

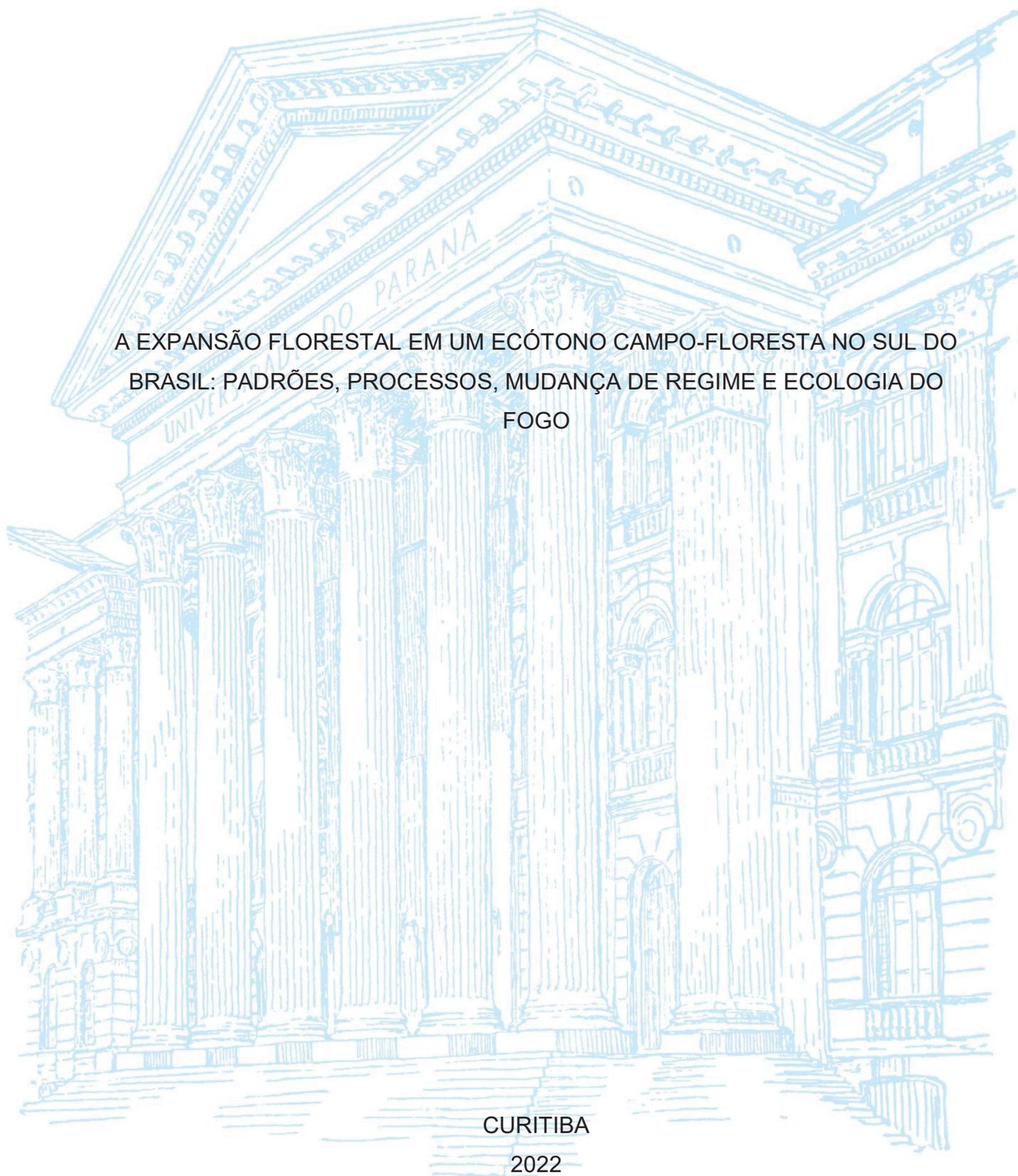
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

TIAGO DE SOUZA FERREIRA

A EXPANSÃO FLORESTAL EM UM ECÓTONO CAMPO-FLORESTA NO SUL DO  
BRASIL: PADRÕES, PROCESSOS, MUDANÇA DE REGIME E ECOLOGIA DO  
FOGO

CURITIBA

2022



TIAGO DE SOUZA FERREIRA

A EXPANSÃO FLORESTAL EM UM ECÓTONO CAMPO-FLORESTA NO SUL DO  
BRASIL: PADRÕES, PROCESSOS, MUDANÇA DE REGIME E ECOLOGIA DO  
FOGO

Tese apresentada ao curso de Pós-Graduação em Engenharia Florestal, Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Engenharia Florestal.

Orientador: Prof. Dr. Alexandre França Tetto

Coorientador: Prof. Dr. Antonio Carlos Batista  
Coorientadora: Dra. Amanda Köche Marcon

CURITIBA

2022

Ficha catalográfica elaborada pela  
Biblioteca de Ciências Florestais e da Madeira - UFPR

Ferreira, Tiago de Souza

A expansão florestal em um ecótono campo-floresta no sul do Brasil: padrões, processos, mudança de regime e ecologia do fogo / Tiago de Souza Ferreira. – Curitiba, 2022.

1 recurso on-line : PDF.

Orientador: Prof. Dr. Alexandre França Tetto

Coorientadores: Prof. Dr. Antonio Carlos Batista

Dra. Amanda Köche Marcon

Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Agrárias, Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal.

Defesa: Curitiba, 12/05/2022.

Área de concentração: Conservação da Natureza.

1. Fogo e ecologia – Brasil, Sul. 2. Araucaria angustifolia – Brasil, Sul.  
3. Florestas. 4. Fogo. 5. Teses. I. Tetto, Alexandre França. II.  
Batista, Antonio Carlos. III. Marcon, Amanda Köche. IV.  
Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Agrárias. V. Título.

CDD – 634.9

CDU – 634.0.43(816)



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO  
SETOR DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS  
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ  
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO ENGENHARIA  
FLORESTAL - 40001016015P0

## TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação ENGENHARIA FLORESTAL da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da tese de Doutorado de **TIAGO DE SOUZA FERREIRA** intitulada: **A EXPANSÃO FLORESTAL EM UM ECÓTONO CAMPO-FLORESTA NO SUL DO BRASIL: PADRÕES, PROCESSOS, MUDANÇA DE REGIME E ECOLOGIA DO FOGO**, sob orientação do Prof. Dr. ALEXANDRE FRANÇA TETTO, que após terem inquirido o aluno e realizada a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua APROVAÇÃO no rito de defesa. A outorga do título de doutor está sujeita à homologação pelo colegiado, ao atendimento de todas as indicações e correções solicitadas pela banca e ao pleno atendimento das demandas regimentais do Programa de Pós-Graduação.

CURITIBA, 12 de Maio de 2022.

Assinatura Eletrônica  
12/05/2022 16:39:33.0  
ALEXANDRE FRANÇA TETTO  
Presidente da Banca Examinadora

Assinatura Eletrônica  
12/05/2022 15:34:13.0  
MARCOS VINICIUS GIONGO ALVES  
Avaliador Externo (FUNDAÇÃO UNIVERSIDADE FEDERAL DO  
TOCANTINS)

Assinatura Eletrônica  
12/05/2022 17:40:23.0  
ALEXANDRE BEUTLING  
Avaliador Externo (UNIVERSIDADE FEDERAL DO MATO GROSSO DO  
SUL)

Assinatura Eletrônica  
13/05/2022 15:01:58.0  
CELSO DARCI SEGER  
Avaliador Externo (AUTÔNOMO)

Assinatura Eletrônica  
13/05/2022 11:05:02.0  
NILTON CESAR FIEDLER  
Avaliador Externo (UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO)

À minha família e amigos.

Dedico.

## AGRADECIMENTOS

À Deus, pela sua ajuda e orientação, por abrir os meus caminhos e auxiliarme nas provas que me aguardavam nesta jornada. Agradeço pelo seu ombro amigo e pela sua luz iluminando os meus passos.

À Universidade Federal do Paraná e ao Programa de Pós-graduação em Engenharia Florestal, pela oportunidade.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela bolsa de estudos.

Ao Instituto Água e Terra (ex-Instituto Ambiental do Paraná), por autorizar a realização desta pesquisa no Parque Estadual de Vila Velha.

Ao Prof. Dr. Alexandre França Tetto, pela orientação e ensinamentos.

Ao Prof. Dr. Antonio Carlos Batista, pela coorientação.

À Dra. Amanda Köche Marcon, pela coorientação.

Aos amigos João Francisco Labres dos Santos, Igor Kiyoshi Takashina, Bruna Kovalsyki, Andressa Tres, Tatiane Lima Ho, Gonzalo Javier Olivares Flores, Rudolfo de Cerqueira Jacobs, Heitor Renan Ferreira, Allan Rodrigo Nunho dos Reis, Tamara Ribeiro Botelho de Carvalho Maria, Fernanda Moura Fonseca Lucas, Josamar Gomes da Silva Júnior, Severo Ivasko Júnior, Mariana Meira Micaloski, Barbara Gabriele de Souza Nogueira, Raphael Luis Matheus Batista, Franciane Feltz Pajewski, Jennifer Viezzer, Juliane Nesi, Jefferson Dias de Oliveira e Isabela Mendes Barzon, pelo auxílio, conversas e parceria em todos os momentos.

Aos companheiros de apartamento Rafael Oliveira Brown e Lucas Dalmolin Ciarnoschi, pela parceria.

Aos membros da banca examinadora, pelas valiosas contribuições para a melhoria deste estudo.

Às técnicas de laboratório Veruza Cristina Mendonça e Andréia Carvalho, pela ajuda.

Ao Prof. Dr. Nilton José Sousa, por ceder um espaço no Laboratório de Proteção Florestal para acomodar os alunos do Laboratório de Incêndios.

À minha família e a família da Vanessa, pelo apoio incondicional.

Aos meus pais Francisco Ferreira (*in memoriam*) e Rosa Maria de Souza Ferreira, por tudo o que fizeram por mim e pela minha educação.

Por fim, meu agradecimento mais profundo à Vanessa Aguiar Machado, por estar o tempo todo ao meu lado, inclusive nos momentos difíceis, que não foram raros nos últimos anos. Obrigado por sempre me fazer acreditar que eu chegaria ao final desta etapa. Sou grato por cada gesto de amor e carinho e cada sorriso seu.

“Each grass-covered hillside is an open book for those who care to read. Upon its pages are written the conditions of the present, the events of the past, and a forecast of those of the future. Some see without understanding; but let us look closely and understandingly, and act wisely, and in time bring our methods of land use and conservation activities into close harmony with the dictates of Nature”.

John E. Weaver (1954)

## RESUMO

A colonização de campos nativos por árvores e arbustos representa, na atualidade, uma das principais ameaças à conservação da biodiversidade dos ecossistemas campestres ao redor do mundo. Essa transformação da paisagem ocorre quando processos ecológicos essenciais para a manutenção do ecossistema em um estado aberto são impedidos de acontecer, sobretudo o fogo. Assim, a dinâmica vegetacional do mosaico campo-floresta depende da frequência e intensidade de distúrbios, que possibilitam a coexistência de ambos os estados alternativos. Diante disso, este estudo teve por objetivos: i) compreender os aspectos e os mecanismos ecológicos que conduzem o processo de dinâmica vegetacional em um ecótono campo-floresta excluído do fogo, ii) investigar as consequências ecológicas associadas à expansão florestal em um ecótono campo-floresta excluído do fogo, iii) ajustar uma relação empírica para estimar a intensidade do fogo a partir das alturas de carbonização deixadas no tronco dos indivíduos lenhosos após a passagem do fogo, bem como desenvolver e avaliar modelos preditivos para estimar a altura de crestamento letal das folhas como subsídio ao uso prescrito do fogo para conservação dos campos na região dos Campos Gerais do Paraná. Para isso, estudou-se um remanescente campestre colonizado por espécies lenhosas nativas devido à exclusão do fogo por um período de 18 anos (de 1999 a 2017) e que foi atingido por um incêndio no ano de 2017 no Parque Estadual de Vila Velha, Paraná. Os resultados demonstraram que: i) o remanescente campestre estudado foi colonizado por espécies lenhosas provenientes de fragmentos florestais adjacentes. Neste processo, a comunidade lenhosa foi estruturada pelo recrutamento contínuo de indivíduos jovens de árvores e arbustos, em que a nucleação demonstrou ser um fator ecológico importante, ii) sob a perspectiva da teoria dos estados estáveis alternativos, a colonização lenhosa não representou apenas um simples processo de adensamento, mas sim uma mudança de regime no ecossistema campestre em direção a um estado florestal menos inflamável, iii) a inferência da intensidade do fogo a partir das marcas de carbonização indicou que a altura de carbonização medida em sua máxima extensão esteve melhor correlacionada com a altura de crestamento das folhas, iv) a utilização de equações ajustadas em outros estudos para estimar a intensidade do fogo não foi uma metodologia apropriada, v) a avaliação preditiva da altura de crestamento em um subgrupo de amostras independentes indicou que os modelos empíricos apresentaram melhor desempenho. Entretanto, uma resposta mais universal e fisicamente fundamentada em relação à predição da altura de crestamento residiu plausivelmente sob a teoria descritiva do gradiente térmico na coluna de convecção. Os resultados deste estudo fornecem uma contribuição para o conhecimento da expansão florestal e da dinâmica vegetacional do mosaico campo-floresta na região de estudo, bem como reconhece o papel ecológico do fogo na região dos Campos Gerais do Paraná.

Palavras-chave: Expansão florestal. Ecologia do fogo. Floresta com araucária. Campos naturais. Mudança de regime.

## ABSTRACT

The encroachment of grasslands by woody vegetation, such as trees and shrubs, currently represents one of the main threats to the conservation of biodiversity in open ecosystems around the world. This landscape transformation occurs when essential ecological processes that keep the ecosystem in an open state are prevented from happening, especially fire. Thus, the vegetation dynamics of the grassland-forest mosaic depends on the frequency and intensity of disturbances, which allow the coexistence of both alternative states. Therefore, the objectives of this study were: i) understand the ecological aspects that drive the vegetation dynamics in a grassland-forest ecotone excluded from fire, ii) investigate the ecological consequences of woody encroachment in a grassland-forest ecotone excluded from fire, iii) adjust an empirical relationship to estimate fire intensity from the heights of bark char left on the bole of woody individuals after fire passage, as well as develop and evaluate predictive models to estimate the height of crown scorch as a subsidy to the prescribed use of fire for the conservation of grasslands in the region of Campos Gerais do Paraná. For this, we studied a grassland remnant encroached by native woody species due the fire exclusion for 18 years (from 1999 to 2017) and which was affected by fire in 2017 in the Vila Velha State Park, Paraná. The results showed that: i) the studied grassland remnant was colonized by woody species from adjacent forest fragments. In this process, the woody community was structured by the continuous recruitment of young individuals from trees and shrubs, in which the nucleation proved to be an important ecological factor, ii) from the perspective of the alternative stable state theory, woody encroachment did not represent just a simple process of densification, but a regime shift in the grassland ecosystem towards a less flammable forest state, iii) the inference of fire intensity from the carbonization scars indicated that the bole char height measured at its maximum extension was better correlated with the height of crown scorch, iv) the use of equations fitted in other studies to estimate fire intensity did not seem to be an appropriate methodology, v) the predictive evaluation of the height of crown scorch in a subgroup of independent samples indicated that the empirical models presented better performance. However, a universal and physically based answer regarding the prediction of height of crown scorch plausibly resided under the descriptive theory of thermal gradient in the convection column. The results of this study provide a contribution to the knowledge of woody encroachment and vegetation dynamics in grassland-forest mosaics, as well as recognize the ecological role of fire in the region of Campos Gerais of Paraná.

Keywords: Woody encroachment. Fire ecology. Araucaria forest. Campos. Regime shift.

## LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1 – ENVELOPES CLIMÁTICOS DE WHITTAKER PARA AS PRINCIPAIS FORMAÇÕES VEGETAIS DO MUNDO .....	17
FIGURA 2 – EXEMPLO HIPOTÉTICO DA OCORRÊNCIA DE ESTADOS ESTÁVEIS ALTERNATIVOS E MUDANÇA DE REGIME EM UM MOSAICO CAMPO-FLORESTA.....	21
FIGURA 3 – MOSAICO CAMPO-FLORESTA NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA, PARANÁ.....	24
FIGURA 4 – MOSAICO CAMPO-FLORESTA NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA APÓS A OCORRENCIA DE INCÊNDIO .....	26
FIGURA 5 – ESTRUTURA GEOLÓGICA DO RELEVO DO ESTADO DO PARANÁ	32
FIGURA 6 – FORMAÇÕES ARENÍTICAS NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA, PARANÁ.....	33
FIGURA 7 – LOCALIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO (A, B, C), VEGETAÇÃO DO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA (D) E DELINEAMENTO AMOSTRAL DE COLETA DE DADOS (E).....	44
FIGURA 8 – CURVAS DE RAREFAÇÃO (LINHAS CONTÍNUAS) E EXTRAPOLAÇÃO (LINHAS TRACEJADAS) BASEADAS NO NÚMERO DE INDIVÍDUOS E NA RIQUEZA DE ESPÉCIES (A) E NO NÚMERO DE INDIVÍDUOS E NA COMPLETUDE DE AMOSTRAGEM (B) .....	48
FIGURA 9 – ESTRUTURA DIAMÉTRICA E HIPSOMÉTRICA ABSOLUTA (A) E RELATIVA (B) DA COMUNIDADE ARBÓREO-ARBUSTIVA ASSOCIADA AO PROCESSO DE COLONIZAÇÃO FLORESTAL EM UM REMANESCENTE CAMPESTRE NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA, PARANÁ.....	50
FIGURA 10 – DOMÍNIOS ECOLÓGICOS DE OCORRÊNCIA DAS ESPÉCIES ARBÓREO-ARBUSTIVAS ASSOCIADAS AO PROCESSO DE COLONIZAÇÃO FLORESTAL EM UM REMANESCENTE CAMPESTRE NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA, PARANÁ .....	52
FIGURA 11 – FORMAÇÕES VEGETACIONAIS DO ESTADO DO PARANÁ (A) E LOCALIZAÇÃO DO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA (B).....	64

FIGURA 12 – COOCORRÊNCIAS OBSERVADAS E ESPERADAS ENTRE AS ESPÉCIES ARBÓREO-ARBUSTIVAS EM UM ECÓTONO CAMPO-FLORESTA NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA, PARANÁ..	71
FIGURA 13 – ASSOCIAÇÕES SIGNIFICATIVAS ENTRE OS PARES DE ESPÉCIES ARBÓREO-ARBUSTIVAS EM UM ECÓTONO CAMPO-FLORESTA NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA, PARANÁ.....	71
FIGURA 14 – MARCA DE CARBONIZAÇÃO DEIXADA NO TRONCO DE UM INDIVÍDUO DE <i>Cedrela fissilis</i> Vell APÓS A PASSAGEM DO FOGO NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA, PARANÁ.....	90
FIGURA 15 – AVALIAÇÃO DA SEVERIDADE DO FOGO QUANTO À SOBREVIVÊNCIA (A, B), MORTALIDADE COMPLETA (C,D) E TOPKILL (E).....	91
FIGURA 16 – DENDROGRAMA COM ANÁLISE DE PERFIL DE SIMILARIDADE (SIMPROF), TESTANDO A HIPÓTESE NULA DE AUSÊNCIA DE ESTRUTURAÇÃO EM UMA COMUNIDADE DE ESPÉCIES LENHOSAS ASSOCIADAS AO PROCESSO DE COLONIZAÇÃO DA MATRIZ CAMPESTRE POR ESPÉCIES LENHOSAS NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA, PARANÁ .....	95
FIGURA 17 – ANÁLISE DE COORDENADAS PRINCIPAIS (PCOA) BASEADA NA DISTÂNCIA DE CHORD COMO MEDIDA DE SIMILARIDADE ENTRE AS PARCELAS ESTABELECIDAS PARA A AMOSTRAGEM DA VEGETAÇÃO LENHOSA ASSOCIADA AO PROCESSO DE COLONIZAÇÃO DA MATRIZ CAMPESTRE NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA, PARANÁ.....	96
FIGURA 18 – TESTE QUI-QUADRADO DE PEARSON ( $\chi^2$ ) ENTRE OS GRUPOS FUNCIONAIS DE ESPÉCIES DE ACORDO COM O HABITAT PREFERENCIAL E OS ESTÁGIOS DE COLONIZAÇÃO LENHOSA EM UM REMANESCENTE CAMPESTRE NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA, PARANÁ.....	99
FIGURA 19 – MUDANÇAS NA RIQUEZA DE ESPÉCIES DOS DIFERENTES GRUPOS FUNCIONAIS AO LONGO DO GRADIENTE DE INVASÃO LENHOSA EM UM REMANESCENTE CAMPESTRE NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA, PARANÁ .....	100

FIGURA 20 – TESTE NÃO-PARAMÉTRICO DE COMPARAÇÃO MÚLTIPLA ENTRE AS ALTURAS DE CARBONIZAÇÃO OBSERVADAS NOS DIFERENTES ESTÁGIOS DE COLONIZAÇÃO LENHOSA EM UM REMANESCENTE CAMPESTRE NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA, PARANÁ.....	101
FIGURA 21 – EFEITO DA COLONIZAÇÃO LENHOSA SOBRE A SEVERIDADE DO FOGO (CALCULADA A PARTIR DA PROPORÇÃO DE ÁREA BASAL PERDIDA EM DECORRÊNCIA DO INCÊNDIO) .....	102
FIGURA 22 – ECOSSISTEMAS BRASILEIROS E SUAS RELAÇÕES COM O FOGO (A) E VEGETAÇÃO DO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA (B) .....	119
FIGURA 23 – MEDIÇÕES DAS ALTURAS DE CRESTAMENTO E CARBONIZAÇÃO DO TRONCO APÓS INCÊNDIO NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA .....	122
FIGURA 24 – MAPA GEORREFERENCIADO COM A PROJEÇÃO DO MOVIMENTO DE PROPAGAÇÃO DO FOGO: A) PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA; B) PROPAGAÇÃO DO INCÊNDIO EM MINUTOS.....	123
FIGURA 25 – CORRELAÇÃO DE PEARSON ENTRE A ALTURA DE CRESTAMENTO ( $H_S$ ) E AS ALTURAS MÁXIMA, MÍNIMA E MÉDIA DE CARBONIZAÇÃO DO TRONCO ( $H_C$ ) .....	127
FIGURA 26 – REGRESSÕES LINEARES ENTRE A INTENSIDADE DO FOGO ELEVADA NA POTÊNCIA DE $2/3$ E A ALTURA DE CRESTAMENTO .....	128
FIGURA 27 – RELAÇÃO ENTRE AS INTENSIDADES DO FOGO ESTIMADAS PELAS EQUAÇÕES 3 E 6 (A) E ENTRE A ALTURA DE CARBONIZAÇÃO E A ALTURA DA CHAMA ESTIMADA PELA EQUAÇÃO INVERSA DA EQUAÇÃO 3 (B).....	130
FIGURA 28 – COMPARAÇÃO ENTRE AS INTENSIDADES DO FOGO ESTIMADA COM BASE NA EQUAÇÃO 6 E OS MODELOS DE HÉLY, FLANNINGAN E BERGERON (2003) E WEBER, HUMMEL E VAN WAGNER (1987).....	131

## LISTA DE TABELAS

TABELA 1 – COMPOSIÇÃO DE ESPÉCIES, FORMAS DE VIDA, SÍNDROMES DE DISPERSÃO E GRUPOS ECOLÓGICOS ASSOCIADOS AO PROCESSO DE EXPANSÃO FLORESTAL EM UM REMANESCENTE CAMPESTRE NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA, PARANÁ.....	47
TABELA 2 – PARÂMETROS FITOSSOCIOLÓGICOS DAS ESPÉCIES ARBÓREO-ARBUSTIVA ASSOCIADAS AO PROCESSO DE INVASÃO LENHOSA EM UM REMANESCENTE CAMPESTRE NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA, PARANÁ .....	49
TABELA 3 – EQUAÇÕES DE SUPORTE PARA O CÁLCULO DO ÍNDICE DE MORISITA PADRONIZADO.....	66
TABELA 4 – CÁLCULO DO ÍNDICE DE MORISITA PADRONIZADO .....	66
TABELA 5 – COMPOSIÇÃO DE ESPÉCIES, FORMAS DE VIDA, SÍNDROMES DE DISPERSÃO, GRUPOS ECOLÓGICOS E DENSIDADE ABSOLUTA EM UM ECÓTONO CAMPO-FLORESTA NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA, PARANÁ .....	68
TABELA 6 – ÍNDICES DE DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DAS ESPÉCIES ARBÓREO-ARBUSTIVAS, DAS SÍNDROMES DE DISPERSÃO, DOS GRUPOS ECOLÓGICOS E DAS FORMAS DE VIDA EM UM ECÓTONO CAMPO-FLORESTA NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA, PARANÁ .....	69
TABELA 7 – COOCORRÊNCIAS SIGNIFICATIVAS ENTRE AS ESPÉCIES, SÍNDROMES DE DISPERSÃO, GRUPOS ECOLÓGICOS E FORMAS DE VIDA EM UM ECÓTONO CAMPO-FLORESTA NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA, PARANÁ .....	72
TABELA 8 – CARACTERÍSTICAS DA ÁREA DE ESTUDO, PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA, PONTA GROSSA, PARANÁ .....	87
TABELA 9 – ANÁLISE DE ESPÉCIES INDICADORAS (INDVAL) ASSOCIADAS AO PROCESSO DE COLONIZAÇÃO LENHOSA EM UM REMANESCENTE CAMPESTRE NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA, PARANÁ.....	97

TABELA 10 – EQUAÇÕES UTILIZADAS PARA A MODELAGEM DA ALTURA DE CRESTAMENTO, CONFORME O CRITÉRIO SEMIFÍSICO DE VAN WAGNER (1973).....	126
TABELA 11 – SELEÇÃO DE MODELOS EMPÍRICOS PARA A MODELAGEM DA ALTURA DE CRESTAMENTO.....	132
TABELA 12 – AVALIAÇÃO DOS MODELOS PREDITIVOS AJUSTADOS PARA A ESTIMATIVA DA ALTURA DE CRESTAMENTO .....	133

## SUMÁRIO

<b>1 ASPECTOS GERAIS DA PESQUISA: INTRODUÇÃO GERAL, OBJETIVOS E CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO .....</b>	<b>16</b>
1.1 INTRODUÇÃO GERAL .....	16
1.1.1 Modelos correlativos clima-vegetação e os ecossistemas incertos.....	16
1.1.2 A origem dos ecossistemas abertos tropicais e subtropicais .....	18
1.1.3 A teoria dos estados estáveis alternativos (EEA).....	19
1.1.4 Os conceitos de resiliência ecológica e mudança de regime .....	20
1.1.5 A vegetação do sul do Brasil: os campos e as florestas com araucária .....	22
1.1.6 A dinâmica vegetacional no mosaico campo-floresta.....	24
1.1.7 A conservação dos ecossistemas campestres .....	26
1.2 OBJETIVOS .....	30
1.2.1 Objetivo geral .....	30
1.2.2 Objetivos específicos.....	30
1.3 ÁREA DE ESTUDO .....	31
1.3.1 Campos Gerais do Paraná .....	31
1.3.1.1 Parque Estadual de Vila Velha (PEVV) .....	33
1.4 REFERÊNCIAS.....	34
<b>2 DIVERSIDADE, ESTRUTURA E ECOLOGIA DE UMA COMUNIDADE ARBÓREO-ARBUSTIVA ESTABELECIDA EM UM ECÓTONO CAMPO-FLORESTA EXCLUÍDO DO FOGO NO SUL DO BRASIL.....</b>	<b>40</b>
2.1 RESUMO.....	40
2.2 INTRODUÇÃO .....	40
2.3 MATERIAL E MÉTODOS.....	42
2.3.1 Caracterização da área de estudo.....	42
2.3.2 Desenho amostral e coleta de dados .....	43
2.3.3 Análise dos dados .....	44
2.4 RESULTADOS .....	46
2.4.1 Composição florística e fitossociologia.....	46
2.4.2 Estrutura horizontal e vertical .....	50
2.4.3 Domínios ecológicos .....	51
2.5 DISCUSSÃO .....	52
2.6 CONCLUSÕES .....	55

2.7 REFERÊNCIAS.....	56
<b>3 MECANISMOS DE NUCLEAÇÃO PROMOVEM A EXPANSÃO DA FLORESTA COM ARAUCÁRIA EM UM ECÓTONO CAMPO-FLORESTA NO SUL DO BRASIL..</b>	<b>60</b>
.....	<b>60</b>
3.1 RESUMO.....	60
3.2 INTRODUÇÃO .....	60
3.3 MATERIAL E MÉTODOS .....	63
3.3.1 Caracterização da área de estudo.....	63
3.3.2 Desenho amostral e coleta de dados .....	64
3.3.3 Análise dos dados .....	65
3.4 RESULTADOS .....	68
3.5 DISCUSSÃO .....	74
3.6 CONCLUSÕES .....	78
3.7 REFERÊNCIAS.....	78
<b>4 CONSEQUÊNCIAS ECOLÓGICAS DA COLONIZAÇÃO LENHOSA EM UM ECÓTONO CAMPO-FLORESTA NO SUL DO BRASIL .....</b>	<b>83</b>
4.1 RESUMO.....	83
4.2 INTRODUÇÃO .....	84
4.3 MATERIAL E MÉTODOS .....	87
4.3.1 Caracterização da área de estudo.....	87
4.3.2 Amostragem da vegetação.....	88
4.3.3 Intensidade e severidade do fogo.....	89
4.3.4 Análise dos dados .....	91
4.4 RESULTADOS .....	95
4.5 DISCUSSÃO .....	102
4.6 CONCLUSÃO.....	106
4.7 REFERÊNCIAS.....	106
<b>5 ECOLOGIA DO FOGO NOS CAMPOS GERAIS DO PARANÁ: RELAÇÕES ENTRE INTENSIDADE DO FOGO E ALTURA DE CRESTAMENTO.....</b>	<b>114</b>
5.1 RESUMO.....	114
5.2 INTRODUÇÃO .....	114
5.3 MATERIAL E MÉTODOS .....	118
5.3.1 Área de estudo .....	118
5.3.2 Desenho amostral e coleta dos dados da vegetação.....	120

5.3.3 Medição das alturas de carbonização e de crestamento.....	120
5.3.4 Estimativa das variáveis meteorológicas.....	122
5.3.5 Análise dos dados.....	123
5.4 RESULTADOS.....	126
5.5 DISCUSSÃO.....	133
5.6 CONCLUSÃO.....	138
5.7 REFERÊNCIAS.....	139
<b>6 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....</b>	<b>144</b>
6.1 RECOMENDAÇÕES PARA TRABALHOS FUTUROS.....	146
<b>REFERÊNCIAS.....</b>	<b>148</b>
<b>APÊNDICE 1 – IMAGENS DA ÁREA DE ESTUDO.....</b>	<b>164</b>

# 1 ASPECTOS GERAIS DA PESQUISA: INTRODUÇÃO GERAL, OBJETIVOS E CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO

## 1.1 INTRODUÇÃO GERAL

### 1.1.1 Modelos correlativos clima-vegetação e os ecossistemas incertos

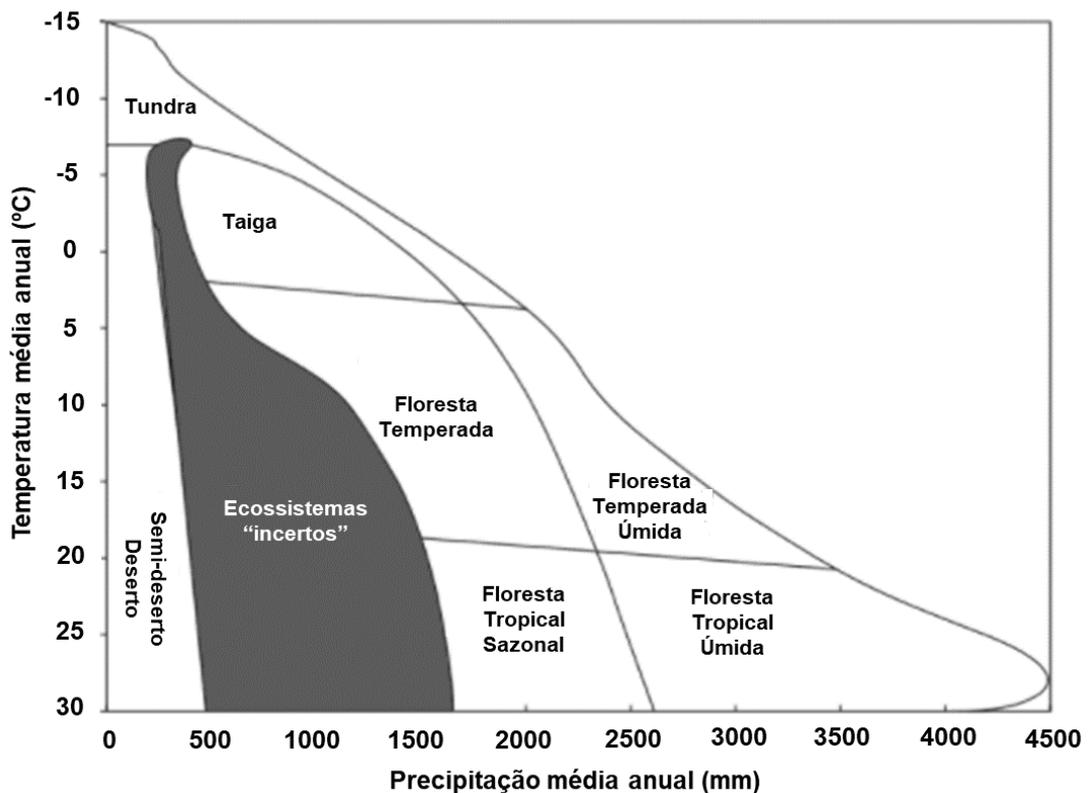
Modelos correlativos clima-vegetação são tradicionalmente utilizados para explicar a estrutura e a distribuição da vegetação em escala global (BOND, 2019). Por exemplo, Holdridge (1947) propôs um sistema de classificação, no qual diferentes unidades vegetacionais denominadas “zonas de vida” foram definidas com base na biotemperatura, precipitação e relação de evapotranspiração potencial. Entretanto, o sistema de Holdridge, assim como outros sistemas que correlacionam clima e vegetação, implica que cada unidade de vegetação é exclusivamente associada a uma determinada célula climática. Portanto, os sistemas correlativos clima-vegetação assumem que, em equilíbrio, apenas um único tipo de vegetação é possível para um dado clima.

Com base nos modelos correlativos clima-vegetação, supõe-se que as florestas tropicais são características de clima quente e úmido, que os desertos ocorrem onde o clima é seco, que as florestas de coníferas boreais ocorrem onde o frio é um fator limitante para o crescimento de árvores com folhas largas, e assim por diante. Entretanto, a condição de que cada clima abriga apenas um único tipo de vegetação não é verdadeira em várias partes do mundo, indicando que os modelos correlativos clima-vegetação apresentam limitações para prever o padrão de vegetação. Conforme Bond (2019) demonstrou em seu estudo, a maior deficiência dos modelos correlativos clima-vegetação são os ecossistemas abertos não-florestados, os quais, embora também ocorram em regiões frias e secas, em sua maior extensão dividem a paisagem com formações florestais fechadas em regiões quentes e úmidas tropicais e subtropicais, nas quais os modelos correlativos clima-vegetação preveem a predominância florestal.

Considerando que o mesmo clima pode abrigar diferentes tipos de vegetação, Whittaker (1975) criou um sistema de classificação que definiu os principais biomas terrestres com base na correlação entre temperatura e precipitação. Entretanto, ao contrário dos demais, o sistema de Whittaker

reconheceu a existência de um envelope climático no qual os ecossistemas foram classificados como “incertos” (FIGURA 1). Dentro deste envelope foram estabelecidas as regiões do planeta onde dois ou mais tipos vegetacionais podem ocorrer simultaneamente de modo estável, formando mosaicos. Os principais tipos vegetacionais neste envelope podem ser notavelmente diferentes, como florestas, savanas, campos, arbustais, etc. A zona climática dos ecossistemas incertos fica localizada nas áreas mais quentes do planeta (temperatura média anual de 10 a 30°C) e com níveis intermediários de precipitação anual (aproximadamente de 500 a 1600 mm). A classificação climática de Whittaker foi a primeira tentativa de identificar as regiões climáticas do mundo onde campos, savanas e outros tipos de vegetação aberta podem coexistir simultaneamente com florestas fechadas.

FIGURA 1 – ENVELOPES CLIMÁTICOS DE WHITTAKER PARA AS PRINCIPAIS FORMAÇÕES VEGETAIS DO MUNDO



FONTE: Elaborado pelo Autor (2022), adaptado de Whittaker (1975).

NOTA: A área sombreada representa o envelope climático no qual os ecossistemas foram classificados como incertos, podendo apresentar cobertura vegetal formada por um ou mais tipos vegetacionais dominados tanto por espécies herbáceas quanto por espécies lenhosas.

### 1.1.2 A origem dos ecossistemas abertos tropicais e subtropicais

Desde as expedições do naturalista alemão Alexander von Humboldt pela América do Sul, os biogeógrafos se questionam sobre a provável origem do ‘problema’ da vegetação aberta ocorrendo em regiões com climas quentes e úmidos capazes de sustentar a dominância de florestas (WULF, 2015). Alexander von Humboldt (1769-1859) foi um dos mais ilustres nomes na história das ciências naturais, que contribuiu enormemente para moldar o que hoje é a ecologia (PAUSAS; BOND, 2019). Humboldt foi o primeiro pesquisador a reconhecer padrões consistentes na vegetação. Ele interpretou a distribuição da vegetação como sendo reflexo do clima, com a floresta representando o clímax climático lógico associado à máxima expressão da natureza nos ambientes quentes e úmidos das regiões tropicais e subtropicais. A obra de Humboldt teve influência marcante na formulação de muitas teorias ecológicas, com destaque para a teoria da sucessão ecológica centrada na floresta como o ápice do desenvolvimento da vegetação (WULF, 2015). Assim, os desvios da condição florestal foram, e ainda são amplamente vistos como subprodutos das atividades humanas, produzidos especialmente pelo desmatamento associado ao uso do fogo. Essa hipótese foi assumida como verdadeira por dois séculos e ainda é aceita tanto pelo público em geral quanto por parte da comunidade científica (PAUSAS; BOND, 2019).

Com base na suposição de que as formações não-florestais representam estados degradados, as áreas de savanas e campos tropicais e subtropicais foram classificadas durante a maior parte do século XX como estágios iniciais de sucessão secundária de florestas perturbadas (BOND; PARR, 2010; PARR et al., 2014). Desse modo, os ecossistemas abertos foram ignorados e negligenciados nas estratégias de conservação até recentemente (BOND; PARR, 2010; PARR et al., 2014; VELDMAN et al., 2015; OVERBECK et al., 2007; 2015). Embora não haja dúvida de que o desmatamento ocorreu na maior parte das regiões tropicais e subtropicais, o que indica que a grande maioria dos ecossistemas abertos atuais são recentes e de origem atrópica, o problema imediato com a narrativa generalizada da origem antrópica dos ecossistemas abertos é que ela não consegue explicar a alta diversidade de plantas e animais, assim como o nível elevado de endemismo associado à ocorrência de savanas e campos naturais (BOND, 2019). Alguns dos *hotspots* mundiais de biodiversidade são ecossistemas abertos, incluindo o Cerrado

e os campos da Mata Atlântica, o que sugere que estes ambientes têm sido estáveis e persistentes por tempo suficiente para a ocorrência de especiação. De fato, evidências fósseis e filogenéticas demonstraram que os ecossistemas abertos tropicais e subtropicais ricos em espécies possuem origens ancestrais (BOND; PARR, 2010; PARR et al., 2014; VELDMAN et al., 2015).

### 1.1.3 A teoria dos estados estáveis alternativos (EEA)

O reconhecimento da ancestralidade dos ecossistemas abertos provou que a utilização dos conceitos de sucessão ecológica para explicar a origem de tais sistemas parece equivocada, uma vez que os mesmos têm persistido por milênios (VELDMAN et al., 2015). Portanto, os ecossistemas abertos tropicais e subtropicais com elevada biodiversidade, estão longe de representarem estágios sucessionais iniciais de florestas perturbadas (BOND, 2019). Diante disso, tem havido um interesse crescente na aplicação da teoria dos estados estáveis alternativos para explicar os padrões de vegetação, especialmente nas regiões localizadas no envelope climático dos “ecossistemas incertos” (PAUSAS; BOND, 2020).

A teoria dos estados estáveis alternativos surgiu da ecologia populacional há cerca de 50 anos como resultado de modelos que previam que as populações e ecossistemas poderiam ser regulados por mais de um ponto de equilíbrio estável (LEWONTIN, 1969; MAY, 1977). Sob a ótica da teoria EEA é possível prever que diferentes "estados" de vegetação (e.g. florestas e campos) podem coexistir em equilíbrio sob as mesmas condições ambientais (e.g. clima e solo). Cada estado é estável no sentido de que retorna ao estado original após a ocorrência de pequenas perturbações, fenômeno que é reconhecido como resiliência ecológica (HOLLING, 1973; GUNDERSON, 2000; SCHEFFER et al., 2001). Entretanto, os estados não são permanentes e podem mudar para o estado alternativo, processo que é denominado de mudança de regime (SCHEFFER; CARPENTER, 2003). Mas para isso, é necessária a ocorrência de uma perturbação suficientemente intensa capaz de empurrar completamente o sistema de um estado para outro, uma vez que os ecossistemas apresentam certa resistência à mudança de regime devido à ocorrência de *feedbacks* de estabilização (PAUSAS; BOND, 2020). Outra característica importante na estrutura da teoria EEA é a presença de histerese, o que faz com que os ecossistemas não sejam facilmente revertidos na mesma

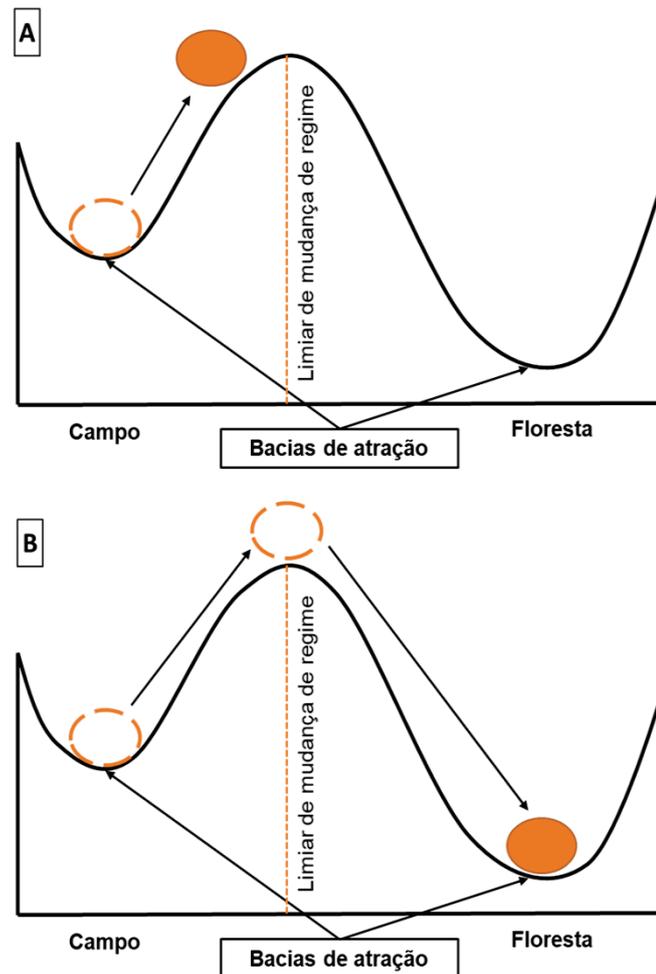
medida em que fizeram a mudança de regime. Por exemplo, o manejo do fogo pode manter um ecossistema campestre em estado aberto, e a exclusão do fogo pode levar o sistema para uma condição florestal, mas o ecossistema campestre não é recuperado apenas adicionando o fogo de volta na floresta, porque as árvores podem ter alcançado um limiar de resistência ao fogo, ou então, o ecossistema pode ter alcançado um limiar de supressão do fogo (HOFFMANN et al., 2012).

Ao contrário da teoria clássica da sucessão, que considera os distúrbios pelo fogo e herbivoria como eventos indesejáveis e que devem ser evitados, uma vez que atrasam ou impedem o ecossistema de atingir o clímax climático centrado na floresta, na teoria EEA, o fogo e a herbivoria são interpretados no contexto da ecologia trófica, ou seja, como agentes consumidores de biomassa (PAUSAS; BOND, 2019). Assim, o gerenciamento ativo do fogo e da herbivoria pode ser utilizado para alterar ou manter o ecossistema em um estado ecológico desejável. Enquanto a teoria sucessional clássica trata os ecossistemas abertos como ambientes degradados ao definí-los como estágios sucessionais iniciais, a teoria EEA fornece uma motivação clara para a conservação dos ecossistemas abertos, assim como dos seus processos mantenedores.

#### 1.1.4 Os conceitos de resiliência ecológica e mudança de regime

O conceito de resiliência é frequentemente ilustrado por meio do modelo de bacias de atração. As bolas em cada diagrama representam a condição atual do sistema (GUNDERSON, 2000). Cada bacia de atração representa “estados” ou “regimes” potenciais nos quais o sistema pode existir. O pico que divide dois estados alternativos é conhecido como “limiar de mudança de regime”. Assim, a resiliência ecológica se concentra em quantificar quanta “perturbação” um determinado ecossistema consegue absorver antes de passar para um estado alternativo (FIGURA 2A). Se um ecossistema não puder mais absorver a perturbação, ele então mudará para um estado alternativo com nova composição, estrutura e funcionamento (HOLLING, 1973) (FIGURA 2B).

FIGURA 2 – EXEMPLO HIPOTÉTICO DA OCORRÊNCIA DE ESTADOS ESTÁVEIS ALTERNATIVOS E MUDANÇA DE REGIME EM UM MOSAICO VEGETACIONAL CAMPO-FLORESTA



FONTE: Elaborado pelo Autor (2022), com base em Scheffer et al. (2001).

Na ausência de perturbações ou na ocorrência de perturbações de baixa magnitude, a bola sempre rolará morro abaixo e, portanto, tenderá a permanecer no vale (ou seja, estado estável). A bola pode se mover entre os estados estáveis de duas maneiras: (1) quando há uma grande perturbação no sistema, causando uma mudança repentina de regime, por exemplo, um incêndio em uma floresta, ou; (2) por uma mudança gradual, como ocorre quando os ecossistemas campestres são gradativamente invadidos por espécies lenhosas, que aos poucos diminuem a inflamabilidade do sistema por meio da supressão das gramíneas devido ao sombreamento.

Os conceitos de resiliência ecológica e mudança de regime fornecem a capacidade de caracterizar sistemas diversos e complexos como sistemas dinâmicos e autorregulados, que podem absorver as perturbações ou fazer a

transição para um estado alternativo. Verificar a existência de estados estáveis alternativos traz implicações profundas para o manejo do ecossistema. Se existirem estados estáveis, as mudanças graduais nos fatores ambientais podem ter pouco efeito em um sistema até que um limiar de transição seja alcançado, ponto no qual uma mudança catastrófica de estado pode ocorrer (SCHEFFER; CARPENTER, 2003). Compreender a natureza desses limites ajudará a planejar o desenho de programas de monitoramento e restauração de ecossistemas.

Como visto, a teoria dos estados estáveis alternativos fornece uma estrutura consistente para a compreensão dos padrões espaciais e temporais que diferem daqueles baseados na análise de gradientes ambientais e na sucessão ecológica. Essa visão tem algumas implicações interessantes, por exemplo: em vez de enfatizar como os organismos se adaptam ao ambiente, a teoria EEA destaca os processos pelos quais os organismos podem ajustar o ambiente para garantir a sua própria sobrevivência, o que está conectado ao conceito de construção de nicho (ODLING-SMEE et al., 2013). Se *feedbacks* ajudam as espécies a construir as suas condições ideais de sobrevivência, então é razoável pensar que um local com as mesmas condições ambientais seja capaz de abrigar ecossistemas distintos, dependendo de como os componentes de cada ecossistema alteram o ambiente em seu próprio favor. Portanto, podemos esperar que as plantas de ecossistemas abertos alterem o ambiente de modo a evitar a colonização de espécies florestais, e que as plantas de florestas promovam alterações para evitar a invasão das gramíneas.

#### 1.1.5 A vegetação do sul do Brasil: os campos e as florestas com araucária

Devido à sua posição geográfica, o sul do Brasil ocupa uma região de transição entre o clima tropical e temperado, com verões quentes e invernos frios, sem estação seca (OVERBECK et al., 2007). O clima no sul do Brasil é controlado pelo anticiclone do Atlântico Sul. Esse sistema de alta pressão semipermanente transporta massas de ar tropicais úmidas do oceano para o continente em direções leste e nordeste durante o ano todo. Além disso, a variação anual da Zona de Convergência Intertropical (ZCIT) causa chuvas abundantes no sul do Brasil durante os meses de verão (outubro a março) e chuvas escassas de abril a setembro, gerando períodos mais secos. Entretanto, o encontro das frentes frias polares

oriundas da Antártida com as massas de ar tropicais produz fortes chuvas, situação que acaba remediando a escassez de chuva gerada pela ZCIT no inverno sulino. Com tantas fontes de umidade, a região sul além de possuir os menores desvios pluviométricos anuais do Brasil, representa também umas das regiões do planeta com a distribuição espacial de chuvas mais uniforme (NIMER, 1989).

A vegetação natural do sul do Brasil é formada por um mosaico de campos, vegetação arbustiva e diferentes tipos florestais (LEITE; KLEIN, 1990). A floresta atlântica (Mata Atlântica *stricto sensu*, OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000) ocupa as encostas leste e os vales do planalto sul-brasileiro, desde o nordeste do Rio Grande do Sul (RS) até a planície costeira e as encostas do planalto de Santa Catarina (SC) e Paraná (PR). A floresta com araucária, com dominância fisionômica de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze no estrato superior, é encontrada principalmente sobre o planalto do PR, SC e RS. A Floresta Estacional Decidual, a qual em conjunto com a floresta com araucária está inserida na Mata Atlântica *lato sensu* (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000), pode ser encontrada no Oeste de SC e PR e na Depressão Central do RS. O norte do PR também é caracterizado por alguns fragmentos de Cerrado e da Floresta Estacional Semidecidual. Esta também ocorre na Serra do Sudeste do RS. Há ainda, em uma pequena parte do extremo oeste do RS, uma área de savana parque de espécies dos gêneros *Acacia* e *Prosopis*, que caracteriza uma zona de transição com as formações do Chaco e Espinal (WAECHTER, 2002).

A floresta com araucária (Floresta Ombrófila Mista) tem seus maiores remanescentes ocorrendo nas altitudes de 500 a 1800 m do planalto sul-brasileiro (INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA – IBGE, 2012). Nas porções mais elevadas, especialmente acima dos 900 m, a floresta com araucária frequentemente ocorre associada aos campos, na forma de mosaicos (KLEIN, 1984) (FIGURA 3). Os campos do sul do Brasil compõem uma formação vegetal com alto nível de endemismo e baixa similaridade com outras formações, o que a torna uma vegetação frágil e peculiar com elevado valor de conservação (BARROS et al., 2015). O grande número de espécies endêmicas comprova que esses campos existem há tempo suficiente para especiação e, portanto, não representam um simples estágio sucessional de florestas perturbadas (BARROS et al., 2015).

FIGURA 3 – MOSAICO CAMPO-FLORESTA NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA, PARANÁ



FONTE: O autor (2022).

#### 1.1.6 A dinâmica vegetacional no mosaico campo-floresta

Dados paleoecológicos e paleoambientais da região do planalto sul-brasileiro (e.g. BEHLING, 1995; 1997; 2002; BEHLING; BAUERMANN; NEVES, 2001; BEHLING et al., 2004), demonstraram que a dinâmica da vegetação foi marcada ao longo do tempo por alterações no domínio entre florestas e campos desde pelo menos o Quaternário Superior. Em síntese, quatro períodos climáticos distintos podem ser reconhecidos desde o final do Pleistoceno. Entre cerca de 42.000–10.000 anos antes do presente (AP), os campos eram dominantes na paisagem da região, indicando a ocorrência de um clima frio e seco. Nesse período, a maior parte da região foi, provavelmente, desprovida de árvores, estando os elementos florestais restritos aos vales dos rios. Após 10.000 anos AP, as temperaturas aumentaram, mas a floresta com araucária ainda não se expandiu,

uma vez que o clima ainda permaneceu seco. Após a metade do Holoceno, cerca de 4.000 AP, o clima se tornou mais úmido, o que permitiu a lenta expansão da floresta, principalmente ao longo dos rios. A velocidade da expansão aumentou após 1.100 AP, provocando uma substituição mais intensa dos campos pela vegetação florestal, formando áreas maiores de cobertura florestal contínua sobre o planalto (BEHLING et al., 2004; BEHLING; PILLAR, 2007; BEHLING et al., 2007).

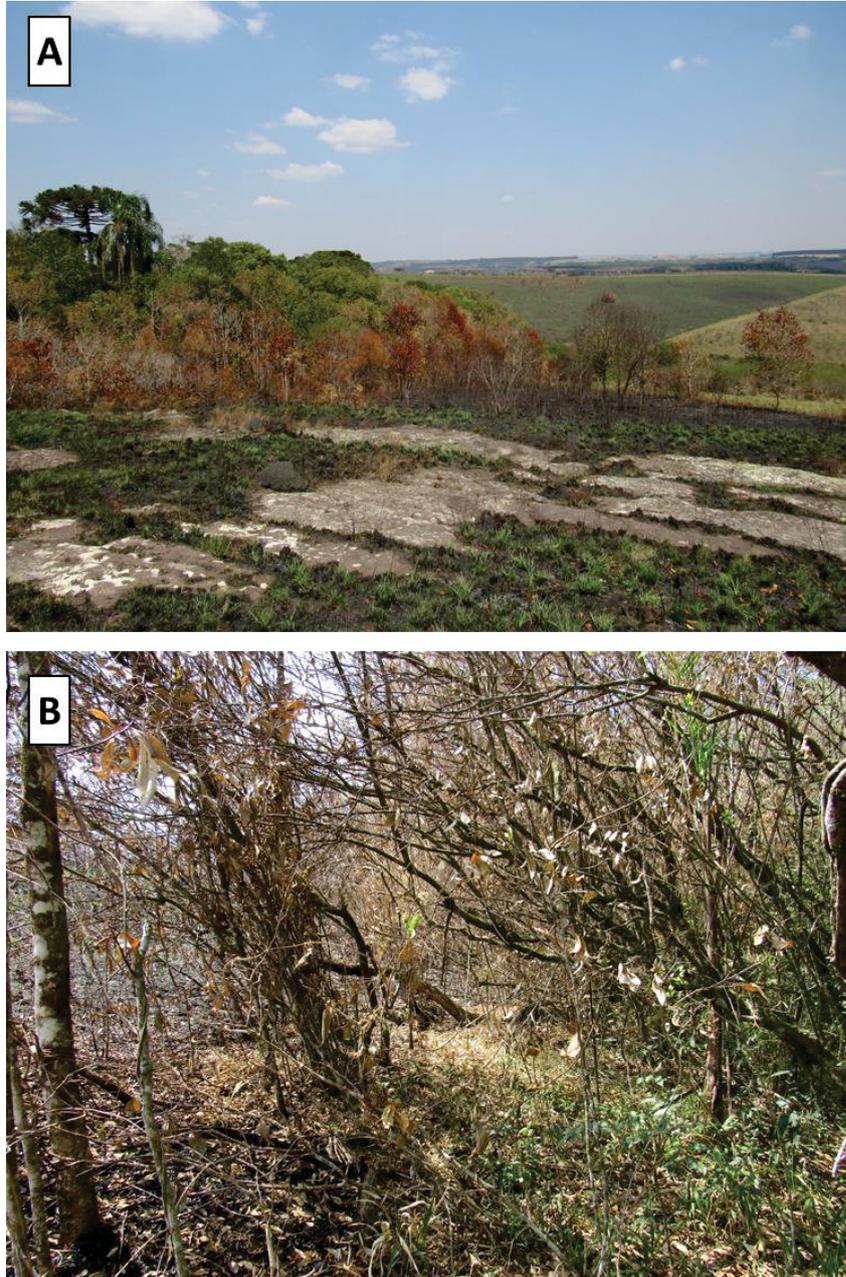
Ao contrário das regiões áridas, onde o clima restringe severamente o crescimento das plantas lenhosas, a dominância das florestas na paisagem do planalto sul-brasileiro foi, e permanece, evitada por meio de interações históricas entre distúrbios (e.g. fogo e herbivoria) e características do solo (e.g. saturação hídrica frequente ou permanente, geologia desfavorável e pH fortemente ácido). Na ausência destes fatores, os campos são paulatinamente substituídos por florestas, mesmo em solos rasos ou arenosos (GALVÃO; AUGUSTIN, 2011). Assim, os campos hoje existentes ou são hidromórficos e estão vegetando sobre organossolos, ou são não-hidromórficos associados à ocorrência de distúrbios. Sendo que, para estes últimos, a perturbação desencadeada por fogo e pastejo é condição essencial para a sua manutenção (GALVÃO; AUGUSTIN, 2011).

Mudanças no regime de distúrbios, especialmente nos regimes de pastejo e fogo, parecem ser fatores decisivos para mudanças na vegetação junto aos ecótonos campo-floresta (PILLAR; QUADROS, 1997). Na ausência de fogo e pastejo, os campos são sujeitos ao adensamento de arbustos e, quando próximos de remanescentes florestais, à expansão florestal (OLIVEIRA; PILLAR, 2004, MÜLLER et al., 2007; SÜHS; GIEHL; PERONI, 2020). Desse modo, a dinâmica vegetacional do mosaico campo-floresta no planalto sul-brasileiro depende, portanto, da frequência e intensidade de distúrbios, que possibilitam a coexistência de ambos os estados alternativos de vegetação, sendo que, na ausência de distúrbio, espera-se a redução da área de campos como consequência do aumento da área de floresta com araucária (BLANCO et al., 2014).

Em termos gerais, a situação no sul do Brasil corresponde, portanto, à situação globalmente difundida de tendência crescente na colonização dos ecossistemas abertos por espécies lenhosas em resposta às mudanças climáticas e ao manejo da terra. De acordo com modelagens recentes, espera-se que as mudanças climáticas futuras levem a um rápido aumento na velocidade de expansão da floresta, mesmo sob ocorrência de fogo, demonstrando uma dependência cada

vez mais crescente dos campos em relação às ações de manejo (BLANCO et al., 2014; ANADÓN et al., 2014) (FIGURA 4).

FIGURA 4 – MOSAICO CAMPO-FLORESTA NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA APÓS A OCORRENCIA DE INCÊNDIO



FONTE: O autor (2022).

#### 1.1.7 A conservação dos ecossistemas campestres

Muitos ecossistemas abertos do mundo são considerados verdadeiras anomalias ecológicas, pois ocorrem onde o clima pode, teoricamente, sustentar a dominância de formações florestais com dossel fechado (PAUSAS; BOND, 2020). A

paisagem do planalto sul-brasileiro é um exemplo de tal fenômeno, onde extensas áreas campestres vicejam em pleno clima úmido favorável às florestas (GALVÃO; AUGUSTIN, 2011). Avanços científicos recentes demonstraram, principalmente com auxílio de Modelos DGVM (*Dynamic Global Vegetation Model*), que muitos ecossistemas campestres estão além de seus limites climáticos, sendo determinados não apenas pelo clima, mas também por meio de interações históricas com agentes consumidores de biomassa, como fogo e herbivoria (BOND, WOODWARD, MIDGLEY, 2005; BOND; KEELEY, 2005). Além disso, alguns ecossistemas campestres podem ocorrer também devido à presença de fatores edáficos que limitam o crescimento das árvores, como os solos hidromórficos com saturação hídrica permanente ou temporária (BOND, 2019). Entretanto, essas restrições físicas ao crescimento de árvores raramente se estendem por grandes regiões geográficas.

Durante muito tempo, a presença de mosaicos vegetacionais ocorrendo lado a lado sob as mesmas condições climáticas e a consideração das florestas como a máxima expressão da natureza levou a crença generalizada de que os ecossistemas abertos eram subprodutos das atividades humanas, principalmente devido ao desmatamento e ao uso inadequado do fogo (VELDMAN et al., 2015). Assim, historicamente os ecossistemas de savanas e campos foram considerados como estágios sucessionais iniciais de ecossistemas florestais perturbados (BOND; PARR, 2010). Conseqüentemente, um baixo valor de conservação foi atribuído a esses ambientes, os quais foram convertidos em usos alternativos do solo com pouca oposição pública (OVERBECK et al., 2015). Em contraste, embora possam estar sujeitas a perturbações, por exemplo, desmatamento ou extração ilegal, as florestas foram mais valorizadas do que qualquer outro tipo de vegetação pelos movimentos conservacionistas (OVERBECK, 2016). Isso está refletido na principal lei de conservação do Brasil (Lei n.º 12.651/2012) – mesmo que englobe a proteção de todos os tipos de vegetação nativa, ela ainda é erroneamente chamada de "Código Florestal" (BRANCALION et al., 2016) – e um viés para a proteção da floresta continua em sua aplicação (OVERBECK et al., 2015). Portanto, os ecossistemas abertos e sua biodiversidade atualmente correm um risco maior de conversão para usos alternativos do solo do que as florestas.

Ainda como consequência do baixo valor de conservação atribuído aos ecossistemas abertos, a pesquisa científica nestes ambientes se desenvolveu de

modo incipiente devido à falta de interesse pelos ecologistas (PAUSAS; BOND, 2019). Desse modo, a ecologia desses ecossistemas foi historicamente mal interpretada, o que resultou na formulação de políticas conservacionistas equivocadas, com foco na teoria da sucessão ecológica e na supressão de distúrbios (fogo e pastejo) (PARR et al., 2014). A teoria sucessional clássica desenvolvida por Clements (1936) prevê que o desenvolvimento da vegetação segue uma trajetória determinística e unidirecional, na qual as plantas tolerantes à sombra, com o passar do tempo, substituem as plantas exigentes de luz. Sob a ótica da teoria sucessional clássica, os distúrbios são eventos indesejáveis e devem ser evitados, uma vez que impedem o ecossistema de atingir o clímax climático centrado na floresta. Devido à administração inadequada, os ecossistemas campestres (mesmo aqueles inseridos em áreas protegidas) encontram-se atualmente ameaçados (OVERBECK et al., 2007).

Longe de serem artefatos antropogênicos, os ecossistemas campestres ricos em biodiversidade foram originados e mantidos como estados estáveis alternativos devido à influência de agentes consumidores de biomassa, como o fogo e a herbivoria, os quais evitaram que ao longo do tempo esses ambientes fossem progressivamente transformados em florestas onde o clima e o solo são favoráveis para a ocorrência de tal processo (BOND, 2019; PAUSAS; BOND, 2020). De um modo geral, a conservação dos ecossistemas campestres depende da manutenção de um estado de equilíbrio entre a vegetação herbácea e a vegetação lenhosa, o qual tem sido alterado durante o último século em favor das espécies lenhosas devido à combinação de fatores atuando em múltiplas escalas espaciais, especialmente mudanças climáticas em escala global e alterações no regime de distúrbios em escala local (ARCHER et al., 2017). Como resultado, os ecossistemas campestres têm sido exaustivamente colonizados por espécies lenhosas no mundo todo, processo que pode converter esses sistemas em estados florestais alternativos de difícil reversão, ou até mesmo irreversíveis.

Análises temporais baseadas em imagens de satélite indicaram que a floresta está em movimento no sul do Brasil, particularmente nos ecótonos campo-floresta em que o fogo tem sido evitado (e.g. OLIVEIRA; PILLAR, 2004). Os resultados demonstraram que, com a supressão do fogo e do gado, um ativo processo de expansão florestal - que tem sido historicamente reprimido por meio de distúrbios humanos - está sendo reestabelecido. Se esse tipo de manejo for

mantido, então em poucas décadas os campos não manejados irão encolher e, finalmente, desaparecer em função da expansão da floresta (OVERBECK et al., 2007). Dessa maneira, avanços científicos recentes têm destacado a necessidade de substituir a política de “fogo zero” em ecossistemas dependentes do fogo pela implementação de um regime de queima frequente de baixa intensidade (PIVELLO et al., 2021), o qual parece ser mais condizente com a condição natural de tais ecossistemas.

Devido ao impacto negativo do aumento na abundância de plantas lenhosas aos ecossistemas dependentes do fogo, como mudanças nas distribuições populacionais (ANDERSEN; STEIDL, 2019; STEVENS et al., 2017), mudanças na estrutura e funcionamento do ecossistema (HIBBARD et al., 2001; HUXMAN et al., 2005; ACHARYA et al., 2018), bem como impactos negativos na biodiversidade (RATAJCZAK; NIPPERT; COLLINS, 2012; MOGASHOA; DLAMINI; GXSHEKA, 2021), no fornecimento de serviços ecossistêmicos (ANGASSA; BAARS, 2000; ANGASSA, 2005; ANADÓN et al., 2014) e na economia (MUGASI; SABIITI; TAYEBWA, 2009; GRAY; BOND, 2013), diferentes investigações científicas têm sido conduzidas em ecossistemas de savanas e campos ao redor do mundo com o propósito de encontrar potenciais soluções para reverter o processo de expansão florestal e restaurar a funcionalidade ecológica dos ecossistemas campestres (NIPPERT et al., 2021). Nesse contexto, a queima prescrita tem sido considerada a técnica de manejo mais eficaz, pois além de atuar no controle da expansão florestal, pode proporcionar também o gerenciamento do material combustível inflamável, reduzindo o risco de ocorrência de incêndios florestais de alta intensidade (DURIGAN; RATTER, 2016). Entretanto, apesar das evidências de que os ecossistemas de campos e savanas precisam de fogo para manter a sua estrutura e diversidade, prescrever o uso do fogo para a conservação ainda é um tema controverso e pouco aceito pela sociedade (OVERBECK et al., 2018). Até mesmo entre os ecologistas, o fogo foi por muito tempo considerado apenas como um agente de degradação (DURIGAN et al., 2020).

Para superar as barreiras associadas ao uso de queimas prescritas como ferramenta de manejo nos ecossistemas dependentes do fogo, é preciso ampliar o número de pesquisas que investiguem as interações entre o comportamento do fogo e seus respectivos efeitos. Somente dessa maneira, será possível aumentar a percepção geral da sociedade de que o fogo, quando empregado de forma segura e

planejada, trata-se de uma ferramenta capaz de alterar a estrutura do ecossistema, de modo a alcançar objetivos específicos de manejo, tanto para o gerenciamento da carga de material combustível inflamável, reduzindo o perigo de incêndios de grandes proporções, quanto para a conservação de ecossistemas com características ecológicas singulares que dependem do fogo para a sua manutenção (VOSE, 2000).

Diante do exposto, esta tese foi estruturada em seis capítulos: no primeiro, foi fornecida uma breve caracterização e contextualização da pesquisa e da área de estudo. No segundo capítulo, foi realizada uma investigação sobre os padrões vegetacionais de uma comunidade de plantas lenhosas estabelecida em um ecótono campo-floresta. No terceiro capítulo, buscou-se esclarecer os processos que conduzem a expansão florestal sobre os ecossistemas campestres na área de estudo. No quarto capítulo, foi analisada a expansão florestal sob a perspectiva de um gradiente de ocupação dos campos, em uma adaptação da abordagem de substituição do espaço-tempo, para verificar se a expansão florestal provoca o deslocamento do equilíbrio do sistema para um estado florestal alternativo estável. No quinto capítulo, os impactos de um incêndio foram analisados de forma a estabelecer relações preditivas entre o comportamento do fogo e seus efeitos, de modo a contribuir com o desenvolvimento da ciência do fogo na região de estudo. Por fim, no sexto capítulo foram apresentadas as considerações finais sobre os principais resultados encontrados neste estudo e recomendações para possíveis trabalhos futuros.

## 1.2 OBJETIVOS

### 1.2.1 Objetivo geral

O presente estudo teve por objetivo geral estudar a expansão florestal e a ecologia do fogo em um ecótono campo-floresta.

### 1.2.2 Objetivos específicos

A tese tem por objetivos específicos:

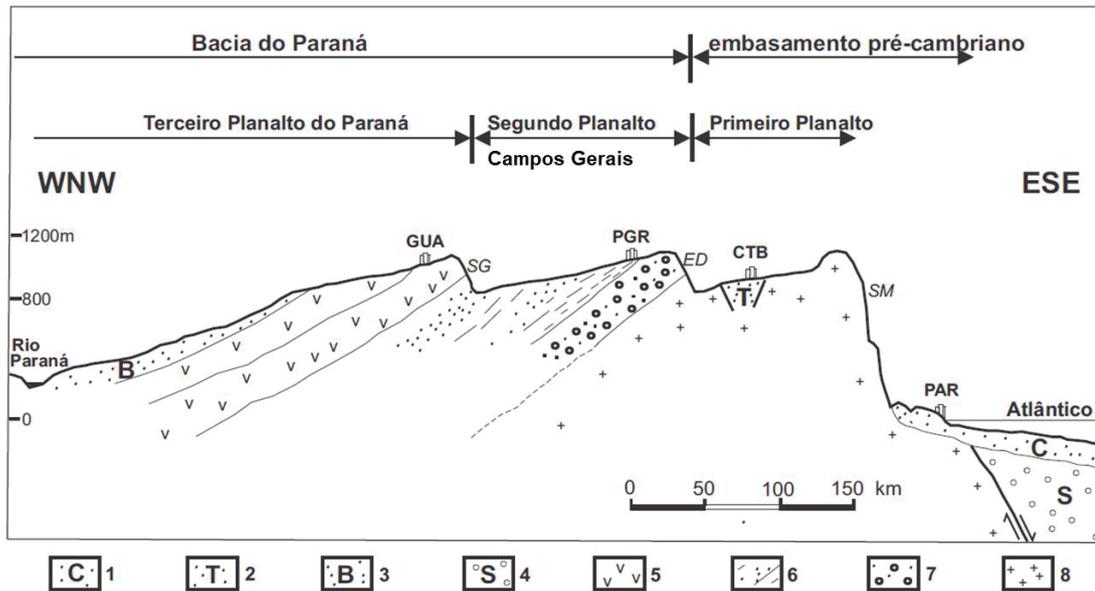
- Compreender o padrão de organização de uma comunidade de plantas lenhosas durante o processo natural de expansão florestal em um ecótono campo-floresta excluído do fogo;
- Compreender os mecanismos ecológicos que conduzem o processo de expansão florestal em um ecótono campo-floresta excluído do fogo;
- Investigar as consequências ecológicas associadas à expansão florestal em um ecótono campo-floresta excluído do fogo;
- Ajustar uma relação empírica para estimar a intensidade do fogo a partir das alturas de carbonização deixadas no tronco dos indivíduos lenhosos após a passagem do fogo, bem como desenvolver e avaliar modelos preditivos para estimar a altura de crescimento letal das folhas como subsídio ao uso prescrito do fogo como ferramenta de conservação na região dos Campos Gerais do Paraná.

### 1.3 ÁREA DE ESTUDO

#### 1.3.1 Campos Gerais do Paraná

Segundo Maack (2012), o estado do Paraná pode ser dividido em cinco zonas naturais, que representam paisagens distintas. No sentido leste para oeste, a primeira paisagem é zona litorânea, limitada a leste pelo Oceano Atlântico e a oeste pelas escarpas do complexo cristalino que constitui região da Serra do Mar. Logo acima desta última localiza-se o Primeiro Planalto, também denominado de Planalto de Curitiba, que se estende na direção oeste até o encontro de uma nova série de escarpas formadas por sedimentos do período Devoniano, conhecida como Escarpa Devoniana. Em seguida da Escarpa Devoniana, inicia-se o Segundo Planalto ou Planalto de Ponta Grossa, o qual se limita a oeste com o Terceiro Planalto ou Planalto de Guarapuava, que é constituído por uma nova série de escarpas, denominada Escarpas da Serra Geral (FIGURA 5).

FIGURA 5 – ESTRUTURA GEOLÓGICA DO RELEVO DO ESTADO DO PARANÁ



FONTE: Elaborado pelo autor (2022), adaptado de Melo et al. (2010).

NOTA: 1: sedimentos cenozoicos da Planície Costeira e Plataforma Continental; 2: sedimentos cenozoicos da Bacia de Curitiba; 3: Grupos Bauru e Caiuá (Cretáceo); 4: Bacia de Santos; 5: derrames de basalto da Formação Serra Geral; 6: unidades paleozoicas e mesozoicas da Baía do Paraná; 7: Formação Furnas; 8: embasamento pré-cambriano. Cidades - PAR: Paranaguá; CTB: Curitiba; PGR: Ponta Grossa; GUA: Guarapuava. Escarpas: SM: Serra do Mar; ED: Escarpa Devoniana; SG: Serra Geral.

Na borda do Segundo Planalto, no reverso do ressalto topográfico representado pela Escarpa Devoniana ocorre a região denominada de Campos Gerais do Paraná, que é caracterizada como uma zona fitogeográfica natural, composta por um mosaico vegetacional que inclui campos, matas de galeria, capões de mata com araucária e refúgios de cerrado (MAACK, 1948). Os Campos Gerais do Paraná são caracterizados por um conjunto de fatores ambientais, envolvendo paleoclimas, influência do fogo, tipos de solos e vegetação dominante de campos, que em épocas pretéritas dominou a paisagem do Segundo Planalto do Paraná (MAACK, 1948; BEHLING, 1997). Os Campos Gerais do Paraná distribuem-se como uma faixa de território com extensão de 11.761,41 km<sup>2</sup>, incluindo 22 municípios (MELO; MORO; GUIMARÃES, 2007). É uma região que se destaca por apresentar características peculiares, em resposta ao relevo movimentado e profundamente recortado, apresentando sítios singulares com elevado potencial turístico, como arroios em leito rochosos, cachoeiras, *canyons*, relevos ruiformes esculpidos pela erosão pluvial, exposições de jazigos fossilíferos, furnas, cavernas e fendas, entre outros (MELO; MORO; GUIMARÃES, 2007) (FIGURA 6).

FIGURA 6 – FORMAÇÕES ARENÍTICAS NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA, PARANÁ



FONTE: O autor (2022).

#### 1.3.1.1 Parque Estadual de Vila Velha (PEVV)

O presente estudo foi conduzido no Parque Estadual de Vila Velha (PEVV), que fica localizado no município de Ponta Grossa, região fitoecológica dos Campos Gerais do Paraná, estado do Paraná, Brasil (Latitude: 25° 13' 30" S, Longitude: 50° 0' 0" O). O clima da região é classificado como Cfb, de acordo com a classificação climática de Köppen (ALVARES et al., 2014), ou seja, temperado úmido, sem estação seca definida, com verão fresco e geadas periódicas. A altitude média da área de estudo é de aproximadamente 960 m. A precipitação média anual é de aproximadamente 1.500 mm, com chuvas bem distribuídas durante o ano todo (MORO; MILAN; MORO, 2012). A temperatura média anual é de 17,8 °C, com temperatura média máxima registrada no mês de janeiro (27,6 °C) e mínima em julho (9,1 °C) (KOVALSYKI, 2020). A umidade relativa média do ar é de 77%, com menor valor em novembro (73%) (KOVALSYKI, 2020). No aspecto geomorfológico, as formas mais significativas estão presentes os arenitos Furnas (Grupo Paraná) e

Vila Velha (Grupo Itararé) que apresentam características próprias e individualizadas (CAMPOS; DALCOMUNE, 2011). Os solos são, em geral, pouco espessos assentados sobre sedimentos devonianos e carboníferos, apresentando grande quantidade de afloramentos rochosos. A textura predominante é arenosa ou média, com argila de atividade baixa. São solos frágeis e de elevada susceptibilidade à erosão, dominando os solos litólicos, câmbicos e podzólicos (CAMPOS; DALCOMUNE, 2011).

O PEVV é uma unidade de conservação de proteção integral com área de 3.803 ha (SILVA et al., 2016), que foi instituída pela Lei Estadual no 1.292, de 12 de outubro de 1953 (PARANÁ, 1953), com o objetivo de conservar os remanescentes da vegetação original dos Campos Gerais do Paraná (INSTITUTO AMBIENTAL DO PARANÁ - IAP, 2004). Na época de sua criação, o PEVV abrigava área de 3.122 ha, tendo sua área aumentada para o tamanho atual no ano de 2002, conforme o Decreto Estadual nº 5.767, de 5 de junho de 2002 (PARANÁ, 2002).

#### 1.4 REFERÊNCIAS

ACHARYA, B. S. et al. Woody Plant Encroachment Impacts on Groundwater Recharge: A Review. **Water**, v. 10, n. 10, 1466, 2018.

ALVARES, C. A. et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, Berlin, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2014.

ANADÓN, J. D. et al. Effect of woody-plant encroachment on livestock production in North and South America. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 111, n. 35, p. 12948-12953, 2014.

ANDERSEN, E. M.; STEIDL, R. J. Woody plant encroachment restructures bird communities in semiarid grasslands. **Biological Conservation**, v. 240, 108276, 2019.

ANGASSA, A. The ecological impact of bush encroachment on the yield of grasses in Borana rangeland ecosystem. **African Journal of Ecology**, v. 43, p. 14-20, 2005.

ANGASSA, A.; BAARS, R. M. T. Ecological condition of encroached and non-encroached rangelands in Borana, Ethiopia. **African Journal of Ecology**, v. 38, p. 321-328, 2000.

ARCHER, S. R. et al. Woody plant encroachment: causes and consequences. In: BRISKE, D. D. (Ed.). **Rangeland systems: processes, management and challenges**. Texas: Springer, 2017. p. 25–84.

BARROS, M. J. F. et al. Environmental drivers of diversity in Subtropical Highland Grasslands. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 17, n. 5, p. 360–368, 2015.

BEHLING, H.; BAUERMANN, S. G.; NEVES, P. C. Holocene environmental changes from the São Francisco de Paula region, southern Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 14, p. 631-639, 2001.

BEHLING, H. et al. 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**, v. 203, p. 277-297, 2004.

BEHLING, H. Investigations into the Late Pleistocene and Holocene History of Vegetation and Climate in Santa-Catarina (S Brazil). **Vegetation History and Archaeobotany**, v. 4, n. 3, p. 127–152, 1995.

BEHLING, H. Late Quaternary vegetation, climate and fire history of the Araucaria forest and campos region from Serra Campos Gerais, Paraná State (South Brazil). **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 97, n. 1-2, p. 109-121, 1997.

BEHLING, H. South and southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: a synthesis. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 177, p. 19-27, 2002.

BEHLING, H.; PILLAR V. D. Late Quaternary vegetation, biodiversity and fire dynamics on the Southern Brazilian highland and their implication for conservation and management of modern Araucaria forest and grassland ecosystems. **Philosophical Transactions Royal Society B**, v. 362, p.243-251, 2007.

BEHLING, H. et al. Late-Holocene fire history in a forest-grassland mosaic in southern Brasil: Implications for conservation. **Applied Vegetation Science**, v. 10, p. 81-90, 2007.

BLANCO, C. C. et al. Feedbacks between vegetation and disturbance processes promote long-term persistence of forest–grassland mosaics in south Brazil. **Ecological Modelling**, v. 291, p. 224-232, 2014.

BOND, W. J. **Open Ecosystems: Ecology and evolution beyond the forest edge**. Oxford:Oxford University Press. 2019. 192 p.

BOND, W. J.; PARR, C. L. Beyond the forest edge: Ecology, diversity and conservation of the grassy biomes. **Biological Conservation**, v. 143, n. 10, p. 2395-2404, 2010.

BOND, W. J.; KEELEY, J. E. Fire as a global ‘herbivore’: the ecology and evolution of flammable ecosystems. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 20, n. 7, p. 387-394, 2005.

BOND, W. J.; WOODWARD, F. I.; MIDGLEY, G. F. The global distribution of ecosystems in a world without fire. **New Phytologist**, v. 165, p. 525-538, 2005.

BRANCALION, P. H. S. et al. A critical analysis of the Native Vegetation Protection Law of Brazil (2012): updates and ongoing initiatives. **Natureza & Conservação**, v. 14, p. 1-15, 2016.

CAMPO, J. B.; DALCOMUNE, M. A. O Parque Estadual Vila Velha In: CARPANEZZI, O. T. B.; CAMPOS, J. B. (Org.). **Coletânea de pesquisas: Parques Estaduais de Vila Velha, Cerrado e Guartelá**. Curitiba: Instituto Ambiental do Paraná - IAP, p. 15-22, 2011.

CLEMENTS, F. E. Natural and Structure of the Climax. **Journal of Ecology**, v. 24, p. 252-284, 1936.

DURIGAN, G. Zero-fire: Not possible nor desirable in the Cerrado of Brazil. **Flora**, v. 268, p. 1-17, 2020.

DURIGAN, G.; RATTER, J. A. The need for a consistent fire policy for Cerrado conservation. **J Appl Ecol**, v. 53: p. 11-15, 2016.

GALVÃO, F.; AUGUSTIN, C. A Gênese Dos Campos Sulinos. **Floresta**, v. 41, p. 191–200, 2011.

GRAY, E.; BOND, W. Will woody plant encroachment impact the visitor experience and economy of conservation areas. **Koedoe**, v.55, p.1-9, 2013.

GUNDERSON, L. H. Ecological Resilience – In Theory and Application. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 31, n. 1, p. 425-439, 2000.

HIBBARD, K. A. et al. Biogeochemical changes accompanying woody plant encroachment in a subtropical savanna. **Ecology**, v. 82, p. 1999-2011, 2001.

HOFFMANN, W. A. et al. Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. **Ecological Letters**, v. 15, p. 759-768, 2012.

HOLDRIDGE, L. R. Determination of World Plant Formation from Simple Climate Data. **Science**, v. 105, p. 367-368, 1947.

HOLLING, C. S. Resilience and stability of ecological systems. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, v. 4, p. 1–24, 1973.

HUXMAN, T. E. et al. Ecohydrological implications of woody plant encroachment. **Ecology**, v. 86, p. 308-319, 2005.

INSTITUTO AMBIENTAL DO PARANÁ - IAP. **Plano de manejo do Parque Estadual de Vila Velha**. Curitiba, 2004.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA - IBGE. **Manual técnico da vegetação brasileira**. Rio de Janeiro: Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 2012. 271 p.

KLEIN, R. M. Aspectos dinâmicos da vegetação do sul do Brasil. **Sellowia**, v. 36, n. 36, p. 5–54, 1984.

KOVALSYKI, B. **Histórico e comportamento do fogo no Parque Estadual de Vila Velha, Paraná, Brasil**. 148 f. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal) – Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2020.

LEITE, P. F.; KLEIN, R. M. Vegetação. In: IBGE. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Geografia do Brasil: Região Sul**. Rio de Janeiro, v. 2, 1990. p. 113-150.

LEWONTIN, R. C. The meaning of stability. **Brookhaven Symp. Biol.**, v. 22, p. 13-24, 1969.

MAACK, R. **Geografia física do estado do Paraná**. 4ª edição, Editora UEPG, Ponta Grossa, 2012. 526 p.

MAACK, R. Notas preliminares sobre clima, solo e vegetação do Estado do Paraná. **Arquivos de Biologia e Tecnologia**. v. 2, p. 102-200, 1948.

MAY, R. M. Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. **Nature**, v. 269, p. 471-477, 1977.

MELO, M. S.; MORO, R. S.; GUIMARÃES, G. B. **Patrimônio Natural dos Campos Gerais do Paraná**. Ponta Grossa: Editora UEPG, 2007. 230p.

MOGASHOA, R.; DLAMINI, P.; GXASHEKA, M. Grass species richness decreases along a woody plant encroachment gradient in a semi-arid savanna grassland, South Africa. **Landscape Ecology**, v. 36, n. 1, p. 617-636, 2021.

MORO, R. S.; MILAN, E.; MORO, R. F. Biodiversidade do estrato herbáceo-arbustivo em capões no Parque Estadual de Vila Velha, Ponta Grossa, Paraná. **Biodiversidade Brasileira**, v. 2, n. 2, p. 102-112, 2012.

MUGASI, S. K.; SABIITI, E. N.; TAYEBWA, B. M. The economic implications of bush encroachment on livestock farming in rangelands of Uganda. **African Journal of Range & Forage Science**, v. 17, p. 64-69, 2000.

MÜLLER, S. C. et al. Plant Functional Types of Woody Species Related to Fire Disturbance in Forest–Grassland Ecotones. **Plant Ecology**, v. 189, p. 1–14, 2007.

NIMER, E. **Climatologia do Brasil**. Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro, 2ª edição, 1989. 422p.

NIPPERT, J. B. et al. Is a prescribed fire sufficient to slow the spread of woody plants in an infrequently burned grassland? a case study in Tallgrass Prairie. **Rangeland Ecology & Management**, v. 78, p. 79-89, 2021.

ODLING-SMEE, F. J. et al. Niche Construction Theory: A Practical Guide for Ecologists. **The Quarterly Review of Biology**, v. 88, n. 1, p. 3–28, 2013.

OLIVEIRA, J. M.; PILLAR, V. D. Vegetation dynamics on mosaics of Campos and Araucaria forest between 1974 and 1999 in Southern Brazil. **Community Ecology**, v. 5, n. 2, p.197–202, 2004.

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; FONTES, M. A. L. Patterns of Floristic Differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the Influence of Climate. **Biotropica**, v. 32,p. 793-810, 2000.

OVERBECK, G. E. Conservation of mosaics calls for a perspective that considers all types of mosaic-patches. **Perspectives in ecology and conservation**, v. 14, n. 2, p. 152-154, 2016.

OVERBECK, G. E. et al. Brazil's neglected Biome: the South Brazilian Campos. **Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics**, v. 9, n. 2, p. 101-116, 2007.

OVERBECK, G. E. et al. Conservation in Brazil needs to include non-forest ecosystems. **Diversity and Distributions**, v. 21, p. 1455-1460, 2015.

OVERBECK, G. E. et al. The South Brazilian grasslands – A South American tallgrass prairie? Parallels and implications of fire dependency. **Perspectives in Ecology and Conservation**, v. 16, n. 1, p. 24-30, 2018.

PARANÁ. Decreto n° 5767 de 05 de junho de 2002. Amplia a área do Parque Estadual de Vila Velha. **Diário Oficial do Estado**, Curitiba, PR, 05 jun. 2002.

PARANÁ. Lei n° 1293 de 12 de outubro de 1953. Cria, no município de Ponta Grossa, nas terras denominadas “VILA VELHA” e “LAGOA DOURADA”, um parque estadual. **Diário Oficial do Estado**, Curitiba, PR, 16 out. 1953.

PARR, C. L. et al. Tropical grassy biomes: misunderstood, neglected, and under threat. **Trends Ecol Evol**, v. 29, p. 205–213, 2014.

PAUSAS, J. G.; BOND, W. J. Alternative biome states in terrestrial ecosystems. **Trends in Plant Science**, v. 25, n. 3, p. 250-263, 2020.

PAUSAS, J. G.; BOND, W. J. Humboldt and the reinvention of nature. **J Ecol.**, v. 107, p. 1031– 1037, 2019.

PILLAR, V. D.; QUADROS, F. L. F. Grassland-forest boundaries in Southern Brazil. **Coenose**, v. 12, p. 119-126, 1997.

PIVELLO, V. R. et al. Understanding Brazil's catastrophic fires: Causes, consequences and policy needed to prevent future tragedies. **Perspectives in Ecology and Conservation**, v. 19, n. 3, p. 233-255, 2021.

RATAJCZAK, Z.; NIPPERT, J. B.; COLLINS, S. L. Woody encroachment decreases diversity across North American grasslands and savannas. **Ecology**, v. 93, p. 697-703, 2012.

SCHEFFER, M. et al. Catastrophic shifts in ecosystems. **Nature**, v. 413, p. 591– 596, 2001.

SCHEFFER, M.; CARPENTER, S. R. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 18, n. 12, p. 648-656, 2003.

SILVA, A. R. et al. Florística e fitossociologia em três diferentes fitofisionomias campestres no Sul do Brasil. **Hoehnea**, v. 43, n. 3, p. 325-347, 2016.

STEVENS, N. et al. Savanna woody encroachment is widespread across three continents. **Global Change Biology**, v. 23, p. 235-244, 2017.

SÜHS, R. B.; GIEHL, E. L. H.; PERONI, N. Preventing traditional management can cause grassland loss within 30 years in southern Brazil. **Scientific Reports**, v. 10, n. 783, 2020.

VELDMAN, J. W. et al. Toward an old-growth concept for grasslands, savannas, and woodlands. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 13, p. 154-162, 2015.

VOSE, J. M. Perspectives on using prescribed fire to achieve desired ecosystem conditions. In: MOSER, W. K.; MOSER, C. F. (Eds.). **Fire and Forest Ecology: Innovative Silviculture and Vegetation Management**. Tallahassee: Tall Timbers Fire Ecology, 2000. p. 12-17.

WAECHTER, J. L. Padrões geográficos na flora atual do Rio Grande do Sul. **Ciência & Ambiente**, v. 24: p. 93-108, 2002.

WHITTAKER, R. H. **Communities and Ecosystems**. New York: Macmillan, 1975. 385 p.

WULF, A. **The invention of nature: Alexander von Humboldt's new world**. New York: Knopf Doubleday Publishing Group, 2015. 496 p.

## **2 DIVERSIDADE, ESTRUTURA E ECOLOGIA DE UMA COMUNIDADE ARBÓREO-ARBUSTIVA ESTABELECIDA EM UM ECÓTONO CAMPO-FLORESTA EXCLUÍDO DO FOGO NO SUL DO BRASIL**

### **2.1 RESUMO**

Alterações no regime de distúrbios parecem ser fatores decisivos para a ocorrência de mudanças na vegetação junto aos ecótonos campo-floresta. Desse modo, este trabalho teve como objetivo compreender como uma comunidade de plantas lenhosas se organiza ao longo do processo natural de expansão florestal quando distúrbios essenciais para a manutenção do ecossistema em um estado aberto são evitados. Para isso, foram avaliados os aspectos florísticos, estruturais e ecológicos de uma comunidade arbóreo-arbustiva estabelecida sobre um remanescente campestre excluído do fogo por um período de 18 anos (1999-2017). Os resultados demonstraram que, apesar da riqueza observada, poucas espécies tiveram a capacidade de se tornarem abundantes na comunidade, condição que foi refletida na elevada concentração dos valores de importância e nos índices relativamente baixos de diversidade de Shannon e de equabilidade de Pielou. O perfil florístico encontrado, de um modo geral, demonstrou equilíbrio em relação às síndromes de dispersão e grupos ecológicos, com leve predominância de espécies zoocóricas e não-pioneiras. A análise estrutural da comunidade indicou a formação de estoque regenerativo associado à ocorrência de um fluxo contínuo de recrutamento. Em relação à distribuição fitogeográfica das espécies, a predominância de espécies compartilhadas com o domínio ecológico do Cerrado demonstrou a importância deste bioma na formação da paisagem da região de estudo. Os resultados deste estudo contribuem para o conhecimento da dinâmica vegetacional dos mosaicos campo-floresta na região dos Campos Gerais do Paraná.

Palavras-chave: campos, floresta com araucária, expansão florestal.

### **2.2 INTRODUÇÃO**

Dados paleoecológicos e paleoambientais da região do planalto sul-brasileiro (e.g. BEHLING, 1995; 1997; 2002; BEHLING; BAUERMANN; NEVES, 2001; BEHLING et al., 2004), demonstraram que a dinâmica da vegetação foi

marcada ao longo do tempo por alterações no domínio entre florestas e campos desde pelo menos o Quaternário Superior. Em síntese, quatro períodos climáticos distintos foram reconhecidos desde o final do Pleistoceno. Entre cerca de 42.000 a 10.000 anos antes do presente (AP), os campos eram dominantes na paisagem da região, indicando a ocorrência de um clima frio e seco. Nesse período, a maior parte da região foi, provavelmente, desprovida de árvores, estando os elementos florestais restritos aos vales dos rios. Após 10.000 anos AP, as temperaturas aumentaram, mas a floresta com araucária ainda não se expandiu, uma vez que o clima ainda permaneceu seco. Após a metade do Holoceno, cerca de 4.000 AP, o clima se tornou mais úmido, o que permitiu a lenta expansão da floresta, principalmente ao longo dos rios. A velocidade da expansão aumentou após 1.100 AP, provocando uma substituição mais intensa dos campos pela vegetação florestal, formando áreas maiores de cobertura florestal contínua sobre o planalto (BEHLING et al., 2004; BEHLING; PILLAR, 2007; BEHLING et al., 2007).

Ao contrário das regiões áridas, onde o clima restringe severamente o crescimento das plantas lenhosas, a dominância das florestas na paisagem do planalto sul-brasileiro foi, e permanece evitada por meio de interações históricas entre distúrbios (e.g. fogo e herbivoria) e características do solo (e.g. saturação hídrica, geologia desfavorável e pH ácido). Na ausência destes fatores, os campos são paulatinamente substituídos por vegetação lenhosa, mesmo em solos rasos ou arenosos (GALVÃO; AUGUSTIN, 2011). Assim, os campos hoje existentes ou são hidromórficos e estão vegetando sobre organossolos, ou são não-hidromórficos associados à ocorrência de distúrbios. Sendo que, para estes últimos, a perturbação desencadeada por fogo e pastoreio é condição essencial para a sua manutenção (GALVÃO; AUGUSTIN, 2011).

Alterações no regime de distúrbios, especialmente nos regimes de pastoreio e fogo, parecem ser fatores decisivos para mudanças na vegetação junto aos ecótonos campo-floresta (PILLAR; QUADROS, 1997). Desse modo, a dinâmica vegetacional do mosaico campo-floresta depende, portanto, da frequência e intensidade de distúrbios, que possibilitam a coexistência de ambos os estados alternativos de vegetação (BLANCO et al., 2014).

Mesmo que os campos e a floresta com araucária tenham recebido maior atenção em relação a sua ecologia nos últimos anos, as comunidades lenhosas estabelecidas sobre a matriz campestre ainda carecem de estudos quanto à

caracterização dos seus aspectos florísticos, estruturais e ecológicos, de modo a compreender os processos que conduzem a dinâmica dos ecótonos campo-floresta na exclusão do fogo. Além disso, a compreensão do processo de colonização dos campos por espécies lenhosas permite a geração de inferências adicionais sobre o processo de formação da paisagem do planalto sul-brasileiro.

Sob a luz dessas ideias, foi estudado um remanescente campestre colonizado por espécies arbustivas e arbóreas devido à exclusão do fogo por um período de 18 anos (1999-2017). O objetivo foi compreender como as plantas lenhosas se organizam ao longo do processo de expansão florestal, proporcionando bases ecológicas mais sólidas para subsidiar políticas de conservação dos campos e ecossistemas florestais associados na região de estudo.

## 2.3 MATERIAL E MÉTODOS

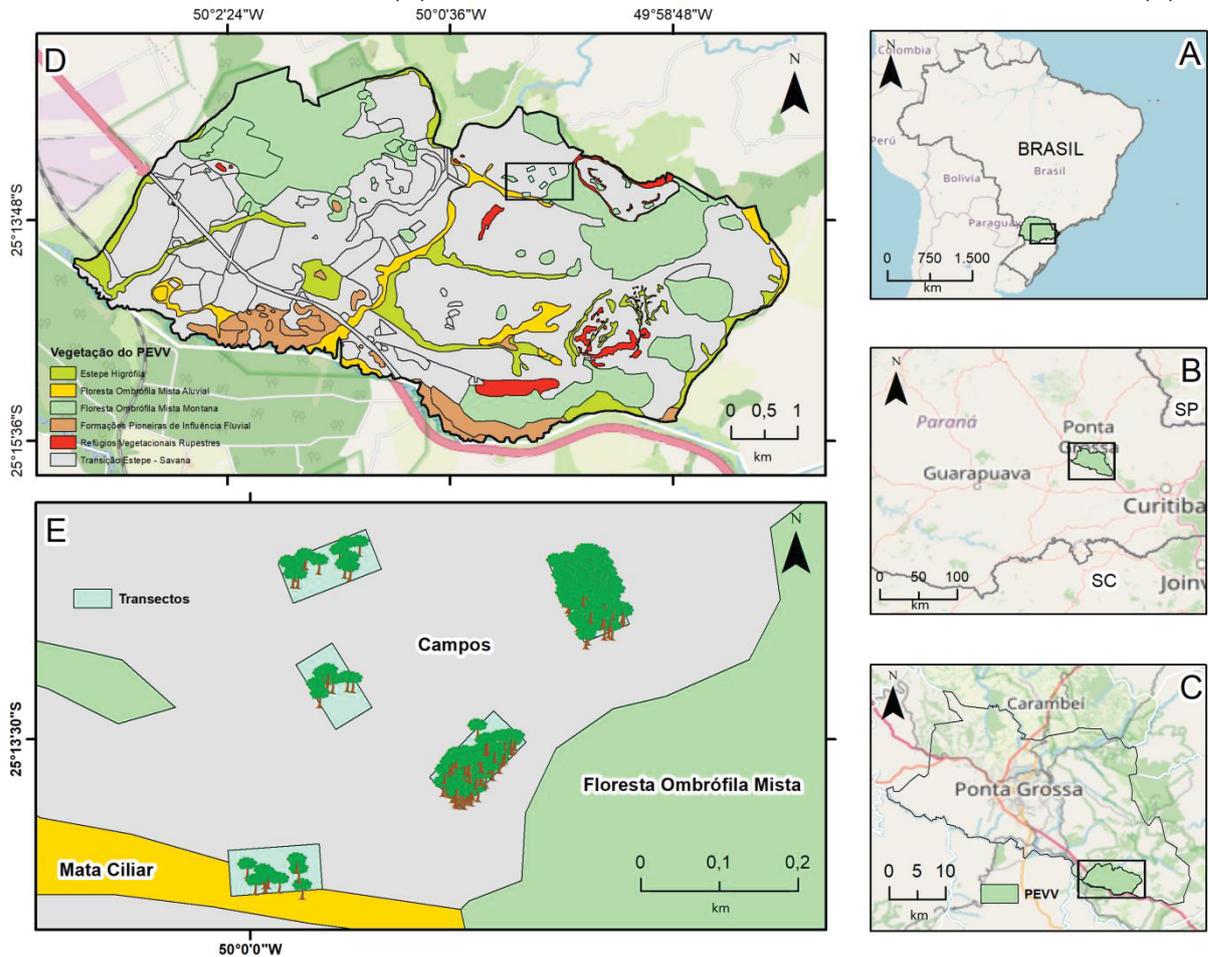
### 2.3.1 Caracterização da área de estudo

O presente estudo foi conduzido no Parque Estadual de Vila Velha (PEVV), que fica localizado no município de Ponta Grossa, região fitoecológica dos Campos Gerais do Paraná, Estado do Paraná, Brasil (Latitude: 25° 13' 30" S, Longitude: 50° 0' 0" O). Os principais tipos de vegetação presente no PEVV são os campos nativos e a Floresta Ombrófila Mista (floresta com araucária). O clima da região é classificado como Cfb, de acordo com a classificação climática de Köppen (ALVARES et al., 2014), isto é, temperado úmido, sem estação seca definida, com verão fresco e invernos com geadas periódicas. A altitude média da área de estudo é de aproximadamente 960 m. A precipitação média anual é de aproximadamente 1.500 mm, com chuvas bem distribuídas durante o ano todo (MORO; MILAN; MORO, 2012). A temperatura média anual é de 17,8 °C, com temperatura média máxima registrada no mês de janeiro (27,6 °C) e mínima em julho (9,1 °C). A umidade relativa média do ar é de 77%, com menor valor em novembro (73%) (KOVALSYKI, 2020).

### 2.3.2 Desenho amostral e coleta de dados

A vegetação foi caracterizada por meio da instalação de cinco transecções permanentes de 50 m de largura por 100 m de comprimento (subdivididos em 20 parcelas de 250 m<sup>2</sup> - 10 x 25 m), distribuídos de modo aleatório sobre uma área mapeada no Plano de Manejo do PEVV (INSTITUTO AMBIENTAL DO PARANÁ - IAP, 2004) como Vegetação de Transição Estepe-Savana (FIGURA 7). Em cada parcela, os dados da vegetação lenhosa foram coletados de acordo com o critério de inclusão de DAP (diâmetro a altura do peito, medido a 1,30 m do solo) igual ou superior a 3 cm. As espécies foram identificadas no campo ou coletadas para posterior identificação com auxílio de literatura especializada e/ou consultas a especialistas. Os nomes científicos foram conferidos e atualizados com auxílio do pacote 'flora' (CARVALHO, 2020), que corrige nomes com erros, substitui as sinonímias botânicas pelo nome válido e obtêm informações taxonômicas para um vetor de nomes consultando o banco de dados do Brazilian Flora 2020 Dataset (BRAZIL FLORA GROUP, 2021).

FIGURA 7 – LOCALIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO (A, B, C), VEGETAÇÃO DO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA (D) E DELINEAMENTO AMOSTRAL DE COLETA DE DADOS (E)



FONTE: Elaborado pelo autor (2022), com base em IAP (2004).

### 2.3.3 Análise dos dados

O componente lenhoso associado ao processo de expansão florestal sobre a matriz campestre foi classificado em duas formas de vida distintas, onde: i) **Árvore (AV)** - planta lenhosa que geralmente ramifica acima de 0,5 m de altura com a formação de copa bem definida na porção superior do tronco; ii) **Arbusto (AB)** - planta lenhosa geralmente com um pequeno tronco que ramifica abaixo de 0,5 m de altura sem a formação de copa definida.

Para avaliar as estratégias de dispersão presentes na vegetação objeto deste estudo, os indivíduos e as espécies amostradas foram classificados de acordo com suas síndromes de dispersão (VAN DER PIJL, 1972), onde: i) indivíduos de espécies de frutos carnosos ou com outros elementos, que evidenciam a dispersão por animais, foram classificados como zoocóricos; ii) indivíduos de espécies com

frutos ou sementes aladas ou outros mecanismos para flutuação ou indivíduos de espécies com frutos deiscente, que, ao se abrirem, liberam as sementes por um rápido movimento foram definidos como não-zoocóricos.

A categorização das espécies e indivíduos em grupos ecológicos foi definida com base em Budowski (1965), da seguinte forma: i) espécies típicas de ambiente luminoso como clareiras, bordas de florestas ou locais abertos, foram classificadas como pioneiras; ii) espécies típicas de ambiente sombreado, podendo permanecer no sub-bosque ou crescer e integrar o dossel da floresta como árvores emergentes, foram classificadas como não-pioneiras.

Para avaliar a representatividade amostral, foram utilizadas curvas integradas de rarefação (interpolação) e predição (extrapolação) baseadas no primeiro número de Hill ( $q = 0$ ) (CHAO et al., 2014). As estimativas de diversidade foram plotadas em relação ao tamanho da amostra e à completude da amostra. Para essas análises, foram utilizados dados de incidências das espécies nas parcelas. As curvas foram geradas com intervalos de confiança de 95% pelo método de *bootstrap* com 999 repetições. As extrapolações foram realizadas até o número de indivíduos equivalente ao dobro do esforço amostral.

A diversidade e a uniformidade de espécies foram avaliadas por meio do índice de diversidade de Shannon ( $H'$ ) e da equabilidade de Pielou ( $J$ ), respectivamente. Adicionalmente, foi calculado o índice de diversidade verdadeira, obtido pela exponencial de  $H'$  e medido pelo número efetivo de espécies.

A caracterização fitossociológica da comunidade foi realizada por meio do cálculo dos parâmetros fitossociológicos clássicos de densidade, dominância e frequência, em valores absolutos e relativos, os quais foram posteriormente sumarizados pelo cálculo do valor de importância ( $VI\%$ ) para cada espécie (MÜLLER-DOMBOIS; ELLENBERG, 1974).

Para a análise da estrutura diamétrica e hipsométrica da comunidade, os dados foram distribuídos em classes de diâmetro e altura, com o número de classes calculado pela Regra de Sturges. A dispersão dos dados em relação aos seus respectivos centros de distribuição foi medida pelo Segundo Coeficiente de Assimetria de Pearson ( $As$ ) e o grau de achatamento ou elevação relativa das distribuições em relação à distribuição normal, por sua vez, foi medido pelo cálculo do Coeficiente Percentílico de Curtose ( $C$ ).

A ocorrência das espécies nos diferentes domínios ecológicos brasileiros foi determinada com base no banco de dados do *Brazilian Flora 2020 Dataset* (BRAZIL FLORA GROUP, 2021). Para verificar o compartilhamento das espécies estudadas com outros domínios ecológicos, foi elaborada uma matriz de presença e ausência das espécies nos respectivos biomas: Mata Atlântica, Cerrado, Amazônia, Caatinga, Pantanal e Pampa.

Todas as análises foram realizadas no *software* R (R CORE TEAM, 2019), com auxílio das bibliotecas ‘iNEXT’ (HSIEH; MA; CHAO, 2016), ‘vegan’ (OKSANEN et al., 2019), ‘florestal’ (FERREIRA, 2020), ‘fitdistrplus’ (DELIGNETTE-MULLER; DUTANG, 2015), ‘e1071’ (MEYER et al., 2019), ‘flora’ (CARVALHO, 2020) e ‘UpSetR’ (GEHLEMBORG, 2019).

## 2.4 RESULTADOS

### 2.4.1 Composição florística e fitossociologia

Das 100 parcelas estabelecidas para o levantamento da vegetação, 43 não apresentaram indivíduos lenhosos. Nas 57 parcelas restantes, foram amostrados 595 indivíduos, pertencentes a 29 espécies diferentes, das quais 26 apresentaram a forma de vida arbórea (85,55% do número de indivíduos) e três apresentaram a forma de vida arbustiva (14,45% do número de indivíduos), quais sejam: *Campomanesia adamantium* (Cambess.) O.Berg, *Frangula polymorpha* Reissek e *Miconia cinerascens* Miq. (vide TABELA 1). A família botânica mais representativa foi Asteraceae (quatro spp.), seguida por Celastraceae, Euphorbiaceae, Lauraceae, Melastomataceae, Myrtaceae e Primulaceae, todas representadas por duas espécies cada. Os gêneros botânicos mais representativos foram: *Piptocarpha* (2), *Miconia* (2) e *Myrsine* (2). Em relação às síndromes de dispersão, 18 espécies (59,16% do número de indivíduos) foram classificadas como zoocóricas e 11 espécies (40,84% do número de indivíduos) foram classificadas como não-zoocóricas. O grupo ecológico mais representativo, por sua vez, foi o grupo das espécies não-pioneiras, com 17 espécies, que corresponderam a 54,96% do número total de indivíduos.

TABELA 1 – COMPOSIÇÃO DE ESPÉCIES, FORMAS DE VIDA, SÍNDROMES DE DISPERSÃO E GRUPOS ECOLÓGICOS ASSOCIADOS AO PROCESSO DE EXPANSÃO FLORESTAL EM UM REMANESCENTE CAMPESTRE NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA, PARANÁ

Família	Espécie	FV	SD	GE
Anacardiaceae	<i>Lithraea molleoides</i> (Vell.) Engl.	AV	Z	P
Aquifoliaceae	<i>Ilex microdonta</i> Reissek	AV	Z	NP
Arecaceae	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	AV	Z	NP
Asteraceae	<i>Moquiniastrum polymorphum</i> (Less.) G. Sancho	AV	NZ	P
	<i>Piptocarpha angustifolia</i> Dusén ex Malme	AV	NZ	P
	<i>Piptocarpha axillaris</i> (Less.) Baker	AV	NZ	P
	<i>Vernonanthura discolor</i> (Spreng.) H.Rob.	AV	NZ	P
Bignoniaceae	<i>Jacaranda puberula</i> Cham.	AV	NZ	P
Celastraceae	<i>Monteverdia evonymoides</i> (Reissek) Biral	AV	Z	NP
	<i>Plenckia populnea</i> Reissek	AV	NZ	P
Clethraceae	<i>Clethra scabra</i> Pers.	AV	NZ	P
Euphorbiaceae	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg.	AV	Z	NP
	<i>Gymnanthes klotzschiana</i> Müll.Arg.	AV	NZ	NP
Fabaceae	<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan	AV	NZ	P
Lauraceae	<i>Cinnamomum sellowianum</i> (Nees & Mart.) Kosterm.	AV	Z	NP
	<i>Ocotea acutifolia</i> (Nees) Mez	AV	Z	NP
Malvaceae	<i>Ceiba speciosa</i> (A.St.-Hil.) Ravenna	AV	NZ	NP
Melastomataceae	<i>Miconia cinerascens</i> Miq.	AB	Z	NP
	<i>Miconia sellowiana</i> Naudin	AV	Z	NP
Meliaceae	<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	AV	NZ	NP
Myrtaceae	<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	AV	Z	NP
	<i>Campomanesia adamantium</i> (Cambess.) O.Berg	AB	Z	P
	<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R.Br. ex Roem. & Schult.	AV	Z	P
Primulaceae	<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	AV	Z	NP
	<i>Frangula polymorpha</i> Reissek	AB	Z	P
Rubiaceae	<i>Palicourea sessilis</i> (Vell.) C.M.Taylor	AV	Z	NP
Salicaceae	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	AV	Z	NP
Sapindaceae	<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	AV	Z	NP
Styracaceae	<i>Styrax leprosus</i> Hook. & Arn.	AV	Z	NP

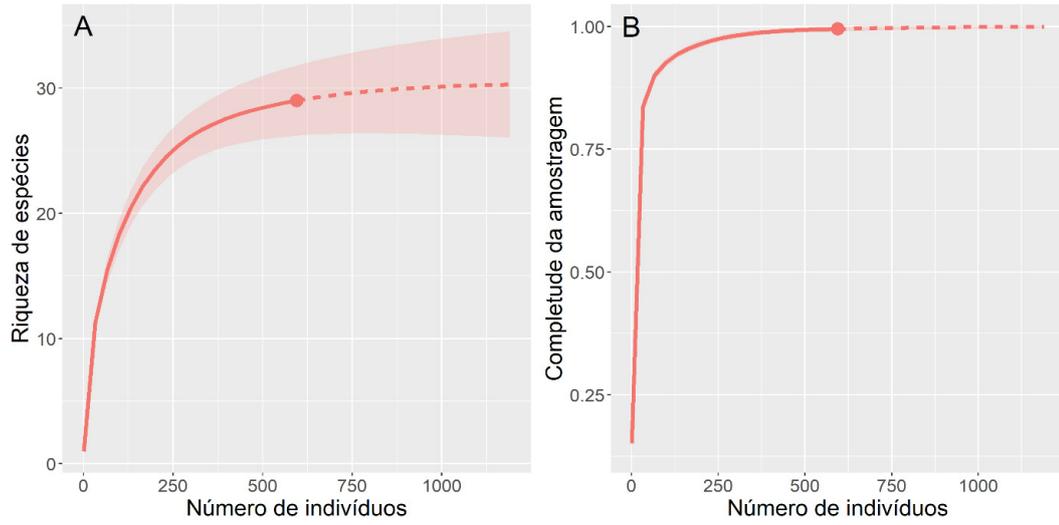
FONTE: O autor (2022).

NOTA: FV = forma de vida; AV = árvore; AB = arbusto; SD = síndrome de dispersão; GE = grupo ecológico; Z = zoocórica; NZ = não-zoocórica; P = pioneira; NP = não-pioneira.

A curva de rarefação construída pelo método de interpolação demonstrou que ao atingir as 29 espécies observadas, os intervalos de confiança de 95% inferior e superior foram de 26 e 31 espécies, respectivamente (FIGURA 2A). A extrapolação da curva de rarefação para o dobro do esforço amostral com base no número de indivíduos (1190 indivíduos) revelou uma expectativa de riqueza de 30 espécies, com os intervalos de confiança de 95% inferior e superior de 29 e 42 espécies, respectivamente. Ao mesmo tempo, a curva de cobertura de amostragem indicou que o esforço amostral empregado (595 indivíduos) atingiu o nível de 99,5%

de completude da amostra (FIGURA 2B), indicando que a probabilidade de uma nova espécie, previamente não amostrada, ser adicionada a amostra devido à inclusão de um novo indivíduo é de 0,5%, caso o esforço de amostragem fosse duplicado.

FIGURA 8 – CURVAS DE RAREFAÇÃO (LINHAS CONTÍNUAS) E EXTRAPOLAÇÃO (LINHAS TRACEJADAS) BASEADAS NO NÚMERO DE INDIVÍDUOS E NA RIQUEZA DE ESPÉCIES (A) E NO NÚMERO DE INDIVÍDUOS E NA COMPLETUDE DE AMOSTRAGEM (B)



FONTE: O autor (2022).

NOTA: As regiões sombreadas que acompanham as linhas representam os intervalos de confiança de 95% gerados pelo método de *bootstrap* com 999 repetições. As extrapolações foram realizadas até o número de indivíduos equivalente ao dobro do esforço amostral. Número de hill ( $q = 0$ ).

O Índice de Diversidade de Shanon e a Equabilidade de Pielou para toda a comunidade foram de  $H' = 2,37$  e  $J = 0,70$ , respectivamente. O índice de diversidade verdadeira, obtido pela exponencial de  $H'$  e medido pelo número efetivo de espécies foi de 10,66.

As espécies com os maiores valores de importância (VI) foram *C. scabra* (VI = 25,03%), *M. umbellata* (VI = 18,44%), *V. discolor* (VI = 13,20%), *P. sessilis* (VI = 7,95%) e *C. adamantium* (VI = 4,77%), que juntas representam 73,95% dos indivíduos amostrados. Essas espécies estão entre as cinco com os maiores valores de densidade e frequência. Dentre as cinco espécies com os maiores valores de importância, apenas *C. adamantium* não está entre as cinco espécies mais dominantes, cedendo espaço nesse parâmetro para *S. romanzoffiana*. Vinte espécies apresentaram densidade inferior a 5 indivíduos.ha<sup>-1</sup>, representando em conjunto 13,95% do total de indivíduos amostrados (TABELA 2).

TABELA 2 – PARÂMETROS FITOSSOCIOLÓGICOS DAS ESPÉCIES ARBÓREO-ARBUSTIVA ASSOCIADAS AO PROCESSO DE INVASÃO LENHOSA EM UM REMANESCENTE CAMPESTRE NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA, PARANÁ

<b>Espécie</b>	<b>DA</b>	<b>DR</b>	<b>DoA</b>	<b>DoR</b>	<b>FA</b>	<b>FR</b>	<b>VI (%)</b>
<i>Clethra scabra</i>	63,6	26,72	0,34	25,15	35	23,18	25,03
<i>Myrsine umbellata</i>	56,4	23,7	0,25	18,39	20	13,25	18,44
<i>Vernonanthura discolor</i>	21,2	8,91	0,26	19,4	17	11,26	13,20
<i>Palicourea sessilis</i>	20,4	8,57	0,09	6,28	12	7,95	7,60
<i>Campomanesia adamantium</i>	14,4	6,05	0,05	3,64	7	4,64	4,77
<i>Miconia cinerascens</i>	10,8	4,54	0,02	1,56	6	3,97	3,36
<i>Syagrus romanzoffiana</i>	2,4	1,01	0,07	5,41	5	3,31	3,24
<i>Frangula polymorpha</i>	9,2	3,87	0,02	1,23	6	3,97	3,02
<i>Myrcia splendens</i>	6,4	2,69	0,04	2,71	5	3,31	2,90
<i>Styrax leprosus</i>	4,8	2,02	0,02	1,15	4	2,65	1,94
<i>Plenckia populnea</i>	1,6	0,67	0,03	2,23	4	2,65	1,85
<i>Piptocarpha axillaris</i>	3,2	1,34	0,02	1,52	4	2,65	1,84
<i>Cinnamomum sellowianum</i>	1,6	0,67	0,04	2,6	2	1,32	1,53
<i>Myrsine coriacea</i>	1,6	0,67	0,01	0,73	4	2,65	1,35
<i>Lithraea molleoides</i>	2,8	1,18	0,01	0,84	3	1,99	1,33
<i>Cedrela fissilis</i>	1,2	0,5	0,01	1,07	2	1,33	0,96
<i>Gymnanthes klotzschiana</i>	1,6	0,67	0,01	0,85	2	1,33	0,95
<i>Miconia sellowiana</i>	2	0,84	0,01	0,64	2	1,33	0,93
<i>Moquiniastrum polymorphum</i>	1,6	0,67	0,01	1,06	1	0,66	0,80
<i>Matayba elaeagnoides</i>	2	0,84	0,01	0,51	1	0,66	0,67
<i>Monteverdia evonymoides</i>	2	0,84	0,01	0,49	1	0,66	0,66
<i>Casearia sylvestris</i>	2	0,84	0,01	0,32	1	0,66	0,61
<i>Alchornea triplinervia</i>	0,8	0,34	0,01	0,7	1	0,66	0,57
<i>Piptocarpha angustifolia</i>	1,6	0,67	0,01	0,25	1	0,66	0,53
<i>Ocotea acutifolia</i>	0,8	0,34	0,01	0,33	1	0,66	0,44
<i>Anadenanthera colubrina</i>	0,4	0,17	0,01	0,4	1	0,66	0,41
<i>Ceiba speciosa</i>	0,8	0,34	0,01	0,18	1	0,66	0,39
<i>Jacaranda puberula</i>	0,4	0,17	0,01	0,24	1	0,66	0,36
<i>Ilex microdonta</i>	0,4	0,17	0,01	0,12	1	0,66	0,32
<b>Total</b>	<b>238</b>	<b>100</b>	<b>1,41</b>	<b>100</b>	<b>151</b>	<b>100</b>	<b>100</b>

FONTES: O autor (2022).

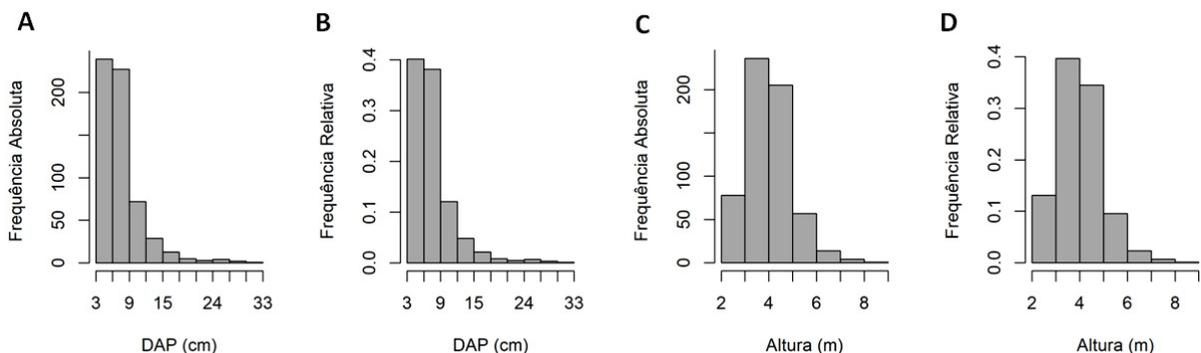
NOTA: DA = densidade absoluta (indivíduos.ha<sup>-1</sup>); DR = densidade relativa (%); DoA = dominância absoluta (m<sup>2</sup>.ha<sup>-1</sup>); DoR = dominância relativa (%); FA = frequência absoluta (%); FR = frequência relativa (%); VI = valor de importância (%). Valores em ordem decrescente de VI.

A soma dos valores de importância das espécies com forma de vida arbórea representou 88,85% do valor total, enquanto que as espécies com hábito arbustivo representaram 11,15% do VI total. As espécies com síndrome de dispersão zoocórica e não-zoocórica representaram 53,68% e 46,32% do VI total, respectivamente. O grupo ecológico com maior VI foi o grupo das espécies pioneiras, com 54,49% do valor total, enquanto as espécies não-pioneiras representaram 45,51% do VI total.

## 2.4.2 Estrutura horizontal e vertical

A estrutura diamétrica da comunidade apresentou elevada concentração de indivíduos nas primeiras classes de diâmetro, com decréscimo progressivo nas classes posteriores, caracterizando o formato de “J-invertido”. Além disso, foi observada a distribuição dos diâmetros de forma unimodal com assimetria positiva ( $As = 0,86$ ), formando uma curva leptocúrtica ( $C = 0,228$ ) com os valores de diâmetro concentrados em torno do centro da distribuição (FIGURA 9A). Ainda em relação à estrutura diamétrica da comunidade estudada, 40% dos indivíduos apresentaram  $DAP < 6$  cm, 38% dos indivíduos apresentaram  $DAP \geq 6$  e  $< 9$  cm e 22% apresentaram  $DAP \geq 9$  cm (FIGURA 9B). O valor médio do diâmetro foi de 7,60 cm (desvio padrão de  $\pm 3,86$  cm) e os diâmetros máximo e mínimo registrados foram de 31,42 e 3,18 cm, respectivamente. Na classe inferior ( $DAP < 6$  cm), predominaram as espécies arbustivas *C. adamantium*, *F. polymorpha* e *M. cinerascens*, além das espécies arbóreas *C. scabra* e *M. umbellata*. Na classe intermediária ( $DAP \geq 6$  e  $< 9$  cm), as espécies mais representativas foram *C. adamantium*, *C. scabra*, *M. umbellata* e *P. sessilis*. Nas classes superiores ( $DAP \geq 9$  cm), por sua vez, predominaram *V. discolor*, *M. umbellata* e *C. scabra*.

FIGURA 9 – ESTRUTURA DIAMÉTRICA E HIPSOMÉTRICA ABSOLUTA (A) E RELATIVA (B) DA COMUNIDADE ARBÓREO-ARBUSTIVA ASSOCIADA AO PROCESSO DE COLONIZAÇÃO FLORESTAL EM UM REMANESCENTE CAMPESTRE NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA, PARANÁ



FONTE: O autor (2022).

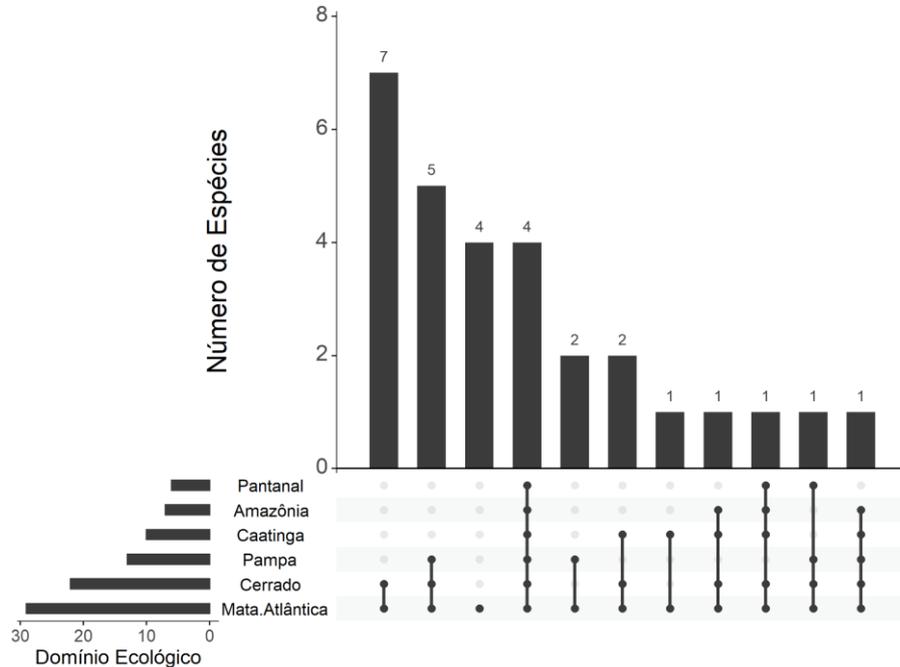
De forma análoga a distribuição diamétrica, a estrutura hipsométrica da comunidade apresentou formato unimodal com assimetria positiva moderada ( $As = 0,420$ ) e com contorno leptocúrtico ( $C = 0,250$ ) (FIGURA 9C). Entretanto, os valores de assimetria e curtose para a distribuição das classes de altura foram inferiores ao

encontrado para a estrutura diamétrica, indicando menor grau de desvios dos dados de altura em relação ao seu respectivo centro da distribuição, uma vez que a média e a mediana das alturas foram mais próximas entre si do que a média e a mediana dos diâmetros. A altura média do componente lenhoso foi de 4,13 m (desvio padrão de  $\pm 0,94$  m), sendo as alturas máxima e mínima registradas de 8,50 e 2,00 m, respectivamente. A maioria dos indivíduos (81%) foi registrada no intervalo de 2,0 a 5,0 metros de altura. A concentração de indivíduos nas classes de altura inferiores ( $h < 3$  m) foi de 7% e a concentração de indivíduos nas classes de altura superiores ( $h \geq 5$  m), por sua vez, foi de aproximadamente 19% do número total de indivíduos amostrados (FIGURA 9D). Na classe inferior de altura ( $h < 3$  m), predominaram as espécies arbustivas *C. adamantium*, *F. polymorpha* e *M. cinerascens*, além das espécies arbóreas *C. scabra*, *P. sessilis* e *M. umbellata*. Nas classes intermediárias ( $h \geq 3$  e  $< 5$  m), as espécies mais representativas foram *C. scabra*, *M. umbellata*, *V. discolor* e *P. sessilis*. Nas classes superiores ( $h \geq 5$  m), por sua vez, predominaram *V. discolor*, *C. sellowianum*, *C. scabra*, *M. umbellata* e *G. klotzschiana*.

#### 2.4.3 Domínios ecológicos

A comunidade avaliada foi composta predominantemente por espécies relacionadas aos domínios ecológicos da Mata Atlântica e do Cerrado. Do total de espécies amostradas, 29 ocorrem no domínio ecológico da Mata Atlântica (i.e., 100%), dentre as quais, 22 (75,86%) são compartilhadas com o domínio ecológico do Cerrado *sensu lato*, 13 (44,83%) são compartilhadas com o domínio ecológico do Bioma Pampa, 10 (34,48%) são compartilhadas com o domínio ecológico da Caatinga, 7 (24,13%) são compartilhadas com o domínio ecológico da Amazônia e 6 (20,69) são compartilhadas com o domínio ecológico do Bioma Pantanal (FIGURA 10).

FIGURA 10 – DOMÍNIOS ECOLÓGICOS DE OCORRÊNCIA DAS ESPÉCIES ARBÓREO-ARBUSTIVAS ASSOCIADAS AO PROCESSO DE COLONIZAÇÃO FLORESTAL EM UM REMANESCENTE CAMPESTRE NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA, PARANÁ



FONTE: O autor (2022).

NOTA: O gráfico de barras inferior representa o número total de espécies que ocorrem em cada domínio ecológico. O gráfico de barras superior representa a quantidade de espécies que são compartilhadas em cada intersecção entre os diferentes domínios ecológicos. Os pontos conectados no painel inferior indicam quais domínios ecológicos são considerados em cada intersecção.

As espécies exclusivas do domínio fitogeográfico da Mata Atlântica representaram 13,79% do total de espécies amostradas, sendo elas: *I. microdonta*, *P. sessilis*, *P. angustifolia* e *P. axillaris*. Do mesmo modo, as espécies com ampla distribuição geográfica, com ocorrência em todos os domínios fitogeográficos, também representaram 13,79% do total de espécies amostradas, quais sejam: *A. triplinervia*, *C. sylvestris*, *C. fissilis* e *C. speciosa*.

## 2.5 DISCUSSÃO

Em toda a região de abrangência dos campos sul-brasileiros, a presença de elementos lenhosos ocorrendo em meio a matriz herbácea é um fenômeno comum (MÜLLER *et al.*, 2012a). Um argumento amplamente empregado para explicar a ocorrência de espécies lenhosas sobre os campos é a suposição de que estes são artefatos antropogênicos, ou seja, representam um tipo de vegetação em estágio inicial de regeneração após o corte da floresta (PILLAR; VÉLEZ, 2010). Entretanto, sabe-se atualmente com base em estudos paleopolínicos (BEHLING; PILLAR,

2007), que a presença de elementos lenhosos em áreas originalmente ocupadas por campos nativos é fruto do processo histórico de expansão florestal que tem ocorrido ao longo dos séculos, o qual tem sido impulsionado por mudanças climáticas (MÜLLER *et al.*, 2012a; BLANCO *et al.*, 2014), ao mesmo tempo em que tem sido reprimido por práticas tradicionais de manejo da terra relacionadas ao pastoreio extensivo e ao uso do fogo como ferramenta de manejo (PILLAR; QUADROS, 1997).

Em estudo realizado no Parque Nacional de São Joaquim, em Santa Catarina, Sühs, Giehl e Peroni (2020) reportaram um processo de adensamento de arbustos em locais onde o manejo tradicional foi suprimido, causando a perda da vegetação campestre no intervalo de 30 anos. Segundo os autores, a interrupção das práticas tradicionais de manejo resultou na substituição dos campos nativos por densos vassourais, predominantemente formados por *Baccharis uncinella* DC., um arbusto nativo da família Asteraceae comum nos campos subtropicais de altitude no sul do Brasil. Padrão semelhante de ocupação da matriz campestre por espécies lenhosas também foi encontrado em outros estudos realizados nos estados de SC e RS (e.g. OLIVEIRA; PILLAR, 2004; MÜLLER *et al.*, 2012b; GUIDO; SALENGUE; DRESSENO, 2017; SCHINESTOCK; MÜLLER; PILLAR, 2019). Neste estudo, ao contrário do padrão frequentemente observado, embora tenha ocorrido a presença de espécies arbustivas associadas ao processo de invasão lenhosa da matriz campestre, as árvores representaram a forma de vida predominante, o que pode ser sugestivo de um estágio de ocupação mais antigo, uma vez que Oliveira e Pillar (2004) descreveram que a ocupação dos campos parece seguir uma tendência direcional iniciada com o estabelecimento de arbustos seguida da colonização arbórea posterior.

A família botânica que mais contribuiu para a riqueza total de espécies observada neste estudo foi a família Asteraceae, que representa um conjunto de espécies com elevada capacidade de colonização de ambientes abertos. A espécie da família Asteraceae com maior importância relativa foi *V. discolor*, que é uma árvore pioneira de rápido crescimento com sementes dispersas pelo vento. Em ecossistemas florestais subtropicais do bioma Mata Atlântica, *V. discolor* desempenha um importante papel na cicatrização de clareiras e na sucessão ecológica, sendo considerada uma espécie indicadora de estágios iniciais de

sucessão florestal no estado do Paraná (CONSELHO NACIONAL DO MEIO AMBIENTE - CONAMA, 1994).

Ainda que as espécies da família Asteraceae representem o principal grupo de espécies responsável pela transformação dos campos sul-brasileiros em ecossistemas lenhosos, a ocupação do remanescente campestre estudado foi liderada pela espécie *C. scabra*, que é uma árvore característica de fragmentos de Mata Atlântica em estágio inicial de regeneração (PIVELLO *et al.*, 2006). De fato, Marcílio-Silva *et al.* (2015) já haviam destacado a importância de *C. scabra* como planta facilitadora em ecótonos de florestas e campos no Parque Estadual de Vila Velha. Entretanto, a invasão lenhosa não esteve associada apenas a presença de espécies pioneiras típicas. Nesse sentido, destaca-se a presença de *M. umbellata*, a segunda espécie com maior importância relativa neste estudo. A importância do gênero *Myrsine* para a expansão florestal sobre os campos planálticos sul-brasileiros data desde tempos remotos. Behling *et al.* (2004) observaram que no Holoceno Superior houve aumento pronunciado na representação de *Myrsine* no testemunho palinológico em Cambará do Sul (RS), que foi negativamente correlacionado com a concentração de carvão, indicando que a diminuição na frequência do fogo favoreceu a ocupação dos campos nativos por este gênero botânico.

Apesar da riqueza florística encontrada neste estudo, poucas espécies tiveram a capacidade de se tornarem abundantes na comunidade, condição que foi refletida na elevada concentração dos valores de importância relativa. Do mesmo modo, o índice de Shannon e a Equabilidade de Pielou também apresentaram valores relativamente baixos, que é reflexo da dominância ecológica de *C. scabra*, *M. umbellata* e *V. discolor*, que juntas representaram aproximadamente 57% do valor de importância total da comunidade.

A estrutura diamétrica seguiu o padrão de distribuição exponencial negativo “J-invertido” de distribuição dos indivíduos em classes de diâmetro, que é o padrão de distribuição esperado para comunidades em regeneração contínua. Assim, pode-se concluir que a comunidade estudada apresenta estoque regenerativo associado à ocorrência de um fluxo contínuo de recrutamento. Além disso, a distribuição diamétrica, em formato de “J-invertido”, indica que a comunidade apresenta populações de espécies com idades variadas. Em relação à estrutura hipsométrica, as classes centrais tenderam a apresentar maior abundância de indivíduos, que é um padrão comum observado em florestas da região da Floresta Ombrófila Mista

(PSCHEIDT *et al.*, 2018). A partir da análise dos dados estruturais da comunidade, é possível inferir que a invasão lenhosa sobre o remanescente campestre estudado apresenta potencial para provocar uma mudança no estado do ecossistema, uma vez que não foram encontradas lacunas nas classes inferiores de diâmetro capazes de induzir uma redução no processo de recrutamento de indivíduos entre classes. Desse modo, na medida em que os indivíduos de classes menores se desenvolvem para ocupar as classes subsequentes, as classes inferiores são reabastecidas com novos indivíduos, garantindo o desenvolvimento da comunidade lenhosa.

A predominância de espécies compartilhadas com o domínio fitogeográfico do Cerrado demonstra a importância deste bioma na formação da paisagem da região de estudo. De fato, Silva (2009), ao reconstituir a paisagem paleogeográfica do Pleistoceno Terminal da área do entorno do PEVV sob a ótica da Teoria dos Refúgios Florestais, verificou que a região dos Campos Gerais do Paraná teria abrigado refúgios vegetacionais de Cerrado ao longo do Quaternário. No entanto, os exemplares de Cerrado presentes no PEVV não se encontram dispostos de maneira típica a ponto de o parque ser considerado um reduto de Cerrado subtropical, mas são, contudo, indicadores de que no passado a região era tropicalizada (SILVA, 2009) e que este bioma exerceu forte influência na constituição da biota da região dos Campos Gerais do Paraná (RITTER, 2008).

## 2.6 CONCLUSÕES

Os resultados demonstraram que, apesar da riqueza observada, poucas espécies tiveram a capacidade de se tornarem abundantes na comunidade, condição que foi refletida na elevada concentração dos valores de importância e nos índices relativamente baixos de diversidade de Shannon e de equabilidade de Pielou. O perfil florístico encontrado, de um modo geral, demonstrou equilíbrio em relação às síndromes de dispersão e grupos ecológicos, com leve predominância de espécies zoocóricas e não-pioneiras. A análise estrutural da comunidade indicou a formação de estoque regenerativo associado à ocorrência de um fluxo contínuo de recrutamento. Em relação à distribuição fitogeográfica das espécies, a predominância de espécies compartilhadas com o domínio ecológico do Cerrado demonstrou a importância deste bioma na formação da paisagem da região de estudo.

## 2.7 REFERÊNCIAS

- ALVARES, C. A. *et al.* Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**. Berlin, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2014.
- BEHLING, H. *et al.* 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**, v. 203, p. 277-297, 2004.
- BEHLING, H. *et al.* Late-Holocene fire history in a forest-grassland mosaic in southern Brazil: Implications for conservation. **Applied Vegetation Science**, v. 10, p. 81-90, 2007.
- BEHLING, H. Investigations into the Late Pleistocene and Holocene History of Vegetation and Climate in Santa-Catarina (S Brazil). **Vegetation History and Archaeobotany**, v. 4, n. 3, p. 127–152, 1995.
- BEHLING, H. Late Quaternary vegetation, climate and fire history of the Araucaria forest and campos region from Serra Campos Gerais, Paraná State (South Brazil). **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 97, n. 1-2, p. 109-121, 1997.
- BEHLING, H. South and southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: a synthesis. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 177, p. 19-27, 2002.
- BEHLING, H.; BAUERMANN, S. G., NEVES, P. C. Holocene environmental changes from the São Francisco de Paula region, southern Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 14, p. 631-639, 2001.
- BEHLING, H.; PILLAR V. D. Late Quaternary vegetation, biodiversity and fire dynamics on the Southern Brazilian highland and their implication for conservation and management of modern Araucaria forest and grassland ecosystems. **Philosophical Transactions Royal Society B**, v. 362, p.243-251, 2007.
- BLANCO, C. C. *et al.* Feedbacks between vegetation and disturbance processes promote long-term persistence of forest–grassland mosaics in south Brazil. **Ecological Modelling**, v. 291, p. 224-232, 2014.
- BRAZIL FLORA GROUP. **Brazilian Flora 2020 project - Projeto Flora do Brasil 2020**. v393.274. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Dataset/Checklist. 2021.
- BUDOWSKI, G. Distribution of tropical american rain forest species in the light of successional processes. **Turrialba**, v. 15, n.1, p. 40-42, 1965.
- CARVALHO, G. **flora**: tools for Interacting with the Brazilian Flora 2020. R package version 0.3.4. 2020.

CHAO, A. *et al.* Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. **Ecological Monographs**, v. 84, p. 45–67, 2014.

CONSELHO NACIONAL DO MEIO AMBIENTE - CONAMA. Resolução nº 2: Define formações vegetais primárias e estágios sucessionais de vegetação secundária, com finalidade de orientar os procedimentos de licenciamento de exploração da vegetação nativa no Estado do Paraná. Brasília. **Diário Oficial**, v. 59, p. 4513-4514. 1994.

DELIGNETTE-MULLER, M. L.; DUTANG, C. fitdistrplus: an R package for fitting distributions. **Journal of Statistical Software**, v. 64, n. 4, p. 1-34, 2015.

FERREIRA, IGOR C. **florestal**: results for forest inventory. R package version 0.1.0. Brasilia, Brazil. 2020.

GALVÃO, F.; AUGUSTIN, C. A Gênese Dos Campos Sulinos. **Floresta**, v. 41, p. 191–200, 2011.

GEHLENBORG, N. **UpSetR**: a more scalable alternative to Venn and Euler diagrams for visualizing intersecting sets. R package version 1.4.0. 2019.

GUIDO, A.; SALENGUE, E.; DRESSENO, A. Effect of shrub encroachment on vegetation communities in Brazilian forest grassland mosaics. **Perspectives in Ecology and Conservation**, v. 15, n. 1, p. 52–55, 2017.

HSIEH, T. C.; MA, K. H.; CHAO, A. iNEXT: an R package for interpolation and extrapolation of species diversity (Hill numbers). **Methods in Ecology and Evolution**, v. 7, p. 1451- 1456, 2016.

INSTITUTO AMBIENTAL DO PARANÁ - IAP. **Plano de manejo do Parque Estadual de Vila Velha**. Curitiba, 2004.

KOVALSYKI, B. **Histórico e comportamento do fogo no Parque Estadual de Vila Velha, Paraná, Brasil**. 148 f. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal) – Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2020.

MARCILIO-SILVA, V. *et al.* Nurse abundance determines plant facilitation networks of subtropical forest-grassland ecotone. **Austral Ecology**, v. 40, n. 8, p. 898–908, 2015.

MEYER, D. *et al.* **e1071**: misc functions of the Department of Statistics, Probability Theory Group (Formerly: E1071), TU Wien. R package version 1.7-3. 2019.

MORO, R. S.; MILAN, E.; MORO, R. F. Biodiversidade do estrato herbáceo-arbustivo em capões no Parque Estadual de Vila Velha, Ponta Grossa, Paraná. **Biodiversidade Brasileira**, v. 2, n. 2, p. 102-112, 2012.

MÜLLER-DOMBOIS, D.; ELLENBERG, H. **Aims and of vegetation ecology**. New York: John Wiley & Sons, 1974. 547 p.

MÜLLER, S. C. *et al.* South Brazilian Forest-Grassland Ecotones: dynamics affected by climate, disturbance, and woody species traits. In: MYSTER, R. (Ed.). **Ecotones Between Forest and Grassland**. Springer, New York, 167–187, 2012a.

MÜLLER, S. C. *et al.* Woody species patterns at forest grassland boundaries in southern Brazil. **Flora (Jena)**, v. 207, p. 586-598, 2012b.

OKSANEN, J. *et al.* **vegan**: community ecology package. R package version 2.5-6.

OLIVEIRA, J. M.; PILLAR, V. D. Vegetation dynamics on mosaics of Campos and Araucaria forest between 1974 and 1999 in Southern Brazil. **Community Ecology**, v. 5, n. 2, p. 197–202, 2004.

PILLAR, V. D.; QUADROS, F. L. F. Grassland-forest boundaries in Southern Brazil. **Coenose**, v. 12, p. 119-126, 1997.

PILLAR, V. D.; VÉLEZ, E. Extinção dos Campos Sulinos em unidades de conservação: um fenômeno natural ou um problema ético? **Natureza & Conservação**, v. 8, p. 84-88, 2010.

PIVELLO, V. R. *et al.* Chuva de sementes em fragmentos de Floresta Atlântica (São Paulo, SP, Brasil), sob diferentes situações de conectividade, estrutura florestal e proximidade da borda. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 20, n. 4, p. 845-859, 2006.

PSCHEIDT, F. *et al.* Efeito de borda como fonte da heterogeneidade do componente arbóreo em uma Floresta com Araucárias no Sul do Brasil. **Ciência Florestal**, v. 28, n. 2, p. 601-612, 2018.

R CORE TEAM. **R**: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2019.

RITTER, L. M. O. **Composição florística e aspectos físicos do Cerrado nos Campos Gerais, Paraná**. Dissertação (mestrado). Universidade Estadual de Ponta Grossa – UEPG, Ponta Grossa, 2008.

SCHINESTOCK, C. F.; MÜLLER, S. C.; PILLAR, V. D. Padrões espaciais da vegetação lenhosa associados ao processo de expansão da Floresta com Araucária sobre Campos excluídos de manejo. **Neotropical Biology and Conservation**, v. 14, n. 4, p. 411-429, 2019.

SILVA, P. A. H. **Cerrados, campos e araucárias**: a teoria dos refúgios florestais e o significado paleogeográfico da paisagem do Parque Estadual de Vila Velha, Ponta Grossa – Paraná. 160 f. Dissertação (mestrado) – Setor de Ciências da Terra, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2009.

SÜHS, R. B.; GIEHL, E. L. H.; PERONI, N. Preventing traditional management can cause grassland loss within 30 years in southern Brazil. **Scientific Reports**, v. 10, n. 783, 2020.

VAN DER PIJL, L. **Principles of dispersal in higher plants.** 2. Ed. New York: Springer-Verlang, 1972. 162p.

### 3 MECANISMOS DE NUCLEAÇÃO PROMOVEM A EXPANSÃO DA FLORESTA COM ARAUCÁRIA EM UM ECÓTONO CAMPO-FLORESTA NO SUL DO BRASIL

#### 3.1 RESUMO

A compreensão dos mecanismos associados à expansão florestal tem ampla implicação para a conservação da biodiversidade e manejo dos mosaicos campo-floresta no sul do Brasil. Com o objetivo de compreender os mecanismos ecológicos que conduzem o processo de expansão florestal em um ecótono campo-floresta excluído do fogo, foram analisadas a estrutura espacial e os padrões de coocorrência entre as espécies, formas de vida, grupos ecológicos e síndromes de dispersão. Os resultados demonstraram clara evidência de que o processo de expansão florestal esteve fortemente associado à ocorrência de mecanismos de nucleação mediados tanto pelo efeito poleiro quanto pela facilitação. O efeito poleiro demonstrou ser particularmente relevante para a expansão das espécies florestais zoocóricas, as quais são atraídas pela recompensa fornecida pelos frutos das espécies lenhosas que conseguiram se estabelecer previamente na matriz campestre. Por outro lado, a facilitação demonstrou ser um importante mecanismo para a nucleação de espécies não-zoocóricas, as quais apresentaram distribuição agregada em função do efeito facilitador. Além dos mecanismos de nucleação, as interações intra e interespecíficas também foram importantes para a estruturação e montagem da comunidade lenhosa durante a expansão florestal, indicando que determinadas espécies possuem a capacidade de influenciar a composição taxonômica ao seu redor por meio de associações positivas e negativas de coocorrência.

Palavras-chave: campos, floresta com araucária, expansão florestal, interações ecológicas.

#### 3.2 INTRODUÇÃO

A paisagem do planalto meridional brasileiro é formada por um complexo mosaico vegetacional (INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA – IBGE, 2012). As encostas são recobertas pela Mata Atlântica *stricto sensu* e, na medida em que a altitude aumenta, a floresta com araucária passa a ser o tipo de

vegetação predominante. Nas áreas suavemente onduladas do planalto, a floresta com araucária associa-se com as formações campestres. A coexistência dessas comunidades vegetais tão distintas quanto as suas origens fitogeográficas e exigências climáticas e ecológicas têm fascinado estudiosos desde as primeiras expedições botânicas pela região nos séculos XIX e XX. O fascínio dos ecologistas pela paisagem do planalto meridional se deve especialmente ao fato de que em sua maior parte as transições entre florestas e campos acontecem de forma abrupta na paisagem, sem a ocorrência evidente de variações ambientais que as justifiquem (RAMBO, 1956; KLEIN, 1975). Conjecturas sobre os processos formadores deste grande ecótono biogeográfico e ecológico têm sido postuladas, com destaque para o trabalho do naturalista Balduino Rambo, que já nos primórdios da década de 1950 formulou hipóteses até hoje vigentes sobre os processos formadores da vegetação e da paisagem do planalto sul-brasileiro. Rambo (1956), baseado em evidências fitogeográficas, foi um dos pioneiros a associar a atual configuração vegetacional do Sul do Brasil com alterações climáticas passadas. Nesse sentido, Rambo sugeriu que em época anterior o clima da região foi mais seco, gerando uma paisagem dominada por vegetação campestre. Em um período posterior, Rambo presumiu que o clima tornou-se mais úmido possibilitando o avanço gradual das florestas sobre os campos, condição que prevalece até hoje. As hipóteses de Rambo foram confirmadas mais tarde nos estudos fitogeográficos de Klein (1975, 1984), que além de concordar com as ideias de Rambo, identificou a existência de rotas migratórias da flora no sul do Brasil.

Recentemente, estudos paleoecológicos e paleoambientais realizados no Planalto Sul-Brasileiro (e.g. BEHLING, 1995; 1997; 2002; BEHLING; BAUERMANN; NEVES, 2001; BEHLING *et al.*, 2004) comprovaram que, de fato, a dinâmica temporal da vegetação foi marcada por alterações no domínio entre florestas e campos. Em síntese, quatro períodos climáticos distintos foram reconhecidos desde o final do Pleistoceno. Entre cerca de 42.000a 10.000 anos antes do presente (AP), os campos eram dominantes na paisagem da região, indicando a ocorrência de um clima frio e seco. Após 10.000 anos AP, as temperaturas aumentaram, mas ainda não houve a expansão da floresta com araucária, uma vez que o clima permanecera seco. Após a metade do holoceno, cerca de 4.000 AP, o clima se tornou mais úmido, permitindo a lenta expansão da floresta, principalmente ao longo dos rios. A velocidade da expansão aumentou após 1.500-1.000 AP, provocando uma

substituição mais intensa dos campos pela vegetação florestal, formando áreas maiores de cobertura florestal contínua sobre o planalto (BEHLING *et al.*, 2004; BEHLING; PILLAR, 2007; BEHLING *et al.*, 2007). No entanto, apesar da tendência de expansão, a área atual ocupada pela floresta com araucária (incluindo as áreas já desmatadas após a colonização europeia) é possivelmente menor do que o seu potencial climático, uma vez que a ocorrência de distúrbios, como a herbivoria e o fogo, fazem parte da dinâmica natural dos campos retardando a expansão da floresta (PILLAR; VÉLEZ, 2010; OVERBECK *et al.*, 2007).

Indiscutivelmente, o fogo é o principal filtro ambiental que impede o recrutamento de espécies florestais em áreas campestres. Entretanto, as evidências mais fortes do papel do fogo na dinâmica dos mosaicos campo-floresta vêm de áreas onde houve a supressão dos incêndios por longos períodos. Sob a exclusão do fogo, as espécies florestais podem ter sucesso em se estabelecer em áreas campestres próximas a borda (MÜLLER *et al.*, 2012). Uma vez que as espécies lenhosas conseguem se inserir na matriz campestre, elas podem atuar como fonte de atração para outras espécies florestais, dando início à formação de manchas florestais. Esse fenômeno é conhecido como nucleação (YARRANTON; MORRISON, 1974). O mecanismo de nucleação é geralmente atribuído a dois fatores: as árvores fornecem poleiros para os frugívoros, que aumentam a deposição de sementes (efeito poleiro) e as copas das árvores melhoram as condições ambientais, o que facilita o estabelecimento das plântulas (efeito facilitador) (FUJITA, 2016).

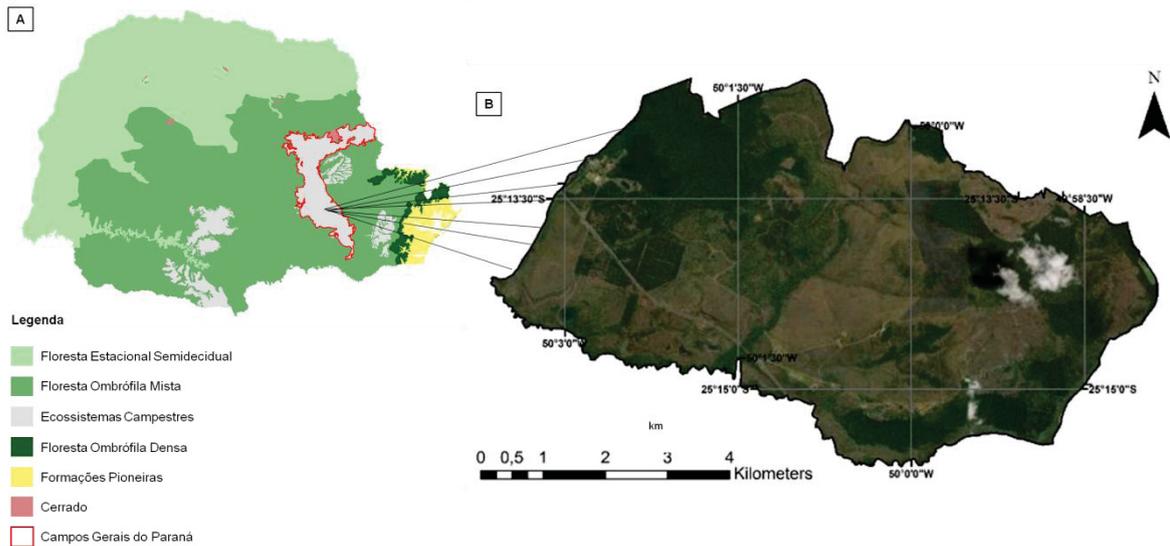
Embora diferentes autores tenham estudado o processo de colonização dos ecossistemas campestres por espécies lenhosas e a expansão florestal no planalto sul-brasileiro (e.g. OLIVEIRA; PILLAR, 2004; DUARTE *et al.*, 2006; MARCÍLIO-SILVA *et al.*, 2015; DALLABRIDA *et al.*, 2017; GUIDO; SALENGUE; DRESSENO, 2017; SCHINESTOCK; MÜLLER; PILLAR, 2019; SÜHS; GIEHL; PERONI, 2020), ainda foi demonstrada a importância relativa dos efeitos poleiro e facilitador separadamente. Desse modo, este estudo teve por objetivo compreender os mecanismos ecológicos que conduzem o processo de expansão florestal em um ecótono campo-floresta excluído do fogo.

### 3.3 MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.3.1 Caracterização da área de estudo

O presente estudo foi realizado no Parque Estadual de Vila Velha (PEVV), que fica localizado no município de Ponta Grossa, estado do Paraná, Brasil (Latitude: 25° 13' 30" S, Longitude: 50° 0' 0" O) (FIGURA 11). O PEVV está inserido na ecorregião das matas úmidas de araucária (araucaria moist forest), que pertence ao reino biogeográfico neotropical e ao bioma global das florestas tropicais e subtropicais úmidas de folha larga (OLSON et al., 2001). Os principais tipos de vegetação presente no PEVV são os campos e a Floresta Ombrófila Mista (Floresta com Araucária). O clima da região é do tipo Cfb, de acordo com a classificação climática de Köppen (ALVARES et al., 2014). O PEVV é uma unidade de conservação de proteção integral com área de 3.803 ha (SILVA et al., 2016), que foi instituída pela Lei Estadual nº 1.292, de 12 de outubro de 1953 (PARANÁ, 1953), com o objetivo de conservar os remanescentes da vegetação original dos Campos Gerais do Paraná (INSTITUTO AMBIENTAL DO PARANÁ - IAP, 2004). Na época de sua criação, o PEVV abrigava área de 3.122 ha, tendo sua área aumentada para o tamanho atual no ano de 2002, conforme o Decreto Estadual nº 5.767, de 5 de junho de 2002 (PARANÁ, 2002).

FIGURA 11 – FORMAÇÕES VEGETACIONAIS DO ESTADO DO PARANÁ (A) E LOCALIZAÇÃO DO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA (B).



FONTE: Elaborado pelo autor (2022) com base em: (a) Maack (1948).

### 3.3.2 Desenho amostral e coleta de dados

A vegetação foi caracterizada por meio da instalação de cinco transectos permanentes de 50 m de largura por 100 m de comprimento (subdivididos em 20 parcelas de 250 m<sup>2</sup> - 10 x 25 m), distribuídos de modo aleatório sobre uma área de ecótono campo-floresta, a qual foi mapeada no Plano de Manejo do PEVV (INSTITUTO AMBIENTAL DO PARANÁ - IAP, 2004) como Vegetação de Transição Estepe-Savana.

Em cada parcela, os dados da vegetação lenhosa foram coletados de acordo com critério de inclusão de DAP (diâmetro a altura do peito, medido a 1,30 m do solo) igual ou superior a 3 cm. As espécies foram identificadas no campo ou coletadas para posterior identificação. A identificação das espécies foi realizada com auxílio de literatura especializada e/ou consultas a especialistas. Os nomes científicos foram conferidos e atualizados por meio do pacote 'flora' (CARVALHO, 2020), que corrige nomes com erros, substitui as sinonímias botânicas pelo nome válido e obtém informações taxonômicas para um vetor de nomes consultando o banco de dados do *Brazilian Flora 2020 Dataset* (BRAZIL FLORA GROUP, 2021).

### 3.3.3 Análise dos dados

As espécies foram classificadas em duas formas de vida distintas, onde: i) Árvore (AV) - planta lenhosa que ramifica acima de 0,5 m de altura com a formação de copa bem definida na porção superior do tronco; ii) Arbusto (AB) - planta lenhosa com um pequeno tronco que ramifica abaixo de 0,5 m de altura sem a formação de copa definida. As estratégias de dispersão, com base em Van Der Pijl (1972), foram classificadas em: i) Zoocóricas: indivíduos de espécies de frutos carnosos ou com outros elementos, que evidenciam a dispersão por animais; ii) Não-zoocóricas: indivíduos de espécies com frutos ou sementes aladas ou outros mecanismos para flutuação ou indivíduos de espécies com frutos deiscente. A categorização das espécies em grupos ecológicos, com base em Budowski (1965), foi definida em: i) Pioneiras: espécies típicas de ambiente luminoso como clareiras, bordas de florestas ou locais abertos; ii) Não-pioneiras: espécies típicas de ambiente sombreado, podendo permanecer no sub-bosque ou crescer e integrar o dossel da floresta como árvores emergentes.

A análise da estrutura espacial das espécies, formas de vida, grupos ecológicos e síndromes de dispersão foi realizada com base no Índice de Morisita Padronizado (*IMST*), modificado por Smith-Gill (1975) do Índice de Dispersão de Morisita (*IMOR*) (MORISITA, 1962). O *IMST* tem sido uma ferramenta importante em estudos ecológicos pelo fato de utilizar dados de contagem de indivíduos por amostras e por ser independente da densidade populacional (KREBS, 1999). O *IMST* foi introduzido por Smith-Gill (1975) como um aprimoramento ao *IMOR*, em que os valores de *IMOR* são rearranjados em uma escala que varia de -1 a +1. Para esse índice, o valor 0 representa a aleatoriedade, com limite de confiança entre -0,5 e +0,5 para distribuição aleatória. Desse modo, os valores de *IMST* maiores que +0,5 indicam distribuição espacial agregada e os menores que -0,5 indicam distribuição uniforme. Como os valores +0,5 e -0,5 são os limites do intervalo de confiança utilizados para rejeitar a hipótese nula de que os indivíduos estão aleatoriamente distribuídos na área, as distribuições agregadas e regulares são notadas pela rejeição da hipótese nula e não pelo valor intrínseco do índice. Adicionalmente, as fórmulas para calcular *IMST* utilizam os valores críticos dos Índices de Uniformidade (*MUNI*) e de Agregação (*MCLU*), além dos valores de

*IMOR*. As equações utilizadas para os cálculos são apresentadas na TABELA 3 a seguir:

TABELA 3 – EQUAÇÕES DE SUPORTE PARA O CÁLCULO DO ÍNDICE DE MORISITA PADRONIZADO.

Índice	Fórmula
Índice de dispersão de Morisita	$IMOR = n \left[ \frac{\sum xi^2 - \sum xi}{\sum xi^2 - \sum xi} \right]$
Índice de Uniformidade	$MUNI = \frac{\chi_{0,95}^2 - n + \sum xi}{\sum xi - 1}$
Índice de Agregação	$MCLU = \frac{\chi_{0,05}^2 - n + \sum xi}{\sum xi - 1}$

FONTE: Elaborado pelo autor (2022), com base em Smith-Gill (1975).

NOTA:  $n$  = número de amostras;  $xi$  = número de indivíduos em cada amostra;  $\chi_{0,95}^2$  = valor do qui-quadrado para tabela com  $n-1$  graus de liberdade, e 95% da área à direita da curva;  $\chi_{0,05}^2$  = valor do qui-quadrado para tabela com  $n-1$  graus de liberdade, e 5% da área à direita da curva; *IMOR* = Índice de Dispersão de Morisita; *MUNI* = Índice de Uniformidade; *MCLU* = Índice de Agregação.

A partir desses índices foi calculado o Índice de Morisita Padronizado (*IMST*) seguindo o raciocínio da TABELA 4:

TABELA 4 – CÁLCULO DO ÍNDICE DE MORISITA PADRONIZADO

Condição	Fórmula
Quando $IMOR \geq MCLU > 1,0$	$IMST = 0,5 + 0,5 \left( \frac{IMOR - MCLU}{n - MCLU} \right)$
Quando $MCLU > IMOR \geq 1,0$	$IMST = 0,5 \left( \frac{IMOR - 1}{MCLU - 1} \right)$
Quando $1,0 > IMOR > MUNI$	$IMST = -0,5 \left( \frac{IMOR - 1}{MUNI - 1} \right)$
Quando $1,0 > MUNI > IMOR$	$IMST = -0,5 + 0,5 \left( \frac{IMOR - MUNI}{MUNI} \right)$

FONTE: O autor (2022), com base em Smith-Gill (1975).

NOTA:  $n$  = número de amostras; *IMST* = Índice de Morisita Padronizado; *IMOR* = Índice de Dispersão de Morisita; *MUNI* = Índice de Uniformidade; *MCLU* = Índice de Agregação.

As associações entre as espécies e entre os estágios ontogenéticos foram analisadas por meio do modelo probabilístico de coocorrência de Veech (2013) (EQUAÇÃO 1) aplicado a uma matriz de presença/ausência das espécies nas parcelas:

$$P_j = \frac{C(N, j) * C(N - j, N_2 - j) * C(N - N_2, N_1 - j)}{C(N, N_2) * C(N, N_1)} \quad (1)$$

EM QUE:  $P_j$  = probabilidade de coocorrência entre pares de espécies;  $C(N, j)$  = número de maneiras que  $j$  unidades amostrais de coocorrência podem ser arranjadas entre as  $N$  unidades amostrais;  $C(N - j, N_2 - j)$  = número de maneiras pelas quais as unidades amostrais com apenas a espécie 2 podem ser organizadas entre aquelas que ainda não possuem as duas espécies;  $C(N - N_2, N_1 - j)$  = número de maneiras que as unidades amostrais com apenas a espécie 1 podem ser organizadas entre aquelas que não têm a espécie 2;  $C(N, N_2) * C(N, N_1)$  = número total de maneiras pelas quais as espécies 1 e 2 podem ser arranjadas entre  $N$  unidades amostrais sem considerar  $j$ .

A análise de coocorrência foi realizada por meio da função “cooccur()” no pacote cooccur disponível no *software* R (GRIFFITH; VECCH; MARSH, 2016). A função aplica o modelo probabilístico de coocorrência a um conjunto de espécies distribuídas entre um conjunto de locais de amostragem ou parcelas. O algoritmo calcula as frequências de coocorrência observadas e esperadas entre cada par de espécies. Sendo que, esta última é o produto da probabilidade de ocorrência das duas espécies multiplicada pelo número total de locais de amostragem, conforme EQUAÇÃO 2 a seguir:

$$E(N_{1,2}) = P(1) * P(2) * N \quad (2)$$

EM QUE:  $E(N_{1,2})$  = coocorrência esperada entre os pares de espécies analisados;  $P(1)$  = probabilidade de ocorrência da espécie 1;  $P(2)$  = probabilidade de ocorrência da espécie 2;  $N$  = número de amostras.

Por meio de análise combinatória, o modelo fornece a probabilidade de que duas espécies coocorram em uma frequência menor que (ou maior que) a frequência observada caso as duas espécies estivessem distribuídas de modo aleatório e independentemente uma da outra. Além disso, o modelo permite classificar associações entre as espécies como negativas (frequência de coocorrência significativamente menor do que o esperado pelo acaso), positivas (frequência de coocorrência significativamente maior do que o esperado pelo acaso) ou aleatórias (frequência de coocorrência esperada não significativamente diferente da frequência de coocorrência observada). As combinações de pares de espécies com coocorrência esperada  $< 1$  foram removidas da análise. Esse procedimento de filtragem é recomendado para retirar da análise as combinações de espécies que não apresentam dados de coocorrência suficientes para a formulação de generalizações robustas, permitindo maior destaque para as associações estatisticamente significativas entre as espécies (VEECH, 2013; GRIFFITH; VEECH; MARSH, 2016). Se um par de espécies não for classificado como positivo ou

negativo, então ele pode ser distribuído de forma verdadeiramente aleatória ou inclassificável devido ao baixo poder estatístico. Assim, associações verdadeiramente aleatórias foram definidas como aquelas que não se desviam significativamente de suas coocorrências esperadas (neste estudo utilizou-se um limiar de 0,1, mas qualquer proporção pode ser especificada para ser mais ou menos rigorosa).

Os estágios ontogenéticos foram definidos com base no DAP dos indivíduos. Assim, indivíduos com DAP < 5 cm foram classificados como indivíduos juvenis e indivíduos com DAP ≥ 5 cm foram classificados como indivíduos adultos.

Todas as análises foram realizadas no *software* R (R CORE TEAM, 2019), com auxílio das bibliotecas ‘vegan’ (OKSANEN et al., 2019), ‘flora’ (CARVALHO, 2020) e ‘cooccur’ (GRIFFITH; VECCH; MARSH, 2016).

### 3.4 RESULTADOS

Foram amostrados 595 indivíduos, pertencentes a 29 espécies diferentes (TABELA 5). A família botânica mais representativa foi Asteraceae (quatro spp.), seguida por Celastraceae, Euphorbiaceae, Lauraceae, Melastomataceae, Myrtaceae e Primulaceae, todas representadas por duas espécies cada.

TABELA 5 – COMPOSIÇÃO DE ESPÉCIES, FORMAS DE VIDA, SÍNDROMES DE DISPERSÃO, GRUPOS ECOLÓGICOS E DENSIDADE ABSOLUTA EM UM ECÓTONO CAMPO-FLORESTA NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA, PARANÁ

<b>Espécie</b>	<b>FV</b>	<b>SD</b>	<b>GE</b>	<b>DA</b>
<i>Clethra scabra</i> Pers.	AV	NZ	P	63,6
<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	AV	Z	NP	56,4
<i>Vernonanthura discolor</i> (Spreng.) H.Rob.	AV	NZ	P	21,2
<i>Palicourea sessilis</i> (Vell.) C.M.Taylor	AV	Z	NP	20,4
<i>Campomanesia adamantium</i> (Cambess.) O.Berg	AB	Z	P	14,4
<i>Miconia cinerascens</i> Miq.	AB	Z	NP	10,8
<i>Frangula polymorpha</i> Reissek	AB	Z	P	9,2
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	AV	Z	NP	6,4
<i>Styrax leprosus</i> Hook. & Arn.	AV	Z	NP	4,8
<i>Piptocarpha axillaris</i> (Less.) Baker	AV	NZ	P	3,2
<i>Lithraea molleoides</i> (Vell.) Engl.	AV	Z	P	2,8
<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	AV	Z	NP	2,4
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	AV	Z	NP	2,0
<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	AV	Z	NP	2,0
<i>Miconia sellowiana</i> Naudin	AV	Z	NP	2,0
<i>Monteverdia evonymoides</i> (Reissek) Biral	AV	Z	NP	2,0

Espécie	FV	SD	GE	DA
<i>Cinnamomum sellowianum</i> (Nees & Mart.) Kosterm.	AV	Z	NP	1,6
<i>Gymnanthes klotzschiana</i> Müll.Arg.	AV	NZ	NP	1,6
<i>Moquiniastrium polymorphum</i> (Less.) G. Sancho	AV	NZ	P	1,6
<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R.Br. ex Roem. & Schult.	AV	Z	P	1,6
<i>Piptocarpha angustifolia</i> Dusén ex Malme	AV	NZ	P	1,6
<i>Plenckia populnea</i> Reissek	AV	NZ	P	1,6
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	AV	NZ	NP	1,2
<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg.	AV	Z	NP	0,8
<i>Ceiba speciosa</i> (A.St.-Hil.) Ravenna	AV	NZ	NP	0,8
<i>Ocotea acutifolia</i> (Nees) Mez	AV	Z	NP	0,8
<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan	AV	NZ	P	0,4
<i>Ilex microdonta</i> Reissek	AV	Z	NP	0,4
<i>Jacaranda puberula</i> Cham.	AV	NZ	P	0,4

FONTE: O autor (2022).

NOTA: DA = densidade absoluta (indivíduos/ha); FV = forma de vida; AV = árvore; AB = arbusto; SD = síndrome de dispersão; GE = grupo ecológico; Z = zoocórica; NZ = não-zoocórica; P = pioneira; NP = não-pioneira.

Houve a predominância de populações com indivíduos com distribuição espacial agregada na área estudada, os quais representaram 89,66% do número de espécies e 97,65% do número total de indivíduos (TABELA 6). As exceções foram *M. coriacea* ( $p = 0,589$ ), *P. populnea* ( $p = 0,589$ ) e *S. romanzoffiana* ( $p = 0,099$ ), que apresentaram padrão de distribuição espacial aleatório, representando 10,34% das espécies e 2,35% do total de indivíduos. Igualmente, foi observada a predominância de indivíduos com padrão agregado de distribuição espacial em relação às síndromes de dispersão, grupos ecológicos e formas de vida.

TABELA 6 – ÍNDICES DE DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DAS ESPÉCIES ARBÓREO-ARBUSTIVAS, DAS SÍNDROMES DE DISPERSÃO, DOS GRUPOS ECOLÓGICOS E DAS FORMAS DE VIDA EM UM ECÓTONO CAMPO-FLORESTA NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA, PARANÁ

Espécie	IMOR	MCLU	MUNI	IMST	PCHISQ	PDE
<i>Campomanesia adamantium</i>	9,862	1,645	0,463	0,574	*	Agregado
<i>Cedrela fissilis</i>	19,000	12,284	-8,394	0,575	*	Agregado
<i>Cinnamomum sellowianum</i>	28,500	8,522	-5,263	0,706	*	Agregado
<i>Clethra scabra</i>	2,872	1,143	0,881	0,515	*	Agregado
<i>Frangula polymorpha</i>	8,336	2,026	0,146	0,557	*	Agregado
<i>Gymnanthes klotzschiana</i>	28,500	8,522	-5,263	0,706	*	Agregado
<i>Lithraea molleoides</i>	16,286	4,761	-2,131	0,610	*	Agregado
<i>Miconia cinerascens</i>	8,607	1,868	0,277	0,561	*	Agregado
<i>Miconia sellowiana</i>	22,800	6,642	-3,697	0,660	*	Agregado
<i>Myrcia splendens</i>	13,300	2,504	-0,253	0,599	*	Agregado
<i>Myrsine coriacea</i>	0,000	8,522	-5,263	-0,080	0,589	Aleatório
<i>Myrsine umbellata</i>	5,463	1,161	0,866	0,539	*	Agregado
<i>Palicourea sessilis</i>	5,007	1,451	0,624	0,532	*	Agregado

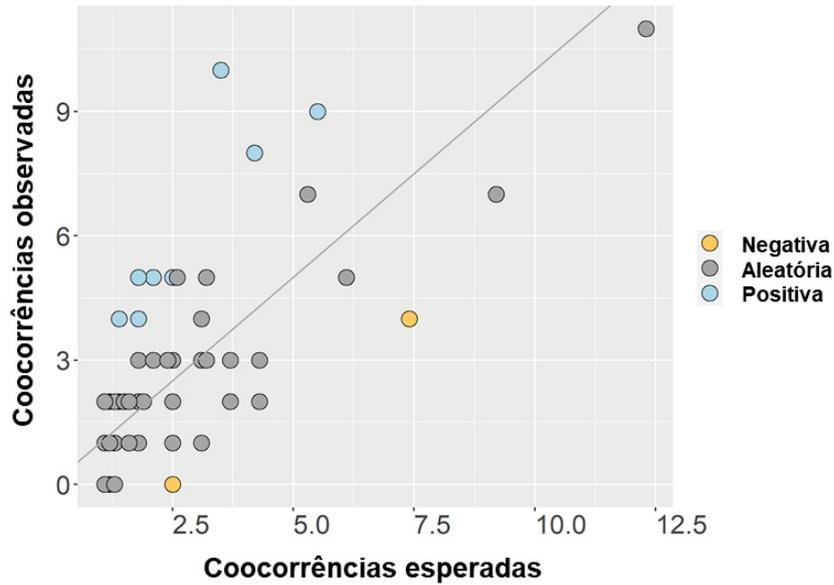
<b>Espécie</b>	<b>IMOR</b>	<b>MCLU</b>	<b>MUNI</b>	<b>IMST</b>	<b>PCHISQ</b>	<b>PDE</b>
<i>Piptocarpa axillaris</i>	14,250	4,224	-1,684	0,595	*	Agregado
<i>Plenckia populnea</i>	0,000	8,522	-5,263	-0,080	0,589	Aleatório
<i>Styrax leprosus</i>	11,227	3,052	-0,708	0,576	*	Agregado
<i>Syagrus romanzoffiana</i>	3,800	5,513	-2,758	0,310	0,099	Aleatório
<i>Vernonanthura discolor</i>	4,881	1,434	0,639	0,531	*	Agregado
<b>Síndrome de dispersão</b>	<b>IMOR</b>	<b>MCLU</b>	<b>MUNI</b>	<b>IMST</b>	<b>PCHISQ</b>	<b>PDE</b>
Zoocórica	2,702	1,064	0,946	0,514	*	Agregado
Não-zoocórica	2,029	1,093	0,922	0,508	*	Agregado
<b>Grupo ecológico</b>	<b>IMOR</b>	<b>MCLU</b>	<b>MUNI</b>	<b>IMST</b>	<b>PCHISQ</b>	<b>PDE</b>
Pioneira	1,858	1,077	0,935	0,506	*	Agregado
Não-pioneira	3,035	1,074	0,937	0,517	*	Agregado
<b>Forma de vida</b>	<b>IMOR</b>	<b>MCLU</b>	<b>MUNI</b>	<b>IMST</b>	<b>PCHISQ</b>	<b>PDE</b>
Arbustiva	4,834	1,265	0,778	0,532	*	Agregado
Arbórea	2,177	1,044	0,963	0,510	*	Agregado

FONTE: O autor (2022).

NOTA: IMOR = Índice de Morisita; MCLU = Índice de Agregação ou limite superior do Índice de Morisita esperado para uma distribuição aleatória; MUNI = índice de uniformidade ou limite inferior do Índice de Morisita esperado para uma distribuição aleatória; IMST = Índice de Morisita Padronizado; PCHISQ = probabilidade baseada no teste  $\chi^2$  para a hipótese nula da expectativa aleatória; PDE = padrão de distribuição espacial. \* p-value < 0,05.

O modelo probabilístico de coocorrência das espécies encontrou 946 pares de combinações entre os indivíduos adultos (DAP  $\geq$  5 cm) e juvenis (DAP < 5 cm), dentre os quais 866 (91,54%) foram removidos da análise, uma vez que apresentaram expectativa de coocorrência inferior a 1. Sendo assim, dos 80 pares de combinações restantes e aptos a serem classificados, o modelo probabilístico de coocorrência indicou que a maioria (85%) dos pares encontrados apresentaram padrão aleatório de coocorrência (*i.e.*, frequência de coocorrência esperada não significativamente diferente da frequência de coocorrência observada) (FIGURA 12).

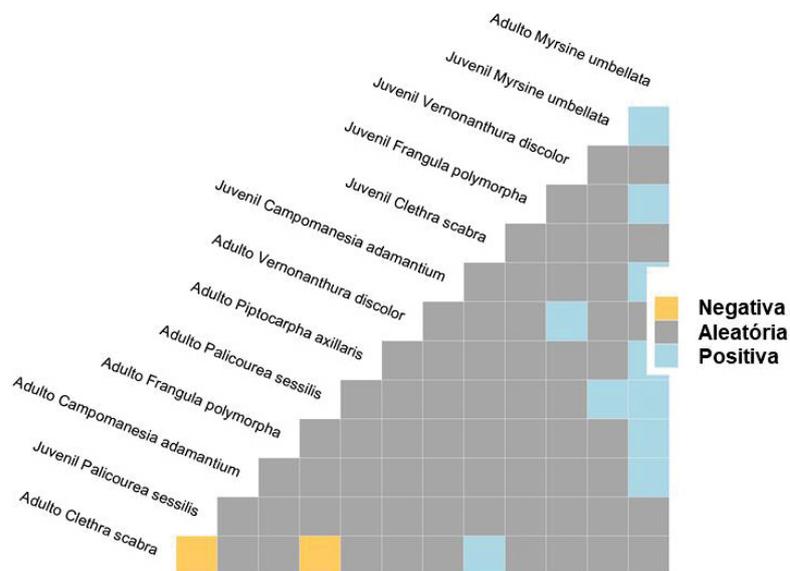
FIGURA 12 – COCORRÊNCIAS OBSERVADAS E ESPERADAS ENTRE AS ESPÉCIES ARBÓREO-ARBUSTIVAS EM UM ECÓTONO CAMPO-FLORESTA NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA, PARANÁ



FONTE: O autor (2022).

Dentre as associações não-aleatórias, que representaram 15% dos pares de combinações entre espécies, foram encontradas 10 associações positivas (*i.e.*, frequência de cocorrência significativamente maior do que o esperado pelo acaso) e duas associações negativas (*i.e.*, frequência de cocorrência significativamente menor do que o esperado pelo acaso) (FIGURA 13).

FIGURA 13 – ASSOCIAÇÕES SIGNIFICATIVAS ENTRE OS PARES DE ESPÉCIES ARBÓREO-ARBUSTIVAS EM UM ECÓTONO CAMPO-FLORESTA NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA, PARANÁ



FONTE: O autor (2022).

Os pares de espécies que apresentaram associação positiva na fase adulta foram: *C. adamantium* e *M. umbellata* ( $p = 0,04$ ), *F. polymorpha* e *M. umbellata* ( $p = 0,05$ ), *M. umbellata* e *P. sessilis* ( $p = 0,01$ ), *M. umbellata* e *P. axillaris* ( $p = 0,01$ ). Além disso, foram encontradas associações positivas entre indivíduos adultos e juvenis das espécies: *C. scabra* e *C. scabra* ( $p = 0,01$ ), *M. umbellata* e *C. adamantium* ( $p = 0,02$ ), *M. umbellata* e *F. polymorpha* ( $p = 0,02$ ), *M. umbellata* e *M. umbellata* ( $p = 0,01$ ), *P. sessilis* e *M. umbellata* ( $p = 0,03$ ), *V. discolor* e *V. discolor* ( $p = 0,01$ ). Por outro lado, as espécies que apresentaram associação negativa na fase adulta foram: *C. scabra* e *P. sessilis* ( $p = 0,03$ ). Do mesmo modo, foi observada associação negativa entre indivíduos adultos e juvenis de *C. scabra* e *P. sessilis* ( $p = 0,02$ ) (TABELA 7).

TABELA 7 – COCORRÊNCIAS SIGNIFICATIVAS ENTRE AS ESPÉCIES, SÍNDROMES DE DISPERSÃO, GRUPOS ECOLÓGICOS E FORMAS DE VIDA EM UM ECÓTONO CAMPO-FLORESTA NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA, PARANÁ

Espécie 1	Espécie 2	Obs	Esp	P	P_lt	P_gt	Direção
Adulto - <i>C. adamantium</i>	Adulto - <i>C. scabra</i>	2	4	0,08	0,07	0,99	Aleatória
Adulto - <i>C. adamantium</i>	Adulto - <i>M. umbellata</i>	5	3	0,04	0,99	0,04	Positiva
Adulto - <i>C. adamantium</i>	Adulto - <i>P. sessilis</i>	2	2	0,03	0,85	0,46	Aleatória
Adulto - <i>C. adamantium</i>	Adulto - <i>V. discolor</i>	1	2	0,03	0,40	0,90	Aleatória
Adulto - <i>C. adamantium</i>	Juvenil - <i>C. scabra</i>	0	1	0,02	0,28	1,00	Aleatória
Adulto - <i>C. adamantium</i>	Juvenil - <i>M. umbellata</i>	2	1	0,02	0,91	0,36	Aleatória
Adulto - <i>C. fissilis</i>	Adulto - <i>C. scabra</i>	2	1	0,02	1,00	0,37	Aleatória
Adulto - <i>C. sellowianum</i>	Adulto - <i>C. scabra</i>	0	1	0,02	0,14	1,00	Aleatória
Adulto - <i>C. scabra</i>	Adulto - <i>F. polymorpha</i>	3	3	0,05	0,65	0,71	Aleatória
Adulto - <i>C. scabra</i>	Adulto - <i>G. klotzschiana</i>	2	1	0,02	1,00	0,37	Aleatória
Adulto - <i>C. scabra</i>	Adulto - <i>L. molleoides</i>	3	2	0,03	1,00	0,22	Aleatória
Adulto - <i>C. scabra</i>	Adulto - <i>M. cinerascens</i>	3	3	0,05	0,65	0,71	Aleatória
Adulto - <i>C. scabra</i>	Adulto - <i>M. sellowiana</i>	1	1	0,02	0,63	0,86	Aleatória
Adulto - <i>C. scabra</i>	Adulto - <i>M. splendens</i>	4	3	0,05	0,92	0,35	Aleatória
Adulto - <i>C. scabra</i>	Adulto - <i>M. coriacea</i>	3	3	0,04	0,87	0,50	Aleatória
Adulto - <i>C. scabra</i>	Adulto - <i>M. umbellata</i>	11	12	0,22	0,33	0,84	Aleatória
Adulto - <i>C. scabra</i>	Adulto - <i>P. sessilis</i>	4	7	0,13	0,03	0,99	Negativa
Adulto - <i>C. scabra</i>	Adulto - <i>P. axillaris</i>	1	3	0,04	0,15	0,98	Aleatória
Adulto - <i>C. scabra</i>	Adulto - <i>P. populnea</i>	1	2	0,03	0,33	0,95	Aleatória
Adulto - <i>C. scabra</i>	Adulto - <i>S. leprosus</i>	1	3	0,04	0,15	0,98	Aleatória
Adulto - <i>C. scabra</i>	Adulto - <i>S. romanzoffiana</i>	1	3	0,05	0,07	0,99	Aleatória
Adulto - <i>C. scabra</i>	Adulto - <i>V. discolor</i>	7	9	0,16	0,15	0,95	Aleatória
Adulto - <i>C. scabra</i>	Juvenil - <i>C. adamantium</i>	2	4	0,07	0,15	0,97	Aleatória
Adulto - <i>C. scabra</i>	Juvenil - <i>C. scabra</i>	9	6	0,10	1,00	0,01	Positiva
Adulto - <i>C. scabra</i>	Juvenil - <i>F. polymorpha</i>	3	4	0,07	0,43	0,85	Aleatória
Adulto - <i>C. scabra</i>	Juvenil - <i>M. cinerascens</i>	3	4	0,07	0,43	0,85	Aleatória
Adulto - <i>C. scabra</i>	Juvenil - <i>M. splendens</i>	2	1	0,02	1,00	0,37	Aleatória

<b>Espécie 1</b>	<b>Espécie 2</b>	<b>Obs</b>	<b>Esp</b>	<b>P</b>	<b>P_It</b>	<b>P_gt</b>	<b>Direção</b>
Adulto - <i>C. scabra</i>	Juvenil - <i>M. umbellata</i>	5	6	0,11	0,32	0,88	Aleatória
Adulto - <i>C. scabra</i>	Juvenil - <i>P. sessilis</i>	0	3	0,04	0,02	1,00	Negativa
Adulto - <i>C. scabra</i>	Juvenil - <i>S. leprosus</i>	0	1	0,02	0,14	1,00	Aleatória
Adulto - <i>C. scabra</i>	Juvenil - <i>V. discolor</i>	3	4	0,08	0,25	0,93	Aleatória
Adulto - <i>F. polymorpha</i>	Adulto - <i>M. umbellata</i>	4	2	0,03	1,00	0,05	Positiva
Adulto - <i>F. polymorpha</i>	Adulto - <i>P. sessilis</i>	2	1	0,02	0,94	0,28	Aleatória
Adulto - <i>F. polymorpha</i>	Adulto - <i>V. discolor</i>	1	1	0,02	0,60	0,80	Aleatória
Adulto - <i>L. molleoides</i>	Adulto - <i>M. umbellata</i>	1	1	0,02	0,72	0,73	Aleatória
Adulto - <i>M. cinerascens</i>	Adulto - <i>M. umbellata</i>	3	2	0,03	0,95	0,23	Aleatória
Adulto - <i>M. cinerascens</i>	Adulto - <i>P. sessilis</i>	1	1	0,02	0,72	0,71	Aleatória
Adulto - <i>M. cinerascens</i>	Adulto - <i>V. discolor</i>	0	1	0,02	0,20	1,00	Aleatória
Adulto - <i>M. splendens</i>	Adulto - <i>M. umbellata</i>	3	2	0,03	0,95	0,23	Aleatória
Adulto - <i>M. splendens</i>	Adulto - <i>P. sessilis</i>	0	1	0,02	0,29	1,00	Aleatória
Adulto - <i>M. splendens</i>	Adulto - <i>V. discolor</i>	1	1	0,02	0,60	0,80	Aleatória
Adulto - <i>M. coriacea</i>	Adulto - <i>M. umbellata</i>	2	1	0,03	0,88	0,44	Aleatória
Adulto - <i>M. coriacea</i>	Adulto - <i>V. discolor</i>	1	1	0,02	0,72	0,72	Aleatória
Adulto - <i>M. umbellata</i>	Adulto - <i>P. sessilis</i>	8	4	0,07	1,00	0,01	Positiva
Adulto - <i>M. umbellata</i>	Adulto - <i>P. axillaris</i>	4	1	0,03	1,00	0,01	Positiva
Adulto - <i>M. umbellata</i>	Adulto - <i>P. populnea</i>	1	1	0,02	0,72	0,73	Aleatória
Adulto - <i>M. umbellata</i>	Adulto - <i>S. leprosus</i>	2	1	0,03	0,88	0,44	Aleatória
Adulto - <i>M. umbellata</i>	Adulto - <i>S. romanzoffiana</i>	2	2	0,03	0,77	0,58	Aleatória
Adulto - <i>M. umbellata</i>	Adulto - <i>V. discolor</i>	7	5	0,09	0,92	0,22	Aleatória
Adulto - <i>M. umbellata</i>	Juvenil - <i>C. adamantium</i>	5	2	0,04	1,00	0,02	Positiva
Adulto - <i>M. umbellata</i>	Juvenil - <i>C. scabra</i>	3	3	0,06	0,61	0,68	Aleatória
Adulto - <i>M. umbellata</i>	Juvenil - <i>F. polymorpha</i>	5	2	0,04	1,00	0,02	Positiva
Adulto - <i>M. umbellata</i>	Juvenil - <i>M. cinerascens</i>	3	2	0,04	0,89	0,35	Aleatória
Adulto - <i>M. umbellata</i>	Juvenil - <i>M. umbellata</i>	10	4	0,06	1,00	0,01	Positiva
Adulto - <i>M. umbellata</i>	Juvenil - <i>P. sessilis</i>	2	1	0,03	0,88	0,44	Aleatória
Adulto - <i>M. umbellata</i>	Juvenil - <i>V. discolor</i>	2	3	0,04	0,53	0,79	Aleatória
Adulto - <i>P. sessilis</i>	Adulto - <i>S. romanzoffiana</i>	1	1	0,02	0,72	0,71	Aleatória
Adulto - <i>P. sessilis</i>	Adulto - <i>V. discolor</i>	5	3	0,06	0,95	0,16	Aleatória
Adulto - <i>P. sessilis</i>	Juvenil - <i>C. adamantium</i>	2	1	0,02	0,90	0,37	Aleatória
Adulto - <i>P. sessilis</i>	Juvenil - <i>C. scabra</i>	2	2	0,03	0,72	0,61	Aleatória
Adulto - <i>P. sessilis</i>	Juvenil - <i>F. polymorpha</i>	2	1	0,02	0,90	0,37	Aleatória
Adulto - <i>P. sessilis</i>	Juvenil - <i>M. cinerascens</i>	1	1	0,02	0,63	0,78	Aleatória
Adulto - <i>P. sessilis</i>	Juvenil - <i>M. umbellata</i>	5	2	0,04	1,00	0,03	Positiva
Adulto - <i>P. sessilis</i>	Juvenil - <i>V. discolor</i>	2	2	0,03	0,85	0,46	Aleatória
Adulto - <i>P. axillaris</i>	Adulto - <i>V. discolor</i>	1	1	0,02	0,72	0,72	Aleatória
Adulto - <i>S. leprosus</i>	Adulto - <i>V. discolor</i>	1	1	0,02	0,72	0,72	Aleatória
Adulto - <i>S. romanzoffiana</i>	Adulto - <i>V. discolor</i>	0	1	0,02	0,20	1,00	Aleatória
Adulto - <i>V. discolor</i>	Juvenil - <i>C. adamantium</i>	1	2	0,03	0,50	0,86	Aleatória
Adulto - <i>V. discolor</i>	Juvenil - <i>C. scabra</i>	3	2	0,04	0,83	0,44	Aleatória
Adulto - <i>V. discolor</i>	Juvenil - <i>F. polymorpha</i>	2	2	0,03	0,82	0,50	Aleatória
Adulto - <i>V. discolor</i>	Juvenil - <i>M. cinerascens</i>	1	2	0,03	0,50	0,86	Aleatória
Adulto - <i>V. discolor</i>	Juvenil - <i>M. umbellata</i>	5	3	0,05	0,99	0,07	Aleatória
Adulto - <i>V. discolor</i>	Juvenil - <i>P. sessilis</i>	1	1	0,02	0,72	0,72	Aleatória
Adulto - <i>V. discolor</i>	Juvenil - <i>V. discolor</i>	5	2	0,03	1,00	0,01	Positiva

<b>Espécie 1</b>	<b>Espécie 2</b>	<b>Obs</b>	<b>Esp</b>	<b>P</b>	<b>P_It</b>	<b>P_gt</b>	<b>Direção</b>
Juvenil - <i>C. adamantium</i>	Juvenil - <i>M. umbellata</i>	2	1	0,02	0,94	0,28	Aleatória
Juvenil - <i>C. scabra</i>	Juvenil - <i>M. umbellata</i>	1	2	0,03	0,50	0,85	Aleatória
Juvenil - <i>C. scabra</i>	Juvenil - <i>V. discolor</i>	2	1	0,02	0,93	0,30	Aleatória
Juvenil - <i>F. polymorpha</i>	Juvenil - <i>M. umbellata</i>	2	1	0,02	0,94	0,28	Aleatória
Juvenil - <i>M. cinerascens</i>	Juvenil - <i>M. umbellata</i>	1	1	0,02	0,72	0,70	Aleatória
Juvenil - <i>M. umbellata</i>	Juvenil - <i>V. discolor</i>	1	1	0,02	0,64	0,76	Aleatória
<b>Síndrome de dispersão 1</b>	<b>Síndrome de dispersão 2</b>	<b>Obs</b>	<b>Esp</b>	<b>P</b>	<b>P_It</b>	<b>P_gt</b>	<b>Direção</b>
Não-zoocórica	Zoocórica	26	30	0,52	0,01	1	Negativa
<b>Grupo Ecológico 1</b>	<b>Grupo Ecológico 2</b>	<b>Obs</b>	<b>Esp</b>	<b>P</b>	<b>P_It</b>	<b>P_gt</b>	<b>Direção</b>
Não-pioneira	Pioneira	28	31	0,54	0,02	1	Negativa
<b>Forma de vida 1</b>	<b>Forma de vida 2</b>	<b>Obs</b>	<b>Esp</b>	<b>P</b>	<b>P_It</b>	<b>P_gt</b>	<b>Direção</b>
Arbórea	Arbustiva	15	15	0,26	1	1	Aleatória

FONTES: O autor (2022).

NOTA: Obs = valores observados de coocorrência; E = valores esperados de coocorrência obtidos pelo modelo probabilístico; Pj = probabilidade de coocorrência; P\_It = probabilidade da frequência de coocorrência ser significativamente menor do que o esperado pelo acaso; P\_gt = probabilidade da frequência de coocorrência ser significativamente maior do que o esperado pelo acaso; Direção = Direção da coocorrência.

Em relação à coocorrência de espécies com diferentes síndromes de dispersão, as espécies não-zoocóricas e zoocóricas apresentaram probabilidade de coocorrência menor do que o esperado pelo acaso, demonstrando associação negativa ( $p = 0,01$ ). Do mesmo modo, os grupos ecológicos seguiram padrão semelhante de coocorrência, uma vez que o número de parcelas onde foi registrada a coocorrência de espécies não-pioneiras e pioneiras foi significativamente inferior do que o esperado pelo acaso conforme o modelo probabilístico ( $p = 0,02$ ). Em relação às formas de vida, foi observada associação aleatória entre as espécies arbustivas e arbóreas.

### 3.5 DISCUSSÃO

A expansão florestal sobre ecossistemas campestres pode ocorrer sob certas condições ambientais, como clima úmido e baixo nível de distúrbios, mas os mecanismos ecológicos envolvidos nesse processo ainda não são bem compreendidos (PILLAR, 2003). Ao contrário do padrão que tem sido frequentemente observado (e.g. OLIVEIRA; PILLAR, 2004; MÜLLER et al., 2012; GUIDO; SALENGUE; DRESSENO, 2017; SCHINESTSK; MÜLLER; PILLAR, 2019), os resultados indicaram que as espécies lenhosas associadas ao processo de expansão florestal foram predominantemente arbóreas, com distribuição

relativamente equilibrada entre as síndromes de dispersão e grupos ecológicos. Estudos realizados nos campos subtropicais de altitude do Sul do Brasil têm reportado que em locais onde as práticas tradicionais de manejo foram interrompidas, os campos nativos têm sido substituídos por densos vassourais, predominantemente formados por *Baccharis uncinella* DC., um arbusto nativo da família Asteraceae disperso pelo vento. Entretanto, assim como neste estudo, a presença de espécies zoocóricas não-pioneiras também foi observada em paisagens mediterrâneas após o abandono de campos antigos, fenômeno que tem sido atribuído ao efeito poleiro (PAUSAS et al., 2006). Desse modo, é possível compreender o fato da vegetação associada ao processo de expansão florestal não seguir a trajetória tradicional de substituição das espécies pioneiras típicas por espécies tardias, bem como o aparecimento precoce de espécies sucessionais não-pioneiras dispersas por animais logo após a interrupção das práticas de manejo do solo.

No efeito poleiro, os elementos lenhosos pré-estabelecidos em áreas de campo mostram-se relevantes para a atração de agentes dispersores, principalmente aves frugívoras, aumentando a chuva de sementes sob suas copas (FUJITA, 2016). Estas aves engolem frutos de diferentes arbustos e árvores presentes em manchas florestais adjacentes aos campos e defecam e/ou regurgitam as sementes enquanto pousam em indivíduos lenhosos que lograram em se estabelecer e crescer na matriz campestre. Assim, a chuva de sementes e o recrutamento de plântulas resultante são altamente irregulares e amplamente restritos a ocorrência dos elementos lenhosos pré-existentes. Desse modo, o efeito poleiro é particularmente importante para a dispersão de espécies lenhosas zoocóricas, uma vez que está associado à oferta de locais para pouso, abrigo e alimento para a avifauna, conforme já destacado por Dallabrida et al. (2017) e Duarte et al. (2006).

Além do efeito poleiro na atração de agentes dispersores de sementes, a facilitação (*sensu* CONNELL; SLATYER, 1977) também é considerada um fator crítico para o processo de recrutamento e nucleação de espécies florestais na matriz campestre. A facilitação ocorre por meio de alterações microambientais sob a copa das árvores e arbustos pré-estabelecidos nas áreas de campo, o que pode promover a redução dos níveis de radiação solar e de evapotranspiração, mantendo assim, condições de umidade, temperatura e nutrientes mais favoráveis ao recrutamento do

que as áreas campestres abertas (FUJITA, 2016). Além disso, pelo fato da cobertura herbácea exigente de luz ser menor em comparação com os locais abertos devido ao sombreamento, a sobrevivência das plântulas arbóreo-arbustivas pode ser facilitada pela redução da competição, bem como pela redução da intensidade do fogo durante a ocorrência de incêndios devido a menor carga de material combustível. Confirmando a importância da facilitação durante o processo de expansão florestal, os resultados indicaram que as espécies pioneiras não-zoocóricas também apresentaram agregação espacial, padrão que pode ser atribuído ao efeito da facilitação na estruturação da comunidade, uma vez que se essas espécies não dependessem de tal interação ecológica, o esperado seria que as espécies dispersas por fatores abióticos (e.g. vento) apresentassem distribuição espacial aleatória. Embora não se enquadrem dentro do conceito de facilitação, objetos, como rochas e troncos, podem também modificar as condições microclimáticas e/ou proteger os elementos lenhosos contra o fogo e/ou danos físicos promovidos por animais, promovendo a nucleação (CARLUCCI; DUARTE; PILLAR, 2011). Estas alterações ambientais promovidas tanto por estruturas abióticas quanto por entidades bióticas beneficiam outras espécies, que passam então a ter oportunidade de se estabelecer em locais antes desfavoráveis.

A nucleação pode ocorrer principalmente devido a dois mecanismos distintos, sendo eles, o efeito poleiro e a facilitação. Entretanto, esses fatores atuam de forma diferente dependendo do modo de dispersão. Enquanto o efeito poleiro funciona apenas para espécies zoocóricas, a facilitação funciona independentemente do modo de dispersão. Muitos estudos tentaram verificar os mecanismos de nucleação comparando a composição de espécies sob árvores isoladas com a matriz campestre (e.g. DUARTE et al., 2006, CARLUCCI et al., 2011, MARCÍLIO-SILVA et al., 2015; DALLABRIDA et al., 2017). Por exemplo, Duarte et al. (2006) encontraram mais plântulas de espécies florestais estabelecidas sob as copas de *Araucaria angustifolia* do que nas áreas de campo aberto no Sul do Brasil. Eles atribuíram esse resultado ao efeito poleiro, uma vez que a maioria das mudas encontradas sob as copas de araucária apresentavam diásporos dispersos por vertebrados. Eles também sugeriram que *A. angustifolia* facilitou o estabelecimento de espécies florestais ao melhorar as condições microclimáticas, como umidade do ar e teor de água no solo sob as suas copas. Por outro lado, poucos estudos tentaram separar a importância relativa do efeito poleiro e da facilitação no processo

de nucleação (mas ver PAUSAS et al., 2006; FUJITA, 2016). Separar o papel do poleiro e os efeitos facilitadores é necessário para entender completamente o mecanismo da nucleação. Além disso, o empoleiramento das aves pode estar relacionado não apenas à estrutura vertical, mas também à atração pelos frutos (recompensa). Com base nos padrões de coocorrência, os resultados sugerem que o efeito poleiro apresentou maior relevância do que o efeito facilitador na condução da dinâmica das espécies zoocóricas não-pioneiras durante o processo de colonização da matriz campestre, uma vez que foi observada associação negativa entre as síndromes de dispersão e grupos ecológicos. Se a facilitação fosse igualmente importante para a dispersão das espécies zoocóricas, seria razoável esperar que a ocorrência de tais espécies estivesse associada também à presença de espécies não-zoocóricas, fato que não ocorreu. Com base nos resultados, precebe-se que os agentes dispersores são atraídos principalmente pela recompensa proporcionada pelos frutos dos elementos arbóreos pré-existentes na matriz campestre e não pelo empoleiramento em si. Se o empoleiramento fosse o motivo de atração das aves seria esperado que não houvesse segregação espacial entre as espécies zoocóricas e não-zoocóricas.

Além dos mecanismos de nucleação, as interações intra e interespecíficas também são importantes para a estruturação e montagem de comunidades durante a expansão florestal, principalmente porque espécies e indivíduos circunvizinhos interagem entre si, causando uma constrição do nicho quando as interações são negativas (e.g. predação, competição) e uma expansão do nicho quando as interações são positivas (e.g. facilitação). O caráter destas interações pode ser obrigatório ou facultativo entre os organismos envolvidos. As interações positivas, embora menos estudadas, são consideradas tão importantes quanto as interações negativas no que se refere em determinar a dinâmica das comunidades (TRAVIS; BROOKER; DYTHAM, 2005). Por exemplo, ao incluir a facilitação na teoria do nicho, a extensão do nicho realizado de uma espécie pode ultrapassar os limites preditos pelo nicho fundamental (BRUNO; STACHOWICZ; BERTNESS, 2003), aumentando sua área de ocorrência. Nesse aspecto, os resultados demonstraram que determinadas espécies possuem a capacidade de influenciar a composição taxonômica ao seu redor, enquanto associações interespecíficas positivas foram observadas entre *M. umbellata*, *C. adamantium*, *F. polymorpha*, *V. discolor*, *P. axillaris* e *P. sessilis*, interações negativas foram observadas entre *C. scabra* e *P.*

*sessilis*, sugerindo a ocorrência de exclusão competitiva entre essas últimas. As interações positivas envolvendo *M. umbellata* indicam que os indivíduos dessa espécie são importantes *loci* de diversidade associados ao processo de expansão florestal, ao contrário dos indivíduos de *C. scabra* que demonstraram ser apenas *loci* de densidade, favorecendo apenas a ocorrência de interações intraespecíficas.

### 3.6 CONCLUSÕES

Neste estudo foi observado que o processo de expansão florestal esteve fortemente associado à ocorrência de mecanismos de nucleação mediados tanto pelo efeito poleiro quanto pela facilitação. O efeito poleiro demonstrou ser particularmente relevante para a expansão das espécies florestais zoocóricas, as quais são atraídas pela recompensa fornecida pelos frutos das espécies lenhosas que conseguiram se estabelecer previamente na matriz campestre. Por outro lado, a facilitação demonstrou ser um importante mecanismo para a nucleação de espécies não-zoocóricas, as quais apresentaram distribuição agregada em função do efeito facilitador. Além dos mecanismos de nucleação, as interações intra e interespecíficas também foram importantes para a estruturação e montagem da comunidade estudada, indicando que determinadas espécies possuem a capacidade de influenciar a composição taxonômica ao seu redor por meio de associações positivas e negativas de coocorrência.

### 3.7 REFERÊNCIAS

ALVARES, C. A. et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2014.

BEHLING, H. et al. 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**, v. 203, p. 277-297, 2004.

BEHLING, H. et al. Late-Holocene fire history in a forest-grassland mosaic in southern Brazil: Implications for conservation. **Applied Vegetation Science**, v. 10, p. 81-90, 2007.

BEHLING, H. Investigations into the Late Pleistocene and Holocene History of Vegetation and Climate in Santa-Catarina (S Brazil). **Vegetation History and Archaeobotany**, v. 4, n. 3, p. 127–152, 1995.

BEHLING, H. Late Quaternary vegetation, climate and fire history of the Araucaria forest and campos region from Serra Campos Gerais, Paraná State (South Brazil). **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 97, n. 1-2, p. 109-121, 1997.

BEHLING, H. South and southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: a synthesis. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 177, p. 19-27, 2002.

BEHLING, H.; BAUERMANN, S. G.; NEVES, P. C. Holocene environmental changes from the São Francisco de Paula region, southern Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 14, p. 631-639, 2001.

BEHLING, H.; PILLAR V. D. Late Quaternary vegetation, biodiversity and fire dynamics on the Southern Brazilian highland and their implication for conservation and management of modern Araucaria forest and grassland ecosystems. **Philosophical Transactions Royal Society B**, v. 362, p.243-251, 2007.

BRAZIL FLORA GROUP. **Brazilian Flora 2020 project - Projeto Flora do Brasil 2020**. v393.274. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Dataset/Checklist. 2021.

BRUNO, J. F.; STACHOWICZ, J. J.; BERTNESS, M. D. Inclusion of facilitation into ecological theory. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 18, n. 3, p. 119–125, 2003.

BUDOWSKI, G. Distribution of tropical american rain forest species in the light of successional processes. **Turrialba**, v. 15, n.1, p. 40-42, 1965.

CARLUCCI, M. B. et al. Edge expansion of Araucaria forest over southern Brazilian grasslands relies on nurse plant effect. **Community Ecology**, v. 12, n. 2, p. 196–201, 2011.

CARLUCCI, M. B.; DUARTE, L. S.; PILLAR, V. D. Nurse rocks influence forest expansion over native grassland in southern Brazil. **Journal of Vegetation Science**, v. 22, n. 1, p. 111–119, 2011.

CARVALHO, G. **flora**: tools for Interacting with the Brazilian Flora 2020. R package version 0.3.4. 2020.

CONNELL, J. H.; SLATYER, R. O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. **American Naturalist**, v. 111, p. 1119–1144, 1977.

DALLABRIDA J. P. et al. Elementos nucleadores da paisagem influenciam a dispersão zoocórica em áreas campestres alto-montanas. **Rodriguesia**, v. 68, p. 325–335, 2017.

- DUARTE, L. D. S. et al. Role of nurse plants on Araucaria Forest expansion over grassland in South Brazil. **Austral Ecology**, v. 31, p. 520-528, 2006.
- FUJITA, T. Relative importance of perch and facilitative effects on nucleation in tropical woodland in Malawi. **Acta Oecologica**, v. 70, p. 45–52, 2016.
- GRIFFITH, D. M; VEECH, J. A.; MARSH, C. J. cooccur: probabilistic species co-occurrence analysis in R. **Journal of Statistical Software**, v. 69, n. 2, p. 1-17, 2016.
- GUIDO, A.; SALENGUE, E.; DRESSENO, A. Effect of shrub encroachment on vegetation communities in Brazilian forest grassland mosaics. **Perspectives in Ecology and Conservation**, v. 15, n. 1, p. 52–55, 2017.
- INSTITUTO AMBIENTAL DO PARANÁ - IAP. **Plano de manejo do Parque Estadual de Vila Velha**. Curitiba, 2004.
- INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA - IBGE. **Manual técnico da vegetação brasileira**. Rio de Janeiro: Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 2012. 271 p.
- KLEIN, R. M. Aspectos dinâmicos da vegetação do sul do Brasil. **Sellowia**, v. 36, p. 5-54, 1984.
- KLEIN, R. Southern Brazilian phytogeographic features and the probable influence of upper quaternary climatic changes in the floristic distribution. **Boletim Paranaense de Geociências**, v. 33, p. 67–88, 1975.
- KREBS, C.J. **Ecological methodology**. 2ed. New York: Benjamin/Cummings, 1999. 620p.
- MARCILIO-SILVA, V. et al. Nurse abundance determines plant facilitation networks of subtropical forest-grassland ecotone. **Austral Ecology**, v. 40, n. 8, p. 898–908, 2015.
- MORISITA, M. Id-index, a measure of dispersion of individuals. **Researches on population ecology**, v. 4, p. 1-7, 1962.
- MÜLLER, S. C. et al. Woody species patterns at forest grassland boundaries in southern Brazil. **Flora (Jena)**, v. 207, p. 586-598, 2012.
- OKSANEN, J. et al. **vegan**: community ecology package. R package version 2.5-6.
- OLIVEIRA, J. M.; PILLAR, V. D. Vegetation dynamics on mosaics of Campos and Araucaria forest between 1974 and 1999 in Southern Brazil. **Community Ecology**, v. 5, n. 2, p. 197–202, 2004.
- OLSON, D. M. et al. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. **Bioscience**, v. 51, n. 11, p. 933–938, 2001.

OVERBECK, G. E. et al. Brazil's neglected Biome: the South Brazilian Campos. **Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics**, v. 9, n. 2, p. 101-116, 2007.

PARANÁ. Decreto nº 5767 de 05 de junho de 2002. Amplia a área do Parque Estadual de Vila Velha. **Diário Oficial do Estado**, Curitiba, PR, 05 jun. 2002.

PAUSAS, J. G. et al. The role of the perch effect on the nucleation process in Mediterranean semi-arid oldfields. **Acta Oecol.**, v. 29, p. 346–352, 2006.

PILLAR, V. D. Dinâmica da expansão florestal em mosaicos de floresta e campos no sul do Brasil. In: CLAUDINO-SALES, V. (ed.). **Ecosistemas Brasileiros**: manejo e conservação. Fortaleza: Expressão Gráfica, 2003, p. 209-216.

PILLAR, V. D.; VÉLEZ, E. Extinção dos Campos Sulinos em unidades de conservação: um fenômeno natural ou um problema ético? **Natureza & Conservação**, v. 8, p. 84-88, 2010.

R CORE TEAM. **R**: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2019.

RAMBO, B. 1956. **A fisionomia do Rio Grande do Sul**. 2ed. Editora Selbach, Porto Alegre.

SCHINESTOCK, C. F.; MÜLLER, S. C.; PILLAR, V. D. Padrões espaciais da vegetação lenhosa associados ao processo de expansão da Floresta com Araucária sobre Campos excluídos de manejo. **Neotropical Biology and Conservation**, v. 14, n. 4, p. 411-429, 2019.

SILVA, A. R. et al. Florística e fitossociologia em três diferentes fitofisionomias campestres no Sul do Brasil. **Hoehnea**, v. 43, n. 3, p. 325-347, 2016.

SMITH-GILL, S. J. Cytophysiological basis of disruptive pigmentary patterns in the leopard frog, *Rana pipiens*. II. Wild type and mutant cell specific patterns. **Journal of Morphology**, v. 146, n. 1, p. 35-54, 1975.

SÜHS, R. B.; GIEHL, E. L. H.; PERONI, N. Preventing traditional management can cause grassland loss within 30 years in southern Brazil. **Scientific Reports**, v. 10, n. 783, 2020.

TRAVIS, J. M. J.; BROOKER, R. W.; DYTHAM, C. The interplay of positive and negative species interactions across an environmental gradient: insights from an individual-based simulation model. **Biology Letters**, v. 1, p. 5–8, 2005.

VAN DER PIJL, L. **Principles of dispersal in higher plants**. 2. Ed. New York: Springer-Verlag, 1972. 162p.

VEECH, J. A. A probabilistic model for analyzing species co-occurrence: probabilistic model. **Global Ecology and Biogeography**, v. 22, p. 252–260, 2013.

YARRANTON, G. A.; MORRISON, R. G. Spatial dynamics of a primary succession nucleation. **The Journal of Ecology**, p. 417–428, 1974.

## 4 CONSEQUÊNCIAS ECOLÓGICAS DA COLONIZAÇÃO LENHOSA EM UM ECÓTONO CAMPO-FLORESTA NO SUL DO BRASIL

### 4.1 RESUMO

A colonização de ecossistemas campestres por plantas lenhosas representa uma das principais ameaças à conservação da biodiversidade em paisagens abertas ao redor do mundo. Essa transformação ocorre quando processos ecológicos essenciais que impedem o fechamento do dossel são evitados, como o fogo. Neste estudo, foram amostradas árvores e arbustos e avaliados os efeitos do fogo em um remanescente de campo excluído de incêndios por 18 anos no sul do Brasil. O principal objetivo deste trabalho foi analisar se o aumento na densidade de árvores e arbustos na matriz campestre promove uma mudança de regime do ecossistema. Foram encontradas evidências de que a colonização lenhosa promoveu uma mudança de bioma de um estado de campo aberto para um estado florestal alternativo. Nesse processo, os resultados indicaram que a expansão florestal foi estruturada de modo determinístico, com a ocorrência de espécies indicadoras nos estágios inicial e tardio de colonização. Ao longo do gradiente analisado, foi encontrada uma dominância significativa de espécies florestais, indicando que os campos da área de estudo apresentam potencial para serem convertidos em florestas. Uma diminuição significativa na intensidade do fogo foi encontrada na medida em que o processo de colonização florestal aumentou, indicando uma mudança no comportamento do sistema que favoreceu a ocorrência de um feedback positivo entre a cobertura do dossel e o recrutamento de espécies florestais tolerantes à sombra. Simultaneamente à diminuição da intensidade do fogo, observou-se que a capacidade de reversão do processo de colonização da matriz campestre por espécies lenhosas foi significativamente reduzida na medida em que a dominância lenhosa aumentou. Desta forma, a expansão florestal mediada pela supressão do fogo pode deslocar o equilíbrio do sistema para outro estado estável alternativo.

Palavras-chave: mosaico campo-floresta, ecologia do fogo, dinâmica da paisagem, estados estáveis alternativos.

## 4.2 INTRODUÇÃO

Historicamente, as políticas de gerenciamento dos sistemas ecológicos têm sido focadas nas invasões biológicas causadas por espécies exóticas, sobretudo devido à ampla consciência dos impactos negativos que as espécies exóticas invasoras impõem às populações, comunidades e ecossistemas invadidos (NACKLEY et al., 2017). Entretanto, as espécies nativas também podem causar impactos negativos que rivalizam com as espécies exóticas invasoras (CAREY et al., 2012). Tais características incluem mudanças nas distribuições populacionais (ANDERSEN; STEIDL, 2019; STEVENS et al., 2017), mudanças na estrutura e funcionamento do ecossistema (HIBBARD et al., 2001; HUXMAN et al., 2005; ACHARYA et al., 2018), bem como impactos negativos na biodiversidade (RATAJCZAK; NIPPERT; COLLINS, 2012; MOGASHOA; DLAMINI; GXSHEKA, 2021), no fornecimento de serviços ecossistêmicos (ANGASSA; BAARS, 2000; ANGASSA, 2005; ANADÓN et al., 2014) e na economia (MUGASI; SABIITI; TAYEBWA, 2009; GRAY; BOND, 2013).

De um modo geral, a importância das colonizações protagonizadas por espécies nativas têm sido minimizadas, ou até mesmo negligenciadas com base na suposição de que seus impactos são menos prejudiciais do que os impactos causados pela invasão de origem exótica (NACKLEY et al., 2017). No entanto, considerando as evidências crescentes de que a maioria das invasões, independentemente da origem (ou seja, nativa *versus* exótica), resultam, em última instância, de distúrbios antropogênicos (SIMBERLOFF et al., 2012), é preciso reavaliar a desvalorização das invasões ecológicas protagonizadas por espécies nativas como fonte de alteração dos ecossistemas (NACKLEY et al., 2017).

Sob a perspectiva das alterações ecológicas protagonizadas por espécies nativas como uma ameaça para a conservação, o caso mais preocupante em escala global é a proliferação generalizada de árvores e arbustos sobre ecossistemas campestres (e.g. MURPHY et al., 2014; STEVENS et al., 2017). Estudos recentes têm demonstrado que a expansão florestal é um fenômeno que tem sido observado em todo o mundo (e.g. ROQUES; O'CONNOR; WATKINSON, 2001; CABRAL et al., 2003; VAN AUKEN, 2000; WIGLEY; BOND; HOFFMAN, 2009; ELDRIDGE et al., 2011; STEVENS et al., 2017). Este processo parece resultar de uma série de fatores que atuam de modo isolado ou que interagem entre si, incluindo aumento nos níveis

de concentração do CO<sub>2</sub> atmosférico (BOND; MIDGLEY, 2000; WIGLEY; BOND; HOFFMAN, 2010), mudanças climáticas (KNAPP et al., 2008; D'ODORICO et al., 2010), alterações nas práticas de manejo do solo (ROQUES; O'CONNOR; WATKINSON, 2001; SÜHS; GIEHL; PERONI, 2020) e supressão de incêndios (SCHOLES; ARCHER, 1997; MÜLLER et al., 2007).

No sul do Brasil, região deste estudo, evidências obtidas a partir de análises paleopolínicas (BEHLING; PILLAR, 2007), estudos de isótopos de carbono no solo (DÜMIG et al., 2008) e análises dendrocronológicas (SILVA et al., 2009) indicaram que houve um aumento na densidade de elementos lenhosos da floresta com araucária sobre os campos nos últimos milênios. Processo que teve início por volta de 4.000 anos AP e que tem se tornado cada vez mais intenso nos últimos 1.000 anos AP devido às mudanças climáticas associadas ao aumento da temperatura e precipitação, que tornaram o clima da região cada vez mais favorável ao crescimento das formas de vida lenhosa (BEHLING; PILLAR, 2007; BEHLING et al., 2007). Por outro lado, distúrbios crônicos associados ao fogo e à herbivoria têm sido apontados como os principais fatores responsáveis por impedir ou dificultar a expansão florestal sobre ecossistemas campestres na região sul do Brasil sob as condições climáticas atuais (PILLAR; QUADROS, 1997). Desse modo, a atual dinâmica da vegetação dos ecótonos campo-floresta presentes na região de estudo provavelmente está ligada às mudanças climáticas (em escala regional) e ao manejo da vegetação e/ou regime de perturbação (em escala local) (MÜLLER et al., 2012a).

Análises temporais baseadas em imagens de satélite indicaram que a floresta está em movimento no sul do Brasil, particularmente nos ecótonos campo-floresta em que o fogo tem sido evitado (OLIVEIRA; PILLAR, 2004). Nessas zonas de contato, as espécies lenhosas podem ter sucesso em se estabelecer na matriz campestre próximo a borda da floresta (MÜLLER et al., 2012a). Entretanto, ao contrário do padrão observado nas savanas, as espécies lenhosas que disputam espaço com a vegetação herbácea são predominantemente florestais que possuem baixa capacidade de tolerar incêndios (MÜLLER et al., 2012a), uma vez que não apresentam uma série de adaptações morfológicas que conferem resistência ao fogo, como cascas espessas protegendo os tecidos meristemáticos, reservas de nutrientes e carboidratos ou elevada capacidade de rebrota (HOFFMANN; MOREIRA, 2002). Por outro lado, em comparação com as espécies savânicas, as espécies florestais tendem a ser mais altas, crescer mais rápido e constituir dossel

mais denso (ROSSATTO; HOFFMANN; FRANCO, 2009; MARACAHIPES et al., 2018). Desse modo, as áreas campestres, quando progressivamente invadidas por espécies lenhosas sob a supressão de incêndios, podem experimentar a transição de um estado gramíneo aberto que promove o fogo para um estado florestal fechado que elimina o fogo. Neste ponto, é importante reconhecer que o efeito da expansão florestal sobre os campos nativos no Sul do Brasil pode ser fundamentalmente distinto dos gradientes de densidade de árvores que ocorrem em ambientes savânicos, onde a presença de espécies lenhosas não necessariamente exclui a camada herbácea. Assim, as savanas podem ser mantidas sob um regime de queima capaz de reverter a ocupação lenhosa e promover a persistência das espécies herbáceas intolerantes à sombra (PARR; GRAY; BOND, 2012).

Embora estudos recentes tenham contribuído substancialmente para a compreensão da dinâmica dos mosaicos de florestas e campos no Sul do Brasil (e.g. BLANCO et al., 2014). Ainda não está claro se a colonização dos campos por espécies lenhosas representa simplesmente um processo de adensamento - que não interfere na inflamabilidade do sistema - ou se está associada a uma mudança no estado fundamental do ecossistema em direção a um estado florestal alternativo, no qual a inflamabilidade é gradualmente perdida conforme a expansão florestal é intensificada. Além disso, se a ocupação dos campos por espécies lenhosas realmente resulta em uma mudança no estado fundamental do ecossistema campestre para um estado florestal alternativo, o grau de estabilidade deste novo estado ainda é desconhecido.

Para abordar essas questões, estudou-se um remanescente campestre que foi colonizado por espécies lenhosas devido à supressão de fogo por um período de 18 anos (de 1999 a 2017). Em 2017, esta mesma área foi atingida por um incêndio florestal, oportunidade na qual foram analisados os efeitos do fogo sobre a comunidade de plantas lenhosas, com o objetivo de avaliar a intensidade e severidade do fogo ao longo do gradiente de expansão florestal. Foi proposta a hipótese de que se a colonização lenhosa é estruturada deterministicamente para a dominância de espécies florestais com uma diminuição significativa na intensidade e severidade do fogo ao longo do gradiente de ocupação dos campos por espécies lenhosas, então, a expansão florestal não representaria apenas um simples processo de adensamento de árvores e arbustos, mas sim uma mudança de regime para um estado florestal alternativo, que mudaria a ecologia do sistema em um ciclo

de feedback positivo, ganhando estabilidade mediante a expansão da comunidade lenhosa.

### 4.3 MATERIAL E MÉTODOS

#### 4.3.1 Caracterização da área de estudo

Este estudo foi conduzido no Parque Estadual de Vila Velha (PEVV) (latitude: 25° 13' 30" S, longitude: 50° 0' 0" O), que fica localizado no estado do Paraná, Sul do Brasil (Tabela 8). O PEVV foi criado em 1953 (PARANÁ, 1953), em uma área original de 3.122 ha considerada como testemunho de remanescentes da vegetação primária dos Campos Gerais do Paraná (INSTITUTO AMBIENTAL DO PARANÁ - IAP, 2004). A região dos Campos Gerais, situada no segundo planalto paranaense, compreende áreas de vegetação campestre associadas a relictos do Bioma Cerrado formando mosaicos com a Floresta Ombrófila Mista, que historicamente foram conservados devido à baixa aptidão agrícola e ao isolamento geográfico proporcionado pela barreira geomorfológica associada à Escarpa Devoniana (MAACK, 2012). O PEVV destaca-se por sua beleza cênica, importância histórica, cultural, turística, florística, faunística e geológica (MELO; MORO; GUIMARÃES, 2007; CARPANEZZI; CAMPOS, 2011; MAACK, 2012). De acordo com o Sistema Nacional de Unidades de Conservação (SNUC), o PEVV se enquadra na categoria de proteção integral, que tem por objetivo preservar a natureza, admitindo somente o uso indireto dos seus recursos naturais (BRASIL, 2000).

TABELA 8 – CARACTERÍSTICAS DA ÁREA DE ESTUDO, PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA, PONTA GROSSA, PARANÁ

<b>Característica</b>	<b>Descrição</b>
Área	3.122 ha (PARANÁ, 1953), 3.803 ha (PARANÁ, 2002)
Altitude	785 - 1.066 m (KOVALSYKI, 2020)
Precipitação média anual (mm)	1553,7 mm (IAPAR, 2020)
Clima	Cfb - temperado úmido, sem estação seca, com verão fresco e geadas periódicas (ALVARES et al., 2014)
Temperatura média anual (°C)	17,82 ± 2,88 °C (Instituto Agrônômico do Paraná - IAPAR, 2020)
Umidade relativa do ar (%)	77,17 ± 2,33 % (Instituto Agrônômico do Paraná - IAPAR, 2020)
Velocidade do vento (m.s <sup>-1</sup> )	3,45 ± 0,38 m.s <sup>-1</sup> (Instituto Agrônômico do Paraná - IAPAR, 2020)

Característica	Descrição
Geologia	Formações Furnas e Ponta Grossa (Devoniano) e Grupo Itararé (Carbonífero-permiano), além de diques de diabásio do magmatismo Serra Geral (Eocretáceo) e sedimentos aluviais e coluviais quaternários (MELO, 2006)
Relevo	Predominante ondulado (8 a 20% de declividade) (KOVALSYKI, 2020)
Hidrografia	Bacia hidrográfica do Rio Tibagi (KOVALSYKI, 2020)

FONTE: Elaborado pelo autor (2022).

NOTA: média  $\pm$  desvio padrão.

O PEVV nem sempre teve suas atividades voltadas exclusivamente para a conservação da biodiversidade. Em meados da década de 1960, o Instituto Agrônomo do Paraná (IAPAR) implantou no parque áreas experimentais de plantios de pinus, eucalipto e araucária (INSTITUTO AMBIENTAL DO PARANÁ – IAP, 2004). Estas áreas foram estabelecidas predominantemente sobre solos cobertos por vegetação campestre, causando a perda das características originais desta tipologia em parte do território do parque (CERVI et al., 2007).

Durante muito tempo predominou no PEVV a política do “fogo zero”, como reflexo da percepção geral de que o fogo é sempre prejudicial para a conservação. Essa visão sujeitou os remanescentes campestres a serem colonizados, tanto por espécies lenhosas nativas quanto por espécies exóticas. Entretanto, nos últimos anos, queimas controladas têm sido adotadas como ferramenta de manejo dos campos nativos inseridos no PEVV, com o objetivo de manter as características originais da fitofisionomia dos Campos Gerais do Paraná, que pode ser classificada como um ecossistema dependente do fogo (MYERS, 2006).

#### 4.3.2 Amostragem da vegetação

A vegetação foi caracterizada em setembro de 2017, por meio da instalação de cinco transecções permanentes de 50 m de largura por 100 m de comprimento (subdivididos em 20 parcelas de 250 m<sup>2</sup> - 10 x 25 m) distribuídos de modo aleatório sobre uma área mapeada no Plano de Manejo do PEVV (INSTITUTO AMBIENTAL DO PARANÁ, 2004) como Vegetação de Transição Estepe-Savana.

Em cada parcela, os dados da vegetação lenhosa foram coletados de acordo com o critério de inclusão de DAP (diâmetro a altura do peito, medido a 1,30 m do solo) igual ou superior a 3 cm. As espécies foram identificadas no campo ou coletadas para posterior identificação com auxílio de literatura especializada e/ou

consultas à especialistas. Os nomes científicos foram conferidos e atualizados com auxílio do pacote 'flora' (CARVALHO, 2020), que corrige nomes com erros, substitui as sinonímias botânicas pelo nome válido e obtêm informações taxonômicas para um vetor de nomes consultando o banco de dados do *Brazilian Flora 2020 Dataset* (BRAZIL FLORA GROUP, 2021). O pacote 'flora' é uma biblioteca disponível no programa R (R CORE TEAM, 2019). As espécies foram classificadas nas famílias de acordo com o sistema APG IV (THE ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP et al., 2016).

#### 4.3.3 Intensidade e severidade do fogo

A área de estudo foi excluída do fogo por um período de 18 anos (de 1999 a 2017), sendo atingida por um incêndio em setembro de 2017. Diante disso, a intensidade da linha de fogo foi inferida por meio da medição da altura máxima de carbonização deixada no tronco das árvores após a passagem do fogo.

A altura de carbonização foi medida imediatamente após o incêndio, uma vez que a ocorrência de chuva poderia remover as marcas de carbonização e, conseqüentemente, conduzir a leituras incorretas desta variável. Neste estudo, a carbonização do tronco foi entendida como qualquer grau de descoloração e alteração do aspecto natural da casca causado pelo fogo, incluindo o enegrecimento superficial, a própria carbonização e a combustão. Considerando que a altura de carbonização pode variar consideravelmente ao redor do tronco dos indivíduos lenhosos devido à direção de propagação da frente das chamas e eventuais variações no material combustível, relevo e velocidade do vento, foi adotada como medida padrão neste estudo a maior altura de carbonização observada ao longo da circunferência do tronco (FIGURA 14). A altura de carbonização foi medida com auxílio de uma régua graduada em centímetros.

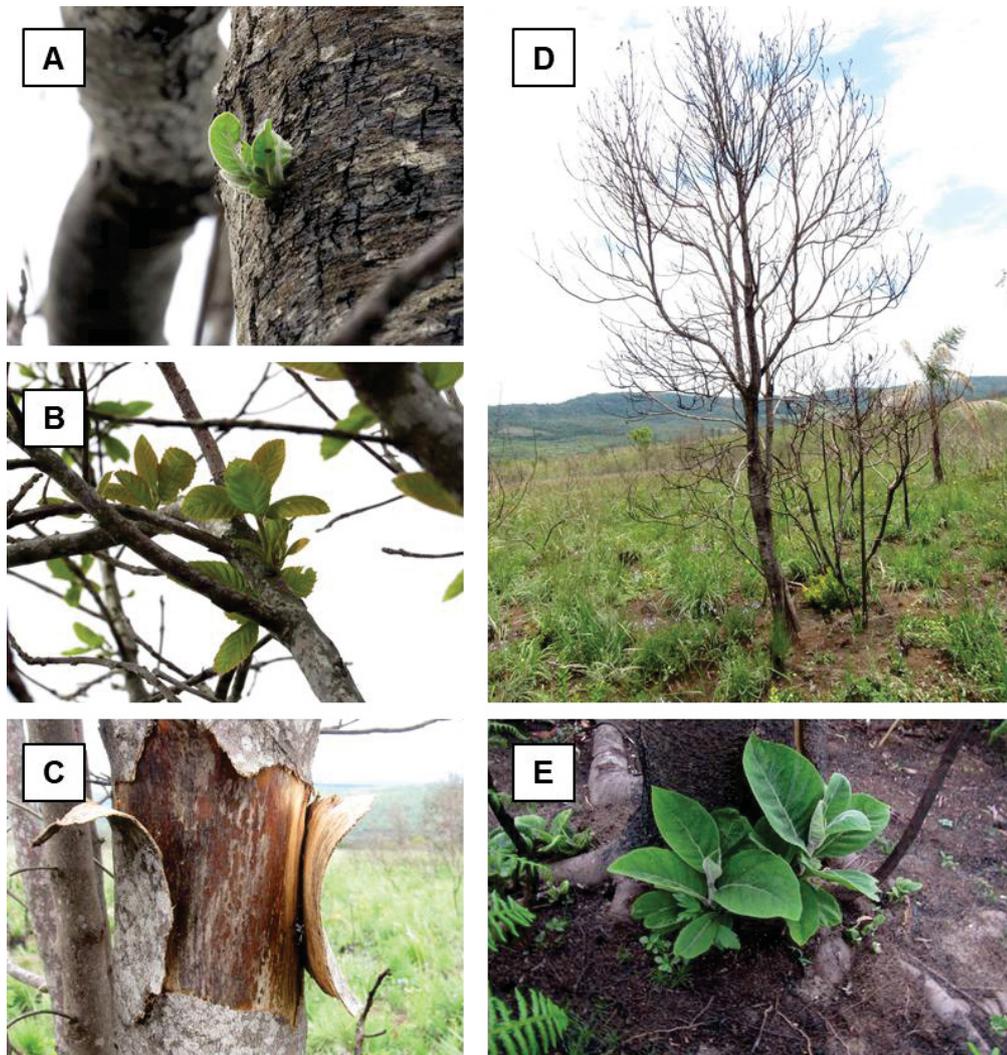
FIGURA 14 – MARCA DE CARBONIZAÇÃO DEIXADA NO TRONCO DE UM INDIVÍDUO DE *Cedrela fissilis* Vell APÓS A PASSAGEM DO FOGO NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA, PARANÁ



FONTE: O autor (2022).

Para determinar a severidade do fogo, em cada parcela de amostragem foi calculada a proporção de área basal perdida em decorrência do incêndio. Para isso, 12 meses após o incêndio, as parcelas foram reavaliadas quanto a sobrevivência e a mortalidade completa ou *topkill* (isto é, mortalidade da parte aérea) dos indivíduos lenhosos previamente medidos (FIGURA 15). Em seguida, os valores de área basal obtidos em cada parcela foram comparados com os dados de área basal correspondentes obtidos no primeiro levantamento. Desse modo, o valor de severidade do fogo variou no intervalo de 0 a 1, sendo anotado 1 quando foi observada a completa mortalidade ou *topkill* de todos os indivíduos lenhosos presentes na parcela e 0 na ausência completa de mortalidade ou *topkill*.

FIGURA 15 – AVALIAÇÃO DA SEVERIDADE DO FOGO QUANTO À SOBREVIVÊNCIA (A, B), MORTALIDADE COMPLETA (C,D) E *TOPKILL* (E).



FONTE: O autor (2022).

#### 4.3.4 Análise dos dados

A relação florístico-estrutural entre as parcelas foi avaliada por meio da construção de um dendrograma de agrupamento hierárquico, com base em uma matriz de espécies por unidades amostrais, descritas pela abundância de indivíduos. Como medida de distância entre as parcelas foi utilizada a distância de Chord e o método de ligação WPGMA (*Weighted Pair Group Method with Arithmetic Mean*) foi utilizado como algoritmo de agrupamento. Para medir o grau de preservação das distâncias emparelhadas pelo dendrograma, resultante da análise de agrupamento em relação às distâncias originais da matriz vegetacional, foi calculado o Coeficiente de Correlação Cofenética (CCC) (SOKAL; ROLF, 1969). Para verificar a ocorrência

de estruturação multivariada entre os grupos de amostras formados na análise de agrupamento, foi aplicado o teste de perfil de similaridade (SIMPROF) (CLARK; SOMERFIELD; GORLEY, 2008). A análise dos perfis de similaridade é um método de análise exploratória que emprega testes de permutação da hipótese nula para detectar se a estruturação de comunidades ecológicas é determinística ou gerada pelo acaso (CLARK; SOMERFIELD; GORLEY, 2008). Os perfis de similaridade foram comparados com a distribuição gerada pelo modelo nulo ( $p < 0,01$ ). O modelo nulo foi gerado por meio de 999 permutações.

Para verificar se os agrupamentos definidos no SIMPROF e o padrão de distribuição das parcelas no espaço multivariado estavam associados ao gradiente de invasão da matriz campestre, foi realizada uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA). A construção da PCoA foi baseada na distância de Chord como medida de similaridade entre as parcelas (PODANI, 2000). Em seguida, um modelo aditivo generalizado (GAM) foi ajustado à ordenação, considerando a densidade de árvores por parcela e os *scores* da PCoA. Nos modelos aditivos generalizados, a forma de associação entre as variáveis é definida pelos próprios dados, assim a variável independente adota uma soma de funções não paramétricas de formato não especificado *a priori*, a qual é estimada a partir de superfícies de suavização geradas por *thin plate regression splines* (WOOD, 2003; OKSANEN et al., 2020). O ajuste do GAM foi realizado por meio da função *ordisurf*, do pacote *vegan* implementado em ambiente R (OKSANEN et al., 2020).

Em cada agrupamento identificado na análise SIMPROF foi verificada a ocorrência de espécies lenhosas típicas por meio da análise de espécies indicadoras (IndVal) (DUFRENE; LEGENDRE, 1997). O método IndVal avalia o grau em que uma espécie atende aos critérios de especificidade (exclusividade) e fidelidade (frequência de ocorrência) para um determinado grupo ou local. Um valor indicador alto (IndVal, expresso como%) indica que uma espécie tem alta especificidade e fidelidade naquele grupo ou local, portanto esta espécie pode ser classificada como indicadora daquele grupo ou local. O IndVal apresenta valor máximo (*i.e.*, 100%) quando todos os indivíduos de determinada espécie são encontrados exclusivamente em um só grupo ou local e quando esta espécie ocorre em todas as parcelas presentes naquele grupo ou local. Neste estudo, os valores indicadores para cada espécie foram calculados com base em uma matriz de abundância de espécies, com o procedimento de realocação aleatória das parcelas entre os

agrupamentos. A significância estatística da análise IndVal foi avaliada por meio do teste de Monte Carlo ( $p \leq 0,05$ ), com base em 999 aleatorizações.

Com base na metodologia proposta por Flake et al. (2021), as espécies foram classificadas em três grupos funcionais distintos de acordo com o habitat preferencial de ocorrência. Assim, as espécies foram classificadas como especialistas em savana, generalistas e especialistas em floresta. Os dados utilizados para a classificação foram recuperados do banco de dados do herbário virtual *speciesLink* (CRIA, 2020). Foram utilizados 7.266 registros (variando de 11 a 1147 registros por espécie, com média de 250 registros). As buscas foram realizadas com as palavras-chave “cerrado” para encontrar a quantidade de registros com habitat preferencial de savana e “floresta” para encontrar a quantidade de indivíduos com habitat preferencial florestal. Em seguida, foi calculado o percentual de ocorrência de cada espécie em cada habitat diferente. Foram consideradas especialistas em savana as espécies que apresentaram no mínimo 66% dos registros de ocorrência em habitat de savana, assim como foram consideradas especialistas em floresta as espécies que apresentaram no mínimo 66% dos registros de ocorrência em habitat de floresta. As espécies que não se encaixaram nos critérios anteriores, foram definidas como generalistas, ou seja, sem habitat preferencial, sendo tipicamente encontradas tanto em ecossistemas de savana quanto em ecossistemas florestais.

Para verificar a existência de associações significativas entre o número de indivíduos pertencentes a cada grupo funcional e os estágios de ocupação da matriz campestre por espécies lenhosas, foi realizado o teste de qui-quadrado de independência ( $\chi^2$ ) aplicado a uma tabela de contingência. No teste qui-quadrado os valores esperados do número de indivíduos de cada classe foram comparados com os valores observados ( $p \leq 0,05$ ), seguido da análise *post-hoc* dos resíduos padronizados ajustados, com correção do nível de significância (MACDONALD; GARDNER, 2000) e cálculo do V de Cramer para avaliar o tamanho de efeito (COHEN, 1988).

Para caracterizar os padrões de mudança na riqueza de espécies de cada grupo funcional ao longo do gradiente de expansão florestal, foram utilizados modelos lineares generalizados (GLM), nos quais a riqueza de espécies absoluta e relativa foram modeladas em função da densidade de indivíduos lenhosos por parcela. Os modelos lineares generalizados (GLM) são uma classe de modelos que

augmentam as possibilidades de análises para outras distribuições que não seja apenas a distribuição normal. No caso da riqueza absoluta, os dados foram modelados em função de uma distribuição Poisson, com uma função de ligação log. Para a modelagem da riqueza relativa, foi assumida a distribuição binomial com uma função de ligação *logit*.

Para verificar se o estágio de ocupação da matriz campestre afetou significativamente a intensidade do fogo, foi realizada a análise de variância em postos de Kruskal-Wallis ( $p \leq 0,05$ ), uma vez que os dados das alturas de carbonização não apresentaram distribuição normal (Shapiro-Wilk normality test = 0,85;  $p\text{-value} < 0,01$ ). Para extrair a origem das diferenças observadas na análise de Kruskal-Wallis, foi realizado o teste *post-hoc* de comparação múltipla de Dunn com ajuste no valor de  $p$  pelo método de Bonferroni ( $p \leq 0,05$ ).

Para modelar a severidade do fogo em função do somatório da área basal dos indivíduos lenhosos presentes em cada parcela de amostragem, foram utilizados modelos de regressão beta com a função de ligação (*logit*) (CRIBARI-NETO; ZEILEIS, 2010). Os modelos de regressão beta supõem que o processo de geração dos dados pode ser razoavelmente modelado por uma distribuição de probabilidade beta (BALAKRISHNAN; NEVZOROV, 2003). A distribuição beta é membro da família exponencial e admite que a variável resposta pode assumir valores de proporções no intervalo (0,1), mas não inclui os valores 0 ou 1 (KIESCHNICK; MCCULLOUGH, 2003). Dessa forma, os valores de severidade igual a 0 foram convertidos em 0,0001 e os valores de severidade igual a 1 foram convertidos em 0,9999. Para verificar a aderência dos dados a distribuição de probabilidade beta, foi realizado o teste de Kolmogorov-Smirnov(D) (SOKAL; ROLF, 1969). Foram construídos intervalos de confiança de 95% para os valores previstos com base em 999 reamostragens *bootstrap* dos dados originais (OSPINA; CRIBARI-NETO; VASCONCELOS, 2006).

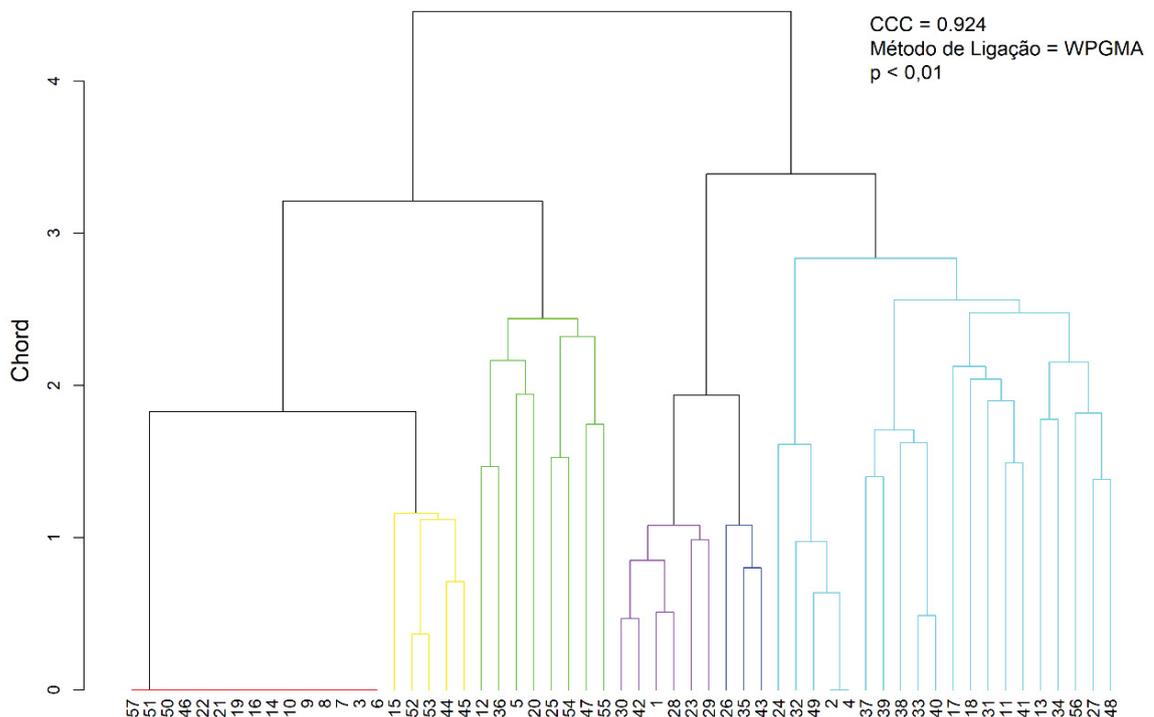
Todas as análises estatísticas foram realizadas no *software* R (R CORE TEAM, 2019), com auxílio das bibliotecas 'vegan' (OKSANEN et al., 2020), 'fitdistrplus' (DELIGNETTE-MULLER; DUTANG, 2015), 'flora' (CARVALHO, 2020), 'clustsig' (WHITAKER; CHRISTMAN, 2014), 'labdsv' (ROBERTS, 2019), 'rstatix' (KASSAMBARA, 2021), 'ggpubr' (KASSAMBARA, 2020), 'ggplot2' (WICKHAM, 2016), 'betareg' (CRIBARI-NETO; ZEILEIS, 2010), 'emmeans' (LENTH, 2021),

'mgcv' (WOOD, 2017), 'corrplot (VEI; SIMKO, 2021), 'modEVA' (BARBOSA et al., 2015).

#### 4.4 RESULTADOS

A análise SIMPROF rejeitou a hipótese nula ( $p < 0,01$ ) de ausência de estruturação florístico-estrutural das espécies lenhosas associadas ao processo de expansão florestal. Os testes de permutação da hipótese nula, gerados com 999 aleatorizações, indicaram a formação de seis agrupamentos florístico-estruturais significativamente distintos (FIGURA 16).

FIGURA 16 – DENDROGRAMA COM ANÁLISE DE PERFIL DE SIMILARIDADE (SIMPROF), TESTANDO A HIPÓTESE NULA DE AUSÊNCIA DE ESTRUTURAÇÃO EM UMA COMUNIDADE DE ESPÉCIES LENHOSAS ASSOCIADAS AO PROCESSO DE COLONIZAÇÃO DA MATRIZ CAMPESTRE POR ESPÉCIES LENHOSAS NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA, PARANÁ



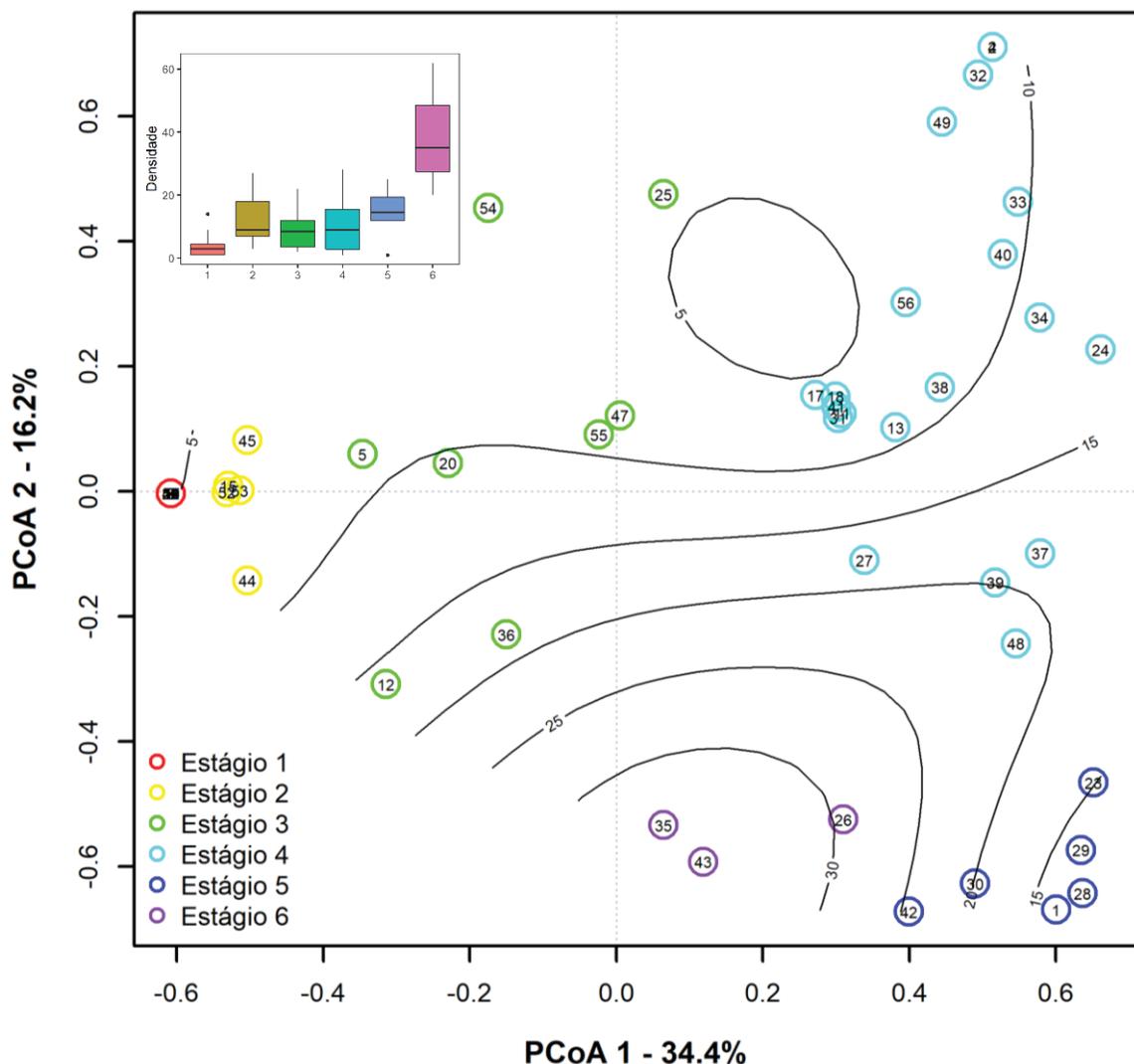
FONTE: O autor (2022).

NOTA: Os números na parte inferior representam as parcelas. As parcelas com diferenças florístico-estruturais significativas ( $p < 0,01$ ) foram identificadas com cores diferentes.

A PcoA capturou 34,4% e 16,2% da variação dos dados nos eixos 1 e 2, respectivamente. A ordenação produzida em conjunto com o ajuste da superfície suavizada da densidade de árvores por parcela gerada por GAM indicou que 55,4%

da variação florístico-estrutural foi explicada pela densidade de espécies lenhosas ( $R^2 = 0,502$ ;  $p \leq 0,05$ ). Desse modo, verificou-se que os grupos florístico-estruturais estabelecidos pela análise de perfil de similaridade estiveram associados de forma significativa no espaço multivariado em resposta ao gradiente de ocupação da matriz campestre por espécies lenhosas. Sendo assim, daqui em diante será utilizado o termo estágios de colonização para se referir aos agrupamentos florístico-estruturais identificados pelo SIMPROF (FIGURA 17).

FIGURA 17 – ANÁLISE DE COORDENADAS PRINCIPAIS (PCOA) BASEADA NA DISTÂNCIA DE CHORD COMO MEDIDA DE SIMILARIDADE ENTRE AS PARCELAS ESTABELECIDAS PARA A AMOSTRAGEM DA VEGETAÇÃO LENHOSA ASSOCIADA AO PROCESSO DE COLONIZAÇÃO DA MATRIZ CAMPESTRE NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA, PARANÁ



FONTE: O autor (2022).

NOTA: As linhas pretas contínuas representam a superfície suavizada do gradiente de densidade de espécies. Os números no interior dos círculos indicam as parcelas. As parcelas com diferenças florístico-estruturais significativas ( $p < 0,01$ ) foram plotadas com cores diferentes. As parcelas de cores iguais pertencem ao mesmo estágio de invasão. Na janela gráfica inserida na parte superior

esquerda da ordenação, o eixo y representa a densidade de indivíduos lenhosos por parcela em cada estágio de invasão.

A análise de espécies indicadoras reconheceu a ocorrência de espécies típicas nos estágios iniciais (1 e 2) e avançados (5 e 6) de colonização. Nos estágios intermediários (3 e 4), por sua vez, não foram encontradas espécies indicadoras ao nível de significância pré-estabelecido. Nos estágios iniciais 1 e 2, *Clethra scabra* Pers. (IndVal = 38,85%;  $p = 0,015$ ) e *Myrcia splendens* (Sw.) DC. (IndVal = 46,74%;  $p = 0,014$ ) foram apontadas como espécie indicadoras, respectivamente. Já, nos estágios avançados 5 e 6, as espécies indicadoras foram: *Myrsine umbellata* Mart. (IndVal = 51,84%;  $p = 0,010$ ) e *Miconia sellowiana* Naudin (IndVal = 29,95%;  $p = 0,034$ ), respectivamente (TABELA 9).

TABELA 9 – ANÁLISE DE ESPÉCIES INDICADORAS (INDVAL) ASSOCIADAS AO PROCESSO DE COLONIZAÇÃO LENHOSA EM UM REMANESCENTE CAMPESTRE NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA, PARANÁ

Espécie	H	PcoA1	PcoA2	E	IndVal (%)	p-value
<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg.	F	0,301	0,135	4	5,00	1,000
<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan	G	0,490	-0,627	5	16,67	0,242
<i>Campomanesia adamantium</i> (Cambess.) O.Berg	S	0,464	-0,050	4	15,43	0,330
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	G	-0,150	-0,229	3	12,50	0,382
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	F	0,440	-0,455	5	13,64	0,389
<i>Ceiba speciosa</i> (A.St.-Hil.) Ravenna	F	0,517	-0,145	4	5,00	1,000
<i>Cinnamomum sellowianum</i> (Nees & Mart.) Kosterm.	G	0,509	0,247	4	10,00	0,632
<b><i>Clethra scabra</i> Pers.</b>	<b>F</b>	<b>-0,318</b>	<b>-0,136</b>	<b>1</b>	<b>38,85</b>	<b>0,015</b>
<i>Frangula polymorpha</i> Reissek	F	0,127	-0,173	2	16,15	0,358
<i>Gymnanthes klotzschiana</i> Müll.Arg.	F	0,125	0,225	3	9,60	0,606
<i>Ilex microdonta</i> Reissek	F	-0,515	0,002	2	20,00	0,141
<i>Jacaranda puberula</i> Cham.	F	0,065	-0,534	6	33,33	0,053
<i>Lithraea molleoides</i> (Vell.) Engl.	S	-0,123	-0,233	2	8,88	0,732
<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	F	0,442	0,167	4	5,00	1,000
<i>Miconia cinerascens</i> Miq.	F	0,308	0,010	3	13,59	0,383
<b><i>Miconia sellowiana</i> Naudin</b>	<b>F</b>	<b>0,270</b>	<b>-0,209</b>	<b>6</b>	<b>29,95</b>	<b>0,034</b>
<i>Monteverdia evonymoides</i> (Reissek) Biral	F	0,303	0,117	4	5,00	1,000
<i>Moquiniastrum polymorphum</i> (Less.) G. Sancho	G	0,494	0,666	4	5,00	1,000
<b><i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.</b>	<b>F</b>	<b>-0,172</b>	<b>-0,301</b>	<b>2</b>	<b>46,74</b>	<b>0,014</b>
<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R.Br. ex Roem. & Schult.	F	-0,011	-0,188	3	20,87	0,156
<b><i>Myrsine umbellata</i> Mart.</b>	<b>F</b>	<b>0,345</b>	<b>-0,479</b>	<b>5</b>	<b>51,84</b>	<b>0,010</b>
<i>Ocotea acutifolia</i> (Nees) Mez	F	0,661	0,227	4	5,00	1,000
<i>Palicourea sessilis</i> (Vell.) C.M.Taylor	F	0,414	-0,056	6	18,28	0,248
<i>Piptocarpha angustifolia</i> Dusén ex Malme	F	0,494	0,666	4	5,00	1,000
<i>Piptocarpha axillaris</i> (Less.) Baker	F	0,452	-0,192	4	9,01	0,594
<i>Plenckia populnea</i> Reissek	S	0,148	0,021	3	6,67	0,839
<i>Styrax leprosus</i> Hook. & Arn.	F	0,411	-0,261	6	15,95	0,254

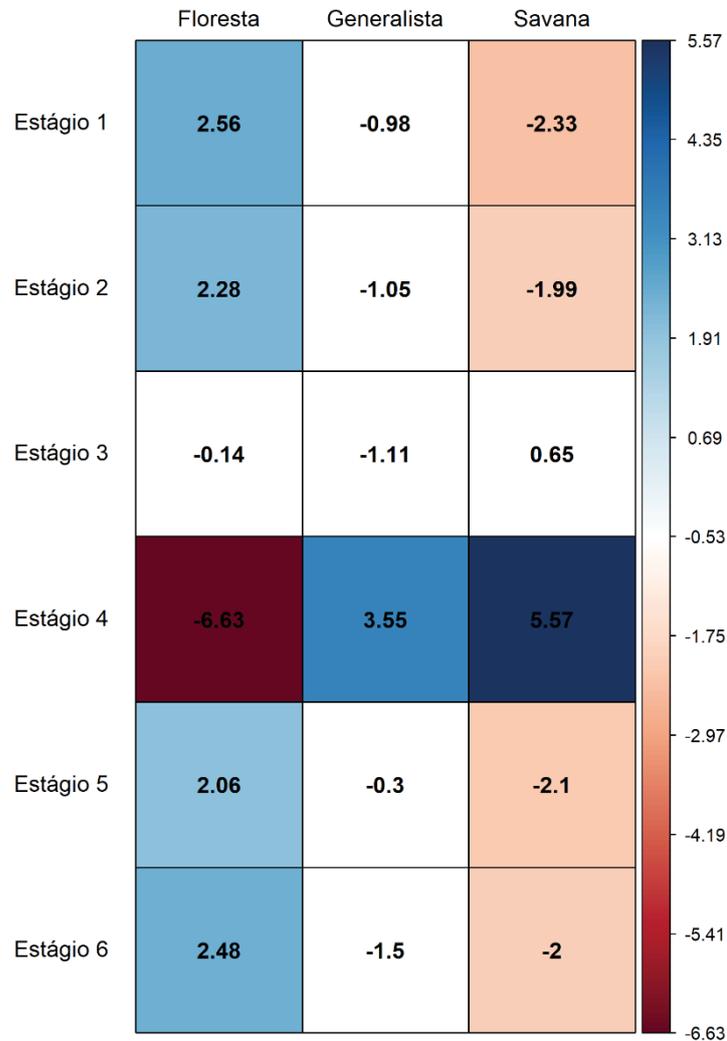
<b>Espécie</b>	<b>H</b>	<b>PcoA1</b>	<b>PcoA2</b>	<b>E</b>	<b>IndVal (%)</b>	<b>p-value</b>
<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	F	0,430	-0,240	5	11,00	0,584
<i>Vernonanthura discolor</i> (Spreng.) H.Rob.	F	0,405	0,353	4	23,39	0,263

FONTE: O autor (2022).

NOTA: H = habitat preferencial; F = especialistas em florestas; G = generalistas; S = especialistas em savanas; PcoA1 = posição no primeiro eixo da PcoA; PcoA2 = posição no segundo eixo da PcoA; E = estágio de invasão de maior ocorrência; IndVal (%) = valor indicador em porcentagem; *p-value* = probabilidade de aceitação da hipótese nula. As espécies em negrito representam espécies indicadoras significativas de acordo com o teste de Monte Carlo ( $p \leq 0,05$ ), com base em 999 aleatorizações.

Foram observadas associações significativas entre os grupos funcionais de espécies e os estágios de colonização da matriz campestre de acordo com o teste qui-quadrado de independência ( $\chi^2 = 51,098$ ;  $p = 0,01$ ; V de Cramer = 0,2072). A análise dos resíduos padronizados ajustados demonstrou que os indivíduos especialistas em savana, bem como os generalistas, ocorreram preferencialmente no estágio 4. Além disso, os indivíduos especialistas em savana apresentaram densidade significativamente menor do que o esperado nos estágios iniciais (1 e 2) e avançados (5 e 6) de colonização. Os indivíduos especialistas em floresta, por sua vez, estiveram associados de forma positiva aos estágios iniciais (1 e 2) e avançados (5 e 6), sendo que no estágio 4 a densidade dos indivíduos especialistas em floresta foi significativamente menor do que o esperado pelo acaso (FIGURA 18).

FIGURA 18 – TESTE QUI-QUADRADO DE PEARSON ( $\chi^2$ ) ENTRE OS GRUPOS FUNCIONAIS DE ESPÉCIES DE ACORDO COM O HABITAT PREFERENCIAL E OS ESTÁGIOS DE COLONIZAÇÃO LENHOSA EM UM REMANESCENTE CAMPESTRE NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA, PARANÁ



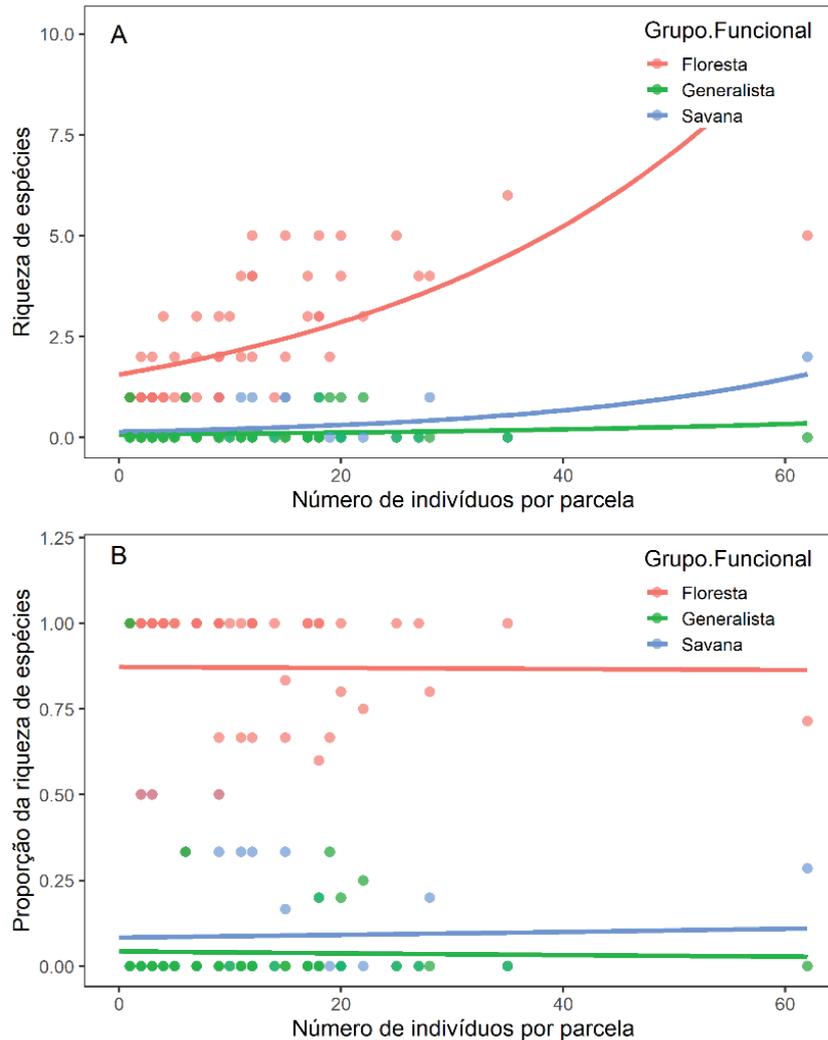
FONTE: O autor (2022).

NOTA: Os números representam os resíduos padronizados ajustados entre os valores esperados e observados para cada associação. Os quadrados coloridos representam associações significativas ( $p < 0,01$ ).

O desenvolvimento da colonização lenhosa resultou em um aumento significativo na riqueza absoluta das espécies especialistas em savana ( $F = 5,45$ ;  $R^2 = 0,23$ ;  $p < 0,01$ ; *Deviance explained* = 12,74%) e especialistas em floresta ( $F = 33,72$ ;  $R^2 = 0,34$ ;  $p < 0,01$ ; *Deviance explained* = 40,84%). O mesmo padrão não foi observado para as espécies generalistas ( $F = 0,21$ ;  $R^2 = 0,002$ ;  $p = 0,65$ ; *Deviance explained* = 0,86%), as quais apresentaram riqueza de espécies constantes ao longo do gradiente de colonização (FIGURA 19A). Proporcionalmente, todos os grupos funcionais mantiveram riqueza de espécies constante ao longo do gradiente de

colonização, sendo que as espécies especialistas em florestas foram as responsáveis por liderar o processo de colonização desde os estágios iniciais até os estágios avançados (FIGURA 19B).

FIGURA 19 – MUDANÇAS NA RIQUEZA DE ESPÉCIES DOS DIFERENTES GRUPOS FUNCIONAIS AO LONGO DO GRADIENTE DE INVASÃO LENHOSA EM UM REMANESCENTE CAMPESTRE NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA, PARANÁ



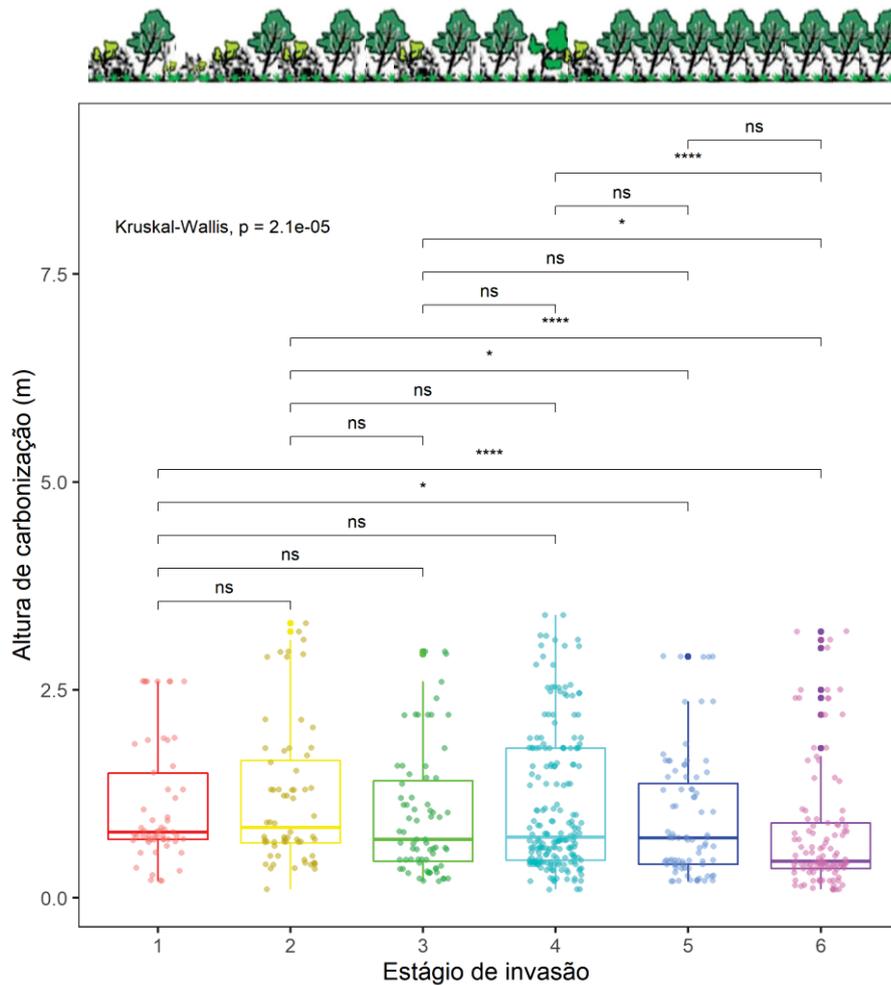
FONTE: O autor (2022).

NOTA: Os pontos representam a riqueza de espécies dos grupos funcionais encontrados nas parcelas de amostragem (a) ou a proporção da riqueza de espécies dos grupos funcionais encontrados nas parcelas de amostragem em relação à riqueza total (b).

A intensidade do fogo inferida pela altura máxima de carbonização apresentou redução significativa ao longo do gradiente de colonização lenhosa (Kruskal-Wallis  $\chi^2 = 18,37$ ;  $df = 5$ ;  $p = 0,0002$ ). O teste post-hoc de comparação múltipla de Dunn apontou que o estágio 6 ( $0,81 \pm 0,79$  m) apresentou altura de carbonização significativamente inferior aos demais estágios de colonização, com

exceção do estágio 5 ( $0,93 \pm 0,73$  m). O estágio 5, por sua vez, apresentou altura de carbonização significativamente inferior aos estágios 1 ( $1,12 \pm 0,74$  m) e 2 ( $1,20 \pm 0,85$  m). Os demais estágios de colonização não apresentaram diferenças significativas entre si em relação à altura de carbonização (FIGURA 20).

FIGURA 20 – TESTE NÃO-PARAMÉTRICO DE COMPARAÇÃO MÚLTIPLA ENTRE AS ALTURAS DE CARBONIZAÇÃO OBSERVADAS NOS DIFERENTES ESTÁGIOS DE COLONIZAÇÃO LENHOSA EM UM REMANESCENTE CAMPESTRE NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA, PARANÁ



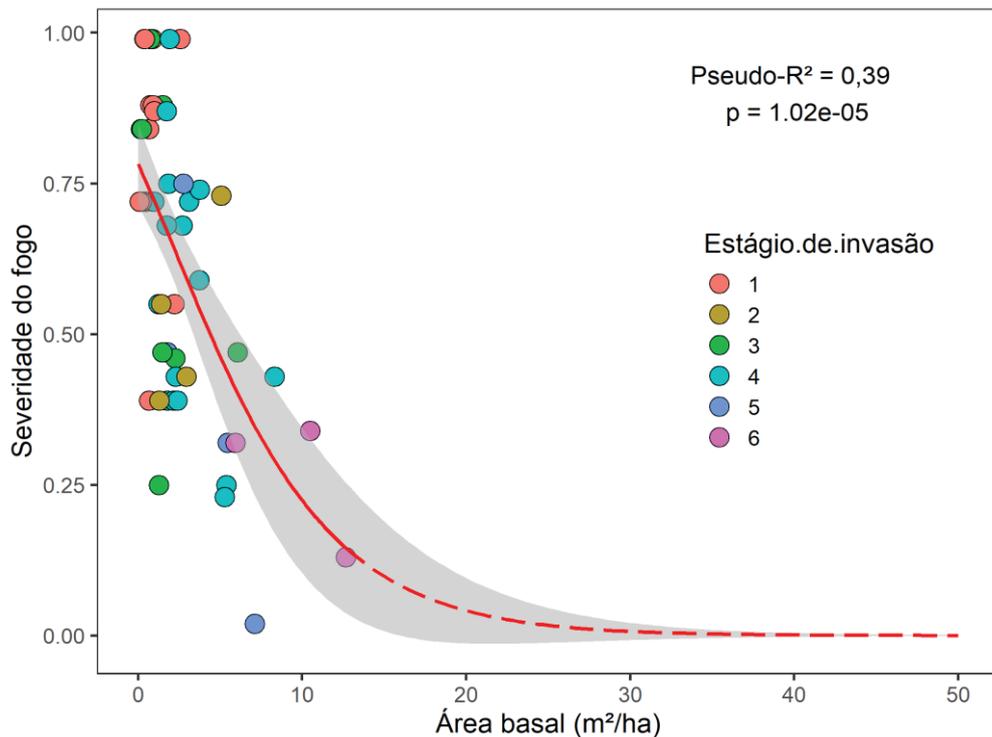
FONTE: O autor (2022).

NOTA: Codificação simbólica dos valores de p: ns =  $p > 0,05$ ; \*  $p \leq 0,05$ ; \*\*  $p \leq 0,01$ ; \*\*\*  $p \leq 0,001$ ; \*\*\*\*  $p \leq 0,0001$ .

O teste de Kolmogorov-Smirnov aceitou a hipótese nula de que os dados de severidade do fogo estavam associados à distribuição de probabilidade beta ( $D = 0,13052$ ;  $shape1 = 1,61$ ;  $shape2 = 0,94$ ;  $p = 0,286$ ). A severidade do fogo diminuiu significativamente na medida em que o processo de invasão do remanescente campestre avançou ( $p = 0,0001$ ). O modelo ajustado demonstrou que 39% da

variabilidade na severidade do fogo foi explicada pelo aumento na área basal por hectare (FIGURA 21). O valor de área basal por hectare necessário para alcançar o limiar de severidade do fogo correspondente a 0, isto é, ausência completa de mortalidade e/ou *topkill*, foi estimado em 32,3 m<sup>2</sup>.ha<sup>-1</sup>.

FIGURA 21 – EFEITO DA COLONIZAÇÃO LENHOSA SOBRE A SEVERIDADE DO FOGO (CALCULADA A PARTIR DA PROPORÇÃO DE ÁREA BASAL PERDIDA EM DECORRÊNCIA DO INCÊNDIO)



FONTE: O autor (2021).

NOTA: Os pontos representam as parcelas de coleta de dados. As cores identificam os diferentes estágios de invasão. A área cinza sombreando a linha de tendência representa  $\pm 95\%$  de intervalo de confiança. A linha sólida representa interpolação e a linha tracejada representa extrapolação.

Pseudo-r<sup>2</sup> = ajuste geral do modelo; p = probabilidade de aceitação da hipótese nula.

#### 4.5 DISCUSSÃO

Estudos realizados na região sul do Brasil demonstraram que na ausência de distúrbios, os remanescentes de vegetação campestre estão propensos a serem colonizados por espécies lenhosas (e.g. OLIVEIRA; PILLAR, 2004; DUARTE et al., 2006; CARLUCCI; DUARTE; PILLAR, 2011; MÜLLER et al., 2012b; SÜHS; GIEHL; PERONI, 2020). Ainda que não se tenha uma idéia clara do tempo necessário para que uma vegetação campestre se transforme em um tipo alternativo de vegetação lenhosa, com base no estudo de Sühs, Giehl e Peroni (2020) é possível prever que

este processo pode ocorrer de forma bastante rápida. De fato, após um período de 18 anos de exclusão do fogo, foram observadas evidências de que a área em estudo caminha para a formação de um estado florestal com dossel fechado, uma vez que a colonização lenhosa está sendo estruturada deterministicamente para a dominância de espécies florestais, resultando em uma diminuição significativa na intensidade e severidade do fogo ao longo do gradiente de ocupação dos campos.

Embora a colonização dos ecossistemas campestres por espécies lenhosas tenha sido extensivamente documentada por estudos realizados no mundo todo (e.g. ROQUES; O'CONNOR; WATKINSON, 2001; CABRAL et al., 2003; VAN AUKEN, 2000; WIGLEY; BOND; HOFFMAN, 2009; ELDRIDGE et al., 2011; STEVENS et al., 2017), inclusive no sul do Brasil (e.g. OLIVEIRA; PILLAR, 2004; DUARTE et al., 2006; CARLUCCI; DUARTE; PILLAR, 2011; MÜLLER et al., 2012b; SÜHS; GIEHL; PERONI, 2020), poucos exploraram se tal fenômeno representa exclusivamente um processo de adensamento que não interfere na inflamabilidade do sistema, ou se está associado a uma mudança no estado fundamental do ecossistema em direção a um estado florestal alternativo. Especificamente, a manutenção da inflamabilidade dos ecossistemas campestres é de particular interesse, pois permite a ocorrência de incêndios periódicos, que são capazes de sustentar a vegetação em um estado aberto onde o clima poderia, de outra maneira, promover a floresta (BEHLING; PILLAR, 2007). Em compensação, o sombreamento proporcionado pelo fechamento do dossel das espécies lenhosas é um fator crítico para a sobrevivência da vegetação campestre exigente de luz (PARR; GRAY; BOND, 2012), especialmente para as gramíneas C<sub>4</sub>, que são os principais combustíveis que alimentam o fogo (HOFFMANN et al., 2012a; OVERBECK et al., 2018). Aqui, observou-se que a intensidade do fogo foi negativamente afetada pelo aumento da colonização lenhosa, indicando uma mudança no comportamento do sistema. Ao estudar uma área de savana na África do Sul, Parr, Gray e Bond (2012) verificaram que as mudanças induzidas pela colonização lenhosa causaram um efeito em cascata na composição de espécies de plantas e animais, situação que gera preocupação em relação à área de estudo, devido à perda potencial de espécies exclusivas e serviços ecossistêmicos associados.

No processo de transição de estado entre ecossistemas campestres e florestais, o aumento da cobertura de dossel, proporcionado pela invasão lenhosa, resulta não apenas na redução da biomassa herbácea, mas também em menor

temperatura do ar, maior umidade relativa, menor velocidade do vento e maior teor de umidade do material combustível (HOFFMANN et al., 2012b). Além disso, à medida que a densidade de árvores e arbustos aumenta, o leito combustível se torna cada vez mais dominado por serapilheira, que é menos inflamável do que as gramíneas (PRIOR et al., 2017). Embora todas essas variáveis contribuam para a baixa inflamabilidade da floresta em comparação aos ecossistemas gramíneos, Hoffmann et al. (2012b) constataram que a perda de biomassa herbácea é o principal fator responsável por causar maiores reduções na intensidade, comprimento da chama e taxa de propagação do fogo. Desse modo, a perda das gramíneas em resposta ao fechamento de dossel marca a transição de um estado mantido pelo fogo para um estado independente do fogo (HOFFMANN et al., 2012a). Identificar a transição de um estado para outro fornece uma base para a compreensão de como o fogo governa a distribuição dos diferentes tipos de vegetação sob as mesmas condições climáticas. Hoffmann et al. (2012a) indicaram que quando um ecossistema atinge cobertura de dossel suficiente para suprimir o fogo e excluir as gramíneas, um limiar de supressão do fogo é alcançado. Sendo assim, com o objetivo de encontrar um limiar análogo para o sistema em estudo, foi analisada a severidade do fogo ao longo de um gradiente de área basal por hectare, proporcionando a verificação de que a capacidade do fogo em reverter o processo de colonização é significativamente diminuída na medida que a ocupação lenhosa aumenta até atingir o limiar de  $32,3 \text{ m}^2.\text{ha}^{-1}$ , quando então o estado florestal pode alcançar a estabilidade. A partir deste ponto, o retorno ao estado campestre provavelmente irá requerer múltiplas queimadas de modo a provocar sucessivas reduções na cobertura lenhosa e permitir a expansão gradual das gramíneas.

A forma da relação entre a cobertura lenhosa e a inflamabilidade é particularmente importante porque determina a força do *feedback* fogo-vegetação, que por sua vez influencia se os campos e as florestas podem coexistir como estados alternativos estáveis. Neste aspecto, as características das espécies associadas ao processo de colonização são relevantes para a compreensão das propriedades do ecossistema e das respostas da vegetação ao fogo (HOFFMANN et al., 2009; GOTSCH et al., 2010). Diferentemente do padrão de espécies observado nos ambientes de savana, neste estudo verificou-se a predominância de espécies com características florestais, as quais tendem a ter maior área foliar em comparação com as espécies de savana, o que se manifesta como copas mais

largas e densas (HOFFMANN et al., 2005). Portanto, onde espécies florestais estão presentes, o fechamento do dossel deve ser mais rápido do que onde apenas espécies de savana estão presentes (HOFFMANN et al., 2012a). Na verdade, habitats formados exclusivamente por espécies de savana podem ser incapazes de formar um dossel suficientemente denso para excluir totalmente as gramíneas (RATNAM et al., 2011).

Em um estudo realizado por Flake et al. (2021), no qual os autores avaliaram a trajetória funcional da vegetação associada à expansão florestal em uma área de savana, foi observado que as espécies generalistas (*i.e.*, espécies que ocorrem tanto em habitats de savana quanto em florestas) formaram o grupo funcional de espécies predominantes. Neste estudo, foi observado o predomínio de espécies florestais típicas tanto nos estágios iniciais de colonização quanto nos estágios mais avançados, característica que pode promover o fechamento de dossel de forma mais acelerada do que o esperado para ambientes de savana. Jamison-Daniels et al. (2021), ao estudar o processo de sucessão florestal em uma de savana na África do Sul, observaram que mudanças direcionais determinísticas impulsionaram o padrão de espécies em direção à especialização florestal em estágios mais avançados de sucessão. Neste estudo, apesar dos resultados apontarem para a ocorrência de uma trajetória determinística de substituição de espécies ao longo do gradiente de colonização, não foi observado que tal padrão esteve associado à substituição de espécies entre grupos funcionais distintos, mas sim entre diferentes espécies dentro do grupo funcional das espécies especialistas em floresta.

Compreender as consequências da expansão florestal é importante porque os campos estão sofrendo degradação generalizada em todo o mundo (HOEKSTRA et al., 2005). No sul do Brasil, a prática da atividade pecuária e a preservação da biodiversidade endêmica dos campos dependem fundamentalmente da manutenção do ecossistema em um estado aberto, o que torna a colonização lenhosa uma preocupação proeminente tanto para a economia local quanto para a conservação (OVERBECK et al., 2007; SÜHS; GIEHL; PERONI, 2018, 2020). Desse modo, a integração do processo de colonização lenhosa em uma estratégia coerente de gestão dos recursos naturais pode auxiliar nas ações de manejo e restauração dos campos.

#### 4.6 CONCLUSÃO

Foram encontradas evidências significativas para aceitar a hipótese de estudo de que a colonização lenhosa não representa simplesmente um processo de adensamento, mas sim uma mudança no estado fundamental do ecossistema campestre em direção a um estado florestal alternativo. Diferentemente da expectativa prévia, apesar da colonização lenhosa ser estruturada de modo determinístico, a predominância das espécies florestais não ocorreu somente nos estágios avançados de invasão, mas também nos estágios iniciais. Além disso, uma diminuição significativa na intensidade do fogo foi observada na medida em que a ocupação lenhosa avançou, indicando uma mudança no comportamento do sistema que favoreceu a ocorrência de um *feedback* positivo entre a cobertura de dossel e o recrutamento de espécies florestais tolerantes à sombra. Simultaneamente à diminuição da intensidade do fogo, foi observado que a capacidade do fogo em reverter o processo de colonização foi significativamente diminuída na medida em que a ocupação lenhosa aumentou, até atingir a área basal de  $32,3 \text{ m}^2.\text{ha}^{-1}$ , limiar estimado no qual o estado florestal pode alcançar a estabilidade após a ocupação dos campos. Neste ponto presumiu-se a ocorrência da transição de um estado mantido pelo fogo para um estado independente do fogo.

#### 4.7 REFERÊNCIAS

ACHARYA, B. S. et al. Woody Plant Encroachment Impacts on Groundwater Recharge: A Review. **Water**, v. 10, n. 10, 1466, 2018.

ALVARES, C. A. et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, Berlin, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2014.

ANADÓN, J. D. et al. Effect of woody-plant encroachment on livestock production in North and South America. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 111, n. 35, p. 12948-12953, 2014.

ANDERSEN, E. M.; STEIDL, R. J. Woody plant encroachment restructures bird communities in semiarid grasslands. **Biological Conservation**, v. 240, 108276, 2019.

ANGASSA, A. The ecological impact of bush encroachment on the yield of grasses in Borana rangeland ecosystem. **African Journal of Ecology**, v. 43, p. 14-20, 2005.

ANGASSA, A.; BAARS, R. M. T. Ecological condition of encroached and non-encroached rangelands in Borana, Ethiopia. **African Journal of Ecology**, v. 38, p. 321-328, 2000.

BALAKRISHNAN, N.; NEVZOROV, V. B. **A Primer on Statistical Distributions**. John Wiley & Sons, Inc. 2003.

BARBOSA, A. M. et al. New measures for assessing model equilibrium and prediction mismatch in species distribution models. **Diversity and Distributions**, v. 19, n. 10, p. 1333-1338, 2015.

BEHLING, H.; PILLAR V. D. Late Quaternary vegetation, biodiversity and fire dynamics on the Southern Brazilian highland and their implication for conservation and management of modern Araucaria forest and grassland ecosystems. **Philosophical Transactions Royal Society B**, v. 362, p.243-251, 2007.

BEHLING, H. et al. Late-Holocene fire history in a forest-grassland mosaic in southern Brazil: Implications for conservation. **Applied Vegetation Science**, v. 10, p. 81-90, 2007.

BLANCO, C. C. et al. Feedbacks between vegetation and disturbance processes promote long-term persistence of forest–grassland mosaics in south Brazil. **Ecological Modelling**, v. 291, p. 224-232, 2014.

BOND, W. J.; MIDGLEY, G. F. A proposed CO<sub>2</sub>-controlled mechanism of woody plant invasion in grasslands and savannas. **Global Change Biology**, v.6, p. 865-869, 2000.

BRASIL. Lei nº 9985, de 18 de julho de 2000. Regulamenta o art. 225, § 1º, incisos I, II, III e VII da Constituição Federal, institui o Sistema Nacional de Unidades de Conservação da Natureza e dá outras providências. **Diário Oficial da União**, Brasília, DF, 19 jul. 2000.

BRAZIL FLORA GROUP. **Brazilian Flora 2020 project - Projeto Flora do Brasil 2020**. v393.274. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Dataset/Checklist. 2021.

CABRAL, A. et al. **Shrub encroachment in Argentinean savannas**. Journal of Vegetation Science, v. 14, p. 145-152, 2003.

CARPANEZZI, O. T. B.; CAMPOS, J. B. **Coletânea de pesquisas: Parques Estaduais de Vila Velha, Cerrado e Guartelá**. Curitiba: IAP, 2011.

CAREY, M. P. et al. Native invaders – challenges for science, management, policy, and society. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 10, n. 7, p. 373-381, 2012.

CARLUCCI, M. B.; DUARTE, L. S.; PILLAR, V. D. Nurse rocks influence forest expansion over native grassland in southern Brazil. **Journal of Vegetation Science**, v. 22, n. 1, p. 111–119, 2011.

CARVALHO, G. **flora**: Tools for Interacting with the Brazilian Flora 2020. R package version 0.3.4. 2020.

CERVI, A. C.; VON LINSINGEN, L.; HATSCHBACH, G.; RIBAS, O. S. A vegetação do Parque Estadual de Vila Velha, município de Ponta Grossa, Paraná, Brasil. **Boletim do Museu Botânico Municipal**, Curitiba, v. 69, p. 1-52, 2007.

CLARKE, K. R.; SOMERFIELD, P. J.; GORLEY, R. N. Testing of null hypotheses in exploratory community analyses: similarity profiles and biota-environment linkage. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 366, p. 56-69, 2008.

COHEN, J. **Statistical power analysis for the behavioral sciences (2nd Ed.)**. Erlbaum, Hillsdale, NJ. 1998.

CRIA. **SpeciesLink**: Sistema de informação distribuído para coleções biológicas. Obtido em: <http://splink.cria.org.br/>. 2020.

CRIBARI-NETO, F.; ZEILEIS, A. Beta Regression in R. **Journal of Statistical Software**, Articles, v. 34, n. 2, p. 1-24, 2010.

DELIGNETTE-MULLER, M. L.; DUTANG, C. fitdistrplus: An R Package for Fitting Distributions. **Journal of Statistical Software**, v. 64, n. 4, p. 1-34, 2015.

D'ODORICO, P. et al. Ecohydrology of Terrestrial Ecosystems. **BioScience**, v. 60, n. 11, p. 898–907, 2010.

DUARTE, L. D. S. et al. Role of nurse plants in Araucaria Forest expansion over grassland in south Brazil. **Austral Ecology**, v. 31, n. 4, p. 520–528, 2006.

DUFRENE, M.; LEGENDRE, P. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. **Ecological Monographs**, v. 67, p. 345-366, 1997.

DÜMIG, A. et al. Araucaria forest expansion on grassland in the southern Brazilian highlands as revealed by  $^{14}\text{C}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  studies. **Geoderma**, v. 145, p. 143-157, 2008.

ELDRIDGE, D. J. et al. Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: towards a global synthesis. **Ecology Letters**, v. 14, p. 709-722, 2011.

FIDELIS, A. Is fire always the “bad guy”? **Flora**, v. 268, 151611, 2020.

FLAKE, S. W. et al. Savannas are not old fields: Functional trajectories of forest expansion in a fire-suppressed Brazilian savanna are driven by habitat generalists. **Functional Ecology**, v. 35, n. 8, p. 1797-1809, 2021.

GOTSCH, S. G. et al. Allocation to leaf area and sapwood area affects water relations of co-occurring savanna and forest trees. **Oecologia**, v. 163, p. 291–301, 2010.

GRAY, E.; BOND, W. Will woody plant encroachment impact the visitor experience and economy of conservation areas. **Koedoe**, v.55, p.1-9, 2013.

HIBBARD, K. A. et al. Biogeochemical changes accompanying woody plant encroachment in a subtropical savanna. **Ecology**, v. 82, p. 1999-2011, 2001.

HOEKSTRA, J. M. et al. Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection. **Ecology Letters**, v. 8, p. 23-29, 2005.

HOFFMANN, W. A. et al. Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. **Ecological Letters**, v. 15, p. 759-768, 2012a.

HOFFMANN, W. A. et al. Fuels or microclimate? Understanding the drivers of fire feedbacks at savanna-forest boundaries. **Austral Ecology**, v. 37, p. 634-643, 2012b.

HOFFMANN, W. A. et al. Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. **Functional Ecology**, v. 19, p. 932-940, 2005.

HOFFMANN, W. A. et al. Tree topkill, not mortality, governs the dynamics of savanna-forest boundaries under frequent fire in central Brazil. **Ecology**, v. 90, p. 1326-1337, 2009.

HOFFMANN, W. A.; MOREIRA, A. G. The role of fire in population dynamics of woody plants. In: OLIVEIRA, P. S.; MARQUIS, R. J. (Eds.). **The Cerrado of Brazil: Ecology and natural history of a neotropical savanna**. Columbia University Press, New York, 159-177. 2002.

HUXMAN, T. E. et al. Ecohydrological implications of woody plant encroachment. **Ecology**, v. 86, p. 308-319, 2005.

INSTITUTO AMBIENTAL DO PARANÁ - IAP. **Plano de manejo do Parque Estadual de Vila Velha**. Curitiba, 2004.

INSTITUTO AGRONÔMICO DO PARANÁ - IAPAR. **Estações meteorológicas: médias históricas**. Londrina: IAPAR, 2020.

JAMISON-DANIELS, S. L. et al. The role of deterministic succession during forest development within a southern African savanna. **Biotropica**, v. 53, p. 466– 476, 2021.

KASSAMBARA, A. **ggpubr: 'ggplot2' Based Publication Ready Plots**. R package version 0.4.0. 2020.

KASSAMBARA, A. **rstatix: Pipe-Friendly Framework for Basic Statistical Tests**. R package version 0.7.0. 2021.

KIESCHNICK, R.; MCCULLOUGH, B. D. Regression analysis of variates observed on (0, 1): percentages, proportions and fractions. **Statistical Modelling**, v. 3, n. 3, p. 193-213, 2003.

KNAPP, A. K. et al. Consequences of More Extreme Precipitation Regimes for Terrestrial Ecosystems. **BioScience**, v. 58, n. 9, p. 811–821, 2008.

KOVALSYKI, B. **Histórico e comportamento do fogo no Parque Estadual de Vila Velha, Paraná, Brasil**. 148 f. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal) – Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2020.

LENTH, R. V. **emmeans**: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. R package version 1.6.0. 2021.

MAACK, R. **Geografia física do estado do Paraná**. 4º edição, Editora UEPG, Ponta Grossa, 2012. 526 p.

MACDONALD, P. L.; GARDNER, R. C. Type I Error Rate Comparisons of Post Hoc Procedures for I j Chi-Square Tables. **Educational and Psychological Measurement**, v. 60, n. 5, p. 735-754, 2000.

MARACAHIPES, L. et al. How to live in contrasting habitats? Acquisitive and conservative strategies emerge at inter- and intraspecific levels in savanna and forest woody plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 34, p. 17-25, 2018.

MELO, M. S. **Formas rochosas do Parque Estadual de Vila Velha**. PontaGrossa: UEPG, 2006. 154 p.

MELO, M. S.; MORO, R. S.; GUIMARÃES, G. B. **Patrimônio Natural dos Campos Gerais do Paraná**. Ponta Grossa: Editora UEPG, 2007, 230p.

MISTRY, J. et al. New perspectives in fire management in South American savannas: The importance of intercultural governance. **Ambio**, v. 48, p. 172–179, 2019.

MOGASHOA, R.; DLAMINI, P.; GXASHEKA, M. Grass species richness decreases along a woody plant encroachment gradient in a semi-arid savanna grassland, South Africa. **Landscape Ecology**, v. 36, n. 1, p. 617-636, 2021.

MUGASI, S. K.; SABIITI, E. N.; TAYEBWA, B. M. The economic implications of bush encroachment on livestock farming in rangelands of Uganda. **African Journal of Range & Forage Science**, v. 17, p. 64-69, 2000.

MÜLLER, S. C. et al. Plant Functional Types of Woody Species Related to Fire Disturbance in Forest–Grassland Ecotones. **Plant Ecology**, v. 189, p. 1–14, 2007.

MÜLLER, S. C. et al. South Brazilian Forest-Grassland Ecotones: Dynamics affected by climate, disturbance, and woody species traits. In: MYSTER, R. (Ed.). **Ecotones Between Forest and Grassland**. Springer, New York, 167–187. 2012a.

MÜLLER, S. C. et al. Woody species patterns at forest grassland boundaries in southern Brazil. **Flora (Jena)**, v. 207, p. 586-598, 2012b.

MYERS, R. L. **Convivendo com o fogo**: manutenção dos ecossistemas esubsistência com o manejo integrado do fogo. Tallahassee: TNC, 2006. 28 p.

NACKLEY, L. L. et al. The nebulous ecology of native invasions. **Trends in ecology & evolution**, v. 32, n. 11, p. 814-824, 2017.

OKSANEN, J. et al. **vegan**: Community Ecology Package. R package version 2.5-6. 2020.

OLIVEIRA, J. M.; PILLAR, V. D. Vegetation dynamics on mosaics of Campos and Araucaria forest between 1974 and 1999 in Southern Brazil. **Community Ecology**, v. 5, n. 2, p.197–202, 2004.

OSPINA, R.; CRIBARI-NETO, F.; VASCONCELLOS, K. L. P. Improved point and interval estimation for a beta regression model. **Computational Statistics & Data Analysis**, v. 51, n. 2, p. 960-981, 2006.

OVERBECK, G. E. et al. Brazil's neglected Biome: the South Brazilian Campos. **Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics**, v. 9, n. 2, p. 101-116, 2007.

OVERBECK, G. E. et al. The South Brazilian grasslands – A South American tallgrass prairie? Parallels and implications of fire dependency. **Perspectives in Ecology and Conservation**, v. 16, n. 1, p. 24-30, 2018.

PARANÁ. Lei nº 1293 de 12 de outubro de 1953. Cria, no município de Ponta Grossa, nas terras denominadas “VILA VELHA” e “LAGOA DOURADA”, um parque estadual. **Diário Oficial do Estado**, Curitiba, PR, 16 out. 1953.

PARR, C. L.; GRAY, E. F.; BOND, W. J. Cascading biodiversity and functional consequences of a global change–induced biome switch. **Diversity and Distributions**, v. 18, p. 493-503, 2012.

PILLAR, V. D.; QUADROS, F. L. F. Grassland-forest boundaries in Southern Brazil. **Coenose**, v. 12, p. 119-126, 1997.

PODANI, J. **Introduction to the exploration of multivariate biological data**. Backhuys Publishers, Leiden, NL.2000.

PRIOR, L. D. et al. Does inherent flammability of grass and litter fuels contribute to continental patterns of landscape fire activity? **Journal Biogeography**, v. 44, p. 1225-1238, 2017.

R CORE TEAM. **R**: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2019.

RATAJCZAK, Z.; NIPPERT, J. B.; COLLINS, S. L. Woody encroachment decreases diversity across North American grasslands and savannas. **Ecology**, v. 93, p. 697-703, 2012.

RATNAM, J. et al. When is a 'forest' a savanna, and why does it matter? **Global Ecology and Biogeography**, v. 20, p. 653-660, 2011.

ROBERTS, D. W. **labdsv**: Ordination and Multivariate Analysis for Ecology. R package version 2.0-1. 2019.

ROQUES, K. G.; O'CONNOR, T. G.; WATKINSON, A. R. Dynamics of Shrub Encroachment in an African Savanna: Relative Influences of Fire, Herbivory, Rainfall and Density Dependence. **Journal of Applied Ecology**, v. 38, p. 268-280, 2001.

ROSSATTO, D. R.; HOFFMANN, W. A.; FRANCO, A. C. Differences in growth patterns between co-occurring forest and savanna trees affect the forest-savanna boundary. **Functional Ecology**, v. 23, p. 689-698, 2009.

SCHOLES, R. J.; ARCHER, S. R. Tree-Grass Interactions in Savannas. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 28, n. 1, p. 517-544, 1997.

SILVA, L. C. R. et al. Past century changes in *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze water use efficiency and growth in forest and grassland ecosystems of southern Brazil: implications for forest expansion. **Global Change Biology**, v. 15, p.2387-2396, 2009.

SIMBERLOFF, D. et al. The natives are restless, but not often and mostly when disturbed. **Ecology**, v. 93, p. 598-607, 2012.

SOKAL, R. R.; ROHLF, F. J. **Biometry**. The principles and practices of statistics in biological research. 2nd Edition, W.H. Freeman, San Francisco. 1969.

STEVENS, N. et al. Savanna woody encroachment is widespread across three continents. **Global Change Biology**, v. 23, p. 235-244, 2017.

SÜHS, R. B.; GIEHL, E. L. H.; PERONI, N. Interaction of land management and araucaria trees in the maintenance of landscape diversity in the highlands of southern Brazil. **PLOS ONE**, v. 13, n. 11, e0206805, 2018.

SÜHS, R. B.; GIEHL, E. L. H.; PERONI, N. Preventing traditional management can cause grassland loss within 30 years in southern Brazil. **Scientific Reports**, v. 10, n. 783, 2020.

THE ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP et al. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV, **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 181, n. 1, p. 1-20, 2016.

VAN AUKEN, O. W. Shrub Invasions of North American Semiarid Grasslands. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 31, n.1, p. 197-215, 2000.

WEI, T.; SIMKO, V. **R package "corrplot"**: Visualization of a Correlation Matrix (Version 0.87). 2021.

WHITAKER, D.; CHRISTMAN, M. **clustsig**: Significant Cluster Analysis. R package version 1.1. 2014.

WICKHAM, H. **ggplot2**: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag New York, 2016.

WIGLEY, B. J.; BOND, W. J.; HOFFMAN, M. T. Thicket expansion in a South African savanna under divergent land use: local vs. global drivers? **Global Change Biology**, v. 16, p. 964-976, 2010.

WIGLEY, B. J.; BOND, W. J.; HOFFMAN, M. T. Bush encroachment under three contrasting land-use practices in a mesic South African savanna. **African Journal of Ecology**, v. 47, p. 62-70, 2009.

WOOD, S. N. **Generalized Additive Models**: An Introduction with R (second edition). Chapman and Hall/CRC. 2017.

WOOD, S. N. Thin plate regression splines. **Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology)**, v. 65, p. 95-114, 2003.

## **5 ECOLOGIA DO FOGO NOS CAMPOS GERAIS DO PARANÁ: RELAÇÕES ENTRE INTENSIDADE DO FOGO E ALTURA DE CRESTAMENTO**

### **5.1 RESUMO**

Para desenvolver o uso de queimas prescritas como ferramenta de conservação nos ecossistemas dependentes do fogo, é preciso ampliar o número de pesquisas que investiguem as interações entre a intensidade do fogo e seus respectivos efeitos. Desse modo, este trabalho avaliou o impacto de um incêndio florestal em um ecossistema campestre colonizado por espécies lenhosas após um período de 18 anos de exclusão do fogo (de 1999 a 2017). Foram analisadas duas variáveis importantes para inferir o comportamento e os efeitos do fogo pós-incêndio: as marcas de carbonização deixadas pelo fogo no tronco das árvores e arbustos e o crestamento letal das folhas. Os resultados demonstraram que a altura de carbonização medida em sua máxima extensão traduziu melhor a intensidade do fogo, o que permitiu indicar a altura máxima de carbonização como metodologia padrão para inferir a intensidade do fogo pós-incêndio. A avaliação preditiva da altura de crestamento letal das folhas em um subgrupo independente de amostras indicou que os modelos avaliados apresentaram desempenho equivalente, com leve superioridade dos modelos empíricos em relação aos modelos semifísicos. Entretanto, a ausência de base física nos modelos empíricos limita a extrapolação de seus resultados. Portanto, não é recomendável que outros estudos considerem os modelos deste trabalho como de natureza universal. Sendo assim, incentiva-se outros pesquisadores a desenvolverem suas próprias relações empíricas entre a intensidade e os efeitos do fogo.

Palavras-chave: intensidade do fogo, altura de carbonização, altura de crestamento.

### **5.2 INTRODUÇÃO**

Desde muito antes do surgimento dos primeiros hominídeos e das primeiras civilizações humanas, o fogo tem sido uma força natural que controla a composição, a estrutura e o funcionamento dos biomas terrestres (SCOTT, 2000; BOND; WOODWARD; MIDGLEY, 2005; KEELEY et al., 2012; PAUSAS; KEELEY, 2019).

Em muitos ecossistemas abertos, como nas savanas e nos campos, a ocorrência frequente de incêndios é um fator imprescindível para a manutenção da biodiversidade intolerante à sombra (PAUSAS; KEELEY, 2019), especialmente em regiões onde o clima e o solo não são obstáculos para a formação de florestas, sendo possível a ocorrência de estados estáveis alternativos (PAUSAS; BOND, 2020). Desse modo, o fogo representa uma força evolucionária que, historicamente, contribuiu de forma determinante para promover a biodiversidade do planeta (HE; LAMONT; PAUSAS, 2019).

Ao analisar o papel ecológico do fogo nos ecossistemas naturais, é importante compreender que, em grande parte, o impacto do fogo sobre a biota de um determinado ecossistema depende de como os incêndios moldaram a composição e a estrutura das populações de plantas e animais desse ecossistema no decorrer do tempo (PIVELLO et al., 2021). Nesse sentido, os biomas terrestres podem ser classificados como sensíveis ao fogo, dependentes do fogo e independentes do fogo (HARDESTY; MYERS; FULKS, 2005). Os ecossistemas sensíveis ao fogo, como as florestas tropicais e subtropicais, são formados por espécies vegetais e animais que não apresentam adaptações para tolerar eventos de incêndios, sendo a ocorrência de fogo nesses ambientes extremamente prejudicial, podendo causar a perda de biodiversidade e a destruição de habitats. Por outro lado, os ecossistemas dependentes do fogo, como as savanas e os campos, representam ambientes onde quantidades suficientes de material vegetal seco se acumulam sazonalmente, alimentando incêndios recorrentes. Ao contrário dos ecossistemas sensíveis ao fogo, a estrutura e o funcionamento dos ecossistemas dependentes do fogo são resultado de uma longa história evolutiva em que o fogo exerceu um papel central na seleção de espécies e nos processos ecológicos. Por fim, nos chamados ecossistemas independentes do fogo, como os desertos e as tundras, por causa das condições climáticas desfavoráveis ou por falta de material combustível suficiente para sustentar a propagação do fogo, os incêndios raramente ocorrem.

Com base na classificação proposta por Hardesty, Myers e Fulks (2005), alguns autores chegaram à conclusão de que os incêndios podem apresentar duas faces, a face boa e a ruim, dependendo de onde, quando e como ocorrem (BERLINCK; BATISTA, 2020; FIDELIS, 2020). Assim, quando é pensado sobre os efeitos do fogo sobre os ecossistemas, deve-se primeiro compreender que as

espécies não são influenciadas pelo fogo *per se*, mas sim pelo regime de fogo (PAUSAS; KEELEY, 2009), que é um conceito amplo que envolve intensidade, frequência e época de queima (SCOTT et al., 2014). A atividade humana pode influenciar os regimes de fogo de inúmeras maneiras, modificando o tipo, a estrutura, a inflamabilidade e a continuidade do material combustível, além de aumentar ou diminuir a frequência das fontes de ignição, além de ocasionar alterações na época do ano em que elas ocorrem (BOWMAN et al., 2011). Com isso, na medida em que o homem modifica o regime de fogo, o papel ecológico do fogo também pode ser alterado de bom para ruim, e vice-versa.

Os ancestrais humanos aprenderam a usar o fogo como uma das primeiras ferramentas para transformar o mundo em seu favor (BOND; KEELEY, 2005) e, desde então, modificaram os regimes naturais de fogo, aumentando, diminuindo e até mesmo eliminando a ocorrência de incêndios (ARCHIBALD, 2016). Especialmente nos últimos anos, a frequência de uso do fogo aumentou de forma inadequada como *proxy* para o desmatamento, o que resultou na formulação de políticas conservacionistas prioritariamente focadas na proteção das florestas e no combate aos incêndios florestais, movimento que ficou conhecido como política de “fogo zero” (DURIGAN; RATTER, 2016). Como resultado, mesmo em ecossistemas dependentes do fogo, os incêndios foram evitados e prontamente combatidos, de acordo com a visão generalizada de que o fogo é sempre sinônimo de tragédia e destruição (FIDELIS, 2020).

Durante as décadas passadas, a política de “fogo zero” foi o “carro-chefe” na proteção das florestas tropicais e subtropicais. Entretanto, se por um lado, houve progresso na proteção dos ecossistemas sensíveis ao fogo, por outro lado, a política de “fogo zero” provocou mudanças ecológicas significativas nos ecossistemas dependentes do fogo, os quais experimentaram perdas de biodiversidade e de serviços ecossistêmicos, devido à expansão florestal e a ocorrência de incêndios cada vez mais intensos em resposta ao acúmulo de material combustível inflamável. Dessa maneira, recentemente, avanços científicos têm destacado a necessidade de substituir a política de “fogo zero” em ecossistemas dependentes do fogo pela implementação de um regime de queima frequente de baixa intensidade (PIVELLO et al., 2021), o qual parece ser mais condizente com a condição natural de tais ecossistemas.

Devido às diversas maneiras pelas quais o aumento na abundância de plantas lenhosas pode impactar negativamente os ecossistemas dependentes do fogo (e.g. ELDRIDGE et al., 2011; RATAJCZAK; NIPPERT; COLLINS, 2012; ANADÓN et al., 2014; HONDA; DURIGAN, 2016), diferentes investigações científicas têm sido conduzidas em ecossistemas de savanas e campos ao redor do mundo, com o propósito de encontrar potenciais soluções para reverter o processo de expansão florestal e restaurar a funcionalidade ecológica dos ecossistemas campestres (NIPPERT et al., 2021). Nesse contexto, a queima prescrita tem sido considerada a técnica de manejo mais eficaz, pois além de atuar no controle da densidade lenhosa, pode proporcionar também o gerenciamento do material combustível inflamável, reduzindo o risco de ocorrência de incêndios florestais de alta intensidade (DURIGAN; RATTER, 2016). O fogo prescrito também tem vantagens em comparação com outras práticas alternativas de manejo, como a remoção mecânica e a aplicação de herbicida, que podem ser mais caras e provocar efeitos indesejáveis no ecossistema (GOLDFARB; CASCO; BERNARDIS, 2000; PLATT et al. 2015). Além disso, o corte manual de árvores e arbustos estabelecidos na matriz campestre pode ser impraticável em várias situações, especialmente em áreas extensas de difícil acesso (POLLICELLI; PICCA; VILLAFANE, 2019).

Apesar das evidências de que os ecossistemas de campos e savanas precisam de fogo para manter a sua estrutura e diversidade, prescrever o uso do fogo para a conservação ainda é um tema controverso e pouco aceito pela sociedade (OVERBECK et al., 2018). Até mesmo entre os ecologistas, o fogo foi por muito tempo apenas considerado como um agente de degradação (DURIGAN et al., 2020). Um dos principais argumentos invocados contra o manejo do fogo é o princípio da precaução, que estabelece que ações preventivas devem ser adotadas contra um perigo potencial, mesmo que haja incerteza científica em relação a tal perigo (HANSSON, 2020). Nesse caso, a ação preventiva que tem sido historicamente adotada é a supressão do fogo, quando na verdade deveria ser o seu manejo (DURIGAN et al., 2020).

Para desenvolver o uso de queimas prescritas como ferramenta de conservação nos ecossistemas dependentes do fogo, é preciso ampliar o número de pesquisas que investiguem as interações entre o fogo e a intensidade do fogo e seus respectivos efeitos. Dessa maneira, será possível aumentar a percepção geral da sociedade de que o fogo, quando empregado de forma segura e planejada, trata-se

de uma ferramenta capaz de alterar a estrutura do ecossistema, de modo a alcançar objetivos específicos de manejo, tanto para o gerenciamento da carga de material combustível inflamável, reduzindo o perigo de incêndios de grandes proporções, quanto para a conservação de ecossistemas com características ecológicas singulares que dependem do fogo para a sua manutenção (VOSE, 2000).

Com base no exposto, este trabalho avaliou o impacto de um incêndio em um ecossistema campestre colonizado por espécies lenhosas após um período de 18 anos de exclusão do fogo (de 1999 a 2017) analisando duas variáveis importantes para inferir a intensidade e os efeitos do fogo pós-incêndio: as marcas de carbonização deixadas pelo fogo no tronco das árvores e arbustos e o crestamento letal das folhas, que é medido pela altura na qual as copas são afetadas pelas temperaturas resultantes do calor gerado pelo fogo e elevado pela coluna de convecção desde a zona de combustão (VAN WAGNER, 1973). Sendo assim, objetivou-se: (1) ajustar uma relação empírica para estimar a intensidade do fogo a partir das alturas de carbonização deixadas no tronco dos indivíduos lenhosos após a passagem do fogo; (2) desenvolver e avaliar modelos preditivos para estimar a altura de crestamento letal das folhas.

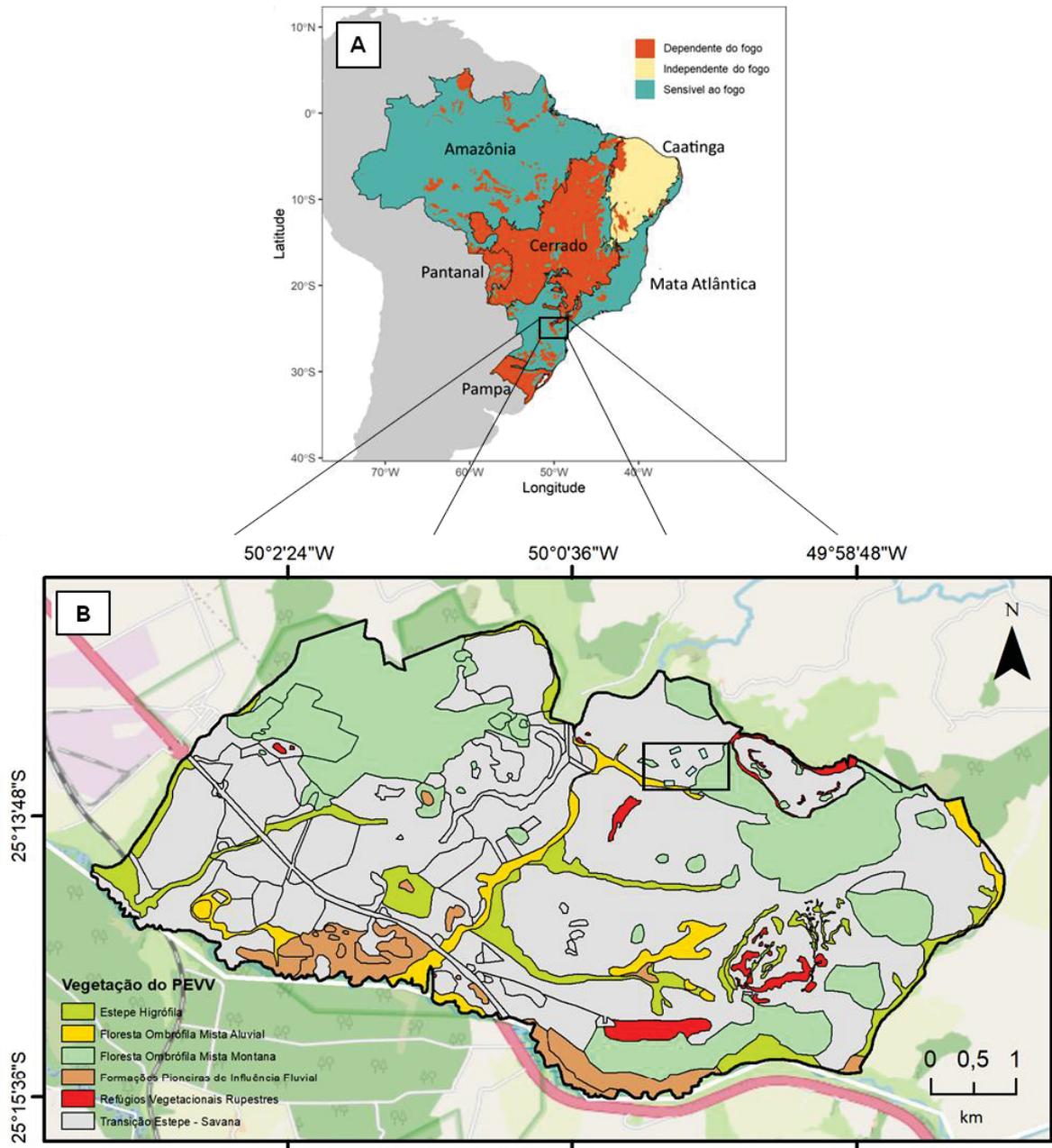
## 5.3 MATERIAL E MÉTODOS

### 5.3.1 Área de estudo

O presente estudo foi conduzido no Parque Estadual de Vila Velha (PEVV), que fica localizado no município de Ponta Grossa, região dos Campos Gerais do Paraná (Latitude: 25° 13' 30" S, Longitude: 50° 0' 0" O) (FIGURA 22). O PEVV ocupa uma área de 3.803 ha considerada como testemunho de remanescentes da vegetação primária dos Campos Gerais do Paraná (INSTITUTO AMBIENTAL DO PARANÁ - IAP, 2004). Conforme a classificação climática de Köppen, o clima da região é do tipo Cfb (ALVARES et al., 2014), ou seja, clima temperado úmido com temperatura média no mês mais frio abaixo de 18°C (mesotérmico), com verões frescos, temperatura média no mês mais quente abaixo de 22°C e sem estação seca definida (INSTITUTO AGRONÔMICO DO PARANÁ - IAPAR, 1994). A altitude média da área de estudo é de 960 m. A precipitação média anual é de aproximadamente 1.500 mm, com chuvas bem distribuídas durante o ano todo (MORO; MILAN;

MORO, 2012). Os principais tipos de vegetação presentes no PEVV são os campos e a floresta com araucária, ambos pertencentes ao bioma Mata Atlântica (INSTITUTO AMBIENTAL DO PARANÁ - IAP, 2004).

FIGURA 22 – ECOSISTEMAS BRASILEIROS E SUAS RELAÇÕES COM O FOGO (A) E VEGETAÇÃO DO PARQUE ESTADUAL DE VILÁ VELHA (B)



FONTE: Elaborado pelo autor (2022), com base em: (a) Pivello et al. (2021), e; (b) Instituto Ambiental do Paraná– IAP (2004).

Em setembro de 2017, o PEVV foi atingido por um incêndio iniciado de maneira acidental, o que representou uma oportunidade valiosa de melhor

compreender a ecologia do fogo na região dos Campos Gerais do Paraná, onde estudos associados ao comportamento e efeitos do fogo sobre a vegetação são historicamente escassos. O incêndio ocorreu em 4 setembro de 2017, na porção leste do PEVV, em área de vegetação campestre, atingindo aproximadamente 124 ha (KOVALSYKI, 2020). O alerta do incêndio foi dado aproximadamente às 11h do dia 4 de setembro de 2017 sendo considerado extinto às 23h59 do mesmo dia (SYSBM, 2017). Com progressão auxiliada pelo vento dominante de noroeste, o incêndio consumiu material herbáceo e lenhoso e afetou áreas de ecótono com a floresta ombrófila mista. Entretanto, o fogo não adentrou as áreas de mata devido ao teor de umidade na serapilheira, extinguindo-se. A estratégia de combate englobou o uso de abafadores, bombas-costais e a técnica de contra-fogo, aplicada a partir de aceiros presentes na área (KOVALSYKI, 2020).

Embora, políticas de exclusão do fogo tenham orientado a gestão do parque durante as décadas passadas, a ocorrência de incêndios no PEVV é algo que ocorre com relativa frequência, sendo que 56% da área total do parque queimou pelo menos uma vez no período de 1997 a 2018 (KOVALSYKI et al., 2021), o que pode estar associado ao acúmulo de biomassa morta altamente inflamável, conforme demonstrado por Rodrigues (2018).

### 5.3.2 Desenho amostral e coleta dos dados da vegetação

A vegetação atingida pelo incêndio foi caracterizada por meio da instalação de cinco transecções permanentes de 50 m de largura por 100 m de comprimento (subdivididas em 20 parcelas de 250 m<sup>2</sup> - 10 x 25 m) distribuídas de modo aleatório em uma área previamente mapeada no plano de manejo do PEVV (INSTITUTO AMBIENTAL DO PARANÁ - IAP, 2004) como vegetação de transição Estepe-Savana.

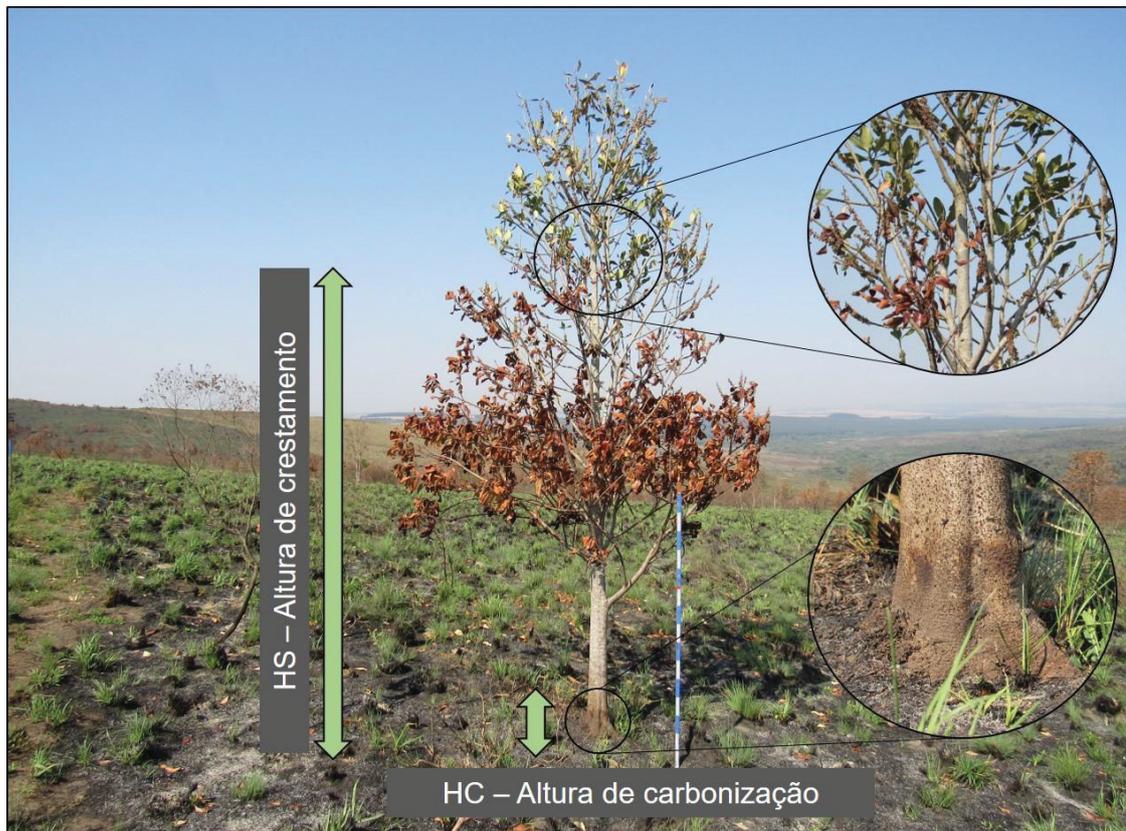
### 5.3.3 Medição das alturas de carbonização e de crestamento

A altura de carbonização do tronco ( $H_c$ ) foi medida imediatamente após o incêndio, uma vez que a ocorrência de chuva poderia remover ou mascarar os sinais de carbonização deixados pelo fogo no tronco dos indivíduos lenhosos amostrados e, por consequência, conduzir a leituras equivocadas dessa variável. Foi entendido

por carbonização do tronco todos os graus de descoloração e alteração do aspecto natural da casca causados pelo fogo, incluindo enegrecimento superficial, carbonização e combustão. Em cada indivíduo, as medições das alturas de carbonização foram tomadas em duas alturas diferentes: mínima e máxima. Após isso, foi calculada a altura média a partir da extração da média aritmética entre as alturas mínima e máxima. As medições das alturas de carbonização foram realizadas com o auxílio de uma régua graduada em centímetros.

As medidas das alturas de crestamento letal das folhas ( $H_s$ ) foram tomadas duas semanas após a ocorrência do incêndio, período em que as alterações nas copas das árvores se tornaram mais evidentes, sendo possível a distinção de uma linha de dessecação letal (FIGURA 23). Abaixo da linha de crestamento, todas as folhas ficaram descoloridas e mortas ou foram consumidas pelas chamas e acima, as folhas permaneceram vivas e mantiveram o seu aspecto natural esverdeado. Para a medição da altura de crestamento foi utilizada uma régua graduada em centímetros. Foram tomadas as distâncias do solo à base da copa, ao limite superior da porção da copa dessecada (definido pela alteração da coloração das folhas) e ao topo do indivíduo. Quando a divisão entre a porção saudável da copa e a porção afetada pelo fogo seguia uma linha diagonal em relação ao eixo vertical, foi realizada a leitura das alturas máximas e mínimas de crestamento, assumindo posteriormente a sua média aritmética como valor descritivo para cada indivíduo avaliado.

FIGURA 23 – MEDIÇÕES DAS ALTURAS DE CRESTAMENTO E CARBONIZAÇÃO DO TRONCO APÓS INCÊNDIO NO PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA



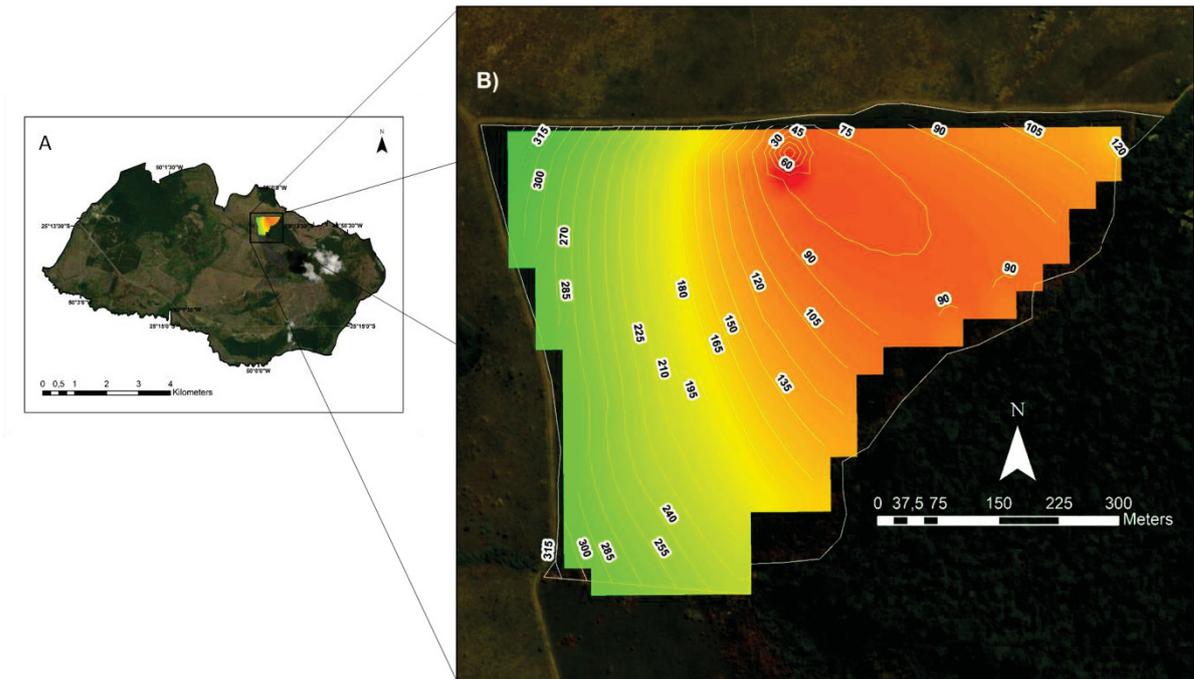
FONTE: O autor (2022).

#### 5.3.4 Estimativa das variáveis meteorológicas

Para estimar as condições meteorológicas atuantes no momento da passagem do fogo, foi realizada a reconstituição do incêndio com a utilização do *software* FlamMap 6.0, conforme metodologia elaborada por Kovalsky (2020). Como produto da reconstituição do incêndio foi gerado um mapa georreferenciado com as projeções do movimento de propagação do fogo em função do tempo (FIGURA 24). Em seguida, cada espécie lenhosa mensurada foi locada no mapa, conforme suas coordenadas. Dessa maneira, foi possível estimar o momento aproximado em que cada árvore foi atingida pelo fogo, tendo como referência o horário de início do incêndio. De posse dessa informação, foram obtidos registros de temperatura ( $T$ ) e velocidade do vento ( $U$ ) para cada intervalo de tempo correspondente a passagem do fogo em cada coordenada, de modo a caracterizar a evolução das variáveis meteorológicas durante o progresso do incêndio. As variáveis meteorológicas utilizadas para a realização da simulação foram obtidas do banco de dados

meteorológicos do SIMEPAR (Sistema Meteorológico do Paraná), a partir da Estação Meteorológica de Ponta Grossa, que fica localizada nas coordenadas 25° 12' 59,8" S e 50° 00' 59,8" O (KOVALSYKI, 2016), distante cerca de 2 km da área deste estudo.

FIGURA 24 – MAPA GEORREFERENCIADO COM A PROJEÇÃO DO MOVIMENTO DE PROPAGAÇÃO DO FOGO: A) PARQUE ESTADUAL DE VILA VÉLHA; B) PROPAGAÇÃO DO INCÊNDIO EM MINUTOS



FONTE: Elaborado pelo autor (2022).

### 5.3.5 Análise dos dados

Um dos pontos focais deste estudo consistiu no ajuste de uma relação empírica para estimar a intensidade do fogo ( $I$ ) a partir das alturas de carbonização deixadas no tronco das espécies lenhosas após o incêndio. Mas, antes disso, foi avaliada qual a altura de carbonização que apresentou a maior correlação com a altura de crestamento, dado que a altura de carbonização pode variar substancialmente ao longo da circunferência do tronco. A posse dessa informação é importante porque permite estabelecer uma altura ideal de medição na qual a correlação entre a intensidade e a severidade do fogo seja potencializada.

Após a definição da altura de carbonização ideal para ser utilizada no desenvolvimento do modelo de estimativa da intensidade do fogo, com base no trabalho de Seger (2015) derivamos uma relação empírica para estimar a intensidade do fogo por meio de uma função de potência seguindo o conceito da intensidade da linha de fogo de Byram (1959) para incêndios de superfície:

$$I = 416,942Hf^{2,21} \quad (\text{EQUAÇÃO 3})$$

EM QUE:  $I$  = intensidade do fogo ( $\text{kW.m}^{-1}$ );  $Hf$  = altura da chama (m).

Entretanto, o modelo ajustado com base nos dados extraídos de Seger (2015), foi desenvolvido com dados de intensidade do fogo e de altura da chama ( $Hf$ ). Dessa maneira, precisávamos saber se a altura de carbonização poderia ser utilizada como substituta da altura da chama neste modelo. Para responder essa questão recorreremos a uma solução matemática que utilizou como suporte a relação estabelecida por Van Wagner (1973), que baseado em Thomas (1963) demonstrou que a altura de crestamento varia linearmente de acordo com  $I^{2/3}$  e que a reta de regressão linear entre essas duas variáveis passa pela origem. Sendo assim, primeiro calculamos a intensidade do fogo utilizando a altura da carbonização no lugar da altura da chama e, em seguida, ajustamos um modelo linear tendo  $I^{2/3}$  como variável preditora e a altura de crestamento como variável dependente. Assumiu-se, então, o pressuposto de que a altura de carbonização seria um bom *substituto* para a altura da chama caso a reta de regressão entre  $I^{2/3}$  e a altura de crestamento passasse pela origem, representando que a altura de carbonização e a altura da chama se equivalem. Portanto, nessas condições bastaria substituir a altura da chama pela altura de carbonização na EQUAÇÃO 3. Caso fosse constatado qualquer desvio nessa condição, representaria que a altura de carbonização e a altura da chama não são equivalentes, sendo necessário o desenvolvimento de um novo ajuste que estime a intensidade do fogo diretamente a partir da altura de carbonização, com o pressuposto de que a reta de regressão linear entre  $I^{2/3}$  calculado pelo novo modelo e  $Hs$  passe pela origem.

Adicionalmente, foi verificada a aplicabilidade de modelos pré-existentes aos dados obtidos neste estudo. Para isso, foram comparados os valores de intensidade do fogo obtidos neste estudo com os valores obtidos por meio da aplicação dos

modelos de Hély, Flannigan e Bergeron (2003) (EQUAÇÃO 4) e Weber, Hummel e Van Wagner (1987) (EQUAÇÃO 5):

$$I = 259,833L^{2,174} \quad (\text{EQUAÇÃO 4})$$

$$I = \exp\left(2,64 + \frac{Hc}{0,36}\right) \quad (\text{EQUAÇÃO 5})$$

EM QUE:  $I$  = intensidade do fogo ( $\text{kW}\cdot\text{m}^{-1}$ );  $L$  = comprimento da chama (m);  $\exp$  = função exponencial;  $Hc$  = altura de carbonização do tronco (m).

Para a modelagem da altura de crestamento com base na intensidade do fogo, na altura de carbonização, na temperatura do ar e na velocidade do vento, foram adotadas duas abordagens, quais sejam: i) empírica, e; ii) semifísica de Van Wagner. Na abordagem empírica foi utilizado inferência multimodelo para estimar a importância relativa das variáveis explicativas  $Hc$ ,  $T$  e  $U$  no processo de modelagem da altura de crestamento. Para isso, selecionamos dois modelos empíricos de estimativa da altura de crestamento. O primeiro modelo foi baseado apenas no efeito principal das variáveis de entrada sobre a altura de crestamento. No segundo modelo empírico, além de considerar o efeito principal das variáveis de entrada sobre a altura de crestamento, foram consideradas também as interações entre os pares de variáveis. A busca pelo melhor modelo, em ambos os casos, foi realizada pelo método de triagem exaustiva testando todos os modelos candidatos. Para a seleção do melhor modelo, com e sem interação entre as variáveis de entrada, foi utilizado o critério de informação de Akaike corrigido para pequenas amostras (AICc). Neste método, todas as possíveis combinações de variáveis foram avaliadas e o valor mais baixo de AICc foi utilizado para selecionar a melhor equação. Na abordagem semifísica de Van Wagner, por sua vez, foram utilizadas as seguintes equações para a modelagem de  $Hs$  (TABELA 10):

TABELA 10 – EQUAÇÕES UTILIZADAS PARA A MODELAGEM DA ALTURA DE CRESTAMENTO, CONFORME O CRITÉRIO SEMIFÍSICO DE VAN WAGNER (1973)

Equação	Variáveis independentes
$H_s = k_1 I^{2/3}$	$I$
$H_s = \frac{k_2 I^{2/3}}{60 - T}$	$I, T$
$H_s = \frac{k_3 I^{7/6}}{(60 - T)[(0,025574I + 0,021433U^3)]^{1/2}}$	$I, T, U$

FONTE: Elaborado pelo autor (2022).

NOTA:  $H_s$  = altura de crestamento (m);  $k$  = coeficiente de proporcionalidade (adimensional);  $I$  = intensidade do fogo ( $\text{kW.m}^{-1}$ );  $T$  = temperatura do ar ( $^{\circ}\text{C}$ );  $U$  = velocidade do vento ( $\text{km.h}^{-1}$ ).

A avaliação da acurácia dos modelos ajustados para a previsão da altura de crestamento foi realizada com base na divisão da base de dados em dois grupos: subgrupo de ajuste (75%) e subgrupo de validação (25%). As equações foram ajustadas no subgrupo de ajuste e validadas no subgrupo de validação. Os conjuntos de dados de ajuste e de validação foram idênticos em todos os modelos testados. Os valores previstos e observados da altura de crestamento foram analisados e comparados em termos de acurácia no subgrupo de validação. A avaliação foi baseada em quatro medidas distintas de acurácia, das quais, duas são dependentes de escala baseada em erros absolutos (MAE e MSE) e outras duas são independentes de escala (RSME e MAPE), que possuem a vantagem de ser representada em termos relativos (MAPE) e de maximizar as diferenças entre os valores previstos e observados, dando maior peso para *outliers* (RSME).

Todas as análises foram desenvolvidas em ambiente R (R CORE TEAM, 2019), com auxílio dos pacotes ‘glmulti’ (CALAGNO, 2020), ‘MuMIn’ (BARTON, 2020), ‘rcompanion’ (MANGIAFICO, 2021), ‘caret’ (KUHN, 2020), ‘DMwR’ (TORGO, 2010), ‘psych’ (REVELLE, 2020), ‘car’ (FOX; WEISBERG, 2019), ‘dlookr’ (RYU, 2021), ‘olsrr’ (HEBBALI, 2020), ‘gvlma’ (PENA; SLATE, 2019) e ‘sjPlot’ (LÜDECKE, 2021).

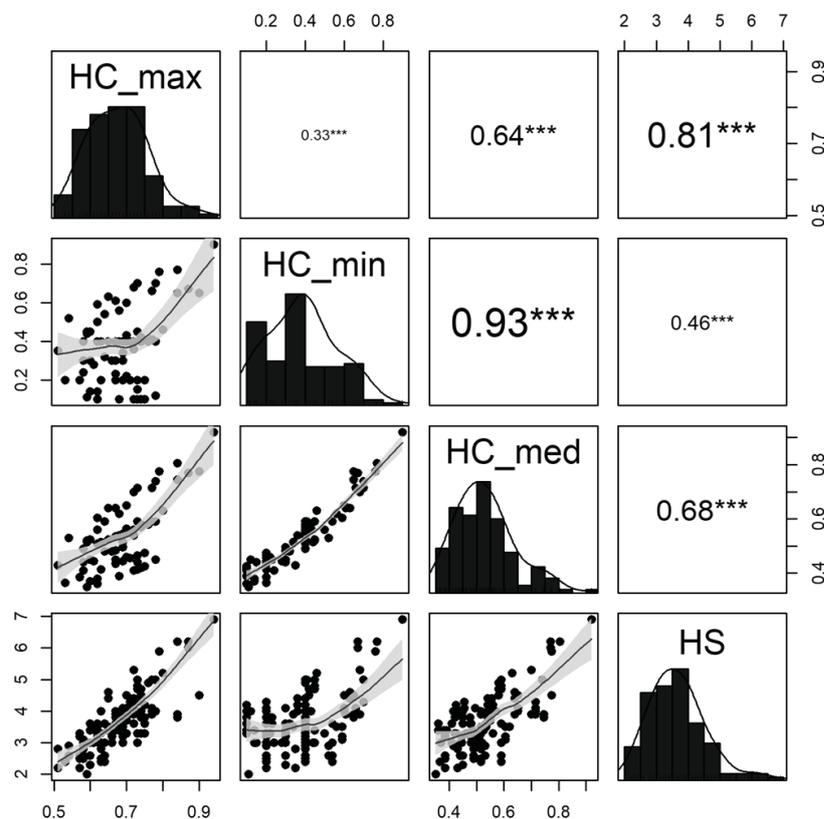
## 5.4 RESULTADOS

Dos 595 indivíduos lenhosos amostrados, apenas 132 foram passíveis de utilização. Isso porque, em muitos casos, foi observado o completo crestamento da copa, indicando que a altura de crestamento excedeu a altura total do indivíduo lenhoso avaliado. Desse modo, apenas os valores da altura de crestamento

superiores ao início da copa, mas abaixo do limite superior da mesma, foram passíveis de serem aproveitados como fonte de dados para o desenvolvimento das análises.

A análise da correlação entre a altura de crestamento e as alturas de carbonização mínima, média e máxima demonstrou que a altura de carbonização máxima apresentou maior correlação com a altura de crestamento ( $r = 0,81$ ;  $p < 0,001$ ) (FIGURA 25). Portanto, com base nesse resultado observou-se que a altura de carbonização máxima traduziu melhor a magnitude da intensidade do fogo, uma vez que a intensidade do fogo e a altura de crestamento são correlacionadas entre si, conforme Van Wagner (1973) demonstrou em seu estudo. Desse modo, doravante será considerada a altura de carbonização medida em sua maior altura.

FIGURA 25 – CORRELAÇÃO DE PEARSON ENTRE A ALTURA DE CRESTAMENTO (HS) E AS ALTURAS MÁXIMA, MÍNIMA E MÉDIA DE CARBONIZAÇÃO DO TRONCO (HC)



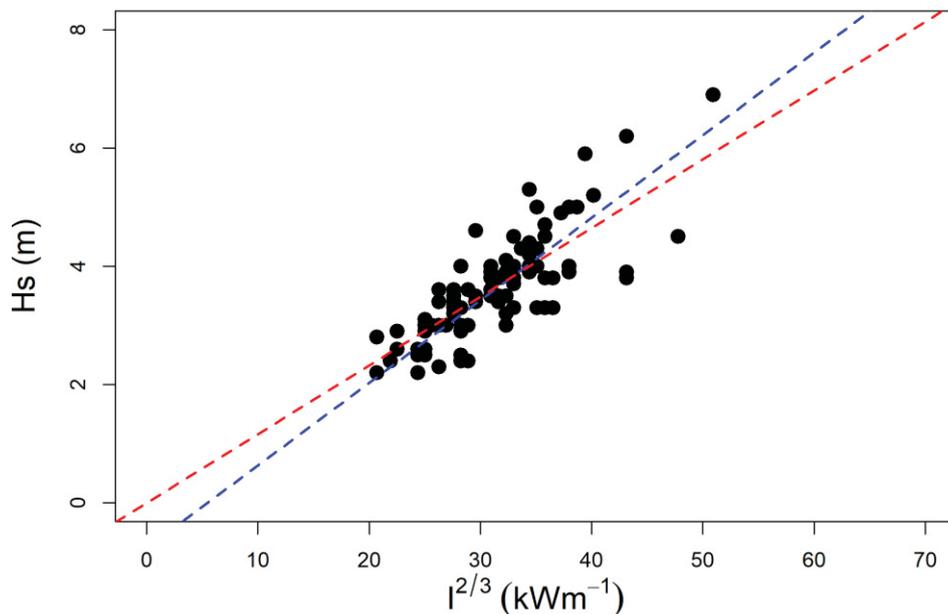
FONTE: Elaborado pelo autor (2022).

NOTA: HC\_max = altura máxima de carbonização (m); HC\_min = altura mínima de carbonização (m); HC\_med = altura média de carbonização (m); HS = altura de crestamento (m). \*\*\*  $p < 0,001$ .

Com base em Seger (2015), foi derivada uma relação empírica entre a intensidade do fogo e a altura da chama por meio de uma função de potência

seguindo o conceito da intensidade da linha de fogo de Byram (1959) (EQUAÇÃO 3). Entretanto, o objetivo era desenvolver um modelo que estimasse a intensidade do fogo a partir da altura de carbonização. Ao avaliar se a altura de carbonização poderia simplesmente substituir a altura da chama na EQUAÇÃO 3, foi observado que a reta de regressão linear entre a altura de crestamento e  $I^{2/3}$ , tendo a intensidade do fogo calculada com base na substituição da altura da chama pela altura de carbonização, não passou pela origem, demonstrando que a altura de carbonização e a altura da chama não foram equivalentes (vide linha tracejada azul na FIGURA 26). Desse modo, a reta de regressão entre a intensidade do fogo e a altura de crestamento foi forçada a passar pela origem (vide linha tracejada vermelha na FIGURA 26), de modo a cumprir a premissa estabelecida por Van Wagner (1973). Extraíndo a equação que descreve tal relação, foram obtidos por meio da equação inversa da relação entre a altura de crestamento  $I^{2/3}$  recalculados os valores de intensidade do fogo.

FIGURA 26 – REGRESSÕES LINEARES ENTRE A INTENSIDADE DO FOGO ELEVADA NA POTÊNCIA DE 2/3 E A ALTURA DE CRESTAMENTO



FONTE: Elaborado pelo autor (2022).

NOTA: Hs = altura de crestamento (m); I = intensidade do fogo ( $\text{kW}\cdot\text{m}^{-1}$ ).

Com os valores de intensidade do fogo recalculados, foi possível desenvolver um novo modelo para estimar a intensidade do fogo diretamente a partir da altura de carbonização:

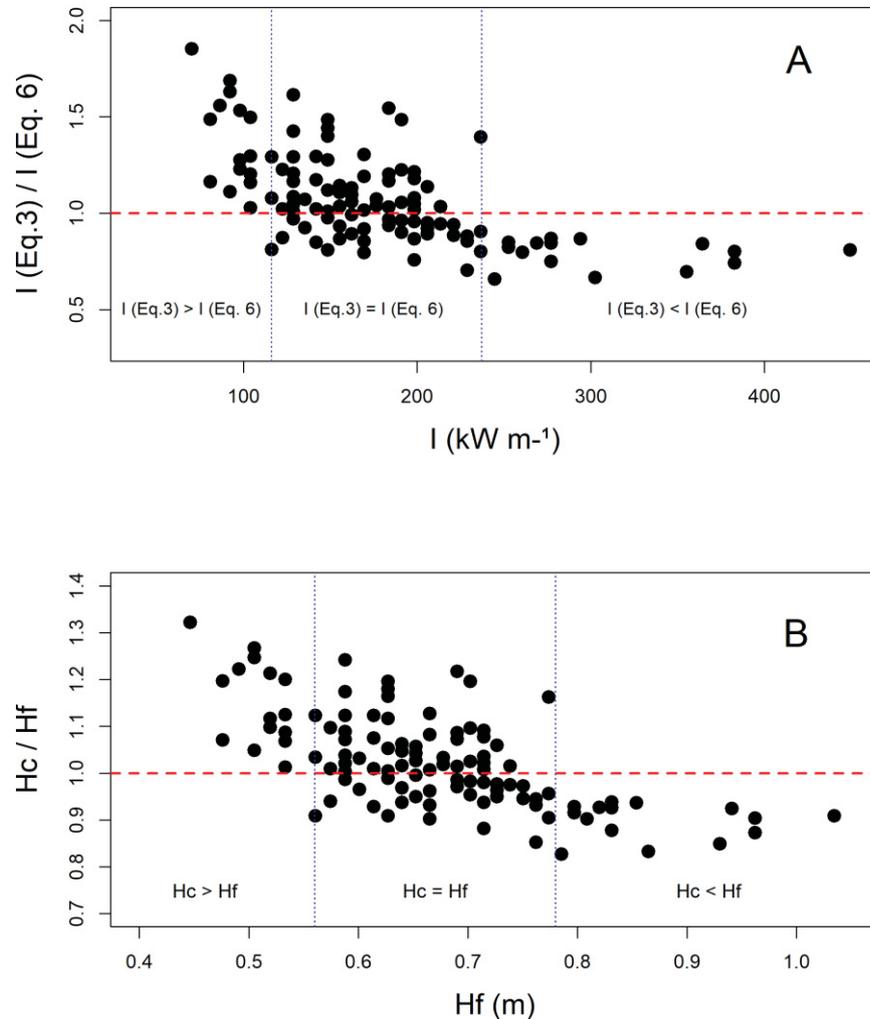
$$I = 449,581Hc^{2,43} \quad (\text{EQUAÇÃO 6})$$

EM QUE:  $I$  = intensidade do fogo ( $\text{kW.m}^{-1}$ );  $Hc$  = altura máxima de carbonização do tronco (m).

Empregando a EQUAÇÃO 6 aos dados das alturas de carbonização, foi possível estimar que a intensidade do fogo variou de 81,64 a 453,47  $\text{kW.m}^{-1}$ , que corresponde a valores de altura de carbonização de 0,51 a 0,94 m, respectivamente. A altura de carbonização média foi de 0,68 m, que corresponde a um valor médio de intensidade do fogo equivalente a 179,93  $\text{kW.m}^{-1}$ .

Ao examinar mais detalhadamente as implicações de se utilizar a altura de carbonização diretamente na EQUAÇÃO 3 como substituta da altura da chama, foi verificada uma tendência geral de superestimação da intensidade do fogo em aproximadamente 37% para valores abaixo de 116  $\text{kW.m}^{-1}$  e subestimação da intensidade do fogo em aproximadamente 20% para valores acima de 237  $\text{kW.m}^{-1}$  (FIGURA 27A). Um padrão similar foi observado quando foi aplicado os valores de intensidade do fogo encontrados com a EQUAÇÃO 6 no cálculo de altura da chama por meio da equação inversa da EQUAÇÃO 3. Comparando os valores de altura da chama calculados e os valores de altura de carbonização, foi observado que em média a altura de carbonização superestimou a altura da chama em cerca de 15% em valores de altura de carbonização abaixo de 0,56 m e subestimou a altura da chama em cerca de 10% em valores de altura de carbonização acima de 0,77 m (FIGURA 27B).

FIGURA 27 – RELAÇÃO ENTRE AS INTENSIDADES DO FOGO ESTIMADAS PELAS EQUAÇÕES 3 E 6 (A) E ENTRE A ALTURA DE CARBONIZAÇÃO E A ALTURA DA CHAMA ESTIMADA PELA EQUAÇÃO INVERSA DA EQUAÇÃO 3 (B)



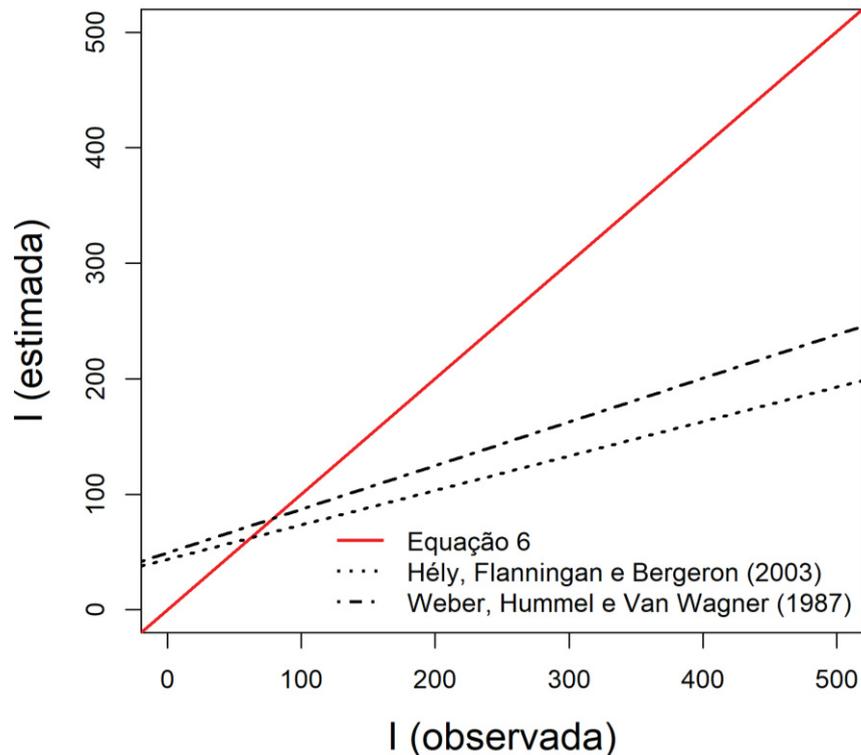
FONTE: O autor (2022).

NOTA:  $I$  = intensidade do fogo ( $\text{kW.m}^{-1}$ );  $I$  (Eq.3) = intensidade do fogo calculada pela Equação 3;  $I$  (Eq.6) = intensidade do fogo calculada pela Equação 6;  $H_c$  = altura de carbonização do tronco (m);  $H_f$  = altura da chama (m).

Ao analisar as estimativas de intensidade do fogo geradas pelos modelos de Hély, Flannigan e Bergeron (2003) (EQUAÇÃO 4) e Weber, Hummel e Van Wagner (1987) (EQUAÇÃO 5), observamos uma tendência de ambos os modelos subestimarem a intensidade do fogo quando aplicados aos dados deste estudo (FIGURA 28), principalmente em valores elevados, apesar de uma leve predisposição para superestimar a intensidade do fogo em valores abaixo de 70  $\text{kW.m}^{-1}$ . No geral, o modelo de Hély, Flannigan e Bergeron (2003) subestimou a

intensidade do fogo em 47% e o modelo de Weber, Hummel e Van Wagner (1987) subestimou a intensidade do fogo em 36%.

FIGURA 28 – COMPARAÇÃO ENTRE AS INTENSIDADES DO FOGO ESTIMADA COM BASE NA EQUAÇÃO 6 E OS MODELOS DE HÉLY, FLANNINGAN E BERGERON (2003) E WEBER, HUMMEL E VAN WAGNER (1987)



FONTE: O autor (2022).

NOTA: I (estimada) = intensidade do fogo calculada pelos modelos avaliados; I (observada) = intensidade do fogo calculada pela Equação 6.

As medições das alturas de crestamento após o incêndio variaram de 2,0 a 6,9 m, com média de 3,67 m. Confrontando a altura de crestamento média (3,67 m) com a altura de carbonização média (0,68 m), foi observada uma relação empírica de 5,4/1, respectivamente entre a altura de crestamento e a altura de carbonização.

De acordo com o AICc, o melhor modelo empírico para a previsão da altura de crestamento sem interação entre as variáveis de entrada foi o modelo baseado apenas na altura de carbonização como variável preditora ( $wAICc = 0,50$ ). Por outro lado, quando a interação entre as variáveis de entrada foi considerada, o modelo empírico com menor AICc apresentou a altura de crestamento e a velocidade do vento e a interação entre ambos como as principais variáveis preditoras da altura de crestamento ( $wAICc = 0,24$ ) (TABELA 11). Neste estudo, os valores de temperatura

do ar e de velocidade do vento variaram entre 24-27 °C e 14-20 km.h<sup>-1</sup>, respectivamente.

TABELA 11 – SELEÇÃO DE MODELOS EMPÍRICOS PARA A MODELAGEM DA ALTURA DE CRESTAMENTO

<b>Sem interações entre as variáveis explicativas</b>				
<b>Modelo</b>	<b>Variáveis</b>	<b>AICc</b>	<b>ΔAICc</b>	<b>wAICc</b>
1	<i>Hc</i>	146,15	0,00	0,50
2	<i>Hc + U</i>	147,73	1,58	0,23
3	<i>Hc + T</i>	148,00	1,85	0,20
4	<i>Hc + T + U</i>	149,94	3,79	0,07
<b>Com interações entre as variáveis explicativas</b>				
<b>Modelo</b>	<b>Variáveis</b>	<b>AICc</b>	<b>ΔAICc</b>	<b>wAICc</b>
1	<i>Hc + U + U:Hc</i>	132,73	0,00	0,24
2	<i>Hc + T + U:Hc + U:T</i>	134,64	1,91	0,09
3	<i>Hc + U + U:Hc + U:T</i>	134,97	2,24	0,08
4	<i>Hc + T + U + U:Hc</i>	134,98	2,25	0,08

FONTE: O autor (2022).

NOTA: *Hc* = altura de carbonização do tronco (m); *T* = temperatura do ar (°C); *U* = velocidade do vento (km.h<sup>-1</sup>); *U:Hc* = interação entre a velocidade do vento e a altura de carbonização; *T:Hc* = interação entre a temperatura do ar e a altura de crestamento; *U:T* = interação entre a velocidade do vento e a temperatura do ar; AICc = critério de informação de Akaike corrigido para pequenas amostras; ΔAICc = diferenças de Akaike; wAICc = pesos de Akaike.

Dentre os modelos ajustados para estimar a altura de crestamento, todos apresentaram capacidade preditiva relativamente alta no subgrupo de validação, com destaque para os modelos ajustados pela abordagem empírica, os quais apresentaram os melhores resultados, especialmente o modelo ajustado com base na interação entre as variáveis predictoras (Modelo E-2). Os modelos semifísicos de Van Wagner apresentaram capacidade preditiva levemente inferior aos modelos empíricos, com destaque para o modelo ajustado sem o acréscimo dos efeitos de temperatura do ar e velocidade do vento sobre a altura de crestamento, que corresponde ao modelo SF-1 (TABELA 12). O modelo que apresentou o pior desempenho foi o modelo semifísico de Van Wagner SF-3, que levou em consideração o efeito da velocidade do vento inclinando a coluna de convecção dos gases aquecidos provenientes da zona de combustão.

TABELA 12 – AVALIAÇÃO DOS MODELOS PREDITIVOS AJUSTADOS PARA A ESTIMATIVA DA ALTURA DE CRESTAMENTO

Modelos	Equação	MAE	MAPE	MSE	RMSE
E-1	$H_s = -2,407 + 8,994H_c$	0,458	0,127	0,336	0,580
E-2	$H_s = 26,640 - 35,038H_c - 1,515U + 2,297(H_c * U)$	0,447	0,125	0,322	0,568
SF-1	$H_s = 0,1163 I^{2/3}$	0,458	0,129	0,444	0,667
SF-2	$H_s = \frac{4,038I^{2/3}}{60 - T}$	0,490	0,139	0,477	0,691
SF-3	$H_s = \frac{3,425I^{7/6}}{[(0,025574I + 0,021433U^3)]^{1/2}(60 - T)}$	0,909	0,264	1,200	1,100

FONTE: O autor (2022).

NOTA:  $H_s$  = altura de crestamento (m);  $H_c$  = altura de carbonização do tronco (m);  $T$  = temperatura do ar (°C);  $U$  = velocidade do vento ( $\text{km.h}^{-1}$ );  $I$  = intensidade do fogo ( $\text{kW.m}^{-1}$ ); MAE = mean absolute error; MAPE = mean absolute percentage error; MSE = mean squared error; RMSE = root mean squared error.

## 5.5 DISCUSSÃO

As formações campestres são ecossistemas intolerantes à sombra, que dependem da ocorrência de distúrbios para a manutenção do seu estado fisionômico aberto (PAUSAS; BOND, 2020). Na ausência de distúrbios, os campos são progressivamente colonizados por espécies lenhosas circunvizinhas que se estabelecem na matriz campestre a partir da expansão da borda da floresta ou por meio da nucleação de manchas florestais (e.g. OLIVEIRA; PILLAR, 2004; DUARTE et al., 2006). Como consequência deste processo, nas últimas décadas, muitas áreas campestres em várias partes do mundo experimentaram a transição de um estado herbáceo aberto para um estado arbóreo-arbustivo sombreado, que elimina as espécies herbáceas exigentes de luz, causando perda de biodiversidade (RATAJCZAK; NIPPERT; COLLINS, 2012).

Evidências obtidas a partir de análises paleopolínicas (BEHLING; PILLAR, 2007), estudos de isótopos de carbono no solo (DÜMIG et al., 2008) e análises dendrocronológicas (SILVA et al., 2009) demonstraram que os campos evoluíram na presença de incêndios frequentes. Desse modo, o fogo é um fator que não deve ser ignorado no manejo dos campos, pois é um agente mantenedor da biota. Entretanto, apesar das evidências de que os ecossistemas campestres necessitam do fogo para manter a sua estrutura e diversidade, o uso do fogo para a conservação ainda é um tema controverso e pouco compreendido, não só pela sociedade em geral, que ainda mantém uma percepção negativa do fogo, mas também pela comunidade

científica, que frequentemente invoca o princípio da precaução para justificar a falta de interesse sobre este tema, mesmo em ecossistemas dependentes do fogo (PIVELLO et al., 2021).

Para desenvolver o uso do fogo como ferramenta de manejo nos campos sul-brasileiros é preciso ampliar o número de pesquisas que investiguem o comportamento do fogo e seus respectivos efeitos na vegetação, de modo a delinear estratégias adequadas para a manutenção dos ecossistemas campestres. Uma estratégia que pode acelerar este processo e que foi adotada neste estudo é a análise do comportamento do fogo baseada em informações coletadas após a ocorrência de incêndios. Essa abordagem permite que áreas recém-queimadas se transformem em verdadeiros experimentos de pesquisa. Nesse sentido, a proposta deste estudo foi apoiada na altura de carbonização do tronco como uma variável indicadora da intensidade do fogo e no desenvolvimento de modelos preditivos da altura de crestamento, que é uma variável associada à severidade do fogo e a mortalidade.

Analisando a altura de carbonização, os resultados demonstraram que a altura de medição que esteve melhor correlacionada com o crestamento letal das folhas foi a altura máxima de carbonização do tronco. Desse modo, optou-se por utilizar a altura de carbonização medida em sua máxima extensão. Além disso, a opção pela adoção da maior altura de carbonização é vantajosa também do ponto de vista prático, pois a altura mínima de carbonização nem sempre é mensurável e a altura média obriga sempre a realização de duas medições, o que demanda maior esforço de coleta (FERNANDES, 2002). Embora alguns autores tenham utilizado  $H_c$  como variável de entrada em modelos de estimativa de  $I$  (e.g. CAIN, 1984; WEBER; HUMMEL; VAN WAGNER, 1987; HÉLY; FLANNINGAN; BERGERON, 2003), nenhum estudo até o momento, avaliou qual é o ponto de medição ideal para a coleta desta variável. Perante o exposto, recomenda-se a altura máxima de carbonização como metodologia padrão de coleta para inferir a intensidade do fogo a partir desta variável, pois reflete mais adequadamente a altura de crestamento que é uma variável correlacionada a intensidade do fogo (VAN WAGNER, 1973).

Historicamente, houve uma tendência dominante no campo da ciência do fogo em definir as equações da intensidade da linha de fogo de Byram e da altura de crestamento de Van Wagner como modelos de natureza universal (ALEXANDER; CRUZ, 2011). Todavia, tanto Byram (1959) quanto Van Wagner (1973) utilizaram

dados empíricos para ajustar as suas respectivas equações, muito embora Van Wagner tenha se fundamentado no princípio físico da teoria das plumas desenvolvido por Thomas (1963), o que classifica a filosofia de modelagem do trabalho de Van Wagner como semifísica ou semi-empírica. Portanto, tratar tais modelos, assim como tantos outros disponíveis (vide Tabela 1 em: ALEXANDER; CRUZ, 2011), como relações genéricas universais não é um procedimento apropriado, pois cada modelo carrega implicitamente consigo condições específicas de queima, que envolvem, por exemplo, temperatura, umidade, velocidade do vento, quantidade e arranjo do material combustível, padrão de ignição, dentre outras fontes de variação. Com base nisso, é possível encontrar a razão pela qual os modelos de Hély, Flannigan e Bergeron (2003) e de Weber, Hummel e Van Wagner (1987) apresentaram uma predisposição geral em subestimar a intensidade do fogo quando aplicados aos dados deste estudo, uma vez que foram desenvolvidos em condições de queima diferentes.

Considerando as limitações que o uso de equações ajustadas em outros ambientes pode impor na precisão das estimativas de intensidade do fogo, procurou-se, à partir do trabalho de Seger (2015), que caracterizou o comportamento do fogo em experimentos de queima controlada na Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) Caminho das Tropas, em Palmeira, Paraná, distante cerca de 20 km do PEVV, encontrar subsídios para o desenvolvimento de uma relação empírica entre a intensidade do fogo e a altura de crestamento que estivesse alinhada com as características ambientais da região do Campos Gerais do Paraná, de modo a habilitar o uso de da altura de carbonização para inferir a intensidade do fogo nesta região. Assim, com base nos dados extraídos do trabalho de Seger (2015), foi derivada uma relação empírica entre a intensidade do fogo e altura da chama por meio de uma função de potência seguindo o conceito da intensidade da linha de fogo de Byram (1959) para incêndios de superfície. Entretanto, ao validar a substituição da altura da chama pela altura de carbonização, os resultados demonstraram que essas variáveis foram equivalentes.

Em relação aos dados obtidos de Seger (2015), neste momento é pertinente informar que o ajuste da EQUAÇÃO 3 foi realizado somente com dados pós-inverno, uma vez que representa o período da estação normal de fogo para a região, assim como corresponde ao período de ocorrência do incêndio analisado neste estudo. O motivo para tal procedimento é o fato da época de queima ser considerada um dos

principais componentes do regime do fogo (GILL; BRADSTOCK; WILLIAMS, 2002), podendo interferir de modo significativo nas respostas da vegetação (WHELAN, 1995; BOND; VAN WILGEN, 1996). Além disso, a formação de geada representa uma variável climática importante na região, com efeitos diretos sobre a ecologia da vegetação campestre, de forma que ao provocarem a morte de parte da vegetação herbácea e arbustiva, geram um aumento expressivo na carga de material combustível de fácil ignição, determinando assim, incêndios mais intensos no período pós-inverno (SEGER, 2015).

Ao examinar mais detalhadamente as implicações de se utilizar a altura de carbonização diretamente na EQUAÇÃO 3 como substituta da altura da chama, foi observado que a altura de carbonização superestimou a altura da chama em valores inferiores de intensidade do fogo e subestimou a altura da chama em valores elevados de intensidade do fogo. Esse padrão também foi observado por Fernandes (2002), que baseado no estudo de Gutsell e Johnson (1996), definiu que a correspondência entre a altura da chama e a altura de carbonização depende do sentido de propagação do fogo em relação à direção o vento, de modo que uma determinada altura de chama origina maior altura de carbonização em um fogo contra o vento porque o tempo de residência da chama na face abrigada (sotavento) do tronco aumenta com a diminuição da velocidade de propagação do fogo. Além disso, Gutsell e Johnson (1996) explicam também que a extensão vertical da altura de carbonização é maior no sotavento do tronco devido à formação de vórtices convectivos que aumentam o tempo de residência e a altura da chama, fenômeno que é usualmente designado como “efeito chaminé” (FERNANDES, 2002).

Em relação à altura de crestamento, primeiramente destaca-se que o estudo desta variável foi dificultado pela estatura da vegetação, que manteve os valores truncados de acordo com a altura máxima dos indivíduos lenhosos avaliados. Assim, a retirada dos indivíduos em que a altura potencial do dano foliar foi superior a altura total limitou consideravelmente a quantidade de indivíduos passíveis de serem aproveitados como fonte de dados para o desenvolvimento das nossas análises.

A altura de crestamento tem sido um critério útil no planejamento de queimas prescritas, de modo que vários sistemas de modelagem incorporaram as equações de Van Wagner (1973) com o objetivo de possibilitar a realização de previsões da altura de crestamento como instrumento de apoio à tomada de decisão. Entretanto, conforme discutido anteriormente, as equações de Van Wagner

(1973) não são de natureza universal (ALEXANDER; CRUZ, 2011) e cada ecossistema responde de forma particular ao impacto do fogo. Assim, a utilização de equações prontas, ajustadas em outros ambientes, muitas vezes com características ecológicas distintas, pode não refletir adequadamente a relação existente entre a altura de crestamento e suas variáveis preditoras.

Além da intensidade do fogo, outros dois fatores são apontados na literatura como responsáveis por afetar a ascensão da temperatura na coluna de convecção formada a partir de um incêndio e, conseqüentemente, a altura de crestamento, quais sejam: temperatura do ambiente e velocidade do vento (VAN WAGNER, 1973). Conforme Van Wagner (1973), a temperatura do ambiente tende a atuar de forma positiva sobre a altura de crestamento, uma vez que quanto maior a temperatura inicial da vegetação, menor será a elevação de temperatura necessária para atingir os 60 °C requeridos para secar a folhagem. O vento, por sua vez, tende a atuar de forma negativa sobre a altura de crestamento ao nivelar a coluna de convecção (VAN WAGNER, 1973), resultando em alturas de crestamento mais baixas em condições ambientais de maior velocidade do vento.

Fernandes (2002), ao modelar a altura de crestamento em áreas de *Pinus pinaster* Ait., encontrou que a principal variável explicativa foi o comprimento da chama, que foi responsável por explicar cerca de 72% da variação dos dados, seguida das variáveis temperatura do ar e velocidade do vento, as quais explicaram 4 e 3% da variação dos dados, respectivamente. Desse modo, verifica-se que o comportamento do fogo é um fator determinante na altura de crestamento. De maneira semelhante ao que foi observado por Fernandes (2002), foi observado que a altura de carbonização foi a principal variável selecionada no modelo empírico ajustado sem interação entre as variáveis. Do mesmo modo, quando a interação entre as variáveis foi adicionada na modelagem empírica da altura de crestamento, a altura de carbonização ainda permaneceu como variável principal, em conjunto com a velocidade do vento e a interação entre elas.

Os coeficientes de proporcionalidade ( $k$ ), encontrados neste estudo, foram divergentes daqueles encontrados por Van Wagner (1973). O valor de  $k_1$  obtido neste estudo foi inferior ao encontrado por Van Wagner, o que pode indicar maior resistência da vegetação deste estudo ao impacto do fogo em comparação com a vegetação estudada por Van Wagner. O coeficiente  $k_2$  obtido neste estudo foi inferior ao encontrado por Van Wagner, indicando que aqui a temperatura do ar teve menor

influência sobre a altura de crestamento. O coeficiente  $k_3$ , observado neste estudo, por sua vez, foi maior do que o observado por Van Wagner, indicando maior influência do vento sobre a altura de crestamento. A título de informação, destaca-se que o experimento de Van Wagner foi desenvolvido sob valores de temperatura do ar e velocidade do vento, que variaram de 23-31,5 °C e 2,16-4,68 km.h<sup>-1</sup>, respectivamente, para os quais os coeficientes de proporcionalidade  $k_1$ ,  $k_2$  e  $k_3$  assumiram os valores correspondentes de 0,1483, 4,4713 e 0,74183 (considerando a utilização das mesmas unidades de medida).

A avaliação preditiva da altura de crestamento em um subgrupo independente de amostras indicou que os modelos empíricos apresentaram precisão levemente superior em relação aos modelos semifísicos. Entretanto, a ausência de base física nos modelos empíricos limita consideravelmente, e até mesmo inviabiliza, a extrapolação de seus resultados para outros estudos com condições de velocidade do vento e intensidade do fogo fora do intervalo de valores utilizados neste estudo. Desse modo, uma resposta mais universal e fisicamente fundamentada em relação à predição da altura de crestamento reside plausivelmente sob a teoria descritiva do gradiente térmico na coluna de convecção.

## 5.6 CONCLUSÃO

Os resultados demonstraram que a altura de carbonização medida em sua máxima extensão traduziu melhor a magnitude da intensidade do fogo, o que permitiu indicar a altura máxima de carbonização como metodologia padrão de coleta para inferir a intensidade do fogo por meio da relação empírica aqui desenvolvida entre essas duas variáveis.

A avaliação preditiva da altura de crestamento em um subgrupo independente de amostras indicou que os modelos avaliados apresentaram desempenho equivalente, com leve superioridade dos modelos empíricos em relação aos modelos semifísicos. Entretanto, a ausência de base física nos modelos empíricos limita a extrapolação de seus resultados.

## 5.7 REFERÊNCIAS

- ALEXANDER, M. E. **Crown fire thresholds in exotic pine plantations of Australasia**. 228 f. Tese (Doutorado). Australian National University, Canberra, 1998.
- ALEXANDER, M. E.; CRUZ, M. G. Interdependencies between flame length and fireline intensity in predicting crown fire initiation and crown scorch height. **Int J Wildland Fire**, v. 21, n. 2, p. 95-113, 2011.
- ALVARES, C. A. et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, Berlin, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2014.
- ANADÓN, J. D. et al. Effect of woody-plant encroachment on livestock production in North and South America. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 111, n. 35, p. 12948-12953, 2014.
- ARCHIBALD, S. Managing the human component of fire regimes: lessons from Africa. **Phil. Trans. R. Soc. B**, v. 371, p. 1-11, 2016.
- BARTON, K. **MuMIn**: Multi-Model Inference. R package version 1.43.17. 2020.
- BEHLING, H.; PILLAR V. D. Late Quaternary vegetation, biodiversity and fire dynamics on the Southern Brazilian highland and their implication for conservation and management of modern Araucaria forest and grassland ecosystems. **Philosophical Transactions Royal Society B**, v. 362, p.243-251, 2007.
- BERLINCK, C. N.; BATISTA, E. K. L. Good fire, bad fire: it depends on who burns. **Flora**, v. 268, p. 1-4, 2020.
- BOND, W. J.; KEELEY, J. E. Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 20, n. 7, p. 387-394, 2005.
- BOND, W. J.; VAN WILGEN, B. W. **Fire and Plants**. Chapman and Hall, London. 1996. 263 p.
- BOND, W. J.; WOODWARD, F. I.; MIDGLEY, G. F. The global distribution of ecosystems in a world without fire. **New Phytologist**, v. 165, p. 525-538, 2005.
- BOWMAN, D. M. J. S. et al. The human dimension of fire regimes on Earth. **Journal of Biogeography**, v. 38, p. 2223-2236, 2011.
- BYRAM, G. M. Combustion of forest fuels. In: DAVIS, K. P. (Ed.). **Forest fire: control and use**. New York: McGraw-Hill, 1959. p. 61-89.
- CAIN, M. D. Height of stem-bark char underestimates flame length in prescribed burns. **Fire Management Notes**, v. 45, n. 1, p. 17-21, 1984.

CALAGNO, V. **glmulti**: Model Selection and Multimodel Inference Made Easy. R package version 1.0.8. 2020.

DUARTE, L. D. S. et al. Role of nurse plants in Araucaria Forest expansion over grassland in south Brazil. **Austral Ecology**, v. 31, n. 4, p. 520–528, 2006.

DÜMIG, A. et al. Araucaria forest expansion on grassland in the southern Brazilian highlands as revealed by  $^{14}\text{C}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  studies. **Geoderma**, v. 145, p. 143-157, 2008.

DURIGAN, G. Zero-fire: Not possible nor desirable in the Cerrado of Brazil. **Flora**, v. 268, p. 1-17, 2020.

DURIGAN, G.; RATTER, J. A. The need for a consistent fire policy for Cerrado conservation. **J Appl Ecol**, v. 53: p. 11-15, 2016.

ELDRIDGE, D. J. et al. Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: towards a global synthesis. **Ecology Letters**, v. 14, p. 709-722, 2011.

FERNANDES, P. A. M. **Desenvolvimento de relações preditivas para uso no planejamento de fogo controlado em povoamentos de Pinus pinaster Ait.** 285 f. Tese (Doutorado), Universidade de Trás-os-Montes e Alto Douro (UTAD), Vila Real, 2002.

FIDELIS, A. Is fire always the “bad guy”? **Flora**, v. 268, 151611, 2020.

FOX, J.; WEISBERG, S. **An {R} Companion to Applied Regression**, Third Edition. Thousand Oaks CA: Sage. 2019.

GILL, A. M.; BRADSTOCK, R. A.; WILLIAMS, J. E. Fire regimes and biodiversity: legacy and vision. In: BRADSTOCK, R. A.; WILLIAMS, J. E.; GILL, A. M. (Eds.). **Flammable Australia**: the fire regimes and biodiversity of a continent. Cambridge: Cambridge University Press, 2002. p. 429-446.

GOLDFARB, M. C.; CASCO, J. F.; BERNARDIS, A. C. Efecto de quemas prescriptas sobre la dinámica y tendencia de un pastizal del N.O. de Corrientes. I Índice de tendencia y cobertura (INTECIO). **Comunicaciones Científicas y Tecnológicas**, v. 6, p. 25 -27, 2000.

GUTSELL, S. L.; JOHNSON, E. A. How fire scars are formed: coupling a disturbance process to its ecological effect. **Canadian Journal of Forest Research** v. 26, p. 166–174, 1996.

HANSSON, S. O. How Extreme Is the Precautionary Principle? **Nanoethics**, v. 14, p. 245–257, 2020.

HARDESTY, J.; MYERS, R.; FULKS, W. Fire, ecosystems, and people: a preliminary assessment of fire as a global conservation issue. **The George Wright Forum**, v. 22, n. 4, p. 78-87, 2005.

HE, T.; LAMONT, B. B.; PAUSAS, J. G. Fire as a key driver of Earth's biodiversity. **Biol Rev**, v. 94, p. 1983-2010, 2019.

HEBBALI, A. **olsrr**: Tools for Building OLS Regression Models. R package version 0.5.3. 2020.

HÉLY, C.; FLANNIGAN, M.; BERGERON, Y. Modeling tree mortality following wildfire in the south-eastern Canadian mixed-wood boreal forest. **For Sci**, v. 49, n. 4, p. 566-576, 2003.

HONDA, E. A.; DURIGAN, G. Woody encroachment and its consequences on hydrological processes in the savannah. **Phil. Trans. R. Soc. B**, v. 371, p. 1-9, 2016.

INSTITUTO AGRONÔMICO DO ESTADO DO PARANÁ - IAPAR. **Cartas climáticas do Estado do Paraná**. Londrina: IAPAR, 1994. 49 p.

INSTITUTO AMBIENTAL DO PARANÁ - IAP. **Plano de manejo do Parque Estadual de Vila Velha**. Curitiba, 2004.

KEELEY, J. E. et al. **Fire in Mediterranean Ecosystems**: Ecology, Evolution and Management. Cambridge: Cambridge University Press, 2012. 515 p.

KOVALSYKI, B. et al. Fire history of Vila Velha State Park, Paraná, from 1997 to 2018. **Biodiversidade**, v. 20, n. 2, p. 125-136, 2021.

KOVALSYKI, B. **Histórico e comportamento do fogo no Parque Estadual de Vila Velha, Paraná, Brasil**. 148 f. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal) – Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2020.

KOVALSYKI, B. **Zoneamento de risco de incêndios florestais para o Parque Estadual de Vila Velha e seu entorno**. 73 f. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal) – Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2016.

KUHN, M. **caret**: Classification and Regression Training. R package version 6.0-86. 2020.

LÜDECKE, D. **sjPlot**: Data Visualization for Statistics in Social Science. R package version 2.8.9. 2021.

MANGIAFICO, S. **rcompanion**: Functions to Support Extension Education Program Evaluation. R package version 2.4.0. 2021.

MORO, R. S.; MILAN, E.; MORO, R. F. Biodiversidade do estrato herbáceo-arbustivo em capões no Parque Estadual de Vila Velha, Ponta Grossa, Paraná. **Biodiversidade Brasileira**, v.2, n.2, p. 102-112, 2012.

NIPPERT, J. B. et al. Is a prescribed fire sufficient to slow the spread of woody plants in an infrequently burned grassland? a case study in Tallgrass Prairie. **Rangeland Ecology & Management**, v. 78, p. 79-89, 2021.

OLIVEIRA, J. M.; PILLAR, V. D. Vegetation dynamics on mosaics of Campos and Araucaria forest between 1974 and 1999 in Southern Brazil. **Community Ecology**, v. 5, n. 2, p.197–202, 2004.

OVERBECK, G. E. et al. The South Brazilian grasslands – A South American tallgrass prairie? Parallels and implications of fire dependency. **Perspectives in Ecology and Conservation**, v. 16, n. 1, p. 24-30, 2018.

PAUSAS, J. G.; BOND, W. J. Alternative biome states in terrestrial ecosystems. **Trends in Plant Science**, v. 25, n. 3, p. 250-263, 2020.

PAUSAS, J. G.; KEELEY, J. E. Wildfires as an ecosystem service. **Front Ecol Environ**, v. 17, n. 5, p. 289-295, 2019.

PAUSAS, J. G.; KEELEY, J. E. A burning story: the role of fire in the history of life. **BioScience**, v. 59, n. 7, p. 593–601, 2009.

PENA, E. A.; SLATE, E. H. **gvlma**: Global Validation of Linear Models Assumptions. R package version 1.0.0.3. 2019.

PIVELLO, V. R. et al. Understanding Brazil's catastrophic fires: Causes, consequences and policy needed to prevent future tragedies. **Perspectives in Ecology and Conservation**, v. 19, n. 3, p. 233-255, 2021.

PLATT, W. J. et al. Short-term effects of herbicides and a prescribed fire on restoration of a shrub-encroached pine savanna. **Restor Ecol**, v. 23, p. 909-917, 2015.

POLICELLI, N.; PICCA, P.; VILLAFANE, I. E. G. Is prescribed fire a suitable management tool to reduce shrub encroachment in palm savannas? **Restor Ecol**, v. 27, p. 109-119, 2019.

RATAJCZAK, Z.; NIPPERT, J. B.; COLLINS, S. L. Woody encroachment decreases diversity across North American grasslands and savannas. **Ecology**, v. 93, p. 697-703, 2012.

R CORE TEAM. **R**: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2019.

REVELLE, W. **psych**: Procedures for Personality and Psychological Research, Northwestern University, Evanston, Illinois, USA. 2020.

RODRIGUES, A. **Caracterização do material combustível do estrato herbáceo em área do Parque Estadual de Vila Velha – Paraná como fator de influência na ocorrência de incêndios florestais**. 57 f. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal) – Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2018.

RYU, C. **dlookr**: Tools for Data Diagnosis, Exploration, Transformation. R package version 0.5.1. 2021.

SCOTT, A. C. et al. **Fire on earth**: an introduction. Chichester: John Wiley and Sons, 2014. 434 p.

SCOTT, A. C. The Pre-Quaternary history of fire. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 164, n. 1-4, p. 281-329, 2000.

SEGER, C. D. **Material combustível e comportamento do fogo em vegetação de estepe gramíneo-lenhosa na RPPN Caminho das Tropas, Palmeiras, Paraná**. 196 f. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal) – Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2015.

SILVA, L. C. R. et al. Past century changes in *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze water use efficiency and growth in forest and grassland ecosystems of southern Brazil: implications for forest expansion. **Global Change Biology**, v. 15, p.2387-2396, 2009.

SYSBM – CCB. Cascavel: Corpo de Bombeiros Cascavel. **Registro de ocorrência de incêndio**: Parque Estadual de Vila Velha, 2017.

THOMAS, P. H. The size of flames from natural fires. **Proc Combust Inst**, v. 9, n. 1, p. 844-859, 1963.

TORGO, L. **Data Mining with R, learning with case studies Chapman and Hall/CRC**. 2010.

VAN WAGNER, C. E. Height of crown scorch in forest fires. **Can J For Res**, v. 3, n. 3, p. 373-378, 1973.

VOSE, J. M. Perspectives on using prescribed fire to achieve desired ecosystem conditions. In: MOSER, W.K.; MOSER, C.F. (Eds.). **Fire and Forest Ecology: Innovative Silviculture and Vegetation Management**. Tallahassee: Tall Timbers Fire Ecology, 2000. p. 12-17.

WEBER, M. G.; HUMMEL, M.; VAN WAGNER, C. E. Selected parameters of fire behavior and *Pinusbanksiana* Lamb. regeneration in eastern Ontario. **Forestry Chronicle**, v. 63, p. 340–346, 1987.

WHELAN, R. J. **The ecology of fire**. Cambridge: Cambridge University Press, 1995. 346 p.

## 6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Com os resultados desta tese, demonstrou-se que quando o fogo é evitado, os remanescentes campestres da área de estudo podem ser colonizados por árvores e arbustos provenientes de fragmentos florestais adjacentes, o que pode causar a expansão florestal e a diminuição das áreas de campos naturais. Durante o processo de expansão florestal, foi observado que poucas espécies tiveram a capacidade de se tornarem abundantes na comunidade estudada. O perfil florístico das espécies que avançam sobre o remanescente campestre estudado, de um modo geral, demonstrou equilíbrio em relação aos aspectos ecológicos associados às síndromes de dispersão e grupos ecológicos, com leve predominância de espécies zoocóricas e não-pioneiras, o que reflete a importância do efeito poleiro como mecanismo de colonização dos campos por espécies lenhosas. Foi observado também que a estruturação da comunidade de árvores e arbustos estabelecida sobre a matriz campestre foi orientada por um fluxo contínuo de recrutamento, demonstrando capacidade para a formação de núcleos florestais. Em relação à distribuição fitogeográfica das espécies, observamos que as espécies que formam as florestas da região e que conseqüentemente promovem o processo de expansão florestal ocorrem prioritariamente associadas aos biomas Mata Atlântica e do Cerrado *sensu lato*, destacando que o Cerrado possui forte influência na formação da flora dos Campos Gerais do Paraná.

Ao elucidar os mecanismos por trás dos padrões de distribuição espacial e de coocorrência das espécies que compõem a comunidade estudada, foi observado que o processo de expansão florestal esteve fortemente associado à ocorrência de mecanismos de nucleação, os quais são mediados tanto pelo efeito poleiro quanto pela facilitação. O efeito poleiro demonstrou ser particularmente relevante para a expansão das espécies florestais zoocóricas, as quais são atraídas pela recompensa fornecida pelos frutos das espécies lenhosas previamente estabelecidas na matriz campestre. Por outro lado, a facilitação demonstrou ser um importante mecanismo para a nucleação de espécies não-zoocóricas, refletindo na distribuição espacial agregada destas espécies. Além dos mecanismos de nucleação, as interações intra e interespecíficas também foram importantes para a estruturação e montagem da comunidade estudada ao longo do processo de expansão florestal, indicando que determinadas espécies possuem a capacidade de

influenciar a composição taxonômica ao seu redor por meio de associações positivas e negativas.

Sob a perspectiva dos estados estáveis alternativos, foram encontradas evidências de que a ocupação do remanescente campestre estudado por árvores e arbustos promove uma mudança de regime de um estado campestre para um estado florestal alternativo. Nesse processo, os resultados indicaram que a expansão florestal foi estruturada determinísticamente. Ao longo de todo o gradiente analisado, foi encontrada uma dominância significativa de espécies florestais, indicando que os campos da área de estudo na ausência de fogo têm o potencial de serem convertidos em florestas. Uma diminuição significativa na intensidade do fogo foi encontrada na medida em que o processo de expansão florestal aumentou, indicando uma mudança no comportamento do sistema que favoreceu a ocorrência de um ciclo de *feedback* positivo entre a cobertura do dossel e o recrutamento de espécies florestais tolerantes à sombra. Simultaneamente à diminuição da intensidade do fogo, verificou-se que a capacidade de reversão do processo de ocupação da matriz campestre por espécies lenhosas foi significativamente reduzida à medida que a dominância lenhosa aumentou.

O fogo é um fator que não deve ser ignorado no manejo dos campos, pois é um agente mantenedor da biota adaptada a ecossistemas abertos. Entretanto, apesar das evidências de que os ecossistemas campestres necessitam do fogo para manter a sua estrutura e diversidade, o uso do fogo para a conservação ainda é um tema controverso e pouco compreendido, não só pela sociedade em geral, que ainda mantém uma percepção negativa do fogo, mas também pela comunidade científica, que frequentemente invoca o princípio da precaução para justificar a falta de interesse sobre este tema. De modo a desenvolver o uso do fogo como ferramenta de manejo dos campos sul-brasileiros, foi analisada a intensidade do fogo com base em variáveis de fácil medição que podem ser obtidas após o incêndio, permitindo que áreas recém-queimadas se transformem em verdadeiros experimentos de pesquisa. Nesse sentido, foram analisadas a altura de carbonização do tronco como uma variável indicadora da intensidade do fogo e a altura de crestamento, que é uma variável associada à severidade do fogo e a mortalidade. Os resultados demonstraram que a altura de carbonização medida em sua máxima extensão traduziu melhor a intensidade do fogo, o que leva a indicar a altura máxima de carbonização como metodologia padrão para inferir a intensidade

do fogo com base na metodologia empregada. As estimativas da intensidade do fogo com base em relações empíricas estabelecidas em outros estudos não foram confiáveis. Portanto, utilizar relações empíricas como universais não é um procedimento apropriado. O estudo da altura de crestamento letal das folhas foi dificultado pela estatura da vegetação que manteve os valores da altura de crestamento truncados de acordo com a altura máxima dos indivíduos lenhosos analisados. Assim, a capacidade preditiva da altura de crestamento letal das folhas foi consideravelmente limitada a valores baixos de intensidade do fogo, condição que parece ser a ideal para a condução de queimas prescritas nos Campos Gerais do Paraná. A avaliação preditiva da altura de crestamento letal das folhas em um subgrupo independente de amostras indicou que os modelos avaliados apresentaram desempenho equivalente, com leve superioridade dos modelos empíricos em relação aos modelos semifísicos. Entretanto, a ausência de base física nos modelos empíricos limita a extrapolação de seus resultados. Portanto, não é recomendável que outros estudos tratem nossos achados como de natureza universal. Desse modo, incentiva-se que outros pesquisadores desenvolvam suas próprias relações empíricas entre o comportamento e os efeitos do fogo.

## 6.1 RECOMENDAÇÕES PARA TRABALHOS FUTUROS

Estudos futuros que promoverem a integração da dinâmica da paisagem proporcionada pela expansão florestal e do manejo do fogo em uma estratégia coerente de gestão dos recursos naturais poderão auxiliar nas ações de conservação e restauração dos ecossistemas campestres na região de estudo. Nesse contexto, seria importante que estudos futuros verifiquem se os padrões e processos ecológicos associados à expansão florestal aqui observados são igualmente encontrados em outras áreas. Do mesmo modo, incentiva-se a realização de estudos futuros que procurem encontrar a existência de limiares ecológicos associados à mudança de regime de um estado herbáceo inflamável para um estado florestal alternativo que suprime o fogo. Desse modo, será possível identificar locais onde ações de manejo são prioritariamente requeridas, com o objetivo de conservar os ecossistemas campestres remanescentes. Por fim, incentiva-se também o desenvolvimento de estudos que busquem melhorar a

capacidade preditiva dos efeitos do fogo associados ao comportamento do fogo, habilitando o uso prescrito do fogo de modo seguro e confiável.

## REFERÊNCIAS

- ACHARYA, B. S. et al. Woody Plant Encroachment Impacts on Groundwater Recharge: A Review. **Water**, v. 10, n. 10, 1466, 2018.
- ALEXANDER, M. E. **Crown fire thresholds in exotic pine plantations of Australasia**. 228 f. Tese (Doutorado). Australian National University, Canberra, 1998.
- ALEXANDER, M. E.; CRUZ, M. G. Interdependencies between flame length and fireline intensity in predicting crown fire initiation and crown scorch height. **Int J Wildland Fire**, v. 21, n. 2, p. 95-113, 2011.
- ALVARES, C. A. et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, Berlin, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2014.
- ANADÓN, J. D. et al. Effect of woody-plant encroachment on livestock production in North and South America. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 111, n. 35, p. 12948-12953, 2014.
- ANDERSEN, E. M.; STEIDL, R. J. Woody plant encroachment restructures bird communities in semiarid grasslands. **Biological Conservation**, v. 240, 108276, 2019.
- ANGASSA, A. The ecological impact of bush encroachment on the yield of grasses in Borana rangeland ecosystem. **African Journal of Ecology**, v. 43, p. 14-20, 2005.
- ANGASSA, A.; BAARS, R. M. T. Ecological condition of encroached and non-encroached rangelands in Borana, Ethiopia. **African Journal of Ecology**, v. 38, p. 321-328, 2000.
- ARCHER, S. R. et al. Woody plant encroachment: causes and consequences. In: BRISKE, D. D. (Ed.). **Rangeland systems: processes, management and challenges**. Texas: Springer, 2017. p. 25–84.
- ARCHIBALD, S. Managing the human component of fire regimes: lessons from Africa. **Phil. Trans. R. Soc. B**, v. 371, p. 1-11, 2016.
- BALAKRISHNAN, N.; NEVZOROV, V. B. **A Primer on Statistical Distributions**. John Wiley & Sons, Inc. 2003.
- BARBOSA, A. M. et al. New measures for assessing model equilibrium and prediction mismatch in species distribution models. **Diversity and Distributions**, v. 19, n. 10, p. 1333-1338, 2015.
- BARROS, M. J. F. et al. Environmental drivers of diversity in Subtropical Highland Grasslands. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 17, n. 5, p. 360–368, 2015.

BARTON, K. **MuMIn**: Multi-Model Inference. R package version 1.43.17. 2020.

BEHLING, H. et al. 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**, v. 203, p. 277-297, 2004.

BEHLING, H. et al. Late-Holocene fire history in a forest-grassland mosaic in southern Brazil: Implications for conservation. **Applied Vegetation Science**, v. 10, p. 81-90, 2007.

BEHLING, H. Investigations into the Late Pleistocene and Holocene History of Vegetation and Climate in Santa-Catarina (S Brazil). **Vegetation History and Archaeobotany**, v. 4, n. 3, p. 127–152, 1995.

BEHLING, H. Late Quaternary vegetation, climate and fire history of the Araucaria forest and campos region from Serra Campos Gerais, Paraná State (South Brazil). **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 97, n. 1-2, p. 109-121, 1997.

BEHLING, H. South and southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: a synthesis. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 177, p. 19-27, 2002.

BEHLING, H.; BAUERMANN, S. G., NEVES, P. C. Holocene environmental changes from the São Francisco de Paula region, southern Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 14, p. 631-639, 2001.

BEHLING, H.; PILLAR V. D. Late Quaternary vegetation, biodiversity and fire dynamics on the Southern Brazilian highland and their implication for conservation and management of modern Araucaria forest and grassland ecosystems. **Philosophical Transactions Royal Society B**, v. 362, p.243-251, 2007.

BERLINCK, C. N.; BATISTA, E. K. L. Good fire, bad fire: it depends on who burns. **Flora**, v. 268, p. 1-4, 2020.

BLANCO, C. C. et al. Feedbacks between vegetation and disturbance processes promote long-term persistence of forest–grassland mosaics in south Brazil. **Ecological Modelling**, v. 291, p. 224-232, 2014.

BOND, W. J. **Open Ecosystems**: Ecology and evolution beyond the forest edge. Oxford:Oxford University Press. 2019. 192 p.

BOND, W. J.; KEELEY, J. E. Fire as a global ‘herbivore’: the ecology and evolution of flammable ecosystems. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 20, n. 7, p. 387-394, 2005.

BOND, W. J.; MIDGLEY, G. F. A proposed CO<sub>2</sub>-controlled mechanism of woody plant invasion in grasslands and savannas. **Global Change Biology**, v.6, p. 865-869, 2000.

BOND, W. J.; PARR, C. L. Beyond the forest edge: Ecology, diversity and conservation of the grassy biomes. **Biological Conservation**, v. 143, n. 10, p. 2395-2404, 2010.

BOND, W. J.; VAN WILGEN, B. W. **Fire and Plants**. Chapman and Hall, London. 1996. 263 p.

BOND, W. J.; WOODWARD, F. I.; MIDGLEY, G. F. The global distribution of ecosystems in a world without fire. **New Phytologist**, v. 165, p. 525-538, 2005.

BOWMAN, D. M. J. S. et al. The human dimension of fire regimes on Earth. **Journal of Biogeography**, v. 38, p. 2223-2236, 2011.

BRANCALION, P. H. S. et al. A critical analysis of the Native Vegetation Protection Law of Brazil (2012): updates and ongoing initiatives. **Natureza & Conservação**, v. 14, p. 1-15, 2016.

BRASIL. Lei nº 9985, de 18 de julho de 2000. Regulamenta o art. 225, § 1º, incisos I, II, III e VII da Constituição Federal, institui o Sistema Nacional de Unidades de Conservação da Natureza e dá outras providências. **Diário Oficial da União**, Brasília, DF, 19 jul. 2000.

BRAZIL FLORA GROUP. **Brazilian Flora 2020 project - Projeto Flora do Brasil 2020**. v393.274. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Dataset/Checklist. 2021.

BRUNO, J. F.; STACHOWICZ, J. J.; BERTNESS, M. D. Inclusion of facilitation into ecological theory. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 18, n. 3, p. 119–125, 2003.

BUDOWSKI, G. Distribution of tropical american rain forest species in the light of sucesional processes. **Turrialba**, v. 15, n.1, p. 40-42, 1965.

BYRAM, G. M. Combustion of forest fuels. In: DAVIS, K. P. (Ed.). **Forest fire: control and use**. New York: McGraw-Hill, 1959. p. 61-89.

CABRAL, A. et al. **Shrub encroachment in Argentinean savannas**. Journal of Vegetation Science, v. 14, p. 145-152, 2003.

CAIN, M. D. Height of stem-bark char underestimates flame length in prescribed burns. **Fire Management Notes**, v. 45, n. 1, p. 17–21, 1984.

CALAGNO, V. **glmulti**: Model Selection and Multimodel Inference Made Easy. R package version 1.0.8. 2020.

CAMPO, J. B.; DALCOMUNE, M. A. O Parque Estadual Vila Velha In: CARPANEZZI, O. T. B.; CAMPOS, J. B. (Org.). **Coletânea de pesquisas: Parques Estaduais de Vila Velha, Cerrado e Guartelá**. Curitiba: Instituto Ambiental do Paraná - IAP, p. 15-22, 2011.

CAREY, M. P. et al. Native invaders – challenges for science, management, policy, and society. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 10, n. 7, p. 373-381, 2012.

CARLUCCI, M. B. et al. Edge expansion of Araucaria forest over southern Brazilian grasslands relies on nurse plant effect. **Community Ecology**, v. 12, n. 2, p. 196–201, 2011.

CARLUCCI, M. B.; DUARTE, L. S.; PILLAR, V. D. Nurse rocks influence forest expansion over native grassland in southern Brazil. **Journal of Vegetation Science**, v. 22, n. 1, p. 111–119, 2011.

CARPANEZZI, O. T. B.; CAMPOS, J. B. **Coletânea de pesquisas: Parques Estaduais de Vila Velha, Cerrado e Guartelá**. Curitiba: IAP, 2011.

CARVALHO, G. **flora**: tools for Interacting with the Brazilian Flora 2020. R package version 0.3.4. 2020.

CERVI, A. C.; VON LINSINGEN, L.; HATSCHBACH, G.; RIBAS, O. S. A vegetação do Parque Estadual de Vila Velha, município de Ponta Grossa, Paraná, Brasil. **Boletim do Museu Botânico Municipal**, Curitiba, v. 69, p. 1-52, 2007.

CHAO, A. *et al.* Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. **Ecological Monographs**, v. 84, p. 45–67, 2014.

CLARKE, K. R.; SOMERFIELD, P. J.; GORLEY, R. N. Testing of null hypotheses in exploratory community analyses: similarity profiles and biota-environment linkage. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 366, p. 56-69, 2008.

CLEMENTS, F. E. Natural and Structure of the Climax. **Journal of Ecology**, v. 24, p. 252-284, 1936.

COHEN, J. **Statistical power analysis for the behavioral sciences (2nd Ed.)**. Erlbaum, Hillsdale, NJ. 1998.

CONNELL, J. H.; SLATYER, R. O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. **American Naturalist**, v. 111, p. 1119–1144, 1977.

CONSELHO NACIONAL DO MEIO AMBIENTE - CONAMA. Resolução nº 2: Define formações vegetais primárias e estágios sucessionais de vegetação secundária, com finalidade de orientar os procedimentos de licenciamento de exploração da vegetação nativa no Estado do Paraná. Brasília. **Diário Oficial**, v. 59, p. 4513-4514. 1994.

CRIA. **SpeciesLink**: Sistema de informação distribuído para coleções biológicas. Obtido em: <http://splink.cria.org.br/>. 2020.

CRIBARI-NETO, F.; ZEILEIS, A. Beta Regression in R. **Journal of Statistical Software**, Articles, v. 34, n. 2, p. 1-24, 2010.

DALLABRIDA J. P. et al. Elementos nucleadores da paisagem influenciam a dispersão zoocórica em áreas campestres alto-montanas. **Rodriguesia**, v. 68, p. 325–335, 2017.

DELIGNETTE-MULLER, M. L.; DUTANG, C. fitdistrplus: an R package for fitting distributions. **Journal of Statistical Software**, v. 64, n. 4, p. 1-34, 2015.

D'ODORICO, P. et al. Ecohydrology of Terrestrial Ecosystems. **BioScience**, v. 60, n. 11, p. 898–907, 2010.

DUARTE, L. D. S. et al. Role of nurse plants in Araucaria Forest expansion over grassland in south Brazil. **Austral Ecology**, v. 31, n. 4, p. 520–528, 2006.

DUFRENE, M.; LEGENDRE, P. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. **Ecological Monographs**, v. 67, p. 345-366, 1997.

DÜMIG, A. et al. Araucaria forest expansion on grassland in the southern Brazilian highlands as revealed by  $^{14}\text{C}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  studies. **Geoderma**, v. 145, p. 143-157, 2008.

DURIGAN, G. Zero-fire: Not possible nor desirable in the Cerrado of Brazil. **Flora**, v. 268, p. 1-17, 2020.

DURIGAN, G.; RATTER, J. A. The need for a consistent fire policy for Cerrado conservation. **J Appl Ecol**, v. 53: p. 11-15, 2016.

ELDRIDGE, D. J. et al. Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: towards a global synthesis. **Ecology Letters**, v. 14, p. 709-722, 2011.

FERNANDES, P. A. M. **Desenvolvimento de relações preditivas para uso no planejamento de fogo controlado em povoamentos de Pinus pinaster Ait.** 285 f. Tese (Doutorado), Universidade de Trás-os-Montes e Alto Douro (UTAD), Vila Real, 2002.

FERREIRA, IGOR C. **florestal**: results for forest inventory. R package version 0.1.0. Brasilia, Brazil. 2020.

FIDELIS, A. Is fire always the “bad guy”? **Flora**, v. 268, 151611, 2020.

FLAKE, S. W. et al. Savannas are not old fields: Functional trajectories of forest expansion in a fire-suppressed Brazilian savanna are driven by habitat generalists. **Functional Ecology**, v. 35, n. 8, p. 1797-1809, 2021.

FOX, J.; WEISBERG, S. **An {R} Companion to Applied Regression**, Third Edition. Thousand Oaks CA: Sage. 2019.

FUJITA, T. Relative importance of perch and facilitative effects on nucleation in tropical woodland in Malawi. **Acta Oecologica**, v. 70, p. 45–52, 2016.

GALVÃO, F.; AUGUSTIN, C. A Gênese Dos Campos Sulinos. **Floresta**, v. 41, p. 191–200, 2011.

GEHLENBORG, N. **UpSetR**: a more scalable alternative to Venn and Euler diagrams for visualizing intersecting sets. R package version 1.4.0. 2019.

GILL, A. M.; BRADSTOCK, R. A.; WILLIAMS, J. E. Fire regimes and biodiversity: legacy and vision. In: BRADSTOCK, R. A.; WILLIAMS, J. E.; GILL, A. M. (Eds.). **Flammable Australia**: the fire regimes and biodiversity of a continent. Cambridge: Cambridge University Press, 2002. p. 429-446.

GOLDFARB, M. C.; CASCO, J. F.; BERNARDIS, A. C. Efecto de quemas prescriptas sobre la dinámica y tendencia de un pastizal del N.O. de Corrientes. I Índice de tendencia y cobertura (INTECIO). **Comunicaciones Científicas y Tecnológicas**, v. 6, p. 25 -27, 2000.

GOTSCH, S. G. et al. Allocation to leaf area and sapwood area affects water relations of co-occurring savanna and forest trees. **Oecologia**, v. 163, p. 291–301, 2010.

GRAY, E.; BOND, W. Will woody plant encroachment impact the visitor experience and economy of conservation areas. **Koedoe**, v.55, p.1-9, 2013.

GRIFFITH, D. M; VEECH, J. A.; MARSH, C. J. cooccur: probabilistic species co-occurrence analysis in R. **Journal of Statistical Software**, v. 69, n. 2, p. 1-17, 2016.

GUIDO, A.; SALENGUE, E.; DRESSENO, A. Effect of shrub encroachment on vegetation communities in Brazilian forest grassland mosaics. **Perspectives in Ecology and Conservation**, v. 15, n. 1, p. 52–55, 2017.

GUNDERSON, L. H. Ecological Resilience – In Theory and Application. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 31, n. 1, p. 425-439, 2000.

GUTSELL, S. L.; JOHNSON, E. A. How fire scars are formed: coupling a disturbance process to its ecological effect. **Canadian Journal of Forest Research** v. 26, p. 166–174, 1996.

HANSSON, S. O. How Extreme Is the Precautionary Principle? **Nanoethics**, v. 14, p. 245–257, 2020.

HARDESTY, J.; MYERS, R.; FULKS, W. Fire, ecosystems, and people: a preliminary assessment of fire as a global conservation issue. **The George Wright Forum**, v. 22, n. 4, p. 78-87, 2005.

HE, T.; LAMONT, B. B.; PAUSAS, J. G. Fire as a key driver of Earth's biodiversity. **Biol Rev**, v. 94, p. 1983-2010, 2019.

HEBBALI, A. **olsrr**: Tools for Building OLS Regression Models. R package version 0.5.3. 2020.

HÉLY, C.; FLANNIGAN, M.; BERGERON, Y. Modeling tree mortality following wildfire in the south-eastern Canadian mixed-wood boreal forest. **For Sci**, v. 49, n. 4, p. 566-576, 2003.

HIBBARD, K. A. et al. Biogeochemical changes accompanying woody plant encroachment in a subtropical savanna. **Ecology**, v. 82, p. 1999-2011, 2001.

HOEKSTRA, J. M. et al. Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection. **Ecology Letters**, v. 8, p. 23-29, 2005.

HOFFMANN, W. A. et al. Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. **Ecological Letters**, v. 15, p. 759-768, 2012.

HOFFMANN, W. A. et al. Fuels or microclimate? Understanding the drivers of fire feedbacks at savanna-forest boundaries. **Austral Ecology**, v. 37, p. 634-643, 2012b.

HOFFMANN, W. A. et al. Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. **Functional Ecology**, v. 19, p. 932-940, 2005.

HOFFMANN, W. A. et al. Tree topkill, not mortality, governs the dynamics of savanna-forest boundaries under frequent fire in central Brazil. **Ecology**, v. 90, p. 1326-1337, 2009.

HOFFMANN, W. A.; MOREIRA, A. G. The role of fire in population dynamics of woody plants. In: OLIVEIRA, P. S.; MARQUIS, R. J. (Eds.). **The Cerrado of Brazil: Ecology and natural history of a neotropical savanna**. Columbia University Press, New York, 159-177. 2002.

HOLDRIDGE, L. R. Determination of World Plant Formation from Simple Climate Data. **Science**, v. 105, p. 367-368, 1947.

HOLLING, C. S. Resilience and stability of ecological systems. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, v. 4, p. 1-24, 1973.

HONDA, E. A.; DURIGAN, G. Woody encroachment and its consequences on hydrological processes in the savannah. **Phil. Trans. R. Soc. B**, v. 371, p. 1-9, 2016.

HSIEH, T. C.; MA, K. H.; CHAO, A. iNEXT: an R package for interpolation and extrapolation of species diversity (Hill numbers). **Methods in Ecology and Evolution**, v. 7, p. 1451- 1456, 2016.

HUXMAN, T. E. et al. Ecohydrological implications of woody plant encroachment. **Ecology**, v. 86, p. 308-319, 2005.

INSTITUTO AGRONÔMICO DO ESTADO DO PARANÁ - IAPAR. **Cartas climáticas do Estado do Paraná**. Londrina: IAPAR, 1994. 49 p.

INSTITUTO AGRONÔMICO DO PARANÁ - IAPAR. **Estações meteorológicas: médias históricas**. Londrina: IAPAR, 2020.

INSTITUTO AMBIENTAL DO PARANÁ - IAP. **Plano de manejo do Parque Estadual de Vila Velha**. Curitiba, 2004.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA - IBGE. **Manual técnico da vegetação brasileira**. Rio de Janeiro: Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 2012. 271 p.

JAMISON-DANIELS, S. L. et al. The role of deterministic succession during forest development within a southern African savanna. **Biotropica**, v. 53, p. 466– 476, 2021.

KASSAMBARA, A. **ggpubr**: 'ggplot2' Based Publication Ready Plots. R package version 0.4.0. 2020.

KASSAMBARA, A. **rstatix**: Pipe-Friendly Framework for Basic Statistical Tests. R package version 0.7.0. 2021.

KEELEY, J. E. et al. **Fire in Mediterranean Ecosystems**: Ecology, Evolution and Management. Cambridge: Cambridge University Press, 2012. 515 p.

KIESCHNICK, R.; MCCULLOUGH, B. D. Regression analysis of variates observed on (0, 1): percentages, proportions and fractions. **Statistical Modelling**, v. 3, n. 3, p. 193-213, 2003.

KLEIN, R. M. Aspectos dinâmicos da vegetação do sul do Brasil. **Sellowia**, v. 36, n. 36, p. 5–54, 1984.

KLEIN, R. Southern Brazilian phytogeographic features and the probable influence of upper quaternary climatic changes in the floristic distribution. **Boletim Paranaense de Geociências**, v. 33, p. 67–88, 1975.

KNAPP, A. K. et al. Consequences of More Extreme Precipitation Regimes for Terrestrial Ecosystems. **BioScience**, v. 58, n. 9, p. 811–821, 2008.

KOVALSYKI, B. et al. Fire history of Vila Velha State Park, Paraná, from 1997 to 2018. **Biodiversidade**, v. 20, n. 2, p. 125-136, 2021.

KOVALSYKI, B. **Histórico e comportamento do fogo no Parque Estadual de Vila Velha, Paraná, Brasil**. 148 f. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal) – Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2020.

KOVALSYKI, B. **Zoneamento de risco de incêndios florestais para o Parque Estadual de Vila Velha e seu entorno**. 73 f. Dissertação (Mestrado em Engenharia

Florestal) – Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2016.

KREBS, C.J. **Ecological methodology**. 2ed. New York: Benjamin/Cummings, 1999. 620p.

KUHN, M. **caret**: Classification and Regression Training. R package version 6.0-86. 2020.

LEITE, P. F.; KLEIN, R. M. Vegetação. In: IBGE. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Geografia do Brasil**: Região Sul. Rio de Janeiro, v. 2, 1990. p. 113-150.

LENTH, R. **V.emmeans**: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. R package version 1.6.0. 2021.

LEWONTIN, R. C. The meaning of stability. **Brookhaven Symp. Biol.**, v. 22, p. 13-24, 1969.

LÜDECKE, D. **sjPlot**: Data Visualization for Statistics in Social Science. R package version 2.8.9. 2021.

MAACK, R. **Geografia física do estado do Paraná**. 4º edição, Editora UEPG, Ponta Grossa, 2012. 526 p.

MAACK, R. Notas preliminares sobre clima, solo e vegetação do Estado do Paraná. **Arquivos de Biologia e Tecnologia**. v. 2, p. 102-200, 1948.

MACDONALD, P. L.; GARDNER, R. C. Type I Error Rate Comparisons of Post Hoc Procedures for I j Chi-Square Tables. **Educational and Psychological Measurement**, v. 60, n. 5, p. 735-754, 2000.

MANGIAFICO, S. **rcompanion**: Functions to Support Extension Education Program Evaluation. R package version 2.4.0. 2021.

MARACAHIPIES, L. et al. How to live in contrasting habitats? Acquisitive and conservative strategies emerge at inter- and intraspecific levels in savanna and forest woody plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 34, p. 17-25, 2018.

MARCILIO-SILVA, V. *et al.* Nurse abundance determines plant facilitation networks of subtropical forest-grassland ecotone. **Austral Ecology**, v. 40, n. 8, p. 898–908, 2015.

MAY, R. M. Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. **Nature**, v. 269, p. 471-477, 1977.

MELO, M. S. **Formas rochosas do Parque Estadual de Vila Velha**. PontaGrossa: UEPG, 2006. 154 p.

MELO, M. S.; MORO, R. S.; GUIMARÃES, G. B. **Patrimônio Natural dos Campos Gerais do Paraná**. Ponta Grossa: Editora UEPG, 2007. 230p.

MEYER, D. *et al.* **e1071**: misc functions of the Department of Statistics, Probability Theory Group (Formerly: E1071), TU Wien. R package version 1.7-3. 2019.

MISTRY, J. *et al.* New perspectives in fire management in South American savannas: The importance of intercultural governance. **Ambio**, v. 48, p. 172–179, 2019.

MOGASHOA, R.; DLAMINI, P.; GXASHEKA, M. Grass species richness decreases along a woody plant encroachment gradient in a semi-arid savanna grassland, South Africa. **Landscape Ecology**, v. 36, n. 1, p. 617-636, 2021.

MORISITA, M. Id-index, a measure of dispersion of individuals. **Researches on population ecology**, v. 4, p. 1-7, 1962.

MORO, R. S.; MILAN, E.; MORO, R. F. Biodiversidade do estrato herbáceo-arbustivo em capões no Parque Estadual de Vila Velha, Ponta Grossa, Paraná. **Biodiversidade Brasileira**, v. 2, n. 2, p. 102-112, 2012.

MUGASI, S. K.; SABIITI, E. N.; TAYEBWA, B. M. The economic implications of bush encroachment on livestock farming in rangelands of Uganda. **African Journal of Range & Forage Science**, v. 17, p. 64-69, 2000.

MÜLLER, S. C. *et al.* Plant Functional Types of Woody Species Related to Fire Disturbance in Forest–Grassland Ecotones. **Plant Ecology**, v. 189, p. 1–14, 2007.

MÜLLER, S. C. *et al.* South Brazilian Forest-Grassland Ecotones: dynamics affected by climate, disturbance, and woody species traits. In: MYSTER, R. (Ed.). **Ecotones Between Forest and Grassland**. Springer, New York, 167–187, 2012.

MÜLLER, S. C. *et al.* Woody species patterns at forest grassland boundaries in southern Brazil. **Flora (Jena)**, v. 207, p. 586-598, 2012.

MÜLLER-DOMBOIS, D.; ELLENBERG, H. **Aims and of vegetation ecology**. New York: John Wiley & Sons, 1974. 547 p.

MYERS, R. L. **Convivendo com o fogo**: manutenção dos ecossistemas e subsistência com o manejo integrado do fogo. Tallahassee: TNC, 2006. 28 p.

NACKLEY, L. L. *et al.* The nebulous ecology of native invasions. **Trends in ecology & evolution**, v. 32, n. 11, p. 814-824, 2017.

NIMER, E. **Climatologia do Brasil**. Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro, 2ª edição, 1989. 422p.

NIPPERT, J. B. et al. Is a prescribed fire sufficient to slow the spread of woody plants in an infrequently burned grassland? a case study in Tallgrass Prairie. **Rangeland Ecology & Management**, v. 78, p. 79-89, 2021.

ODLING-SMEE, F. J. et al. Niche Construction Theory: A Practical Guide for Ecologists. **The Quarterly Review of Biology**, v. 88, n. 1, p. 3–28, 2013.

OKSANEN, J. *et al.* **vegan**: community ecology package. R package version 2.5-6.

OLIVEIRA, J. M.; PILLAR, V. D. Vegetation dynamics on mosaics of Campos and Araucaria forest between 1974 and 1999 in Southern Brazil. **Community Ecology**, v. 5, n. 2, p.197–202, 2004.

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; FONTES, M. A. L. Patterns of Floristic Differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the Influence of Climate. **Biotropica**, v. 32, p. 793-810, 2000.

OLSON, D. M. et al. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. **Bioscience**, v. 51, n. 11, p. 933–938, 2001.

OSPINA, R.; CRIBARI-NETO, F.; VASCONCELLOS, K. L. P. Improved point and interval estimation for a beta regression model. **Computational Statistics & Data Analysis**, v. 51, n. 2, p. 960-981, 2006.

OVERBECK, G. E. Conservation of mosaics calls for a perspective that considers all types of mosaic-patches. **Perspectives in ecology and conservation**, v. 14, n. 2, p. 152-154, 2016.

OVERBECK, G. E. et al. Brazil's neglected Biome: the South Brazilian Campos. **Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics**, v. 9, n. 2, p. 101-116, 2007.

OVERBECK, G. E. et al. Conservation in Brazil needs to include non-forest ecosystems. **Diversity and Distributions**, v. 21, p. 1455-1460, 2015.

OVERBECK, G. E. et al. The South Brazilian grasslands – A South American tallgrass prairie? Parallels and implications of fire dependency. **Perspectives in Ecology and Conservation**, v. 16, n. 1, p. 24-30, 2018.

PARANÁ. Decreto n° 5767 de 05 de junho de 2002. Amplia a área do Parque Estadual de Vila Velha. **Diário Oficial do Estado**, Curitiba, PR, 05 jun. 2002.

PARANÁ. Lei n° 1293 de 12 de outubro de 1953. Cria, no município de Ponta Grossa, nas terras denominadas “VILA VELHA” e “LAGOA DOURADA”, um parque estadual. **Diário Oficial do Estado**, Curitiba, PR, 16 out. 1953.

PARR, C. L. et al. Tropical grassy biomes: misunderstood, neglected, and under threat. **Trends Ecol Evol**, v. 29, p. 205–213, 2014.

PARR, C. L.; GRAY, E. F.; BOND, W. J. Cascading biodiversity and functional consequences of a global change-induced biome switch. **Diversity and Distributions**, v. 18, p. 493-503, 2012.

PAUSAS, J. G. et al. The role of the perch effect on the nucleation process in Mediterranean semi-arid oldfields. **Acta Oecol.**, v. 29, p. 346–352, 2006.

PAUSAS, J. G.; BOND, W. J. Alternative biome states in terrestrial ecosystems. **Trends in Plant Science**, v. 25, n. 3, p. 250-263, 2020.

PAUSAS, J. G.; BOND, W. J. Humboldt and the reinvention of nature. **J Ecol.**, v. 107, p. 1031– 1037, 2019.

PAUSAS, J. G.; KEELEY, J. E. A burning story: the role of fire in the history of life. **BioScience**, v. 59, n. 7, p. 593–601, 2009.

PAUSAS, J. G.; KEELEY, J. E. Wildfires as an ecosystem service. **Front Ecol Environ**, v. 17, n. 5, p. 289-295, 2019.

PENA, E. A.; SLATE, E. H. **gvlma**: Global Validation of Linear Models Assumptions. R package version 1.0.0.3. 2019.

PILLAR, V. D. Dinâmica da expansão florestal em mosaicos de floresta e campos no sul do Brasil. In: CLAUDINO-SALES, V. (ed.). **Ecossistemas Brasileiros**: manejo e conservação. Fortaleza: Expressão Gráfica, 2003, p. 209-216.

PILLAR, V. D.; QUADROS, F. L. F. Grassland-forest boundaries in Southern Brazil. **Coenose**, v. 12, p. 119-126, 1997.

PILLAR, V. D.; VÉLEZ, E. Extinção dos Campos Sulinos em unidades de conservação: um fenômeno natural ou um problema ético? **Natureza & Conservação**, v. 8, p. 84-88, 2010.

PIVELLO, V. R. *et al.* Chuva de sementes em fragmentos de Floresta Atlântica (São Paulo, SP, Brasil), sob diferentes situações de conectividade, estrutura florestal e proximidade da borda. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 20, n. 4, p. 845-859, 2006.

PIVELLO, V. R. et al. Understanding Brazil's catastrophic fires: Causes, consequences and policy needed to prevent future tragedies. **Perspectives in Ecology and Conservation**, v. 19, n. 3, p. 233-255, 2021.

PLATT, W. J. et al. Short-term effects of herbicides and a prescribed fire on restoration of a shrub-encroached pine savanna. **Restor Ecol**, v. 23, p. 909-917, 2015.

PODANI, J. **Introduction to the exploration of multivariate biological data**. Backhuys Publishers, Leiden, NL.2000.

POLICELLI, N.; PICCA, P.; VILLAFANE, I. E. G. Is prescribed fire a suitable management tool to reduce shrub encroachment in palm savannas? **Restor Ecol**, v. 27, p. 109-119, 2019.

PRIOR, L. D. et al. Does inherent flammability of grass and litter fuels contribute to continental patterns of landscape fire activity? **Journal Biogeography**, v. 44, p. 1225-1238, 2017.

PSCHEIDT, F. *et al.* Efeito de borda como fonte da heterogeneidade do componente arbóreo em uma Floresta com Araucárias no Sul do Brasil. *Ciência Florestal*, v. 28, n. 2, p. 601-612, 2018.

R CORE TEAM. **R**: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2019.

RAMBO, B. 1956. **A fisionomia do Rio Grande do Sul**. 2ed. Editora Selbach, Porto Alegre.

RATAJCZAK, Z.; NIPPERT, J. B.; COLLINS, S. L. Woody encroachment decreases diversity across North American grasslands and savannas. **Ecology**, v. 93, p. 697-703, 2012.

RATNAM, J. et al. When is a 'forest' a savanna, and why does it matter? **Global Ecology and Biogeography**, v. 20, p. 653-660, 2011.

REVELLE, W. **psych**: Procedures for Personality and Psychological Research, Northwestern University, Evanston, Illinois, USA. 2020.

RITTER, L. M. O. **Composição florística e aspectos físicos do Cerrado nos Campos Gerais, Paraná**. Dissertação (mestrado). Universidade Estadual de Ponta Grossa – UEPG, Ponta Grossa, 2008.

ROBERTS, D. W. **labdsv**: Ordination and Multivariate Analysis for Ecology. R package version 2.0-1. 2019.

RODRIGUES, A. **Caracterização do material combustível do estrato herbáceo em área do Parque Estadual de Vila Velha – Paraná como fator de influência na ocorrência de incêndios florestais**. 57 f. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal) – Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2018.

ROQUES, K. G.; O'CONNOR, T. G.; WATKINSON, A. R. Dynamics of Shrub Encroachment in an African Savanna: Relative Influences of Fire, Herbivory, Rainfall and Density Dependence. **Journal of Applied Ecology**, v. 38, p. 268-280, 2001.

ROSSATTO, D. R.; HOFFMANN, W. A.; FRANCO, A. C. Differences in growth patterns between co-occurring forest and savanna trees affect the forest–savanna boundary. **Functional Ecology**, v. 23, p. 689-698, 2009.

RYU, C. **dlookr**: Tools for Data Diagnosis, Exploration, Transformation. R package version 0.5.1. 2021.

SCHEFFER, M. et al. Catastrophic shifts in ecosystems. **Nature**, v. 413, p. 591– 596, 2001.

SCHEFFER, M.; CARPENTER, S. R. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 18, n. 12, p. 648-656, 2003.

SCHINESTOCK, C. F.; MÜLLER, S. C.; PILLAR, V. D. Padrões espaciais da vegetação lenhosa associados ao processo de expansão da Floresta com Araucária sobre Campos excluídos de manejo. **Neotropical Biology and Conservation**, v. 14, n. 4, p. 411-429, 2019.

SCHOLES, R. J.; ARCHER, S. R. Tree-Glass Interactions in Savannas. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 28, n. 1, p. 517-544, 1997.

SCOTT, A. C. et al. **Fire on earth**: an introduction. Chichester: John Wiley and Sons, 2014. 434 p.

SCOTT, A. C. The Pre-Quaternary history of fire. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 164, n. 1-4, p. 281-329, 2000.

SEGER, C. D. **Material combustível e comportamento do fogo em vegetação de estepe gramíneo-lenhosa na RPPN Caminho das Tropas, Palmeiras, Paraná**. 196 f. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal) – Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2015.

SILVA, A. R. et al. Florística e fitossociologia em três diferentes fitofisionomias campestres no Sul do Brasil. **Hoehnea**, v. 43, n. 3, p. 325-347, 2016.

SILVA, L. C. R. et al. Past century changes in *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze water use efficiency and growth in forest and grassland ecosystems of southern Brazil: implications for forest expansion. **Global Change Biology**, v. 15, p.2387-2396, 2009.

SILVA, P. A. H. **Cerrados, campos e araucárias**: a teoria dos refúgios florestais e o significado paleogeográfico da paisagem do Parque Estadual de Vila Velha, Ponta Grossa – Paraná. 160 f. Dissertação (mestrado) – Setor de Ciências da Terra, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2009.

SIMBERLOFF, D. et al. The natives are restless, but not often and mostly when disturbed. **Ecology**, v. 93, p. 598-607, 2012.

SMITH-GILL, S. J. Cytophysiological basis of disruptive pigmentary patterns in the leopard frog, *Rana pipiens*. II. Wild type and mutant cell specific patterns. **Journal of Morphology**, v. 146, n. 1, p. 35-54, 1975.

SOKAL, R. R.; ROHLF, F. J. **Biometry**. The principles and practices of statistics in biological research. 2nd Edition, W.H. Freeman, San Francisco. 1969.

STEVENS, N. et al. Savanna woody encroachment is widespread across three continents. **Global Change Biology**, v. 23, p. 235-244, 2017.

SÜHS, R. B.; GIEHL, E. L. H.; PERONI, N. Interaction of land management and araucaria trees in the maintenance of landscape diversity in the highlands of southern Brazil. **PLOS ONE**, v. 13, n. 11, e0206805, 2018.

SÜHS, R. B.; GIEHL, E. L. H.; PERONI, N. Preventing traditional management can cause grassland loss within 30 years in southern Brazil. **Scientific Reports**, v. 10, n. 783, 2020.

SYSBM – CCB. Cascavel: Corpo de Bombeiros Cascavel. **Registro de ocorrência de incêndio**: Parque Estadual de Vila Velha, 2017.

THE ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP et al. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV, **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 181, n. 1, p. 1–20, 2016.

THOMAS, P. H. The size of flames from natural fires. **Proc Combust Inst**, v. 9, n. 1, p. 844-859, 1963.

TORGO, L. **Data Mining with R, learning with case studies Chapman and Hall/CRC**. 2010.

TRAVIS, J. M .J.; BROOKER, R. W.; DYTHAM, C. The interplay of positive and negative species interactions across and environmental gradient: insights from an individual-based simulation model. **Biology Letters**, v. 1, p. 5–8, 2005.

VAN AUKEN, O. W. Shrub Invasions of North American Semiarid Grasslands. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 31, n.1, p. 197-215, 2000.

VAN DER PIJL, L. **Principles of dispersal in higher plants**. 2. Ed. New York: Springer-Verlang, 1972. 162p.

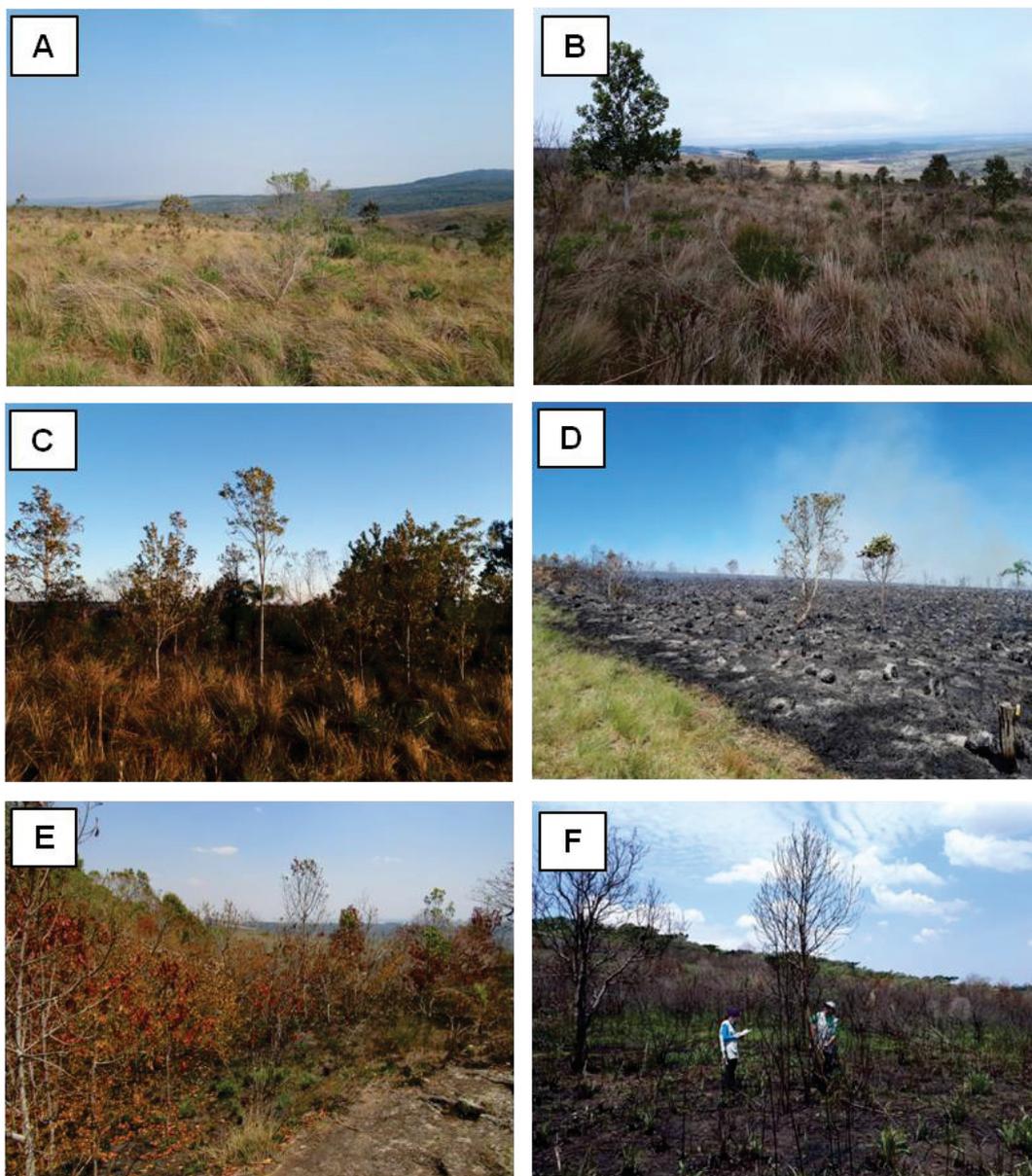
VAN WAGNER, C. E. Height of crown scorch in forest fires. **Can J For Res**, v. 3, n. 3, p. 373-378, 1973.

VEECH, J. A. A probabilistic model for analyzing species co-occurrence: probabilistic model. **Global Ecology and Biogeography**, v. 22, p. 252–260, 2013.

VELDMAN, J. W. et al. Toward an old-growth concept for grasslands, savannas, and woodlands. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 13, p. 154-162,2015.

VOSE, J. M. Perspectives on using prescribed fire to achieve desired ecosystem conditions. In: MOSER, W. K.; MOSER, C. F. (Eds.). **Fire and Forest Ecology: Innovative Silviculture and Vegetation Management**. Tallahassee: Tall Timbers Fire Ecology, 2000. p. 12-17.

- WAECHTER, J. L. Padrões geográficos na flora atual do Rio Grande do Sul. **Ciência & Ambiente**, v. 24: p. 93-108, 2002.
- WEBER, M. G.; HUMMEL, M.; VAN WAGNER, C. E. Selected parameters of fire behavior and *Pinusbanksiana* Lamb. regeneration in eastern Ontario. **Forestry Chronicle**, v. 63, p. 340–346, 1987.
- WEI, T.; SIMKO, V. **R package "corrplot"**: Visualization of a Correlation Matrix (Version 0.87). 2021.
- WHELAN, R. J. **The ecology of fire**. Cambridge: Cambridge University Press, 1995. 346 p.
- WHITAKER, D.; CHRISTMAN, M. **clustsig**: Significant Cluster Analysis. R package version 1.1. 2014.
- WHITTAKER, R. H. **Communities and Ecosystems**. New York: Macmillan, 1975. 385 p.
- WICKHAM, H. **ggplot2**: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag New York, 2016.
- WIGLEY, B. J.; BOND, W. J.; HOFFMAN, M. T. Bush encroachment under three contrasting land-use practices in a mesic South African savanna. **African Journal of Ecology**, v. 47, p. 62-70, 2009.
- WOOD, S. N. **Generalized Additive Models: An Introduction with R** (second edition). Chapman and Hall/CRC. 2017.
- WOOD, S. N. Thin plate regression splines. **Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology)**, v. 65, p. 95-114, 2003.
- WULF, A. **The invention of nature**: Alexander von Humboldt's new world. New York: Knopf Doubleday Publishing Group, 2015. 496 p.
- YARRANTON, G. A.; MORRISON, R. G. Spatial dynamics of a primary succession nucleation. **The Journal of Ecology**, p. 417–428, 1974.

**APÊNDICE 1 – IMAGENS DA ÁREA DE ESTUDO**

FONTE: Elaborado pelo Autor (2022).

NOTA: A) Remanescente campestre com baixa ocupação lenhosa; B) Remanescente campestre com ocupação lenhosa intermediária; C) Remanescente campestre em processo avançado de colonização lenhosa; D) Área de estudo após o incêndio florestal; E) Impacto do fogo em área de ecótono campo-floresta; F) Avaliação da severidade do fogo.