

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL  
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

**“RECONSTRUÇÃO DA DINÂMICA DE CURTA DURAÇÃO EM VEGETAÇÃO  
CAMPESTRE SOB PASTEJO, COM BASE EM TIPOS FUNCIONAIS”**

CAROLINA CASAGRANDE BLANCO

PORTO ALEGRE, MAIO DE 2004

**“RECONSTRUÇÃO DA DINÂMICA DE CURTA DURAÇÃO EM VEGETAÇÃO  
CAMPESTRE SOB PASTEJO, COM BASE EM TIPOS FUNCIONAIS”**

CAROLINA CASAGRANDE BLANCO

DISSERTAÇÃO APRESENTADA AO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, DO INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DA UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL, COMO PARTE DOS REQUISITOS PARA OBTENÇÃO DO TÍTULO DE MESTRE EM ECOLOGIA

ORIENTADOR: PROF. DR. VALÉRIO DEPATTA PILLAR

COMISSÃO EXAMINADORA

PROF. DR. LILIAN EGGERS  
DR. JOSÉ PEDRO PEREIRA TRINDADE  
PROF. DR. WALDIR MANTOVANI

PORTO ALEGRE, MAIO DE 2004

## AGRADECIMENTOS

Agradeço...

Ao orientador, Valério DePatta Pillar;

Aos amados pais, familiares e amor, pela força nos momentos difíceis e pela paciência nos momentos de ausência;

Aos queridos amigos, pela irmandade, em especial à companheira CLÁUDIA BELTRAME PORTO;

A todos que contribuíram para a realização deste trabalho, colegas, amigos e professores, em especial ao colega ENIO EGON SOSINSKI JR.;

Betina dos Santos, Rafael E. Machado, Juliano Morales, Sandra Müller, Rodrigo Favreto, Vanessa Gazulha Paulo, José Pedro Trindade, Gerhard Overbeck, Omara Lange, Prof. Ilsi L. Boldrini, Prof. Renato Medeiros, Prof. Marcelo Abreu, Prof. Heinrich Hanenack, Prof. Homero Bergamaschi, Prof. Carlos Trein e aos funcionários da EEA-UFRGS, em especial ao Celso e ao estagiário Rodrigo.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico, CNPq, pelo financiamento deste trabalho;

Á Vida, por permitir apreciá-la a cada dia.

# **“RECONSTRUÇÃO DA DINÂMICA DE CURTA DURAÇÃO EM VEGETAÇÃO CAMPESTRE SOB PASTEJO, COM BASE EM TIPOS FUNCIONAIS”**

Autora: Carolina Casagrande Blanco

Orientador: Valério DePatta Pillar

## **RESUMO**

Comunidades campestres foram descritas por Tipos Funcionais de Plantas (TFs). Utilizou-se um método politético de identificação de atributos macromorfológicos da vegetação e TFs com máxima correlação com as variáveis ambientais consideradas. Avaliaram-se os padrões de resposta da vegetação à herbivoria por rebanho bovino (Tipos Funcionais de Resposta:  $TF_{RS}$ ), e o efeito da estrutura das comunidades de TFs no processo seletivo do pastejo (Tipos Funcionais de Efeito:  $TF_{ES}$ ), bem como o grau de sobreposição dos tipos identificados. A alternância entre condições de exposição ao distúrbio ou exclusão do mesmo permitiu observar variações em padrões espaciais e temporais da composição da vegetação assim descrita. Buscou-se a reconstrução de uma série temporal única através de um método determinístico baseado na sobreposição espaço-temporal desses padrões.

O experimento foi realizado num período de nove meses, tendo sido a estrutura da vegetação avaliada em função de dois períodos de pastejo. Observou-se uma diferença mais nítida na composição de  $TF_{RS}$  entre as comunidades protegidas do pastejo e aquelas mais frequentemente pastejadas. Comunidades protegidas apresentaram  $TF_{RS}$  de maior porte, biomassa uniformemente distribuída e maiores proporções de caules lignificados, enquanto que uma tendência mais nítida em direção a uma concentração de biomassa aérea próxima do solo foi verificada com o aumento da frequência do distúrbio. A relação com um índice de intensidade de desfolha indicou a preferência por  $TF_{ES}$  com pouca proporção de lâminas foliares senescentes, porte intermediário, e uma mínima proporção de biomassa aérea alocada a caules lignificados. Embora tenha sido verificada uma correspondência entre os atributos que descreveram os  $TF_{RS}$  e  $TF_{ES}$ , a correlação obtida entre as duas abordagens mostrou-se pouco satisfatória. A série temporal obtida pelo método determinístico não apresentou padrões estáveis, possivelmente devido ao número insuficiente de séries parciais observadas, bem como ao curto período de avaliação das mesmas.

# “RECONSTRUCTION OF A SHORT TERM DYNAMICS FROM GRAZED VEGETATION USING PLANT FUNCTIONAL TYPES”

Author: Carolina Casagrande Blanco

Supervisor: Valério DePatta Pillar

## ABSTRACT

Grassland communities were described by Plant Functional Types (PFTs). A recursive algorithm was used to numerically search for traits and to find optimal PFTs defined polythetically by cluster analysis. A relationship between PFTs associated with the response of plants to grazing (Plant Functional Response Types: PFT<sub>RS</sub>) and PFTs that determine effects of plants on selective behavior of grazing animals (Plant Functional Effect Types: PFT<sub>ES</sub>) was evaluated. The alternation of exposure and exclusion to disturbance allowed the observation of variations in spatial and temporal patterns of the vegetation. The reconstruction of a directed temporal series was attempted, through a deterministic method based on space-for-time substitution.

Vegetation data were obtained from a nine-month period of vegetation response to two grazing regimes. A clear difference between grazing-excluded and frequently grazed communities was observed. Grazing-excluded communities presented PFT<sub>RS</sub> characterized by taller leaves, uniformly distributed biomass and higher percentage of lignified stems, whereas increasing disturbance tended to concentrate biomass close to the ground. Evaluation of a grazing intensity index indicated a positive selective behavior towards PFT<sub>ES</sub> characterized by leaves with low percentages of senescence, an intermediate length, and a minor percentage of aerial biomass allocated to lignified stems. Although there was some correspondence among traits characterizing PFT<sub>RS</sub> and PFT<sub>ES</sub>, a very low correlation was found between these two approaches. The generated temporal series, through the deterministic method, showed no stable patterns, possibly due to an insufficient number of observed partial series as well as the short time period considered.

## SUMÁRIO

|   |    |
|---|----|
| INTRODUÇÃO .....  | 1  |
| 1. COMPARAÇÃO ENTRE TIPOS FUNCIONAIS DE PLANTAS RELACIONADOS À RESPOSTA DA VEGETAÇÃO AO PASTEJO E O EFEITO DA ESTRUTURA DA VEGETAÇÃO NA SELETIVIDADE DOS PASTADORES ..... | 3  |
| 2. RECONSTRUÇÃO DE UMA SÉRIE TEMPORAL ÚNICA .....   | 29 |
| 2.1 INTRODUÇÃO .....  | 29 |
| 2.2. METODOLOGIA .....  | 33 |
| 2.2.1. Dados de vegetação .....   | 33 |
| 2.2.1.1. Delineamento experimental.....   | 33 |
| 2.2.1.2. Definição dos tipos funcionais de <i>resposta</i> ao tempo de exclusão.....  | 38 |
| 2.2.2. Definição das séries parciais.....   | 41 |
| 2.2.2.1. Dados de vegetação .....   | 41 |
| 2.2.3. Reconstrução de uma série temporal única .....   | 43 |
| 2.3. RESULTADOS E DISCUSSÃO .....   | 45 |
| 2.3.1. Tipos funcionais de <i>resposta</i> ao tempo de exclusão de pastejo.....   | 45 |
| 2.3.2. Dinâmica das comunidades descritas pelos tipos funcionais <i>resposta</i> ao tempo de exclusão de pastejo .....  | 50 |
| 2.3.3. Reconstrução da série temporal única .....   | 55 |
| 2.4. CONSIDERAÇÕES FINAIS .....   | 63 |
| 3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....   | 65 |
| 4. APÊNDICES .....  | 68 |

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Grazing intensity (GI) as a function of the PF<sub>ef</sub>T performance (cover abundance). The GI values were percentages of biomass removed by cattle in each quadrat, through consecutive measures of sward height. Quadrats not grazed were not shown on the graph.....26
- Figura 2. Principal coordinate analysis based on Chord distance for five PF<sub>re</sub>T and all traits, except 'leaf surface' (LS) for which no significant variation was detected. The optimal traits TH = 'leaf table height', CD = 'canopy density', LT = 'leaf tensile strength' are in italics. The other traits are Ab = 'aerial biomass', WB = 'woody biomass', SL = 'senescent leaves' and HA = 'habit'.....26
- Figura 3. Principal coordinate analysis based on Chord distance for 150 quadrats (30 plots) described by the five PF<sub>re</sub>T. Empty circles indicate the 100 quadrats corresponding to the 20 plots offered to grazers and black circles indicate the other 50 quadrats of the ten plots fenced by metal cages. The drawing representations of each PF<sub>re</sub>T were based on key information given by figure 2 and a further refinement from Table 1 .....26
- Figura 4. Foto de um ponto amostral e a delimitação dos limites dos cinco quadros contínuos proporcionada por uma armação móvel de ferro. Durante o período de pastejo, permaneciam apenas os marcadores no nível do solo, para evitar interferência no comportamento de pastejo. A armação móvel de ferro indicando os limites dos quadros era deslocada a cada ponto amostral para as avaliações da vegetação. Um dos vértices fechados era posicionado sobre o marcador 1 (lado da armação na foto, indicado abaixo da régua) e um dos vértices abertos era posicionado sobre o marcador 2 (lado direito, pouco nítido na foto). O ajuste de sua orientação era feito com base num croqui confeccionado na primeira avaliação, onde as orientações foram estipuladas sem critério específico .....34
- Figura 5. Foto aérea da área experimental indicando o posicionamento dos pontos amostrais e as áreas excluídas da amostragem (polígonos). Os pontos de fixação das transecções foram georeferenciados (GPS 12 "Garmin"), possibilitando a relação da topografia do terreno com a localização precisa das mesmas .....35
- Figura 6. Gaiola utilizada para proporcionar exclusão ao pastejo. A gaiola foi fixada de maneira que a distância entre os dois marcadores do ponto amostral correspondeu à diagonal do quadrado formado pelos limites da gaiola. ....36
- Figura 7. Detalhamento do delineamento amostral. O esquema mostra o número de levantamentos realizados em cada um dos trinta pontos amostrais, bem como os meses em que estes ocorreram. Os dois períodos de pastejo estão inseridos nos intervalos tracejados. As linhas inteiras representam intervalos de ausência e/ou proteção do pastejo. As linhas tracejadas representam exposição ao distúrbio. Por exemplo, no primeiro ponto amostral foram realizados seis levantamentos (número de pontos na linha 1), permanecendo exposto aos dois períodos de pastejo. No primeiro intervalo, não houve pastejo na área. A segunda e a quarta avaliação foram realizadas antes dos períodos de pastejo.....37
- Figura 8. Algoritmo para a busca analítica por atributos ótimos e definição politética de TFs (Pillar & Sosinski, 2003). O algoritmo é similar àquele descrito em Pillar (1999a), mas a cada iteração recursiva, uma análise de agrupamentos está envolvida. Da mesma forma, o número de níveis de partição dos grupos gerados que maximiza a função objetiva indica o número ótimo de tipos funcionais para a combinação de atributos considerada .....39
- Figura 9. Esquema da definição de séries temporais com relação ao delineamento amostral. O esquema mostra o número de levantamentos (estados = pontos no gráfico) realizados, bem como os meses em que estes ocorreram. Estão

- representados os quatro tipos de tratamentos realizados, referentes a períodos diferenciados de exposição ao pastejo e exclusão: (1) = Transecções expostas aos dois períodos de pastejo; (2) transecções excluídas dos dois períodos de pastejo; (3) Transecções expostas somente no segundo período de pastejo; (4) Transecções expostas somente ao primeiro período de pastejo. Os dois períodos de pastejo estão inseridos nos intervalos tracejados, representados pelos retângulos contendo a inicial “P”. As linhas inteiras representam intervalos de ausência e/ou exclusão do pastejo. As linhas tracejadas representam exposição ao distúrbio. Assim, as avaliações de cada transecção geraram um determinado número de séries temporais, de acordo com o tipo de tratamento realizado. Por exemplo, nas transecções sujeitas ao tratamento (1) foram realizados seis levantamentos, gerando três séries temporais de dois estados sucessivos cada.....42
- Figura 10. Gráfico dos tipos funcionais em ordem decrescente de presença (frequência de ocorrência) nas comunidades em todos os levantamentos realizados. ....47
- Figura 11. Gráfico da performance (abundância-cobertura) dos tipos funcionais, quando presentes, em todos os levantamentos realizados. Os TFs estão em ordem decrescente de presença (conforme indicado na Figura 10). ....47
- Figura 12. Diagrama de ordenação dos tipos funcionais descritos pelos atributos ótimos, i.e., altura da biomassa (ab), defesa da lâmina foliar (dl), altura máxima (am) e biomassa lignificada (bl). Os TFs estão indicados com símbolos (losangos cheios ou traços) que correspondem aos grupos ao qual pertencem, segundo a análise de agrupamentos realizada (mais detalhes no texto .....48
- Figura 13. Diagrama de ordenação das comunidades descritas pelos tipos funcionais. Comunidades estão indicadas pelo grupo ao qual pertencem (números). A proximidade dos TFs indica quais os grupos de comunidades por eles caracterizados. .51
- Figura 14. Diagramas de ordenação das comunidades descritas pelos tipos funcionais e indicadas pelos tratamentos aplicados: (a) = Expostas aos dois períodos de pastejo; (b) = Protegidas dos dois períodos de pastejo; (c) = Expostas somente ao segundo período de pastejo; (d) = Protegidas somente ao primeiro período de pastejo. A proximidade dos TFs indica quais os tipos de comunidades por eles caracterizados. No primeiro gráfico (A) todas as comunidades estão representadas pelos tratamentos correspondentes. No segundo gráfico (B), mesma análise, estão representadas apenas aquelas cuja indicação do tratamento (a e b) representa a mais próxima correspondência com os grupos gerados, exibidos no diagrama de ordenação da Figura 13. ....51
- Figura 15. Diagrama de ordenação representando as trajetórias das comunidades descritas pela composição média dos tipos funcionais. A descontinuidade das trajetórias indica os períodos sem pastejo. ....53
- Figura 16. Diagrama de ordenação das comunidades descritas por espécies e indicadas pelos tratamentos aplicados: (a) = Expostas aos dois períodos de pastejo; (b) = Excluídas nos dois períodos de pastejo; (c) = Expostas somente ao segundo período de pastejo; (d) = Expostas somente ao primeiro período de pastejo. As espécies mais correlacionadas com os eixos de ordenação estão indicadas. A proximidade das espécies indica quais os tipos de comunidades por elas caracterizadas. Todas as comunidades estão representadas pelos tratamentos correspondentes. Pode-se observar que não há uma diferenciação nítida das comunidades com relação aos tratamentos aplicados. As espécies mais correlacionadas com os eixos de ordenação estão indicadas (Anla = *Andropogon lateralis*; Axaf = *Axonopus affinis*; Elgl = *Eleocharis Glauco-virens*; Pano = *Paspalum notatum*; Papl = *Paspalum plicatulum*; Papu = *Paspalum pumilum* .....53
- Figura 17. Relação de vizinhança entre as 70 séries temporais obtida pela análise de *minimum spanning tree* (árvore geradora mínima). As 69 ligações exibidas



- correspondem aos 69 menores valores de Distância Euclidiana entre dois estados quaisquer de pares de séries temporais. A soma de todas essas distâncias equivale ao menor comprimento possível obtido para a série única. Mais detalhes sobre essa análise estão na metodologia deste capítulo. ....55
- Figura 18. Topologia das 70 séries parciais representando as sobreposições a serem avaliadas (conforme exemplo na tabela 2 da metodologia deste capítulo) para a obtenção da série única. Esta, por sua vez, representará uma dinâmica pós-exclusão (após o período de proteção) do pastejo estendida para oito passos de tempo. ....56
- Figura 19. Gráfico da variação da performance dos tipos funcionais de resposta ao pastejo ( $TF_R$ ) mais frequentes ao longo dos oito passos de tempo “sintéticos” obtidos pelo método proposto. A escala utilizada para situar no tempo os estados da série temporal reconstituída foi a soma térmica (graus-dia). ....58
- Figura 20. Gráfico da série markoviana modelada pelo método de cadeias de Markov a partir da série única. O gráfico apresentando a variação da performance dos tipos funcionais de resposta ao pastejo ( $TF_R$ ) mais frequentes ao longo dos oito passos de tempo obtidos. A escala utilizada para situar no tempo os estados da série temporal reconstituída foi a soma térmica (graus-dia) .....58
- Figura 21. Diagramas de ordenação das trajetórias determinística e markoviana com número de estados (pontos que representam os passos de tempo considerados) variando de seis a oito: (A) oito estados, (B) sete estados, (C) seis estados. Os estados iniciais e finais estão representados por numeração arábica e romana nas trajetórias determinísticas e markovianas, respectivamente. A análise da sobreposição dos pares de trajetórias indica o nível de ajuste de uma trajetória markoviana àquela obtida pelo método determinístico de sobreposição de séries parciais. ....60
- Figura 22. Gráfico das probabilidades obtidas no teste da markovidade da trajetória determinística com número de estados variando de seis a oito. O teste é embasado na avaliação da similaridade entre matrizes de distância de comunidades “reais” e markovianas, que representa um valor de estresse (discordância) entre a trajetória “real” e a markoviana. Esse valor aumenta à medida que as transições do modelo markoviano tornam-se mais caóticas (aleatórias), causando a não-direcionalidade do processo. A hipótese nula de não-direcionalidade (com base na premissa de que uma trajetória markoviana é direcionada) é rejeitada se a proporção de valores simulados (aleatória) de estresse igual ou menor do que o valor observado é menor do que o limite estabelecido (nesse caso, 0,1). Mais detalhes sobre esse teste estão no Apêndice 2. ....61

## LISTA DE TABELAS

- Tabela 1. Traits' attributes settled on the numerical definition of five plant functional response types in both 100 offered quadrats (20 plots) and 50 (10 plots) protected ones. The corresponding values are representative (average values) of all numerical values of each trait, corresponding to their attributes on the description of all populations grouped on each of the five groups (PF<sub>re</sub>T). So, for example, PF<sub>re</sub>T-1 and PF<sub>re</sub>T-2 had lower values for the trait 'habit' and then it was assumed that these PF<sub>re</sub>Ts grouped most populations with stoloniferous (1) or rhizomatous (2) habits by the fact that it was adopted lower values for these two attributes in comparison with 'other habits' (3). The opposite was made for the interpretation of this trait for the other PF<sub>re</sub>T s, grouping mainly populations with habit value 2 (rhizomatous) and 3 ('other habits'). The trait 'leaf surface' (LS) was not printed because no significant variation was detected. The optimal traits are in italics: BH = 'biomass height', UD = 'upper leaf's density', LT = 'leaf tensile strength'. The other traits are AB = 'aerial biomass', WB = 'woody biomass', SL = 'senescent leaves' and HA = 'habit'. .....27
- Tabela 2. Exemplo da concatenação de duas séries menores (S2T20 e S3T29) em uma nova série única (S20/29). Os valores em S20/29 são a média das performances (abundância-cobertura) dos TFs presentes nos estados (levantamentos) correspondentes em S2T20 e S3T29, respectivamente, onde há sobreposição. A coluna escurecida contém os estados mais similares (de menor distância euclidiana) das duas séries.....44
- Tabela 3. Caracterização dos 18 tipos funcionais com relação aos outros atributos, não otimizados .....46

## LISTA DE APÊNDICES

|   |    |
|---|----|
| Apêndice 1. Tabela das temperaturas médias e precipitações médias mensais num período de doze meses que inclui o período de avaliações.....                                   | 68 |
| Apêndice 2. O Método de Cadeias de Markov.....  | 69 |
| Apêndice 3. Tabela das espécies que compõem cada tipo funcional. ....   | 73 |
| Apêndice 4. Análise fitossociológica da área experimental.....  | 75 |
| Apêndice 5. Gráfico do teste de nitidez dos grupos gerados na análise de agrupamentos (UPGMA) dos dezoito tipos funcionais descritos pelos atributos ótimos selecionados..... | 84 |
| Apêndice 6. Gráfico do teste de nitidez dos grupos gerados na análise de agrupamentos (UPGMA) das comunidades descritas por tipos funcionais. ....                            | 85 |

## INTRODUÇÃO

A maturidade em diversas áreas da ciência é alcançada com o poder de predição da dinâmica de eventos particulares (McIntosh, 1980). Em ecologia, o método mais difundido para a investigação de mudanças na vegetação em longo prazo envolve o uso de abordagens dispendiosas baseadas em seqüências cronológicas. Acrescenta-se ainda o fato de que registros de longos períodos de sucessão vegetal são raros (Foster & Tilman, 2000) e muitas vezes a avaliação da dinâmica de um sistema é dificultada pela descontinuidade dos registros no tempo. Outro problema da modelagem de sistemas ecológicos é o uso de descritores locais, restringindo a interpretação dos modelos à flora ocorrente, de pouca aplicabilidade em estudos de processos globais.

Fatores importantes como a variabilidade intra-específica, em geral, não são devidamente considerados numa descrição baseada em espécies. Portanto, a caracterização de comunidades irrestrita aos limites fitogeográficos das espécies tornaria possível avaliar processos ecossistêmicos e conseqüências de mudanças climáticas em escala global. O estudo da relação funcional das formas vegetais com o ambiente é desenvolvido desde meados do século XIX, envolvendo diversos parâmetros de avaliação, dentre eles, tipos fisionômicos e formas de vida. A partir de uma proposta de definição de tipos com base em um conjunto de caracteres (Orlóci & Orlóci, 1985), busca-se, atualmente, aperfeiçoar a definição de tipos funcionais de plantas (TFs) (Pillar & Orlóci, 1993a, Díaz & Cabido, 1997, Pillar & Sosinski, 2003) que agrupem a complexidade de espécies e populações apresentando respostas semelhantes às condições do ambiente, e com o propósito de aplicação em modelos ecológicos globais (Grime et al., 1997; Box, 1996).

A resposta de um sistema às flutuações nas condições ambientais ocorre de maneira descontínua no tempo e no espaço pela ocorrência igualmente descontínua dos processos ecossistêmicos. A reordenação temporal da dinâmica da vegetação a partir da conexão dos estados conhecidos que ocorreram num determinado espaço é uma alternativa de modelagem

da resposta dos sistemas aos processos ecossistêmicos, bem como do efeito da variação espaço-temporal na ocorrência dos mesmos.

Neste trabalho, comunidades campestres foram descritas por tipos funcionais de plantas. No primeiro capítulo, avaliaram-se os padrões de resposta da vegetação à herbivoria por rebanho bovino, e o efeito da estrutura das comunidades de TFs no processo seletivo do pastejo<sup>1</sup>. A alternância entre condições de exposição ao distúrbio ou exclusão do mesmo permitiu observar variações em padrões espaciais e temporais da composição da vegetação assim descrita. No segundo capítulo, buscou-se a reconstrução de uma série temporal única a partir da sobreposição espaço-temporal desses padrões.

---

<sup>1</sup> O primeiro capítulo está formatado de acordo com as normas do periódico *Brazilian Journal of Biology*, para o qual será submetido para publicação.

# **1. COMPARAÇÃO ENTRE TIPOS FUNCIONAIS DE PLANTAS RELACIONADOS À RESPOSTA DA VEGETAÇÃO AO PASTEJO E O EFEITO DA ESTRUTURA DA VEGETAÇÃO NA SELETIVIDADE DOS PASTADORES**

O texto deste capítulo (páginas 4 a 28) está apresentado no formato referente às normas do periódico *Brazilian Journal of Biology*, para o qual será submetido para publicação.

Comparing plant functional types related to vegetation response to grazing and the effect of  
vegetation structure on forage selection by grazers

C. C. Blanco\*, E. E. Sosinski-Júnior\*, V. DP. Pillar\*, B. E. Santos<sup>‡</sup> and M. Abreu<sup>‡</sup>

\*Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre,

RS91500-000, Brazil E-mail for correspondence [vpillar@ecologia.ufrgs.br](mailto:vpillar@ecologia.ufrgs.br);

<sup>‡</sup>Departamento de Zootecnia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS

91540-000, Brazil

Número de figuras: 3

Keywords: Plant functional types; Grazing; Grasslands; Optimization; Congruence

Palavras-chave: Tipos funcionais de plantas, Pastejo, Campos Sulinos, Otimização, Congruência.

Título abreviado: Plant functional types related to grazing: Response and effect

Based on a short-term dynamics, it was verified whether there is an association between vegetation responses to grazing in terms of plant attributes and the effect of vegetation structure on forage selection by grazers. The study was conducted on a historically grazed paddock of natural “Campos” (grassland and shrubland) at an Agricultural Research Station in Rio Grande do Sul, Brazil. For the experiment, the area was grazed along 16 days; vegetation was examined for species cover abundance and locally described for eight morphological ‘soft’ traits for both grazed and non-grazed (protected sites) conditions. A polythetic optimization algorithm was used for the definition of plant functional types. This definition assumes that groups of plants that are similar in a given set of traits, are similar in their association to certain variables. A measure of grazing intensity was used as the causal factor of vegetation response, as well as an indicative of the effect of vegetation structure on selection by grazers. Respectively, these procedures defined plant functional response types and plant functional effect types. The comparison of both approaches was based on the dissimilarity matrices of the plant communities containing the performances of the plant types.

The results from the analysis of grazing selective (suggested from the definition of plant functional effect types) showed more intensive search for tender leaves easier to capture in more accessible volumes of aerial biomass from the initial heterogeneous forage. After grazing, an expected variation on plant height was the immediate evidence, even more when comparing protected and grazed conditions. On the grazed plots short and prostrated plant types with aerial biomass close to the ground (with stolons or rhizomes) dominated. On the protected plots taller plant types with aerial biomass of leaves lifted up, on scattered arrangements or as dense columns, composed the erect and dense canopy of the enclosed communities. From the comparison of both perspectives, apart from the similarities on the



attributes settled for the common traits optimized in both approaches, a positive correlation was also obtained.

## RESUMO

Com base numa dinâmica de curta duração, verificou-se a existência de uma associação entre a resposta da vegetação ao pastejo, com relação aos atributos morfológicos das plantas, e o efeito da estrutura da vegetação na seletividade dos pastadores. O estudo foi conduzido num potreiro de campo natural com antecedentes de pastejo localizado na Estação Experimental Agronômica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brasil. O experimento constituiu de um período de 16 dias pastejo por rebanho bovino; a vegetação foi examinada com relação à abundância-cobertura das espécies e localmente descrita com relação a oito atributos morfológicos, facilmente mensuráveis ('soft' traits), em ambas condições pastejada e não-pastejada (protegida do pastejo). Um algoritmo de otimização politética foi utilizado para a definição dos tipos funcionais de plantas. Essa definição assume que grupos de plantas que são similares para um dado conjunto de atributos são igualmente similares com relação a suas associações a certas variáveis ambientais. Uma medida da intensidade de pastejo foi utilizada como fator causador de resposta da vegetação, bem como um fator indicativo do efeito da estrutura da vegetação na seletividade dos pastadores. Esses procedimentos definiram, respectivamente, tipos funcionais de resposta e tipos funcionais de efeito. A comparação de ambas as abordagens baseou-se nas matrizes de dissimilaridade das comunidades de plantas contendo as performances dos tipos funcionais.

Os resultados obtidos da análise de seletividade (deduzidos a partir da definição dos tipos funcionais de efeito) mostraram uma maior intensidade de procura por folhas tenras e de maior facilidade de captura, em volumes mais acessíveis de biomassa aérea da pastagem inicial heterogênea. Após o pastejo, a evidência imediata foi uma variação esperada na altura das plantas, ainda mais acentuada comparando-se condições de pastejo e exclusão (proteção ao pastejo). Nos pontos amostrais pastejados, verificou-se o domínio de tipos de plantas

baixas e prostradas, com biomassa aérea próxima do solo (com estolões ou rizomas). Nos pontos amostrais protegidos do pastejo, tipos de plantas de maior porte e biomassa aérea com folhas mais eretas e arrançadas de maneira dispersa ou como densas colunas formaram o dossel denso e ereto daquelas comunidades protegidas. A comparação entre as duas abordagens evidenciou uma correlação positiva, além das similaridades com relação aos atributos otimizados em ambas as análises.

## INTRODUCTION

Grazing by large mammals occurs in several grassland ecosystems, by large wild herds or as a historical management practice, with domestic livestock bred in fenced areas for several economical purposes. However, grazing is considered a disturbance event not only due to damages from trampling but also to the consequences of the abrupt removal of biomass through defoliation (Harper 1977). On the other hand, it is among the main factors maintaining the ecological properties and providing the physiognomic characteristics of grasslands (Senft, Coughenour et al. 1987; Coughenour 1991; Pillar and Quadros 1997). Nevertheless, a tenuous threshold exists, upon which it becomes a destructive practice when an overgrazed condition is established (Coughenour 1991). Therefore, local observations of the most immediate mechanisms of such a complex interaction between ‘grasses and grazers’ could be a good initial contribution to further development of adequate managements and future preservation efforts.

Although frequency, intensity and magnitude must be considered, species resistance to grazing includes or not the presence of physiologic strategies and/or morphologic structures that avoid defoliation (avoidance), or confer efficiency on resprouting capacity (tolerance) (Briske 1996). However, when grazing is applied by selective agents, some vegetation communities are preferred instead of others, because of different phenotypic attractions. For this reason, communities will display different responses in equally different intensity, with innumerable effects on population dynamics of a given site. In addition, these effects occur by

the interference on competitive interactions (Bullock 1996) in terms of changes on the competitive ability of directly involved species. On the same way, such changes under grazing occur by differentiated effects of disturbance on the species under competition and reflect the differences between species in relation to those traits that confer competitive advantage under particular conditions. In these sense, an interesting question arises. Is there an association between vegetation responses to grazing in terms of plant attributes response and the effect of vegetation structure on forage selection by grazers?

The classification of vegetation in plant types (common groups), irrespective of phylogeny but related to environmental factors, has shown to be an important approach for the treatment of natural phenomena in a global scale (Lavorel, 1997; Lavorel, 1999, 1996; Box, 1995). Since the growth forms of Warming (1909) and the life forms of Raunkiaer (1934), the limitations of using floristics in vegetation classification yielded several terms and methods to express the same idea, (See also Pillar, 1993; Mucina, 1997; Lavorel, 1999; Gitay, 1997). A modern focus on this approach has been the use of Plant Functional Types (PFT) related to land use and disturbance dynamics (Lavorel, McIntyre et al. 1997; Díaz, Cabido et al. 1999; Hadar, Noy-Meir et al. 1999; McIntyre, Lavorel et al. 1999; Westoby 1999).

Here, the term plant functional type was adopted as a group of plants that are similar in a given set of traits and similar in their association to certain variables (Pillar and Orlóci 1993; Pillar and Sosinski 2003). Recently, a more applied connotation includes the differentiation of Plant Functional Response Types (PF<sub>re</sub>T) and Plant Functional Effect Types (PF<sub>ef</sub>T) (Lavorel and Garnier 2002). The former is considered as a group of plants with similar responses to a given environmental factor, and the latter is a group of plants with a similar effect on the action of these certain factors. Those authors concluded that common plant traits could be related simultaneously with nutrient gradient and the determination of net primary production. However, this overlap was not observed when considering the local

disturbance (in that case, fire) as the environmental factor defining both  $PF_{re}T$  and  $PF_{ef}T$ , respectively related to vegetation response to fire and to flammability.

In this paper this approach was tested, considering grazing as the local disturbance.  $PF_{re}T$  and  $PF_{ef}T$  were defined by numerical analysis and a comparison was made to test if a correlation exists between communities described by those plant types.

## MATERIAL AND METHODS

### Studied Site

The study was conducted on the Agricultural Research Station of the Federal University of Rio Grande do Sul (EEA-UFRGS); in Eldorado do Sul, Brazil (30°05'27" S and 51°40'18" W). Rio Grande do Sul is the southernmost state of Brazil, on the transition between tropical and subtropical climatic zones (between latitudes 27° to 33°S). The main climate is Cfa type in Koeppen's classification with Cfb type occurring in a concentrated area on the northeastern plateau. The studied site is located on the physiographic region of "Depressão Central", where the climate is Cfa type. The average annual precipitation is 1440 mm and monthly average temperatures is 9°C to 25°C. Events of water deficits can occur in the period from November to March, but are more frequent in January (Moreno 1966; Bergamaschi and Guadagnin 1990).

A triangular paddock of natural Campos<sup>2</sup> with approximately 3 hectares was used for this study. It ranged a valley crossed by a small water stream between smooth relief's elevations. The vegetation's physiognomy can be summarized as shortgrass fields on the upper and sloped areas where prostrated habits with stolons (e.g. Axonopus affinis) or rhizomes (e.g. Paspalum notatum) dominated, and impressive erect tussocks (e.g. Andropogon lateralis) on the low and humid valley. Before the initial of this study, in February 2003, the area was abandoned since August 2002, after intensive grazing by bovine

---

<sup>2</sup> The term "campo" is used to refer to physiognomies that vary from true grassland to shrubland and frequently is used in the plural "campos" (Pillar & Quadros, 1997)

Plant functional types related to grazing: Response and effect 10  
cattle; historically, it has been managed with a moderate and rotary grazing by bovine cattle and sheep through the last three years.

In Rio Grande do Sul, cattle ranches played an historical role as the principal economic activity since the 19<sup>th</sup> century. However, the presence of livestock on these lands has been registered since the 17<sup>th</sup> century, with big wild herds of bovines and equines being released by Jesuits after the end of the Missions. Despite the economic importance of cattle-raising, the floristic composition of campos is hardly modified by this management practice (Boldrini and Eggers 1996), one of the main agents for the occurrence of different types of campos' physiognomies (Pillar and Quadros 1997). It was already registered about 800 species of Poaceae, mainly Paspalum, Axonopus, Andropogon, Aristida, Schizachyrium, Eragrostis, Piptochaetium. Other families with considerable occurrence are Asteraceae (Baccharis, Vernonia, Eupatorium, Gamochoeta, Chaptalia, Senecio), Cyperaceae (Eleocharis, Rhynchospora), Fabaceae (Desmodium, Trifolium, Galactia, Stylosanthes) and Umbeliferae (Eryngium, Centella). Considering morphological aspects of the vegetation, in grazed sites there is an increase on the dominance of populations occurring as small tussocks (e.g. Paspalum, Piptochaetium) or prostrated ones (e.g. Axonopus, Desmodium), characterizing short-grass fields. On the other hand, in abandoned situations significant changes in structure, richness, species coverage and dominance on campos' communities were observed (Boldrini and Eggers 1997). Considering the edaphic conditions, the potential vegetation is composed by wood species (mainly Bacharis and Vernonia) and a predominance of tall tussock grasses (e.g. Andropogon, Aristida).

#### Vegetation survey

A set of 30 rectangular experimental plots of 0.2 m<sup>2</sup> was located systematically at the paddock. Frequently flooded areas as well as a margin of 10 m width from the fence were excluded on sampling. In February 2003 the area was grazed along 16 days by bovine cattle (a

Plant functional types related to grazing: Response and effect 11  
grazing level of 12 Kg of forage dry matter per 100 Kg of cattle live weight). Only 20 plots were offered to grazers, while metal cages fenced the other ten.

In each experimental plot, five quadrats of 0.2 m x 0.2 m were examined for morphological variations on vegetation due to grazing intensity. Here, a community was defined operationally as the plant biomass rooted within the space unit of a quadrat (Palmer and White 1994). The populations found in each quadrat were estimated for cover abundance and locally described for traits, one day before starting the grazing activity and three days after the grazing period.

Eight morphological 'soft' traits (easily-measured) were evaluated. Based on literature, these traits are related to plant response to grazing (Altesor, Pezzani et al. 1999; Weiher, van der Werf et al. 1999; Pillar and Sosinski 2003), palatability (assumed here as the same as 'leaf acceptability') (O'Reagain and Mentis 1989; O'Reagain 1993; Boggiano 1995), or have been chosen *a priori* as suspected to be ecologically relevant for this factor or effect:

- Aerial biomass (AB): estimated visually by adopting integer values ranging from 1 to 5, of the increasing values of the coupled measures of leaves' volume and aerial biomass height
- Woody biomass (WB): visual estimation of the percentage of woody stems (when occurring) on total aerial biomass
- Senescent leaves (SL): visual estimation of the percentage of discolored or dead leaves on photosynthetic biomass
- Biomass height (BH): height measured in centimeters from the soil surface till where most of the leaves were subjectively judged to occur
- Upper leaf's density (UD): visual estimation of the percentage of leaves above BH
- Habit (HA): local evaluation of the presence of rhizomes, stolons or other kind, adopting values 1, 2 and 3 respectively

- Leaf surface (LS): evaluation of leaf surfaces, sliding forwards and backwards on finger tips. Values are 1 = smooth; 2 = rough; 3 = spiny
- Leaf tensile strength (LT): calculated by the ratio of leaf resistance to traction (R) over leaf area (A), where R is measured with a tensor machine (adapted from Grime, Cooper et al. 1993) and A is a product of leaf width and leaf cross section, estimated at a middle point of the leaf subjected to traction. For compound leaves, these measurements were made on a single leaflet.

Grazing intensity (GI) was estimated as percentages of biomass removed by cattle in each quadrat, calculated by  $GI = \{[(a_1 - a_2)/a_1] * 100\}$  (Boggiano 1995), where a<sub>1</sub> and a<sub>2</sub> were successive measures of biomass height. Five evaluations were made: one day before and one day after the grazing period, and three evaluations along the grazing period, on the third, seventh and 13<sup>th</sup> days of grazing activity. Those measures were obtained with a thin metal surface with the same dimensions of the sampling quadrats sliding on a graduated ruler. Stewart et al. (2001) tested a similar method and showed to be a simple but efficient tool for evaluating biomass consumption.

### Data analysis

A polythetic optimization algorithm was used for the definition of plant functional types (PFTs) (Pillar and Sosinski 2003). This algorithm is implemented in the software SYNCSA (Pillar 2005) and has been used to search for the most relevant traits for the chosen objectives and to define PFTs accordingly. For this, the search for PFTs is a recursive process, which includes cluster analysis.

From a matrix B of populations by traits and a matrix W of the performance of these populations in each quadrat (communities), a subgroup of traits most correlated with a matrix E of environmental variables describing the communities' sites is defined. A cluster analysis is applied to a new matrix C of populations by a subset of traits extracted from matrix B. The

Plant functional types related to grazing: Response and effect 13  
number of PFTs is defined by the number of group partitions that maximized a measure of congruence, a matrix correlation  $\rho(\mathbf{D};\Delta)$  between compositional dissimilarities ( $\mathbf{D}$ ), given by the PFTs, and the environmental dissimilarities of the community sites ( $\mathbf{D}$ ).

In these procedures, Chord distance was used as resemblance function between populations, and UPGMA cluster analysis. Matrix  $\underline{E}$  included the percentages of biomass removed by cattle calculated for each quadrat (see description of the formula on 'vegetation survey'). Assuming that the environmental variables can be factors to which PFTs are responding or effects of them in the studied system, these two approaches could be explored with the same data source but changing the components of matrix  $\underline{B}$  and the way to calculate the components of matrix  $\underline{E}$  according to the focus of the current analysis. The former approach involved the definition of plant functional response types (PF<sub>re</sub>T) and the latter plant functional effects types (PF<sub>ef</sub>T) (Lavorel and Garnier 2002).

Then, on the definition of PF<sub>re</sub>T matrix  $\underline{B}$  included populations of all 30 plots evaluated after the grazing period and for the definition of PF<sub>ef</sub>T vegetation data of the evaluation one day before starting the grazing activity and only from the 20 plots offered were included. In both analyses, for the calculations of the values of matrix  $\underline{E}$ , 'a1' corresponded to the biomass height before grazing (values obtained from one day before the grazing period). But, for the definition of PF<sub>re</sub>T the values on matrix  $\underline{E}$  corresponded to grazing intensity calculated for all the grazing period and so using the last measure (one day after the grazing period) to 'a2'. For the definition of PF<sub>ef</sub>T it was used the measure after three days grazed, during the grazing period, to 'a2'. Value 'zero' was considered on matrix  $\underline{E}$  for the ten plots fenced by metal cages, as well as quadrats where no consumption was detected by the measures.

It is largely assumed that bovine cattle actually have selective behavior on feeding (Provenza and Balph 1987; Senft, Coughenour et al. 1987; Flores, Provenza et al. 1989; Senft 1989; Laca and Demment 1991). An experiment with bovine selectivity in individual plants



Plant functional types related to grazing: Response and effect 14 showed that variations on grazing intensity were related to changes in animal preferences. In addition, those preferences vary on a relative way and as a function of the availability of preferred traits (Boggiano 1995), assuming that the opportunity for selectivity is reduced as overall biomass decline (Laca and Demment 1991). That's why it was attempted to consider only the first measure during the grazing period (after three days grazed) on the analysis of the effect of vegetation structure on selective behavior ( $PF_{efT}$ ).

A correlation between dissimilarity matrices of quadrats described by  $PF_{efT}$  and of the same quadrats when described by  $PF_{reT}$  was calculated, for a comparison among communities of plant types related to vegetation response to grazing, and communities of plant types selected by grazers.

## RESULTS

### Plant types related to forage selection by grazers - $PF_{efT}$

Before grazing, 373 different populations (owing to 65 species) were described from the evaluation of vegetation traits in 100 quadrats (from the 20 plots offered to cattle). With a maximum congruence  $\rho(D;\Delta)$  of 0.4, a subgroup of four traits (BH – Biomass height, UD – Upper leaf's density, LT – Leaf tensile strength, SL – Senescent leaves) defined a single 'plant effect type' ( $PF_{efT}$ ). Grouped on this  $PF_{efT}$  were those populations with more amount of upper biomass available for foraging (UD = 33%), an intermediate biomass height (BH) ranging from ten to 20 centimeters, as well as leaves with low tensile strength (LT = 8 N.mm<sup>2</sup>) and 23% of senescence leaves<sup>3</sup>.

To evaluate the preference of bovines for this plant type, figure 1 shows grazing intensity (GI) as a function of its performance. It is possible to see that higher values of consumption by cattle occurred for higher cover abundance values of the  $PF_{efT}$ . Despite the weak relationship observed, the graph shows that the higher values of GI were obtained for

---

<sup>3</sup> Reminding that these values are representative (average values) of all numerical values of these optimal traits, corresponding to their attributes on the description of all populations grouped on this single cluster ( $PF_{efT}$ ).

Plant functional types related to grazing: Response and effect 15  
average values of cover abundance of the referred plant type. In fact, this PF<sub>ef</sub>T was present in all visited quadrats and with an average performance of 23.47. Moreover, the grazing intensity values were estimated after three days of grazing and once this plant type was the most grazed one, a decrease on its performance was expected to occur.

#### Plant types related to vegetation response to grazing - PF<sub>re</sub>T

After all grazing period, 829 populations owing to 94 species were described from the evaluation of vegetation traits on 150 quadrats (from 20 plots grazed, and the other ten plots protected by metal cages). Interestingly, three traits of the subset optimized earlier by the algorithm on the definition of PF<sub>ef</sub>T (BH – Biomass height, UD – Upper leaf's density, LT – Leaf tensile strength) were common to the definition of five PF<sub>re</sub>T with a maximum congruence  $\rho(\mathcal{D};\Delta)$  of 0.3.

A good description of the five PF<sub>re</sub>T can be done from figure 2, which permits their characterization by the optimal traits. The lower a distance between a plant type and a trait, the higher their numerical value referred to its attribute on the characterization of that plant type. The first axis (displaying 74.9% of data variability) clearly separated plant types that included populations with more senescent leaves (SL) and leaves more resistant to traction (LT) (PF<sub>re</sub>T-5) from those populations with considerable woodiness (WB) and upper leaf's density more distant from the ground (UD) (PF<sub>re</sub>T-3). The trait 'leaf surface' (LS) was not showed because any significant variation was detected by the analysis. For the other traits 'biomass height' (BH), 'aerial biomass' (AB) and 'habit' (HA) the interpretation could be misleading, due to lower correlations with the two axes showed (axis 1 and axis 2). However, strong negative correlations of those traits were detected for the third axis (BH = -0.99, AB = -0.80, HA = -0.72). So, the choice of showing axis 1 and axis 3 would reduce the information to be represented on a two-dimension graph (Axis 3 represented 0.25% and axis 2, 24.8% of data variability). Nevertheless, a gradient of attributes' values for PF<sub>re</sub>T-1, PF<sub>re</sub>T-2 and PF<sub>re</sub>T-4 can be seen on figure 2. A closer observation on the attributes settled for the other traits

(Table 1) revealed that this gradient represents directly an increment on plant height (BH) from PF<sub>re</sub>T-1 to PF<sub>re</sub>T-4, as well as on the attributes of 'habit' (HA) and 'upper leaf's density' (UD). Thus, PF<sub>re</sub>T-1 and PF<sub>re</sub>T-2 grouped mainly stoloniferous short plants with low canopy density, and PF<sub>re</sub>T- 4 grouped tall plants with dense and tall canopies but a predomination of other ways of vegetative propagations, different from stolons. The main difference between PF<sub>re</sub>T-1 and PF<sub>re</sub>T-2 is that the former is a plant type in which some populations have woody biomass.

A drawing representation of all PF<sub>re</sub>T is shown on figure 3 on an attempt to reconcile the attribute responses with species response groups, i.e. the most representative (but not exclusive) species that displayed the specified morphological variations settled on the definition of each PF<sub>re</sub>T. The illustrations were based on key information given by figure 2 and a further refinement from Table 1.

This ordination of all 150 quadrats described by PF<sub>re</sub>T on figure 3 showed a clear separation of grazed and ungrazed communities by the first axis, as well as the PF<sub>re</sub>T most related to each condition. Short plants with aerial biomass close to the ground (PF<sub>re</sub>T-1 and PF<sub>re</sub>T-2), like prostrated stoloniferous legumes such as Desmodium incanum (or grasses such as Axonopus affinis) and herbaceous populations with rhizomes such as Paspalum notatum and Fimbristylis diphylla, characterized the grazed situations. Plants with erect, higher and denser canopies (PF<sub>re</sub>T-4), like tussock grasses such as Andropogon lateralis and Sporobolus indicus, dominated the protected plots, as well as plants with evergreen biomass lifted up by woody stems (PF<sub>re</sub>T-3), like some dicots such as Pfafia tuberosa and Turnera selloi. The occurrence of PF<sub>re</sub>T-5 has no directly association with a single treatment, with weak correlations with both axis. This plant type differed from the others mainly by a huge increment on leaf tensile strength. It could be related to those herbaceous plants that do not necessarily form tussocks, but covers the ground with a scattered but continuous short canopy on which an increment in leaf senescence is evident. Piptochaetium montevidensis, Eleocharis

Plant functional types related to grazing: Response and effect 17  
glauco-virens and some populations of Andropogon lateralis displayed this kind of morphological aspects.

#### Comparing communities described by PF<sub>re</sub>T and communities described by PF<sub>ef</sub>T

The comparison was made between the plant type preferred by cattle (PF<sub>ef</sub>T) and the plant types most related to vegetation response to grazing (PF<sub>re</sub>T-1 and PF<sub>re</sub>T-2), considering only the 20 plots (100 quadrats) offered to grazers. When comparing each other qualitatively, apart from the common traits optimized in both approaches, the specified PF<sub>ef</sub>T and PF<sub>re</sub>Ts also showed similarities on the attributes settled for their common optimal traits (i.e. the plant type preferred by grazers was similar to those two that dominated after grazing). The most expressive difference was perceived on the allocation of 'upper leaf's density' (UD), with a concentration slightly higher on the PF<sub>ef</sub>T.

The quantitatively comparison of both effect and response perspectives, based on the dissimilarity matrices of the communities (quadrats) containing the performances of the plant types yielded a positive, although weak, correlation ( $r = 0.3$ ). It means that quadrats with similar communities sought by grazers during the first three days remained with similar communities after all the grazing period.

#### DISCUSSION

It is important to emphasize that these results were obtained from a short-term dynamics, including immediate responses of vegetation to grazing (in a time scale of 'days') and their pointed effect on cattle's selective (based on a single grazing event). Furthermore, the study site was a historically grazed area (for at least three years) that before this study had been 'resting' for approximately six months after the ultimate intensive grazing. Then, it was not ignored the fact that the PF<sub>re</sub>Ts defined on the protected plots were obtained from more gradual responses of vegetation to grazing (in a time scale of 'months'), but related with no measures of grazing intensity from that ultimate management. Instead of this, value 'zero'

was conferred to those plots when compared with the immediate grazed ones, providing them a status of 'non-grazed'.

After grazing, variation on plant height (BH - 'biomass height') was the immediate evidence (and it could not be different) in both protected and visited conditions as it was exhaustively reported by earlier similar studies (e.g. Noy-Meir, Gutman et al. 1989; Quadros 1999; Castilhos 2002; Sosinski and Pillar 2004, among others). On grazed plots, the direct impacts of an abrupt removal of biomass as well as trampling caused depletion on biomass height. But a combined interpretation of both traits 'upper leaf's density' (UD) and 'biomass height' (BH) revealed that not only the vegetation height varied, but also the allocation and distribution of aerial biomass to a concentration close to the ground (PF<sub>re</sub>T-1 and PF<sub>re</sub>T-2). In addition, the results revealed an increase on the performance of prostrated types of plants with stolons or rhizomes, under a considerable grazing intensity, as already well-documented from studies analyzing response to this disturbance in terms of plant attributes response (Díaz, Acosta et al. 1992; Díaz, Cabido et al. 1999; Landsberg, Lavorel et al. 1999; Lavorel 1999).

A preference was observed for plant types with higher aerial biomass, more accessible to grazers. According to Laca & Demment (1991), since potential bites consist of the top of the sward, a greater quality diet is obtained when leaves are concentrated at the top. This implies that the allocation and distribution of aerial biomass could be related to leaf acceptability and consequently caused a considerable effect on cattle selective behavior as predicted on simulation models relating grazing intake, herbage availability and sward structure (Ungar and Noy-Meir 1988). In fact, cattle preference for a higher 'leaf table' was reported earlier by O'Reagain & Mentis (1989), reinforcing this assumption on the importance of plant structure as determinant on cattle selective behavior by affecting leaf acceptability.

In addition, according to O'Reagain (1993), in the same plant species the acceptability is determined by the interplay between plant structure and leaf quality (to a lesser degree),

assuming that leaf tensile strength may act as an index of leaf nutrient content, and negatively correlated with leaf quality. In fact, the results showed that the plant type most grazed ( $PF_{ef}T$ ) included populations with a lower leaf tensile strength. In accordance with this result, an experiment of selective by bovines in the same studied site and under similar conditions (Boggiano 1995) recorded higher recruitment of plant types with higher proportions of leaves less resistant to traction. According to O'Reagain et al. (1989), higher leaf tensile strength involves more energy wasted for the intake. In addition, it reduces the forage quality in the sense that it is associated with higher percentages of structural tissues and lesser contents of crude protein. Consequently, this requires more time expended for rumen digestion and thus a lower consumption (Queiroz, Gomide et al. 2000). Moreover, a higher proportion of stems contents is inversely related with better accessibility to leaves, because of specific limitations on digestive apparatus (O'Reagain 1993). All these evidences suggested that a nutrient maximization within optimal times expended in each unit of canopy volume per bite consisted on the principle decision variables still acting, at least after three day of grazing.

Plant height is a recognizable 'vital survival attribute' (Hadar, Noy-Meir et al. 1999). Besides the higher difficulties of biting prostrated types (Díaz, Acosta et al. 1992), it was already reported the capacity of stoloniferous shape to explore spatially a mosaic of habitats, while others remain confined to fixed microhabitats (Lemaire and Chapman 1996). Consequently, prostrated types are favored on the grazing event but the erect ones are better competitors in patches recently excluded from grazing (Bullock 1996). However, Altesor et al. (1999) admitted as an uncommon one the ability of erect and tussock growth forms to not only persist but also to colonize (to be highly mobile) both close and distant space units over one year. In fact, on the protected plots plant types had erect and taller canopies arranged like dense columns ( $PF_{re}T-4$ ) or more scattered ones, with leaves lifted up on a 'table' design ( $PF_{re}T-3$ ). Both 'responses' were interpreted as resulting from the ascending leaves to capture

Plant functional types related to grazing: Response and effect 20  
light, as this resource became limited due to an increasing competition because of an increasing density of enclosed photosynthetic tissues.

In a common sense, diminishing of a certain food supply is expected to occur as its offer decreases by an intense demand. But, the most grazed plant type was very similar to those that dominated the grazed plots after the grazing period, except for being expectedly shorter. Moreover, on the scope of a foraging by grazers and at least for the first days, it was not only an homogeneous abrupt removal of biomass but a systematic seek for concentrated amounts of photosynthetic tissues in more accessible volumes of aerial biomass, with leaves easy to capture. Thus, the favoring of prostrated habits instead of others, as a more efficient way to escape from bites, cannot be considered a misleading interpretation for the dominance of this morphological type after grazing. This ‘favoring’ in turns reflects the competitive advantage provided by this trait through an interference on competitive interactions (Bullock 1996) of populations involved directly under grazing disturbance, in terms of changes on the competitive ability as the less defoliated populations can grow at a faster rate, due to defoliation of their neighbors and reduced competition for limiting resource (Coughenour 1991).

In addition, the positive correlation<sup>4</sup> obtained from the comparison of both perspectives suggested that this dominance after grazing occurred in several space units (quadrats) as a parallel process. In other words, it could be stated that the same morphological aspects that ‘drove’ foraging became dominant after grazing. Why things worked that way may have two explanations. One is to attribute to an efficient protection of buds, provided by stolons and rhizomes, a higher probability of a plant type with such a morphological aspect to persist after grazing. In fact, it was reported by Altesor et al. (1999) a higher ability of species with such habits to persist along one year of rotary grazing, and the capacity of horizontally spreading provided by rhizomes in grasses like Paspalum notatum was also recognized.

---

<sup>4</sup> Although this positive correlation were judged a low one, it cannot be subestimated when considering data from a system of so complex interactions between ‘grasses and grazers’ and treated on such a detailed scale.

Furthermore, the protection of buds confers a certain advantage on resprouting. This is a tolerant mechanism of resistance to defoliation (Briske 1996) from which the low tensile strength detected in this study after the grazing period in PF<sub>re</sub>T-1 and PF<sub>re</sub>T-2 could be related to. The other is to admit the most palatable forms are also the most tolerant ones. According to Coughenour (1991), assuming a dynamic mosaic under a patch grazing, from regrowth the forage quality on grazed patches becomes higher than that of the surrounding ungrazed matrix, and as the time passes grazers continue to select the regrowth sites, so the grazed patches diverge further from the ungrazed matrix in terms of forage quality and plant form.

A hard work would be necessary to investigate, among the populations grouped on PF<sub>re</sub>T-1 and PF<sub>re</sub>T-2, which proportion changed their habits in response to grazing impacts to obtain clear evidence about the continuous nature of the ecological patterns (Lavorel and McIntyre 1999). But the short period of time available from the observations could be insufficient for a consistent perception of such a variation. By now, it is more convenient to state that the communities that were similar to each other by the effects of their PF<sub>ef</sub>T's performance on bovine foraging displayed similar responses, remaining similar about their PF<sub>re</sub>T's composition after grazing.

Acknowledgements. This research was carried out with grants and fellowships from CNPq (Brazil). Special thanks to Ilsi Boldrini for the botanical knowledge shared for the species identifications. We are grateful to the directors, the cowboys and the probationers of the Agricultural Research Station for the logistics support to the execution of the fieldwork of this study.



REFERENCES

- ALTESOR, A., PEZZANI, F., et al, 1999, Relationship between spatial strategies and morphological attributes in a Uruguayan grassland: a functional approach. *Journal of Vegetation Science*, 10: 457-462.
- BERGAMASCHI, H. & GUADAGNIN, M. R., 1990, *Agroclima da Estação Experimental Agrônômica / UFRGS*. UFRGS, Faculdade de Agronomia, Porto Alegre.
- BOGGIANO, P., 1995, *Relações entre estrutura da vegetação e pastejo seletivo de bovinos em campo natural*. UFRGS, Faculdade de Agronomia, Porto Alegre, 159 p.
- BOLDRINI, I. L. & EGGERS, L., 1996, Vegetação campestre do sul do Brasil: dinâmica de espécies à exclusão do gado. *Acta Botanica Brasilica*, 10(1): 37-50.
- BOLDRINI, I. L. & EGGERS, L., 1997, Directionality of succession after grazing exclusion in grassland in the south of Brazil. *Coenoses*, 12(2-3): 63-66.
- BOX, E., 1995, Factors determining distributions of tree species and plant functional types. *Vegetatio*, 121: 101-116.
- BOX, E. O., 1996, Plant functional types and climate at the global scale. *Journal of Vegetation Science*, 7: 309-320.
- BRISKE, D. D., 1996, Strategies of plant survival in grazed systems: a functional interpretation, pp. 37-67. In: J. Hodgson & A. W. Illius (eds.), *The ecology and management of grazing systems*, CAB International, Wallingford, UK.
- BULLOCK, J. M., 1996, Plant competition and population dynamics. In: J. Hodgson & A. W. Illius (eds.), *The ecology and management of grazing systems*, CAB International, Wallingford, UK.
- CASTILHOS, Z. M. S., 2002, *Dinâmica vegetacional e tipos funcionais em áreas protegidas e pastejadas sob diferentes condições iniciais de adubação*. UFRGS, Faculdade de Agronomia, Porto Alegre, 114 p.
- COUGHENOUR, M. B., 1991, Spatial components of plant-herbivore interactions in pastoral, ranching, and native ungulate ecosystems. *Journal of Range Management*, 44(6): 530-541.
- DÍAZ, S., ACOSTA, A., et al., 1992, Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. *Journal of Vegetation Science*, 3: 689-696.
- DÍAZ, S., CABIDO, M., et al., 1999, Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 10: 651-660.
- FLORES, E. R., PROVENZA, F. D., et al., 1989, The effect of experience on the foraging skill of lambs: importance of plant form. *Applied Animal Behavior Science*, 23: 285-291.

- GITAY, H. & NOBLE, I. R., 1997, What are functional types and how should we seek them?, pp. 3-19, *In: T. M. Smith, H. H. Shugart & F. I. Woodward (eds.), Plant functional types*, Cambridge University Press, Cambridge.
- GRIME, J. P., COOPER, J. E. L., et al., 1993, Tearability. Methods in Comparative Plant Ecology, pp. 121-123, *In: G. Henry & J. P. Grime, A laboratory manual*, Chapman & Hall, London.
- HADAR, L., NOY-MEIR, I., et al., 1999, The effect of shrub cleaning and grazing on the composition of a Mediterranean grassland: How many functional groups? *Journal of Vegetation Science*, 10: 673-682.
- HARPER, J. L., 1977, *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- LACA, E. A. & DEMMENT, M. W., 1991, Herbivory: The dilemma of foraging in a spatially heterogeneous food environment, pp. 29-44, *In: R. T. Palo & C. T. Robbins (eds.), Plant defences against mammalian herbivory*. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- LANDSBERG, J., LAVOREL, S., et al., 1999, Grazing response among understorey plants in arid rangelands. *Journal of Vegetation Science*, 10: 683-696.
- LAVOREL, S. & GARNIER, E., 2002, Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16: 545-556.
- LAVOREL, S. & MCINTYRE, S., 1999, Plant functional types: is the real world too complex? *Vith International Rangeland Congress Proceedings*, 2<sup>o</sup> Vol., pp. 905-911.
- LAVOREL, S., MCINTYRE, S., et al., 1997, Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution*, 12: 474-478.
- LAVOREL, S., MCINTYRE, S. & GRIGULIS, K., 1999, Plant response to disturbance in a Mediterranean grassland: How many functional groups? *Journal of Vegetation Science*, 10: 661-672.
- LEMAIRE, G. & CHAPMAN, D., 1996, Tissue flows in grazed plant communities, pp. 3-36, *In: J. Hodgson & A. W. Illius (eds.), The ecology and management of grazing systems*. CAB International, Wallingford, UK.
- MCINTYRE, S., 1999, Plant functional types - recent history and current developments. *Vith International Rangeland Congress Proceedings*, 2<sup>o</sup> vol., pp. 891-893.
- MCINTYRE, S., LAVOREL, S., et al., 1999, Disturbance response in vegetation - towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science*, 10: 621-630.
- MORENO, J. A., 1966, *Clima do Rio Grande do Sul*. Secretaria da Agricultura, Porto Alegre, 41 p.
- MUCINA, L., 1997, Classification of vegetation: Past, present and future. *Journal of Vegetation Science*, 8: 751-760.

- NOY-MEIR, D. G., GUTMAN, M., et al., 1989, Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. *Journal of Ecology*, 77: 290-310.
- O'REAGAIN, P. J., 1993, Plant structure and the acceptability of different grasses to sheep. *Journal of Range Management*, 46: 232-236.
- O'REAGAIN, P. J. & MENTIS, M. T., 1989, The effect of plant structure on the acceptability of different grass species to cattle. *Journal of Grassland Society of Southern Africa*, 6(3): 163-169.
- PALMER, M. & WHITE, P. S., 1994, On the existence of ecological communities. *Journal of Vegetation Science*, 5: 279-282.
- PILLAR, V. D., 2005, *SYNCSA, software for character-based community analysis. v. 2.2.3.* UFRGS, Departamento de Ecologia, Porto Alegre.
- PILLAR, V. D. & ORLÓCI, L., 1993, *Character-based community analysis: theory and application program.* The Hague: SPB Academic.
- PILLAR, V. D. & QUADROS, F. L., 1997, Grassland-forest boundaries in southern Brazil. *Coenoses*, 12(2-3): 119-126.
- PILLAR, V. D. & SOSINSKI-JR, E. E., 2003, An improved method for searching plant functional types by numerical analysis. *Journal of Vegetation Science*, 14: 323-332.
- PROVENZA, F. D. & BALPH, D. F., 1987, Diet learning by domestic ruminants: theory, evidence and practical implications. *Applied Animal Behavior Science*, 18: 211-232.
- QUADROS, F. L. F., 1999, *Dinâmica vegetacional em pastagem natural submetida a tratamentos de queima e pastejo.* UFRGS, Faculdade de Agronomia, Departamento de Zootecnia, Porto Alegre.
- QUEIROZ, D. S., GOMIDE, J. A., et al., 2000, Avaliação da folha e do colmo de topo e base de perfilhos de três gramíneas (Poaceae) forrageiras. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 29(1).
- RAUNKIAER, C., 1934, *The life forms of plants and statistical plant geography.* Clarendon Press, Oxford.
- SENF, R. L., 1989, Hierarchical foraging models: effects of stocking and landscape composition on simulated resource use by cattle. *Ecology Modelling*, 46: 283-303.
- SENF, R. L., COUGHENOUR, M. B., et al., 1987, Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *Bioscience*, 37: 789-799.
- SOSINSKI-JR, E. E., & PILLAR, V. D., 2004, Respostas de tipos funcionais de plantas à intensidade de pastejo em vegetação campestre. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 39(1): 1-9.
- STEWART, K. E. J., BOURN, N. A. D., et al., 2001, An evaluation of three quick methods commonly used to assess sward height in ecology. *Journal of Applied Ecology*, 38: 1148-1154.

- UNGAR, E. D. & NOY-MEIR, I., 1988, Herbage intake in relation to availability and sward structure: Grazing processes and optimal foraging. *Journal of Applied Ecology*, 25: 1045-1062.
- WARMING, E., 1909, *Oecology of plants: An introduction to the study of plant-communities*. Clarendon Press, Oxford.
- WEIHER, E., VAN DER WERF, A., et al., 1999, Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*, 10: 609-620.
- WESTOBY, M., 1999, The LHS strategy scheme in relation to grazing and fire. *Vith International Rangeland Congress proceedings*, 2<sup>o</sup> Vol., pp. 893-896.

## LEGENDS TO THE FIGURES

Fig. 1. Grazing intensity (GI) as a function of the PF<sub>ef</sub>T performance (cover abundance). The GI values were percentages of biomass removed by cattle in each quadrat, through consecutive measures of sward height. Quadrats not grazed were not shown on the graph

Fig. 2. Principal coordinate analysis based on Chord distance for five PF<sub>re</sub>T and all traits, except 'leaf surface' (LS) for which no significant variation was detected. The optimal traits TH = 'leaf table height', CD = 'canopy density', LT = 'leaf tensile strength' are in italics. The other traits are Ab = 'aerial biomass', WB = 'woody biomass', SL = 'senescent leaves' and HA = 'habit'.

Fig. 3. Principal coordinate analysis based on Chord distance for 150 quadrats (30 plots) described by the five PF<sub>re</sub>T. Empty circles indicate the 100 quadrats corresponding to the 20 plots offered to grazers and black circles indicate the other 50 quadrats of the ten plots fenced by metal cages. The drawing representations of each PF<sub>re</sub>T were based on key information given by figure 2 and a further refinement from Table 1.

## TABLES AND FIGURES

Table 1. Traits' attributes settled on the numerical definition of five plant functional response types in both 100 offered quadrats (20 plots) and 50 (10 plots) protected ones. The corresponding values are representative (average values) of all numerical values of each trait, corresponding to their attributes on the description of all populations grouped on each of the five groups (PF<sub>re</sub>T). So, for example, PF<sub>re</sub>T-1 and PF<sub>re</sub>T-2 had lower values for the trait 'habit' and then it was assumed that these PF<sub>re</sub>Ts grouped most populations with stoloniferous (1) or rhizomatous (2) habits by the fact that it was adopted lower values for these two attributes in comparison with 'other habits' (3). The opposite was made for the interpretation of this trait for the other PF<sub>re</sub>T s, grouping mainly populations with habit value 2 (rhizomatous) and 3 ('other habits'). The trait 'leaf surface' (LS) was not printed because no significant variation was detected. The optimal traits are in italics: BH = 'biomass height', UD = 'upper leaf's density', LT = 'leaf tensile strength'. The other traits are AB = 'aerial biomass', WB = 'woody biomass', SL = 'senescent leaves' and HA = 'habit'.

| Traits                   | PF <sub>re</sub> T-1 | PF <sub>re</sub> T-2 | PF <sub>re</sub> T-3 | PF <sub>re</sub> T-4 | PF <sub>re</sub> T-5 |
|--------------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|
| BH (cm)                  | < 10                 | >=10; <=20           | >=10; <=20           | >20                  | >=10; <=20           |
| UD (%)                   | 25                   | 25                   | 73                   | 26                   | 19                   |
| LT (N.mm <sup>-2</sup> ) | 6                    | 7                    | 2                    | 9                    | 48                   |
| AB                       | 1                    | 1                    | 1                    | 3                    | 2                    |
| WB (%)                   | 1                    | 0                    | 5                    | 0                    | 0                    |
| SL (%)                   | 12                   | 14                   | 9                    | 15                   | 19                   |
| HA                       | 2                    | 2                    | 3                    | 3                    | 3                    |

Figure 1

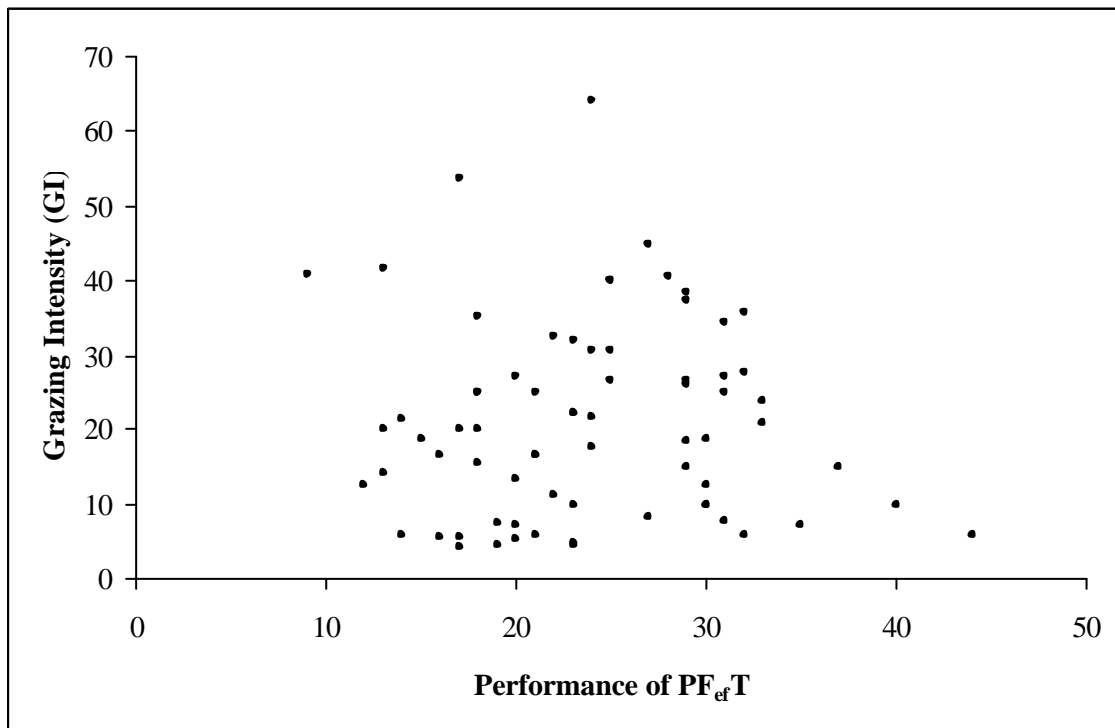


Figure 2

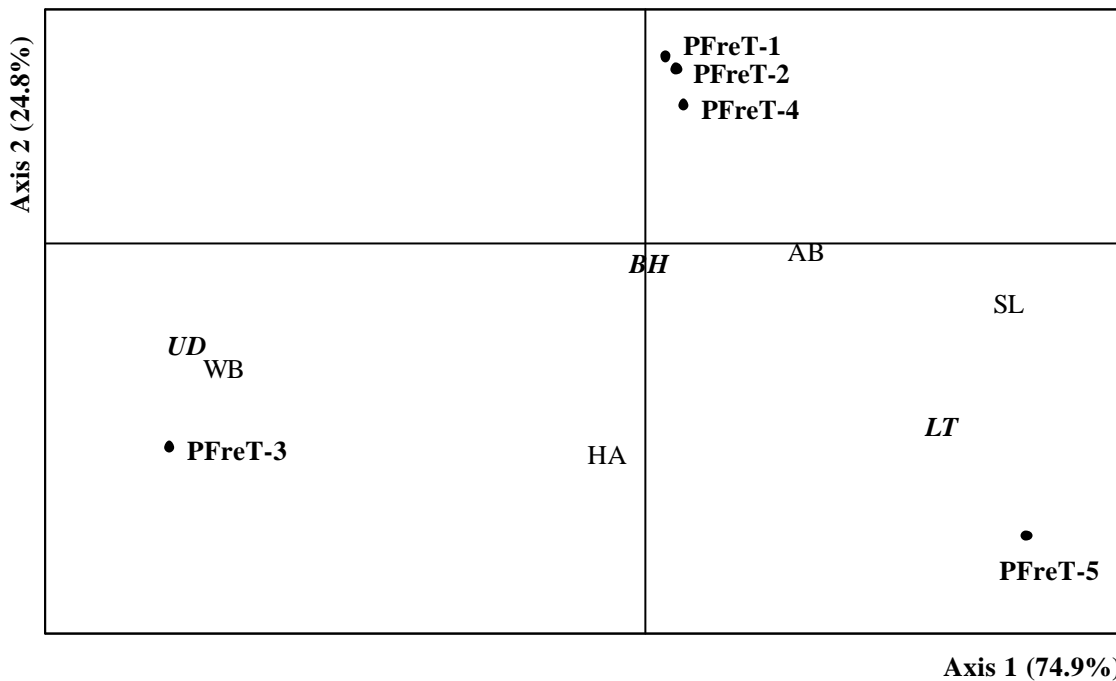
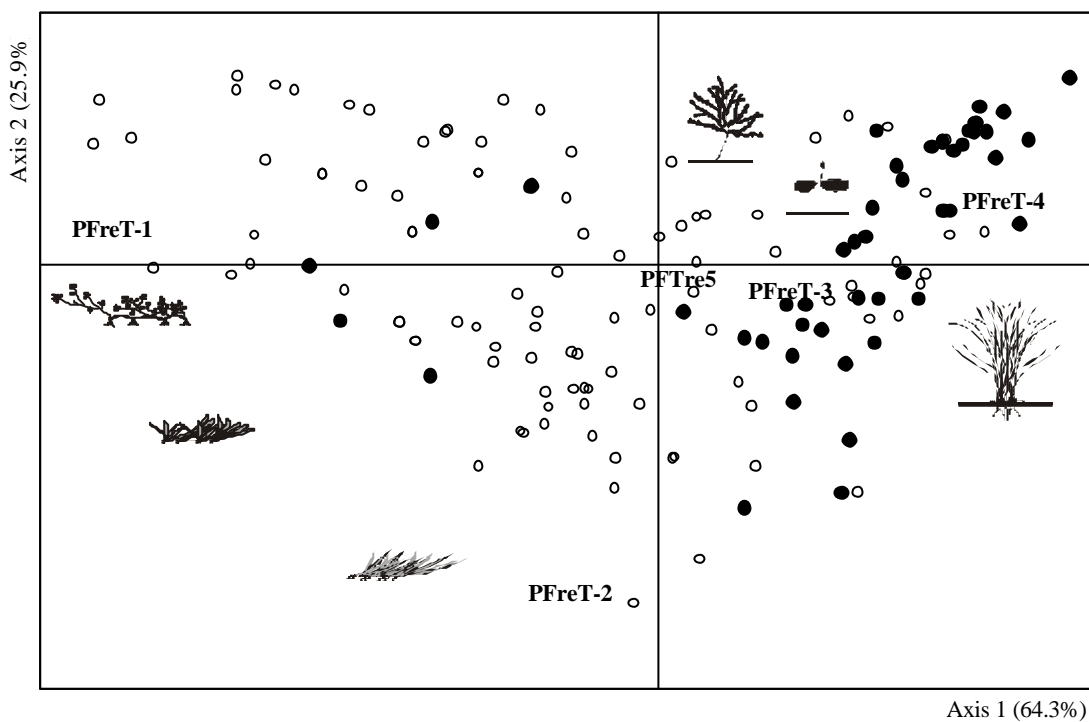


Figure 3



## 2. RECONSTRUÇÃO DE UMA SÉRIE TEMPORAL ÚNICA

### 2.1. INTRODUÇÃO

A modelagem de sistemas ecológicos tem experimentado sucessos e falhas na aplicação de uma variedade de teorias e métodos desenvolvidos a partir de pesquisas multidisciplinares em complexidade (Wu & Marceau, 2002). Sistemas ecológicos são complexos não somente por ter inúmeros componentes, como pelas várias formas de interação dos mesmos em diferentes níveis de organização (Tainton et al., 1996). Inúmeros fatores permitem a emergência de propriedades que não podem ser explicadas simplesmente pela soma dos efeitos isolados de cada fator. Ainda, a sensibilidade às condições iniciais implica em que um desvio muito pequeno dessas condições é amplificado exponencialmente pelo desenvolvimento do sistema, produzindo um estado futuro imprevisível. Estes e outros aspectos dificultam as previsões de processos ecossistêmicos em longo prazo. Nesse contexto, a exploração e o teste de métodos para estudar a dinâmica de sistemas ecológicos são essenciais para a análise desses processos, ainda mais considerando a necessidade premente de prever respostas a mudanças ambientais em escala global.

Estudos de longa duração, baseados em unidades amostrais fixas (*permanent plots*), e cronossequências (ou *space-for-time substitution*, Pickett, 1989) são os dois métodos mais comuns utilizados para avaliar a dinâmica sucessional em comunidades vegetais (Foster & Tilman, 2000). Segundo Pickett (1991), a motivação mais comum à prática de estudos de longa duração é a noção de que o fenômeno de interesse recai em uma das categorias de lento, raro, súbito ou complexo. Processos complexos são aqueles que possuem múltiplas causas (agentes, circunstâncias ou ações responsáveis pelos padrões sucessionais; Pickett et. al., 1987 *apud* Bakker et. al. 1996), o que justifica um período de observação longo o suficiente para



incluir os períodos onde as diferentes causas dominam a estrutura ou a função do sistema. Eventos raros podem ser periódicos e previsíveis, ou imprevisíveis e únicos, como a invasão de espécies exóticas (Taylor, 1989 *apud* Pickett, 1991). O comportamento súbito de sistemas ou processos fortemente influenciados pelo clima exige longos períodos de avaliações para possibilitar a diferenciação entre um extremo de temperatura anual normal e uma trajetória completamente nova do sistema. Neste sentido, a capacidade de detectar a frequência e a periodicidade de eventos naturais é a maior vantagem obtida da utilização de estudos de longa duração. Mas, segundo Pickett (1991), a principal motivação que justifica o uso desse método é a avaliação de fenômenos lentos, e a sucessão vegetal é o paradigma de um processo desse tipo. Contudo, essa prática demanda longos intervalos de avaliações e pode envolver inconvenientes de custo (Hoover et. al. 2002). Por outro lado, Wildi & Schütz (2000) acrescentaram que os registros de longos processos de sucessão vegetal são escassos e muitas vezes obtidos de maneira descontínua no tempo.

O método de cronosequência torna-se atrativo na medida em que se assume, a partir de uma avaliação simultânea (estática), que sítios (unidades amostrais) de diferentes idades<sup>5</sup> representam pontos no tempo no desenvolvimento (dinâmica) de sítios individuais. Pelo fato dos sítios estarem distribuídos no espaço e serem avaliados ao mesmo tempo, sendo as mudanças na estrutura inferidas sobre o tempo, essa técnica é chamada substituição espaço-temporal. Em outras palavras, múltiplos sítios representam fases bem definidas ou estágios de sucessão, isto é, cronosequências (Bakker et. al. 1996).

Segundo Bakker et. al. (1996), o método de cronosequência pode ser usado para medir parâmetros que não são frequentemente registrados durante a sucessão, como por exemplo, a biomassa acima do solo de espécies individuais. Do mesmo modo, informações como mudanças na altura máxima e forma de crescimento com relação à atenuação de luz em

---

<sup>5</sup> Sítios que iniciaram o processo de sucessão secundária em momentos diferentes. Foster & Tilman (2000) por exemplo, atribuíram a idade de um sítio ao período desde o seu abandono em relação a alguma prática de uso como agricultura ou pecuária.

indivíduos de uma comunidade vegetal podem ser apenas deduzidas a partir de análises de unidades amostrais permanentes.

De modo geral, uma cronossequência pode revelar tendências gerais da sucessão em escala regional pelas diferenças entre sítios com relação à composição de espécies, que ocorreriam devido a diferenças nas condições ambientais e na história de desenvolvimento dos mesmos (Bakker et al. 1996, Foster & Tilman, 2000). Mas o método tem algumas limitações bem reconhecidas. Primeiro, as variações obtidas são regionais, limitando o nível de detalhes no qual a dinâmica sucessional pode ser avaliada (Pickett, 1989, *apud* Bakker, 1996). Segundo, as correlações de abundância de espécies e/ou atributos dos sítios com a idade dos mesmos não podem ser atribuídas a processos sucessionais se outros fatores, incluindo o status do sítio no momento do abandono, também covariam com a idade (Bakker et al, 1996). Como exemplo, os padrões de sucessão florestal ou de desenvolvimento de solos podem ser erroneamente interpretados na substituição espaço-temporal se os sítios diferirem com relação a outro aspecto que não apenas a idade. Para evitar esse problema, tenta-se minimizar as fontes de variação diferentes da temporal selecionando sítios que são similares em outros aspectos, ou considerar um número suficiente de sítios para diferenciar claramente um padrão de uma variação aleatória (Yanai et. al., no prelo).

Mas, segundo Bakker et. al. (1996), os dados derivados de estudos de longa duração e de substituição espaço-temporal são complementares, porque essas abordagens examinam a sucessão em diferentes níveis de resolução espacial e organização ecológica. Além disso, estudos recentes mostraram que, em alguns casos, séries temporais obtidas em diferentes intervalos cronológicos de tempo podem ser sobrepostas pelo método de substituição espaço-temporal uma vez que representam partes de uma série determinística mais longa. Esta constatação foi testada por Wildi & Schütz (2000) com o objetivo de elucidar os padrões gerais de mudança da vegetação campestre subalpina do Parque Nacional da Suíça. A sobreposição de séries temporais menores, relativas a diferentes períodos de avaliação obtidos

de trabalhos anteriores na mesma área de estudo, permitiu a reconstrução de uma série temporal determinística mais longa. Essa abordagem mostrou-se eficiente para a conexão de registros descontínuos de sucessão, ao mesmo tempo em que testou mais uma aplicação do método de substituição espaço-temporal no estudo de dinâmica de vegetação.

Neste capítulo, a abordagem proposta por Wildi & Schütz (2000) foi aplicada na reconstrução de uma série temporal de curta duração (expressa em dias), representativa da dinâmica de comunidades vegetais de campo após a exclusão do pastejo por rebanho bovino. As comunidades vegetais foram descritas por tipos funcionais de plantas (TFs) e as trajetórias mais curtas, obtidas a partir de diferentes intervalos de exclusão, foram sobrepostas pelo método de substituição espaço-temporal. Finalmente, comparou-se a trajetória única obtida com uma trajetória modelada pelo método de cadeias de Markov (Orlóci et al., 1993). Uma trajetória markoviana descreve a dinâmica de um sistema no qual a transição de um estado a outro (neste caso, descrito pela composição dos TFs) é um processo probabilístico. O desenvolvimento de um modelo markoviano para um dado conjunto de dados reais permite testar se as transições entre os estados da trajetória ocorrem ao acaso ou dependem do estado imediatamente anterior do sistema (Facelli & Pickett, 1990). A avaliação da similaridade entre as duas trajetórias permitiu inferências preliminares sobre a direcionalidade, linearidade, determinismo e previsibilidade do processo de restabelecimento de comunidades vegetais campestres após o distúrbio do pastejo.

## 2.2. METODOLOGIA

### 2.2.1. Dados de vegetação

#### 2.2.1.1. Delineamento experimental

Os dados foram obtidos na mesma área experimental e a partir do mesmo delineamento descrito no capítulo 1 incluindo, porém, um período amostral mais longo. As avaliações foram realizadas num período de nove meses, de dezembro de 2002 a agosto de 2003, tendo sido a estrutura da vegetação avaliada em função de dois períodos de pastejo.

Os períodos de pastejo ocorreram nos meses de fevereiro e abril de 2003, com intervalos variáveis de duração e diferimento em função da disponibilidade de forragem (a carga animal foi ajustada em função de uma oferta média de forragem de 12% 12 kg de biomassa aérea seca para cada 100 kg de peso vivo). O primeiro período de pastejo ocorreu de 11 a 27 de fevereiro de 2003, envolvendo 17 dias de permanência dos animais no potreiro. O segundo período de pastejo ocorreu de 24 de abril a 5 de maio de 2003, envolvendo 12 dias de pastejo. Os levantamentos florísticos e as descrições morfológicas das plantas foram realizados antes dos períodos de pastejo, nos meses de dezembro de 2002, fevereiro de 2003, abril de 2003 e agosto de 2003, e após cada saída do rebanho da área experimental, nos meses de março e junho de 2003.

Para as avaliações da vegetação foram utilizados os mesmos 30 pontos amostrais fixos, delimitados por cinco quadros contínuos de 0,20 m x 0,20 m cada (Figura 4), e distribuídos sistematicamente nos três hectares da área experimental, a 30 m de distância entre si. Na amostragem excluíram-se margens de 15 a 30 metros a partir da cerca, a fim de se evitar locais com excessivo adensamento de animais, como saleiro, bebedouro e a margem da cerca, onde o efeito do intenso pisoteio poderia comprometer a amostragem. Áreas

constantemente úmidas (30 m de cada lado do curso d'água) também foram protegidas da amostragem (Figura 5). Em cada quadro, estimou-se visualmente a performance das espécies presentes atribuindo-se porcentagens de cobertura aos valores da escala de abundância/cobertura de Braun-Blanquet (1964) (r: até 5%; + : 5 a 10%; 1: 10%; 2: 10 a 25%; 3: 25 a 50%; 4: 50 a 75%; 5: mais de 75%), e avaliou-se o estado de cada espécie quanto aos atributos morfológicos descritos no capítulo 1, incluindo avaliações da variação na altura máxima das populações (altura, a partir do nível do solo, da última folha expandida: atributo *Altura máxima = AM*).



Figura 4. Foto de um ponto amostral e a delimitação dos limites dos cinco quadros contínuos proporcionada por uma armação móvel de ferro. Durante o período de pastejo, permaneciam apenas os marcadores no nível do solo, para evitar interferência no comportamento de pastejo. A armação móvel de ferro indicando os limites dos quadros era deslocada a cada ponto amostral para as avaliações da vegetação. Um dos vértices fechados era posicionado sobre o marcador 1 (lado da armação na foto, indicado abaixo da régua) e um dos vértices abertos era posicionado sobre o marcador 2 (lado direito, pouco nítido na foto). O ajuste de sua orientação era feito com base num croqui confeccionado na primeira avaliação, onde as orientações foram estipuladas sem critério específico

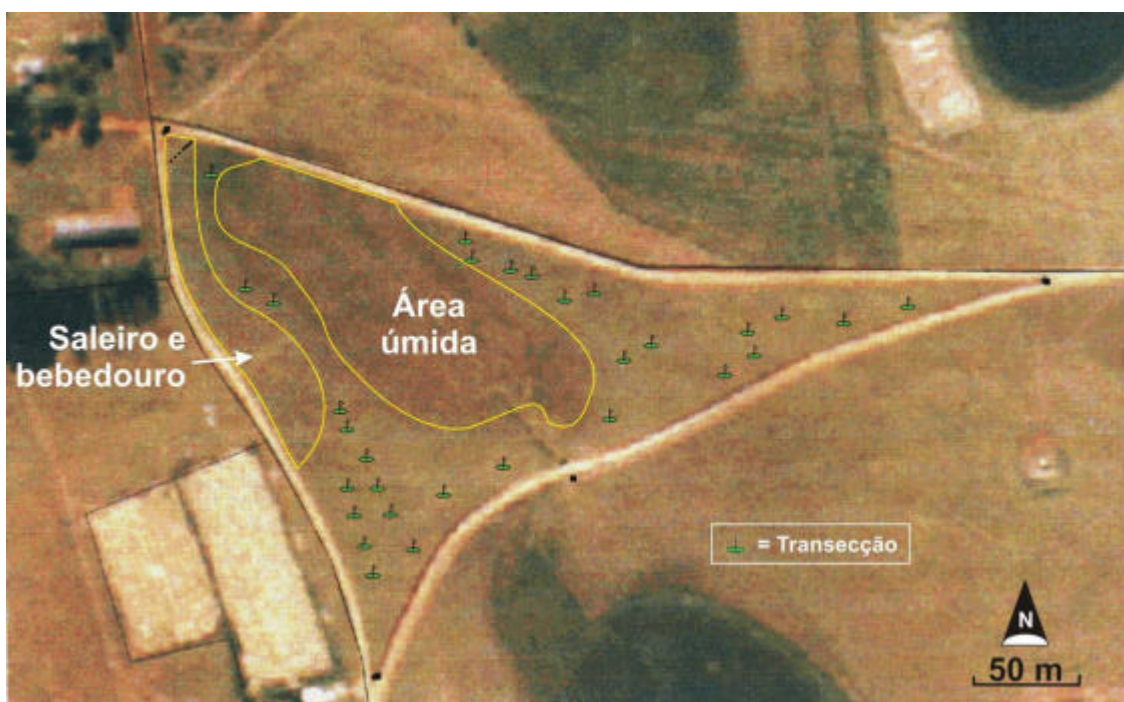


Figura 5. Foto aérea da área experimental indicando o posicionamento dos pontos amostrais e as áreas protegidas da amostragem (polígonos). Os pontos de fixação das unidades amostrais foram georeferenciados (GPS 12 “Garmin”), possibilitando a relação da topografia do terreno com a localização precisa das mesmas.

Durante os eventos de pastejo, 20 pontos amostrais permaneceram expostos ao rebanho e dez foram protegidos por gaiolas de ferro (Figura 6). No segundo período de pastejo, cinco pontos, antes protegidos, foram expostos e outros cinco, antes expostos, foram protegidos, a fim de verificar o aparecimento de diferentes padrões espaço-temporais de variação na vegetação da área.



Figura 6. Gaiola utilizada para proporcionar exclusão ao pastejo. A gaiola foi fixada de maneira que a distância entre os dois marcadores do ponto amostral correspondeu à diagonal do quadrado formado pelos limites da gaiola.

Nos pontos amostrais expostos aos dois eventos de pastejo (permanentemente expostos), foram realizados seis levantamentos, enquanto naqueles permanentemente protegidas, apenas quatro, porque o intervalo de tempo (totalizando aproximadamente dez dias) entre os levantamentos antes e após os períodos de pastejo não expressaria mudanças significativas nos atributos morfológicos avaliados, uma vez que não sofreram o distúrbio considerado. Do mesmo modo, nos pontos que permaneceram ora protegidos, ora expostos, foram realizados cinco levantamentos (Figura 7).

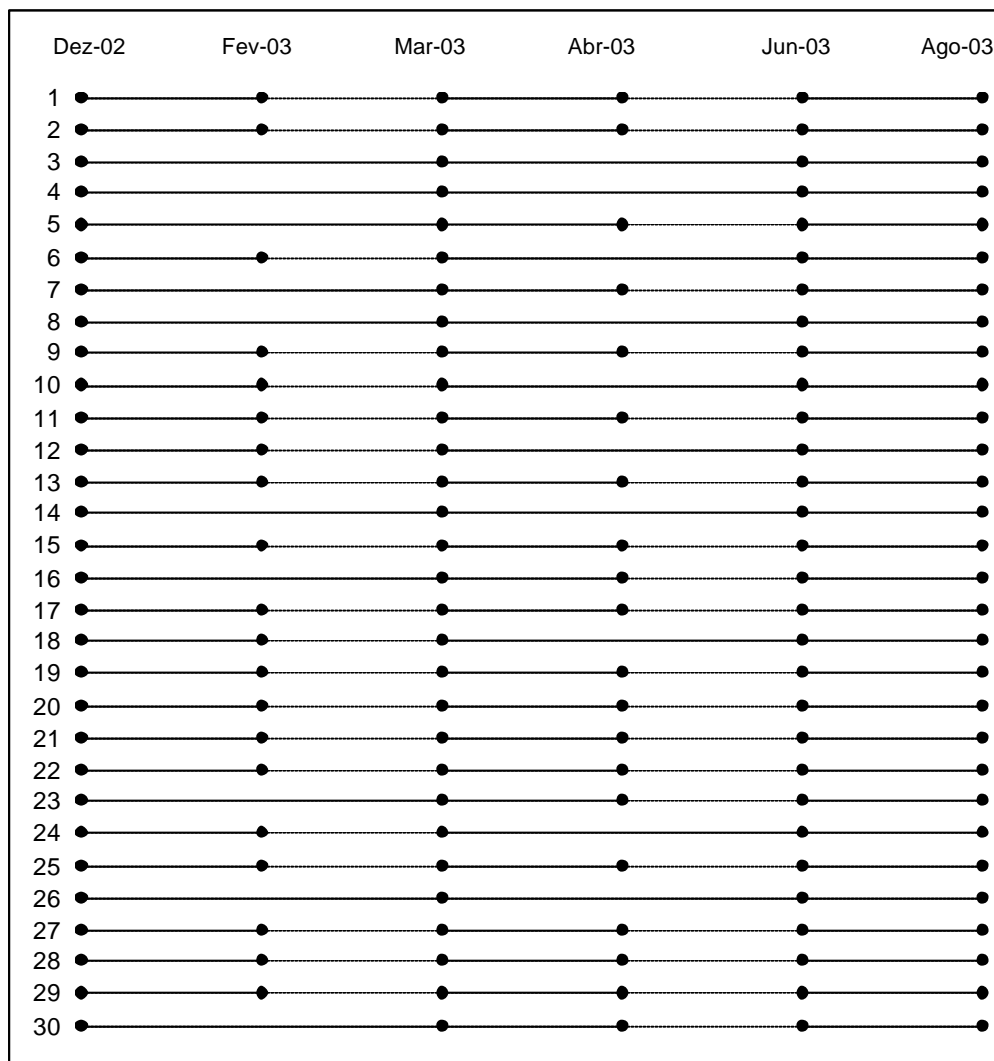


Figura 7. Detalhamento do delineamento amostral. O esquema mostra o número de levantamentos realizados em cada um dos trinta pontos amostrais, bem como os meses em que estes ocorreram. Os dois períodos de pastejo estão inseridos nos intervalos tracejados. As linhas inteiras representam intervalos de ausência e/ou proteção do pastejo. As linhas tracejadas representam exposição ao distúrbio. Por exemplo, no primeiro ponto amostral foram realizados seis levantamentos (número de pontos na linha 1), permanecendo exposto aos dois períodos de pastejo. No primeiro intervalo, não houve pastejo na área. A segunda e a quarta avaliação foram realizadas antes dos períodos de pastejo.



### 2.2.1.2. Definição dos tipos funcionais de *resposta* ao tempo de exclusão

A definição dos tipos funcionais descritores da vegetação em estudo foi realizada conforme os procedimentos analíticos descritos no capítulo 1. Contudo, foram usados os dados médios dos cinco quadros de cada ponto amostral, ou seja, as respostas foram consideradas numa escala menos fina do que os quadros, que foram as unidades básicas do levantamento. Assim, cada ponto amostral constituiu uma comunidade, aqui referida como o conjunto de plantas vasculares presentes dentro dos limites estabelecidos, uma definição operacional de comunidade (Palmer & White, 1994).

Para a análise dos dados de abundância-cobertura das espécies nos quadros, as classes da escala de Braun-Blanquet (1964) utilizadas no campo foram transformadas para a escala de van der Maarel (1979):

|                       |   |   |   |   |   |   |   |
|-----------------------|---|---|---|---|---|---|---|
| <b>Braun-Blanquet</b> | r | + | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
| <b>van der Maarel</b> | 1 | 2 | 3 | 5 | 7 | 8 | 9 |

Na otimização dos atributos para a definição desses tipos funcionais buscou-se maximizar a correlação entre a variação da vegetação descrita pelos atributos (*resposta*) e a variação no tempo de exclusão do pastejo (*fator*). A partir das matrizes com a avaliação dos atributos em todos os levantamentos (matrizes **B** e **W**), buscaram-se tipos funcionais que melhor descreveram a resposta da vegetação ao fator tempo e condições de exclusão do pastejo quantificado pela matriz **E** (Figura 8).

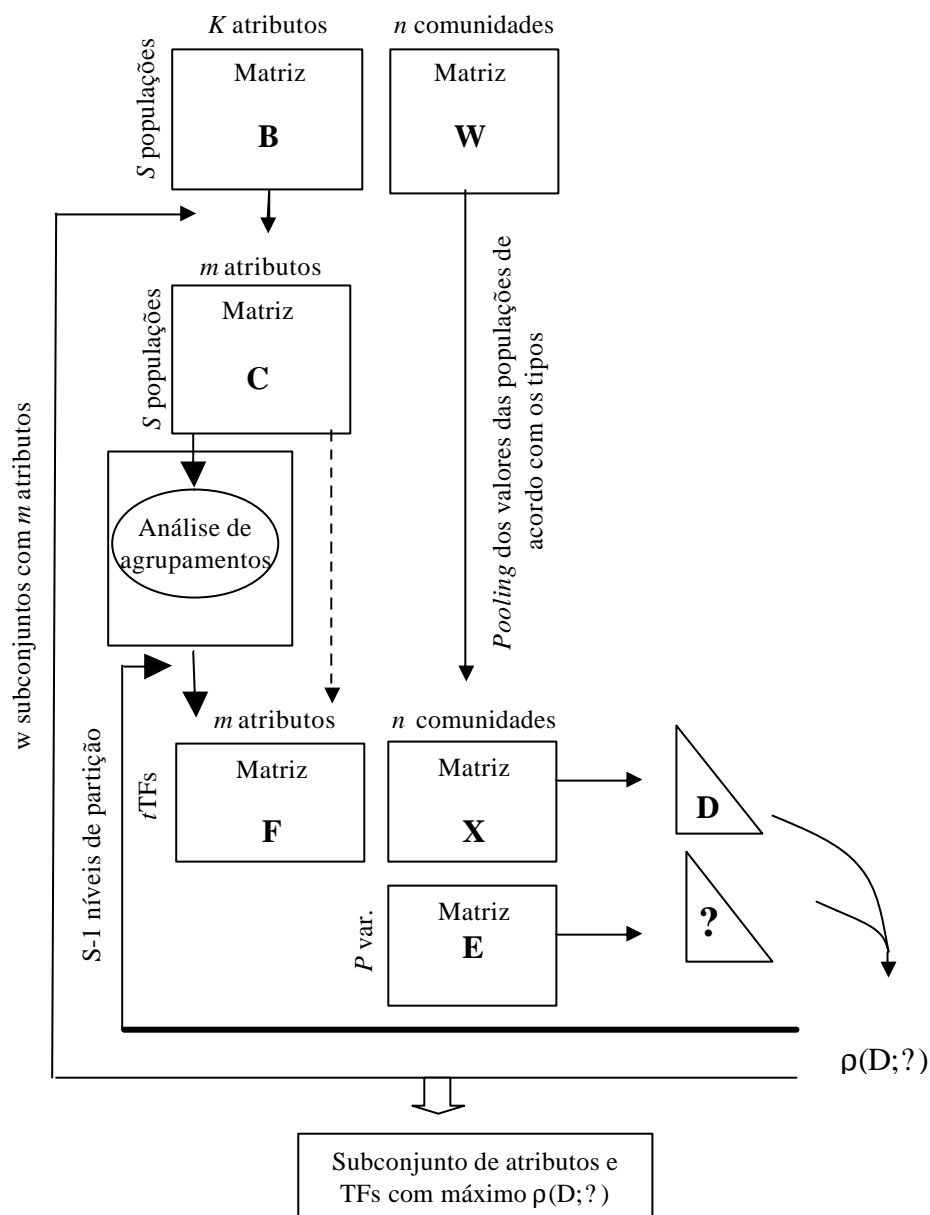


Figura 8. Algoritmo para a busca analítica por atributos ótimos e definição politética de TFs (Pillar & Sosinski, 2003). O algoritmo é similar àquele descrito em Pillar (1999a), mas a cada iteração recursiva, uma análise de agrupamentos está envolvida. Da mesma forma, o número de níveis de partição dos grupos gerados que maximiza a função objetiva indica o número ótimo de tipos funcionais para a combinação de atributos considerada.

Diferentemente do capítulo 1, nesta análise a matriz ambiental **E** incluiu duas variáveis distintas: a variável graus-dia (índice de crescimento efetivo da vegetação) e, numa escala ordinal, o tempo de exclusão de cada ponto amostral indicado pelo número de levantamentos em que permaneceu protegido do pastejo: (0) exposto ao pastejo imediatamente antes do levantamento, (1) protegidos por um período entre dois levantamentos sucessivos (2) protegidos por dois períodos sucessivos e (3) por três períodos sucessivos. Por exemplo, no

primeiro levantamento (L1) atribuiu-se estado (1) a todas as comunidades. Entre L1 e L2, não houve pastejo na área, logo, em L2 todas as comunidades encontravam-se no estado 2. Entre L2 e L3, ocorreu o primeiro período de pastejo. Para as comunidades que permaneceram expostas ao distúrbio foi atribuído estado (0) em L3, e àquelas protegidas por gaiolas foi atribuído estado (3).

A variável Graus-Dia (GD) pode expressar o crescimento efetivo de uma planta ao considera-se que este pode ser diferenciado de acordo com a quantidade de calor à qual a planta é submetida durante o seu ciclo de vida. Para cada espécie atribui-se uma temperatura base abaixo da qual não ocorre desenvolvimento vegetativo, e para cada dia considera-se a diferença da temperatura média diária acima da temperatura base da espécie (Mota, 1977). A quantidade de calor efetivo acumulado para o crescimento dá-se pelo somatório das diferenças entre as médias térmicas diárias e a temperatura base da espécie, e é expresso em GD, segundo o cálculo:

$$\Sigma (T_{\text{média}} - T_{\text{base}})$$

Dados da temperatura base de espécies campestres do RS em geral são escassos. Contudo, pelo predomínio de espécies C<sub>4</sub>, considerou-se a temperatura base de 10°C da espécie *Andropogon lateralis*, usada em trabalhos anteriores (Trindade, 1999), pela sua grande representatividade na composição florística da área experimental deste trabalho. Os dados meteorológicos foram obtidos na Estação Experimental Agronômica da UFRGS, oriundos da base física do Departamento de Plantas Forrageiras e Agrometeorologia (Apêndice 1).

A cada avaliação da vegetação calculou-se a soma de GDs correspondente. Na primeira avaliação, foram somados os GDs a partir do dia de saída dos animais para tratamento inicial da área até os dias da primeira avaliação de cada ponto amostral. Nos

levantamentos seguintes, foram considerados os valores de GD observados entre as avaliações sucessivas. Na ocorrência de pastejo, a soma foi considerada a partir do dia posterior à saída dos animais, atribuindo-se ausência de acúmulo de crescimento vegetal durante a permanência do rebanho na área experimental.

## 2.2.2. Definição das séries parciais

### 2.2.2.1. Dados de vegetação

Considerando todos os levantamentos realizados no período de estudo nos 30 pontos amostrais, foram obtidos dados correspondentes a 160 unidades espaço-temporais da vegetação (Figura 7). Estas, por sua vez, foram resumidas na figura 8 de acordo com os diferentes tratamentos do delineamento experimental.

Segundo Platt & Denman (1975), avaliações sucessivas de uma unidade amostral fixa constituem uma série temporal. Portanto, uma dada série foi considerada contínua quando a comunidade foi mantida protegida do pastejo entre avaliações sucessivas. A exposição ao pastejo entre dois estados sucessivos determinou a descontinuidade de uma dada série. Ou seja, o pastejo e a exclusão foram utilizados como condições geradoras de variação espacial e temporal.

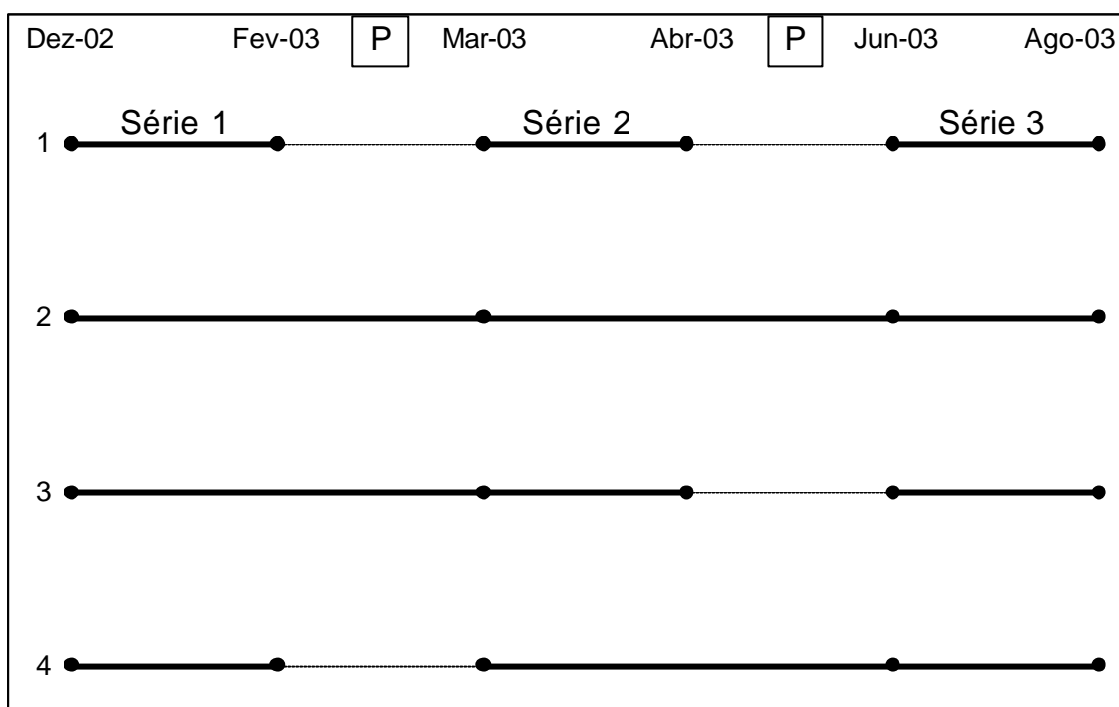


Figura 9. Esquema da definição de séries temporais com relação ao delineamento amostral. O esquema mostra o número de levantamentos (estados = pontos no gráfico) realizados, bem como os meses em que estes ocorreram. Estão representados os quatro tipos de tratamentos realizados, referentes a períodos diferenciados de exposição ao pastejo e proteção: (1) = Pontos amostrais expostos aos dois períodos de pastejo; (2) pontos amostrais protegidos dos dois períodos de pastejo; (3) Pontos amostrais expostos somente no segundo período de pastejo; (4) Pontos amostrais expostos somente ao primeiro período de pastejo. Os dois períodos de pastejo estão inseridos nos intervalos tracejados, representados pelos retângulos contendo a inicial "P". As linhas inteiras representam intervalos de ausência e/ou proteção do pastejo. As linhas tracejadas representam exposição ao distúrbio. Assim, as avaliações de cada ponto amostral geraram um determinado número de séries temporais, de acordo com o tipo de tratamento realizado. Por exemplo, nas pontos amostrais sujeitos ao tratamento (1) foram realizados seis levantamentos, gerando três séries temporais de dois estados sucessivos cada

É importante recordar que o número de levantamentos não foi o mesmo para todas as comunidades, em função dos períodos de proteção (Figura 8). Nas quinze comunidades permanentemente expostas ao pastejo foram realizadas seis avaliações, totalizando 45 séries temporais com dois estados cada, referentes às avaliações antes e após os dois eventos do distúrbio. Nas cinco comunidades permanentemente protegidas foram realizadas quatro avaliações, obtendo-se cinco séries temporais compostas de quatro estados cada. As cinco comunidades somente protegidas após o primeiro pastejo geraram cinco séries de cinco estados, subdivididas em cinco séries de dois estados (anteriores ao primeiro pastejo) e cinco

séries de três estados (protegidas em três avaliações posteriores ao pastejo). Do mesmo modo, nas cinco comunidades protegidas até o segundo evento de pastejo, as cinco séries temporais compostas de cinco estados foram subdivididas em cinco séries de três estados (protegidas em três avaliações anteriores ao segundo evento de pastejo) e cinco séries de dois estados (posteriores ao pastejo). Ao todo, foram assim geradas setenta séries temporais apresentando dois, três ou quatro estados sucessivos. Estas séries refletem as variações espaço-temporais da composição de TFs pela alternância entre condições de exclusão e pastejo.

### 2.2.3. Reconstrução de uma série temporal única

A reconstrução da série única foi obtida pelo método determinístico de união de séries mais próximas, conforme utilizado em Wildi & Schutz (2000). A distância entre duas séries temporais quaisquer foi obtida a partir da comparação entre todas as distâncias dos estados (avaliações dos pontos amostrais no tempo) entre as duas séries; a menor distância foi tomada como sendo a distância entre as séries. Utilizou-se Distância Euclidiana neste procedimento. Assim, a partir da matriz de distâncias euclidianas entre todos os estados das séries (160x160), extraiu-se uma sub-matriz (70x70) com as menores distâncias entre as 70 séries, a qual foi submetida à análise *minimum spanning tree* (árvore geradora mínima. Legendre & Legendre, 1998, Podani, 2000) utilizando-se o aplicativo SYN-TAX (Podani, 1997). Nesta análise obtém-se a relação de “vizinhança” entre as séries, que são interligadas de maneira a obter a menor soma entre todas as distâncias. A alocação das séries temporais individuais numa série única segue essas relações determinadas pela análise de *minimum spanning tree*. Finalmente, avaliou-se a sobreposição de cada par de séries vizinhas e os estados da nova série única corresponderam à média dos estados sobrepostos, ou igual àqueles, onde não ocorreram sobreposições (Tabela 2). Assim, obteve-se uma série temporal única a partir da sobreposição de séries temporais menores correspondentes a intervalos variados de

diferimento após pastejo. Essa série foi então comparada a uma série modelada pelo método de cadeias de Markov (desenvolvida a partir da série única).

Uma série markoviana descreve a trajetória (dinâmica) de um sistema no qual a transição de um estado a outro (neste caso, descrito pela composição dos TFs) é um processo probabilístico. Ou seja, a descrição dos seus estados futuros  $\mathbf{X}_{t+1}$  pode ser derivada da descrição de um estado inicial  $\mathbf{X}_t$  e uma matriz de transição  $\mathbf{P}$  ( $\mathbf{X}_{t+1} = \mathbf{X}_t + \mathbf{P}$ ), onde um elemento  $p_{hi}$  dessa matriz expressa o índice no qual a população  $h$  perdeu cobertura para a população  $i$  quando a trajetória moveu-se de um dos seus estados a um estado futuro (Orlóci et al., 1993). Mais detalhes sobre o método de cadeias de Markov estão no Apêndice 2.

Tabela 2: Exemplo da concatenação de duas séries menores (S2T20 e S3T29) em uma nova série única (S20/29). Os valores em S20/29 são a média das performances (abundância-cobertura) dos TFs presentes nos estados (levantamentos) correspondentes em S2T20 e S3T29, respectivamente, onde há sobreposição. A coluna escurecida contém os estados mais similares (de menor distância euclidiana) das duas séries.

|                      |        |        |        |
|----------------------|--------|--------|--------|
| S2T20                |        |        |        |
| Mês do Levantamento: | mar-03 | abr-03 |        |
| TF1                  | 11.2   | 14.2   |        |
| TF2                  | 0      | 1.4    |        |
| TF3                  | 0.8    | 1      |        |
| TF4                  | 0      | 1.2    |        |
| TF5                  | 0      | 2.4    |        |
| TF6                  | 0      | 1      |        |
| TF7                  | 2      | 2.8    |        |
| S3T29                |        |        |        |
| Mês do Levantamento: |        | jun-04 | ago-03 |
| TF1                  |        | 14.4   | 16.6   |
| TF2                  |        | 1.6    | 1.6    |
| TF3                  |        | 1.8    | 1.6    |
| TF4                  |        | 0      | 0.4    |
| TF5                  |        | 2.8    | 5      |
| TF6                  |        | 0.6    | 0      |
| TF7                  |        | 2.8    | 1      |
| Série única (S20/29) |        |        |        |
| Passos de Tempo      | 1      | 2      | 3      |
| TF1                  | 11.2   | 14.30  | 16.6   |
| TF2                  | 0      | 1.50   | 1.6    |
| TF3                  | 0.8    | 1.40   | 1.6    |
| TF4                  | 0      | 0.60   | 0.4    |
| TF5                  | 0      | 2.60   | 5      |
| TF6                  | 0      | 0.80   | 0      |
| TF7                  | 2      | 2.80   | 1      |

O desenvolvimento de um modelo markoviano para a série determinística permitiu testar se as transições entre os estados da trajetória ocorreram ao acaso ou dependeram dos estados imediatamente anteriores (Facelli & Pickett, 1990). A avaliação da similaridade (ajuste) entre as duas trajetórias permitiu inferências preliminares sobre a direcionalidade, linearidade, determinismo e previsibilidade do processo de restabelecimento de comunidades vegetais campestres após o distúrbio do pastejo.

## 2.3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 2.3.1. Tipos funcionais de *resposta* ao tempo de exclusão de pastejo

A união de populações idênticas<sup>6</sup>, dentre o total de 5386 mensuradas, gerou 3103 populações diferentes quanto aos nove atributos avaliados. A otimização dos atributos pelo método politético indicou congruência máxima  $\rho(D, ?)$  de 0,47 para um subconjunto de quatro atributos: Altura máxima (AM), Altura da biomassa (AB = BH Biomass height, cap. 1), Biomassa lignificada (BL = WB Woody biomass, cap. 1) e Defesa da lâmina foliar (DL = LS Leaf surface, cap. 1) com relação às variáveis ambientais envolvidas (graus-dia e tempo de exclusão). Foram assim identificados 18 tipos funcionais (TFs) definidos pelo subconjunto ótimo de atributos selecionados (Tabela 3), a partir do qual foram definidas as espécies mais características de cada tipo funcional (que foram mais frequentemente registradas apresentando o referido estado desses atributos em cada TF). A maioria das espécies apresentou variações morfológicas, representando mais de um tipo funcional (Apêndice 3).

---

<sup>6</sup> Procedimento analítico anterior ao processo de otimização dos atributos, ambos desempenhados pelo aplicativo SYNCSA.



Tabela 3. Caracterização dos 18 tipos funcionais com relação aos outros atributos, não otimizados

| <b>TFs</b> | <b>Biomassa dos<br/>Indivíduos</b> | <b>Senescência<br/>(%)</b> | <b>Biomassa<br/>Superior<br/>(%)</b> | <b>Propagação<br/>Vegetativa<br/>[Cód.; (tipo)]</b> | <b>Tensão da<br/>Folha<br/>[Classe.; (tipo)]</b> |
|------------|------------------------------------|----------------------------|--------------------------------------|---|--|
| <b>1</b>   | 1                                  | 21                         | 33                                   | 1; (Rizomatosa)                                     | 2  |
| <b>2</b>   | 2                                  | 26                         | 33                                   | 3; (Outra)  | 3  |
| <b>3</b>   | 1                                  | 22                         | 29                                   | 1; (Rizomatosa)                                     | 2  |
| <b>4</b>   | 1                                  | 17                         | 27                                   | 2; (Estolonífera)                                   | 2  |
| <b>5</b>   | 3                                  | 25                         | 33                                   | 3; (Outra)  | 2  |
| <b>6</b>   | 2                                  | 18                         | 57                                   | 3; (Outra)  | 1  |
| <b>7</b>   | 2                                  | 24                         | 25                                   | 1; (Rizomatosa)                                     | 1  |
| <b>8</b>   | 2                                  | 25                         | 38                                   | 3; (Outra)  | 1  |
| <b>9</b>   | 3                                  | 14                         | 34                                   | 1; (Rizomatosa)                                     | 2  |
| <b>10</b>  | 1                                  | 32                         | 61                                   | 3; (Outra)  | 1  |
| <b>11</b>  | 1                                  | 25                         | 19                                   | 3; (Outra)  | 1  |
| <b>12</b>  | 2                                  | 16                         | 19                                   | 1; (Rizomatosa)                                     | 2  |
| <b>13</b>  | 3                                  | 23                         | 35                                   | 3; (Outra)  | 1  |
| <b>14</b>  | 3                                  | 53                         | 48                                   | 3; (Outra)  | 1  |
| <b>15</b>  | 2                                  | 67                         | 32                                   | 3; (Outra)  | 1  |
| <b>16</b>  | 4                                  | 40                         | 62                                   | 3; (Outra)  | 1  |
| <b>17</b>  | 5                                  | 25                         | 62                                   | 3; (Outra)  | 1  |
| <b>18</b>  | 1                                  | 75                         | 75                                   | 3; (Outra)  | 1  |

Os TFs mais frequentes nas trinta pontos amostrais e considerando-se todos os levantamentos foram os TFs 1 e 3, seguidos pelos TFs 2, 5, 7 e 4, presentes em aproximadamente 50% das comunidades, ou mais (Figuras 10 e 11). Esses tipos funcionais podem ser considerados os mais representativos da área experimental, uma vez que incluíram populações de espécies mais frequentes e/ou mais características segundo a análise fitossociológica (Apêndice 4).

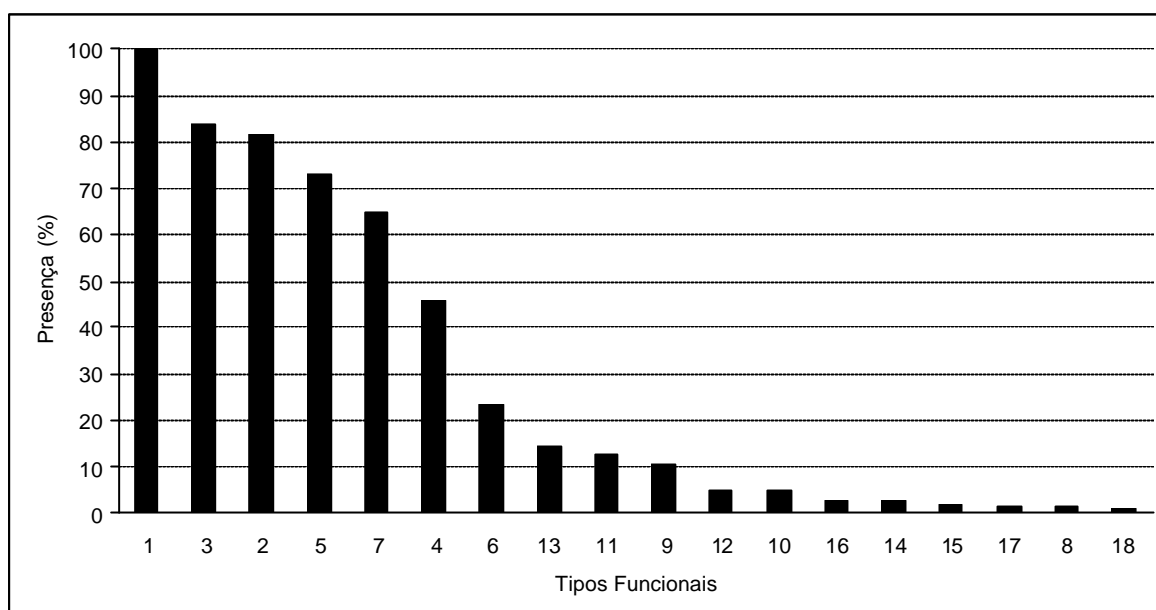


Figura 10. Gráfico dos tipos funcionais em ordem decrescente de presença (frequência de ocorrência) nas comunidades em todos os levantamentos realizados.

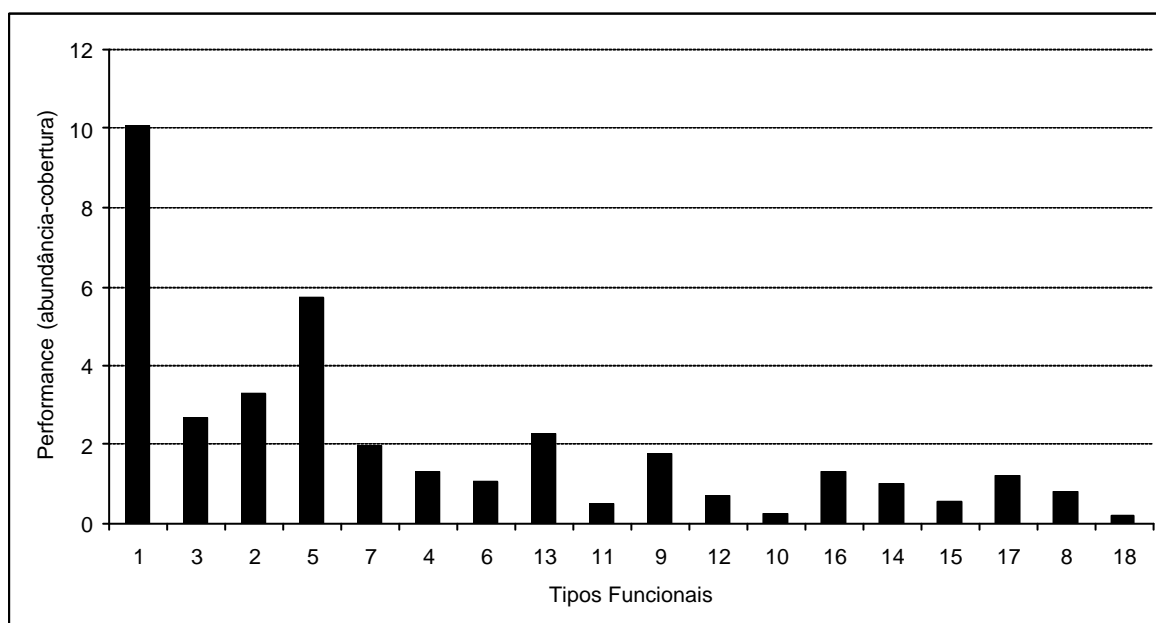


Figura 11. Gráfico da performance (abundância-cobertura) dos tipos funcionais, quando presentes, em todos os levantamentos realizados. Os TFs estão em ordem decrescente de presença (conforme indicado na Figura 10).

Avaliou-se a formação de grupos de TFs com relação aos atributos ótimos que os descreveram. O teste de auto-reamostragem (*bootstrap*) indicou a existência de dois grupos nítidos ( $P > 0,18$ , Apêndice 5). Em um grupo foram incluídos os TFs 4, 11, 12 e 9 e no outro grupo os demais TFs. Uma observação mais cuidadosa (considerando as informações da tabela 4) permitiu fazer a distinção entre TFs com biomassa aérea próxima do solo e com

pouca (10%; TFs 4 e 11) ou nenhuma proporção de caules lignificados e que apresentam lâmina espinhosa (TFs 9 e 12), dos demais TFs. Esse agrupamento também foi evidente no diagrama de ordenação dos TFs com relação aos seus atributos descritivos (Figura 12).

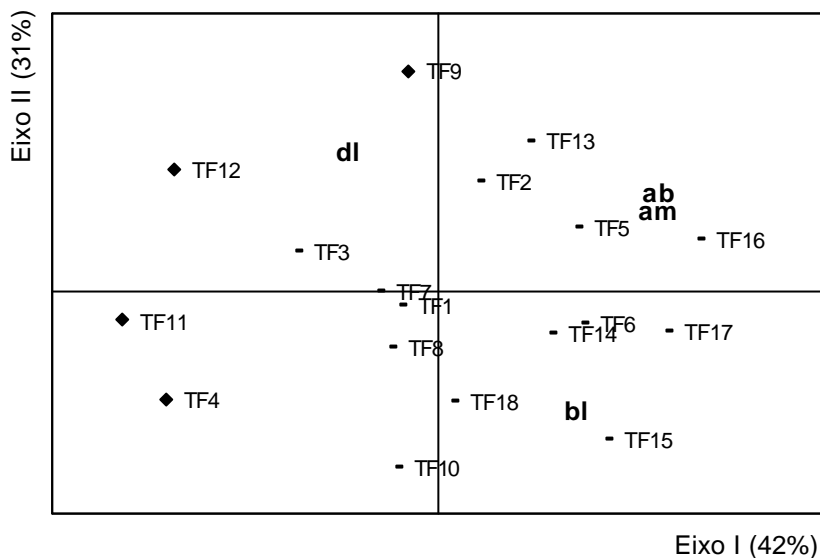


Figura 12. Diagrama de ordenação dos tipos funcionais descritos pelos atributos ótimos, i.e., altura da biomassa (ab), defesa da lâmina foliar (dl), altura máxima (am) e biomassa lignificada (bl). Os TFs estão indicados com símbolos (losangos cheios ou traços) que correspondem aos grupos ao qual pertencem, segundo a análise de agrupamentos realizada (mais detalhes no texto)

Os valores extremos nos atributos usados na análise estão bem representados nesse diagrama de ordenação, relacionados também aos grupos formados. Os TFs 4 e 11 diferenciaram-se apenas com relação ao tipo de lâmina foliar. No TF4 foram incluídas populações com lâmina foliar lisa de gramíneas (Poaceae) com capacidade de densa ocupação horizontal do espaço e leguminosas (Fabaceae) de hábito rasteiro (folhas próximas ao solo) em estágio inicial de desenvolvimento (com pouca alocação de biomassa aérea lignificada nos caules). As espécies mais representativas do TF4 foram *Axonopus affinis* e *Desmodium incanum*. No TF11 foram incluídas populações com lâmina foliar áspera, com folhas dispostas próximas ao solo, como *Aspilia montevidensis*, *Elephantopus mollis* e *Ruellia morongii*. Os TFs 4 e 11 são os TFs de menor porte (menores valores de AM e AB), o que explica a localização desses dois TFs no quadrante oposto àquele que apresenta TFs de maior porte,

como os TFs 2, 5 e 13. A espécie *Andropogon lateralis* e *Paspalum plicatulum* caracterizaram os TFs 5 e TF13, respectivamente. As espécies características desses TFs são gramíneas (Poaceae) com potencial desenvolvimento em grandes touceiras, com lâminas foliares lisas (TF5) ou ásperas (TF13), com mais de 20 cm de altura e biomassa uniformemente distribuída.

No TF12 foram incluídas populações de porte baixo (até 10 cm de altura), e lâmina foliar espinhosa. O TF12 foi representado unicamente pelo gênero *Eryngium*, e suas duas únicas espécies amostradas, *Eryngium horridum* e *Eryngium elegans*. A formação de densas rosetas de indivíduos desse gênero proporcionou maior capacidade de ocupação horizontal do espaço e um acúmulo de biomassa aérea próxima do solo quando jovens. Os TFs 9 e 12 foram os únicos cujas populações não apresentaram nenhuma proporção do atributo BL (BL = "0"; Tabela 4). Além disso, esses TFs corresponderam às únicas variações morfológicas das duas únicas espécies amostradas que apresentaram lâminas foliares espinhosas, como *Eryngium horridum* e *Eryngium elegans* (Apêndice 3). Essas observações podem explicar a representação desses dois TFs em um quadrante oposto àquele que apresenta os TFs com os maiores valores do atributo BL, e próximos do atributo DL no diagrama de ordenação, como os TFs 15 e 18. As espécies mais representativas desses TFs foram *Baccharis trimera* e *Vernonia nudiflora*. Essas duas espécies também apresentaram populações com maior porte e menor proporção de BL, caracterizando os TFs 6, 16 e 17. Os TFs 8, 10 e 14 também apresentaram somente populações com potencial alocação de biomassa lignificada a caules aéreos. *Tibouchina gracilis* e *Pfaffia tuberosa* apresentaram populações de porte médio, com considerável aspereza nas lâminas foliares, caracterizando os TFs 14 e 8, respectivamente. Populações com mais de 50% de BL e com menor porte, como *Desmodium adscendens* e *Stylosantes leiocarpa*, caracterizaram o TF10.

Os demais TFs (TFs 1, 3 e 7) não apresentaram correlações tão evidentes com os atributos em questão. São TFs de porte intermediário, com lâmina áspera (TF3) ou lisa (TF1), e o TF7, de maior porte, lâmina lisa e biomassa aérea muito baixa (até 5cm a partir do solo).

Todos apresentaram baixos valores de BL. As espécies *Hypoxis decumbens* e *Eleocharis glauco-virens*, caracterizaram o TF7; *Fimbristylis diphylla*, o TF3 e *Paspalum notatum*, o TF1.

### 2.3.2. Dinâmica das comunidades descritas pelos tipos funcionais *resposta* ao tempo de exclusão de pastejo

Avaliou-se a formação de grupos de comunidades com relação aos TFs que as descreveram. O teste de auto-reamostragem (*bootstrap*) distinguiu dois grupos nítidos ( $P > 0,2$ . Apêndice 6) de comunidades (Figura 13). Um dos grupos (grupo 2) correspondeu às comunidades caracterizadas pelos TFs 2, 5, 9 e 13, de porte alto (mais de 20 cm de altura máxima), com biomassa aérea mais uniformemente distribuída (somente 30% da biomassa, aproximadamente, acumulada na metade superior dos indivíduos; Tabela 3) e com valores baixos ou nulos de BL. No outro grupo (grupo 1) foram incluídas as comunidades representadas pelos demais TFs, estando aqueles com biomassa aérea próxima do solo (TFs 4 e 11) num extremo oposto do primeiro eixo de ordenação.

Considerando-se o tipo de tratamento aplicado, a mais próxima correspondência com esses grupos gerados pôde ser visualizada entre as comunidades mais freqüentemente pastejadas (que permaneceram expostas aos dois períodos de pastejo) e aquelas que permaneceram protegidas ao longo do experimento (Figura 14). Uma maior proporção destas comunidades foi representada pelos TFs 2, 5, enquanto que uma maior proporção daquelas freqüentemente pastejadas foram representadas pelos demais TFs.

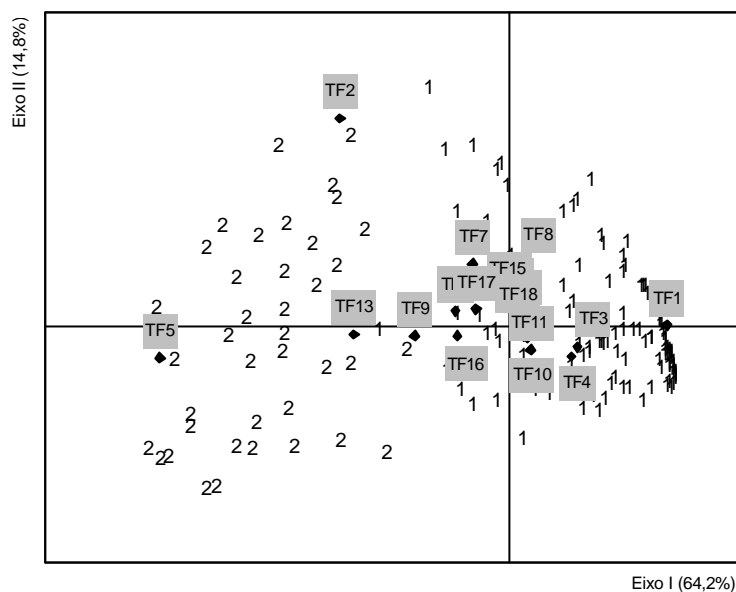


Figura 13. Diagrama de ordenação das comunidades descritas pelos tipos funcionais. Comunidades estão indicadas pelo grupo ao qual pertencem (números). A proximidade dos TFs indica quais os grupos de comunidades por eles caracterizados.

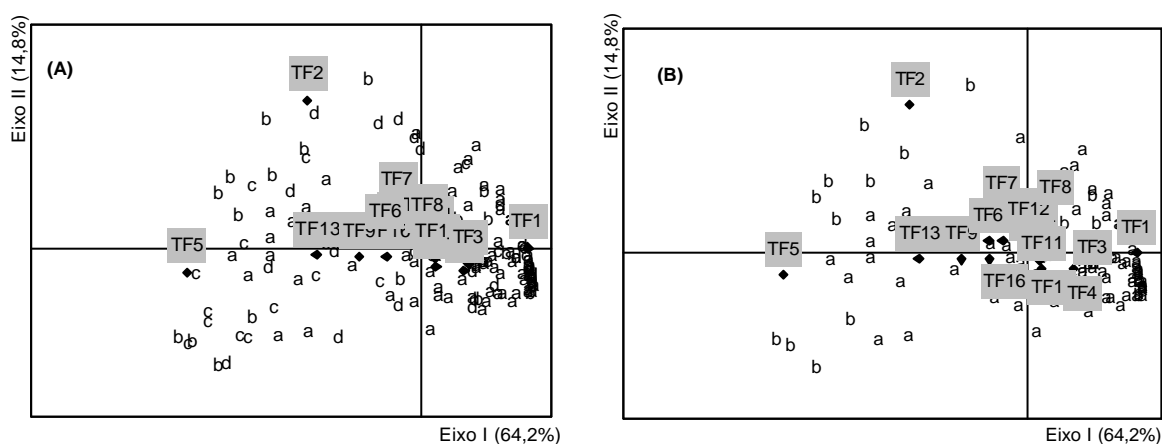


Figura 14. Diagramas de ordenação das comunidades descritas pelos tipos funcionais e indicadas pelos tratamentos aplicados: (a) = Expostas aos dois períodos de pastejo; (b) = Protegidas dos dois períodos de pastejo; (c) = Expostas somente ao segundo período de pastejo; (d) = Protegidas somente ao primeiro período de pastejo. A proximidade dos TFs indica quais os tipos de comunidades por eles caracterizados. No primeiro gráfico (A) todas as comunidades estão representadas pelos tratamentos correspondentes. No segundo gráfico (B), mesma análise, estão representadas apenas aquelas cuja indicação do tratamento (a e b) representa a mais próxima correspondência com os grupos gerados, exibidos no diagrama de ordenação da Figura 13.

Tendências semelhantes puderam ser observadas a partir da avaliação em separado das trajetórias das comunidades, de acordo com os tratamentos aplicados durante o experimento, i.e., protegidas do pastejo de dezembro a agosto, expostas ao primeiro período de pastejo em fevereiro e depois protegidas até agosto, expostas somente ao segundo período de pastejo, em junho e depois protegidas e expostas aos dois períodos de pastejo em fevereiro e junho (Figura 15). Com a exclusão do distúrbio nos dois períodos de pastejo, tipos funcionais de maior porte e biomassa uniformemente distribuída (TFs 2, 5, 9 e 13), além de maiores proporções de caules lignificados (TF6), caracterizaram as comunidades nos últimos levantamentos. Quando foram pastejadas apenas uma vez, após exclusão, tipos funcionais de porte médio a baixo predominaram, enquanto que uma tendência mais nítida em direção a uma concentração de biomassa aérea próxima do solo (TFs 4, 10 e 11) foi verificada com o aumento da frequência do distúrbio.

É interessante notar que uma diferenciação nítida entre as comunidades com relação ao pastejo ou à exclusão do distúrbio não foi observada considerando-se espécies como descritores da vegetação (Figura 16). Este fato ressalta a adequação do uso desse método de descrição da vegetação por tipos funcionais de plantas em avaliações de dinâmicas vegetacionais de curta duração.

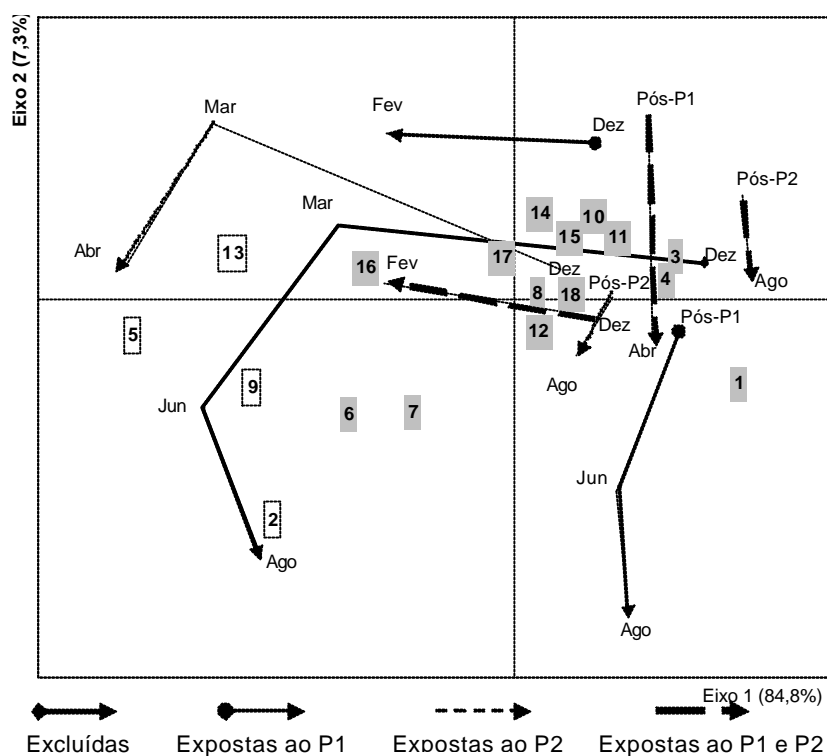


Figura 15: Diagrama de ordenação representando as trajetórias das comunidades descritas pela composição média dos tipos funcionais. A descontinuidade das trajetórias indica os períodos sem pastejo.

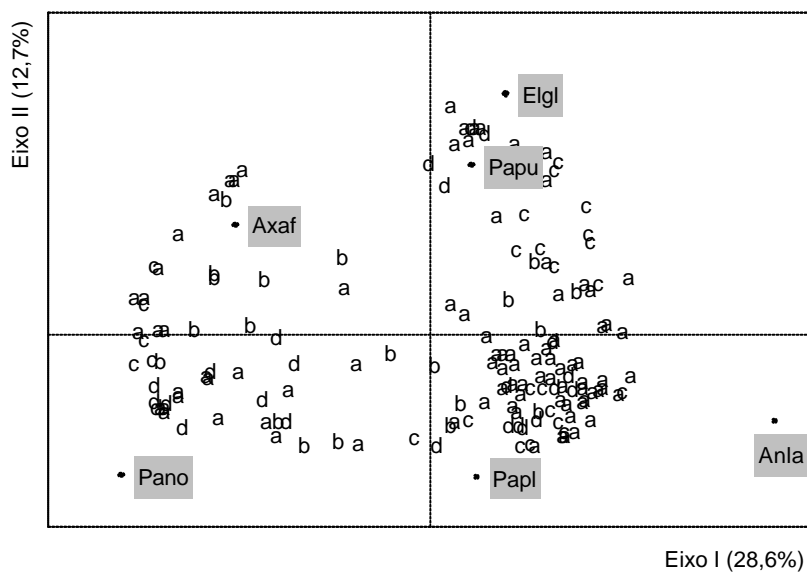


Figura 16. Diagrama de ordenação das comunidades descritas por espécies e indicadas pelos tratamentos aplicados: (a) = Expostas aos dois períodos de pastejo; (b) = Protegidas nos dois períodos de pastejo; (c) = Expostas somente ao segundo período de pastejo; (d) = Expostas somente ao primeiro período de pastejo. As espécies mais correlacionadas com os eixos de ordenação estão indicadas. A proximidade das espécies indica quais os tipos de comunidades por elas caracterizadas. Todas as comunidades estão representadas pelos tratamentos correspondentes. Pode-se observar que não há uma diferenciação nítida das comunidades com relação aos tratamentos aplicados. As espécies mais correlacionadas com os eixos de ordenação estão indicadas (Anla = *Andropogon lateralis*; Axaf = *Axonopus affinis*; Elgl = *Eleocharis Glauco-virens*; Pano = *Paspalum notatum*; Papl = *Paspalum plicatum*; Papu = *Paspalum pumilum*)



Com base nas interpretações da figura 16 pode-se inferir que a morfologia das populações mudou em direção a uma concentração de biomassa aérea próxima do solo à medida que a frequência do distúrbio aumentou. Por outro lado, o maior número de TFs caracterizando as comunidades mais frequentemente pastejadas (Figura 13) pôde ser interpretado como uma maior diferenciação morfológica das populações em função do pastejo. Após um considerável período de exclusão do mesmo, as populações tenderam a adquirir maior porte e biomassa mais uniformemente distribuída verticalmente (TFs 2 e 5), com aumento da proporção de caules lignificados (TF6), possivelmente devido à competição mais acentuada pela luminosidade no dossel e estágios avançados de desenvolvimento. Não obstante, os atributos altura máxima e altura da biomassa foram os que permitiram a percepção mais nítida de respostas associadas às condições de exclusão e pastejo.

Resultados semelhantes foram obtidos em trabalhos anteriores, principalmente com relação à diminuição do porte das populações (Quadros, 1999, Sosinski, 2000), além da maior concentração de biomassa próxima do solo e da miniaturização de estruturas fotossintéticas (Díaz et al., 1992) em função do aumento da intensidade do distúrbio, bem como a maior capacidade de ocupação do dossel na ausência do mesmo.

### 2.3.3. Reconstrução da série temporal única

Para aplicar o método determinístico de sobreposição de séries parciais, proposto por Wildi & Schütz (2000), obteve-se a relação de vizinhança entre as séries temporais de acordo com a análise de *minimum spanning tree* (árvore geradora mínima) (Figura 17).

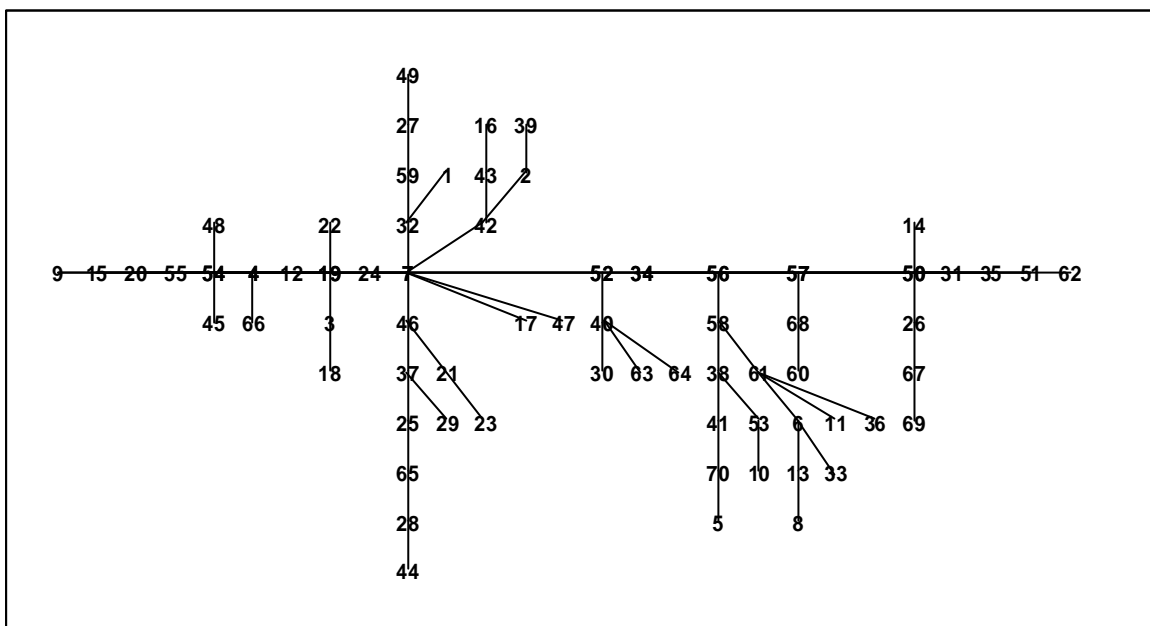


Figura 17. Relação de vizinhança entre as 70 séries temporais obtida pela análise de *minimum spanning tree* (árvore geradora mínima). As 69 ligações exibidas correspondem aos 69 menores valores de Distância Euclidiana entre dois estados quaisquer de pares de séries temporais. A soma de todas essas distâncias equivale ao menor comprimento possível obtido para a série única. Mais detalhes sobre essa análise estão na metodologia deste capítulo.

A observação de cada sobreposição entre pares de séries vizinhas (Tabela 6, metodologia) gerou um arranjo das mesmas (Figura 26) a partir do qual a série única foi gerada. Nota-se uma maior contribuição de séries descrevendo estados intermediários da dinâmica pós-exclusão do pastejo. Poucas séries compõem o estado inicial e apenas uma, o estado final.

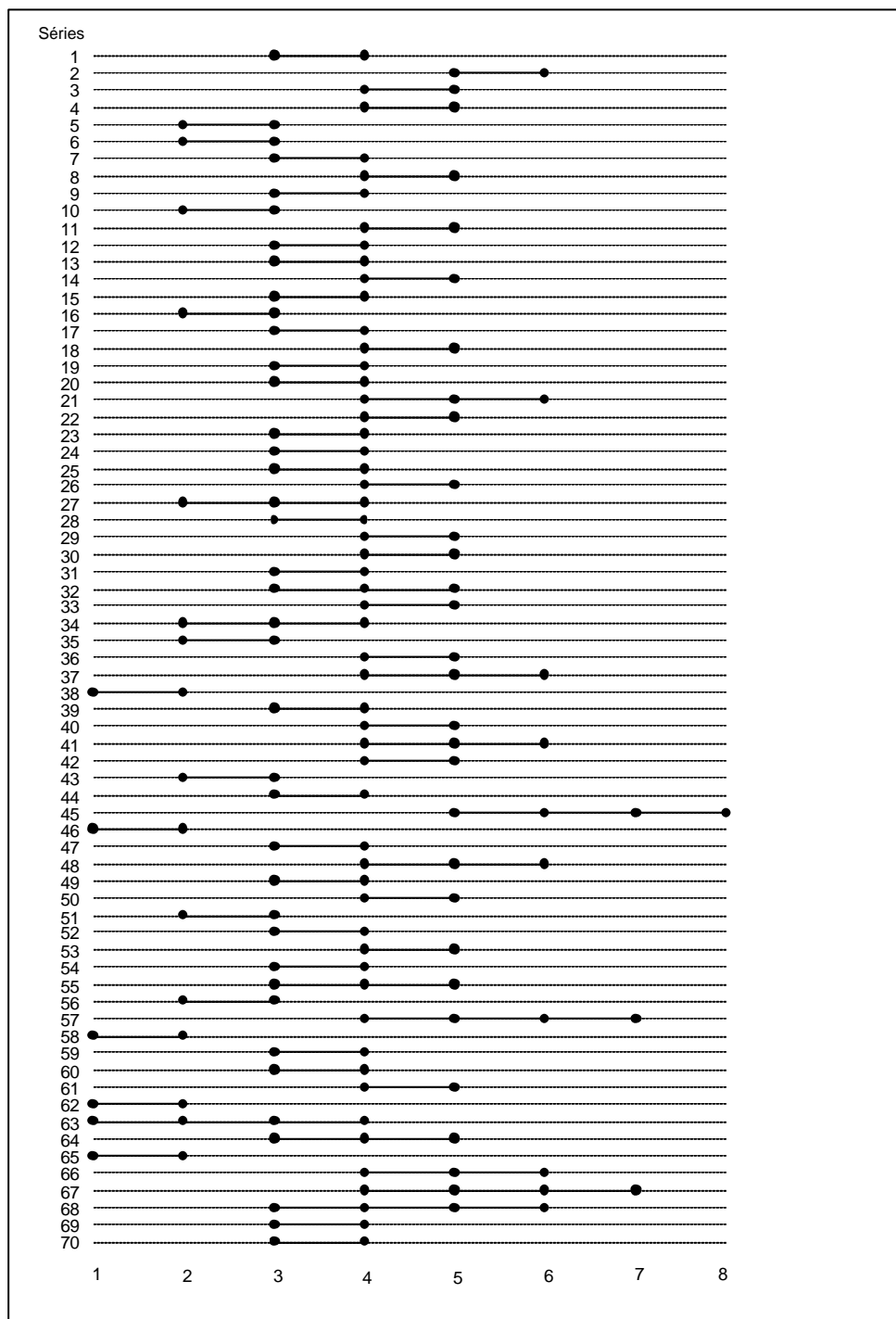


Figura 18. Topologia das 70 séries parciais representando as sobreposições a serem avaliadas (conforme exemplo na tabela 2 da metodologia deste capítulo) para a obtenção da série única. Esta, por sua vez, representará uma dinâmica pós-exclusão (após o período de proteção) do pastejo estendida para oito passos de tempo.

A figura 19 apresenta o gráfico da variação da performance dos tipos funcionais de resposta à exclusão pós-pastejo (TFs) mais frequentes ao longo dos oito passos de tempo “sintéticos” obtidos pelo método proposto. A escala utilizada para situar no tempo os estados da série temporal reconstituída foi a soma térmica (graus-dia), a partir do qual pôde-se inferir um processo de 622 dias de duração. Como descrito na metodologia deste capítulo, a série única foi obtida a partir de séries menores correspondentes a intervalos variados de exclusão após pastejo. Portanto, essa série representou a dinâmica de uma comunidade de TFs após 622 dias de ausência desse distúrbio. De modo geral, observam-se duas fases no gráfico, separadas pelo sexto estado da série (348 dias de exclusão). Na primeira fase observou-se que o TF1 dominou com uma performance consideravelmente estável, com tendência decrescente a partir do quinto estado. O TF5 aumentou sua dominância gradativamente, assim como o TF 2. Os TFs 4 e 7 apresentaram relativa estabilidade, enquanto que o TF3 tendeu a diminuir a performance nessa fase. Na segunda fase da série (348 a 622 dias), observaram-se variações mais abruptas evidenciadas por oscilações divergentes entre as performances dos TF2 e 3 e dos TF1 e 5. De modo geral, estas tendências foram semelhantes àsquelas observadas em comunidades vegetais protegidas de pastejo, como aumento de porte e proporção de biomassa aérea alocada a caules lignificados, discutidas anteriormente (Figura 15).

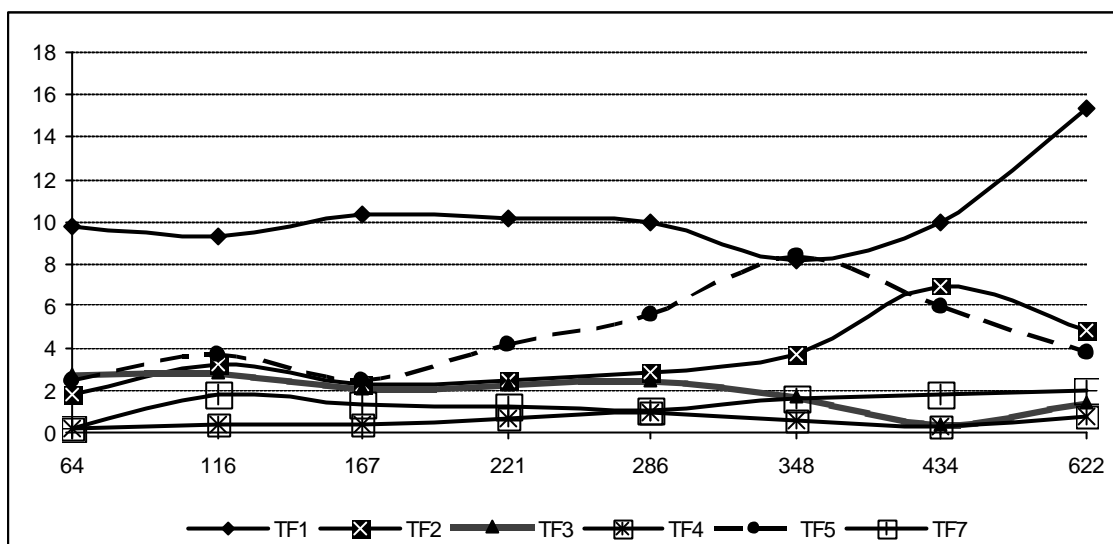


Figura 19. Gráfico da variação da performance dos tipos funcionais (TF) mais frequentes ao longo dos oito passos de tempo “sintéticos” obtidos pelo método proposto. A escala utilizada para situar no tempo os estados da série temporal reconstituída foi a soma térmica (graus-dia).

A série markoviana, modelada pelo método de cadeias de Markov a partir da série única, representou com maior fidelidade apenas as tendências observadas na primeira fase acima referida (Figura 20). Nessa fase não se evidenciaram as oscilações abruptas seguintes, a partir do sexto estado, as quais podem ser atribuídas ao fato de que poucas séries contribuíram para os estados finais da série única.

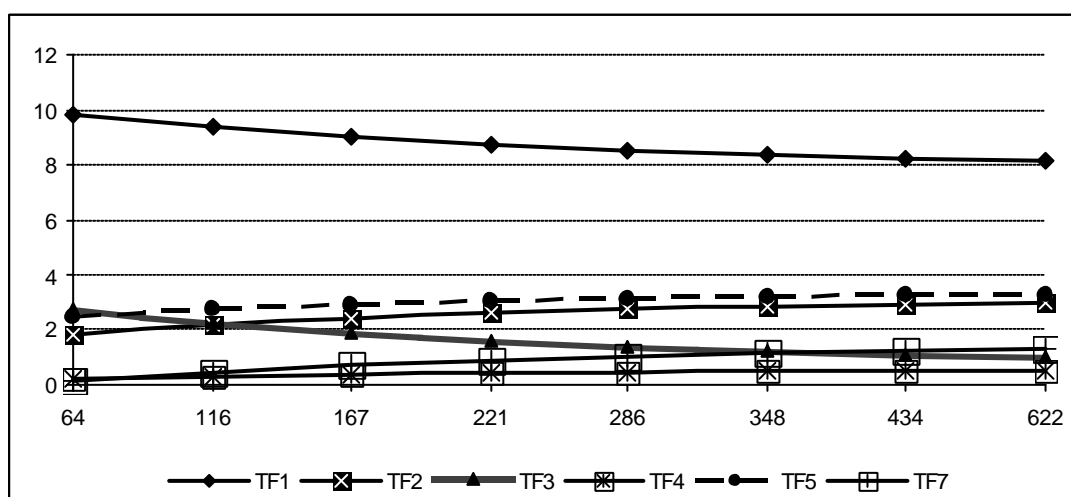


Figura 20. Gráfico da série markoviana modelada pelo método de cadeias de Markov a partir da série única. O gráfico apresentando a variação da performance dos tipos funcionais (TF) mais frequentes ao longo dos oito passos de tempo obtidos. A escala utilizada para situar no tempo os estados da série temporal reconstituída foi a soma térmica (graus-dia).

Este aspecto pôde ser testado pela análise do nível de ajuste de uma trajetória markoviana àquela obtida pelo método determinístico de sobreposição de séries parciais. Na Figura 21 estão representadas as trajetórias determinística e markoviana com número de estados (pontos que representam os passos de tempo considerados) variando de seis a oito. A sobreposição completa das duas séries (determinística e markoviana) seria esperada se o ajuste fosse perfeito, o que não se evidenciou. As trajetórias markovianas representaram os “caminhos mais curtos” a quaisquer dos estados finais considerados para a modelagem, adquirindo conformações “médias” das trajetórias determinísticas. O melhor ajuste ocorreu na comparação das duas trajetórias quando formadas apenas pelos seis primeiros estados, confirmando a tendência observada anteriormente dessa fase apresentar uma dinâmica direcional mais definida quanto à composição de TFs.

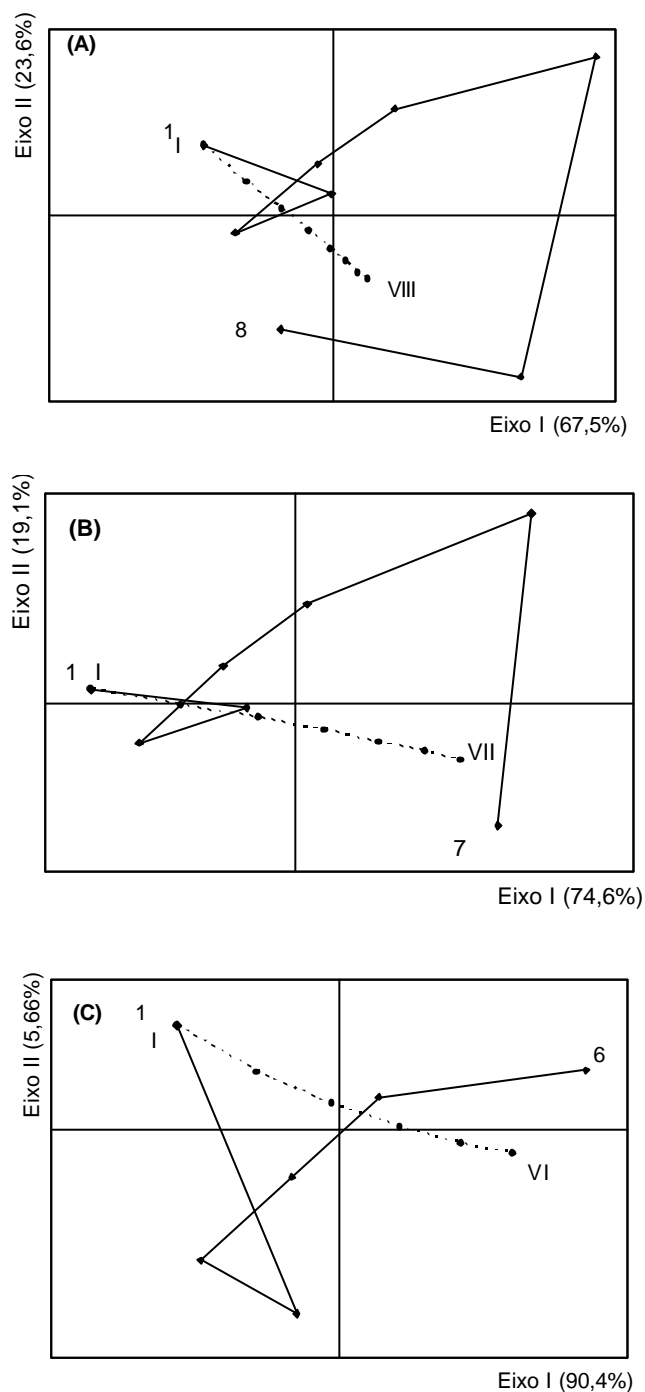


Figura 21. Diagramas de ordenação das trajetórias determinística e markoviana com número de estados (pontos que representam os passos de tempo considerados) variando de seis a oito: (A) oito estados, (B) sete estados, (C) seis estados. Os estados iniciais e finais estão representados por numeração arábica e romana nas trajetórias determinísticas e markovianas, respectivamente. A análise da sobreposição dos pares de trajetórias indica o nível de ajuste de uma trajetória markoviana àquela obtida pelo método determinístico de sobreposição de séries parciais.

A menor quantidade de séries compondo os dois últimos períodos da série única favoreceram a percepção de uma maior aleatoriedade e imprevisibilidade do processo. A figura 22 mostra que a probabilidade de que o arranjo dos estados da série determinística tenha sido resultado do acaso foi maior quando todos os estados foram considerados no ajuste a uma série markoviana ( $P > 0,4$ ). Contudo, mesmo considerando-se apenas os seis primeiros passos da série, a probabilidade não foi menor do que o limite considerado para a rejeição da hipótese de não-direcionalidade do processo ( $P = 0,1$ ) (Orlóci et. al., 1993). Isto sugere que a trajetória obtida pelo método determinístico proposto não é markoviana, uma vez que as transições entre os estados não foram diretamente dependentes dos estados imediatamente anteriores, atribuindo-se imprevisibilidade ao processo.

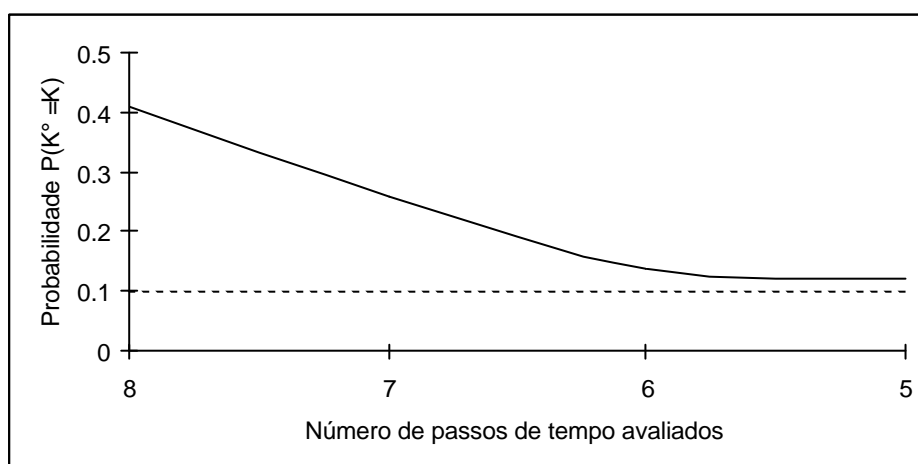


Figura 22. Gráfico das probabilidades obtidas no teste da markovidade da trajetória determinística com número de estados variando de seis a oito. O teste é embasado na avaliação da similaridade entre matrizes de distância de comunidades “reais” e markovianas, que representa um valor de estresse (discordância) entre a trajetória “real” e a markoviana. Esse valor aumenta à medida que as transições do modelo markoviano tornam-se mais caóticas (aleatórias), causando a não-direcionalidade do processo. A hipótese nula de não-direcionalidade (com base na premissa de que uma trajetória markoviana é direcionada) é rejeitada se a proporção de valores simulados (aleatória) de estresse igual ou menor do que o valor observado é menor do que o limite estabelecido (nesse caso, 0,1). Mais detalhes sobre esse teste estão no Apêndice 2.

Segundo Facelli & Pickett (1990), uma das premissas markovianas assume que as interações no sistema são instantâneas (dependentes apenas do estado imediatamente anterior ao considerado) e, com isso, a sua história é menos importante. A história de um sistema pode



afetar sua dinâmica atual e futura de diferentes maneiras. Primeiro, as condições iniciais podem direcionar sua trajetória para muito além dos estágios iniciais de sucessão. Segundo, as condições limitantes (*boundary conditions*), como flutuações climáticas, podem mudar ao longo do tempo. Terceiro, os efeitos prioritários podem determinar a trajetória da comunidade. Por fim, um evento ou condição anterior à sucessão corrente (p. ex. os eventos de pastejo) pode influenciar sua trajetória (efeito de memória). Portanto, sugere-se que as cronossequências podem não ser satisfatórias para o desenvolvimento de modelos markovianos devido aos diferentes aspectos históricos envolvidos nas diferentes idades dos sítios considerados (p. ex.: os eventos de pastejo foram considerados re-inicializadores dos processos dinâmicos da vegetação, localmente em cada sítio, causando a fragmentação das trajetórias individuais em séries parciais correspondentes a cada tratamento). Além disso, a premissa markoviana, de que o comportamento futuro de um sistema depende somente do estado imediatamente anterior, também implica no fato de que as relações espaciais estão ausentes. Ou seja, num modelo puramente markoviano assume-se que as mudanças num certo ponto são independentes das mudanças ocorrentes nos pontos vizinhos. Logo, uma das condições para o uso de cadeias de Markov propõe que as mudanças nas probabilidades de transição relacionadas aos efeitos espaciais sejam pequenas (Facelli & Pickett, 1990; Lippe et al., 1985). Acredita-se que essa condicionante também comprometa os resultados do uso de cronossequências, uma vez que alguns autores ressaltam que deve-se estar atento ao fato de que freqüentemente a zonação espacial nem sempre representa uma cronossequência (Bakker et al. 1996).

A abordagem proposta por Wildi & Schütz (2000) adota o método de cronossequências para a ligação de séries temporais menores. De modo geral, a aplicação desse método neste trabalho utilizando-se tipos funcionais como descritores de uma dinâmica de curta duração não se mostrou satisfatório para o desenvolvimento de modelos markovianos. A trajetória única obtida mostrou-se imprevisível e sem direcionalidade;

aspectos atribuídos, principalmente, ao componente aleatório presente na definição do processo.

#### 2.4. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Neste trabalho foi apenas avaliada a obtenção de uma série única, a mais longa possível, a partir da sobreposição das séries parciais. Porém, se um número maior de séries parciais fosse observado, o mesmo método poderia ser aplicado para gerar várias séries, as quais poderiam assim ser compostas por séries parciais mais homogêneas. Dessa forma, talvez, as diferenças entre trajetórias refletissem variação espacial na dinâmica pós-exclusão do pastejo, variação que estaria associada a diferenças intrínsecas entre os sítios, ignoradas, devido ao tamanho da amostra, na análise aqui desenvolvida.

A série temporal obtida neste trabalho não representou os aspectos propostos por estudos atuais que atribuem a existência de componentes tanto aleatórios quanto determinísticos no processo de sucessão vegetal, os quais justificam a aplicabilidade dos testes de ajuste a séries markovianas (Anand & Orlóci, 1997, Orlóci, 2000, 2001, Behling et al., 2004)<sup>7</sup>. Num sentido amplo (dependente da escala de observação da trajetória), a dinâmica sucessional mostra-se direcional, composta de fases menores dominadas pela aleatoriedade, descrita por Orlóci (2001) como “um processo determinístico infestado por caos”. Nessa nova percepção, o determinismo foi aceito pelo próprio reconhecimento do processo sucessional como uma dinâmica em duas fases, a primeira claramente dominada pelo determinismo linear, e a segunda dominada pela dinâmica não-direcional, caótica. Do mesmo modo, as condições iniciais foram reconhecidas como definidoras de estocasticidade à direção desse

---

<sup>7</sup> A percepção destes aspectos foi possível com a análise de sucessão vegetal por décadas ou períodos ainda mais longos, a partir de registros paleopolínicos (Orlóci, 2001, Behling et al. 2004). O método de cadeias de Markov é uma das maneiras de se quantificar o componente determinístico desse processo, considerando-se a partição entre os componentes responsáveis pelo determinismo (previsibilidade) e aqueles responsáveis por variações aleatórias imprevisíveis na dinâmica observada.

processo dinâmico, mostrando o significativo papel da aleatoriedade. Essas conclusões permitiram ainda reconhecer que as duas teorias clássicas de sucessão vegetal (Gleason, 1926, Clements, 1916) não são excludentes, mas sim, definições de casos especiais. Na teoria de Clements, sucessão é um processo *ordenado e previsível*, no qual mudanças na vegetação representam a *história de vida* das comunidades vegetais, que tendem a convergir através da sucessão em direção a uma vegetação “clímax”, característica de um estado estável, em *equilíbrio* com o clima presente. Na teoria de Gleason, as espécies têm comportamento individualista e *dependente do acaso* e as comunidades são o resultado da sobreposição da distribuição de espécies com tolerâncias ambientais semelhantes.

Neste trabalho, o uso de tipos funcionais como descritores da vegetação favoreceu a percepção de mudanças na vegetação que não seriam detectadas pelo uso de espécies como descritores devido ao curto período de tempo considerado. Entretanto, os padrões da dinâmica sucessional discutidos não foram observados na série temporal obtida, provavelmente devido ao tempo máximo decorrido após a exclusão do pastejo ter sido insuficiente. Em trabalhos anteriores (Balzter 2000), na tentativa de simular a dinâmica de comunidades campestres abandonadas da prática do pastejo, foi constatada uma clara relação entre bons níveis de ajuste entre trajetórias reais e trajetórias markovianas e o número de estados de vegetação utilizados no modelo, bem como o número de passos de tempo observados. Por outro lado, quanto maior o número de parâmetros necessários, menos precisa tornou-se a previsão. Portanto, do mesmo modo que um maior número de séries parciais observadas poderia refletir maior variação espacial associada a diferenças intrínsecas entre os sítios neste trabalho, um período maior de avaliação das mesmas permitiria a observação de padrões mais estáveis da dinâmica pós-exclusão do pastejo.

### 3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANAND, M. & ORLÓCI, L. Chaotic dynamics in a multispecies community. **Environment and Ecological Statistics** 4, 1997.
- BAKKER, J. P., OLFF, H., WULLEMS, J. H., ZOBEL, M. Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics? **Journal of Vegetation Science**. 7: 147-156, 1996.
- BALZTER, H. Markov chain models for vegetation dynamics. **Ecological Modelling**. 126: 139-154, 2000.
- BEHLING, H., PILLAR, V.D., ORLÓCI, L. & BAUERMANN, S.G. 2004. Late Quaternary *Araucaria* forest, grassland (Campos), fire and climate dynamics, studied by high-resolution pollen, charcoal and multivariate analysis of the Cambará do Sul core in southern Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 203: 277-297.
- BERGAMASCHI, H. & GUADAGNIN, M. R. **Agroclima da Estação Experimental Agrônômica/UFRGS**. Porto Alegre, UFRGS, Faculdade de Agronomia, 1990. 41p.
- BOGGIANO, P. R. **Relações entre estrutura da vegetação e pastejo seletivo de bovinos em campo natural**. Porto Alegre, Faculdade de Agronomia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 1995. 159 p. Dissertação (Mestrado em Zootecnia).
- BOX, E. O. Plant functional types and climate at the global scale. **Journal of Vegetation Science**, Uppsala, v. 7, p. 309-320, 1996.
- BRAUN-BLANQUET. 1964. **Fitosociología; Bases para el Estudio de las Comunidades Vegetales (Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde)**. Trad. 3 ed rev. aum. Madrid: Blume. 819p.
- BREMER, B., et. al. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 141: 399-436, 2003.
- CLEMENTS, F. E. **Plant succession. An analysis of the development of vegetation**. Carnegie Institution, Washington. Publ. N. 242, 1916.
- DÍAZ, S. & CABIDO, M. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change: a multiscale approach. **Journal of Vegetation Science**, Uppsala, v. 8, p. 463-474, 1997.
- DÍAZ, S.; ACOSTA, A; CABIDO, M. Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. **Journal of Vegetation Science**, Uppsala, v. 3, 689-696, 1992.
- FACELLI, M. PICKETT, S. T. A. Markovian chains and the role of history in succession. **Perspective**. 5: 27-30, 1990.
- FOSTER, B. L., TILMAN, D. Dynamic and static views of succession: Testing the descriptive power of the chronosequence approach. **Plant Ecology**, 146: 1-10, 2000.
- GLEASON, H. A. The individualistic concept of the plant association. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**. 53: 7-26, 1926.
- GRIME, J.P.; THOMPSON, K; HUNT, R; HODGSON, J. G.; CORNELISSEN, J. H. C.; RORISON, L H.; HENDRY, G. A F.; ASHENDEN, T. W.; ASKEW, A.P.; BAND, S. R; BOOTH, R. E.; BOSSARD, C. C.; CAMPBELL, B. D.; COOPER, J. E. L.; DAVISON, A. W.; GUPTA, P. L.; HALL, W.; HAND, D. W.; HANNAH, M. A.; HILLIER, S. H.;

- HODKINSON, D. J.; JALILI, A.; LID, Z.; MACKEY, J. M. L.; MATTHEWS, N.; MOWFORTH, M. A.; NEAL, A. M.; READER, R. J.; REILING, K.; ROSS-FRASER, W.; SPENCER, R. E.; SUTTON, F.; TASKER, D. E.; THORPE, P. C.; WHITEHOUSE, J. Integrated screening validates primary axes of specialization in plants. *Oikos*, Copenhagen, v. 79, 259-281, 1997.
- HOOVER, C. M., MAGRINI, K. A., EVANS, R. J. Soil carbon content and character in an old-growth forest in northwestern Pennsylvania: a case study introducing pyrolysis molecular beam mass spectrometry (py-MBMS). *Environmental Pollution*, 116. S269-S275. 2002.
- HORN, H. S. Markovian processes of forest succession. In: **Ecology and evolution of Communities**. (eds. M. L. Cody and J. M. Diamond) , pp. 196-211. Belknap Press, Harvard University Press, Cambridge, Mass, 1975.
- LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L. Cluster analysis. In: Numerical ecology. 2<sup>o</sup> ed. Elsevier, Amsterdam, 1998. p. 303-385.
- LIPPE, E., DE SMITDT, J. T., GLENN-LEWIN, D.C. Markov models and succession: A test from a Heathland in the Netherlands. *Journal of Ecology*. 73: 775-791, 1985.
- McINTOSH, R. P. The relationship between succession and the recovery process in ecosystems. In: J. CAIRNS. **The recovery process in damaged ecosystems**. Michigan: Ann. Arbor. Science, 1980. p. 11-62.
- MORENO, J. A. **Clima do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre, Secretaria da Agricultura 1966. 41p.
- MOTA, F. S. **Meteorologia Agrícola**. 1977. 376p. Nobel.
- ORLÓCI, L. **From order to causes**; a personal view concerning syndynamics principles. Honolulu, 2000. 129p. (Manuscrito).
- ORLÓCI, L. Pattern dynamics: an essay concerning principles, techniques, and applications. *Community Ecology* 2 (1): 1-15, 2001.
- ORLÓCI, L. & ORLÓCI, M. Comparison of communities without the use of species: model and example. *Annali di Botanica*, Roma, v. 43, p. 275-285, 1985.
- ORLÓCI, L., ANAND, M., HE X. Markov chain: A realistic model for temporal coenosere? *Biom. Praxim* 33: 7-26, 1993.
- PALMER, M. W., WHITE, P. S. On the existence of ecological communities. *Journal of Vegetation Science*. Uppsala, 5:2, p. 279-282, 1994.
- PICKETT, S. T. A. Space for time substitution as an alternative to long-term studies. In: **Long-term studies in ecology**. (ed. G. E. Likens). Wiley, Chichester, 1989.
- PICKETT, S. T. A. Long-term studies: Past experience and recommendations for the future. In: **Long-term ecological research, an international perspective**. Scope 47. P. G. Risser (ed.). 1991, 320p. Wiley, UK.
- PILLAR, V. D. On the identification of optimal plant functional types. *Journal of Vegetation Science*, Uppsala, v. 10, p. 631- 640, 1999a.
- PILLAR, V. D. The bootstrapped ordination reexamined. *Journal of Vegetation Science*, Uppsala, v. 11, p. 895 - 902, 1999b.
- PILLAR, V. D. & ORLÓCI, L. **Character-based community analysis: the theory and an application program**. The Hague: SPB Academic Publishing.-(Ecological Computations series), v.5, 1993a, 270 p.

- PILLAR, V. D. & SOSINSKI Jr., E. E. An improved method for searching plant functional types by numerical analysis. **Journal of Vegetation Science** 14: 323-332, 2003.
- PLATT, T. & DENMAN, K. L. Spectral analysis in ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics** 6: 189-210, 1975.
- PODANI, J. SYN-TAX 5.1: A new version for PC and Macintosh computers. **Coenoses** 12:149-152, 1997.
- PODANI, J. **Introduction to the exploration of multivariate biological data**. Backhuys, Leiden, NL. 2000.
- QUADROS, F. L. F. de. **Dinâmica vegetacional em pastagem natural submetida a tratamentos de queima e pastejo**. Porto Alegre, Faculdade de Agronomia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 1999. Tese (Doutorado em Zootecnia).
- SOSINSKI, E. **Tipos funcionais em vegetação campestre: Efeitos de pastejo e adubação nitrogenada**. Dissertação de Mestrado, UFRGS, Porto Alegre. 2000.
- TAINTON, N.M.; MORRIS, C.D.; HARDY, M.B. Complexity and stability in grazing systems. In: HODGSON, J.; ILLIUS, A.W. (eds.) **The ecology and management of grazing systems**. Wallingford : CAB International, 1996. p. 275-299.
- TRINDADE, J. P. P. **Morfogênese do capim caninha (*Andropogon lateralis* Nees.) sob o efeito de pastejo e fogo**. Dissertação de Mestrado, UFSM, Santa Maria, 1999.
- USHER, M. B. Markovian approaches to ecological succession. **Journal of Animal Ecology**. 48: 413-426, 1979.
- USHER, M. B. Modelling ecological succession, with particular reference to Markovian models. **Vegetatio**, 46: 11-18, 1981.
- van der MAAREL, E. Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity. **Vegetatio**, The Hague, v. 39, n. 2, p. 97-114, 1979.
- WILDI, O. & SCHÜTZ, M. Reconstruction of a long-term recovery process from pasture to forest. **Community Ecology**, p. 25-32, 2000.
- WU, J., MARCEAU, D. Modelling ecological systems: an introduction. **Ecological Modelling**. 153: 1-6. 2002.
- YANAI, R. D., CURRIE, W. S., GOODALE, C. L. Soil carbon dynamics following forest harvest: an ecosystem paradigm reconsidered. **Ecosystems**, No prelo.

#### 4. APÊNDICES

**Apêndice 1.** Tabela das temperaturas médias e precipitações médias mensais num período de doze meses que inclui o período de avaliações.

| <b>Mês-Ano</b>          | <b>Temperatura<br/>Média (°C)</b> | <b>Precipitação<br/>(mm)</b> |
|-------------------------|-----------------------------------|------------------------------|
| setembro-02             | 14,6                              | 166,9                        |
| outubro-02              | 20,3                              | 194,6                        |
| novembro-02             | 21,3                              | 106,4                        |
| dezembro-02             | 23,0                              | 187,5                        |
| janeiro-03              | 24,1                              | 64,5                         |
| fevereiro-03            | 24,3                              | 196,5                        |
| março-03                | 22,9                              | 91,5                         |
| abril-03                | 18,4                              | 115,7                        |
| maio-03                 | 15,7                              | 41,0                         |
| junho-03                | 15,6                              | 161,2                        |
| julho-03                | 13,0                              | 138,7                        |
| agosto-03               | 12,5                              | 60,7                         |
| <b>Média do período</b> | <b>18,8</b>                       | <b>127,1</b>                 |

## Apêndice 2. O Método de Cadeias de Markov

Cadeias de Markov são modelos de matrizes probabilísticas usados para simular a dinâmica de sistemas no qual cada transição depende do estado imediatamente anterior, mas independentemente da história do sistema. O matemático russo Andrei Andreyevich Markov (1856-1922) desenvolveu a teoria de cadeias de Markov no seu artigo intitulado “Extension of the Limit Theorems of Probability Theory to a Sum of Variables Connected in a Chain” (Markov, 1907 *apud* Balzter 2000). Técnicas analíticas de determinação das matrizes de transição para a aplicação do método de cadeias de Markov a estudos de sucessão vegetal têm sido aperfeiçoadas desde então (Lippe, De Smidt & Glen-Lewin, 1985, Orlóci et al., 1993, Balzter, 2000), embora a teoria por trás da aplicação desse método em ecologia tenha sido desenvolvida anteriormente por Horn (1975) e Usher (1979, 1981), entre outros. Neste apêndice será apresentada a técnica descrita em Orlóci et al. (1993), bem como o teste de direcionalidade de uma dinâmica sucessional real com base no ajuste a uma trajetória markoviana. Ambas as análises são desenvolvidas pelo algoritmo FitMarko inserido no aplicativo SYNCSA (Pillar, 2003b), utilizado neste trabalho.

Uma cadeia de Markov é definida como um processo estocástico com variáveis de estado discretas e um parâmetro de tempo discreto ou contínuo. Em estudos de sucessão vegetal, o tempo é considerado o critério de ordenação, como um parâmetro discreto, e as variáveis de estado são os estados da vegetação em ordem cronológica ( $U_1, U_2, U_3 \dots U_n$ ), descritos por um conjunto de  $n$  registros da vegetação ( $X_1, X_2, X_3 \dots, X_n$ ), como a composição fitossociológica de um determinado sítio. Os dados de vegetação podem ser obtidos de repetidas avaliações do mesmo sítio, ou única avaliação de diferentes sítios num mesmo tempo discreto. Neste trabalho, os registros de vegetação são registros da composição de tipos funcionais de plantas (TFs) de determinados sítios em diferentes momentos (levantamentos que representam tempos discretos “L”).



Numa trajetória (dinâmica) puramente markoviana, a transição de um estado a outro é um processo probabilístico. Ou seja, a descrição dos seus estados futuros  $\mathbf{U}_{t+1}$  pode ser derivada da descrição de um estado inicial  $\mathbf{X}_t$  e uma matriz de transição  $\mathbf{P}$  ( $\mathbf{X}_{t+1} = \mathbf{X}_t + \mathbf{P}$ ), onde um elemento  $p_{hi}$  dessa matriz expressa o índice no qual a população  $h$  perdeu cobertura para a população  $i$  quando a trajetória moveu-se de um dos seus estados a um estado futuro.

A ordem da cadeia markoviana dá o número de passos de tempo no passado influenciando a distribuição de probabilidade do estado presente, e pode ser maior do que um (“P<sup>2</sup>,” “P<sup>3</sup>”). A um passo de tempo, as transições são avaliadas sobre dois estados adjacentes; a dois passos de tempo, sobre três, e assim sucessivamente. Com o aumento dos passos de tempo, uma cadeia de Markov pode alcançar um estado constante do vetor de probabilidade que é chamado distribuição limite (Balzter, 2000).

A matriz de transição pode ser constante ou pode mudar ao longo do tempo, gerando uma cadeia markoviana estacionária ou dinâmica, respectivamente. Uma trajetória estacionária mantém-se direcionada ao mesmo “alvo” estável, enquanto uma trajetória dinâmica muda de direção constantemente, por mudanças significativas na matriz de transição.

Exemplo numérico de um modelo markoviano de ordem 1: Dados os registros reais de abundância-cobertura de  $n$  Tipos Funcionais (TFs) de uma mesma ponto amostral em dois levantamentos sucessivos (uma série temporal de dois estados) quaisquer ( $L_1$  e  $L_2$ ),

|                 | $L_1$ | $L_2$ | (...) |
|-----------------|-------|-------|-------|
| TF <sub>1</sub> | 11,2  | 14,6  |       |
| TF <sub>i</sub> | 3,6   | 5,4   |       |
| TF <sub>n</sub> | 2,6   | 1,2   |       |
| (...)           |       |       |       |

no modelo markoviano, a transição do estado  $L_1$  para o estado  $L_2$  (colunas) da  $i$  ésima população, de  $n$  populações descritas (linhas), segue as seguintes condições:

A população perde cobertura se  $L_{i1} > L_{i2}$

A população ganha cobertura se  $L_{i1} < L_{i2}$

A população permanece idêntica se  $L_{i1} = L_{i2}$

Assim, é gerada uma matriz de transição **P**, que é uma matriz quadrada ( $i \times i$ ), cujos elementos das linhas (presente) e colunas (futuro) são descrições das perdas e ganhos das  $i$  populações:

|                 | TF <sub>1</sub> | TF <sub>i</sub> | TF <sub>n</sub> |  |
|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|--|
| TF <sub>1</sub> | 0,92            | 0,08            | 0               |  |
| TF <sub>i</sub> | 0,14            | 0,86            | 0               |  |
| TF <sub>n</sub> | 0,41            | 0,16            | 0,43            |  |

Por exemplo, a proporção da cobertura do TF<sub>1</sub> que é mantida de L<sub>1</sub> para L<sub>2</sub> é 0,92 e a probabilidade do TF<sub>1</sub> ganhar cobertura do TF<sub>i</sub> é de 0,14 e de perder cobertura para esse mesmo TF é 0,86.

Com base na matriz **P** e no primeiro registro (L<sub>1</sub>) da série real, é gerada uma série markoviana<sup>8</sup>:

|                 | M <sub>1</sub> | M <sub>2</sub> | (...) |
|-----------------|----------------|----------------|-------|
| TF <sub>1</sub> | 11,2           | 12             |       |
| TF <sub>i</sub> | 3,6            | 4,4            |       |
| TF <sub>n</sub> | 2,6            | 1,1            |       |
| (...)           |                |                |       |

---

<sup>8</sup> Mais detalhes sobre a aritmética de matrizes de transição e da obtenção de séries markovianas estão em Orlóci et al. (1993).

É calculado o nível de discordância [*stress value*  $s(\mathbf{D}_L; \mathbf{D}_M)$ ] entre duas matrizes  $n \times n$  de distâncias  $\mathbf{D}_L$  e  $\mathbf{D}_M$ . Esse valor indica a proximidade da trajetória real e da markoviana, em termos de medida de semelhança (Distância Euclidiana) e é a base para os testes seguintes de estacionariedade e direcionalidade (“Markovidade”) da trajetória real.

O teste do ajuste de uma série real a uma série markoviana é baseado na hipótese nula ( $H_0$ ) de que a trajetória em questão é caótica, não-direcional. Numa trajetória de desse tipo, as transições de um estado a outro dá-se por matrizes de transições diferentes. Esse caso extremo pode ser simulado por permutação aleatória dos estados da trajetória real. Cada permutação gera um valor de  $s$ , e, ao final, todos os valores de  $s$  compõem uma distribuição amostral. Dessa forma,  $H_0$  é rejeitada se a proporção de valores de  $s$  igual ou menor do que o  $s(\mathbf{D}_L; \mathbf{D}_M)$  observado é menor do que um limite, neste caso, 0,1. Rejeitando-se  $H_0$ , assume-se que a trajetória real é direcional no intervalo de tempo considerado, no qual a matriz de transição é definida.

A aplicabilidade dos modelos de cadeias de Markov está na vantagem de agregar informações muito complexas numa matriz de transição, permitindo que os ecossistemas sejam examinados mesmo que os seus processos não sejam completamente entendidos. Contudo, as previsões das cadeias de Markov são atenuadas (*smoothed*) em comparação às observadas e, por isso, mudanças abruptas em comunidades vegetais (como distúrbios ou eventos climáticos não usuais) são particularmente difíceis de serem modeladas. Não obstante, independentemente da natureza complexa da dinâmica sucessional em estudo, é possível o alcance de boas previsões utilizando-se modelos markovianos, mesmo em comunidades campestres, com sua conhecida variedade de fatores e interações influenciando em seus processos, como competição inter e intra-específica, herbivoria e propriedades climáticas e edáficas (Balzter, 2000).



## Apêndice 3 (continuação)

|      |   |       |  |
|------|---|-------|--|
| Agmo | <i>Agrostis montevidensis</i> Spreng. ex Nees           | Gama  | <i>Galactia marginalis</i> Benth.                              |
| Anla | <i>Andropogon lateralis</i> Nees                        | Hepu  | <i>Herbertia pulchella</i> Sweet                               |
| Arfl | <i>Aristida flaccida</i> Trin. ex Rupr.                 | Hybi  | <i>Hybanthus bicolor</i> (St. Hil.) Baill.                     |
| Arla | <i>Aristida laevis</i> (Ness) Kunth                     | Hyme  | <i>Hypochoeris megapotamica</i> Cabr.                          |
| Arsp | <i>Aristida</i> sp.                                     | Hyde  | <i>Hypoxis decumbens</i> L.                                    |
| Asmo | <i>Aspilia montevidensis</i> (Spreng.) Kuntze           | Ismi  | <i>Ischaemum minus</i> Presl                                   |
| Axaf | <i>Axonopus affinis</i> Chase                           | Lela  | <i>Leptocoryphium lanatum</i> (Kunth) Nees                     |
| Axar | <i>Axonopus argentinus</i> Parodi                       | Lesp  | <i>Leptocoryphium</i> sp.                                      |
| Batr | <i>Baccharis trimera</i> (Less.) DC.                    | Oxla  | <i>Oxalis lasiopetala</i> Zuccarini                            |
| Bove | <i>Borreria verticillata</i> (L.) G. F. W. Mey          | Oxsp  | <i>Oxalis</i> sp.  |
| Brma | <i>Briza macrostachya</i> (Presl) Steud                 | Pahi  | <i>Panicum hians</i> Elliot                                    |
| Brsp | <i>Briza</i> sp.  | Paov  | <i>Panicum ovuliferum</i> Trinius                              |
| Brsu | <i>Briza subaristata</i> Lam.                           | Pasa  | <i>Panicum sabulorum</i> Lam.                                  |
| Brun | <i>Briza uniolae</i> (Ness) Ness ex Steud               | Pani  | <i>Panicum</i> sp.   |
| Buju | <i>Bulbostylis juncooides</i> (Vahl.) Kukenth.          | Padi  | <i>Paspalum dilatatum</i> Poir                                 |
| Cavi | <i>Calamagrostis viridiflavescens</i> Nees              | Paio  | <i>Paspalum ionanthum</i> Chase                                |
| Ceas | <i>Centella asiatica</i> (L.) Urban                     | Pama  | <i>Paspalum maculosum</i> Trin.                                |
| Chsp | <i>Chaptalia</i> sp.                                    | Pano  | <i>Paspalum notatum</i> Flugge                                 |
| Chac | <i>Chevreulia acuminata</i> Less.                       | Papl  | <i>Paspalum plicatulum</i> Michx                               |
| Chsa | <i>Chevreulia sarmentosa</i> (Pers.) Baker              | Papu  | <i>Paspalum pumilum</i> Nees                                   |
| Clna | <i>Clitoria nana</i> Benth.                             | Pasp  | <i>Paspalum</i> sp.  |
| Clsp | <i>Cloris</i> sp.                                       | Paur  | <i>Paspalum urvillei</i> Steud.                                |
| Cose | <i>Coelorhachis selloana</i> (Hack.) Camus              | Pftu  | <i>Pfaffia tuberosa</i> (Spreng.) Hitck.                       |
| Cugl | <i>Cuphea glutinosa</i> Cham. et Schlecht.              | Pimo  | <i>Piptochaetium montevidensis</i> (Spreng.) Parodi            |
| Cyda | <i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.                      | Plsp  | <i>Plantago</i> sp.  |
| Cybr | <i>Cyperus brevifolius</i> (Rottb.) Hassk.              | Posp  | <i>Poligala</i> sp.  |
| Cypo | <i>Cyperus polystachyos</i> Rottb.                      | Pssp  | <i>Psidium</i> sp.   |
| Cyse | <i>Cyperus sesquiflorus</i> (Torrey) Mattf. et Kukenth. | Ptsp  | <i>Pterocaulon</i> sp.   |
| Cysp | <i>Cyperus</i> sp.                                      | Rhglo | <i>Rhinchospora globularis</i> Small.                          |
| Dead | <i>Desmodium adscendens</i> (Sw.) DC.                   | Rhte  | <i>Rhynchospora tenuis</i> Link                                |
| Dein | <i>Desmodium incanum</i> DC.                            | Rigr  | <i>Richardia grandiflora</i> Cham. et Schlecht                 |
| Dise | <i>Dichondra sericea</i> Sw.                            | Rihu  | <i>Richardia humistrata</i> (Cham. et Schlecht) Steud.         |
| Drco | <i>Drymaria cordata</i> (L.) Willd.                     | Risp  | <i>Richardia</i> sp.   |
| Elel | <i>Eleocharis elegans</i> Roem. & Schult.               | Rumo  | <i>Ruellia morongii</i> Britt                                  |
| Elgl | <i>Eleocharis glauco-virens</i> Boeck.                  | Savi  | <i>Sacciolepis vilfoides</i> (Trin.) Chase                     |
| Elmo | <i>Elephantopus mollis</i> H. B. K.                     | Schi  | <i>Schizachyrium microstachyum</i> (Desv.) Ros., Arr. et Izag. |
| Elin | <i>Eleusine indica</i> (L.) Gaertn.                     | Scmi  | <i>Schizachyrium tenerum</i> Nees                              |
| Erba | <i>Eragrostis bahiensis</i> Schrad. ex Schult.          | Scte  | <i>Scleria hirta</i> Boeck.                                    |
| Erlu | <i>Eragrostis lugens</i> Nees                           | Seva  | <i>Setaria geniculata</i> (Lam.) Beauv.                        |
| Erne | <i>Eragrostis neesii</i> Trin.                          | Sege  | <i>Setaria vaginata</i> Spreng.                                |
| Erpo | <i>Eragrostis polytricha</i> Nees                       | Spin  | <i>Sporobolus indicus</i> (L.) R. Br.                          |
| Erag | <i>Eragrostis</i> sp.                                   | Stnu  | <i>Stipa nutans</i> Hack.                                      |
| Erel | <i>Eryngium elegans</i> Cham. et Schlecht.              | Stle  | <i>Stylosanthes leiocarpa</i> Vog.                             |
| Erho | <i>Eryngium horridum</i> Malme                          | Stmo  | <i>Stylosanthes motevidensis</i> Vog.                          |
| Ersp | <i>Eryngium</i> sp.                                     | Tigr  | <i>Tibouchina gracilis</i> (Bonpl.) Coqn.                      |
| Euun | <i>Eugenia uniflora</i> L.                              | Tuse  | <i>Turnera selloi</i> Arech.                                   |
| Eusp | <i>Euphorbia</i> sp.                                    | Veri  | <i>Verbena rigida</i> Spreng.                                  |
| Evse | <i>Evolvulus sericeus</i> Sw.                           | Venu  | <i>Vernonia nudiflora</i> Less.                                |
| Fiau | <i>Fimbristylis autumnalis</i> Roem. & Schut.           | Wado  | <i>Waltheria douradinha</i> St. Hil.                           |
| Fidi | <i>Fimbristylis diphylla</i> (Retz.) Vahl               | ni    | <i>Não identificadas</i>                                       |
| Fimi | <i>Fimbristylis miliaceae</i> Ohwi.                     |       |  |

#### **Apêndice 4.**

### ANÁLISE FITOSSOCIOLÓGICA DA ÁREA EXPERIMENTAL

#### Método

A caracterização fitossociológica da área experimental envolveu uma análise independente daquela que definiu os tipos funcionais de plantas, descritos no capítulo 1, servindo apenas para uma caracterização da área experimental. Contudo, o delineamento amostral para os procedimentos de levantamento florístico foi o mesmo que aquele do capítulo 2, que incluiu um número maior de amostragens ao longo de dois períodos de pastejo. Assim, os levantamentos florísticos, sendo pré-requisitos às medições morfológicas das plantas, foram realizados nos meses de dezembro de 2002, fevereiro de 2003, abril de 2003 e agosto de 2003, antes dos períodos de pastejo de fevereiro e abril, bem como nos meses de março e junho de 2003, após cada saída do rebanho da área experimental.

Para as análises, foram usados os dados médios de vegetação dos cinco quadros de cada ponto amostral. Testou-se a relação de padrões fitossociológicos com o relevo da área experimental, utilizando-se o aplicativo SYNCOSA (Pillar, 2003b), a partir de uma matriz de performance (abundância-cobertura) das espécies nos 30 pontos amostrais em todos os levantamentos, e uma matriz ambiental indicando a posição do relevo de cada uma. A interpretação do relevo foi feita com base em medições a campo da inclinação do terreno (com auxílio de um hipsômetro óptico modelo PM-511520P) e na observação de um mapa topográfico com as curvas de nível.

A ordenação das comunidades através da análise de coordenadas principais permitiu a visualização da dispersão das mesmas em função de suas posições no relevo. Foi utilizada distância de Corda entre as unidades amostrais como medida de semelhança, uma vez que se utilizou estimativa visual para a avaliação de cobertura da biomassa. Para testar os padrões observados, aplicou-se a análise de agrupamento pelo método UPGMA (*unweighted pair*

*group method using arithmetic averages*; Legendre & Legendre, 1998, Podani, 2000). A significância dos eixos de ordenação, bem como a nitidez dos grupos gerados, foram avaliados por autoreamostragem (*bootstrap*) (Pillar, 1999b).

## Resultados

Nos seis levantamentos florísticos realizados de dezembro de 2002 a agosto de 2003 nos 30 pontos de amostragem fixos foram registradas 100 espécies, pertencentes a 63 gêneros e 23 famílias (Tabela I) e 16 espécies não identificadas. Foram descritas 5386 populações com relação aos nove atributos avaliados.

De todas as espécies, apenas 49 foram registradas nas unidades amostrais que permaneceram protegidas nos dois períodos de pastejo (Tabela I), embora nenhuma com presença exclusiva nessa situação. Isto permite inferir que o pastejo proporcionou um aumento na diversidade de espécies, uma vez que um maior número de espécies foi registrada naquelas unidades amostrais expostas a, no mínimo, um período a mais de pastejo desde o início do experimento.

Considerando-se todos os levantamentos realizados, as espécies mais freqüentes (presentes em mais de 50% das comunidades) foram representantes de famílias de alto valor forrageiro como gramíneas (Poaceae; *Paspalum notatum*, *Andropogon lateralis* e *Paspalum pumilum*) e leguminosas (Fabaceae; *Desmodium incanum*). Embora menos representativas em número de espécies (Apêndice 5), as famílias Hypoxidaceae e Cyperaceae apresentaram espécies bastante freqüentes na amostragem, como *Hypoxis decumbens* e *Fymbristylis diphylla* (Figura I).

A avaliação da performance dessas espécies mais freqüentes (Figura I) mostrou que as espécies de gramíneas (Poaceae) apresentaram maiores valores de abundância-cobertura em relação às outras famílias representadas. A formação de volumosas touceiras na espécie

*Andropogon lateralis* (observações a campo) pode explicar a sua maior performance devido à maior utilização do espaço (numa determinada comunidade) tanto vertical (proporcionando maior sombreamento sobre as outras populações) quanto horizontalmente. Do mesmo modo, o hábito estolonífero rasteiro de *Axonopus affinis* permite uma densa ocupação horizontal do espaço, igualmente observada nas populações de *Paspalum notatum*.

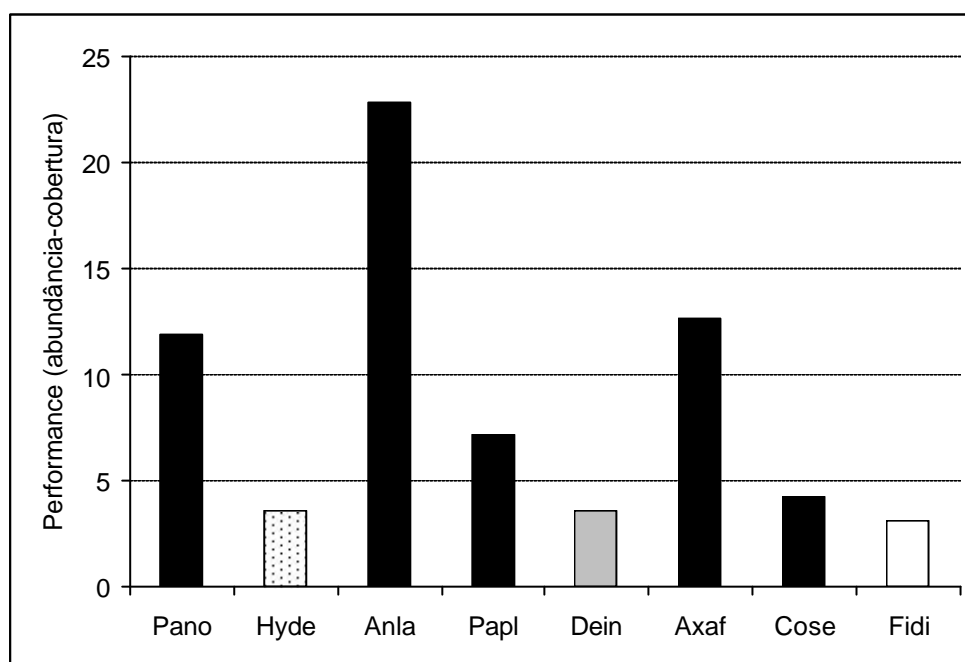


Figura I. Gráfico da performance das espécies mais frequentes na amostragem. As famílias correspondentes estão representadas por diferentes padrões de preenchimento das barras. Pretas: Poaceae (Anla = *Andropogon lateralis*; Axaf = *Axonopus affinis*; Cose = *Coelorhachis selloana*; Pano = *Paspalum notatum*; Papl = *Paspalum plicatulum*); Cinza: Fabaceae (Dein = *Desmodium incanum*); Pontilhada: Hypoxidaceae (Hyde = *Hypoxis decumbens*); Brancas: Cyperaceae (Fidi = *Fimbristylis diphylla*).

A análise topográfica da área experimental permitiu a caracterização do terreno quanto às regiões de topo, encosta e áreas baixas seccionadas por um córrego (Figura II). A análise fitossociológica relacionada à posição dos pontos de amostragem no relevo indicou como espécies características: *Axonopus affinis* e *Paspalum notatum* no gradiente topo-encosta, *Andropogon lateralis* no gradiente encosta-baixada e *Paspalum pumilum* e *Eleocharis glaucovirens* nas áreas baixas, junto ao córrego. Na Figura III estão representadas, no mesmo diagrama de dispersão, as comunidades (indicadas pelo grupo ao qual pertencem), bem como a sua posição no relevo, e ainda, as espécies de maior correlação com os dois primeiros eixos



de ordenação. Pode-se notar a ocorrência de sobreposição dos indicadores das comunidades pertencentes aos grupos 1, 2 e 3 com os símbolos indicadores de áreas altas, encostas e áreas baixas, respectivamente. A proximidade das espécies indica quais os grupos de comunidades por elas caracterizados.

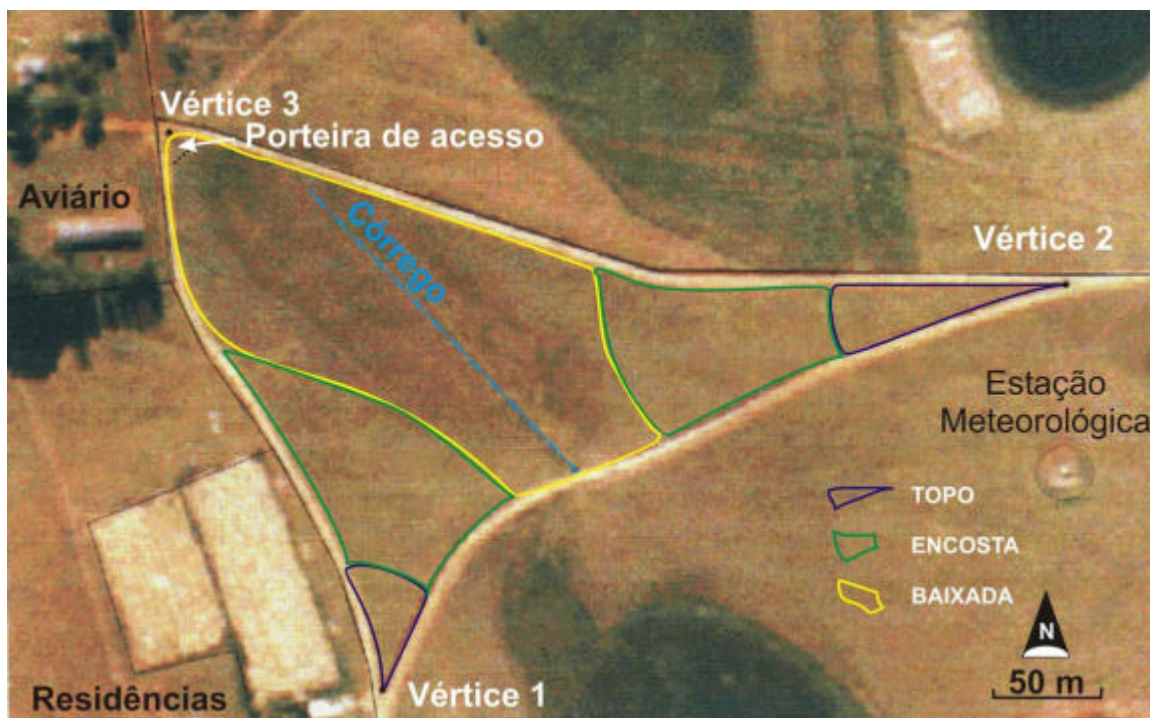


Figura II. Foto aérea da área experimental. Os polígonos “topo”, “encosta” e “baixada” foram indicados com base em mapa topográfico e avaliações da inclinação do terreno, permitindo a definição de “topo” para áreas com altura mínima de 45 m e até 3° de inclinação, “encosta” para áreas entre 40 e 45 m de altura e 3 a 6° de inclinação ou “baixada” para locais com até 35 m de altura e planos.

Esses três tipos fitossociológicos relacionados ao relevo puderam ser confirmados com a análise de agrupamento, testando-se a nitidez de três grupos ( $P > 0,18$ ) (Figura IV).

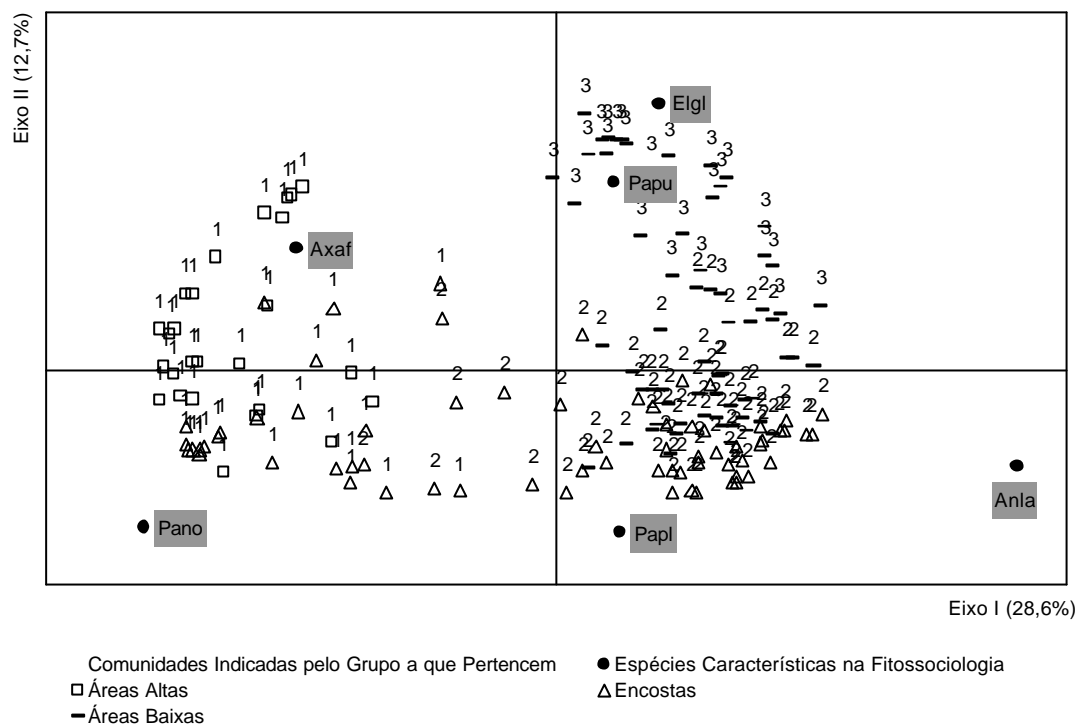


Figura III. Diagrama de Odenação dos estados das comunidades em todas as avaliações, indicadas pelo grupo ao qual pertencem (números) e a posição do relevo (símbolos). As espécies mais correlacionadas com os eixos de ordenação estão indicadas (Anla = *Andropogon lateralis*; Axaf = *Axonopus affinis*; Elgl = *Eleocharis Glauco-virens*; Pano = *Paspalum notatum*; Papl = *Paspalum plicatulum*; Papu = *Paspalum pumilum*).

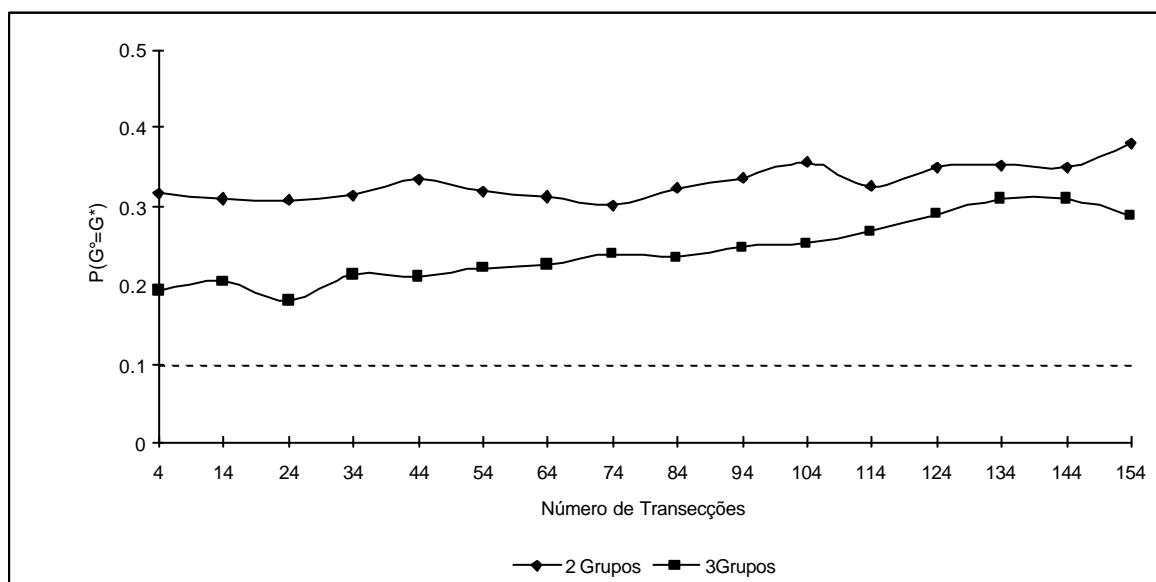


Figura IV. Gráfico do teste de nitidez dos grupos gerados na análise de agrupamentos (UPGMA) das comunidades descritas por espécies.

Tabela I. Lista das espécies (nomenclatura segundo APGII, 2003) registradas nas 30 unidades amostrais fixas ao longo dos seis levantamentos florísticos realizados de dezembro de 2002 a agosto de 2003. As espécies presentes naquelas unidades amostrais que permaneceram protegidas do pastejo estão assinaladas com asteriscos.

---

ACANTHACEAE

*Ruellia morongii* Britt \*

AMARANTHACEAE

*Pfaffia tuberosa* (Spreng.) Hitck.

ASTERACEAE

*Aspilia montevidensis* (Spreng.) Kuntze \*

*Baccharis trimera* (Less.) DC.

*Chaptalia* sp.

*Chevreulia acuminata* Less.

*Chevreulia sarmentosa* (Pers.) Baker

*Elephantopus mollis* H. B. K. \*

*Hypochoeris megapotamica* Cabr.

*Pterocaulon* sp.

*Vernonia nudiflora* Less. \*

CARYOPHYLLACEAE

*Drymaria cordata* (L.) Willd.

CONVOLVULACEAE

*Dichondra sericea* Sw. \*

*Evolvulus sericeus* Sw. \*

CYPERACEAE

*Bulbostylis juncooides* (Vahl.) Kukenth.

*Cyperus brevifolius* (Rottb.) Hassk. \*

*Cyperus* sp.

*Cyperus polystachyos* Rottb.

*Cyperus sesquiflorus* (Torrey) Mattf. et Kukenth.

*Eleocharis elegans* Roem. & Schult.

*Eleocharis glauco-virens* Boeck. \*

*Fimbristylis autumnalis* Roem. & Schut.

*Fimbristylis diphylla* (Retz.) Vahl \*

*Fimbristylis miliaceae* Ohwi.

*Rhynchospora globularis* Small. \*

*Rhynchospora tenuis* Link \*

*Scleria hirta* Boeck.

---

Tabela I (continuação)

---

 EUPHORBIACEAE

*Euphorbia* sp

## POACEAE

*Agrostis montevidensis* Spreng. ex Nees  
*Andropogon lateralis* Nees \*  
*Aristida flaccida* Trin. ex Rupr. \*  
*Aristida laevis* (Ness) Kunth  
*Aristida* sp  
*Axonopus affinis* Chase \*  
*Axonopus argentinus* Parodi  
*Briza macrostachya* (Presl) Steud  
*Briza* sp. \*  
*Briza subaristata* Lam.  
*Briza uniolae* (Ness) Ness ex Steud  
*Calamagrostis viridiflavescens* Nees  
*Chloris* sp.  
*Coelorhachis selloana* (Hack.) Camus \*  
*Cynodon dactylon* (L.) Pers. \*  
*Eleusine indica* (L.) Gaertn. \*  
*Dichantherium hians*  
*Eragrostis bahiensis* Schrad. ex Schult. \*  
*Eragrostis lugens* Nees  
*Eragrostis neesii* Trin.  
*Eragrostis polytricha* Nees \*  
*Eragrostis* sp  
*Ischaemum minus* Presl  
*Leptocoryphium lanatum* (Kunth) Nees  
*Leptocoryphium* sp. \*  
*Panicum ovuliferum* Trinius  
*Panicum sabulorum* Lam.  
*Panicum* sp. \*  
*Paspalum dilatatum* Poir  
*Paspalum maculosum* Trin.  
*Paspalum notatum* Flugge \*  
*Paspalum plicatulum* Michx \*  
*Paspalum pumilum* Nees  
*Paspalum* sp.  
*Paspalum urvillei* Steud.  
*Piptochaetium montevidensis* (Spreng.) Parodi \*  
*Sacciolepis vilfoides* (Trin.) Chase  
*Schizachyrium microstachyum* (Desv.) Ros., Arr. et Izag.  
*Schizachyrium tenerum* Nees \*  
*Setaria geniculata* (Lam.) Beauv. \*  
*Setaria vaginata* Spreng.  
*Sporobolus indicus* (L.) R. Br. \*  
*Stipa nutans* Hack. \*

---

## Tabela I (continuação)

---

**HYPOXIDACEAE***Hypoxis decumbens* L. \***IRIDACEAE***Herbertia pulchella* Sweet \***FABACEAE***Clitoria nana* Benth.*Desmodium adscendens* (Sw.) DC. \**Desmodium incanum* DC. \**Galactia marginalis* Benth.*Stylosanthes leiocarpa* Vog.*Stylosanthes montevidensis* Vog. \***LYTHRACEAE***Cuphea glutinosa* Cham. et Schlecht.**MELASTOMACEAE***Tibouchina gracilis* (Bonpl.) Coqn.**MYRTACEAE***Eugenia uniflora* L.*Psidium* sp.**OXALIDACEAE***Oxalis lasiopetala* Zuccarini \**Oxalis* sp.\***PLANTAGINACEAE***Plantago* sp.**POLIGALACEAE***Poligala* sp.**RUBIACEAE***Borreria verticillata* (L.) G. F. W. Mey \*

## Tabela I (continuação)

---

*Richardia grandiflora* Cham. et Schlecht \*

*Richardia humistrata* (Cham. et Schlecht) Steud. \*

*Richardia* sp.

## MALVACEAE

*Waltheria douradinha* St. Hil. \*

## TURNERACEAE

*Turnera selloi* Arech.

## APIACEAE

*Centella asiatica* (L.) Urban \*

*Eryngium elegans* Cham. et Schlecht.

*Eryngium horridum* Malme \*

*Eryngium* sp.\*

## VERBENACEAE

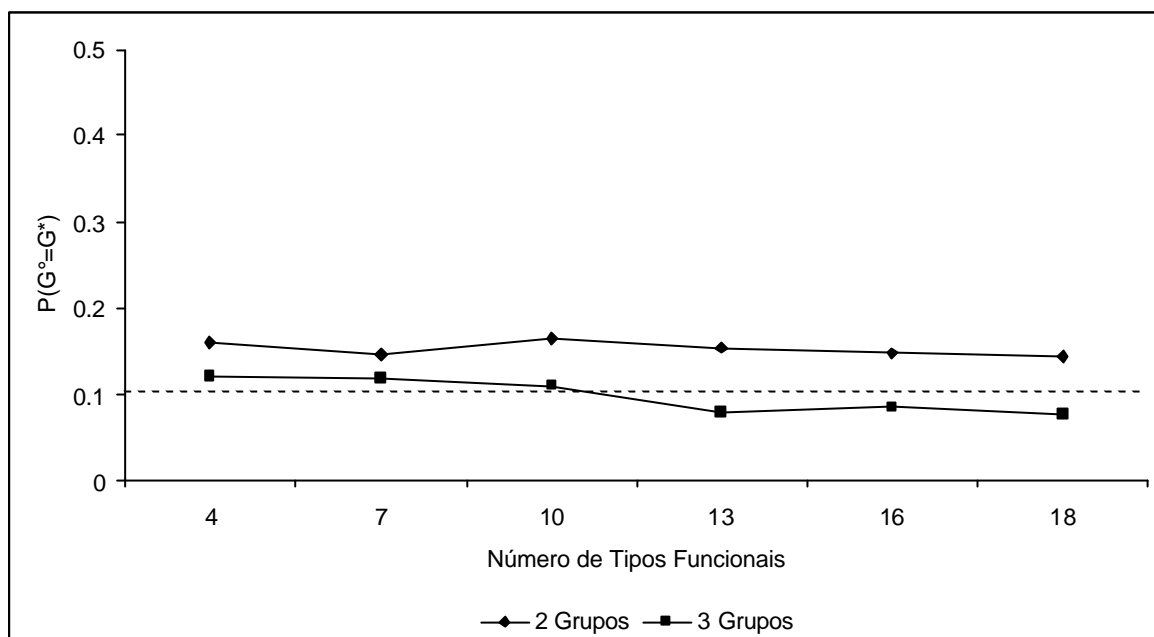
*Verbena rigida* Spreng.

## VIOLACEAE

*Hybanthus bicolor* (St. Hil.) Baill. \*

---

**Apêndice 5.** Gráfico do teste de nitidez dos grupos gerados na análise de agrupamentos (UPGMA) dos dezoito tipos funcionais descritos pelos atributos ótimos selecionados.



**Apêndice 6.** Gráfico do teste de nitidez dos grupos gerados na análise de agrupamentos (UPGMA) das comunidades descritas por tipos funcionais.

