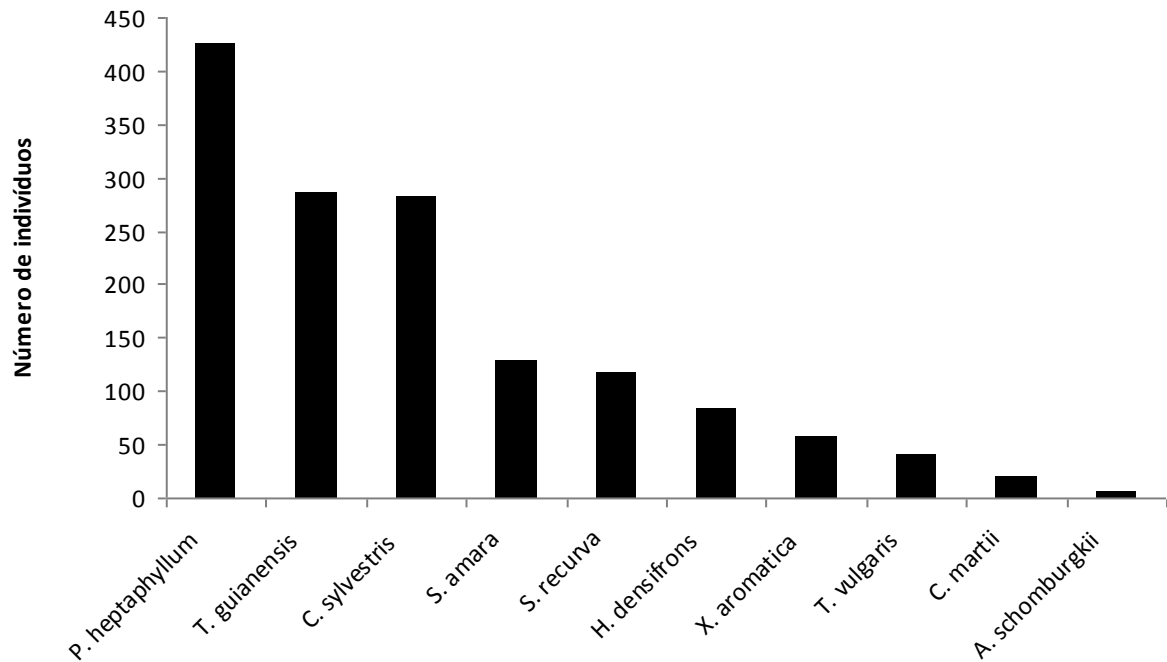
APÊNDICE A Relação entre a área basal da parcela Q_1 e a cobertura na parcela S_1 . $R^2 = 0.6372$, $P < 0.0001$.



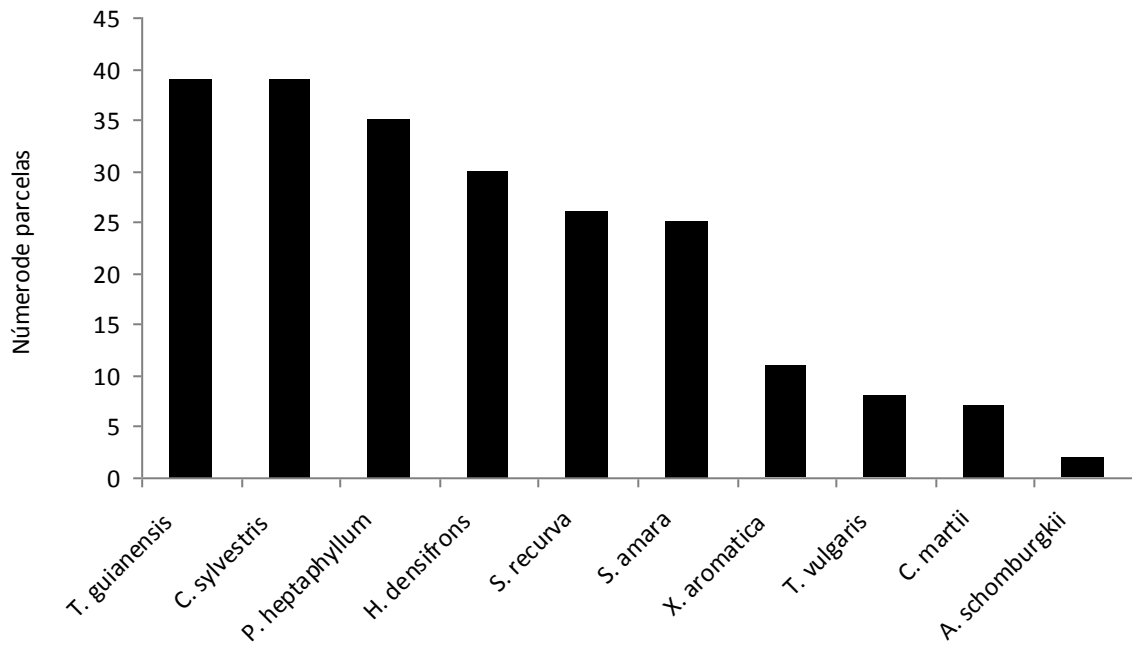
APÊNDICE B Cobertura de savana ao redor dos indivíduos jovens das espécies. *Q. grandiflora*, *M. albicans* ($N=11$); *A. occidentale*, *B. coccolobifolia* ($N=8$); *M. lepidota* ($N=6$).



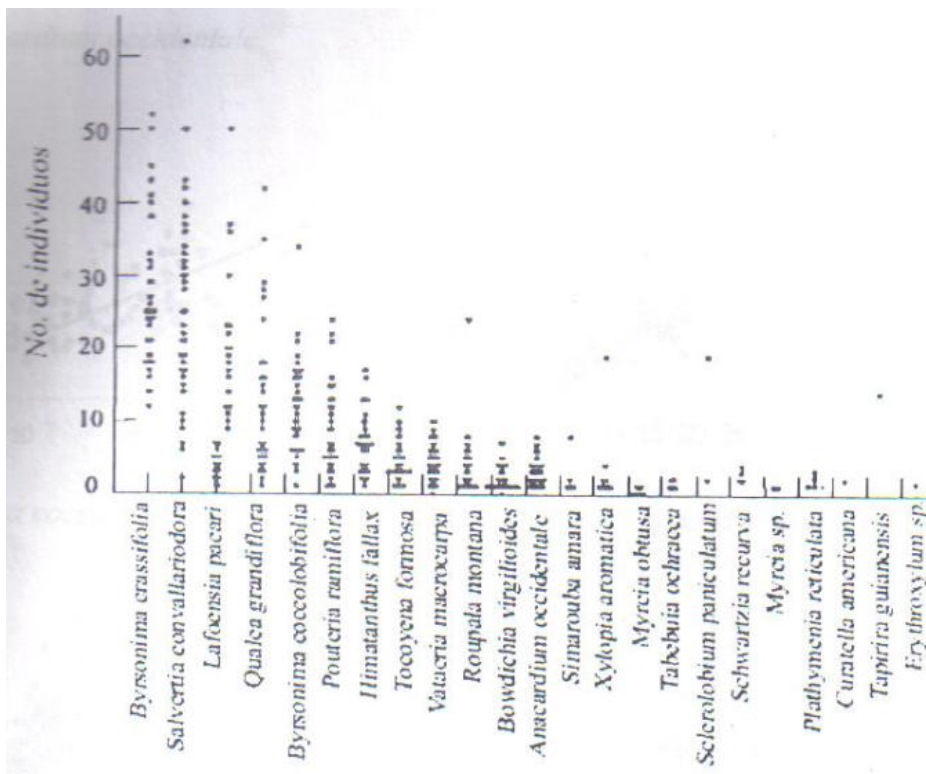
APÊNDICE C Distância entre os indivíduos recrutados das espécies ao longo do estudo e a borda da moita medida em 1986. Para cada espécie $N=10$.



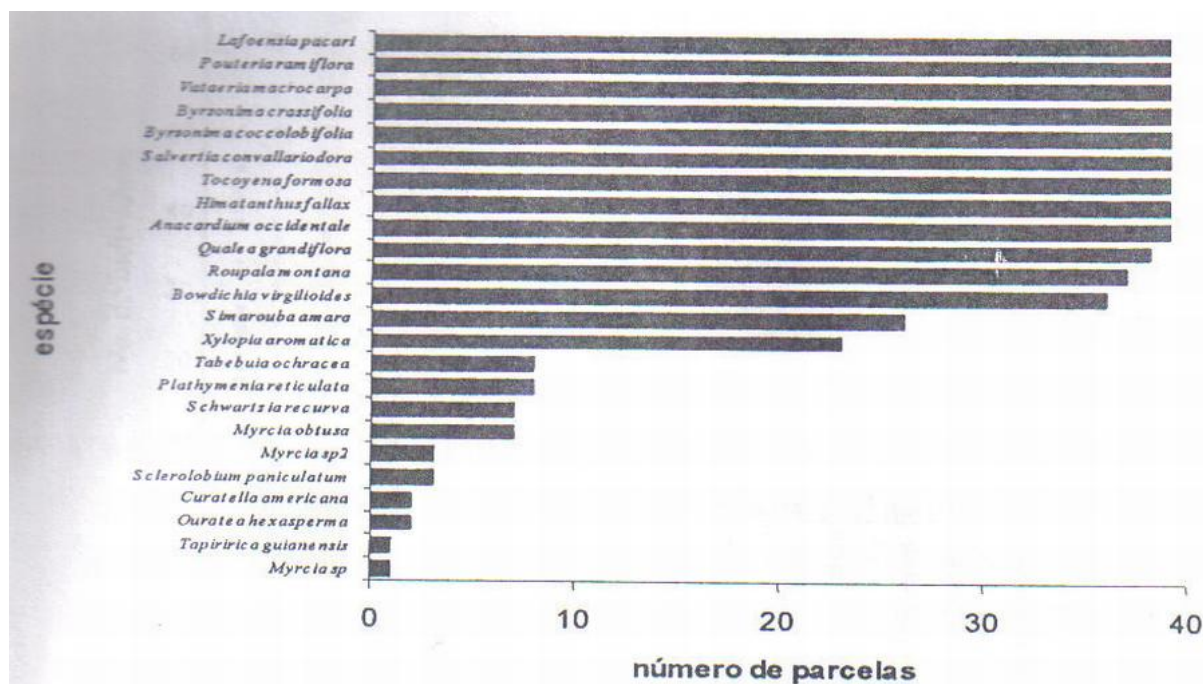
APÊNDICE D Abundância nas 40 parcelas em florestas das espécies arbóreas registradas na parcela Q_1 durante o período estudado.



APÊNDICE E Distribuição de freqüência nas 40 parcelas em florestas das espécies arbóreas registradas na parcela Q₁ durante o período estudado.



APÊNDICE F Abundância das espécies arbóreas nas 40 parcelas em savanas (Mokross, 2004). *Sclerolobium paniculatum* é sinônimo botânica de *Tachigali vulgaris*.



APÊNDICE G Distribuição de frequência nas 40 parcelas em savana (Mokross, 2004). *Sclerolobium paniculatum* é sinônimo botânico de *Tachigali vulgaris*.

APÊNDICE H

METADADOS DA COLETA DE DADOS NA PARCELA FOCAL (Q₁)

Demarcação da parcela focal

A partir de um ponto central, uma linha de 100m foi orientada a 50º do norte, com auxílio de bússola e trena. O mesmo procedimento foi utilizado para traçar uma linha perpendicular a primeira (140º do norte), formando o eixo central da parcela focal. O perímetro e o eixo central do quadrado (100x100 m) da parcela focal foram delimitados por fio de nylon e estacas metálicas posicionadas de 10 em 10 m.

As subparcelas (10x10 m) foram delimitadas utilizando trena e bússola a partir das linhas e estacas de referência, instaladas no perímetro e eixo central da parcela focal.

Medidas de circunferência do tronco na parcela focal para estimar a área basal das espécies

Indivíduos com múltiplos troncos que tivessem pelo menos um tronco com diâmetro ≥ 5 cm tiveram todos os troncos medidos, ainda que os demais troncos tivessem diâmetros inferiores a 5 cm, e a área basal de cada tronco foi calculada e somada para estimar a área basal do indivíduo. A partir de 2009, todos os troncos desses indivíduos foram pintados a 30 cm de altura a partir do solo, facilitando a execução dos censos posteriores.

Determinação dos indivíduos para estimar a densidade

Em savanas os indivíduos geralmente possuem múltiplos troncos devidos a perda da parte aérea e posterior rebrota. Quando havia troncos da mesma espécie muito próximos, os indivíduos foram determinados por meio de escavação na base dos troncos até 10 cm de profundidade e observação da existência de ligação entre os troncos analisados. Foi feita uma revisão e, quando necessário, os indivíduos antigos que foram inicialmente tratados como mais de um indivíduo foram corrigidos para um único indivíduo para estimar a densidade nos censos.

Plotagem dos indivíduos no mapa de papel milimetrado

Todos os indivíduos lenhosos que atenderam ao critério de inclusão para o porte arbóreo (diâmetro ≥ 5 cm) foram plotados no mapa de papel milimetrado (escala 1:100 m) como um ponto, acompanhado de um número que indentifica a subparcela onde os indivíduos foram registrados, seguida por uma letra. Foram utilizadas as letras K, W e Y. Quando o número de indivíduos ultrapassa o número de letras do alfabeto, a plotagem reutiliza a letra A, mas seguida do número 2, seguindo novamente a sequência até o alfabeto acabar novamente, então a plotagem reutiliza a letra A seguida do número 3 e assim sucessivamente. Os primeiros indivíduos em cada subparcela do primeiro censo (1986) não receberam número, apenas letra, ficando o número subentendido em relação à subparcela em que foram registrados.

Os censos foram realizados por três pessoas ao longo do período de monitoramento da parcela (24 anos). Os indivíduos registrados nos censos realizados pela Dra Tania M. Sanaiotti foram plotados na cor preta, os indivíduos registrados nos censos realizados pela Dra Izildinha

Miranda foram plotados na cor azul e os indivíduos registrados por mim, Ygo Silvestre de Deus, foram plotados na cor vermelha.

Desse modo, um ponto azul no mapa com o número 45K2, significa que foi registrado pela Izildinha Miranda na subparcela 45, sendo o trigésimo sétimo indivíduo registrado na subparcela 45.

Para plotar a localização do indivíduo no mapa foi utilizada as coordenadas X e Y dos indivíduos em relação às bordas das subparcelas ou em relação a indivíduos já plotados.

Verificação de rebrotos de indivíduos registrados em censos anteriores

Os indivíduos registrados no local onde já existia uma espécie plotada que fosse da mesma espécie do indivíduo registrado em censo anterior no mesmo local e que apresentasse vestígios da existência de um tronco maior na sua base, ainda que subterrâneo, e apresentasse diâmetro compatível com o tempo entre a morte do indivíduo registrado anteriormente no mesmo local e o registro do novo tronco, foram considerados rebrotos do indivíduo registrado primeiro e desse modo, não contribuíram com o aumento da densidade do respectivo censo, apesar de terem contribuído com o aumento da área basal. O critério metodológico adotado para estimar a densidade ao longo dos anos tem por finalidade demonstrar o nicho de persistência exercido pelas espécies savânicas.

Plotagem das moitas no mapa de papel milimetrado

As moitas foram plotadas no mesmo mapa de papel milimetrado que os indivíduos arbóreos. O polígono do perímetro das moitas foi preenchido com pontilhado na cor preta. Todavia, algumas das pequenas moitas podem não corresponder a moitas verdadeiras, podendo ser apenas um indivíduo isolado no capim que não atingiu o critério de inclusão. Por isso, foram utilizadas apenas moitas com polígono que tenha pelo menos 1m de comprimento e 1m de largura em alguma parte da sua forma.

Queimadas na parcela focal

Durante todos os censos, foi registrada a ocorrência ou não de queimadas na parcela focal, porém a extensão de cobertura das queimadas somente foi registrada até 1990, o que impediu a utilização desse dado nesse estudo.

Medidas de cobertura de savana ao redor dos indivíduos jovens para quantificar o local de estabelecimento

O bastão de 1 m graduado de 10 em 10 cm foi disposto na posição ao norte do caule, onde o centro do bastão (ponto inicial) foi posicionado rente ao caule da planta, ficando 50 cm para esquerda e 50 cm para a direita do indivíduo jovem. A medida de altura dos indivíduos jovens para verificação de atendimento ao critério de inclusão ($\leq 1\text{m}$ de altura) foi feita por meio da vara metálica de 2 mm de diâmetro utilizada para medir a cobertura de savana através do método de pontos. A vara metálica possuía uma marcação em seu comprimento a 1m, que ao ser posicionada ao lado dos indivíduos analisados, servia de referência para a inclusão ou descarte na amostra.

Toques em espécies típicas da savana aberta por meio do método de pontos foram utilizados para determinar a cobertura de savana. As espécies mais características e mais registradas na savana aberta durante a estimativa de cobertura de savana ao redor dos indivíduos jovens foram *Paspalum carinatum*, *Trachipogon plumosus*, *Rinchospora hirsuta* e *Rinchospora* sp. Entretanto, o grupo de pesquisa envolvido neste trabalho pretende publicar uma lista com as espécies típicas da savana aberta e típicas da moita, para dar suporte a estudos futuros utilizando o método elaborado neste trabalho. Uma lista geral das espécies da savana de Alter do Chão, com dados de cobertura e forma de vida, pode ser encontrada em Magnuson et al. (2008) e uma lista com espécies típicas das moitas pode ser encontrada em Sanaiotti e Magnusson (1995).

APÊNDICE I

**ATA DA AULA DE QUALIFICAÇÃO, FICHA DE AVALIAÇÃO DO TRABALHO
DE CONCLUSÃO ESCRITO E ATA DA DEFESA PÚBLICA DE MESTRADO**



AULA DE QUALIFICAÇÃO

PARECER

Aluno(a): YGO SILVESTRE DE DEUS Curso: ECOLOGIA Nível: MESTRADO Orientador(a): TÂNIA SANIOTTI
--

Título:

"Dinâmica populacional de espécies arbóreas em uma enclave de savana na Amazônia".

BANCA JULGADORA:

TITULARES:

Henrique Nascimento (INPA)
 José Júlio de Toledo (INPA)
 Newton Leal Filho (INPA)

SUPLENTES:

José Luis Camargo (INPA)
 Renato Cintra (INPA)

EXAMINADORES	PARECER	ASSINATURA
Henrique Nascimento (INPA)	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado <input type="checkbox"/> Reprovado	
José Júlio de Toledo (INPA)	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado <input type="checkbox"/> Reprovado	
Newton Leal Filho (INPA)	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado <input type="checkbox"/> Reprovado	
José Luis Camargo (INPA)	<input type="checkbox"/> Aprovado <input type="checkbox"/> Reprovado	
Renato Cintra (INPA)	<input type="checkbox"/> Aprovado <input type="checkbox"/> Reprovado	

OBS: *A BANCA SIGERE QUE O ALUNO REPESE O TAMANHO DA AMOSTRA PARA QUE POSSA OBTER RESULTADOS MAIS CONSISTENTES E, PORTANTO, SER GENERALIZADO PARA O SISTEMA COMO UM TODO. HA CONDIÇÕES DE AMPLIAR ESSA AMOSTRAGEM PELA USO DE OUTRAS PARCELAS JA ESTABELECIDAS NA REGIÃO.*

Manaus(AM), 29 de março de 2010

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA TROPICAL E RECURSOS NATURAIS - PPG BTRN
 PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA PPG-ECOINPA

Av. Etângio Saes, 2235 - Bairro: Adolphopolis - Caixa Postal: 478 - CEP: 69.011-370, Manaus/AM.
 Fone: (+55) 92 3643-1809 Fax: (+55) 92 3643-1000
 site: <http://pg.inpa.gov.br> e-mail: pgeco@inpa.gov.br



Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA
Programa de Pós-graduação em Ecologia



Avaliação de dissertação de mestrado

Título: **Dinâmica estrutural de uma savana amazônica sobre diferentes regimes de queimada**
Aluno: **YGO SILVESTRE DE DEUS**
Orientador: **Tânia M. Sanaiotti** Co-orientador: -----

Avaliador: William Arthur Hoffmann

Por favor, marque a alternativa que considerar mais apropriada para cada item abaixo, e marque seu parecer final no quadro abaixo

	Muito bom	Bom	Necessita revisão	Reprovado
Relevância do estudo	(X)	()	()	()
Revisão bibliográfica	(X)	()	()	()
Desenho amostral/experimental	()	(X)	()	()
Metodologia	()	(X)	()	()
Resultados	()	(X)	()	()
Discussão e conclusões	(X)	()	()	()
Formatação e estilo texto	()	(X)	()	()
Potencial para publicação em periódico(s) indexado(s)	()	()	(X)	()

PARECER FINAL

- Aprovada** (indica que o avaliador aprova o trabalho sem correções ou com correções mínimas)
- Aprovada com correções** (indica que o avaliador aprova o trabalho com correções extensas, mas que não precisa retornar ao avaliador para reavaliação)
- Necessita revisão** (indica que há necessidade de reformulação do trabalho e que o avaliador quer reavaliar a nova versão antes de emitir uma decisão final)
- Reprovada** (indica que o trabalho não é adequado, nem com modificações substanciais)

Raleigh, NC, USA

8 Mar. 2011

Local

Data

Assinatura

Comentários e sugestões podem ser enviados como uma continuação desta ficha, como arquivo separado ou como anotações no texto impresso ou digital da tese. Por favor, envie a ficha assinada, bem como a cópia anotada da tese e/ou arquivo de comentários por e-mail para pgecologia@gmail.com e claudiakeller23@gmail.com ou por correio ao endereço abaixo. O envio por e-mail é preferível ao envio por correio. Uma cópia digital de sua assinatura será válida.

Endereço para envio de correspondência:

Claudia Keller
DCEC/CPEC/INPA
CP 478
69011-970 Manaus AM
Brazil



Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA
Programa de Pós-graduação em Ecologia



Avaliação de dissertação de mestrado

Título: **Dinâmica estrutural de uma savana amazônica sobre diferentes regimes de queimada**

Aluno: **YGO SILVESTRE DE DEUS**

Orientador: **Tânia M. Sanaiotti**

Co-orientador: **----**

Avaliador: Izildinha de Souza Miranda

Por favor, marque a alternativa que considerar mais apropriada para cada item abaixo, e marque seu parecer final no quadro abaixo

	Muito bom	Bom	Necessita revisão	Reprovado
Relevância do estudo	(x)	()	()	()
Revisão bibliográfica	(x)	()	()	()
Desenho amostral/experimental	(x)	()	()	()
Metodologia	()	(x)	()	()
Resultados	()	(x)	()	()
Discussão e conclusões	()	(x)	()	()
Formatação e estilo texto	()	()	(x)	()
Potencial para publicação em periódico(s) indexado(s)	()	()	(x)	()

PARECER FINAL

() **Aprovada** (indica que o avaliador aprova o trabalho sem correções ou com correções mínimas)

(x) **Aprovada com correções** (indica que o avaliador aprova o trabalho com correções extensas, mas que não precisa retornar ao avaliador para reavaliação)

Pequenas sugestões modificações devem ser realizadas. Para isso envio em anexo o documento indicando pontualmente minhas sugestões para revisão.

Uma revisão mais aprofundada deveria ser realizada na metodologia, pois encontrei certa dificuldade para entender a metodologia.

A dissertação necessita de uma revisão, pois apresenta uma elevada quantidade de conteúdo redundante. Exemplos claros são a Introdução e a conclusão que são repetidas na chamada dissertação e no artigo. Penso que a Introdução da dissertação não deve ser a mesma do artigo, pois não tem sentido a repetição.

() **Necessita revisão** (indica que há necessidade de reformulação do trabalho e que o avaliador quer reavaliar a nova versão antes de emitir uma decisão final)

() **Reprovada** (indica que o trabalho não é adequado, nem com modificações substanciais)

Belém - Pará, 16 de março de 2011

Izildinha S. Miranda

Izildinha de Souza Miranda



Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA
Programa de Pós-graduação em Ecologia



Avaliação de dissertação de mestrado

Título: **Dinâmica estrutural de uma savana amazônica sobre diferentes regimes de queimada**
 Aluno: **YGO SILVESTRE DE DEUS**
 Orientador: **Tânia M. Sanaiotti** Co-orientador: **----**

Avaliador: John Du Vall Hay

Por favor, marque a alternativa que considerar mais apropriada para cada item abaixo, e marque seu parecer final no quadro abaixo

	Muito bom	Bom	Necessita revisão	Reprovado
Relevância do estudo	()	(X)	()	()
Revisão bibliográfica	()	()	(X)	()
Desenho amostral/experimental	()	()	(X)	()
Metodologia	()	()	(X)	()
Resultados	()	()	(X)	()
Discussão e conclusões	()	()	(X)	()
Formatação e estilo texto	()	(X)	()	()
Potencial para publicação em periódico(s) indexado(s)	()	()	(X)	()

PARECER FINAL

- () **Aprovada** (indica que o avaliador aprova o trabalho sem correções ou com correções mínimas)
- () **Aprovada com correções** (indica que o avaliador aprova o trabalho com correções extensas, mas que não precisa retornar ao avaliador para reavaliação)
- (X) **Necessita revisão** (indica que há necessidade de reformulação do trabalho e que o avaliador quer reavaliar a nova versão antes de emitir uma decisão final)
- () **Reprovada** (indica que o trabalho não é adequado, nem com modificações substanciais)

____ **Brasília, DF** ___, ____ **24 / 02 / 11** ____
 Local Data

Assinatura

Comentários e sugestões podem ser enviados como uma continuação desta ficha, como arquivo separado ou como anotações no texto impresso ou digital da tese. Por favor, envie a ficha assinada, bem como a cópia anotada da tese e/ou arquivo de comentários por e-mail para pgecologia@gmail.com e claudiakeller23@gmail.com ou por correio ao endereço abaixo. O envio por e-mail é preferível ao envio por correio. Uma cópia digital de sua assinatura será válida.

Endereço para envio de correspondência:

Claudia Keller
 DCEC/CPEC/INPA
 CP 478
 69011-970 Manaus AM
 Brazil



ATA DA DEFESA PÚBLICA DA
DISSERTAÇÃO DE MESTRADO DO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
ECOLOGIA DO INSTITUTO NACIONAL
DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA.

Aos 21 dias do mês de julho do ano de 2011, às 14:00 horas, no auditório do Programa de Pós-Graduação em Clima e Ambiente - PPG Cliamb/INPA, reuniu-se a Comissão Examinadora de Defesa Pública, composta pelos seguintes membros: o(a) Prof(a). Dr(a). **Flávia Regina Capellotto Costa**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, o(a) Prof(a). Dr(a). **Niwton Leal Filho**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e o(a) Prof(a). Dr(a). **José Júlio de Toledo**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, tendo como suplentes o(a) Prof(a). Dr(a). Florian Karl Wittmann, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e o(a) Prof(a). Dr(a). Lucerina Trujillo Cabrera, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, sob a presidência do(a) primeiro(a), a fim de proceder a arguição pública da **DISSERTAÇÃO DE MESTRADO de YGO SILVESTRE DE DEUS**, intitulada "Dinâmica estrutural de uma savana amazônica sobre diferentes regimes de queimada", orientado(a) pelo(a) Prof(a). Dr(a). Tania Margarete Sanaiotti, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia.

Após a exposição, o(a) discente foi argüido(a) oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, tendo recebido o conceito final:

APROVADO(A) REPROVADO(A)
 POR UNANIMIDADE POR MAIORIA

Nada mais havendo, foi lavrada a presente ata, que, após lida e aprovada, foi assinada pelos membros da Comissão Examinadora.

Prof(a).Dr(a). Flávia Costa

Prof(a).Dr(a). Niwton Leal Filho

Prof(a).Dr(a). José Júlio de Toledo

Coordenação PPG-ECO/INPA