



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de  
Recursos Naturais



**MOSAICOS MULTIDIMENSIONAIS: HETEROGENEIDADE  
AMBIENTAL E INVASÃO BIOLÓGICA COMO DETERMINANTES DE  
PADRÕES ECOSSISTÊMICOS**

**DANÚBIA MAGALHÃES SOARES**

**2020**

Danúbia Magalhães Soares

**MOSAICOS MULTIDIMENSIONAIS: HETEROGENEIDADE  
AMBIENTAL E INVASÃO BIOLÓGICA COMO DETERMINANTES DE  
PADRÕES ECOSSISTÊMICOS**

Tese apresentada à Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências para obtenção do título de Doutor em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

Orientador:  
Prof Dr. André R. Terra Nascimento

Uberlândia, MG  
Fevereiro – 2020

Ficha Catalográfica Online do Sistema de Bibliotecas da UFU  
com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).

S676	Soares, Danúbia Magalhães, 1986-
2020	Mosaicos multidimensionais [recurso eletrônico] : heterogeneidade ambiental e invasão biológica como determinantes de padrões ecossistêmicos / Danúbia Magalhães Soares. - 2020.
Orientador: Prof. Dr. André R. Terra Nascimento.	
Tese (Doutorado) - Universidade Federal de Uberlândia, Pós-graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.	
Modo de acesso: Internet.	
Disponível em: <a href="http://doi.org/10.14393/ufu.te.2020.100">http://doi.org/10.14393/ufu.te.2020.100</a>	
Inclui bibliografia.	
Inclui ilustrações.	
1. Ecologia. I. Nascimento, Prof. Dr. André R. Terra,1969-, (Orient.). II. Universidade Federal de Uberlândia. Pós-graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. III. Título.	

CDU: 574

Bibliotecários responsáveis pela estrutura de acordo com o AACR2:  
Gizele Cristine Nunes do Couto - CRB6/2091  
Nelson Marcos Ferreira - CRB6/3074

**Danúbia Magalhães Soares**

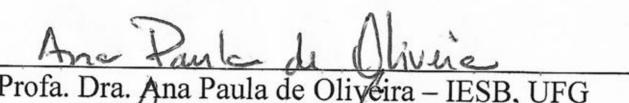
**MOSAICOS MULTIDIMENSIONAIS: HETEROGENEIDADE  
AMBIENTAL E INVASÃO BIOLÓGICA COMO DETERMINANTES DE  
PADRÕES ECOSSISTÊMICOS**

Tese apresentada à Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências para obtenção do título de Doutor em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

APROVADA em 28 de fevereiro de 2020



Prof. Dr. Ricardo Ribeiro Rodrigues – ESALQ, USP



---

Profa. Dra. Ana Paula de Oliveira – IESB, UFG



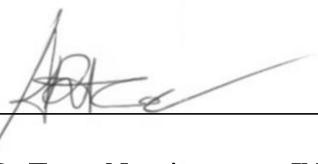
---

Prof. Dr. Fabrício Pelizer de Almeida – UNIUBE



---

Prof. Dr. Lísiás Coelho – ICIAG, UFU



---

Prof. Dr. André R. Terra Nascimento – INBIO, UFU  
(orientador)

UBERLÂNDIA  
Fevereiro-2020

## AGRADECIMENTOS

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001

Agradeço...

à CAPES pela concessão da bolsa de estudos;

à Duratex pelo financiamento à pesquisa e disponibilização das áreas de estudo;

à Universidade Federal de Uberlândia e Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais pela oportunidade, estrutura e formação;

ao Prof. Dr. André R. Terra Nascimento (INBIO, UFU), meu orientador, sempre presente, prestativo e atencioso. Agradeço imensamente a confiança depositada, o ambiente tranquilo e a relação de amizade nestes seis anos de trabalho;

aos membros da banca Prof. Dr. Ricardo Ribeiro Rodrigues (ESALQ, USP), Profa. Dra. Ana Paula de Oliveira (IESA, UFG), Prof. Dr. Fabrício Pelizer de Almeida (UNIUBE), Prof. Dr. Lírias Coelho (ICIAG, UFU) e ao suplente Prof. Dr. Orlando Cavalari de Paula (INBIO, UFU);

ao prof. Jean Carlos Santos pelas contribuições na elaboração do projeto de pesquisa;

às secretárias do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais, Juliana Pinheiro Fernandes e Maria Angélica Silva, do Instituto de Biologia, Mônica Ramos Deconte, Luiza Vitória Vital de Andrade e Helena Aparecida B. R. Borges e aos técnicos que, sempre solícitos e competentes, tornaram todo o processo mais fácil;

aos professores Elias Nascentes Borges (LAMAS-ICIAG, UFU), Beno Wendling (LAPED-ICIAG, UFU), Araína Hulmann Batista (LAPED-ICIAG, UFU), Hudson de Paula Carvalho (LATEC-ICIAG, UFU) e Wedisson Oliveira Santos (LABAS-ICIAG, UFU) pelo conhecimento disponibilizado, além de acesso a equipamentos, laboratórios e material bibliográfico;

aos técnicos Marcelo Alves da Rocha Dias e Márcia Regina Batistela Moraes pelo auxílio nas análises e elaboração de equipamentos de campo, além da atenção e gentiliza ao longo de tantos dias de trabalho compartilhados;

aos professores do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais, bem como, do Instituto de Biologia aos quais devo minha formação desde a graduação e, de modo geral, a todos os professores que passaram em minha vida, minha gratidão e respeito;

aos familiares Maria Aparecida (mãe), Adelio (pai) e Daniele (irmã) por todo suporte emocional, financeiro, amor, preocupação, paciência com o espaço ocupado pelo material de campo e também pela disposição em ajudar nas diversas tarefas da pesquisa; Rafael (primo) pelo cuidado e carinho de sempre; Dalci (tia) pela atenção e empatia; ao meu amor Cláudio Henrique por estar comigo em todas as atividades de campo, ajudando em tudo que lhe foi possível, pelas ilustrações (desenhos de artrópodes de serapilheira), pelas sugestões dos layouts das imagens, por acompanhar de perto todo o processo de laboratório e escrita, por

todo suporte emocional, amor e compreensão. Não há palavras que possam expressar minha gratidão e amor por vocês;

à Luzia H. D. de Oliveira e Eurípedes de Oliveira pelo carinho, acolhida e preocupação de sempre;

ao amigo Eduardo Paiva, por toda a ajuda na elaboração do material de campo e pelos tantos momentos agradáveis em sua companhia e familiares, Carmelinda T. de Paiva e Carmen Sílvia L. de Paiva, pela amizade e apoio;

aos colegas de laboratório, Matheus Hilário, Gabriel Alves, Fernanda Ferreira e Lucas H. Clemente pela força física, conhecimentos compartilhados, amizade e excelentes histórias para contar;

aos amigos, que sempre compreenderam minha ausência e apoiaram minhas escolhas incondicionalmente, Dell, Andréia, Ana Paula, Marielle e Bruna;

aos colegas da dança e da luta que fizeram parte desta importante fase da minha vida e tornaram meus dias mais alegres e emocionantes;

à minha afilhada Isabelli Luiza pelo sorriso sincero e abraço carinhoso em todos os nossos encontros.



Bill Watterson

## ÍNDICE

LISTA DE TABELAS .....	ix
LISTA DE FIGURAS .....	xii
RESUMO .....	xvii
ABSTRACT .....	xix
<b>INTRODUÇÃO GERAL.....</b>	<b>1</b>
<b>PROPOSTA DA TESE .....</b>	<b>5</b>
REFERÊNCIAS .....	6
<b>CAPÍTULO 1 Mosaicos multidimensionais: heterogeneidade ambiental em ecossistemas savânicos invadidos por <i>Pinus caribaea</i> Morelet .....</b>	<b>10</b>
RESUMO .....	11
ABSTRACT .....	12
1.1 INTRODUÇÃO.....	13
1.2 MATERIAL E MÉTODOS.....	16
1.2.1 Áreas de estudo .....	16
1.2.2 Coleta de dados .....	17
1.2.3 Análise dos dados.....	19
1.3 RESULTADOS.....	22
1.4 DISCUSSÃO .....	34
1.5 CONCLUSÕES .....	41
REFERÊNCIAS .....	43
<b>CAPÍTULO 2 Distribuição de artrópodes de serapilheira em uma paisagem heterogênea compondo mosaicos espaciais e temporais.....</b>	<b>52</b>
RESUMO .....	53
ABSTRACT .....	54
2.1 INTRODUÇÃO.....	55

2.2 MATERIAL E MÉTODOS.....	58
2.2.1 Áreas de estudo .....	58
2.2.2 Coleta de dados .....	59
2.2.3 Análise dos dados.....	60
2.3 RESULTADOS .....	62
2.4 DISCUSSÃO.....	69
2.5 CONCLUSÕES.....	73
REFERÊNCIAS.....	74
<b>CAPÍTULO 3 Sazonalidade e heterogeneidade ambiental como determinantes de padrões de distribuição de artrópodes de serapilheira .....</b>	<b>80</b>
RESUMO .....	81
ABSTRACT.....	82
3.1 INTRODUÇÃO.....	83
3.2 MATERIAL E MÉTODOS.....	85
3.2.1. Área de estudo.....	85
3.2.2 Coleta de dados .....	85
3.2.3 Análise de dados.....	86
3.3 RESULTADOS .....	88
3.4 DISCUSSÃO .....	101
3.5 CONCLUSÕES.....	107
REFERÊNCIAS.....	108
<b>CAPÍTULO 4 Potencial de imobilização de carbono em solos de ecossistemas savânicos e pastagens abandonadas .....</b>	<b>114</b>
RESUMO .....	115
ABSTRACT.....	116
4.1 INTRODUÇÃO .....	117
4.2 MATERIAL E MÉTODOS.....	120
4.2.1. Área de estudo.....	120

4.2.2 Coleta de dados .....	120
4.2.3 Análise de dados.....	120
4.3 RESULTADOS .....	123
4.4 DISCUSSÃO.....	128
4.4 CONCLUSÕES.....	133
REFERENCES.....	134
<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS .....</b>	<b>141</b>
<b>APÊNDICES.....</b>	<b>143</b>

## LISTA DE TABELAS

### **CAPÍTULO 1 - MOSAICOS MULTIDIMENSIONAIS: HETEROGENEIDADE AMBIENTAL EM ECOSISTEMAS SAVÂNICOS INVADIDOS POR *Pinus caribaea* Morelet**

**Table 1. 1** Delineamento amostral composto por 162 pontos casualmente distribuídos em nove sítios (três fragmentos de cerrado *s.s.*, três pastagens abandonadas e três veredas) em uma fazenda produtora de eucalipto no Triângulo Mineiro. .... 18

**Table 1. 2** Comparação da umidade do solo ( $m^3/m^3$ ) (média±desvio padrão) entre as estações seca e chuvosa à 0, 15 e 30 cm de profundidade do solo em três ambientes: cerrado *sensu stricto* (*s.s.*), pastagem e vereda..... 22

**Table 1. 3** Variáveis químicas de solo (mean±SD) em nove sítios (três fragmentos de cerrado *s.s.*, três pastagens e três veredas) considerando os componentes da vegetação: estrato herbáceo (HS), copa de espécies lenhosas nativas, copa da espécie exótica *Pinus caribaea* e copa da espécie oportunista *Trembleya parviflora*. As variáveis consideradas foram: Areia grossa (C. sand), silte, argila, pH, fósforo (P), potássio ( $K^+$ ), cálcio (Ca), magnésio (Mg), alumínio (Al), acidez potencial (HAI), matéria orgânica (SOM), soma de bases (SB), capacidade de troca catiônica efetiva (t), capacidade de troca catiônica a pH 7 (T), saturação por bases (V) e saturação por Al (m). Médias representadas por letras distintas diferem pelo teste de Friedman com  $p<0.05$  ou  $p<0.1$ . ..... 29

### **CAPÍTULO 2 - DISTRIBUIÇÃO DE ARTRÓPODES DE SERAPILHEIRA EM UMA PAISAGEM HETEROGÊNEA COMPONDO MOSAICOS ESPACIAIS E TEMPORAIS**

**Table 2. 1** Composição de artrópodes de serapilheira nos ecossistemas de cerrado *s.s.*, pastagem e vereda (durante a estação chuvosa e a estação seca) e áreas de plantio de *Eucalyptus* sp., forestry (durante a estação chuvosa). Os símbolos indicam: presença do grupo taxonômico (■), ausência do grupo taxonômico (--) e ausência de dados (Ø)..... 62

<b>Table 2. 2</b> Análise de agrupamento da composição taxonômica e funcional de artrópodes de serapilheira em ecossistemas de cerrado s.s., pastagem e vereda nas estações seca e chuvosa e plantio de <i>Eucalyptus</i> sp. estação chuvosa pelo método Escalonamento Multidimensional Não Métrico (da sigla em inglês NMDS) usando medidas de dissimilaridade de “Bray-Curtis”. Valores de F e p referem-se aos resultados da PERMANOVA. ****p<0.001.....	67
--	----

### **CAPÍTULO 3 - SAZONALIDADE E HETEROGENEIDADE AMBIENTAL COMO DETERMINANTES DE PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO DE ARTRÓPODES DE SERAPILHEIRA**

<b>Table 3. 1</b> Comparação da abundância, riqueza de grupos taxonômicos e riqueza grupos funcionais de artrópodes de serapilheira entre componentes da vegetação de cerrado s.s., pastagem e vereda.....	90
--	----

<b>Table 3. 2</b> Porcentagem de dissimilaridade Bray-Curtis da comunidade de artrópodes de serapilheira (composição taxonômica e funcional) entre componentes da vegetação em ecossistema de vereda na estação seca. Foram considerados os componentes: estrato herbáceo (HS), espécies lenhosas nativas, a invasora <i>Pinus caribaea</i> e a oportunista <i>Trembleya parviflora</i> . ....	91
--	----

<b>Table 3. 3</b> Resultado das Análises de Redundância (da sigla em inglês RDA) utilizando dados de composição taxonômica e funcional de artrópodes de serapilheira em sítios de cerrado s.s.. *p<0.1; **p<0.05; ***p<0.01; ****p<0.001.....	95
---	----

<b>Table 3. 4</b> Resultado das Análises de Redundância (da sigla em inglês RDA) utilizando dados de composição taxonômica e funcional de artrópodes de serapilheira em sítios de pastagens abandonadas. *p<0.1; **p<0.05; ***p<0.01; ****p<0.001.....	97
--	----

<b>Table 3. 5</b> Resultado das Análises de Redundância (da sigla em inglês RDA) utilizando dados de composição taxonômica e funcional de artrópodes de serapilheira em sítios de veredas. *p<0.1; **p<0.05; ***p<0.01; ****p<0.001.....	99
--	----

**CAPÍTULO 4 - POTENCIAL DE IMOBILIZAÇÃO DE CARBONO EM SOLOS DE ECOSSISTEMAS SAVÂNICOS E PASTAGENS ABANDONADAS**

**Table 4. 1** Parâmetros considerados nos modelos de carbono orgânico do solo (SOC) em relação aos níveis umidade ..... 122

**Table 4. 2** Carbono orgânico do solo (SOC) em uma camada de 30 cm nos ecossistemas de cerrado *s.s.*, pastagem e vereda e em microambientes destes ecossistemas sob influencia de diferentes componentes da vegetação. Os valores de p foram obtidos pelas pelo teste de Kuruskal-Wallis utilizando ecossistemas e componentes da vegetação como fatores. Médias representadas por letras iguais não diferem pelo teste de Nemenyi ( $p>0.05$ ). ..... 127

## LISTA DE FIGURAS

**CAPÍTULO 1 - MOSAICOS MULTIDIMENSIONAIS: HETEROGENEIDADE AMBIENTAL EM ECOSSISTEMAS SAVÂNICOS INVADIDOS POR *Pinus caribaea* Morelet**

- Fig. 1. 1** Área de estudo localizada no Bioma Cerrado, Brasil, composta por nove sítios de amostragem distribuídos em três municípios: Araguari, Estrela do Sul e Indianópolis. Fonte: IBGE (2004), Instituto Pristino (2015) e imagem CBERS 4 - Banda 7 (2019), disponibilizada pelo INPE (2019). Datum WGS84. Danúbia M. Soares (org) ..... 16
- Fig. 1. 2** Comparação da umidade do solo entre três profundidades (0, 15 e 30 cm) em áreas de cerrado *s.s.* (a), pastagem (b) e vereda (c). As colunas indicam a média e as barras o desvio padrão (SD). \*\*\*p<0.001. Médias representadas com mesma letra não diferem pelo teste de Friedman com p<0,05..... 23
- Fig. 1. 3** Umidade do solo em três de profundidades (0, 15 e 30 cm) em áreas de cerrado *sensu stricto*, pastagem e vereda. Pontos cheios referem-se às médias na estação chuvosa e pontos vazios, às médias na estação seca. As barras verticais representam o desvio padrão da média (SD). Foram considerados como componentes da vegetação o estrato herbáceo (HS), espécies lenhosas nativas, a espécie invasora *Pinus caribaea* e a espécie oportunista *Trembleya parviflora*. \*p<0.1; \*\*p<0.05. .... 25
- Fig. 1. 4** Análise de Componentes Principais (da sigla PCA, em inglês) considerando variáveis ambientais de nove áreas (três fragmentos de cerrado *sensu stricto*, três pastagens abandonadas e três veredas) (a); gradiente de umidade do solo (isolinhas azuis) (b) e gradiente de soma de bases (isolinhas vermelhas) (SB) (c). Elipses representam intervalo de confiança (95%). Símbolos menores representam os pontos de amostragem e símbolos maiores os centroide das elipses. O vetor indicado como Organic matter (inv.) corresponde à função inversa da matéria orgânica, transformação necessária para atender pressupostos da análise. 27
- Fig. 1. 5** Importância das variáveis ambientais de acordo com %IncMSE (Percentage Increase in Mean Squared Error) em modelos de Regressão Random Forest utilizando a condutividade elétrica dos pontos de amostragem de veredas como variável dependente. Foram utilizadas 500 árvores na construção do modelo e 7 variáveis tentadas em cada divisão. .... 31

**Fig. 1. 6** Análise de Componentes Principais (PCA) utilizando variáveis ambientais de três áreas: cerrado *sensu stricto* (a) considerando os componentes estrato herbáceo (HS), copa de espécie lenhosa nativa e copa da exótica *Pinus caribaea*; pastagem (b), considerando os componentes HS e copa de *P. caribaea*; vereda (c), considerando os componentes HS, espécie nativa em adensamento de buriti, copa de *P. caribaea* e copa da espécie oportunista *Trembleya parviflora*. Símbolos maiores representam o centroide das elipses. ..... 32

## CAPÍTULO 2 - DISTRIBUIÇÃO DE ARTRÓPODES DE SERAPILHEIRA EM UMA PAISAGEM HETEROGÊNEA COM PONDO MOSAICOS ESPACIAIS E TEMPORAIS

**Fig. 2. 1** Localização dos sítios de amostragem em uma fazenda produtora *Eucalyptus* sp., região do Triângulo Mineiro, Brasil, no domínio do bioma Cerrado. Fonte: IBGE (2004) e Instituto Prístino (2015). Datum WGS84. Danúbia M. Soares (org). ..... 58

**Fig. 2. 2** Acumulação de famílias baseada em número de indivíduos utilizando permutação e interpolação de dados artrópodes de serapilheira em ecossistemas de cerrado s.s. (a), pastagem (b) e vereda (c) nas estações seca e chuvosa e plantio de *Eucalyptus* sp. (d) na estação chuvosa. Linhas pontilhadas representam o desvio padrão. ..... 66

**Fig. 2. 3** Relação linear entre a riqueza de grupos taxonômicos e a riqueza de grupos funcionais em ecossistemas de cerrado s.s., pastagem e vereda nas estações chuvosa e seca e sítios de plantio de *Eucalyptus* sp. na estação chuvosa. ..... 67

**Fig. 2. 4** Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (da sigla em inglês NMDS) usando medidas de dissimilaridade de “Bray-Curtis” para dados taxonômicos (a, b) e funcionais (c, d) de artrópodes de serapilheira em ecossistemas de cerrado s.s., pastagem e vereda nas estações chuvosa e seca em plantio de *Eucalyptus* sp. na estação chuvosa. As setas representam gradientes de abundância de indivíduos (a, b, c, d), riqueza de grupos taxonômicos (a, b) e riqueza de grupos funcionais (c, d). Elipses representam intervalo de confiança (95%). ..... 68

**CAPÍTULO 3 - SAZONALIDADE E HETEROGENEIDADE AMBIENTAL COMO DETERMINANTES DE PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO DE ARTRÓPODES DE SERAPILHEIRA**

**Fig. 3. 1** Desenho esquemático (vista superior) do delineamento amostral. O cruzamento das linhas pontilhadas de cor laranja representam os pontos amostrais, com a orientação cardeal norte, sul, leste e oeste. Os números dispostos sobre essas linhas representam os conjuntos de dados coletados sobre o solo: umidade do solo na estação chuvosa e na estação seca (1), amostra de solo deformada e indeformada (2), coleta de artrópodes de serapilheira na estação chuvosa (3) e coleta de artrópodes na estação seca (4). Círculos em verde representam as copas das espécies lenhosas.....85

**Fig. 3. 2** Estimativas de abundância de indivíduos (a), riqueza de famílias (b) e riqueza de grupos funcionais (c) de artrópodes de serapilheira em áreas de cerrado s.s., pastagem, vereda e silvicultura durante a estação chuvosa. Foram considerados os seguintes componentes da vegetação: estrato herbáceo de cerrado s.s. (HSc), estrato herbáceo de pastagem (HSp), estrato herbáceo de vereda (HSv), silvicultura (F), lenhosa nativa de cerrado s.s. (Nc), lenhosa nativa de vereda (Nv), invasora *Pinus caribaea* em cerrado s.s. (Pc), *P. caribaea* em pastagem (Pp), *P. caribaea* em vereda (Pv) e a espécie nativa oportunista de vereda *Trembleya parviflora* (Tv). Boxplots representadas com mesma letra não diferem pelo teste de Tukey com  $p<0,05$ . \* $p<0,1$ ; \*\*\* $p<0,001$ . Os círculos representam os valores extremos.....88

**Fig. 3. 3** Estimativas de abundância de indivíduos (a), riqueza de famílias (b) e riqueza de grupos funcionais (c) de artrópodes de serapilheira em áreas de cerrado s.s., pastagem e vereda durante a estação seca. Foram considerados os seguintes componentes da vegetação: estrato herbáceo de cerrado s.s. (HSc), estrato herbáceo de pastagem (HSp), estrato herbáceo de vereda (HSv), lenhosa nativa de cerrado s.s. (Nc), lenhosa nativa de vereda (Nv), invasora *Pinus caribaea* em cerrado s.s. (Pc), *P. caribaea* em pastagem (Pp), *P. caribaea* em vereda (Pv) e a espécie nativa oportunista de vereda *Trembleya parviflora* (Tv). Boxplots representadas com mesma letra não diferem pelo teste de Tukey com  $p<0,05$ . \*\* $p<0,1$ . Os círculos representam os valores extremos.....89

**Fig. 3. 4** Influência dos componentes da vegetação nos diferentes grupos funcionais de artrópodes de serapilheira em ecossistemas de cerrado s.s., pastagem e vereda. Foram considerados como componentes da vegetação o estrato herbáceo (HS), espécies lenhosas nativas, a espécie invasora *Pinus caribaea* e a espécie oportunista *Trembleya parviflora*.

Colunas com preenchimento escuro representam dados coletados durante a estação chuvosa e colunas com preenchimento claro representam dados coletados durante a estação seca. Médias representadas com mesma letra não diferem pelo teste de Tukey com  $p < 0.05$ .....93

**Fig. 3. 5** Análise de Redundância Canônica (da sigla em inglês RDA) utilizando dados ambientais e biofísicos, bem como, a composição taxonômica (a, b) e funcional (c, d) de artrópodes de serapilheira em três sítios de cerrado s.s. durante as estações chuvosa (a, c) e seca (b, d). Isolinhas representam o gradiente de umidade na superfície do solo.....95

**Fig. 3. 6** Análise de Redundância Canônica (da sigla em inglês RDA) utilizando dados ambientais e biofísicos, bem como, a composição taxonômica (a, b) e funcional (c, d) de artrópodes de serapilheira em sítios de três pastagens abandonadas durante as estações chuvosa (a, c) e seca (b, d). Isolinhas representam o gradiente de umidade na superfície solo. ....97

**Fig. 3. 7** Análise de Redundância Canônica (da sigla em inglês RDA) utilizando dados ambientais e biofísicos, bem como a composição taxonômica (a, b) e funcional (c, d) de artrópodes de serapilheira em três veredas durante as estações chuvosa (a, c) e seca (b, d). O vetor Soil moisture representa a umidade do solo na superfície (0 cm de profundidade). Isolinhas de cor cinza representam o gradiente de umidade do solo na profundidade de maior contribuição com o eixo1. Em menor escala, gradiente conteúdo de Ca (c) e gradiente de ph (d) do solo foram representados em cor laranja. ....99

#### CAPÍTULO 4 - POTENCIAL DE IMOBILIZAÇÃO DE CARBONO EM SOLOS DE ECOSSISTEMAS SAVÂNICOS E PASTAGENS ABANDONADAS

**Fig. 4. 1** Concentração de carbono orgânico no solo (SOC) entre diferentes ecossistemas (a) e entre componentes da vegetação em sítios de vereda (b). Foram considerados os componentes: estrato herbáceo (HS), espécies lenhosas nativas, a espécie exótica *Pinus caribaea* e a oportunista *Trembleya parviflora*. Colunas representam a média, barras verticais o desvio padrão. Médias representadas por letras iguais não diferem pelo teste de Nemenyi ( $p < 0.05$ ) (a) ou pelo teste de Tukey ( $p < 0.05$ ) (b). \*\*\* $p < 0.001$ ; \*\* $p < 0.05$ . ....123

**Fig. 4. 2** Efeito de fatores ecológicos no SOC em diferentes ecossistemas. No ecossistema de cerrado s.s. (a) foi observado o efeito da abundância de artrópodes xilófagos e da soma de

bases (SB); Nos sítios de pastagens abandonadas (b) as variáveis consideradas foram saturação por alumínio (m %) e umidade na superfície do solo na estação chuvosa ( $SM_{0d}$   $m^3 m^{-3}$ ). Nas veredas (c) foram consideradas a umidade do solo a 30 cm de profundidade na estação seca ( $SM_{30d}$   $m^3 m^{-3}$ ) e o teor de matéria orgânica do solo (SOM dag  $kg^{-1}$ ).  
\*\*\*\*p<0.001.....124

**Fig. 4. 3** Relação  $f(x)$  do conteúdo de carbono orgânico do solo (SOC) pela umidade na superfície do solo na estação chuvosa ( $SM_{0d}$ ) em pastagens abandonadas (a) e do SOC pela umidade do solo a 30 cm de profundidade na estação seca ( $SM_{30d}$ ) em veredas (b).  $f'(x)$  representa a taxa de variação de SOC em função da umidade, coeficiente angular da reta tangente à curva (linhas tracejadas) em um ponto qualquer, obtida pela derivada da equação  $f(x)$ . \*\*p<0.05; \*\*\*p<0.01.....125

**Fig. 4. 4** Porcentagem de macroporos (a), microporos (b), porosidade total (c) e densidade do solo (d) entre diferentes componentes da vegetação. Foram considerados os seguintes componentes: estrato herbáceo de cerrado s.s. (HSc), HS de pastagem (HSp), HS de vereda (HSv), lenhosas nativas de cerrado s.s. (Nc), lenhosas nativas de vereda (Nv), a espécie exótica *Pinus caribaea* em cerrado s.s. (Pc), *P. caribaea* em pastagem (Pp), *P. caribaea* em vereda (Pv) e a espécie oportunista *Trembleya parviflora* em vereda (Tv). Médias representadas por mesma letra não diferem pelo teste de Nemenyi ( $p<0.05$ ). Círculos representam valores extremos.....126

## RESUMO

As formações savânicas do bioma Cerrado, como as fitofisionomias cerrado *sensu stricto* (*s.s.*) e veredas, caracterizam-se pela formação de mosaicos vegetacionais compostos por uma matriz herbácea e espécies lenhosas dispersas sem a formação de um dossel fechado contínuo. Estes ambientes, de modo geral, são heterogêneos, diversos e com elevado endemismo. Com o avanço da monocultura e da pecuária em larga escala, parte considerável dos remanescentes destas fitofisionomias é constituída por pequenos fragmentos em uma matriz de monocultura. Nesse sentido, seus padrões e processos ecológicos precisam ser compreendidos também neste contexto de paisagens complexas formadas por unidades com diferentes níveis de antropização. Assim, o objetivo deste trabalho foi investigar como padrões ecossistêmicos estão relacionados com os diferentes níveis de complexidade ambiental, com os componentes da vegetação e com os gradientes ambientais em ecossistemas savânicos e pastagens abandonadas, além de analisar como a presença da espécie exótica *Pinus caribaea* Morelet, introduzida em todos estes ecossistemas, pode influenciar estes padrões. Para isso, foram analisadas características de umidade do solo, aspectos biofísicos, características do solo, composição de artrópodes de serapilheira e conteúdo de carbono do solo em nove sítios: três fragmentos de cerrado *s.s.*, três pastagens abandonadas e três veredas. Os pontos amostrais foram distribuídos casualmente, considerando os componentes da vegetação: estrato herbáceo (HS), espécies lenhosas nativas, *P. caribaea* e, em veredas, a espécie oportunista *Trembleya parviflora* (Don) Cogn. As características químicas do solo foram os atributos de maior relevância na heterogeneidade de cerrado *s.s.* e pastagem, enquanto as veredas apresentaram a influência, tanto destes gradientes, quanto de umidade do solo. Microambientes distintos foram observados entre os componentes da vegetação em todos os ecossistemas tanto entre HS e espécies lenhosas nativas quanto entre estes componentes e *P. caribaea*. A composição taxonômica e funcional dos artrópodes de serapilheira diferiu entre os ecossistemas. Ambientes antropizados apresentaram elevada riqueza, mas também elevada redundância funcional. Cerrado *s.s.* e veredas foram complementares no espaço e no tempo, considerando as diferenças na composição das comunidades e também o efeito da sazonalidade. Tanto os componentes da vegetação quanto os gradientes ambientais exerceram influência na composição de artrópodes, mas a magnitude e a direção dos efeitos variaram entre os ecossistemas e as estações. A influência de *P. caribaea* foi altamente idiossincrásica, ressaltando a complexidade dos processos de invasão biológica. As veredas apresentaram um elevado potencial de imobilização de carbono no solo, no entanto, com menores

concentrações sob a copa de *P. caribaea*. A umidade do solo foi um importante *driver* de imobilização de carbono em veredas e pastagens, mas com efeitos distintos. De modo geral, a heterogeneidade ambiental foi uma importante característica dos ecossistemas savânicos e determinantes de padrões ecossistêmicos. Cerrado s.s. e vereda foram complementares em suas funções ecológicas, como fontes de diversidade e funcionalidade da paisagem, ressaltando a necessidade de restauração dos ecossistemas impactados e o controle da invasão biológica.

**Palavras-chave:** Savanas, gradientes ambientais, disponibilidade hídrica, artrópodes de serapilheira, imobilização de carbono

## ABSTRACT

The savanna formations of the *Cerrado* biome – such as the cerrado *sensu stricto* (*s.s.*) phytophysiognomies and *veredas* – are characterized by vegetation mosaics composed of a herbaceous matrix as well as woody species dispersed without forming any continuous closed canopy. Those are mostly diverse and heterogeneous environments, which are highly endemistic. As monocultures and large-scale livestock farming advance, a large part of the remains of such phytophysiognomies are now made up of small fragments amid a monoculture matrix. Therefore, their patterns and ecological processes must be understood as part of a context which includes complex landscapes that include, in their turn, unities with varying levels of anthropization. Thus, this work aims to investigate how ecosystemic patterns are related to different levels of environmental complexity, to vegetation components and to savanna ecosystem environmental gradients as well as abandoned pastures. It also aims to analyze just how the presence of the exotic species *Pinus caribaea* Morelet (which has been introduced in all those ecosystems) may influence such patterns. In order to do so, we analyzed features (such as soil humidity, biophysical aspects, soil characteristics, plant litter arthropods composition and soil carbon content) in nine sites: three *cerrado* *s.s.* fragments, three abandoned pastures and three *veredas*. The sampling points were distributed at random, taking into consideration the components of vegetation: herbaceous stratum (HS), native woody species, *P. caribaea* and, in *veredas*, the Pioneer species *Trembleya parviflora* (Don) Cogn. The soil chemical attributes were the most relevant aspects in the heterogeneity of the *cerrado* *s.s.* and pasture, whereas the *veredas* were shown to have been influenced both by those gradients and by soil humidity. Distinct microenvironments were observed amongst the vegetation components in all ecosystems, in HS as well as in native woody species and amongst those components and *P. caribaea*. The functional and taxonomic composition of plant litter arthropods differed between the ecosystems. Anthropized environments displayed high richness, but also high functional redundancy. *Cerrado* *s.s.* and *veredas* were complementary in time and in space, considering the differences in the composition of the communities as well as the effect of seasonality. Both the vegetation components and the environmental gradients had an influence in the composition of arthropods, however the magnitude and direction of such effects varied between ecosystems and seasons. The influence of *P. caribaea* was highly idiosyncratic, highlighting the complexity of such processes and biological invasions. *Veredas* presented a high potential for soil carbon immobilization – with lower concentrations under the canopy of *P. caribaea*. Soil humidity

was an important driver for carbon immobilization in *veredas* and pastures, but with distinct effects. In general, environmental heterogeneity was an important future of savanna ecosystems drivers of ecosystemic patterns. *Cerrado s.s* and *vereda* were complementary in their ecological functions, as sources of diversity and functionality to the landscape. This highlights the need to restore homogenized ecosystems and to control biological invasion.

**Keywords:** Savannas, environmental gradients, water availability, litter arthropods, carbon immobilization

## INTRODUÇÃO GERAL

As savanas são ambientes que apresentam alta diversidade e grande produtividade, além de uma estrutura da vegetação composta por um estrato herbáceo (HS) e esparsos indivíduos lenhosos. São adaptadas a distúrbios como herbivoria, longos períodos de seca e ocorrência de fogo. O bioma Cerrado, na América do Sul, destaca-se das demais savanas pelas condições de maior pluviosidade e pela coocorrência de ecossistemas sensíveis ao fogo em um equilíbrio dinâmico, complexo e pouco compreendido entre formações savânicas, campestres e florestais (Lehmann 2011; Bond 2010; Borghetti et al. 2019). Assim, as formações savânicas no Brasil, caracterizam-se pela heterogeneidade ambiental que resulta em um padrão espacial de mosaico de ecossistemas. Este bioma tropical encontra-se sob risco de extinção devido a rápida conversão de suas áreas em monoculturas e pastagens e a baixa produção de conhecimento a respeito de sua diversidade, padrões e processos ecossistêmicos (Aguiar et al. 2004).

Genericamente, a vegetação do Bioma Cerrado é correlacionada com as características da camada superficial do solo como saturação por bases, alumínio, pH, e com os níveis de umidade, no entanto, a importância de cada fator é muito variável em cada ecossistema (Ruggiero and Pivello 2005; Haridasan 2000). Os solos do bioma Cerrado são distróficos, mas de acordo com a gama de condições ambientais e pedológicas, tanto a vegetação quanto os tipos de solo são diversos nesse extenso bioma (Haridasan 2000; Reatto et al. 2008).

A fragmentação de áreas naturais no Cerrado reforça a necessidade de estudos sobre diversidade no bioma e sua efetiva conservação. Até 2010, o domínio do bioma Cerrado apresentava aproximadamente 50% de cobertura nativa remanescente conservada (Brasil 2011). Em um cenário atual de fragmentação, diferentes fragmentos podem apresentar características distintas quanto à sua origem, estádio sucessional e nível de degradação, que por sua vez, refletem na heterogeneidade de elementos da paisagem. Deste modo, a diversidade local de cada fragmento também pode variar (Jaña-Prado et al. 2006). Considerando a diversidade de espécies lenhosas, é possível que ambientes diversos apresentem nichos mais finamente divididos, permitindo, assim, maior coocorrência de espécies (Whittaker and Willis 2003).

Levando em consideração a complexidade envolvida em estudos de diversidade, não apenas aspectos intrínsecos aos fragmentos remanescentes de vegetação nativa são relevantes. Importantes elementos da paisagem que relacionam as características dos fragmentos e as

relações entre as unidades da paisagem parecem funcionar como agentes determinantes da biodiversidade (Cagnolo et al. 2006).

Por outro lado, em uma perspectiva local, variações na disponibilidade de recursos para as plantas, podem resultar em diferentes padrões de produtividade, podendo ou não refletir na diversidade da comunidade vegetal. E, variações na produtividade e na diversidade de plantas, por sua vez, podem apresentar uma complexa relação com organismos do solo de diferentes níveis tróficos, como fungos, artrópodes e roedores; de modo que, estudos que considerem aspectos do solo e variáveis estruturais são necessários para compreensão de padrões e processos ecológicos relacionados à diversidade e funcionamento de ecossistemas (Yang et al. 2017; Siemann 1998).

A macrofauna presente no solo exerce importantes papéis nos diversos ecossistemas, seja na ciclagem de nutrientes, atuando como detritívoros, seja em outros níveis tróficos, como herbívoros e predadores. Além disso, esses animais podem atuar como importantes engenheiros de ecossistemas, transformando o ambiente em seus aspectos químicos, físicos e estruturais (Wall and Bardgett 2012). Colocando em risco as características naturais do ambiente e os serviços ecossistêmicos, impactos ambientais podem modificar as características da comunidade local de artrópodes. Essas alterações, por exemplo, podem estar relacionadas às características de uso do solo (Meyer et al. 2019) e à presença de espécies invasoras (Motard et al. 2015; Vilardo et al. 2018; Andersen et al. 2019).

No entanto, as respostas da comunidade de invertebrados à vegetação aparentemente são mais complexas que a hipóteses clássicas de relação direta entre riqueza da comunidade vegetal e diversidade de artrópodes. Inconsistências frequentes na relação entre diversidade taxonômica de plantas e de artrópodes sugerem que, em ecossistemas naturais, sobretudo com alta diversidade, características multitróficas e traços funcionais devem ser considerados (Ebeling et al. 2018).

Ao analisar as várias fitofisionomias do bioma Cerrado, é possível verificar uma baixa similaridade na composição florística de espécies lenhosas entre áreas distintas, ou seja, uma elevada diversidade  $\beta$  quando se considera a escala de paisagem. Essas diferenças podem ser atribuídas a fatores bióticos e abióticos (Felfili et al. 2005). No entanto, perdas na diversidade podem resultar, por exemplo, em menor resistência à invasão biológica que, por sua vez, podem causar homogeneização biótica, ou seja, aumento da similaridade das comunidades de fragmentos distintos (Jaksic and Marone 2007). Além disso, a invasão biológica é associada a alterações na ciclagem de nutrientes, estrutura das teias tróficas (Mack et al. 2000; Motard et al. 2015), criação de novos habitats alterando o ambiente original e

interações com outras espécies invasoras em um cenário de múltipla invasão (Kuebbing et al. 2013; Simberloff 2011).

De modo especial, dentre as fitofisionomias do bioma Cerrado associadas a áreas mal drenadas com afloramento do lençol freático, as veredas apresentam composição florística adaptada às condições de umidade do solo. Esses ambientes possuem como característica uma distribuição heterogênea da vegetação composta principalmente por um estrato herbáceo e adensamentos de espécies lenhosas associadas à palmeira *Mauritia flexuosa* L.f. (buriti) (Ribeiro and Walter 2008; Ramos et al. 2014). Essa heterogeneidade da comunidade vegetal pode ser prejudicada por processos de invasão biológica por espécies exóticas ou pela monodominância de espécies oportunistas como *Trembleya parviflora* (D.Don) Cogn., e também, acredita-se que esses processos sejam facilitados pelo rebaixamento do lençol freático (Morais et al. 2016; Soares 2016; Soares et al. 2015; Soares et al. 2019; Meirelles et al. 2004).

Não somente em veredas, características de umidade podem ser determinantes nos impactos ambientais como a invasão biológica e alterações no fluxo de carbono. O efeito das espécies invasoras, por exemplo, pode ser dependente dos traços gerais da vegetação nativa e da disponibilidade hídrica, sendo potencializados em ambientes com traços muito distintos da espécie invasora e sob condições de escassez de água (Martin et al. 2017). Além disso, a depender das condições climáticas e de umidade, ecossistemas podem se tornar fontes ou sumidouros de carbono e, no cenário atual de elevação das médias de temperatura e dos níveis de CO<sub>2</sub> na atmosfera, as áreas úmidas, como as veredas, podem atuar como mitigadoras importantes destes impactos (Quan et al. 2019). No entanto, a funcionalidade dos ecossistemas e as respostas aos diferentes determinantes ambientais não podem ser previstas por modelos globais, mas dependem do histórico regional e características de cada ecossistema (Schimel et al. 2001).

De modo particular, nos ecossistemas savânicos, pouco compreendidos, com estrutura da vegetação complexa e heterogênea, como padrões ambientais e ecológicos podem ser influenciados pelos componentes nativos e exóticos da vegetação? Em uma paisagem multifuncional, composta por ecossistemas savânicos e áreas antropizadas, quais são os principais determinantes dos gradientes ambientais e como diferem entre os componentes desta paisagem? Nesse sentido, o objetivo deste trabalho foi investigar como padrões ecossistêmicos estão relacionados com os diferentes níveis de complexidade ambiental, com os componentes da vegetação e com os gradientes ambientais em ecossistemas savânicos e

pastagens abandonadas, além disso, analisar como a presença da espécie exótica *Pinus caribaea* Morelet, introduzida em todos estes ecossistemas, pode influenciar estes padrões.

## PROPOSTA DA TESE

Este trabalho apresenta informações sobre padrões ecossistêmicos de cerrado *sensu stricto*, pastagens abandonadas e veredas em relação aos componentes da vegetação e gradientes ambientais e como estes padrões podem ser influenciados pela presença da espécie exótica *Pinus caribaea* Morelet. Visando melhor apresentação do texto, a tese foi dividida em quatro capítulos:

1. **Mosaicos multidimensionais: heterogeneidade ambiental em ecossistemas savânicos invadidos por *Pinus caribaea* Morelet**, cujo objetivo foi investigar os padrões de heterogeneidade de ambientes savânicos (cerrado *sensu stricto* e vereda) e áreas degradadas compostas por pastagens abandonadas, além de analisar como a espécie invasora *Pinus caribaea*, comum a esses ambientes, se relaciona com as características ambientais, comparando-a aos diferentes componentes da vegetação de cada um destes ecossistemas;
2. **Distribuição de artrópodes de serapilheira em uma paisagem heterogênea compondo mosaicos espaciais e temporais**, com objetivo de analisar a composição taxonômica e funcional de artrópodes de serapilheira em ecossistemas com diferentes níveis de antropização e complexidade estrutural da vegetação e, através disso, buscar compreender como estes diferentes componentes da paisagem impactam a distribuição espacial e sazonal destes organismos;
3. **Sazonalidade e heterogeneidade ambiental como determinantes de padrões de distribuição de artrópodes de serapilheira**, que teve como objetivo investigar como os componentes nativos e exóticos da vegetação podem influenciar a distribuição de artrópodes de serapilheira em ecossistemas savânicos (cerrado *sensu stricto* e vereda) e pastagens abandonadas, bem como, compreender como gradientes ambientais presentes nesses ecossistemas podem afetar a composição taxonômica e funcional dessas comunidades;
4. **Potencial de imobilização de carbono em solos de ecossistemas savânicos e pastagens abandonadas**, com objetivo analisar os padrões de distribuição do carbono orgânico do solo entre os ecossistemas de cerrado s.s., pastagem e vereda e identificar os fatores ecológicos de maior relevância para explicar suas variações, sobretudo os componentes da vegetação presentes nestes ecossistemas, incluindo a espécie exótica *Pinus caribaea*, e a umidade solo.

## REFERÊNCIAS

- Aguiar LMS, Machado, RB, Marinho-Filho J (2004) A diversidade biológica do Cerrado. In: Aguiar LM., Camargo AJA (eds.). Cerrado: Ecologia e caracterização. Embrapa, Brasília, pp: 17-38.
- Andersen EM, Cambrelen MN, Steidl RJ (2019) Responses of grassland arthropods to an invasion by nonnative grasses. *Biol Invasions*, 21.2:405-416.  
<https://doi.org/10.1007/s10530-018-1831-z>
- Bond WJ (2010) Do nutrient-poor soils inhibit development of forests? A nutrient stock analysis. *Plant and Soil* 334.1-2: 47-60. <https://doi.org/10.1007%2Fs11104-010-0440-0>
- Borghetti F, Barbosa E, Ribeiro L, Ribeiro JF, Walter BMT (2019) South American Savannas. In: Peter Scogings PF, Sankaran M (eds) Savanna Woody Plants and Large Herbivores, John Wiley & Sons, Pondicherry, pp.77-122.  
<https://doi.org/10.1002/9781119081111.ch21>
- Brasil (2011) In: Monitoramento do desmatamento nos Biomas brasileiros por satélite. Ministério do Meio Ambiente, Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis - IBAMA.  
<http://www.mma.gov.br/publicacoes/biomas/category/62-cerrado?download=1138:monitoramento-do-desmatamento-dos-biomas-brasileiros-por-sat%C3%A9lite-cerrado-cerrado-2010-2011>. Accessed 7 April 2018.
- Cagnolo L, Cabido M, Valladares G (2006) Plant species richness in the Chaco Serrano Woodland from central Argentina: Ecological traits and habitat fragmentation effects. *Biol Conserv*, 132:510-519. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.05.012>
- Ebeling A, Hines J, Hertzog LR, Lange M, Meyer ST, Simons NK et al. (2018). Plant diversity effects on arthropods and arthropod-dependent ecosystem functions in a biodiversity experiment. *Basic App Ecol*, 26:50-63.  
<https://doi.org/10.1016/j.baae.2017.09.014>
- Felfili JMF, Carvalho FA, Haidar RF. Manual para o monitoramento de parcelas permanentes nos biomas Cerrado e Pantanal. Universidade de Brasília, Departamento de Engenharia Florestal, Brasília, 2005.
- Haridasan M (2000) Nutrição mineral de plantas nativas do cerrado. *Rev Bras Fisiol Veg* 12(1):54-64.
- Jaksic FM, Marone L (2007) Invasiones. In: Jaksic, F.M.; Marone, L. (eds) Ecología de Comunidades, Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, pp. 2015-229.

- Jaña-Prado R, Celis-Diez JL, Gutiérrez AG, Cornelius C, Armesto JJ (2006) Diversidad en bosques fragmentados de Chiloé: ¿Son todos los fragmentos iguales. Biodiversidad en ambientes fragmentados de Chile: Patrones y procesos a diferentes escalas, Editorial Universitaria, Santiago, pp. 159-190.
- Kuebbing SE, Nuñez MA, Simberloff D (2013) Current mismatch between research and conservation efforts: the need to study co-occurring invasive plant species. Biol Conserv 160:121-129. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.01.009>
- Lehmann CE, Archibald SA, Hoffmann WA, Bond WJ (2011) Deciphering the distribution of the savanna biome. New Phytol, 191(1), 197-209. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03689.x>
- Mack RN, Simberloff D, Mark Lonsdale W, Evans H, Clout M, Bazzaz FA (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. Ecol App, 10.3:689-710. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[0689:BICEGC\]2.0](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0689:BICEGC]2.0)
- Martin PA, Newton AC, Bullock JM (2017) Impacts of invasive plants on carbon pools depend on both species' traits and local climate. Ecol, 98.4:1026-1035. <https://doi.org/10.1002/ecy.1711>
- Meirelles ML, Guimaraes AJM, Oliveira RC, Araújo GM, Ribeiro JF (2004) Impactos sobre o estrato herbáceo de Áreas Úmidas do Cerrado. In: Aguiar LMS, Camargo AJA (eds) Ecologia e Caracterização, Embrapa Informação Tecnológica, Brasília, pp 41-69.
- Meyer ST, Heuss L, Feldhaar H, Weisser WW, Gossner MM (2019). Land-use components, abundance of predatory arthropods, and vegetation height affect predation rates in grasslands. Agricu Ecosyst Environ, 270:84-92. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.10.015>
- Morais IL, Soares DM, Nascimento ART (2016) As áreas úmidas no contexto do Código Florestal e a invasão biológica em veredas. In: Santos FR (org.) Contextualizando o Cerrado Goiano: Entre questões socioeconômicas e socioespaciais e questões socioeducacionais e socioambientais, Editora CRV, Curitiba, pp 59-86.
- Motard E, Dusz S, Geslin B, Akpa-Vinceslas M, Hignard C, Babiar, O et al. (2015) How invasion by *Ailanthus altissima* transforms soil and litter communities in a temperate forest ecosystem. Biol Invasions 17(6):1817-1832. <http://dx.doi.org/10.1007/s10530-014-0838-3>
- Quan Q, Tian D, Luo Y, Zhang F, Crowther TW, Zhu K et al. (2019) Water scaling of ecosystem carbon cycle feedback to climate warming. Sci Adv, 5.8:eaav1131. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aav1131>

- Ramos MVV, Haridasan M, Araújo GM (2014) Caracterização dos Solos e da Estrutura Fitossociológica da Vegetação de Veredas da Chapada no Triângulo Mineiro. Fronteiras: J Soc Technol Environ Sci, 3.2:180-210. <https://doi.org/10.21664/2238-8869.2014v3i2.p180-210>
- Reatto A, Correia JR, Spera ST (2008) Solos do Bioma Cerrado: aspectos pedológicos. In: Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JP (eds.) Cerrado: ambiente e flora, Embrapa, Planaltina, pp. 107-134.
- Ribeiro JF, Walter BMT (2008) As principais fitofisionomias do Bioma Cerrado. In: Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF (eds.) Cerrado Ecologia e Flora. Embrapa Cerrados, Planaltina, pp. 151-212.
- Ruggiero PGC, Pivello VR (2005) As relações entre a vegetação e o meio físico no cerrado Pé-de-Gigante. In: Pivello VR, Varanda EM (orgs.). O Cerrado Pé-de-Gigante: Parque Estadual de Vassununga, Ecologia & Conservação, Governo do Estado de São Paulo, Secretaria do Meio Ambiente, São Paulo, pp. 174-188.
- Schimel DS, House JI, Hibbard KA, Bousquet P, Ciais P, Peylin P, et al. (2001) Recent patterns and mechanisms of carbon exchange by terrestrial ecosystems. Nature, 414.6860:169-172. <https://doi.org/10.1038/35102500>
- Simberloff D (2011) How common are invasion-induced ecosystem impacts? Biol Inv, 13.5:1255-1268. <http://dx.doi.org/10.1007/s10530-011-9956-3>
- Soares DM (2016) Regeneração natural, relações ambientais e invasão biológica em duas veredas do Triângulo Mineiro. 93f. Dissertação, Universidade Federal de Uberlândia.
- Soares DM, Nascimento, ART, Silva LC, Pinho-Junior, GV (2015) Natural regeneration and biological invasion by *Pinus caribaea* Morelet in two vereda sites: woody vegetation response. Am J Plant Sci 6.17:2708-2717. <http://dx.doi.org/10.4236/ajps.2015.617272>
- Soares DM; Nascimento ART; Silva LC, Oliveira CHE (2019) Regeneração natural lenhosa e cobertura do solo em duas veredas no Triângulo Mineiro, MG. In: Francisco ALO (org.) Botanica Aplicada 2, Atena Editora, Ponta Grossa, pp 248-263. <https://doi.org/10.22533/at.ed.55119220121>
- Vilardo G, Tognetti PM, González-Arzac A, Yahdjian L (2018) Soil arthropod composition differs between old-fields dominated by exotic plant species and remnant native grasslands. Acta Oecol, 91:57-64. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2018.06.003>
- Wall DH, Bardgett RD (eds) Soil ecology and ecosystem services. Oxford University Press, Oxford, 2012.

- Whittaker RJ, Willis KJ, Field R (2003) Climatic-energetic explanations of diversity: a macroscopic perspective. In: Blackburn TM, Gaston KJ (eds) Macroecology: concepts and consequences, Birmingham: The 43rd Annual Symposium of the British Ecological Society held at the University of Birmingham, pp. 107-129.
- Yang Z, Liu X, Zhou M, Ai D, Wang G, Wang Y et al. (2015) The effect of environmental heterogeneity on species richness depends on community position along the environmental gradient. *Sci Rep*, 5:15723. <https://doi.org/10.1038/srep15723>

## CAPÍTULO 1

**MOSAICOS MULTIDIMENSIONAIS: HETEROGENEIDADE AMBIENTAL EM  
ECOSSISTEMAS SAVÂNICOS INVADIDOS POR *Pinus caribaea* Morelet**

**Uberlândia, MG  
Fevereiro - 2020**

## RESUMO

O objetivo do presente estudo foi investigar os padrões de heterogeneidade de ambientes savânicos (cerrado *sensu stricto* e vereda) e áreas degradadas compostas por pastagens abandonadas, além de analisar como a espécie invasora *Pinus caribaea*, comum a esses ambientes, se relaciona com as características ambientais, comparando-a aos diferentes componentes da vegetação de cada um destes ecossistemas. A pesquisa foi realizada em nove fragmentos pertencentes a uma fazenda produtora de eucalipto (três fragmentos de cerrado s.s., três pastagens abandonadas e três veredas), localizados em três municípios do Triângulo Mineiro, Brasil. Sob influência de diferentes componentes da vegetação de cada ambiente, considerando espécies nativas e a invasora *P. caribaea*, foram analisadas variáveis ambientais e biofísicas. Importantes gradientes relacionados ao conteúdo de água e às características físicas e químicas do solo foram relevantes para caracterização dos ecossistemas de cerrado s.s., pastagem e vereda. As veredas, com maiores médias de umidade do solo, mantiveram esses níveis constantes mesmo durante a estação seca. Os gradientes espaciais de umidade e os componentes da vegetação parecem funcionar como determinantes mais relevantes de heterogeneidade nas veredas, enquanto as características químicas do solo foram agentes importantes nos três ecossistemas. Diferenças significativas foram observadas nas características do solo, tanto entre o estrato herbáceo (HS) e as espécies lenhosas nativas, quanto entre estes componentes e a espécie exótica *P. caribaea*. As propriedades dos microambientes formados sob a copa do pinheiro foram diferentes em cada ecossistema, com características contrastantes principalmente entre cerrado s.s. e pastagem. Além disso, diferenças importantes nos microambientes formados por essa espécie e a oportunista *Trembleya parviflora* também foram identificadas. Os resultados deste estudo indicam que a paisagem na qual os fragmentos analisados estão inseridos é uma paisagem multifuncional, com fragmentos de cerrado e vereda cumprindo importantes papéis hidrológicos que podem ser alterados por impactos ambientais como a substituição da vegetação nativa ou rebaixamento de lençol nas veredas. Os traços gerais da vegetação são importantes preditores de heterogeneidade ambiental e apresentam caminhos para compreensão de causas, efeitos e medidas de controle de processos de invasão biológica.

**Palavras-chave:** Ecologia de ecossistemas; serviços ambientais; hidrologia; cerrado; espécies exóticas.

## ABSTRACT

This study investigated patterns of heterogeneity in savannic ecosystems (*cerrado sensu stricto* and *vereda*) as well as in degraded areas (consisting of abandoned pastures). It also analyzed how the invasive species *Pinus caribaea* (present in all those environments) relates with the environmental features, comparing this species to different vegetation components in each one of those ecosystems. The research was conducted in nine sites in a *Eucalyptus* sp. farm (three *cerrado* s.s., three pastures and three *veredas*). Those are located in area that comprises parts of three counties of the Triângulo Mineiro region (Southeastern Brazil). Environment and biophysical variables were analyzed under the influence of different vegetation components in each environment (and considering native species as well as the invasive species *P. caribaea*). Important gradients related to water content and to the physical and chemical properties of the soil were relevant to characterize the *cerrado* s.s., pasture and *vereda* ecosystems. The veredas (which have the highest soil humidity averages) kept those levels constantly – even during the dry season. Humidity spatial gradients and the vegetation components seem to work as more relevant heterogeneity drivers in the veredas, whereas the soil chemical features were important agents in all three ecosystems. Significant differences were observed in soil features, both between the herbaceous strata (HS) and the native woody species and between those components and the exotic species *P. caribaea*. The properties of the microenvironments formed under the pine tree canopy differed in each ecosystem – with contrasting features specially between *cerrado* s.s. and pasture. Furthermore, important differences in microenvironments formed by this species and the pioneer species *Trembleya parviflora* were also identified. This work's results indicate that the landscape in which the analyzed fragments are located is a multifunctional landscape, with cerrado fragments and vereda playing important hydrological roles – which may be altered by environmental impacts such as the replacement of native vegetation or the lowering of the water table. The general features of the vegetation are important predictors of environmental heterogeneity and they present ways to understand the causes and effects as well as the control of biological invasion processes.

**Keywords:** Ecology of ecosystems; environmental services; hydrology; cerrado; exotic species.

## 1.1 INTRODUÇÃO

O bioma Cerrado é formado por um complexo conjunto de ecossistemas que variam quanto aos traços da vegetação, podendo ser classificados como florestal, campestre ou savântico. Esse último caracteriza-se pela coocorrência de uma matriz herbácea e espécies lenhosas dispersas sem a formação de dossel fechado, como ocorre nas fitofisionomias cerrado *sensu stricto* (s.s.) e vereda (Ribeiro e Walter, 2008). São, em geral, ambientes com alto endemismo, diversidade (Bijos et al. 2017; Simon and Proença, 2000; Ratter et al. 1997) e provedores de importantes serviços ambientais como regulação do ciclo hidrológico (Brandão et al. 1991; Dionizio and Costa, 2019; Oliveira et al. 2005), imobilização de carbono (Morais et al. 2019; Sousa et al. 2015; Wantzen et al. 2012), fornecimento de habitat e recursos para a fauna (Brandão et al. 1991).

O cenário atual do domínio do bioma Cerrado é de intensa conversão em áreas antropizadas, principalmente devido ao processo de expansão do agronegócio (Ferreira et al. 2012; Lahsen et al. 2016; Ratter et al. 1997; Sano et al. 2019). Nesse sentido, o Triângulo Mineiro pertence a uma ecorregião do bioma que é caracterizada por uma longa história agrícola e pela alta proporção de áreas utilizadas no cultivo de plantas anuais e, principalmente, pastagens cultivadas (Sano et al. 2019).

A conversão de áreas de Cerrado em pastagens reflete no processo de regeneração natural, reduzindo seu sucesso de estabelecimento (Hoffmann and Haridasan, 2008). Uma vez invadidas por gramíneas exóticas, mesmo com o abandono dessas áreas, a regeneração fica comprometida e ambientes de Cerrado alterados resultantes de pastagens abandonadas não retornam às condições de diversidade sem a adoção de medidas de controle efetivas (Cava et al. 2017). Mais que redução na composição de espécies, pastagens caracterizam-se por uma maior simplificação dos traços da vegetação, se comparadas à vegetações nativa de savanas, além de causar impactos ecossistêmicos, sobretudo nos processos hidrológicos (Schymanski et al. 2008).

Além das características climáticas relacionadas à precipitação, o fluxo de água nos ecossistemas está intimamente relacionado com os atributos físicos do solo e suas características de uso e ocupação (Novák and Kňava 2012; Sgawul et al. 2019; Swaffer et al. 2019). Áreas com uma importante cobertura de espécies lenhosas, sobretudo destinadas à silvicultura, apresentam um intenso bombeamento de água do lençol freático e interceptação de água da chuva que, se não forem compensados pela combinação de ambientes que

favorecem a infiltração, poderá comprometer a sustentabilidade destes reservatórios naturais (Novák and Kňava 2012; Swaffer et al. 2019).

A heterogeneidade da vegetação pode ser um importante indicador da funcionalidade de ecossistemas, podendo ser mais informativa até mesmo que a diversidade de espécies (Gough et al. 2019). A presença de espécies lenhosas em uma matriz herbácea pode promover sítios de regeneração com diferentes níveis de sombreamento, permitindo a regeneração de espécies tolerantes à sombra (Jakobsson et al. 2019). Além das características físicas do ambiente, propriedades químicas do solo e processos ecológicos também podem ser alterados sob a copa das árvores, sendo consideradas como engenheiras ecossistêmicas em uma escala local (Aponte et al. 2012; Li et al. 2017; Serrano et al. 2018). Nesse sentido, a presença de espécies lenhosas em uma matriz herbácea pode ser um importante agente de heterogeneidade ambiental.

Espécies invasoras, contudo, podem apresentar traços distintos das espécies nativas e alterar as características dos ecossistemas aos quais foram inseridas (Motard et al. 2015; Waterloo et al. 2016; Witkowski, 1991), sobretudo se associadas à outras espécies invasoras, tornando o processo e seus efeitos ainda mais complexos (Mack et al. 2000; Vilà et al. 2011).

Em muitos estudos, os impactos de espécies invasoras em seus novos ambientes não são identificados, de modo que os efeitos da invasão sejam, possivelmente, subestimados devido a uma série de dificuldades como escala espacial e temporal. Além disso, a maioria dos estudos envolve comparações entre pares de espécies, sendo uma nativa e uma exótica, e, na maioria dos casos, em condições controladas de laboratório que nem sempre refletem as condições naturais (Guo 2015). Analisar os efeitos de uma espécie invasora comparando-a a uma espécie nativa pode não revelar, de fato, os possíveis impactos da invasão biológica na comunidade, seja por considerar, em muitos casos, uma espécie mais frequente que pode ser mais resistente e generalista que o padrão geral da comunidade, não haver uma proximidade filogenética ou funcional entre elas ou representar uma escolha arbitrária de uma espécie nativa que não represente as características médias da comunidade (Vilà and Weiner 2004).

A espécie exótica *Pinus caribaea* Morelet é uma espécie de importância econômica, introduzida no Brasil para fins silviculturais. Por ser amplamente generalista e apresentar alto potencial reprodutivo (Wang et al. 1999), tornou-se uma espécie invasora agressiva nos ecossistemas naturais de diversos países, sobretudo na América do Sul (CABI 2019; Simberloff et al. 2010; Morais et al. 2016). Mesmo com preferência por habitat compostos por solos bem drenados (CABI 2019), *P. caribaea* também pode ser encontrada ao longo de

todo o gradiente de umidade que ocorre desde a vegetação adjacente até o fundo das veredas (Soares et al. 2015).

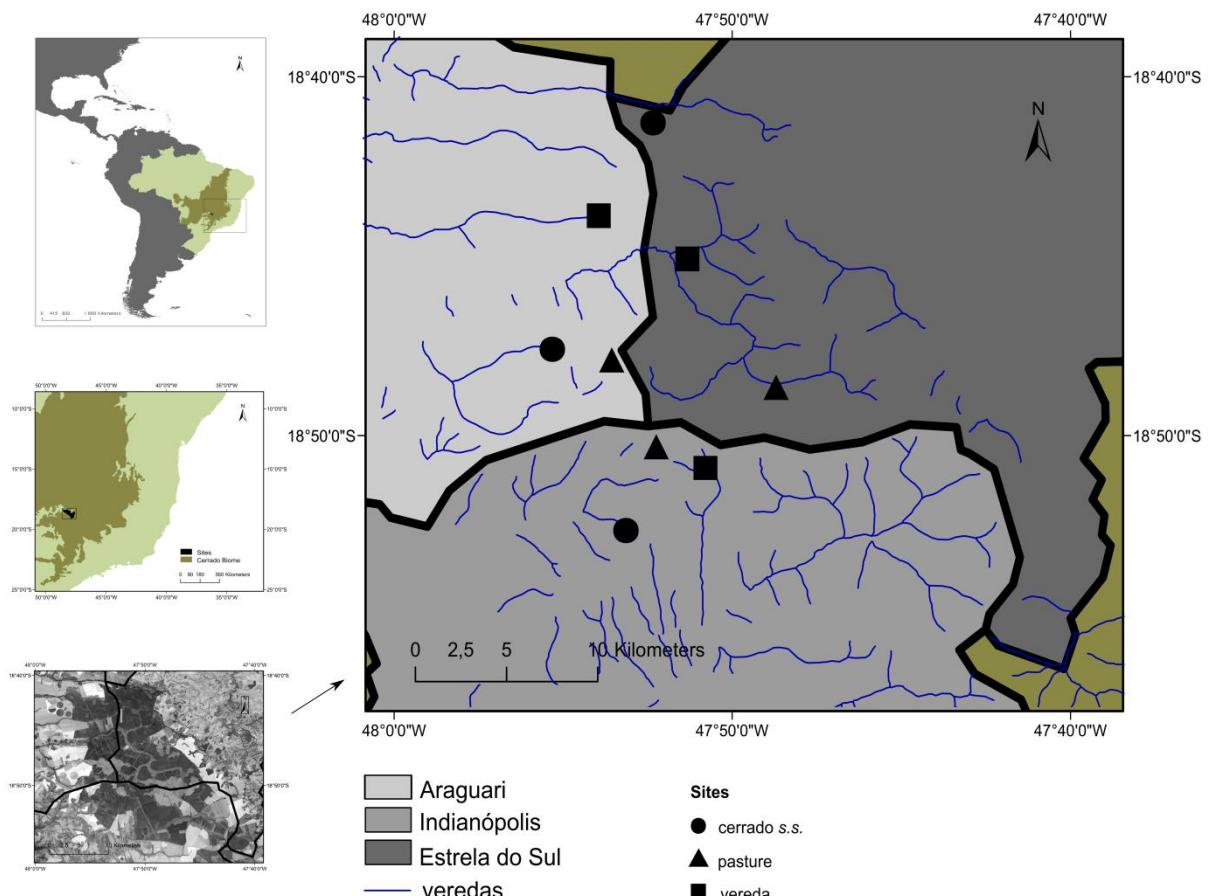
Por outro lado, *Trembleya parviflora* (D.Don) Cogn. é uma espécie endêmica do Brasil com ocorrência nos biomas Cerrado e Mata Atlântica (Flora do Brasil 2020, 2019; Baumgratz et al. 2007). Embora nativa, esta espécie é relatada em altas densidades, dominando especialmente as bordas das veredas, e associada a maiores níveis de perturbação, redução da diversidade e rebaixamento de lençol freático (Giotto 2015; Meirelles et al. 2004; Santos and Munhoz 2012; Soares et al. 2015; Soares et al. 2019).

Diante da complexidade de ecossistemas savânicos e dos impactos da antropização, sobretudo envolvendo processos de invasão biológica, algumas perguntas são fundamentais para traçar estratégias de conservação e restauração, além de controle efetivo de espécies exóticas, como: (1) Os traços da vegetação são importantes descritores de heterogeneidade ambiental em ecossistemas savânicos e ecossistemas antropizados, ambos compostos por estrato herbáceo (HS) e espécies lenhosas? (2) Possíveis microambientes associados à espécies lenhosas nativas e à invasora *P. caribaea* seriam semelhantes? Possíveis microambientes formados sob a copa de *P. caribaea* em diferentes ecossistemas apresentariam características semelhantes? Nesse sentido, o objetivo do presente estudo é investigar os padrões de heterogeneidade de ambientes savânicos (cerrado s.s. e vereda) e áreas degradadas compostas por pastagens abandonadas, além de analisar como a espécie invasora *P. caribaea*, comum a esses ambientes, se relaciona com as características ambientais comparando-a aos diferentes componentes da vegetação em cada um destes ecossistemas.

## 1.2 MATERIAL E MÉTODOS

### 1.2.1 Áreas de estudo

A pesquisa foi realizada em nove fragmentos pertencentes à fazenda Nova Monte Carmelo (Fig. 1.1), localizados nos municípios de Araguari, Estrela do Sul, Indianópolis e Nova Ponte, no Triângulo Mineiro e sede no município de Indianópolis. Com área de aproximadamente 58.000 hectares, dos quais 20% são de Reserva Legal, composta principalmente por remanescentes de cerrado *sensu stricto* e pastagens abandonadas, a propriedade é produtora de eucalipto, em substituição a um antigo cultivo da espécie *Pinus caribaea* nas mesmas áreas (Ferreira and Melo 2016). Os fragmentos de cobertura vegetal nativa da fazenda também são compostos por Áreas de Proteção Permanente (APP), com grandes extensões de áreas úmidas como veredas, campos úmidos e matas de galeria.



**Fig. 1. 1** Área de estudo localizada no Bioma Cerrado, Brasil, composta por nove sítios de amostragem distribuídos em três municípios: Araguari, Estrela do Sul e Indianópolis. Fonte: IBGE (2004), Instituto Prístino (2015) e imagem CBERS 4 - Banda 7 (2019), disponibilizada pelo INPE (2019). Datum WGS84. Danúbia M. Soares (org).

De acordo com o Plano de Manejo da Fazenda Nova Monte Carmelo, as áreas de pastagens abandonadas, destinadas à recuperação, estão em processo de condução da regeneração natural (Duratex 2012). No entanto, assim como nas pastagens, as áreas de Reserva Legal e as APPs apresentam a espécie exótica *P. caribaea* como componente introduzido acidentalmente. Além disso, tanto *P. caribaea*, quanto a espécie nativa oportunista *T. parviflora* são importantes componentes da regeneração de veredas da Fazenda Nova Monte Carmelo (Soares et al. 2019) indicando o alto potencial de manutenção destas populações no ambiente.

O clima da região é sazonal, caracterizado como Cwb e possui verões quentes e chuvosos e invernos secos e frios, com precipitação média anual em torno de 1.300 mm e temperatura média anual entre 20 e 22°C (Alvares et al. 2013). Os fragmentos utilizados na amostragem apresentam elevação média de 957 m, com unidades amostrais variando de 909 a 991 m, relevo suave com declividade média de 3,8%, variando entre 0 e 22% (Apêndice 1).

### **1.2.2 Coleta de dados**

O sistema de amostragem para coleta de todos os dados seguiu uma lógica hierárquica composta por ecossistemas, sítios, componentes da vegetação e pontos. Os ecossistemas considerados foram: cerrado s.s., pastagem e vereda (Fig. 1.1, Table 1.1, Apêndice 2). Para cada ecossistema foram analisados três sítios, que foram selecionados de forma que sítios de mesmo ecossistema não estivessem interligados por vegetação nativa e veredas pertencessem a diferentes microbacias. Em cada sítio, seis pontos de cada componente da vegetação foram selecionados de acordo com a Table 1.1.

**Table 1.** 1 Delineamento amostral composto por 162 pontos casualmente distribuídos em nove sítios (três fragmentos de cerrado *s.s.*, três pastagens abandonadas e três veredas) em uma fazenda produtora de eucalipto no Triângulo Mineiro.

Ecosystem	Site	Vegetation component	Points (n)
cerrado <i>s.s.</i>	C1	▪ Herbaceous stratum (HS)	▪ 6
		▪ Native	▪ 6
		▪ <i>Pinus caribaea</i>	▪ 6
	C2	▪ Herbaceous stratum (HS)	▪ 6
		▪ Native	▪ 6
		▪ <i>Pinus caribaea</i>	▪ 6
	C3	▪ Herbaceous stratum (HS)	▪ 6
		▪ Native	▪ 6
		▪ <i>Pinus caribaea</i>	▪ 6
pasture	G1	▪ Herbaceous stratum (HS)	▪ 6
		▪ <i>Pinus caribaea</i>	▪ 6
	G2	▪ Herbaceous stratum (HS)	▪ 6
		▪ <i>Pinus caribaea</i>	▪ 6
	G3	▪ Herbaceous stratum (HS)	▪ 6
		▪ <i>Pinus caribaea</i>	▪ 6
vereda	V1	▪ Herbaceous stratum (HS)	▪ 6
		▪ Native	▪ 6
		▪ <i>Pinus caribaea</i>	▪ 6
		▪ <i>Trembleya parviflora</i>	▪ 6
	V2	▪ Herbaceous stratum (HS)	▪ 6
		▪ Native	▪ 6
		▪ <i>Pinus caribaea</i>	▪ 6
		▪ <i>Trembleya parviflora</i>	▪ 6
	V3	▪ Herbaceous stratum (HS)	▪ 6
		▪ Native	▪ 6
		▪ <i>Pinus caribaea</i>	▪ 6
		▪ <i>Trembleya parviflora</i>	▪ 6

Nesse sentido, para cada parâmetro analisado, foram obtidos dados de 162 pontos casualmente distribuídos. Em cada ponto, foram coletadas amostras de solo; dados de declividade, altitude, umidade, temperatura e condutividade elétrica do solo. Em pontos com presença de espécies lenhosas também foram coletados dados biométricos como: área de copa; altura (H); cobertura de copa; circunferência à altura do peito (CAP) medida à 1,3 m do solo. Os pontos sob a copa de espécies lenhosas tiveram o tronco como referência e enquanto

aqueles alocado no HS foram marcados com estacas de ferro. Os diferentes dados medidos diretamente sobre o solo (umidade e amostras de solo) foram coletados alternando aleatoriamente entre as orientações norte, sul, leste e oeste.

Dados de umidade, condutividade elétrica (CE) e temperatura do solo foram coletados nas estações chuvosa (janeiro a abril de 2018) e seca (junho a setembro de 2018) com o auxílio de uma sonda de resistência elétrica (TDR) (Reichard and Timm, 2016) composta por um leitor ProCheck 2007-2014 Decagon Devices® e sensor GS3 Meter Group®. Nas duas estações, as medidas foram realizadas na superfície do solo, a 15 e a 30 cm de profundidade.

Foram também coletadas amostras simples de solo, aproximadamente 1.000 g, em cada ponto amostral. As amostras foram acondicionadas em sacos plásticos, identificadas, vedadas e enviadas para o Laboratório de Análises de Solo (LABAS) da Universidade Federal de Uberlândia (UFU), onde foram analisadas segundo o Manual de Métodos de Análise de Solo (Teixeira et al. 2018). A caracterização e análise de solos orgânicos foram realizadas de acordo com o Sistema Brasileiro de Classificação de Solos (Santos et al. 2006).

As variáveis do solo utilizadas foram: conteúdo de areia grossa (C. sand), areia fina (F. sand), silte e argila, pH em água, fósforo (P), potássio (K), cálcio (Ca), magnésio (Mg), alumínio (Al), acidez potencial (H+Al), matéria orgânica (SOM), carbono orgânico (SOC), soma de bases (SB), coeficiente de troca catiônica efetiva (t), coeficiente de troca catiônica a pH 7 (T), saturação por bases (V) e saturação por alumínio (m).

As medidas de altitude e a localização dos pontos foram realizadas utilizando um GPS Garmin Legend HCx. A declividade do terreno foi mensurada utilizando um clinômetro Suunto no sentido da pendente (Pinho-Júnior et al. 2015).

O diâmetro à altura do peito (DAP) foi obtido por meio da CAP. A área de copa foi obtida por meio de medidas de dois diâmetros da projeção de copa de acordo com Arantes et al. (2014). Os dados de cobertura de copa foram mensurados por meio de um densímetro esférico (Lemon, 1957). As leituras foram feitas a 1,3 m de altura e os dados foram aferidos pela soma de quadrantes (sentido Norte, Sul, Leste e Oeste) que refletiam a copa da árvore em mais de 50% em cada quadrado do instrumento.

### **1.2.3 Análise dos dados**

As análises estatísticas realizadas neste estudo foram efetuadas utilizando o programa R (R development Core Team, <http://www.R-project.org>, version 3.2.0, 2015). A normalidade dos dados foi verificada por meio do teste Shapiro-Wilk e a homocedasticidade das variâncias, por meio de análises gráficas dos resíduos e do teste de Bartlett, com probabilidade de confiança de 95%.

Comparações utilizando variáveis ambientais e biofísicas foram feitas em dois níveis: entre ecossistemas e entre componentes da vegetação em cada ecossistema. No primeiro, caso foi utilizada ANOVA simples para os dados paramétricos, considerando os pontos como unidades amostrais e os ecossistemas como fatores. Para igualar o número de amostras entre ecossistemas, foram sorteados 36 pontos de cerrado *s.s.* e 36 pontos de vereda. Para comparações entre componentes de vegetação de cada ecossistema, foi utilizada ANOVA Aninhada, considerando as áreas como blocos e os pontos agrupados pelos componentes da vegetação como subamostras. Para dados não paramétricos em que transformações dos dados não surtiram o efeito desejado, foi utilizado o teste de Friedman ( $\chi^2$ ). Comparações entre estações seca e chuvosa foram realizadas por meio de teste t e para dados não paramétricos foi usado o teste de Wilcoxon (Gotelli and Ellison 2011).

Em dados que utilizaram três camadas de profundidade do solo, as análises foram realizadas separadamente para cada camada seguindo a mesma lógica descrita anteriormente. Comparações entre camadas de solo em cada ecossistema foram realizadas por meio de ANOVA Aninhada, considerando as áreas como blocos e os pontos agrupados pelas camadas como subamostras. Esse mesmo padrão foi utilizado para análises da sazonalidade em que os fatores agrupadores considerados foram as estações.

Com o objetivo de identificar a existência de gradiente topográfico em veredas, foram utilizadas regressões lineares (função lm) cuja variável dependente foi a umidade do solo e as variáveis preditoras, altitude e declividade (Zar 1999).

Para identificar possíveis diferenças químicas e texturais do solo entre as camadas de 0, 15 e 30 cm de profundidade do solo foram utilizados dados log transformados de CE, descontando o efeito da umidade do solo. Para isso, foi utilizada análise de covariância (ANCOVA), de modo que, para cada ecossistema, os dados de condutividade elétrica foram comparados por camada e a umidade foi considerada como covariável. Análises semelhantes também foram feitas entre componentes da vegetação e, neste caso, para cada ecossistema, uma análise foi feita para cada camada de solo, separadamente, de modo que os fatores considerados foram os componentes da vegetação. Para resultados significativos foi aplicado

Teste Tukey *a posteriori* para médias ajustadas (função `glht` do pacote `multcomp`) (Gotelli and Ellison 2011).

Para ANCOVA com valor de  $p < 0.05$ , um modelo Random Forest de regressão utilizando o pacote “`randomForest`” (Breiman 2002) foi obtido com o objetivo de determinar as varáveis ambientais (exceto conteúdo de água no solo) que melhor explicaram as variações da condutividade elétrica (Cutler et al. 2007). A determinação das variáveis de maior contribuição para o ajuste geral do modelo baseou-se na diminuição média percentual na precisão (da sigla em inglês, `%IncMSE`) (Ouedraogo et al. 2019). Para gerar o modelo, foi utilizada como variável dependente a média da condutividade elétrica entre as camadas do perfil de solo de cada ponto.

Através do pacote “`vegan`” (Oksanen et al. 2019) foi empregada a Análise de Componentes Principais (da sigla PCA, em inglês) por meio de uma matriz de covariância (função `prcomp`) de dados padronizados (função “`standardize`”) por ecossistema e por componentes da vegetação em cada ecossistema, visando investigar padrões e gradientes ambientais. O modelo final considerou as variáveis ambientais que atenderam aos pressupostos de homogeneidade e homocedasticidade multivariada, com vetores significativos a partir de 999 permutações (função `envfit`) e fator de variância de inflação (função “`vif`”) menor que 8. A significância dos modelos foi testada por meio de PERMANOVA (McCune and Grace 2002; Anderson, 2001).

### 1.3 RESULTADOS

O complexo padrão de distribuição da umidade no solo observado nos ecossistemas cerrado *sensu stricto*, pastagem e vereda pode ser caracterizado por componentes sinérgicos da heterogeneidade ambiental: espacial e temporal. Nesse sentido, as estações seca e chuvosa, assim como a profundidade do solo e os componentes da vegetação foram importantes fatores de variação.

A umidade do solo nos pontos de amostragem variou de 0,010 a 0,870 m<sup>3</sup>/m<sup>3</sup>. Em média, cerrado *s.s.*, pastagem e vereda apresentaram níveis de umidade de 0.212±0.032 m<sup>3</sup>/m<sup>3</sup>, 0.275±0.044 m<sup>3</sup>/m<sup>3</sup> e 0.472±0.129 m<sup>3</sup>/m<sup>3</sup>, respectivamente. Ao considerar, separadamente, cada uma das três camadas de solo (0, 15 e 30 cm de profundidade) nas estações seca e chuvosa, em todas elas, os ecossistemas apresentaram diferenças significativas entre si ( $p<0.0001$ ). De modo geral, o conteúdo de água no solo ao longo do perfil foi aproximadamente o dobro nos pontos de amostragem nas veredas em relação ao observado em ambientes de cerrado *s.s.* (Table 1.2). De acordo com o teste de Tukey *a posteriori*, o gradiente de umidade seguiu o padrão decrescente: vereda > pastagem > cerrado *s.s.*, exceto na camada superficial do solo (0 cm) em que os níveis de umidade entre os fragmentos de cerrado e as pastagens não diferiram significativamente entre si, tanto na estação seca, quanto na estação chuvosa.

**Table 1. 2** Comparação da umidade do solo (m<sup>3</sup>/m<sup>3</sup>) (média±desvio padrão) entre as estações seca e chuvosa à 0, 15 e 30 cm de profundidade do solo em três ambientes: cerrado *sensu stricto* (*s.s.*), pastagem e vereda.

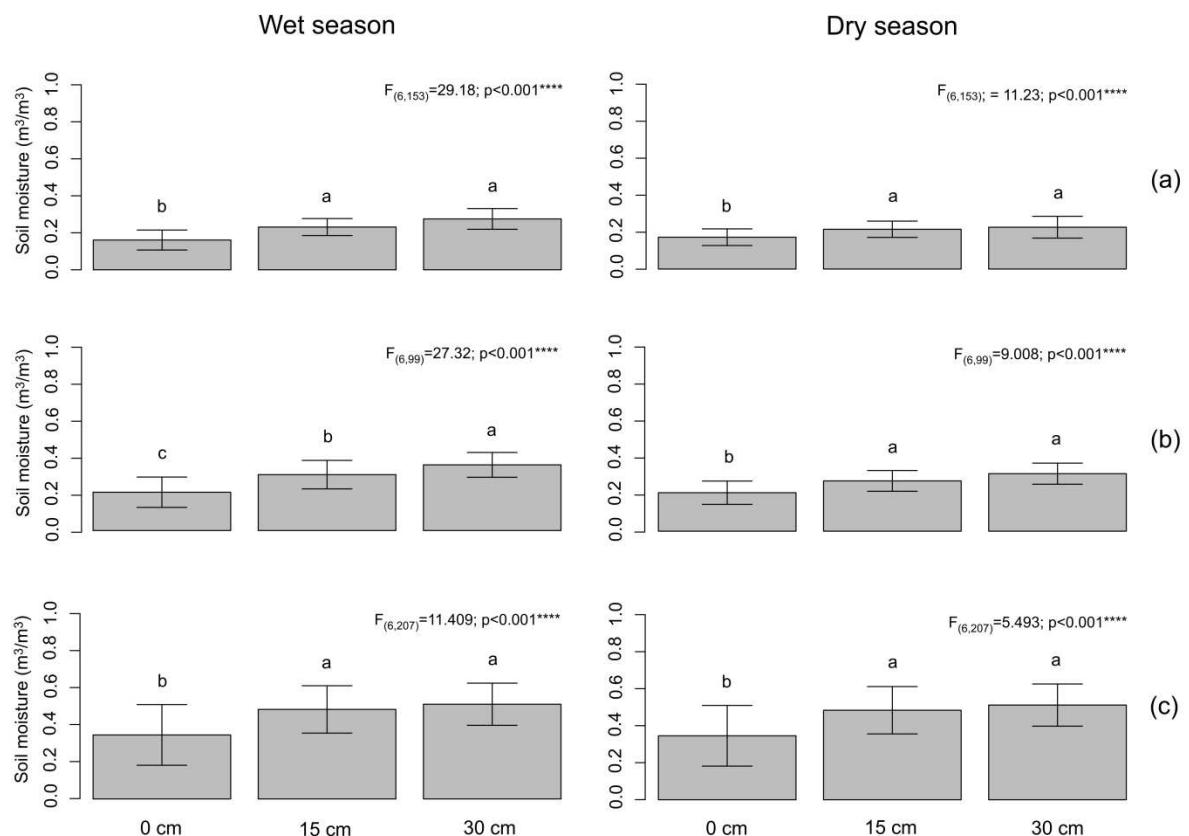
	<b>Soil depth</b>	<b>Wet season</b>	<b>Dry season</b>	<b>t</b>	<b>p</b>
cerrado <i>s.s.</i>	0 cm	0.161±0.054	0.172±0,045	$t_{106}=1.16$	0.2671
	15 cm	0.231±0.046	0.215±0,044	$t_{106}=-1.918$	0.0578*
	30 cm	0.275±0.056	0.226±0,059	$t_{106}=-4.400$	<0,001****
pasture	0 cm	0.207±0.082	0.208±0.063	$t_{70}=0.063$	0.9501
	15 cm	0.302±0.077	0.272±0.056	$t_{70}=-1.887$	0.0633*
	30 cm	0.355±0.067	0.311±0.057	$t_{70}=-3.009$	0.0036***
vereda	0 cm	0.346±0.164	0.368±0.196	$t_{142}=0.752$	0.4536
	15 cm	0.484±0.128	0.499±0.174	$t_{142}=0.558$	0.5777
	30 cm	0.512±0.114	0.503±0.160	$t_{142}=-0.402$	0.6884

\*p<0.1; \*\*p<0.05; \*\*\*p< 0.01; \*\*\*\*p<0.001

As análises da distribuição da umidade em uma escala mais refinada (variação interna nos ecossistemas) também indicaram a influência da profundidade do solo e da sazonalidade. Nos fragmentos de cerrado *s.s.* e nas pastagens as médias de umidade foram significativamente maiores na estação chuvosa somente à 30 cm de profundidade e foi

observada tendência à diferenças significativas ( $p<0.1$ ) entre as estações a 15 cm. As áreas de vereda, por sua vez, mantiveram em todas as camadas seus elevados níveis de umidade nas duas estações (Tabela 1.2).

O principal padrão observado na distribuição de água entre as camadas de solo foi: camada superficial apresentando menor umidade em relação às demais e níveis de umidade semelhantes entre 15 e 30 cm de profundidade. No entanto, na estação chuvosa, as pastagens apresentaram diferenças significativas entre as três camadas devido ao aumento da umidade mais pronunciado em 30 cm de profundidade (Fig. 1.2).



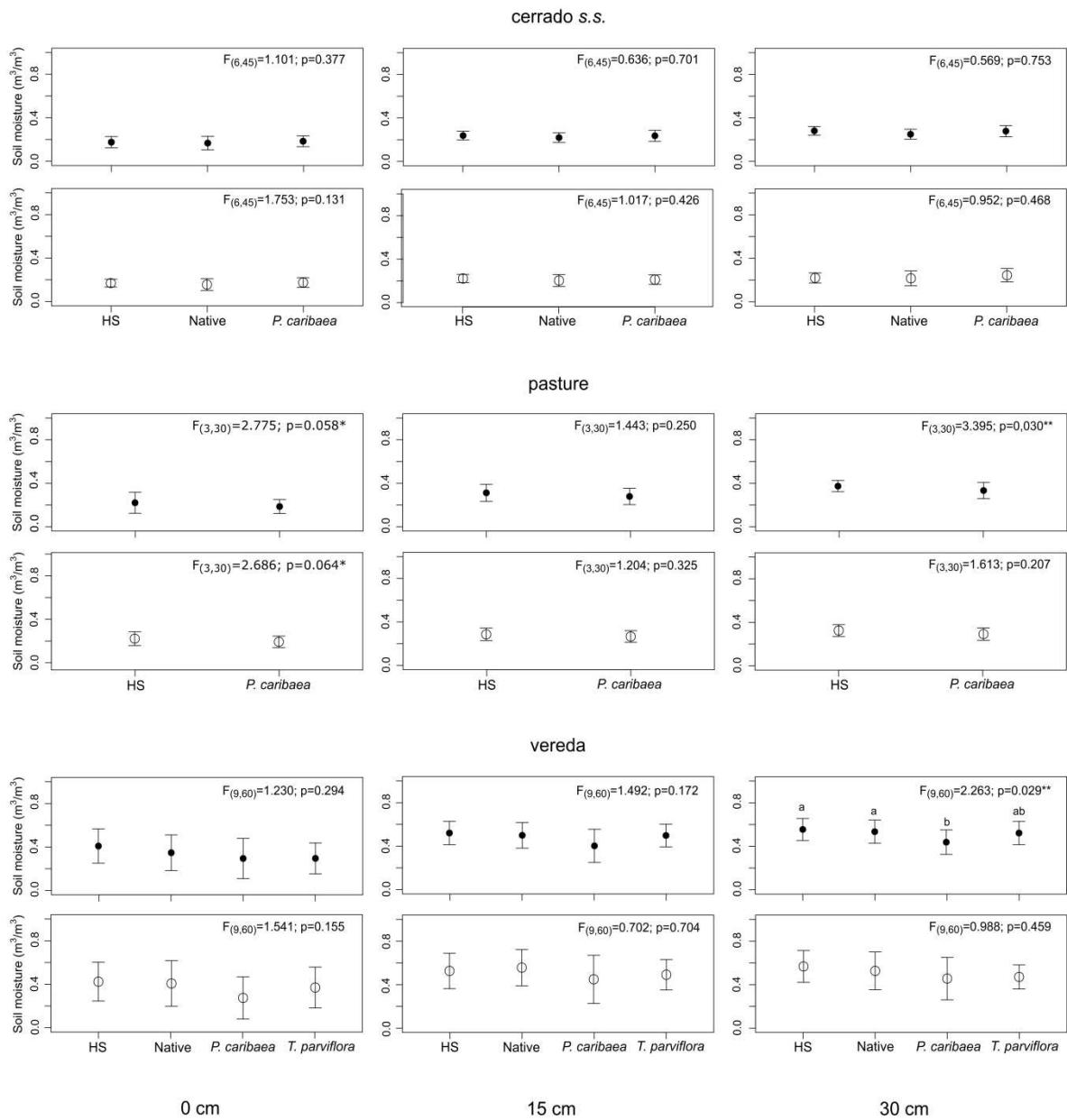
**Fig. 1. 2** Comparação da umidade do solo entre três profundidades (0, 15 e 30 cm) em áreas de cerrado *s.s.* (a), pastagem (b) e vereda (c). As colunas indicam a média e as barras o desvio padrão (SD). \*\*\* $p<0.001$ . Médias representadas com mesma letra, em cada estação e ecossistema, não diferem pelo teste de Friedman com  $p<0.05$ .

Variações evidenciadas pelos desvios padrão (Tabela 1.2 e Fig. 1.2) indicam que, diferente do cerrado *s.s.* e pastagens, a heterogeneidade ambiental expressa pela umidade do solo nas veredas foi observada principalmente no componente espacial determinado pela distribuição dos pontos de amostragem. Essa variação foi ainda mais evidente na camada superficial do solo. Nesse sentido, as altas médias de umidade das veredas amostradas não representam uma condição homogênea, mas resultado da presença de microambientes com

elevados níveis de umidade (Fig. 1.2; Fig. 1.3). Os níveis de umidade, porém, não apresentaram relação significativa com a altitude ou declividade do terreno ( $p>0,05$ ), indicando que não se trata, necessariamente, de uma variação gerada simplesmente pelo gradiente topográfico.

Ao analisar a umidade do solo em relação aos componentes da vegetação considerados no delineamento amostral (Fig. 1.3), não foram observadas diferenças significativas nos fragmentos de cerrado s.s. No entanto, nas pastagens e veredas, durante a estação chuvosa, menores médias de umidade foram observadas sob a copa de *Pinus caribaea* à 30 cm de profundidade. O mesmo padrão foi observado na camada superficial das pastagens, com tendência a diferenças significativas nas duas estações (Fig. 1.4). A umidade do solo sob a copa da espécie oportunista *Trembleya parviflora*, relatada como um potencial indicador de rebaixamento de lençol freático em veredas, não diferiu significativamente dos demais componentes da vegetação, embora tenha sido observada uma condição intermediária de umidade em relação à exótica *P. caribaea* e os componentes de vegetação nativa a 30 cm de profundidade na estação chuvosa (Fig. 1.3).

De um modo geral, mesmo com a separação dos dados de umidade entre componentes da vegetação, a variação representada pelo desvio padrão, indicam maior heterogeneidade da umidade do solo nas veredas em relação aos outros ecossistemas, especialmente cerrado s.s. Esse padrão é evidente mesmo comparando componentes semelhantes entre diferentes ecossistemas, como HS e *P. caribaea* (Fig. 1.3).



**Fig. 1.3** Umidade do solo em três de profundidades (0, 15 e 30 cm) em áreas de cerrado *sensu stricto*, pastagem e vereda. Pontos cheios referem-se às médias na estação chuvosa e pontos vazios, às médias na estação seca. As barras verticais representam o desvio padrão da média (SD). Foram considerados como componentes da vegetação o estrato herbáceo (HS), espécies lenhosas nativas, a espécie invasora *Pinus caribaea* e a espécie oportunista *Trembleya parviflora*. \* $p<0.1$ ; \*\* $p<0.05$ .

De acordo com os resultados das análises texturais do solo, todos os nove sítios foram classificados como argilosos a muito argilosos. De modo geral, as veredas apresentaram maiores variações nos níveis de areia fina, silte e argila entre os pontos de amostragem, já os solos menos heterogêneos foram os das pastagens. As veredas também apresentaram características texturais distintas dos solos de cerrado *s.s.* e pastagem, com

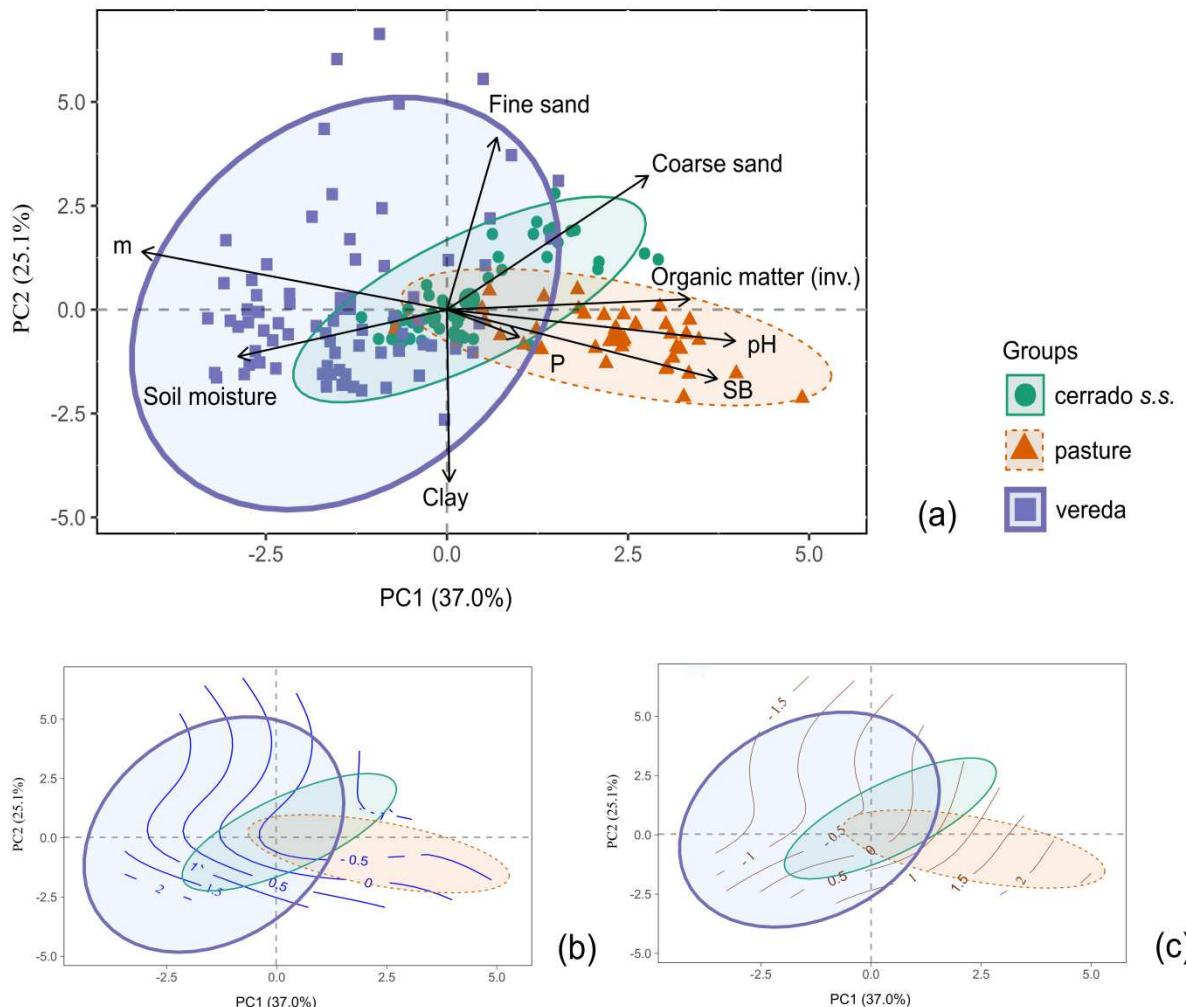
menores níveis de areia grossa ( $F_{2,105}=13.33$ ;  $p<0.0001$ ) e maiores níveis de silte ( $F_{2,105}=29.9$ ;  $p<0.0001$ ).

Como característica dos solos da região do Triângulo Mineiro, os solos dos sítios amostrados com cobertura vegetal nativa (cerrado *s.s.* e vereda) apresentaram características distróficas mais acentuadas que nas pastagens (Tabela 1.3 e Fig. 1.4). Foram observados níveis de pH de  $4.09\pm0.23$  em cerrado *s.s.* e  $3.96\pm0.37$  em vereda, níveis significativamente mais baixos que os encontrados nas pastagens, em média  $4.87\pm0.49$  ( $F_{2,105}=59.23$ ;  $p<0.0001$ ). De modo semelhante, nas pastagens, a soma de bases (SB) também foi mais elevada que nas áreas de cerrado *s.s.* e vereda,  $1.94\pm1.24$  dag kg<sup>-1</sup>,  $0.72\pm0.45$  dag kg<sup>-1</sup> e  $0.61\pm0.39$  dag kg<sup>-1</sup>, respectivamente ( $F_{2,105}=37.97$ ;  $p<0.0001$ ). Já a saturação por bases (V) e a saturação por alumínio (m) diferiram entre os três ecossistemas, de modo que as pastagens apresentaram maior saturação por bases ( $30.17\pm16.51\%$ ), seguida de cerrado *s.s.* ( $11.08\pm6.93\%$ ) e vereda ( $5.83\pm3.86\%$ ) ( $F_{2,105}=69.24$ ;  $p<0.0001$ ), enquanto o padrão oposto foi observado para m,  $24.50\pm19.89\%$ ,  $63.83\pm10.91\%$ ,  $73.83\pm14.77$ , respectivamente ( $F_{2,105}=77.76$ ;  $p<0.0001$ ).

Além disso, as menores concentrações de fósforo (P) foram encontradas em pontos amostrais de cerrado *s.s.*, com  $1.59\pm1.65$  mg dm<sup>-3</sup>,  $4.02\pm2.79$  mg dm<sup>-3</sup> em pastagem e  $2.86\pm2.47$  mg dm<sup>-3</sup> em vereda ( $F_{2,105}=17.04$ ;  $p<0.0001$ ). A matéria orgânica foi significativamente maior nos solos de vereda  $7.09\pm3.40$  dag kg<sup>-1</sup> ( $\chi^2_2=65.434$ ;  $p<0.0001$ ), com 35% dos pontos caracterizados como solos orgânicos. Em cerrado *s.s.* e pastagem o teor de matéria orgânica foi  $2.78\pm0.50$  dag kg<sup>-1</sup> e  $2.69\pm0.36$  dag kg<sup>-1</sup>, respectivamente.

Com 62% de variância explicada nos dois primeiros eixos, a Análise de Componentes Principais (PCA) evidenciou um gradiente ambiental no qual vereda e pastagem representam os extremos (Fig. 1.4a). O gradiente ambiental é expresso pelos componentes cujos autovalores obtidos foram: 3.3090 para o Componente Principal 1 (PC1) e 2.2473, para o Componente Principal 2 (PC2). Variáveis químicas do solo contribuíram principalmente com PC1 e físicas com PC2.

Os grupos formados por pontos amostrais de cerrado *s.s.*, pastagem e vereda foram significativos (PERMANOVA  $F_{\text{model}} = 39.801$ ;  $p<0.001$ ) evidenciando importantes diferenças entre os ecossistemas, embora pontos de intersecção entre os grupos evidenciem características de transição entre eles. A dispersão dos pontos amostrais de veredas indica sua maior heterogeneidade ambiental também ao considerar as variáveis ambientais de modo geral. Embora o gradiente de umidade tenha sido mais intenso nas veredas e pouco expressivo nos outros ecossistemas (Fig. 1.4b), características químicas do solo como SB também apresentaram gradientes importantes, porém nos três ecossistemas (Figura 1.4c).



**Fig. 1.4** Análise de Componentes Principais (da sigla PCA, em inglês) considerando variáveis ambientais de nove áreas (três fragmentos de cerrado *sensu stricto*, três pastagens abandonadas e três veredas) (a); gradiente de umidade do solo (isolinhas azuis) (b) e gradiente de soma de bases (isolinhas vermelhas) (SB) (c). Elipses representam intervalo de confiança (95%). Símbolos menores representam os pontos de amostragem e símbolos maiores os centroide das elipses. O vetor indicado como Organic matter (inv.) corresponde à função inversa da matéria orgânica, transformação necessária para atender pressupostos da análise.

No cerrado *s.s.*, análises biométricas entre *P. caribaea* e lenhosas nativas, considerando diâmetro a altura do peito (DAP), altura (H), cobertura de copa e área de copa, não indicaram diferenças importantes, exceto em H ( $F_{6,45}=9,48$ ;  $p=0,0001$ ) com maiores alturas observadas para a espécie exótica. Apesar da semelhança biofísica proporcionada pelas copas das espécies nativas e exótica, as principais diferenças microambientais em relação às características do solo ocorreram justamente entre estes componentes (Tabela 1.3). Sendo assim, as principais diferenças microambientais relacionadas à *P. caribaea* não foram, portanto, relacionadas à presença física da copa.

Ainda em relação às diferenças nas características do solo de cerrado s.s. em relação aos componentes da vegetação, diferenças entre componentes lenhosos nativos e HS evidenciam a heterogeneidade ambiental natural neste ecossistema que pode refletir em diferentes sítios de regeneração (Table 1.3). A mesma heterogeneidade não foi proporcionada pela copa da espécie exótica, o que possivelmente pode indicar a homogeneização do ambiente como um possível efeito desta invasão biológica.

No ambiente de pastagem, caracterizado por um cenário de múltipla invasão, embora texturalmente homogêneo, o padrão químico do solo foi inverso à tendência encontrada no cerrado s. s., com solos menos álicos e maior concentração de Mg sob a copa de *P. caribaea* (Tabela 1.3). Nesse sentido a espécie exótica está relacionada a microambientes ainda mais distintos àqueles encontrados nos ecossistemas naturais considerados nesse estudo, se comparado à matriz de gramíneas exóticas que compõem estas pastagens, indicando efeito aditivo das espécies invasoras, quando combinadas.

Em ambiente de vereda, *P. caribaea* apresentou maior CAP ( $F_{9,60}=0,562$ ;  $p=0,003$ ), maior H ( $F_{9,60}=6,81$ ;  $p<0,001$ ) e tendência a menor cobertura de copa ( $F_{9,60}=2,09$ ;  $p=0,073$ ) em relação à espécie oportunista *T. parviflora* e às lenhosas nativas. *T. parviflora* apresentou menor área de copa em relação às demais lenhosas ( $F_{9,60}=4,48$ ;  $p=0,001$ ). Quanto às análises de solo, microambiententes relacionados à espécie *P. caribaea* apresentaram diferenças principalmente em relação ao HS e à *T. parviflora* com maiores concentrações de areia grossa, maior soma de bases e saturação por bases (Table 1.3). Já *T. parviflora*, além das diferenças em relação à espécie exótica também apresentou importantes diferenças em relação às nativas lenhosas com microambientes mais álicos, indicando que as duas espécies com tendência a dominar a vegetação de veredas ocupam nichos diferentes e/ou estão associadas a diferentes impactos ambientais (Table 1.3).

Diferenças entre HS e lenhosas nativas também foram observadas indicando heterogeneidade ambiental em veredas, assim como no cerrado s.s. (Tabela 1.3). Os ambientes formados pelas espécies lenhosas nativas apresentaram maiores níveis de pH, SB, K e tendência a maiores concentrações de Ca em comparação ao HS (Tabela 1.3).

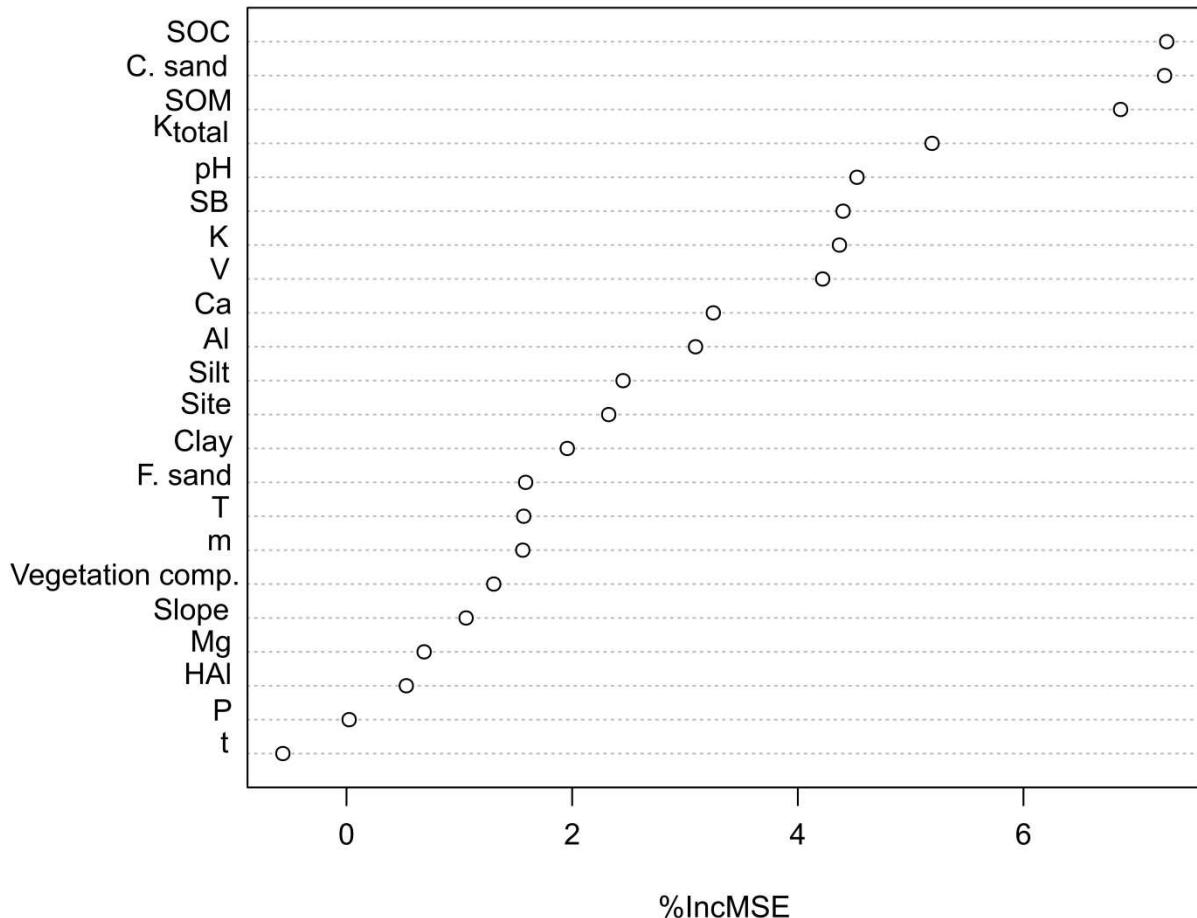
**Table 1. 3** Variáveis químicas de solo (mean±SD) em nove sítios (três fragmentos de cerrado s.s., três pastagens e três veredas) considerando os componentes da vegetação: estrato herbáceo (HS), copa de espécies lenhosas nativas, copa da espécie exótica *Pinus caribaea* e copa da espécie oportunista *Trembleya parviflora*. As variáveis consideradas foram: Areia grossa (C. sand), silte, argila, pH, fósforo (P), potássio ( $K^+$ ), cálcio (Ca), magnésio (Mg), alumínio (Al), acidez potencial (HAL), matéria orgânica (SOM), soma de bases (SB), capacidade de troca catiônica efetiva (t), capacidade de troca catiônica a pH 7 (T), saturação por bases (V) e saturação por Al (m). Médias representadas por letras distintas diferem pelo teste de Friedman com  $p<0.05$  ou  $p<0.1$ .

cerrado s.s.							
Variable	Unit	F <sub>(6,45)</sub>	HS	Native	P. caribaea	T. parviflora	p
<sup>1</sup> C. sand	g kg <sup>-1</sup>	0.96	88.722±60.88	83.055±57.16	94.389±65.16	--	0.4600
Silt	g kg <sup>-1</sup>	2.35	117.944±38.89 <sup>a</sup>	94.778±35.37 <sup>b</sup>	129.944±39.86 <sup>a</sup>	--	<b>0.0465**</b>
<sup>2</sup> Clay	g kg <sup>-1</sup>	2.70	706.778±98.90 <sup>b</sup>	739.444±90.28 <sup>a</sup>	694.278±115.09 <sup>b</sup>	--	<b>0.0250**</b>
pH	g kg <sup>-1</sup>	1.49	4.100±0.24	4.105±0.27	4.011±0.19	--	0.2020
<sup>1</sup> P	mg dm <sup>-3</sup>	0.35	1.450±1.69	1.217±1.35	1.350±1.23	--	0.9050
K <sup>+</sup> <sub>total</sub>	mg dm <sup>-3</sup>	1.64	29.833±10.35	34.889±11.33	38.055±12.00	--	0.1575
K <sup>+</sup>	cmol dm <sup>-3</sup>	1.58	0.076±0.03	0.088±0.03	0.097±0.03	--	0.1749
Ca	cmol dm <sup>-3</sup>	2.86 <sup>np</sup>	0.405±0.24	0.600±0.62	0.411±0.27	--	0.2392
Mg	cmol dm <sup>-3</sup>	2.03 <sup>np</sup>	0.111±0.07	0.122±0.06	0.089±0.07	--	0.3628
<sup>1</sup> Al	cmol dm <sup>-3</sup>	2.78	1.167±0.52 <sup>ab</sup>	1.133±0.32 <sup>b</sup>	1.311±0.51 <sup>a</sup>	--	<b>0.0073***</b>
<sup>1</sup> HAL	cmol dm <sup>-3</sup>	2.22	6.100±2.12 <sup>ab</sup>	5.655±1.98 <sup>b</sup>	7.178±2.10 <sup>a</sup>	--	0.0695*
SOM	dag kg <sup>-1</sup>	1.00	2.639±0.36	2.722±0.48	2.861±0.62	--	0.4359
<sup>1</sup> SB		2.31	0.593±0.24 <sup>b</sup>	0.811±0.61 <sup>a</sup>	0.598±0.25 <sup>ab</sup>	--	<b>0.0499**</b>
<sup>1</sup> t		2.24	1.759±0.63 <sup>b</sup>	1.944±0.70 <sup>a</sup>	1.909±0.68 <sup>ab</sup>	--	0.0566*
<sup>1</sup> T		1.55	6.693±2.08	6.467±1.96	7.609±2.14	--	0.1850
<sup>1</sup> V (%)	%	2.50	9.889±5.51 <sup>b</sup>	13.111±8.78 <sup>a</sup>	8.722±4.87 <sup>b</sup>	--	<b>0.0359**</b>
<sup>2</sup> m (%)	%	3.14	65.167±12.35 <sup>ab</sup>	60.555±14.78 <sup>b</sup>	68.333±8.78 <sup>a</sup>	--	<b>0.0117**</b>
pasture							
Variable	Unit	F <sub>(3,30)</sub>	HS	Native	P. caribaea	T. parviflora	p
<sup>1</sup> C. sand	g kg <sup>-1</sup>	0.47	102.944±40.13	--	111.833±52.89	--	0.7082
Silt	g kg <sup>-1</sup>	0.54	118.278±35.94	--	123.611±46.60	--	0.6580
<sup>2</sup> Clay	g kg <sup>-1</sup>	2.28	718.611±46.73	--	696.056±49.87	--	0.0997*
pH	g kg <sup>-1</sup>	3.37	4.739±0.44	--	5.000±0.50	--	<b>0.0315**</b>
<sup>1</sup> P	mg dm <sup>-3</sup>	1.53	4.189±3.29	--	3.844±2.28	--	0.2270
K <sup>+</sup> <sub>total</sub>	mg dm <sup>-3</sup>	1.14	31.833±11.48	--	26.889±9.46	--	0.3500
K <sup>+</sup>	cmol dm <sup>-3</sup>	1.14	0.082±0.03	--	0.069±0.02	--	0.3482
Ca	cmol dm <sup>-3</sup>	0.91	1.094±0.65	--	1.328±0.76	--	0.4465
Mg	cmol dm <sup>-3</sup>	3.06	0.494±0.46	--	0.800±0.64	--	<b>0.0433**</b>
<sup>4</sup> Al	cmol dm <sup>-3</sup>	3.14	0.489±0.35	--	0.467±0.36	--	<b>0.0398**</b>
<sup>1</sup> HAL	cmol dm <sup>-3</sup>	3.09	4.821±1.19	--	3.658±1.16	--	<b>0.0419**</b>
SOM	dag kg <sup>-1</sup>	0.28	2.694±0.31	--	2.683±0.42	--	0.8360
<sup>1</sup> SB		1.36	1.670±1.05	--	2.214±1.37	--	0.2740
<sup>1</sup> t		1.53	2.159±0.94	--	2.680±1.15	--	0.2265
<sup>1</sup> T		0.37	6.220±1.04	--	6.530±1.05	--	0.7782
<sup>1</sup> V (%)	%	2.62	26.556±14.189	--	33.778±18.23	--	0.0692*
<sup>2</sup> m (%)	%	1.03	26.333±19.61	--	22.667±20.57	--	0.3917
vereda							
Variable	Unit	F <sub>(9,60)</sub>	HS	Native	P. caribaea	T. parviflora	p
<sup>1</sup> C. sand	g kg <sup>-1</sup>	3.31	30.722±48.28 <sup>b</sup>	48.444±75.58 <sup>ab</sup>	101.389±141.16 <sup>a</sup>	66.333±8779 <sup>ab</sup>	<b>0.0025***</b>
Silt	g kg <sup>-1</sup>	1.04	253.389±120.33	217.889±98.69	210.944±98.87	253.500±108.64	0.4190
<sup>2</sup> Clay	g kg <sup>-1</sup>	0.73	658.611±192.05	673.389±169.78	588.278±205.13	550.889±232.55	0.6798
<sup>3</sup> pH	g kg <sup>-1</sup>	2.71	3.800±0.37 <sup>b</sup>	4.133±0.49 <sup>a</sup>	4.100±0.42 <sup>ab</sup>	3.922±0.39 <sup>b</sup>	<b>0.0101**</b>
<sup>1</sup> P	mg dm <sup>-3</sup>	0.97	2.783±1.87	3.339±2.59	2.850±2.94	2.128±0.90	0.4745
K <sup>+</sup> <sub>total</sub>	mg dm <sup>-3</sup>	10.96 <sup>np</sup>	28.500±22.84 <sup>b</sup>	45.889±26.16 <sup>a</sup>	30.278±20.48 <sup>ab</sup>	25.278±21.69 <sup>b</sup>	<b>0.0119**</b>
K <sup>+</sup>	cmol dm <sup>-3</sup>	8.72 <sup>np</sup>	0.072±0.06 <sup>b</sup>	0.217±0.45 <sup>a</sup>	0.077±0.05 <sup>ab</sup>	0.067±0.053 <sup>b</sup>	<b>0.0333**</b>
Ca	cmol dm <sup>-3</sup>	7.62 <sup>np</sup>	0.333±0.31 <sup>b</sup>	0.505±0.40 <sup>a</sup>	0.389±0.37 <sup>a</sup>	0.350±0.342 <sup>ab</sup>	0.0546*
Mg	cmol dm <sup>-3</sup>	2.00 <sup>np</sup>	0.105±0.02	0.150±0.09	0.100±0.00	0.100±0.00	0.3679
Al	cmol dm <sup>-3</sup>	8.30 <sup>np</sup>	1.650±1.05 <sup>b</sup>	1.800±0.67 <sup>ab</sup>	1.719±1.13 <sup>b</sup>	1.917±0.40 <sup>a</sup>	<b>0.0402**</b>
HAL	cmol dm <sup>-3</sup>	1.33	9.511±3.19	11.161±3.40	9.828±3.71	11.167±2.96	0.2390
<sup>1</sup> SOM	dag kg <sup>-1</sup>	0.79	7.405±3.35	7.133±2.79	6.278±3.43	7.111±3.50	0.6220
SB		2.15	0.511±0.36 <sup>b</sup>	0.772±0.49 <sup>a</sup>	0.567±0.40 <sup>a</sup>	0.517±0.38 <sup>b</sup>	<b>0.0384**</b>
<sup>1</sup> t		0.67	2.211±1.06	2.572±0.736	2.314±1.06	2.434±0.54	0.7315
T		1.36	10.022±3.22	11.933±3.58	10.410±3.65	11.683±3.15	0.2260
V (%)	%	2.10	5.333±4.30 <sup>ab</sup>	6.556±3.97 <sup>a</sup>	6.056±4.23 <sup>a</sup>	4.222±2.56 <sup>b</sup>	<b>0.0437**</b>
m (%)	%	1.14	76.111±13.24	70.333±15.97	73.111±17.41	79.778±12.16	0.3480

Números sobreescritos na coluna “Variáveis” referem-se a teste estatístico usando dados transformados, porém as médias apresentadas referem-se aos dados originais: <sup>1</sup>Transformação logarítmica; <sup>2</sup>Dados originais elevados ao quadrado; <sup>3</sup>Função inversa do log dos dados; <sup>4</sup>Raiz quadrada. <sup>np</sup>Nonparametric Friedman test ( $\chi^2$ ). Valores de p em negrito indicam diferenças significativas ( $p<0.05$ ). \* $p<0.1$ ; \*\* $p<0.05$ ; \*\*\* $p<0.01$ . Dados em negrito representam diferenças significativas ( $p<0.05$ ).

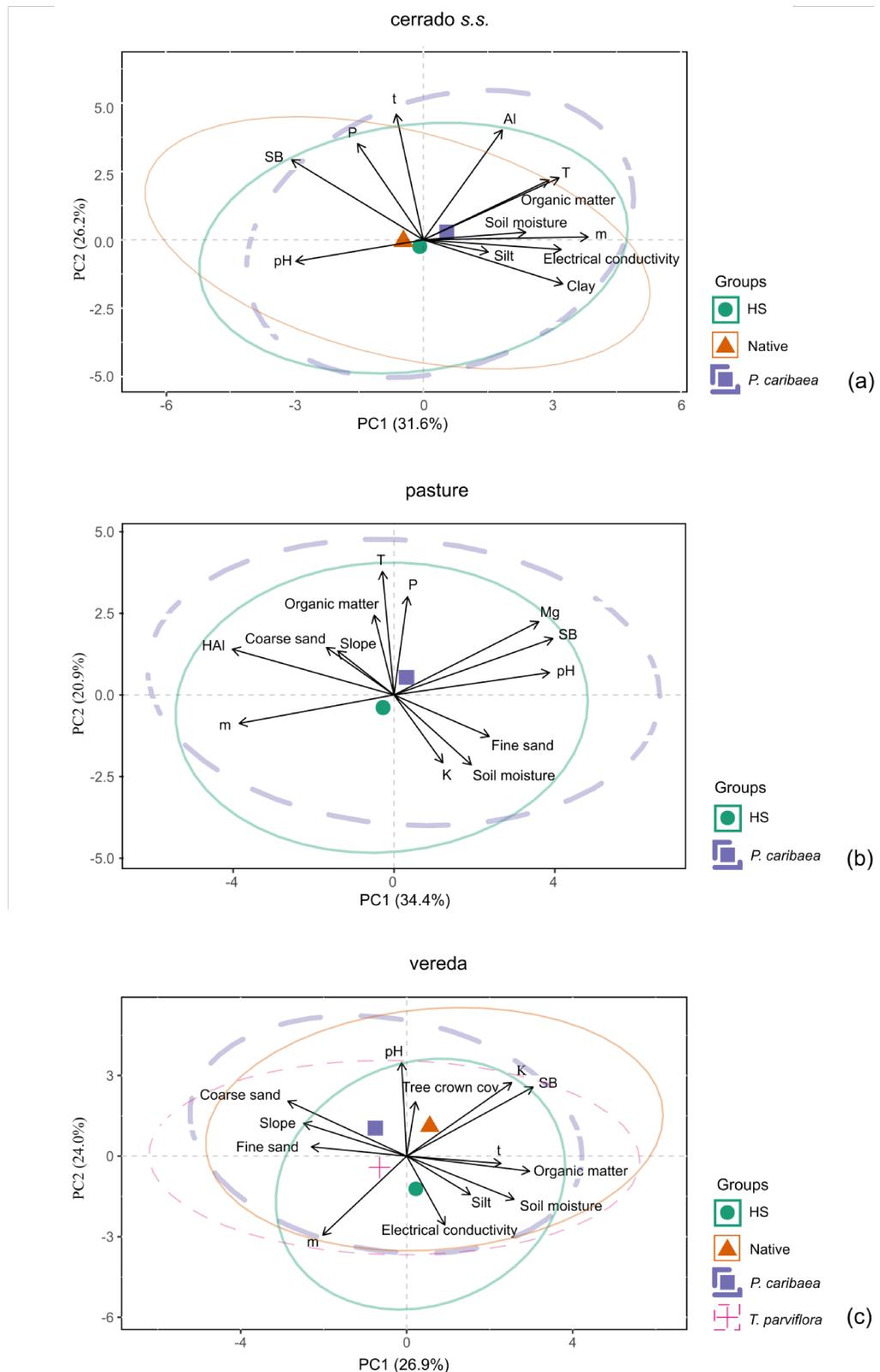
Embora as análises de solo não tenham sido realizadas considerando separadamente as diferentes camadas de profundidade (0, 15 e 30 cm), como nas análises de umidade, a heterogeneidade vertical nas propriedades do solo foi analisada indiretamente através de condutividade elétrica nessas três camadas, descontando-se o efeito da umidade do solo por meio de análises de covariância (ANCOVA). Tanto os fragmentos de cerrado *s.s.*, quanto as pastagens não apresentaram diferenças significativas na condutividade elétrica entre camadas ou entre camadas em diferentes componentes da vegetação, indicando solo mais homogêneo ao longo da profundidade de 30 cm. Nas veredas, no entanto, foram observadas maiores médias de condutividade elétrica na superfície do solo ( $F_{2,210}=3,22$ ;  $p=0,041$ ) e, considerando os diferentes componentes da vegetação, menores médias a 30 cm de profundidade sob a copa de *P. caribaea* ( $F_{3,64}=3,239$ ;  $p=0,028$ ) em relação ao HS. Assim, as veredas apresentaram solos mais complexos nos 30 primeiros centímetros do perfil e essa complexidade pode estar expressa na cobertura vegetal.

Ao analisar a condutividade elétrica do solo nas veredas em relação às demais variáveis ambientais, excluindo as variáveis de umidade, foi observada ainda 20.13% de variação explicada em modelos de regressão utilizando o método Random Forest (Fig.1.5). O %IncMSE (Percentage Increase in Mean Squared Error) indicou como variáveis mais importantes nos modelos de predição da condutividade elétrica o carbono orgânico (SOC), a concentração de areia grossa e de matéria orgânica (Fig. 1.5). Desse modo, as variações na condutividade elétrica, descontando-se o efeito da umidade, estão relacionadas principalmente a variações na qualidade da matéria orgânica e na textura do solo. Esse dado sugere a existência de gradientes verticais de características físicas e químicas ao longo da profundidade de 30 cm do solo em veredas e que a espécie invasora possivelmente seja um indicador de regiões nas veredas com tendência a menor acúmulo de carbono e solos mais bem drenados.



**Fig. 1. 5** Importância das variáveis ambientais de acordo com %IncMSE (Percentage Increase in Mean Squared Error) em modelos de Regressão Random Forest utilizando a condutividade elétrica dos pontos de amostragem de veredas como variável dependente. Foram utilizadas 500 árvores na construção do modelo e 7 variáveis tentadas em cada divisão.

A complexidade dos ambientes savânicos proporcionada pelos diferentes componentes da vegetação também pode ser evidenciada por meio de PCA, assim como a influência da espécie invasora no diferentes ambientes (Fig. 1.6). Analisando em conjunto os três sítios de cada ambiente, apenas em veredas houve formação de grupos significativos (PERMANOVA,  $F_{\text{modelo}}=2,07$ ;  $p=0,001$ ; e 50.95% de variância explicada nos dois primeiros eixos) (Fig. 1.6c) indicando que o efeito dos componentes da vegetação na heterogeneidade ambiental ocorre de forma semelhante entre os três sítios.



**Fig. 1. 6** Análise de Componentes Principais (PCA) utilizando variáveis ambientais de três áreas: cerrado *sensu stricto* (a) considerando os componentes estrato herbáceo (HS), copa de espécie lenhosa nativa e copa da exótica *Pinus caribaea*; pastagem (b), considerando os componentes HS e copa de *P. caribaea*; vereda (c), considerando os componentes HS, espécie nativa em adensamento de buriti, copa de *P. caribaea* e copa da espécie oportunista *Trembleya parviflora*. Símbolos maiores representam o centroide das elipses.

A PCA do ecossistema cerrado *s.s.* indicou homogeneidade ambiental entre os componentes da vegetação (Fig. 1.6a), não havendo diferença significativa entre os grupos. No entanto, o agrupamento foi significativo ou marginalmente significativo para dois dos três sítios de cerrado *s.s.* quando analisados separadamente (PERMANOVA,  $F_{\text{modelo}}=1,60$ ;  $p=0,07$  para C1; PERMANOVA,  $F_{\text{modelo}}=2,367$ ;  $p=0,009$  para C2 e PERMANOVA,  $F_{\text{modelo}}=1,26$ ;  $p=0,239$  para C3), indicando que a escala de observação é relevante para análise do efeito dos componentes da vegetação na heterogeneidade ambiental deste ecossistema e, possivelmente, na análise dos impactos de *P. caribaea*. Agrupamentos não foram evidenciados em modelos de PCA nas pastagens (Fig 1.6b).

## 1.4 DISCUSSÃO

Os resultados desse trabalho sugerem que os ecossistemas savânicos, cerrado *s.s.* e vereda, apresentam características ambientais naturalmente complexas, embora gradientes ambientais muito particulares nas pastagens também tenham sido observados. De modo especial, as veredas demonstram expressiva heterogeneidade ambiental, muito em razão da existência de um importante gradiente espacial de umidade, características físicas e químicas do solo e a influência de traços da vegetação. A espécie exótica *Pinus caribaea*, comum ao cerrado *s.s.*, pastagem e vereda, esteve associada a diferentes microambientes em relação aos demais componentes da vegetação, porém com propriedades diferentes em cada ecossistema. Esses dados reforçam o caráter generalista da espécie (CABI 2019) e a complexidade de processos de invasão (Mack et al. 2000; Vilà et al. 2011), sobretudo a múltipla invasão (Kuebbing et al. 2013; Mahla and Mlambo, 2019), como no caso das pastagens.

A heterogeneidade ambiental relacionada ao conteúdo de água no solo nos ecossistemas foi caracterizada por diferentes componentes: enquanto cerrado *s.s.* e pastagem apresentaram importantes variações relacionadas à sazonalidade e profundidade do solo, as veredas apresentaram, principalmente, variações espaciais entre os pontos de amostragem. Modelos de fluxo de água e otimização de sistemas radiculares em savanas também indicaram heterogeneidade da umidade relacionada à sazonalidade e ao perfil do solo, porém variações ainda mais consistentes são observadas considerando um perfil de aproximadamente cinco metros de profundidade (Schymanski et al. 2008). Estas variações ocorrem em conjunto com a dinâmica de captação de água pelas raízes da vegetação, de modo que a sazonalidade e a heterogeneidade ambiental favoreça em cada estação, seca e chuvosa, diferentes configurações de raízes, mais profundas e mais superficiais, respectivamente, o que poderia promover a heterogeneidade da vegetação (Schymanski et al. 2008; Kulmatiski et al. 2019), como ocorre nos fragmentos de cerrado *s.s.*

Sob as mesmas condições climáticas e com características texturais e níveis de matéria orgânica do solo semelhantes, maiores médias de umidade em pastagem em relação aos fragmentos de cerrado *s.s.* foram observadas à 15 e 30 cm de profundidade. Este parece ser um dos efeitos da invasão biológica pelas gramíneas exóticas, pois ambientes em que gramíneas são predominantes na vegetação há um aumento na capacidade de retenção de água entre 20 e 40 cm de profundidade, através da redução da infiltrabilidade do solo (Wang et al. 2012; Hunk et al. 2014). No entanto, na camada superficial (primeiros 10 cm do perfil),

sujeita a temperaturas mais elevadas nas pastagens, perdas de umidade por evaporação são mais intensas (Wang et al. 2012). Modelos hidrológicos e observações em campo sugerem que pastagens estão mais relacionadas ao escoamento lateral da água, enquanto ecossistemas com importante cobertura lenhosa, à maior infiltração e, consequente, ao abastecimento dos lençóis freáticos (Dionisio and Costa, 2019; Shawul et al. 2019).

Além disso, raízes capazes de absorver de água em camadas mais profundas do solo, somadas aos maiores índices de área foliar na estação seca, conferem às vegetações predominantemente lenhosas uma maior produtividade primária, em detrimento de ambientes dominados por gramíneas (Hinojo-Hinojo et al. 2019). Estas raízes são também importantes sumidouros de carbono (Nepstad et al. 1994) e agentes do ciclo hidrológico no bioma Cerrado, bombeando água de camadas profundas do solo para a atmosfera via evapotranspiração (Oliveira et al. 2005). Nesse sentido, mesmo com aparente homogeneidade de distribuição da água no solo entre diferentes componentes da vegetação, o fluxo da água no cerrado s.s. e os diferentes traços das plantas que compõem este ecossistema estão intimamente ligados a processos dinâmicos que resultam em diferentes serviços ambientais, envolvendo camadas do solo ainda mais profundas que as consideradas nesse estudo (Schymanski et al. 2008).

Nas veredas, por sua vez, a manutenção de elevados níveis de umidade, mesmo durante a estação seca, reflete a importância desses ecossistemas na paisagem, através do desempenho de funções hidrológicas na manutenção da perenidade dos cursos d'água, regulação do microclima e provendo recursos para a fauna local (Brandão 1991). No entanto, grandes variações no conteúdo de água no solo entre os pontos amostrais indicam que este potencial varia entre diferentes microambientes. Com terrenos de declividade suave, em média 3%, os gradientes topográficos descritos em outras veredas (Araujo et al. 2002; Oliveira et al. 2009; Porto et al. 2018; Ribeiro et al. 2019) não são evidentes nas veredas desse estudo. Este fato dificulta ainda mais o monitoramento dos níveis de lençol freático e a detecção de impactos ambientais. Identificar as características da heterogeneidade ambiental dessas veredas e os indicadores de umidade do solo, portanto, é fundamental para a conservação e manutenção dos serviços ecossistêmicos.

Mesmo que o gradiente de umidade seja uma condição natural e *driver* de diversidade em veredas, vale ressaltar que intensas variações nos níveis de umidade podem também ser resultado de ações antrópicas que causam rebaixamento de lençol freático. Neste cenário, os microambientes mais úmidos poderiam ser reduzidos, limitando cada vez mais a capacidade das veredas de manutenção da umidade e causando mudanças na composição da

vegetação (Meirelles et al. 2004; Santos and Munhoz, 2012). Essas mudanças na vegetação podem estar associadas à sucessão de veredas para formações predominantemente lenhosas (Meirelles 2004; Soares et al. 2015; Soares et al. 2019), domínio da espécie *Trembleya parviflora* reduzindo a diversidade local (Giotto 2015) ou facilitação da invasão biológica (Meirelles et al. 2004), como parece ser o caso da espécie *P. caribaea*, ocupando ambientes com menores níveis de umidade na estação chuvosa.

Além do conteúdo de água, características químicas do solo foram fatores determinantes na identificação do gradiente ambiental formado por vereda, cerrado s.s. e pastagem. A heterogeneidade ambiental interna a esses ecossistemas também esteve relacionada às características químicas e físicas do solo. Quanto às características físicas, os solos de cerrado s.s. e pastagem foram mais homogêneos e semelhantes entre si, nas características químicas, cerrado s.s. e vereda apresentaram comportamentos mais distróficos em relação às pastagens.

A formação de microambientes com diferentes características de solo entre os componentes da vegetação foi identificada nos três ecossistemas. Em uma escala espacial reduzida, espécies lenhosas podem alterar padrões e processos que ocorrem sob sua copa como respiração, composição de microrganismos, aporte e taxa de decomposição, bem como, a disponibilidade de nutrientes (Aponte et al. 2012; Li et al. 2017; Serrano et al. 2018, Witkowski, 1991). No cerrado s.s., importantes variações foram observadas sob a copa de espécies lenhosas nativas, com maior concentração de argila, SB e t em relação ao estrato herbáceo, evidenciando o caráter natural desta heterogeneidade. Nesse sentido, a presença das espécies lenhosas nativas promovem a formação de sítios de regeneração diferentes do HS tanto na disponibilidade de luz, quanto nas características do solo.

Por outro lado, espécie invasora *P. caribaea*, esteve relacionada a solos mais ácidos que aqueles encontrados sob a copa das espécies nativas. É importante ressaltar, no entanto, que o cerrado s.s. apresenta como característica uma baixa produção de serapilheira, pois grande parte de sua biomassa está concentrada abaixo do solo (Villalobos-Veja et al. 2011). Desse modo, as manchas de solo com características distintas sob a copa de *P. caribaea* podem estar relacionadas à espessa camada de acículas acumuladas diretamente sob a copa desses indivíduos.

Apesar da heterogeneidade ambiental observada pelas características do solo do cerrado s.s. ao analisar cada fator separadamente, o efeito geral dos componentes da vegetação foi dependente da escala de observação, sendo significativo em dois dos três sítios, mas com aparente homogeneidade dos microambientes ao considerar o conjunto formado

pelos três sítios do ecossistema amostrados. Este padrão, embora pareça contraditório, representa uma característica de alguns ecossistemas heterogêneos como as savanas, em que *drivers* de heterogeneidade podem ter um efeito acentuado em uma escala local, mas desaparecer em escalas maiores (Pickett et al. 2003). Em ambientes complexos, em uma paisagem heterogênea e multifuncional, agentes ecossistêmicos podem causar impactos muito diferentes e até mesmo contrastantes nos componentes da paisagem (Van er Plas et al. 2018). E é nesse contexto que a invasão biológica deve ser analisada nesses sítios de cerrado *s.s.*, considerando a complexidade natural do ambiente e a complexidade do processo de invasão de modo que seus impactos podem manifestar-se em diferentes escalas espaciais e temporais (Jeschke et al. 2014).

Solos menos distróficos foram observados nos sítios de pastagens e essa foi uma das principais características que diferenciaram esses ecossistemas de cerrado *s.s.* e vereda. Este padrão pode ser resultado de adubação e/ou calagem quando essas áreas eram utilizadas em atividades agropecuárias ou representam um impacto da múltipla invasão biológica. Assim como nos resultados desse estudo, sítios invadidos por *Melinis minutiflora* na Reserva Ecológica do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE) apresentaram maiores níveis de pH em água, Ca e Mg e, embora a biomassa da gramínea invasora não tenha apresentado relação com essas variáveis, a sobrevivência de espécies nativas estava negativamente correlacionada à elas (Hoffmann and Haridasan, 2008).

Espécies menos tolerantes a solos ácidos e com altas concentrações de alumínio podem ser favorecidas em condições ambientais de maior fertilidade e, com isso, excluir uma gama de espécies com alto investimento em adaptações às condições de solos distróficos da maioria dos ambientes do bioma Cerrado. Nessas condições, a facilitação de novos processos de invasão biológica pode ser um processo recorrente (Silva and Batalha, 2008; Haridasan 2000).

Se, por um lado, plantações de *P. caribaea* podem apresentar solos mais ácidos que aqueles encontrados em fragmentos do bioma Cerrado (Lilieinfein, 2000), maiores valores de pH, menor acidez potencial e menores teores de Al foram relacionados a solos de microambientes formados sob a copa deste pinheiro em relação ao HS das pastagens analisadas. Assim como nos resultados dessa pesquisa, a combinação de duas espécies invasoras pode estar relacionada a condições ambientais pouco previsíveis, em comparação com ambientes não invadidos ou em processo de invasão por apenas uma das espécies coinvasoras, podendo a combinação delas ter efeito neutro, potencializador ou mitigatório para cada aspecto analisado, de forma independente (Mahla and Mlambo, 2019). Enquanto *P.*

*caribaea* parece reduzir o impacto hidrológico das gramíneas invasoras, as características químicas do solo que diferem as pastagens de cerrado s.s. e vereda são ainda mais intensas sob sua copa nestas pastagens, daí a importância de avaliar vários aspectos ambientais antes de definir métodos de controle e prevenção à invasão biológica.

As pastagens em questão encontram-se destinadas à recuperação por meio da regeneração natural, no entanto, sem intervenção, fragmentos de cerrado secundários originados de pastagens abandonadas, embora consigam restabelecer alguns serviços ambientais, não conseguem restaurar a diversidade biológica (Cava et al. 2018). Além disso, as características químicas, sobretudo encontradas sob a copa de *P. caribaea*, podem conduzir à formação de comunidades vegetais com menor similaridade em relação às encontradas nos fragmentos de vegetação nativa da região. Embora espécies do bioma Cerrado possam, individualmente, responder a menores concentrações de Al de formas diferentes, de modo geral, as comunidades vegetais submetidas a essas condições sofrem importantes transformações no acúmulo de biomassa, produção de serapilheira e invasão biológica (Haridasan, 2000). Assim, o controle das espécies invasoras e a introdução de espécies que possam facilitar a regeneração da comunidade tornam-se imprescindíveis para a restauração desse ambiente.

Nas veredas, baixos níveis de pH e maior saturação por Al, embora tenham sido características consistentes entre os pontos de amostragem, possivelmente não representam um padrão geral da fitofisionomia. Solos de algumas veredas da região apresentaram microambientes com características tão básicas, ou mais, que os solos dos sítios de pastagem aqui analisados (Porto et al. 2018; Ribeiro et al. 2019; Rosolen et al. 2015). Desse modo, as características químicas dos solos de vereda parecem variar bastante, tanto internamente quanto entre veredas. Aspectos geológicos e geomorfológicos parecem não explicar a ocorrência de veredas como outros ecossistemas aquáticos (Campos et al. 2013). Assim, variações nas características químicas e físicas do solo das veredas podem estar relacionadas a origem dos sedimentos e características geomorfológicas, que podem ser diversas (Ramos et al. 2006).

Através dos dados de condutividade elétrica, os solos das veredas apresentaram-se mais complexos, tanto verticalmente ao longo do perfil de 30 cm, quanto entre diferentes componentes da vegetação a 30 cm de profundidade. Vale ressaltar que os solos das pastagens e cerrado s.s. são solos mais profundos (Ribeiro and Walter, 2008) e, portanto, maiores variações possivelmente seriam identificadas nestes ecossistemas considerando um perfil mais profundo. Mesmo o estoque de nutrientes capaz de sustentar biomassas mais elevadas em solo

de cerrado *s.s.*, inclusive para tornar possível a manutenção de processos de invasão por pinheiros, ocorre ao longo de um perfil de dois metros de profundidade (Bond, 2010). Nesse sentido, embora os solos das pastagens analisadas e cerrado *s.s.* possivelmente sejam mais heterogêneos do que sugerem dos dados desse trabalho, os gradientes verticais relacionados às características físicas e químicas do solo são mais intensos nas veredas, pois são gradientes mais curtos.

As diferenças significativas da condutividade elétrica entre níveis de profundidades e componentes da vegetação em veredas são indícios consistentes de variação nas propriedades do solo, uma vez que, em ambientes úmidos a relação entre as demais características do solo e a condutividade elétrica torna-se ainda mais evidente (Brevic et al. 2006). Altos níveis de areia e menores níveis de umidade do solo sob a copa de *P. caribaea* na estação chuvosa a 30 cm de profundidade indicam ocupação da espécie invasora de ambientes de solo mais bem drenados em veredas.

Possivelmente, em microambientes de umidade mais elevadas, espécies mais adaptadas ao alagamento apresentam vantagens competitivas em relação à espécie exótica. Assim, de modo análogo, como impactos inerentes à história natural de um determinado ecossistema, como fogo em ambientes adaptados a sua ocorrência ou inundações em ambientes tipicamente úmidos, podem limitar a invasão biológica (Chaneton et al. 2002), a manutenção de elevados níveis de água no solo poderia exercer um importante papel de resistência a invasão em veredas. Por outro lado, o rebaixamento de lençol freático em ambientes úmidos atuaria como agente facilitador em processos de invasão. Nesse sentido, a espécie exótica parece ser um indicador mais consistente de ambientes mais secos nas veredas que a espécie *T. parviflora*.

Nesse sentido, cabe destacar que a relevância do gradiente de umidade nas veredas, como um dos principais *drivers* de padrões ecossistêmicos, atesta a necessidade indissociável de considerar a gestão de recursos hídricos em projetos de restauração de veredas. Para tanto, implementar o Plano de Recursos Hídricos, como instrumento previsto na legislação nacional e, sobretudo, a nível de bacia hidrográfica (Brasil 1997), representaria um importante passo para a conservação de veredas e suas funções ecossistêmicas.

Mesmo que as variações nos níveis de umidade do solo não tenham apresentado relações consistentes com a presença de *T. parviflora*, microambientes de solos mais álicos, principalmente em relação às espécies lenhosas nativas, foram observados. A espécie apresenta preferência por ambientes mais ensolarados e perturbados, dominando esses locais principalmente por meio de reprodução vegetativa (Baumgratz and Souza, 2007). Este tipo de

exploração do ambiente pode representar uma vantagem adaptativa em ecossistemas muito heterogêneos (Van Kleunen and Fisher, 2001, Chen et al. 2019) como as veredas. Desse modo, o domínio de *T. parviflora*, além de uma ameaça à diversidade pode ser um indicador de ambientes mais impactados.

Ao considerar o valor das funções ecossistêmicas como dependentes do contexto, as veredas, como as demais áreas úmidas, têm suas funções ambientais potencializadas em paisagens antropizadas. Apesar da consequente perda de habitat, nestes cenários o valor mitigatório e compensatório de impactos, como amenização de ilhas de calor, regulação dos níveis regionais dos aquíferos e manutenção da qualidade da água (McLaughlin and Cohen, 2013; Matsuaki et al. 2019) tornam esses ecossistemas ativos ambientais importantes não só ecologicamente, mas também economicamente.

A elevada diversidade  $\beta$  característica das veredas (Soares et al. 2015; Bijos et al. 2017; Soares et al. 2019), assim como ocorre com fragmentos de diferentes fitofisionomias do bioma Cerrado, como o cerrado s.s. (Felfili et al. 2007), somada à heterogeneidade das propriedades do solo são importantes preditoras de multifuncionalidade em ecossistemas (Martinez-Almoyna et al. 2019). Ainda que observada heterogeneidade ambiental nos sítios de pastagens no conteúdo de água no solo, as características físicas e químicas do solo e os traços da vegetação são mais homogêneos que nos demais ecossistemas analisados, reforçando a necessidade de restauração dessas áreas como fonte potencial de serviços ecossistêmicos como produtividade (Gough et al. 2019), provisão de habitat (Macedo et al. 2020) e diversidade biológica (Baer et al. 2019).

## 1.5 CONCLUSÕES

Importantes gradientes relacionados ao conteúdo de água e características físicas e químicas do solo foram relevantes para caracterização dos ecossistemas de cerrado s.s., pastagem e vereda. Embora solos de cerrado tenham apresentado menores médias de umidade que pastagens a 15 e 30 cm de profundidade, a retenção de água nas pastagens pode ser resultado do impacto das gramíneas invasoras, que podem reduzir a infiltração e aumentar o escoamento lateral. As veredas, com maiores médias de umidade do solo, mantiveram esses níveis constantes mesmo durante a estação seca, porém a variação destes níveis entre os pontos de amostragem indicam que a manutenção da água na superfície do solo é concentrada em microambientes, e não em toda a extensão destas veredas.

Os gradientes espaciais de umidade e os componentes da vegetação foram fatores relevantes de heterogeneidade nas veredas, enquanto as características químicas do solo foram agentes importantes nos três ecossistemas. Sob o aspecto das características químicas do solo, microambientes distintos foram observados entre os componentes da vegetação. Diferenças significativas foram observadas tanto entre componentes nativos, quanto entre componentes nativos e a espécie exótica *Pinus caribaea*. As propriedades dos microambientes formados sob a copa do pinheiro foram diferentes em cada ecossistema, com características contrastantes principalmente entre cerrado s.s. e pastagem.

Em veredas, microambientes associados às agressivas *P. caribaea* e *Trembleya parviflora* apresentaram características distintas, enquanto a primeira parece mais associada a solos bem drenados, a segunda apresenta padrões semelhantes às áreas abertas (estrato herbáceo) e solos de menor fertilidade. A escala de observação da heterogeneidade ambiental promovida pelos componentes da vegetação mostrou-se relevante para compreender o papel dos componentes da vegetação do cerrado s.s., um indicativo da complexidade destes ecossistemas. As veredas, no entanto, apresentaram importante heterogeneidade ambiental em todas as escalas de observação e nos aspectos analisados, exceto na sazonalidade da umidade do solo.

Os resultados deste estudo indicam que a paisagem na qual os fragmentos analisados estão inseridos é um ecossistema multifuncional, com fragmentos de cerrado e vereda cumprindo importantes papéis hidrológicos que podem ser comprometidos por impactos ambientais. Os traços gerais da vegetação são importantes preditores de heterogeneidade

ambiental e apresentam caminhos para compreensão de causas, efeitos e medidas de controle de processos de invasão biológica.

## REFERÊNCIAS

- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, Moraes G, Leonardo J, Sparovek G (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol Z* 22.6:711-728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>
- Anderson, MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol*, 26.1:32-46. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x>
- Aponte C, García LV, Maranon T (2012) Tree species effect on litter decomposition and nutrient release in mediterranean oak forests changes over time. *Ecosyst* 15.7:1204-1218. <https://doi.org/10.1007/s10021-012-9577-4>
- Arantes CS, Vale VS, Oliveira AP, Prado Júnior JA, Lopes SF, Schiavini I (2014) Forest species colonizing cerrado open areas: distance and area effects on the nucleation process. *Braz J Bot* 37(2):143-150. <https://doi.org/10.1007/s40415-014-0051-8>
- Araujo GMA, Barbosa AAA; Arantes AAA, Amaral A (2002) Composição florística de veredas no Município de Uberlândia, MG. *Rev Bras de Bot* 25.4:475-493. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042002012000012>
- Baer SG, Adams T, Scott DA, Blair JM, Collins SL (2019). Soil heterogeneity increases plant diversity after twenty years of manipulation during grassland restoration. *Ecol Appl* 29.7: Forthcoming. <https://doi.org/10.1002/eap.2014>
- Baumgratz, JFA, Souza MLD (2007). Melastomataceae na Reserva Ecológica de Macaé de Cima, Nova Friburgo, Rio de Janeiro, Brasil. II-Leandra (Miconieae). *Rodriguésia* 62.3:629-662. <http://dx.doi.org/10.1590/2175-7860201162311>
- Bijos NR, Eugênio CUO, Mello TRB, Souza GF, Munhoz CBR (2017) Plant species composition, richness, and diversity in the palm swamps (veredas) of Central Brazil. *Flora* 236:94-99. <http://dx.doi.org/10.1016/j.flora.2017.10.002>
- Bond WJ (2010) Do nutrient-poor soils inhibit development of forests? A nutrient stock analysis. *Plant and Soil* 334.1-2: 47-60. <https://doi.org/10.1007%2Fs11104-010-0440-0>
- Brandão M, Carvalho PG; Baruqui FM (1991) Veredas: uma abordagem integrada. *Daphne*, 1.3:10-14, 1991.
- Brasil (1997) Da Política Nacional de Recursos Hídricos. 8 de janeiro de 1997. Seção I.
- Breiman, L (2002), “Manual On Setting Up, Using, And Understanding Random Forests V3.1”, [https://www.stat.berkeley.edu/~breiman/Using\\_random\\_forests\\_V3.1.pdf](https://www.stat.berkeley.edu/~breiman/Using_random_forests_V3.1.pdf).

- Brevik EC, Thomas EF, Andreas L (2006) Soil electrical conductivity as a function of soil water content and implications for soil mapping. *Precision Agric* 7.6:393-404. <https://doi.org/10.1007/s11119-006-9021-x>
- CABI (2019) *Pinus caribaea*. In: Invasive Species Compendium. Wallingford, UK: CAB International. <https://www.cabi.org/isc/datasheet/41573#DE11C3C4-355E-4D90-AB55-ECB4A9A8F7DE>. Accessed 12 November 2019.
- Campos AB, Cedro DAB, Tejerina-Garro FL, Bayer M, Carneiro GT (2013) Spatial distribution of tropical wetlands in Central Brazil as influenced by geological and geomorphological settings. *J South Am Earth Sci* 46:161-169. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2011.12.001>
- Cava, M. G., Pilon, N. A., Ribeiro, M. C., & Durigan, G. (2018). Abandoned pastures cannot spontaneously recover the attributes of old-growth savannas. *Journal of applied ecology*, 55.3:1164-1172. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13046>
- Chaneton EJ, Perelman SB, Omacini M, León, RJ (2002) Grazing, environmental heterogeneity, and alien plant invasions in temperate Pampa grasslands. *Biological Invasions* 4.1-2: 7-24. <https://doi.org/10.1023/A:1020536728448>
- Chen D, Ali A, Yong XH, Lin CG, Niu XH, Cai AM et al. (2019) A multi-species comparison of selective placement patterns of ramets in invasive alien and native clonal plants to light, soil nutrient and water heterogeneity. *Sci Total Environ* 657:1568-1577. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.12.099>
- Cutler DR et al. (2007) Random forests for classification in ecology. *Ecol* 88.11:2783-2792. <https://doi.org/10.1890/07-0539.1>
- Dionizio EA, Costa MH (2019) Influence of Land Use and Land Cover on Hydraulic and Physical Soil Properties at the Cerrado Agricultural Frontier. *Agri* 9.1:24. <https://doi.org/10.3390/agriculture9010024>
- Duratex. In: Plano de manejo florestal: versão pública. 2012. Available from: [http://www.duratex.com.br/pt/Download/Plano\\_de\\_Manejo\\_Florestal\\_Versao\\_Publica\\_2012.pdf](http://www.duratex.com.br/pt/Download/Plano_de_Manejo_Florestal_Versao_Publica_2012.pdf)
- Ferreira GA, Melo C (2016) Artificial roosts as seed dispersal nuclei in a cerrado area in Triângulo Mineiro, Brazil. *Biosci J* 32(2). <https://doi.org/10.14393/BJ-v32n2a2016-30051>
- Ferreira J, Pardini R, Metzger JP, Fonseca CR, Pompeu PS, Sparovek G, Louzada J (2012) Towards environmentally sustainable agriculture in Brazil: challenges and

- opportunities for applied ecological research. *J Appl Ecol* 49:535–541. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02145.x>
- Giotto AC (2015) Colonização de *Trembleya parviflora* em áreas úmidas no Distrito Federal. Tese, Universidade Federal de Brasília
- Gotelli NJ, Ellison AM (2011) Princípios de Estatística em Ecologia. Editora Artmed: Porto Alegre.
- Gough CM et al. (2019) High rates of primary production in structurally complex forests. *Ecol* (2019): 100.10: Forthcoming. <https://doi.org/10.1002/ecy.2864>
- Guo Q (2015) No consistent small-scale native–exotic relationships. *Plant Ecol*, 216.9:1225-1230, 2015. <https://doi.org/10.1007/s11258-015-0503-7>
- Haridasan M (2000) Nutrição mineral de plantas nativas do cerrado. *Rev Bras Fisiol Veg* 12(1):54-64.
- Hinojo-Hinojo C, Castellanos AE, Huxman T, Rodriguez JC, Vargas R, Romo-León JR, Biederman JA (2019). Native shrubland and managed buffelgrass savanna in drylands: Implications for ecosystem carbon and water fluxes. *Agr Forest Meteorol* 268:269-278. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.01.030>
- Hoffmann WA, Haridasan M (2008) The invasive grass, *Melinis minutiflora*, inhibits tree regeneration in a Neotropical savanna. *Austral Ecol* 33.1:29-36. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2007.01787.x>
- Hunke P, Roller R, Zeilhofer P, Schröder B, Mueller EN (2015) Soil changes under different land-uses in the Cerrado of Mato Grosso, Brazil. *Geoderma Reg* 4:31-43. <https://doi.org/10.1016/j.geodrs.2014.12.001>
- Jakobsson S, Plue J, Cousins SA, Lindborg R (2019) Exploring the effects of pasture trees on plant community patterns. *J Veg Sci*, 30.5:809-820. <https://doi.org/10.1111/jvs.12771>
- Jeschke JM et al. (2014). Defining the impact of non-native species. *Conserv Biol* 28.5:1188-1194. <https://doi.org/10.1111/cobi.12299>
- Kuebbing SE, Nuñez MA, Simberloff D (2013) Current mismatch between research and conservation efforts: the need to study co-occurring invasive plant species. *Biol Conserv* 160:121-129. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.01.009>
- Kulmatiski A, Adler PB, Foley KM (2019) Hydrologic niches explain species coexistence and abundance in a shrub-steppe system. *J Ecol*. Forthcoming <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13324>

- Lahsen M, Bustamante MM, Dalla-Nora EL (2016) Undervaluing and overexploiting the Brazilian Cerrado at our peril. *Environ Sci Policy Sustain Dev*, 58.6:4-15. <http://dx.doi.org/10.1080/00139157.2016.1229537>
- Li W, Bai Z, Jin C, Zhang X, Guan D, Wang A, Yuan F et al. (2017) The influence of tree species on small scale spatial heterogeneity of soil respiration in a temperate mixed forest. *Sci Total Environ* 59:242-248. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.02.229>
- Lilienfein J, Wilcke W, Ayarza MA, Vilela L, Lima SC, Zech W (2000) Soil acidification in *Pinus caribaea* forests on Brazilian savanna Oxisols. *For Ecol Mgmt* 128.3:147±157. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00143-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00143-7)
- Macedo R, Audino LD, Korasaki V, Louzada J (2020) Conversion of Cerrado savannas into exotic pastures: The relative importance of vegetation and food resources for dung beetle assemblages. *Agr Ecosyst Environ* 288: Forthcoming <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106709>
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz FA (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol Appl* 10.3:689-710. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[0689:BICEGC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0689:BICEGC]2.0.CO;2)
- Mahla N, Mlambo D. (2019) Influence of two co-occurring invasive plant species on resident woody species and surface soil properties in Chipinge Safari Area, Zimbabwe. *Trop Ecol*, 60.1:129-139. <https://doi.org/10.1007/s42965-019-00016-1>
- Martinez-Almoyna C et al. (2019) Multi-trophic  $\beta$ -diversity mediates the effect of environmental gradients on the turnover of multiple ecosystem functions. *Funct Ecol* 33:2053–2064. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13393>
- Matsuzaki SS et al. (2019) Role of wetlands in mitigating the trade-off between crop production and water quality in agricultural landscapes. *Ecosphere* 10.11. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2918>
- McCune B; Grace JB (2002) Analysis of Ecological Communities. 3rd ed. Gleneden Beach: Oregon.
- McLaughlin DL, Cohen MJ (2013) Realizing ecosystem services: wetland hydrologic function along a gradient of ecosystem condition. *Ecol Appl* 23.7:1619-1631. <https://doi.org/10.1890/12-1489.1>
- Meirelles ML, Guimarães AJM, Oliveira RC, Araújo GM, Ribeiro JF (2004) Impactos sobre o estrato herbáceo de Áreas Úmidas do Cerrado. In: Aguiar LMS, Camargo AJA (eds) *Ecologia e Caracterização*, Embrapa Informação Tecnológica, Brasília, pp 41-69.

- Morais IL, Soares DM, Nascimento ART (2016) As áreas úmidas no contexto do Código Florestal e a invasão biológica em veredas. In: Santos FR (org.) Contextualizando o Cerrado Goiano: Entre questões socioeconômicas e socioespaciais e questões socioeducacionais e socioambientais, Editora CRV, Curitiba, pp 59-86.
- Morais VA, Ferreira GWD, Mello JM, Silva CA, Mello CR, Araújo EJG et al. (2019) Spatial distribution of soil carbon stocks in the Cerrado biome of Minas Gerais, Brazil. *Catena* Forthcoming. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2019.104285>
- Motard E, Dusz S, Geslin B, Akpa-Vinceslas M, Hignard C, Babiar, O et al. (2015) How invasion by *Ailanthus altissima* transforms soil and litter communities in a temperate forest ecosystem. *Biol Invasions* 17(6):1817-1832. <http://dx.doi.org/10.1007/s10530-014-0838-3>
- Nepstad DC et al. (1994) The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. *Nature* 372.6507: 666.
- Novák V, Kňava K (2012) The influence of stoniness and canopy properties on soil water content distribution: simulation of water movement in forest stony soil. *Eur J Forest Res* 131.6: 1727-1735. <https://doi.org/10.1007/s10342-011-0589-y>
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P et al. (2019). vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-6. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Oliveira GC, Araujo GM, Barbosa AAA (2009) Florística e zonação de espécies vegetais em veredas no Triângulo Mineiro, Brasil. *Rodriguésia*. 60(4):1077-1085. <https://doi.org/10.1590/2175-7860200960417>
- Oliveira RS, Bezerra L, Davidson EA, Pinto F, Klink CA, Nepstad DC, Moreira A (2005) Deep root function in soil water dynamics in cerrado savannas of central Brazil. *Funct Ecol* 19(4), 574-581. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.01003.x>
- Ouedraogo I, Defourny P, Vanclooster M (2019) Application of random forest regression and comparison of its performance to multiple linear regression in modeling groundwater nitrate concentration at the African continent scale. *Hydrogeol J* 27.3:1081-1098. <https://doi.org/10.1007/s10040-018-1900-5>
- Pickett STA, Cadenasso ML, Benning TL (2003) Biotic and abiotic variability as key determinants of savanna heterogeneity at multiple spatiotemporal scales. In: du Toit JT, Rogers KH, Biggs HC (eds) *The Kruger experience, ecology and management of savanna heterogeneity*. Island Press, Washington D.C., pp 22–40.

- Pinho Júnior GV, Nascimento ART, Valverde BT, Clemente LH (2015). Brazilian savanna re-establishment in a monoculture forest: diversity and environmental relations of native regenerating understory in *Pinus caribaea* Morelet. stands. J For Res 26(3):571-579. <https://doi.org/10.1007/s11676-015-0050-z>
- Porto KCN, Nunes YRF, Ribeiro LM (2018) The dynamics of recalcitrant seed banks of *Mauritia flexuosa* (Arecaceae) reveal adaptations to marsh microenvironments. Plant Ecol 219(2):199-207. <http://dx.doi.org/10.1007/s11258-017-0788-9>
- Ramos MVV, Curi N, Motta PEF, Vitorino ACT, Ferreira MM, Silva MLN (2006) Veredas do Triângulo Mineiro: solos, água e uso. Ciênc. Agrotec 30,2:283-293.
- Ratter JA, Ribeiro JF, Bridgewater S (1997) The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. Ann Bot 80(3), 223-230. <https://doi.org/10.1006/anbo.1997.0469>
- Reichardt K., Timm LC (2016) Alguns instrumentos utilizados em medidas da água no solo. In: Reichard K., Timm LC (eds) Água e sustentabilidade no sistema solo-planta-atmosfera, Manole, Barueri, pp.101-116.
- Ribeiro BT, Nascimento DC, Curi N, Guilherme LRG, Costa ETDS, Lopes G, Carneiro JP (2019) Assessment of Trace Element Contents in Soils and Water from Cerrado Wetlands, Triângulo Mineiro Region. Rev Bras de Cienc Solo, 43. <http://dx.doi.org/10.1590/18069657rbcs20180059>
- Ribeiro JF, Walter BMT (2008) As principais fitofisionomias do Bioma Cerrado. In: Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF (eds.) Cerrado Ecologia e Flora. Embrapa Cerrados, Planaltina, pp. 151-212.
- Rosolen V, De-Campos AB, Govone JS, Rocha C (2015) Contamination of wetland soils and floodplain sediments from agricultural activities in the Cerrado Biome (State of Minas Gerais, Brazil). Catena, 128:203-210. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2015.02.007>
- Sano EE, Rodrigues AA, Martins ES, Bettoli GM, Bustamante MM, Bezerra AS (2019) Cerrado ecoregions: A spatial framework to assess and prioritize Brazilian savanna environmental diversity for conservation. J Environ Manag 232:818-828. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.11.108>
- Santos FF, Munhoz CBR (2012) Diversidade de espécies herbáceo-arbustivas e zonação florística em uma vereda no Distrito Federal. Heringer 6.2:21-27.
- Santos HG, Jacomine PKT, Anjos LHC, Oliveira VA, Oliveira JB, Coelho MR et al. Sistema Brasileiro de Classificação de Solos. 2nd ed. Embrapa Solos: Brasília; 2006.

- Schymanski SJ, Sivapalan M, Roderick ML, Beringer J, Hutley LB (2008) An optimality-based model of the coupled soil moisture and root dynamics. *Hydrol Earth Syst Sci* 12.3:913-932. <https://doi.org/10.5194/hess-12-913-2008>
- Serrano, J.; Shahidian, S.; Silva, J. M. D.; Machado, E., & Carvalho, M. D. (2018) - Avaliação do efeito das árvores sobre a produtividade e sobre a qualidade da pastagem no ecossistema montado: estudo de caso. *Rev Cienc Agrár* 41.1:71-80. <https://doi.org/10.19084/RCA17200>
- Shawul AA, Chakma S, Melesse AM (2019) The response of water balance components to land cover change based on hydrologic modeling and partial least squares regression (PLSR) analysis in the Upper Awash Basin. *Journal of Hydrology: Regional Studies* 26:100640. <https://doi.org/10.1016/j.ejrh.2019.100640>
- Silva DM, Batalha MA (2008) Soil-vegetation relationships in cerrados under different fire frequencies. *Plant Soil* 311:87-96. <http://dx.doi.org/10.1007/s11104-008-9660-y>
- Simberloff D (2010) Invasions of plant communities-more of the same, something very different, or both?. *Am Midland Naturalist*, v. 163, n. 1, p. 220-233, 2010. <https://doi.org/10.1674/0003-0031-163.1.220>
- Simon MF, Proença C (2000) Phytogeographic patterns of Mimosa (Mimosoideae, Leguminosae) in the Cerrado biome of Brazil: an indicator genus of high-altitude centers of endemism? *Biol Conser* 96(3):279-296. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(00\)00085-9](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(00)00085-9)
- Soares DM, Nascimento, ART, Silva LC, Pinho-Junior, GV (2015) Natural regeneration and biological invasion by *Pinus caribaea* Morelet in two vereda sites: woody vegetation response. *Am J Plant Sci* 6.17:2708-2717. <http://dx.doi.org/10.4236/ajps.2015.617272>
- Soares DM; Nascimento ART; Silva LC, Oliveira CHE (2019) - Regeneração natural lenhosa e cobertura do solo em duas veredas no Triângulo Mineiro, MG. In: Francisco ALO (org.) *Botanica Aplicada* 2, Atena Editora, Ponta Grossa, pp 248-263. <https://doi.org/10.22533/at.ed.55119220121>
- Sousa RFD, Brasil EPF, Figueiredo CCD, Leandro WM (2015) Soil organic matter fractions in preserved and disturbed wetlands of the cerrado biome. *Rev Bras Ciênc Solo*, 39(1), 222-231. <http://dx.doi.org/10.1590/01000683rbcs20150048>
- Swaffer BA, Habner NL, Holland KL, Crosbie RS (2019) Applying Satellite-Derived Evapotranspiration Rates to Estimate the Impact of Vegetation on Regional Groundwater Flux. *Ecohydrology* 12.8:Forthcoming. <https://doi.org/10.1002/eco.2172>

- Teixeira PC, Donagemma GK, Fontana A, Teixeira,WG. Manual de métodos de análise de solo. 3rd ed. Embrapa Solos: Brasília; 2018.
- Trembleya*. In: Flora do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. 2019. Available from: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB9983>
- Van der Plas F, Allan E, Fischer M, Alt F, Arndt H, Binkenstein J et al. (2019). Towards the development of general rules describing landscape heterogeneity–multifunctionality relationships. *J Appl Ecol* 56(1):168-179. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13260>
- Van Kleunen M, Fischer M (2001). Adaptive evolution of plastic foraging responses in a clonal plant. *Ecol* 82(12):3309-3319. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[3309:AEOPFR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[3309:AEOPFR]2.0.CO;2)
- Vilà M, Espinar JL, Hejda M et al (2011) Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecol Lett* 14.7:702-708. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01628.x>
- Vilà M; Weiner J (2004) Are invasive plant species better competitors than native plant species? Evidence from pair-wise experiments. *Oikos* 105:229-238. <http://dx.doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12682.x>
- Villalobos-Vega R, Goldstein G, Haridasan M, Franco AC, Miralles-Wilhelm F, Scholz FG, Bucci SJ (2011) Leaf litter manipulations alter soil physicochemical properties and tree growth in a Neotropical savana. *Plant Soil*, 346.1-2:385-397. <https://doi.org/10.1007/s11104-011-0860-5>
- Wang H, Malcolm DC, Fletcher AM (1999) *Pinus caribaea* in China: introduction, genetic resources and future prospects. *For Ecol Mgmt*, 117.1:1-15. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00479-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00479-4)
- Wang S, Fu BJ, Gao GY, Yao XL, Zhou J (2012). Soil moisture and evapotranspiration of different land cover types in the Loess Plateau, China. *Hydrol Earth Syst Sci* 16:2883–2892. <https://doi.org/10.5194/hess-16-2883-2012>
- Wantzen KM, Couto EG, Mund EE, Amorim RS, Siqueira A, Tielbörger K, Seifan M (2012) Soil carbon stocks in stream-valley-ecosystems in the Brazilian Cerrado agroscape. *Agr Ecosyst Environ* 151:70-79. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.01.030>
- Waterloo MJ, Schellekens J, Bruijnzeel LA, Rawaqa TT (2007) Changes in catchment runoff after harvesting and burning of a *Pinus caribaea* plantation in Viti Levu, Fiji. *Forest Ecol Manag*, 251(1-2):31-44.. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.06.050>
- Witkowski ETF (1991) Effects of invasive alien acacias on nutrient cycling in the coastal lowlands of the *Cape fynbos*. *J App Ecol*, 28:1-15.

Zar JH (1999) Biostatistical analysis. Prentice-Hall, New Jersey.

## CAPÍTULO 2

**DISTRIBUIÇÃO DE ARTRÓPODES DE SERAPILHEIRA EM UMA PAISAGEM  
HETEROGÊNEA COM PONDO MOSAICOS ESPACIAIS E TEMPORAIS**

Uberlândia, MG  
Fevereiro – 2020

## RESUMO

O presente estudo teve como objetivo analisar a composição taxonômica e funcional de artrópodes de serapilheira em ecossistemas com diferentes níveis de antropização e complexidade estrutural da vegetação como os ecossistemas savânicos cerrado *sensu stricto* e vereda e os ambientes antropizados compostos por pastagens abandonadas e plantio de *Eucalyptus* sp.. E, através disso, buscar compreender como estes diferentes componentes da paisagem impactam a distribuição espacial e sazonal destes organismos. A pesquisa foi realizada em 12 sítios de uma fazenda produtora de *Eucalyptus* sp. no Triângulo Mineiro, estado de Minas Gerais, Brasil. A paisagem está inserida no domínio do bioma Cerrado e, dos 12 sítios, três foram compostos por fragmentos de cerrado s.s., três por pastagens abandonadas, três por veredas e, adjacente a um dos sítios de cada ecossistema, um de plantio de *Eucalyptus* sp.. A coleta de artrópodes de serapilheira ocorreu por meio de armadilhas *pitfall* nas estações seca e chuvosa. Os indivíduos coletados foram identificados em nível de família e categorizados quanto à função trófica exercida e tamanho corporal. O padrão geral observado foi de elevada riqueza taxonômica, mas com dominância de poucos grupos. Na estação chuvosa foram encontrados maiores valores de abundância, riqueza de grupos taxonômicos e riqueza de grupos funcionais em cerrado s.s. e plantio de *Eucalyptus* sp.. Já na estação seca, foram observados maiores valores de abundância em pastagens em relação ao cerrado s.s. e maiores valores de riqueza de grupos funcionais nas pastagens e vereda. No entanto, uma elevada redundância funcional e reduzida presença de grupos taxonômicos que dependem diretamente da vegetação foram observadas nos ambientes antropizados. Além disso, diferentes composições taxonômicas e funcionais de artrópodes nos ecossistemas de cerrado s.s. e vereda e os padrões sazonais observados demonstram a importância destes ecossistemas savânicos na paisagem pelo elevado potencial de conservação e complementariedade da composição destas comunidades no espaço e no tempo.

**Palavras-chave:** Paisagens multifuncionais, sazonalidade, savanas, áreas úmidas, diversidade funcional

## ABSTRACT

This study analyzed the functional and taxonomic composition of plant litter arthropods in ecosystems with varying levels of anthropization and vegetation structural complexity, such as the savannic ecosystems *cerrado sensu stricto* and *vereda* as well as the anthropized environments consisting of abandoned pastures and *Eucalyptus* sp. plantations. This way, it also aimed at understanding how those different landscape components may impact spatial and seasonal distribution of such organisms. The research was conducted in 12 sites in a *Eucalyptus* sp. farm in the Triângulo Mineiro region (State of Minas Gerais, Brazil). The landscape is part of the *Cerrado* biome and, of those 12 sites, 3 consisted of *cerrado* s.s., consisted of abandoned pastures, 3 consisted of *veredas* and adjacent to one of the sites of each ecosystem, there was an eucalypt plantation site. Litter arthropods were collected by means of pitfall traps during the wet and dry season. The specimens collected were identified in terms of their family and categorized in terms of the trophic function they play as well as their body size. The general pattern observed was one of high taxonomic richness – with a dominance of few groups, though. The greatest abundance values, taxonomic richness and richness in terms of functional groups were found during the rainy season in the *cerrado* s.s. and eucalypt plantation. During the dry season, in its turn, greater values of abundance were observed in pastures (compared to the *cerrado* s.s) and greater values of richness of functional groups in pastures and *vereda*. However, a high functional redundancy and a smaller presence of those taxonomic groups that depend directly on the vegetation was observed in the anthropized environments. Moreover, different functional and taxonomic compositions of arthropods in the *cerrado* s.s. and *vereda*, as well as the seasonal patterns observed, demonstrate the importance that such savanna ecosystems have in the landscape, due to the high potential for conservation and the composition complementarity of those communities in time and space.

**Keyword:** Multifunctional landscapes, seasonality, savannas, wetlands, functional diversity.

## 2.1 INTRODUÇÃO

Diante do atual cenário de perda global de espécies, a fragmentação, a perda de habitat e os processos de invasão biológica estão entre os maiores desafios para a conservação da biodiversidade (Primack and Rodrigues 2001, Mackenzie et al. 2001). Impactos diretos e indiretos que afetam as comunidades podem gerar importantes perdas, sobretudo em ecossistemas que apresentam alto endemismo. Como condutores destes impactos, as características de uso do solo estão entre os mais relevantes, sobretudo a conversão de áreas nativas em monoculturas, pastagens e silvicultura (Chaudhary et al. 2018; Seibold et al. 2019).

Com o objetivo de manutenção da biodiversidade e das funções ecológicas de ecossistemas naturais, áreas contínuas e extensas são frequentemente consideradas mais efetivas. Apesar disso, o estabelecimento de unidades de conservação com este propósito nem sempre atinge a distribuição e as áreas necessárias para contemplar satisfatoriamente as espécies vulneráveis ou ecossistemas de elevado valor para conservação (Françoso et al. 2015; Oliveira et al. 2019). Neste sentido, fragmentos menores de ecossistemas naturais em paisagens antropizadas podem exercer importante papel na disponibilização de habitat e serviços ecológicos. Apesar de subestimados, estes fragmentos podem apresentar uma elevada funcionalidade por unidade de área e apresentar altos valores de riqueza taxonômica e funcional (Farah et al. 2017; Valdés et al. 2019).

Com o rápido avanço da monocultura e da pecuária em larga escala e altamente mecanizada no domínio do bioma Cerrado, sobretudo na região sudeste do Brasil, são relatadas expressivas taxas de perda de cobertura nativa, introdução de espécies e alterações químicas e físicas do solo (Rosolen et al. 2015; Soares et al. 2015; Lahsen et al. 2016; Morais et al. 2016; Araujo et al. 2019; Sano et al. 2019). Somada a isso, a baixa proteção de áreas deste bioma por unidades de conservação destaca a necessidade de compreender os padrões de diversidade deste *hotspot* de conservação para orientar políticas e práticas que objetivem maximizar o desenvolvimento sustentável e preservar suas múltiplas funções ecossistêmicas (Ratter et al. 1997; Ferreira et al. 2012; Sano et al. 2019).

Com aproximadamente 40% dos remanescentes de Cerrado situados em propriedades privadas, compondo principalmente áreas de Reserva Legal (RL) e Áreas de Preservação Permanente (APP), parte considerável da diversidade biológica e de funções ecossistêmicas deste bioma estão abrigadas em fragmentos de paisagens dominadas por espécies cultivadas

(Ferreira et al. 2012). Dessa forma, padrões e processos ecológicos precisam ser compreendidos também neste contexto, pois o funcionamento de paisagens complexas não se dá pela simples soma das funções de seus componentes, já que estes são afetados pelas características do entorno (Manning et al. 2018; Seibold et al. 2019).

Das diversas fitofisionomias do bioma Cerrado, os ambientes savânicos são caracterizados por elevada diversidade e heterogeneidade da vegetação. O cerrado *sensu stricto* é associado à solos ácidos, profundos e bem drenados, enquanto veredas são áreas úmidas condicionadas ao afloramento do lençol freático (Haridasan 2000; Araujo et al. 2002; Scholz et al. 2002; Ribeiro and Walter 2008; Ramos et al. 2014; Borghetti et al. 2019). De modo geral, a estrutura da vegetação destes ambientes é composta basicamente por uma matriz de estrato herbáceo e espécies lenhosas dispersas sem a formação de um dossel fechado contínuo (Ribeiro and Walter 2008; Borghetti et al. 2019).

A funcionalidade de sistemas naturais está positivamente relacionada à complexidade da estrutura da sua vegetação, sobretudo da diversidade de traços funcionais em escalas locais e de paisagem. Ecossistemas mais heterogêneos assim como paisagens mais heterogêneas, são mais propensas a apresentar elevados níveis de diversidade e multifuncionalidade. Assim, atividades antrópicas que causam homogeneização da vegetação tendem a reduzir a manutenção dos processos ecossistêmicos (Hautier et al. 2017) tanto pela ótica da qualidade das funções ecossistêmicas quanto da capacidade de fornecimento de serviços ecossistêmicos (Manning et al. 2018).

Neste contexto, maiores níveis de complexidade da estrutura da vegetação podem ser, por exemplo, um importante indicador de elevada produtividade primária (Gough et al. 2019) que, por sua vez, pode refletir na riqueza de espécies de diferentes grupos funcionais de artrópodes (Siemann, 1998; Wimp et al. 2010). Mais até do que a mudança em recursos alimentares, a conversão dos remanescentes de cerrado s.s. em formações vegetais mais simples pode afetar assembleias de artrópodes, muito possivelmente devido às mudanças na estrutura da vegetação como a perda de complexidade no estrato herbáceo e no dossel (Macedo et al. 2020).

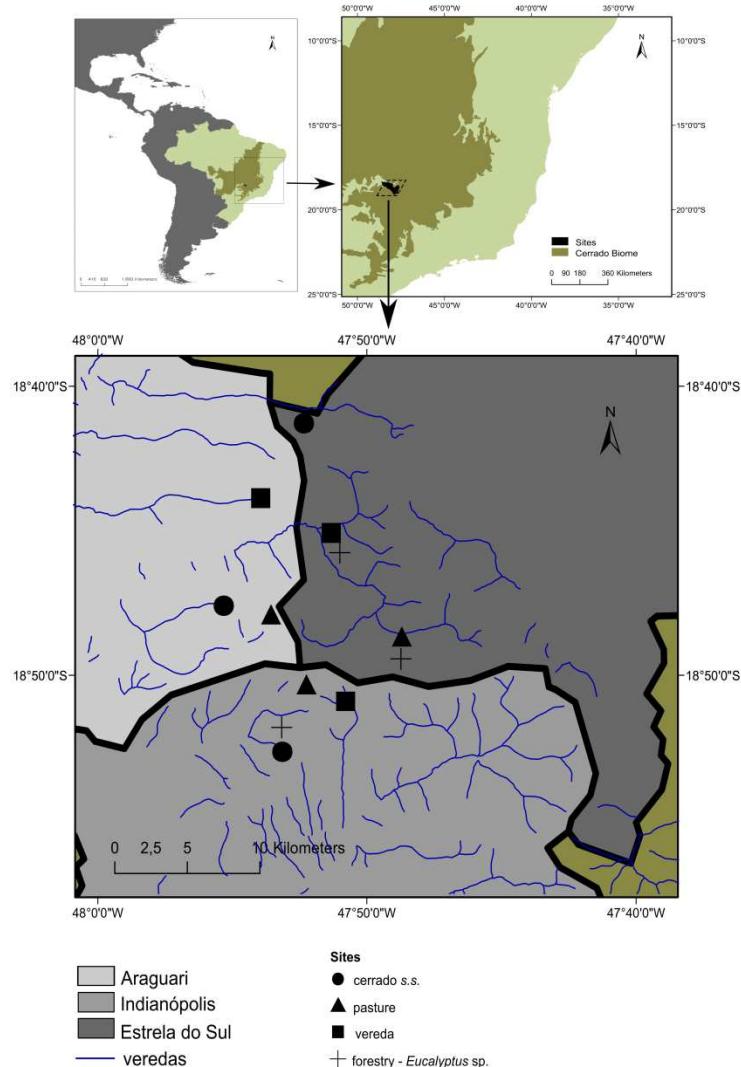
Com o declínio generalizado de abundância e diversidade de artrópodes, cada vez mais inseridos em paisagens dominadas por monocultura (Seibold et al. 2019), compreender o potencial de conservação dos diferentes componentes dessas paisagens, inclusive aqueles intensamente antropizados, é importante para identificar ambientes de maior relevância para a manutenção dos grupos taxonômicos e funcionais destas comunidades. Diante disso, este estudo busca responder as seguintes questões: (1) Em uma paisagem multifuncional, como as

comunidades de artrópodes podem estar distribuídas no tempo e no espaço? (2) Como elementos da diversidade e a composição dessas comunidades podem indicar condições ambientais em diferentes coberturas do solo? Assim, o presente estudo tem como objetivo analisar a composição taxonômica e funcional de artrópodes de serapilheira em ecossistemas com diferentes níveis de antropização e complexidade estrutural, sendo eles: cerrado *s.s.*, pastagem abandonada, vereda e plantio de *Eucalyptus* sp.. E, através disso, buscar compreender como estes diferentes componentes da paisagem impactam a distribuição espacial e sazonal destes organismos.

## 2.2 MATERIAL E MÉTODOS

### 2.2.1 Áreas de estudo

O presente estudo foi realizado em 12 sítios em uma fazenda destinada a atividades de silvicultura no Triângulo Mineiro, estado de Minas Gerais, Brasil (descrição detalhada no Capítulo 1). A paisagem está inserida no domínio do bioma Cerrado e, dos 12 sítios, três foram compostos por fragmentos de cerrado *sensu stricto*, três por pastagens abandonadas, três por veredas e, adjacente a um dos sítios de cada ecossistema, um plantio de eucalipto (Fig. 2.1).



**Fig. 2. 1** Localização dos sítios de amostragem em uma fazenda produtora eucalipto, região do Triângulo Mineiro, Brasil, no domínio do bioma Cerrado. Fonte: IBGE (2004) e Instituto Prístino (2015). Datum WGS84. Danúbia M. Soares (org.).

## 2.2.2 Coleta de dados

A amostragem ocorreu em pontos de diferentes componentes da vegetação, de acordo com os traços predominantes nos ecossistemas. No cerrado *s.s.* foram considerados três componentes: estrato herbáceo (HS), espécies lenhosas nativas e a espécie invasora *Pinus caribaea*. Nas pastagens, apenas dois componentes: HS e *P. caribaea*, ambos compostos por espécies exóticas. Nas veredas, além dos componentes considerados no cerrado *s.s.*, a espécie dominante na regeneração e associada a ambientes perturbados (Soares et al. 2019), *Trembleya parviflora*, também foi considerada. Já nas áreas de silvicultura, apenas pontos aleatórios foram distribuídos devido à homogeneidade da vegetação. Desse modo a amostragem foi composta por seis pontos por componente da vegetação em cada sítio, totalizando 180 pontos amostrais.

Para análise da distribuição da comunidade de artrópodes de serapilheira foram utilizadas armadilhas de queda (*pitfalls*) em cada ponto amostral. As armadilhas foram feitas utilizando copos descartáveis transparentes de 500 ml e cobertura de garrafas pet (padronizadas) suspensas à aproximadamente 15 cm do solo por um suporte de arame. Foram realizadas duas coletas em cada ponto, uma na estação chuvosa e outra na estação seca, exceto nas áreas de silvicultura, onde as coletas foram realizadas apenas na estação chuvosa devido a restrições de acesso de pesquisadores à fazenda durante a maior parte da estação seca no período de vigência da pesquisa.

Em cada coleta, as armadilhas permaneceram por sete dias no campo e após esse período o material coletado foi conservado em álcool a 70% (Pompermaier et al. 2020), transferido em potes com a identificação dos pontos e da estação de coleta e levados para o Laboratório de Restauração Ecológica (LARE), Instituto de Biologia da Universidade Federal de Uberlândia. Os artrópodes com tamanho corporal superior à 1 mm foram identificados, sempre que possível, em nível de família. Grupos com elevada frequência e abundância e/ou com características funcionais divergentes da maior parte dos componentes de sua família foram identificados em nível de subfamília. Os insetos em estágio de larva foram agrupados de acordo com a ordem a que pertenciam. A classificação e a grafia dos grupos taxonômicos foi conferida através do Sistema de Informação Sobre a Biodiversidade Brasileira (SiBBr, 2019) e do Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil (CTFB, 2019).

Os indivíduos identificados foram categorizados em: onívoros grandes, médios e pequenos, predadores grandes, médios e pequenos, detritívoros grandes, médios e pequenos, herbívoros grandes, médios e pequenos. Além dessas categorias, alguns grupos de indivíduos

também foram classificados em grupos especiais como: necrófagos/coprófagos, herbívoros sugadores de seiva, hematófagos, polinizadores/nectarívoros e xilófagos. As categorias grande, médio e pequeno foram estabelecidas após identificação taxonômica de amostras aleatórias e elaboração de curva de rarefação (Colwell et al. 2012), que verificou a suficiência amostral com aproximadamente 20 amostras. Para vinte amostras, foram medidos todos os indivíduos do primeiro ao último segmento do corpo e, para cada categoria (onívoros, predadores, detritívoros e herbívoros), foram considerados médios aqueles que possuíam tamanho do corpo correspondente ao intervalo de 50% (segundo e terceiro quartis) dos dados amostrados para a categoria, grandes e pequenos, todos os que se enquadram acima e abaixo, respectivamente, desse intervalo. A determinação da categoria relativa à guilda alimentar ocorreu por meio de extensivas pesquisas na literatura (Rzanny and Voigt, 2012).

### **2.2.3 Análise dos dados**

Todas as análises estatísticas foram efetuadas utilizando o software R (versão 3.5.0; R Core Team, 2018). Para análise dos pressupostos dos testes paramétricos foi utilizado o teste Shapiro-Wilk, para normalidade, e teste de Bartlett, para a homocedasticidade, ambos com probabilidade de confiança de 95%. Além disso, também foram realizadas análises gráficas da distribuição dos resíduos.

Para análise da suficiência amostral foram utilizados os estimadores Chao 1, ACE, Jackknife 1, Jackknife 2 e Bootstrap e curvas de rarefação por permutação dos dados de número de indivíduos por riqueza de grupos taxonômicos (Colwell et al. 2012). A frequência das famílias foi obtida pela porcentagem de presença em relação ao número total de amostras.

Para os dados paramétricos, comparações das médias de abundância, riqueza de grupos taxonômicos e riqueza de grupos funcionais entre diferentes ecossistemas foram realizadas por meio de ANOVA simples, selecionando aleatoriamente 36 pontos de cada ecossistema em que a amostragem superava esse número, igualando o n amostral dos ecossistemas. Para dados não paramétricos em que transformações dos dados não surtiram o efeito desejado, foi utilizado o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis e teste *a posteriori* de Nemenyi do pacote PMCMR (Pohlert 2014). A relação entre a riqueza de grupos taxonômicos e a riqueza de grupos funcionais foi analisada por meio de regressão linear simples (Gotelli and Ellison, 2011).

Para comparar a composição taxonômica e funcional da comunidade de artrópodes foram empregadas análise de agrupamento pelo método Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (da sigla em inglês NMDS) através da função “metaMDS” do pacote vegan (Oksanen et al. 2019), utilizando o índice de dissimilaridade “Bray-Curtis”. Para os dados de riqueza taxonômica foram excluídos os grupos com baixa abundância (Knob et al. 2013) considerando o nível de corte de cinco indivíduos. O ajuste das variáveis ambientais foi realizado por meio da função “envfit”, a significância dos agrupamentos foi testada por meio de PERMANOVA (Anderson, 2001) através da função “adonis” e comparação multinível pareada, função “pairwise.adonis” do pacote pairwiseAdonis (Martinez, 2019).

## 2.3 RESULTADOS

Foram identificados 78.063 indivíduos pertencentes a seis classes, 22 ordens e 107 famílias (Table 2.1). Os estimadores de riqueza para famílias variaram entre 122 (Bootstrap) a 138 (Jackknife 2), indicando que o esforço amostral representou entre 77,5 a 87,7% da riqueza total. As ordens mais representativas foram Hemiptera com 21 famílias, Coleoptera, com 19 famílias, e Aranae, com 16 famílias. Apesar da riqueza, a dominância de poucas famílias foi característica nestes ambientes. As três famílias mais dominantes, Hypogastruridae (Collembola), Formicidae (Hymenoptera) e Nitidulidae (Coleoptera) representam aproximadamente 75% dos indivíduos amostrados.

**Table 2. 1** Composição de artrópodes de serapilheira nos ecossistemas de cerrado s.s., pastagem e vereda (durante a estação chuvosa e a estação seca) e áreas de plantio de *Eucalyptus* sp., forestry (durante a estação chuvosa). Os símbolos indicam: presença do grupo taxonômico (■), ausência do grupo taxonômico (--) e ausência de dados (Ø).

Taxa	cerrado s.s.		pasture		vereda		forestry	
	Wet	Dry	Wet	Dry	Wet	Dry	Wet	Dry
<b>ARACHNIDA</b>								
Acari								
Ixodidae	■	■	--	■	■	--	--	Ø
Others	■	■	--	■	■	■	--	Ø
Araneae								
Actinopodidae	--	■	--	--	--	--	--	Ø
Anyphaenidae	--	■	--	--	--	■	--	Ø
Araneidae	■	■	■	■	■	■	■	Ø
Caponiidae	■	--	--	■	■	■	■	Ø
Ctenidae	■	■	■	■	■	■	■	Ø
Deinopidae	--	--	--	--	--	--	■	Ø
Lycosidae	■	■	■	■	■	■	■	Ø
Miturgidae	■	--	--	--	--	■	■	Ø
Oxyopidae	--	--	--	--	■	--	■	Ø
Pisauridae	■	--	--	--	■	--	--	Ø
Salticidae	■	■	■	■	■	■	■	Ø
Scytodidae	--	■	--	■	--	--	--	Ø
Sicariidae	--	■	--	--	--	■	--	Ø
Sparassidae	--	--	--	--	--	■	■	Ø
Theraphosidae	■	■	■	■	■	■	--	Ø
Thomisidae	■	--	--	--	■	--	■	Ø
Opiliones								
Gonyleptidae	■	■	■	■	--	■	--	Ø
Pseudoscorpiones								
Atemnidae	■	■	--	--	--	--	--	Ø
Bochicidae	■	--	--	--	■	■	--	Ø
Scorpiones								
Buthidae	■	■	■	■	■	■	■	Ø
<b>CHILOPODA</b>								
Geophilomorpha								
Geophilidae	--	--	--	--	■	--	--	Ø

Continue on the next page

Table 1 (continued)

<b>COLLEMBOLA</b>								
Entomobryomorpha								
Collembola (unidentified)	■	■	■	■	■	■	■	Ø
Entomobryidae	■	■	■	■	■	■	■	Ø
Isotomidae	■	■	■	—	■	■	■	Ø
Paronellidae	—	—	—	—	■	—	—	Ø
Poduromorpha								
Brachystomellidae	■	■	■	—	■	■	■	Ø
Hypogastruridae	■	■	■	■	■	■	■	Ø
Neanuridae	—	■	■	—	■	■	■	Ø
Onychiuridae	—	—	—	—	—	■	—	Ø
Symplypleona								
Arrhopalitidae	—	—	■	—	—	■	—	Ø
Bourletiellidae	—	■	—	■	■	—	—	Ø
Dicyrtomidae	—	—	■	—	■	■	—	Ø
Katiannidae	■	■	■	■	■	■	■	Ø
Sminthuridae	■	■	■	■	■	■	■	Ø
<b>CRUSTACEA</b>								
Isopoda								
Oniscidea	■	■	—	—	—	—	■	Ø
<b>DIPLOPODA</b>								
Spirobolida								
Rhinocricidae	—	■	■	■	■	—	—	Ø
<b>INSECTA</b>								
Blattaria								
Blaberidae	—	■	—	■	—	—	—	Ø
Blattidae	■	■	■	■	■	■	■	Ø
Ectobiidae	■	■	■	■	■	■	■	Ø
Termitidae	■	■	■	■	■	■	■	Ø
Coleoptera								
Bostrichidae								
Lyctinae	■	—	■	—	■	—	—	Ø
Brentidae	—	—	—	■	—	—	—	Ø
Buprestidae	■	—	—	—	—	—	—	Ø
Cantharidae	—	—	■	—	■	—	—	Ø
Carabidae								
Cicindelinae	—	■	■	—	—	—	—	Ø
Others	■	—	■	■	■	—	■	Ø
Cerambycidae	—	—	—	■	■	—	—	Ø
Chrysomelidae	■	—	■	—	■	■	■	Ø
Coccinellidae	■	—	—	—	■	—	—	Ø
Curculionidae								
Scolytinae	■	■	■	■	■	■	■	Ø
Others	■	■	■	■	■	■	■	Ø
Elateridae	—	—	—	—	—	—	■	Ø
Hydrophilidae	■	■	■	■	■	—	—	Ø
Lycidae	■	—	—	—	—	—	—	Ø
Meloidae	■	—	—	—	—	—	—	Ø
Nitidulidae	■	■	■	■	■	■	■	Ø
Passalidae	■	—	—	—	—	—	—	Ø
Scarabaeidae	■	■	■	■	■	■	■	Ø
Silphidae	■	—	■	—	■	—	—	Ø
Staphylinidae								
Scydmaeninae	■	■	■	■	■	■	■	Ø
Others	■	■	■	■	■	■	■	Ø
Tenebrionidae	■	■	■	■	■	■	■	Ø
Alleculinae	—	■	■	■	—	■	—	Ø
Lagriinae	■	—	—	■	■	—	—	Ø

Continue on the next page

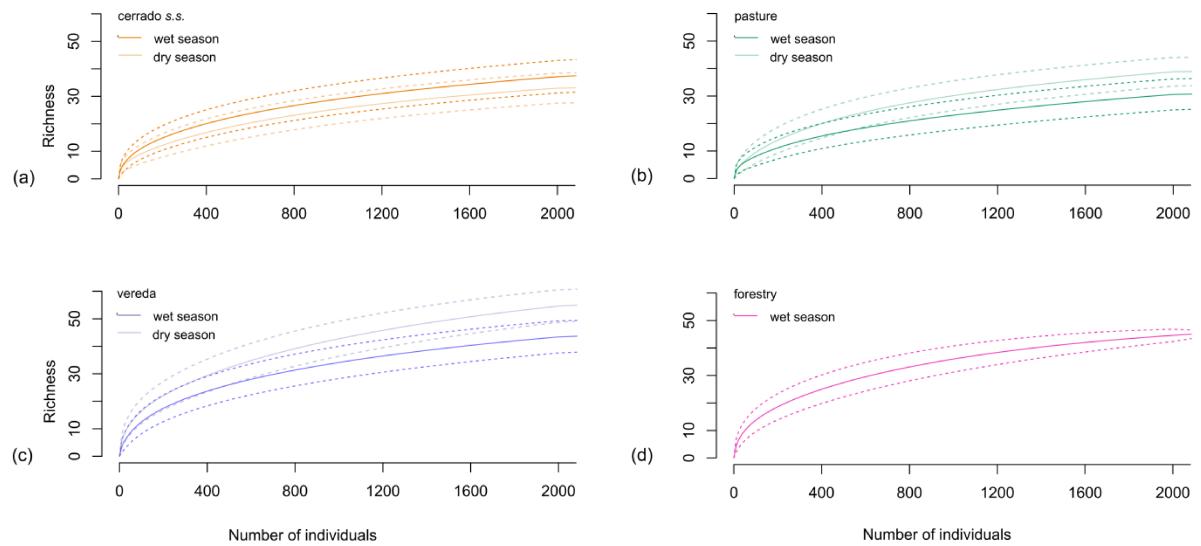
Table 1 (continued)

As famílias Formicidae, Nitidulidae (Apêndice 3a) e Entomobryidae foram as mais frequentes, presentes em 96,0, 83,1 e 73,3% das amostras, respectivamente. A subfamília Scolytinae (Apêndice 3b) também apresentou alta frequência, presente em 62,6% das amostras, enquanto os demais representantes da família Curculionidae estavam presentes em apenas 4,60%.

Na estação chuvosa foram observadas diferenças significativas entre os ecossistemas na abundância de artrópodes ( $F_{3,119}=2,88$ ;  $p=0,039$ ), riqueza de grupos taxonômicos ( $F_{3,119}=10,64$ ;  $p<0,001$ ) e riqueza de grupos funcionais ( $F_{3,119}=8,87$ ;  $p<0,001$ ). Em todos esses parâmetros, cerrado *s.s.* e plantio de eucalipto apresentaram maiores médias em relação a pastagens e vereda. Já na estação seca, foram observadas diferenças significativas apenas na abundância de artrópodes ( $F_{2,93}=3,32$ ;  $p=0,041$ ) e riqueza de grupos funcionais ( $F_{2,93}= 5,59$ ;  $p=0,005$ ). O ecossistema cerrado *s.s.* apresentou menor abundância de artrópodes em relação às pastagens e menor riqueza de grupos funcionais em relação a pastagens e vereda.

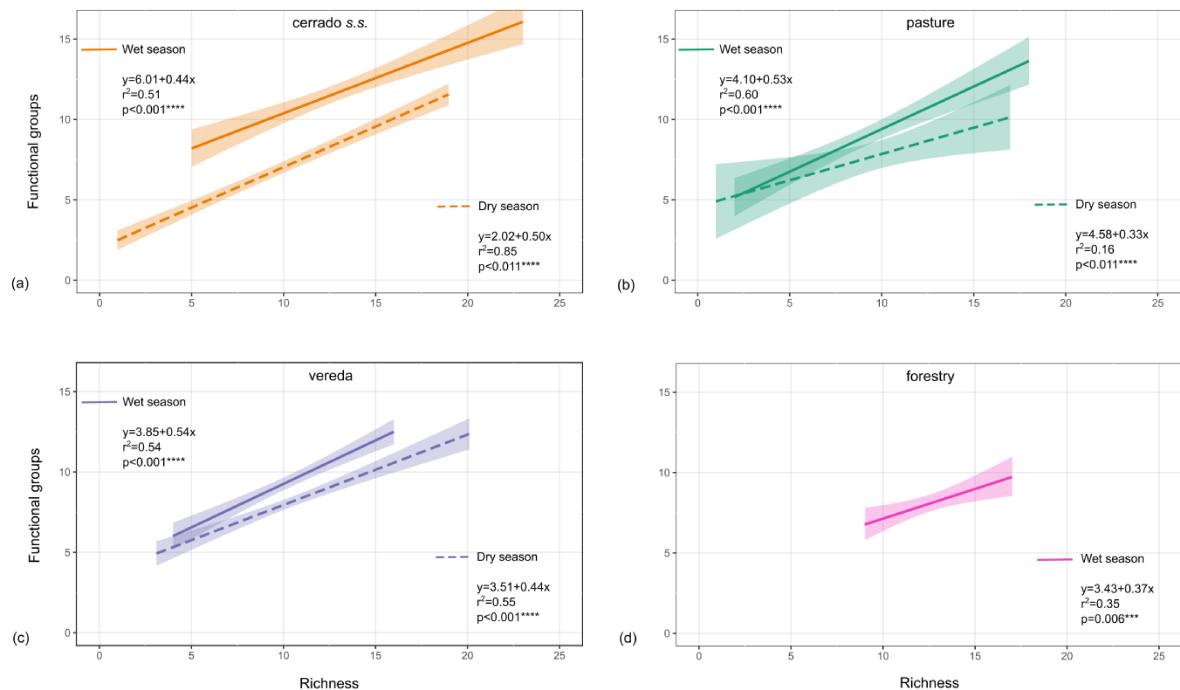
A suficiência amostral da comunidade de artrópodes de serapilheira também foi observada através da curva de acumulação de famílias que apresentou estabilização com uma reamostragem considerando apenas 2.000 indivíduos em cada ecossistema e estação (Fig. 2.2). A riqueza de famílias por número de indivíduos foi pouco sensível à sazonalidade nos sítios de cerrado *s.s.*, com tendência a maiores valores na estação chuvosa (Fig. 2a). De modo contrário, as pastagens que, durante a estação chuvosa, apresentaram menor riqueza por número de indivíduos em relação a todos os outros ecossistemas (Fig. 2.2b), apresentaram aumento desses valores na estação seca (Fig. 2.2d). Esse padrão de efeito da sazonalidade também foi observado nas veredas (Fig. 2.2c), no entanto, mesmo na estação chuvosa, a riqueza desses ecossistemas foi relativamente elevada. Nos sítios de silvicultura, apesar do maior nível de homogeneidade ambiental, o padrão observado durante a estação chuvosa foi intermediário em relação às áreas nativas e às pastagens (Fig. 2.2d).

De modo geral, evidenciando a complementariedade de cerrado *s.s.* e vereda na manutenção da diversidade de artrópodes ao longo do ano, maiores valores de riqueza por número de indivíduos foram observados no cerrado *s.s.* durante a estação chuvosa e, na estação seca, maiores valores de riqueza por número de indivíduos nas veredas (Fig. 2.2a,c).



**Fig. 2.2** Acumulação de famílias baseada em número de indivíduos utilizando permutação e interpolação de dados artrópodes de serapilheira em ecossistemas de cerrado s.s. (a), pastagem (b) e vereda (c) nas estações seca e chuvosa e plantio de *Eucalyptus* sp. (d) na estação chuvosa. Linhas pontilhadas representam o desvio padrão.

A relação positiva entre a riqueza de grupos funcionais e riqueza de grupos taxonômicos foi significativa em todas as situações analisadas (Fig. 2.3). No entanto, a magnitude do efeito da sazonalidade foi menor nos grupos funcionais em comparação à riqueza de grupos taxonômicos. Assim, os sítios de cerrado s.s., que apresentaram tendência à redução da riqueza de grupos taxonômicos na estação seca, tiveram um consequente aumento no número de grupos funcionais por unidade de grupos taxonômicos nesta estação, de acordo com o coeficiente angular da relação (Fig. 2.3a). Por outro lado, veredas e, sobretudo, pastagens, apesar do aumento da riqueza por número de indivíduos na estação chuvosa (Fig. 2c,b), tiveram aumento da redundância funcional durante esta estação, devido à tendência de redução do número de grupos funcionais por unidade de grupos taxonômicos (Fig. 2.3c,b). Nas áreas de silvicultura, a relação entre riqueza de grupos taxonômicos e riqueza de grupos funcionais foi relativamente fraca e, apesar da alta riqueza de grupos taxonômicos observada nesses ecossistemas, as características de redundância funcional foram semelhantes aos sítios de pastagem na estação seca.

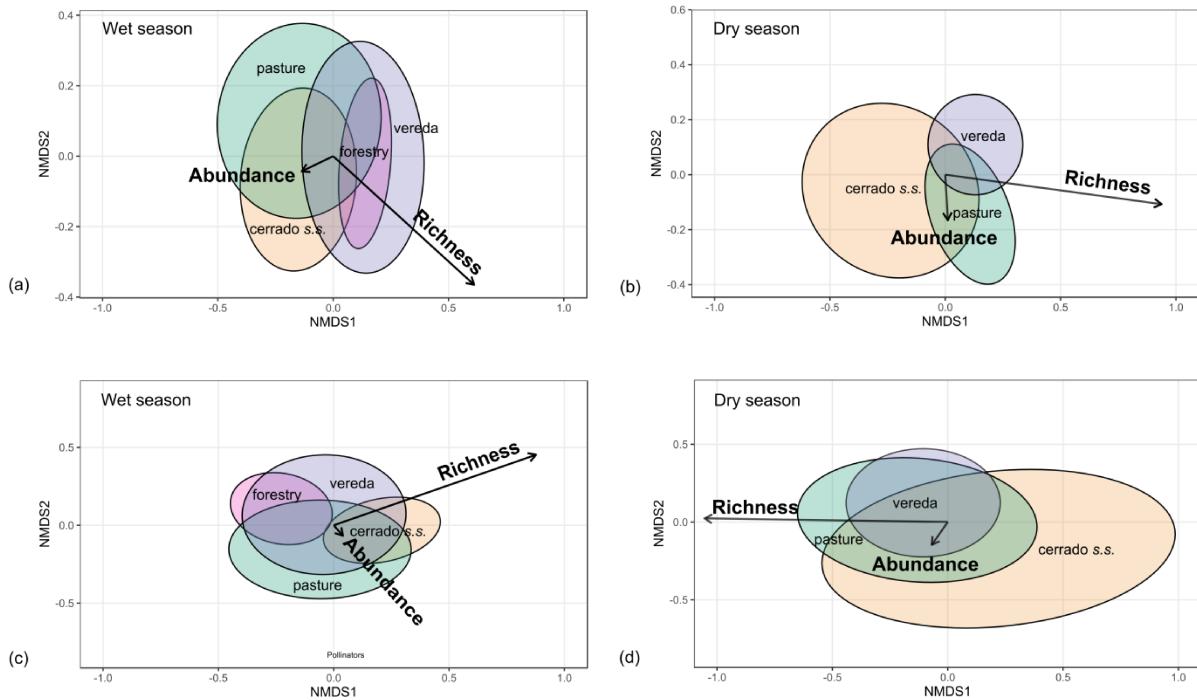


**Fig. 2.3** Relação linear entre a riqueza de grupos taxonômicos e a riqueza de grupos funcionais em ecossistemas de cerrado s.s., pastagem e vereda nas estações chuvosa e seca e sítios de plantio de *Eucalyptus* sp. na estação chuvosa.

Quanto à composição taxonômica e funcional de artrópodes de serapilheira, a paisagem analisada mostrou-se heterogênea (Fig. 2.4). Em todas as situações analisadas o agrupamento referente aos ecossistemas foi significativo (Table 2.2) indicando a existência de comunidades de artrópodes com composições taxonômicas e funcionais distintas entre eles. Todos os grupos foram significativamente diferentes entre si, exceto a composição funcional de pastagem e plantio de *Eucalyptus* sp. na estação chuvosa, cuja diferença foi marginalmente significativa ( $p=0,06$ ). Ao contrário da riqueza de grupos taxonômicos (Fig. 2.4 a,b) e funcionais (Fig. 2.4 c,d), a abundância não foi um importante elemento da heterogeneidade observada.

**Table 2.2** Análise de agrupamento da composição taxonômica e funcional de artrópodes de serapilheira em ecossistemas de cerrado s.s., pastagem e vereda nas estações seca e chuvosa e plantio de *Eucalyptus* sp. estação chuvosa pelo método Escalonamento Multidimensional Não Métrico (da sigla em inglês NMDS) usando medidas de dissimilaridade de “Bray-Curtis”. Valores de F e p referem-se aos resultados da PERMANOVA. \*\*\* $p<0.001$ .

	Season	Final stress	F	p <sub>groups</sub>	Fig 4
Taxonomic	Wet	0.30	7.23	<0.001****	a
Taxonomic	Dry	0.27	7.24	<0.001****	b
Functional	Wet	0.27	6.10	<0.001****	c
Functional	Dry	0.21	5.97	<0.001****	d



**Fig. 2.4** Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (da sigla em inglês NMDS) usando medidas de dissimilaridade de “Bray-Curtis” para dados taxonômicos (a, b) e funcionais (c, d) de artrópodes de serapilheira em ecossistemas de cerrado *s.s.*, pastagem e vereda nas estações chuvosa e seca em plantio de *Eucalyptus* sp. na estação chuvosa. As setas representam gradientes de abundância de indivíduos (a, b, c, d), riqueza de grupos taxonômicos (a, b) e riqueza de grupos funcionais (c, d). Elipses representam intervalo de confiança (95%).

A heterogeneidade temporal de artrópodes de serapilheira, representada pelo efeito da sazonalidade, foi evidenciada, sobretudo, no cerrado *s.s.* que também apresentou menor similaridade taxonômica e, principalmente, funcional em relação ao plantio de *Eucalyptus* sp.. Além disso, durante a estação seca, diferenças importantes na composição de artrópodes também foram observadas entre cerrado *s.s.* e pastagem. As veredas, por sua vez, foram associadas à alta riqueza taxonômica e funcional em todas as situações analisadas e as maiores dissimilaridades na composição de artrópodes deste ecossistema em relação aos demais foram verificadas na estação seca utilizando dados taxonômicos. Já nos plantios de *Eucalyptus* sp., assim como sugerido também na Fig. 2.3, foram associados à alta riqueza taxonômica, mas baixa riqueza funcional.

## 2.4 DISCUSSÃO

Os resultados dessa pesquisa indicam alta riqueza de famílias taxonômicas de artrópodes de serapilheira nos sítios analisados (Gurgel-Gonçalves et al. 2006; Pompermaier et al. 2020). No entanto, o padrão observado é de dominância de poucos grupos taxonômicos. As composição das comunidades e a relações entre os parâmetros de abundância, riqueza de grupos taxonômicos e riqueza de grupos funcionais, assim como os efeitos da sazonalidade nessas relações variaram de forma consistente entre os ecossistemas. Em ambientes antropizados, como pastagens e plantio de *Eucalyptus* sp., apesar da riqueza de grupos taxonômicos, a riqueza de grupos funcionais por grupo taxonômico indicam elevada redundância funcional.

Ao comparar comunidades de artrópodes de serapilheira entre sítios com diferentes níveis de antropização, a alta representatividade de famílias de Collembola e Formicidae, tanto nos ambientes com menores níveis de impacto, quanto em ambientes altamente antropizados, parece ser um padrão comum em diferentes ecossistemas e sob a ação de diferentes *drivers* (e.g. Bird et al. 2000, sob diferentes práticas silviculturais; Knon et al. 2013, sob efeitos da ocorrência de fogo; Buch et al. 2015, em solos contaminados com mercúrio; Pompermaier et al. 2020, conversão de cerrado em pastagens). Além da existência de espécies altamente generalistas, variações na distribuição da assembleia de Collembola podem ser explicadas de forma mais consistente por fatores espaciais relacionados à mobilidade desses grupos que pelos fatores ambientais (Liu et al. 2019). Somado a isso, a dificuldade em observar mudanças nos parâmetros dessas assembleias em diferentes ecossistemas pode estar relacionado à complexidade do grupo, pois a interação entre fatores ambientais pode resultar impactos em direções e intensidades diferentes, com impactos positivos, neutros e negativos nas diferentes famílias (Sun et al. 2019).

A família Formicidae, por sua vez, é um grupo altamente heterogêneo, composto por espécies que apresentam diferentes traços funcionais, dependem de diferentes fontes de recursos alimentares e estabelecem complexas relações interespecíficas (Byk and Del-Claro 2011; Knon et al. 2013; Apolinário et al. 2019). Nesse sentido, apesar da distribuição aparentemente homogênea do grupo entre os ecossistemas, ao considerar menores níveis taxonômicos, as assembleias de formigas podem responder aos diferentes níveis de complexidade dos ecossistemas, tanto nos parâmetros de diversidade, quanto na composição taxonômica e funcional (Pais and Varanda 2010; Apolinario et al. 2019).

A subfamília Scolytinae (Apêndice 1b), com elevada frequência nas unidades amostrais desse estudo, é um grupo de Coleoptera xilófagos de interesse econômico, conhecidos por causar importantes prejuízos em atividades silviculturais (Kim et al. 2016; Catry et al. 2017; Kärvemo et al. 2017; Wollmann et al. 2017; Monteiro et al. 2018). Relatos de invasão biológica são associados a estes artrópodes em diversos países na África, Ásia, América do Norte, América Central e, embora menos comuns, em países da América do Sul como Chile e Brasil (Oliveira et al. 2008; Brockerhoff et al. 2014; CABI, 2020; Global Invasive Species Database 2020). Mesmo em seu ambiente natural, estes besouros, conhecidos como besouros de casca, são abundantes em paisagens compostas por plantios de coníferas e *Eucalyptus* spp. (Wollman et al. 2017; Monteiro et al. 2018). As características ecológicas e elevada capacidade de dispersão conferem a esses artrópodes uma alta correlação com as características da vegetação independente da escala espacial (Macedo-Reis et al. 2019).

O impacto causado por espécies de Scolytinae nos ecossistemas é tão intenso que pode estar entre as maiores causas de mortalidade de espécies lenhosas e gerar distúrbios no ciclo de carbono em níveis semelhantes aos provocados pelo fogo (Hicke et al. 2013; Das et al. 2016). Assim, a alta frequência deste grupo pode não representar uma condição natural, sendo necessários monitoramento e estudos mais aprofundados nos sítios amostrados como a identificação de possíveis espécies invasoras e da necessidade de controle.

Os elevados valores de riqueza de artrópodes de serapilheira em plantio de *Eucalyptus* sp. na estação chuvosa e nas pastagens na estação seca não necessariamente indicam elevado potencial destes ambientes para conservação da diversidade de artrópodes. Análises de impactos de práticas silviculturais e ambiente invadidos de fato podem indicar a exploração desses ambientes por diversos grupos taxonômicos (Bird et al. 2000; Camara et al. 2012). Porém, as comunidades de artrópodes são robustas e complexas, de modo que efeitos de impactos como a substituição da vegetação nativa por espécies exóticas podem ser camuflados pela escala de observação, bem como, pela resolução taxonômica (Maggietto et al. 2019).

Embora haja inconsistências sobre a relação entre a diversidade de artrópodes e a diversidade da vegetação, os dados dessa pesquisa apoiam a hipótese de que a redução da complexidade da vegetação pode afetar de forma assimétrica os grupos funcionais de artrópodes (Rzanny and Voigt 2012; Ebeling et al. 2017; Andersen et al. 2018; Macedo-Reis et al. 2019). Nesse sentido, os grupos mais negativamente afetados são aqueles que dependem diretamente da vegetação e, sobretudo, aqueles que possuem adaptações para exploração de

recursos muito específicos como Apidae e famílias de Hemiptera e Lepidoptera (Table 2.1), enquanto taxas como Aranae e Isopoda são pouco afetados ou indiferentes (Ebeling et al. 2017). Diante desse contexto, cabe ressaltar que, para além dos parâmetros que descrevem, de modo geral, as comunidades, análises de composição de artrópodes de serapilheira entre ecossistemas com diferentes níveis de complexidade não devem negligenciar o papel das interações ecológicas na estruturação destas comunidades e na diversidade biológica (Rzanny and Voigt 2012).

Além disso, os dados aqui apresentados indicam que ao utilizar a simples comparação entre dados de abundância e riqueza nos diferentes ecossistemas há um considerável risco de subestimativa dos impactos causados pela antropização dos ecossistemas savânicos e o comprometimento de monitoramentos ambientais baseado nesse critério. As características das relações entre os parâmetros de abundância e riqueza taxonômica (Fig. 2.2) e de riqueza de grupos taxonômicos e riqueza de grupos funcionais (Fig. 2.3), assim como a análise das diferenças nas composições taxonômica e funcional desses ecossistemas (Table 2.2 e Fig. 2.4) foram importantes para compreender que a elevada riqueza e, principalmente, a abundância dos ambientes antropizados não são compatíveis com as características encontradas nos ecossistemas savânicos.

As relações lineares entre riqueza taxonômica e riqueza de grupos funcionais parecem indicar que os ecossistemas savânicos analisados apresentaram uma baixa redundância funcional intrínseca, de modo que os traços da comunidade de artrópodes parecem ser bastante diversificados. Esta característica confere a comunidade uma baixa resistência e, como consequência, impactos que podem levar à exclusão de poucos grupos taxonômicos, podem facilmente resultar em perda de grupos funcionais inteiros, sobretudo se estas perdas não forem aleatórias (Sasaki et al. 2009).

Dessa maneira, a substituição dos ecossistemas savânicos por pastagens ou plantio de *Eucalyptus* sp., com seus efeitos assimétricos sobre as guildas de invertebrados pode ser particularmente grave. Isso porque a perda de grupos taxonômicos, embora represente a perda do valor de existência e de uso futuro (Attfield 1998; Owen et al. 2018), pode não resultar em impactos detectáveis em funções ecossistêmicas de forma tão intensa quanto a perda de grupos funcionais (Tilman et al. 1997). Nas pastagens, nas condições de maiores níveis de riqueza taxonômica baseada na abundância (Fig. 2.2b) observada na estação seca, a redundância ambiental foi mais evidente (Fig. 2.3b) e com as características muito semelhantes de redundância nas áreas de plantio de *Eucalyptus* sp. (Fig. 2.3d). Assim, a manutenção dos ecossistemas savânicos, cerrado s.s. e vereda, parece essencial para a

manutenção da riqueza das comunidades de artrópodes de serapilheira, sobretudo dos grupos afetados diretamente pela estrutura da vegetação, e para a manutenção das funções ecossistêmicas em uma escala de observação mais ampla.

Em um contexto de paisagem, como resultado da heterogeneidade ambiental, os fragmentos compostos por diferentes ecossistemas podem formar complexos de multifuncionalidade ainda pouco compreendidos que respondem aos *drivers* ecossistêmicos, naturais ou antrópicos, de formas distintas (Van der Plas et al., 2018). Os padrões observados na paisagem analisada parecem enquadrá-la nessa situação. Mais que as características gerais das comunidades, a composição de grupos taxonômicos e a composição de grupos funcionais de artrópodes foi altamente heterogênea entre os ecossistemas. Essas comunidades presentes nos fragmentos de cerrado s.s., pastagens abandonadas, veredas e na matriz de *Eucalyptus* sp. compõem uma paisagem em mosaico espacial e temporal. Sobretudo considerando os ecossistemas naturais, a despeito das condições de estresse hídrico característico do cerrado s.s. (Goldstein 2008) e de alagamento nas veredas (Araujo et al. 2002), a complementariedade desses ecossistemas parecem garantir a manutenção da riqueza taxonômica e funcional de artrópodes ao longo de todo o ano.

Apesar de fragmentos de dimensões reduzidas em matrizes de monocultura poderem ser limitados quanto ao potencial de conservação da biodiversidade, estes fragmentos são relevantes na manutenção de serviços ecossistêmicos, com alta eficiência por unidade de área (Valdés et al. 2019). Nesse sentido, é possível que, em uma paisagem, processos ecossistêmicos que ocorrem em fragmentos de vegetação de diferentes ecossistemas sejam complementares. De acordo com os resultados dessa pesquisa, sobretudo considerando os efeitos da sazonalidade, a manutenção da heterogeneidade de ecossistemas é importante para a mitigação dos impactos causados pelas atividades antrópicas e para a perenidade de habitats e recursos da fauna regional. Assim, a conservação dos múltiplos serviços ecossistêmicos depende de ações e gestão em escala de paisagem.

## 2.5 CONCLUSÕES

As comunidades de artrópodes de serapilheira presentes na paisagem analisada apresentaram uma alta riqueza de famílias taxonômicas com poucos grupos dominantes. De modo geral, os grupos taxonômicos mais comuns são também observados dominando diferentes ecossistemas, mesmo impactados. A subfamília Scolytinae, no entanto, é mais frequentemente associada a paisagens compostas por matriz silvicultural e, em alguns casos, são agentes de processos de invasão biológica. Nesse sentido, este grupo taxonômico é um possível indicador de ambientes impactados por essa atividade, não somente nos sítios diretamente afetados, mas também em ecossistemas do entorno.

Em ecossistemas menos complexos, como pastagens e plantio de *Eucalyptus* sp., foram observados elevados níveis de abundância, riqueza taxonômica e riqueza de grupos funcionais. No entanto, grupos taxonômicos que dependem diretamente da vegetação foram menos presentes nestes ambientes indicando impactos mais intensos em grupos funcionais específicos. Além disso, a redundância funcional nestes ecossistemas foi mais evidente que nos ecossistemas savânicos e, com isso, a redundância funcional comportou-se como um indicador de perturbação e qualidade ambiental.

As comunidades de artrópodes de serapilheira de ecossistemas savânicos apresentaram uma baixa redundância funcional intrínseca, evidenciada pela relação linear entre riqueza de grupos funcionais e riqueza de grupos taxonômicos. Esta é uma característica de comunidades que apresentam traços diversificados, mas baixa resistência, já que a perda de poucos grupos taxonômicos pode resultar em perdas de grupos funcionais inteiros.

Os resultados deste trabalho demonstram também a importância da heterogeneidade de ecossistemas na paisagem. Estes ecossistemas, além de abrigarem uma elevada riqueza taxonômica e funcional, foram complementares no espaço e no tempo, considerando as diferenças na composição das comunidades e o efeito da sazonalidade.

## REFERÊNCIAS

- Andersen EM, Cambrelin MN, Steidl RJ (2019) Responses of grassland arthropods to an invasion by nonnative grasses. *Biol Invasions*, 21.2:405-416. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1831-z>
- Anderson, MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol*, 26.1:32-46. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x>
- Apolinário LCMH, Almeida AAD, Queiroz JM, Vargas AB, Almeida, FS (2019) Diversity and guilds of ants in different land-use systems in Rio de Janeiro State, Brazil. *Floram*, 26.4:e20171152. <https://doi.org/10.1590/2179-8087.115217>
- Araujo GM, Barbosa AAA, Arantes AAA; Amaral A (2002) Composição florística de veredas no Município de Uberlândia, MG. *Rev Bras Bot*, 25.4:475-493. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042002012000012>
- Araújo MFA, Marco P, Juen L, Tôrres NM (2019) Vulnerability of *Phyllocycla* Species (Odonata: Gomphidae) to current and planned anthropic activities by the brazilian government. *Neotrop Entomol*, Forthcoming. <https://doi.org/10.1007/s13744-019-00714-4>
- Attfield R (1998) Existence value and intrinsic value. *Ecol Econom*, 24(2-3), 163-168. [https://doi.org/10.1016/S0921-8009\(97\)00140-7](https://doi.org/10.1016/S0921-8009(97)00140-7)
- Bird S, Coulson RN, Crossley Jr DA (2000) Impacts of silvicultural practices on soil and litter arthropod diversity in a Texas pine plantation. *Forest Ecol Manag*, 131.1-3:65-80. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00201-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00201-7)
- Borghetti F, Barbosa E, Ribeiro L, Ribeiro JF, Walter BMT (2019) South American Savannas. In: Peter Scogings PF, Sankaran M (eds) *Savanna Woody Plants and Large Herbivores*, John Wiley & Sons, Pondicherry, pp.77-122. <https://doi.org/10.1002/9781119081111.ch21>
- Brokerhoff EG, Kimberley M, Liebhold AM, Haack RA, Cavey JF (2014) Predicting how altering propagule pressure changes establishment rates of biological invaders across species pools. *Ecol*, 95.3:594-601. <https://doi.org/10.1890/13-0465.1>
- Buc AC, Correia MEF, Teixeira DC, Silva-Filho EV (2015) Characterization of soil fauna under the influence of mercury atmospheric deposition in Atlantic Forest, Rio de Janeiro, Brazil. *J Environ Sci*, 32:217-227. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jes.2015.01.009>

- Byk J, Del-Claro K. (2011) Ant–plant interaction in the Neotropical savanna: direct beneficial effects of extrafloral nectar on ant colony fitness. *Popul Ecol*, 53.2:327-332. <https://doi.org/10.1007/s10144-010-0240-7>
- CABI (2020) *Xylosandrus compactus* (shot-hole borer). In: Invasive Species Compendium. Wallingford, UK: CAB International. [www.cabi.org/isc](http://www.cabi.org/isc). Accessed 09 January 2019.
- Catry FX, Branco M, Sousa E, Caetano J, Naves P, Nóbrega F (2017) Presence and dynamics of ambrosia beetles and other xylophagous insects in a Mediterranean cork oak forest following fire. *Forest Ecol Manag*, 404:45-54. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.08.029>
- Chaudhary A, Pourfaraj V, Mooers AO (2018) Projecting global land use-driven evolutionary history loss. *Divers Distrib*, 24.2:158-167. <https://doi.org/10.1111/ddi.12677>
- Colwell RK, Chao A, Gotelli NJ, Lin SY, Mao CX, Chazdon RL, Longino JT (2012) Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *J Plant Ecol*, 5.1, 3-21. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtr044>
- CTFB (2019) Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. <https://fauna.jbrj.gov.br>. Accessed November 2019.
- Das AJ, Stephenson NL, Davis KP (2016) Why do trees die? Characterizing the drivers of background tree mortality. *Ecol*, 97.10:2616-2627. <https://doi.org/10.1002/ecy.1497>
- Ebeling A, Hines J, Hertzog LR, Lange M, Meyer ST, Simons NK et al. (2018). Plant diversity effects on arthropods and arthropod-dependent ecosystem functions in a biodiversity experiment. *Basic App Ecol*, 26:50-63. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2017.09.014>
- Farah FT, Muylaert RL, Ribeiro MC, Ribeiro JW, Mangueira JRDSA, Souza VC, Rodrigues RR (2017) Integrating plant richness in forest patches can rescue overall biodiversity in human-modified landscapes. *Forest Ecol Manag*, 397:78-88. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2017.03.038>
- Ferreira J, Pardini R, Metzger JP, Fonseca CR, Pompeu PS, Sparovek G, Louzada J (2012) Towards environmentally sustainable agriculture in Brazil: challenges and opportunities for applied ecological research. *J Appl Ecol* 49:535–541. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02145.x>
- Françoso RD, Brandão R, Nogueira CC, Salmona YB, Machado RB, Colli GR (2015). Habitat loss and the effectiveness of protected areas in the Cerrado Biodiversity Hotspot. *Nat Conserv*, 13.1:35-40. <https://doi.org/10.1016/j.ncon.2015.04.001>

- Global Invasive Species Database (2020). Downloaded from <http://www.iucngisd.org/gisd/search.php> on 09-01-2020. Accessed 09 January 2019.
- Goldstein G, Meinzer FC, Bucci SJ, Scholz FG, Franco AC, Hoffmann WA (2008) Water economy of Neotropical savanna trees: six paradigms revisited. *Tree Physiol*, 28.3:395-404. <https://doi.org/10.1093/treephys/28.3.395>
- Gotelli NJ, Ellison AM. Princípios de Estatística em Ecologia. Editora Artmed: Porto Alegre, 2011.
- Gough CM et al. (2019) High rates of primary production in structurally complex forests. *Ecol*, Forthcoming. <https://doi.org/10.1002/ecy.2864>
- Gurgel-Gonçalves R, Palma AR, Motta PC, Bar ME, Cuba CA (2006). Arthropods associated with the crown of *Mauritia flexuosa* (Arecaceae) palm trees in three different environments from Brazilian Cerrado. *Neotrop Entomol*, 35(3), 302-312. <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-566X2006000300003>
- Hautier Y, Isbell F, Borer ET, Seabloom EW, Harpole WS, Lind EM et al. (2018) Local loss and spatial homogenization of plant diversity reduce ecosystem multifunctionality. *Nature ecology & evolution*, 2.1:50-56. <http://dx.doi.org/10.1038/s41559-017-0395-0>
- Hicke JA, Meddens AJ, Allen CD, Kolden CA (2013) Carbon stocks of trees killed by bark beetles and wildfire in the western United States. *Environ Res Lett*, 8.3:035032. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/8/3/035032>
- Kärvemo S, Björkman C, Johansson T, Weslien J, Hjältén J (2017) Forest restoration as a double-edged sword: the conflict between biodiversity conservation and pest control. *J App Ecol*, 54:6:1658-1668. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12905>
- Kim DS, Park SW, Roh SJ, Jeon JH, Yoo TH, Yoon HK et al. (2016) Responses of bark beetle (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) community structure to green-tree retention in pine tree forest from Korea. *J Asia Pac Biodivers*, 9.4:443-447. <https://doi.org/10.1016/j.japb.2016.09.007>
- Kwon TS, Park YK, Lim JH, Ryou SH, Lee CM (2013) Change of arthropod abundance in burned forests: different patterns according to functional guilds. *J Asia-Pac Entomol*, 16.3:321-328. <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2013.04.008>
- Lahsen M, Bustamante MM, Dalla-Nora EL (2016) Undervaluing and overexploiting the Brazilian Cerrado at our peril. *Environ Sci Policy Sustain Dev*, 58.6:4-15. <http://dx.doi.org/10.1080/00139157.2016.1229537>

- Liu J, Gao M, Ma Y, Sun X, Zhu X, Adl S, Wu D (2019) Spatial and environmental factors are minor structuring forces in a soil Collembola metacommunity in a maize agroecosystem. *Pedobiol*, 76, 150572. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2019.150572>
- Macedo R, Audino LD, Korasaki V, Louzada J (2020) Conversion of Cerrado savannas into exotic pastures: The relative importance of vegetation and food resources for dung beetle assemblages. *Agr Ecosyst Environ*, 288, 106709. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106709>
- Mackenzie R, Johnston S, Jenkins M. *Handbook of the convention on biological diversity*. Earthscan, London, 2001.
- Maggiotto G, Sabatté L, Marina TI, Fueyo-Sánchez L, Londoño AMR, Porres MD, Momo FR (2019) Soil fauna community and ecosystem's resilience: A food web approach. *Acta Oecol*, 99:103445. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2019.103445>
- Martinez AP (2019) pairwiseAdonis: Pairwise multilevel comparison using adonis. R package version 0.3
- Monteiro, M., Carvalho, C. C., & Garlet, J. (2018). Escolitíneos (Curculionidae: Scolytinae) associados a plantio de *Eucalyptus urophylla* x *Eucalyptus grandis* na Amazônia Meridional em Alta Floresta, Mato Grosso. *Cienc Florest*, 28.3:913-923. <http://dx.doi.org/10.5902/1980509833355>
- Morais IL, Soares DM, Nascimento ART (2016) As áreas úmidas no contexto do Código Florestal e a invasão biológica em veredas. In: Santos FR (org.) *Contextualizando o Cerrado Goiano: Entre questões socioeconômicas e socioespaciais e questões socioeducacionais e socioambientais*, Editora CRV, Curitiba, pp 59-86.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P et al. (2019). vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-6. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Oliveira CM, Flechtmann CA, Frizzas MR (2008). First record of *Xylosandrus compactus* (Eichhoff) (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) on soursop, *Annona muricata* L. (Annonaceae) in Brazil, with a list of host plants. *Coleopt Bull*, 62(1), 45-48. <https://doi.org/10.1649/1039.1>
- Oliveira, SR, Lima-Ribeiro MS, de Souza AO, Santos CE, Silva, KV, Zórtea M et al. (2019). Are protected areas effective in preserving anurans and promoting biodiversity discoveries in the Brazilian Cerrado?. *J Nat Conserv*, 52:125734. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2019.125734>

- Owen NR, Gumbs R, Gray CL, Faith DP (2019) Global conservation of phylogenetic diversity captures more than just functional diversity. *Nat Commun*, 10.1:859. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-05126-3>
- Pais MP, Varanda EM (2010) Arthropod recolonization in the restoration of a semideciduous forest in southeastern Brazil. *Neotrop Entomol*, 39.2:198-206. <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-566X2010000200009>
- Pohlert T. (2014) The pairwise multiple comparison of mean ranks package (PMCMR).
- Pompermaier VT, Kisaka TB, Ribeiro JF, Nardoto GB (2020) Impact of exotic pastures on epigeic arthropod diversity and contribution of native and exotic plant sources to their diet in the central Brazilian savanna. *Pedobiol*, 78:150607. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2019.150607>
- Primack RB, Rodrigues E. Biologia da conservação. Planta: Londrina 2001.
- R Core Team. (2018) R: A language and environment for statistical computing 3.5.0
- Ramos MVV, Haridasan M, Araújo GM (2014) Caracterização dos solos e da estrutura fitossociológica da vegetação de veredas da chapada no Triângulo Mineiro. *Fronteiras: J Soc Technol Environ Sci*, 3.2:180-210. <https://doi.org/10.21664/2238-8869.2014v3i2.p180-210>
- Ratter JA, Ribeiro JF, Bridgewater S (1997) The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Ann Bot* 80(3), 223-230. <https://doi.org/10.1006/anbo.1997.0469>
- Ribeiro JF, Walter BMT (2008) As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF (eds.) *Cerrado Ecologia e Flora*. Embrapa Cerrados, Planaltina, pp. 151-212.
- Rosolen V, De-Campos AB, Govone JS, Rocha C (2015) Contamination of wetland soils and floodplain sediments from agricultural activities in the Cerrado Biome (State of Minas Gerais, Brazil). *Catena*, 128:203-210. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2015.02.007>
- Rzanny M., Voigt W. (2012) Complexity of multitrophic interactions in a grassland ecosystem depends on plant species diversity. *J. Anim Ecol*, 81.3, 614-627. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.01951.x>
- Sano EE, Rodrigues AA, Martins ES, Bettoli GM, Bustamante MM, Bezerra AS (2019) Cerrado ecoregions: A spatial framework to assess and prioritize Brazilian savanna environmental diversity for conservation. *J Environ Manag* 232:818-828. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.11.108>

- Sasaki T, Okubo S, Okayasu T, Jamsran U, Ohkuro T, Takeuchi K (2009) Two-phase functional redundancy in plant communities along a grazing gradient in Mongolian rangelands. *Ecol*, 90.9:2598-2608. <https://doi.org/10.1890/08-1850.1>
- Scholz FG, Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, Franco AC (2002) Hydraulic redistribution of soil water by neotropical savanna trees. *Tree Physiol*, 22.9:603-612. <https://doi.org/10.1093/treephys/22.9.603>
- SiBBr (2019) Sistema da Informação sobre a Biodiversidade Brasileira. <https://sibbr.gov.br/>. Accessed November 2019.
- Siemann E (1998) Experimental tests of effects of plant productivity and diversity on grassland arthropod diversity. *Ecol*, 79.6:2057-2070. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[2057:ETOEEP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[2057:ETOEEP]2.0.CO;2)
- Soares DM; Nascimento ART; Silva LC, Oliveira CHE (2019) Regeneração natural lenhosa e cobertura do solo em duas veredas no Triângulo Mineiro, MG. In: Francisco ALO (org.) *Botanica Aplicada 2*, Atena Editora, Ponta Grossa, pp 248-263. <https://doi.org/10.22533/at.ed.55119220121>
- Sun X, Marian F, Bluhm C, Maraun M, Scheu S (2019) Response of Collembola to the addition of nutrients along an altitudinal gradient of tropical montane rainforests. *App Soil Ecol*, 147:103382. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.103382>
- Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E (1997) The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Sci*, 2775330:1300-1302. <https://doi.org/10.1126/science.277.5330.1300>
- Valdés A, Lenoir J, Frenne P, Andrieu E, Brunet J, Chabrerie O et al. (2020) High ecosystem service delivery potential of small woodlands in agricultural landscapes. *J App Ecol*, 57:4-16. <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2664.13537>
- Van der Plas F, Allan E, Fischer M, Alt F, Arndt H, Binkenstein J et al. (2019) Towards the development of general rules describing landscape heterogeneity–multifunctionality relationships. *J App Ecol*, 56.1:168-179. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13260>
- Wimp GM, Murphy SM, Finke DL, Huberty AF, Denno RF (2010) Increased primary production shifts the structure and composition of a terrestrial arthropod community. *Ecol*, 91.11:3303-3311. <https://doi.org/10.1890/09-1291.1>
- Wollmann J, Garcia MS, Flechtmann CAH, Finkenauer E et al. (2017) Estrutura da assembleia de Scolytinae (coleoptera: curculionidae) em areas florestadas com *Eucalyptus* spp. no sul do Rio Grande do Sul. *Cienc Florest*, 27(4), 1167-1177.

## CAPÍTULO 3

**SAZONALIDADE E HETEROGENEIDADE AMBIENTAL COMO  
DETERMINANTES DE PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO DE ARTRÓPODES DE  
SERAPILHEIRA**

Uberlândia, MG  
Fevereiro – 2020

## RESUMO

O presente estudo tem por objetivo investigar como os componentes nativos e exóticos da vegetação podem influenciar a distribuição de artrópodes de serapilheira em ecossistemas savânicos (cerrado *sensu stricto* e vereda) e pastagens abandonadas, bem como, compreender como gradientes ambientais presentes nesses ecossistemas podem afetar a composição taxonômica e funcional dessas comunidades. O delineamento amostral foi composto por 162 pontos de amostragem dispostos casualmente em diferentes componentes da vegetação dos ecossistemas de cerrado s.s., pastagem e vereda, em uma fazenda da região do Triângulo Mineiro, Brasil. Em cada ponto foram coletados dados ambientais, biofísicos e, por meio de armadilhas *pitfall*, foi amostrada a comunidade de artrópodes de serapilheira em duas campanhas: uma na estação seca e outra na estação chuvosa. A riqueza de grupos taxonômicos e funcionais foi mais sensível aos componentes da vegetação na estação chuvosa e a abundância total de indivíduos na estação seca. O efeito da sazonalidade na abundância, riqueza de grupos taxonômicos e funcionais foi heterogêneo entre os componentes da vegetação, concentrado principalmente no estrato herbáceo (HS) no cerrado s.s., sob a copa de *Pinus caribaea* em pastagens e sob a copa de *Trembleya parviflora* em veredas. A composição taxonômica e funcional de artrópodes de serapilheira diferiu apenas entre os componentes da vegetação de vereda na estação seca. Os efeitos dos microambientes formados sob a copa de *P. caribaea* nas comunidades de artrópodes de serapilheira diferiram entre cerrado s.s., pastagem e vereda, indicando que os impactos da invasão biológica por esta espécie dependem das características dos ambientes nos quais ela foi inserida. Microambientes compostos por *T. parviflora* apresentaram características funcionais da comunidade de artrópodes diferentes daquelas encontradas sob a copa das demais espécies lenhosas nativas de veredas. De modo geral, o conteúdo de água no solo funcionou como um importante *driver* de distribuição de artrópodes no ecossistema de cerrado s.s. e atributos químicos de solo em pastagem e vereda. Tanto as características tróficas, quanto o tamanho corporal foram relevantes para compreender os padrões de distribuição das comunidades de artrópodes. Dados de abundância, taxonômicos e funcionais foram complementares para compreender a distribuição destes organismos nos diferentes ecossistemas, ressaltando a importância da análise integrada destes dados diante da complexidade dos ecossistemas analisados.

**Palavras-chave:** Ecossistemas savânicos, invasão biológica, riqueza funcional, gradientes ambientais, disponibilidade hídrica.

## ABSTRACT

This study investigated how the native and exotic components of vegetation may influence the distribution of plant litter arthropods in savanna ecosystems (*cerrado sensu stricto* and *vereda*) as well as in abandoned pastures. It also provided insight aims to understand into how different environmental gradients in such ecosystems may affect the functional and taxonomic composition in those communities. Sampling consisted of 162 sample points dispersed at random over different vegetation components of the following ecosystems: *cerrado s.s.*, pasture and *vereda* – all in a farm located in the Triângulo Mineiro region (Brazil). In each point, environmental and biophysical data were collected as well as a community of litter arthropods (collected by means of pitfall traps). Those arthropods were collected in two campaigns: one during the dry season and the other during the wet season. The richness of functional and taxonomic groups was more affected by the vegetation components during the wet season, and the total abundance of individuals, in its turn, in the dry season. The effect played by seasonality on abundance and richness of functional and taxonomic groups was heterogeneous amongst the vegetation components and concentrated mainly in the herbaceous stratum (HS) in the *cerrado s.s.*, under the canopy of *Pinus caribaea* in pastures and under the canopy of *Trembleya parviflora* in *veredas*. The functional and taxonomic composition of plant litter arthropods differed only between the vegetation components of *vereda* during the dry season. The effects of those microenvironments formed under the canopy of *P. caribaea* in the communities of plant arthropods differed between *cerrado s.s.*, pasture and *vereda*. That indicates that the impacts of biological invasion by this species depend on the feature of the environments in which it was inserted. Microenvironments consisting of *T. parviflora* displayed functional features of the community of arthropods that were different from those found under the canopy of the other native woody species of *veredas*. In general, the water content in the soil worked as an important driver of distribution of arthropods across the *cerrado s.s.* ecosystem and soil chemical attributes in pastures and *veredas*. Both trophic features and body size were relevant to understand the distribution patterns of the arthropods communities. Functional, taxonomic and abundance data, in their turn, were complementary to understand the distribution of those organisms in the different ecosystems. This highlights the importance of an integrated analysis of such data in face of the complexity of the ecosystems analyzed.

**Keywords:** Savanna ecosystems, biological invasion, functional richness, environmental gradients, water availability.

### 3.1 INTRODUÇÃO

Os ecossistemas savânicos são ambientes que apresentam um complexo vegetacional compostos principalmente por uma matriz de estrato herbáceo (HS) e espécies lenhosas sem a formação de um dossel fechado (Lehmann et al. 2011). Na região do Brasil Central, o domínio do bioma Cerrado abrange uma extensa área contínua composta por diferentes fitofisionomias de características campestres a florestais, além de uma ampla distribuição de ecossistemas savânicos caracterizados por intensa heterogeneidade ambiental, alto endemismo e diversidade biológica (Simon and Proença 2000; Ribeiro and Walter, 2008; Lahsen et al. 2016; Oliveira et al. 2019)

Os ecossistemas savânicos do Cerrado exibem uma ampla variação nas características químicas e físicas do solo que estão correlacionadas com as características da vegetação (Haridasan 2000; Ruggiero and Pivello 2005, Hoffmann and Haridasan 2008). Nesse contexto, sob efeito da distribuição sazonal de chuvas e diferentes níveis de profundidade do solo, são também encontradas condições hidrológicas heterogêneas, com gradientes espaciais e temporais de umidade do solo (Oliveira et al. 2005).

Entre os ecossistemas savânicos, as fitofisionomias cerrado *sensu stricto* e vereda ocupam diferentes posições no gradiente de umidade, com o primeiro compondo ambientes de solos bem drenados e profundos (Ribeiro and Walter 2008) e o último, áreas úmidas com afloramento de lençol freático ou lençol freático próximo à superfície do solo (Araujo et al. 2002; Ribeiro and Walter 2008). Nesse sentido, apesar da distribuição de componentes da vegetação seguirem características semelhantes, estes ecossistemas estão sujeitos a condições ambientais muito distintas.

A despeito de sua importância ecológica, a rápida conversão da cobertura nativa do bioma Cerrado, especialmente para produção agrícola em larga escala e estabelecimento de pastagens, tem representado um importante desafio para conservação da diversidade biológica e serviços ecossistêmicos nesses ambientes (Sano et al. 2019). Como resultado da intensificação de atividades antrópicas, impactos diretos e indiretos em cerrado s.s. e vereda como a fragmentação e perda de habitats, rebaixamento de lençol freático e a homogeneização da vegetação pela proliferação de espécies exóticas invasoras e nativas oportunistas têm sido relatados (Simon and Proença 2000; Sano et al. 2019; Meirelles et al. 2004; Soares et al. 2015; Soares et al. 2019).

Características que incluem os fatores abióticos em escala local são importantes na determinação de padrões de biodiversidade e também na estrutura das teias tróficas (Garrick et al. 2019). Os gradientes ambientais influenciam a distribuição de diferentes estratégias de vida quanto à tolerância às condições adversas nos ecossistemas e a habilidade competitiva. Ao longo destes gradientes, condições ambientais extremas, de maior estresse e escassez de recursos, tendem a resultar em relações positivas da heterogeneidade ambiental com a diversidade (Yang et al. 2015).

Artrópodes, de modo geral, respondem rapidamente às variações ambientais, no entanto, nestas comunidades, as respostas dos grupos que a compõe não são homogêneas (Knon et al. 2013; Andrear et al. 2014; Litt et al. 2014; Ebeling et al. 2018; Hung et al. 2019). Sob a ação de um *driver* ambiental capaz de alterar funções ecossistêmicas específicas em uma comunidade multi-trófica, diferentes respostas são observadas, de modo que os grupos de artrópodes mediadores destas funções geralmente são mais afetados. Nesse sentido, é possível observar uma relação direta entre a função ecológica e seu grupo mediador (Litt et al. 2014; Ebeling et al 2018).

A composição da biota do solo em campos naturais ou pastagens implantadas, embora possam não apresentar variações na sua abundância, são extremamente sensíveis à composição da comunidade vegetal, podendo formar, ao longo de sua extensão, manchas de comunidades distintas (Vilardo et al. 2018). Além disso, sob a influência direta ou indireta de espécies invasoras, a riqueza da artrópodes, tanto taxonômica, quanto funcional, pode impactar estas comunidades e seus componentes de forma complexa e pouco previsível (Motard et al. 2015; Andersen et al. 2018).

Nesse sentido, diante da complexidade de ecossistemas savânicos, compreender a ação de atributos ambientais na distribuição de artrópodes de serapilheira em escala local e analisar como características naturais desses ecossistemas, bem como agentes de processos de homogeneização, podem influenciar na distribuição destes organismos representam importantes medidas para estabelecer estratégias de conservação da diversidade biológica e restauração de funções ecossistêmicas adequadas às particularidades desses ambientes. Assim, o presente estudo tem por objetivo investigar como os componentes nativos e exóticos da vegetação podem influenciar a distribuição de artrópodes de serapilheira em ecossistemas savânicos (*cerrado sensu stricto* e vereda) e pastagens abandonadas, bem como, compreender como diferentes gradientes ambientais presentes nesses ecossistemas, podem afetar a composição taxonômica e funcional destas comunidades.

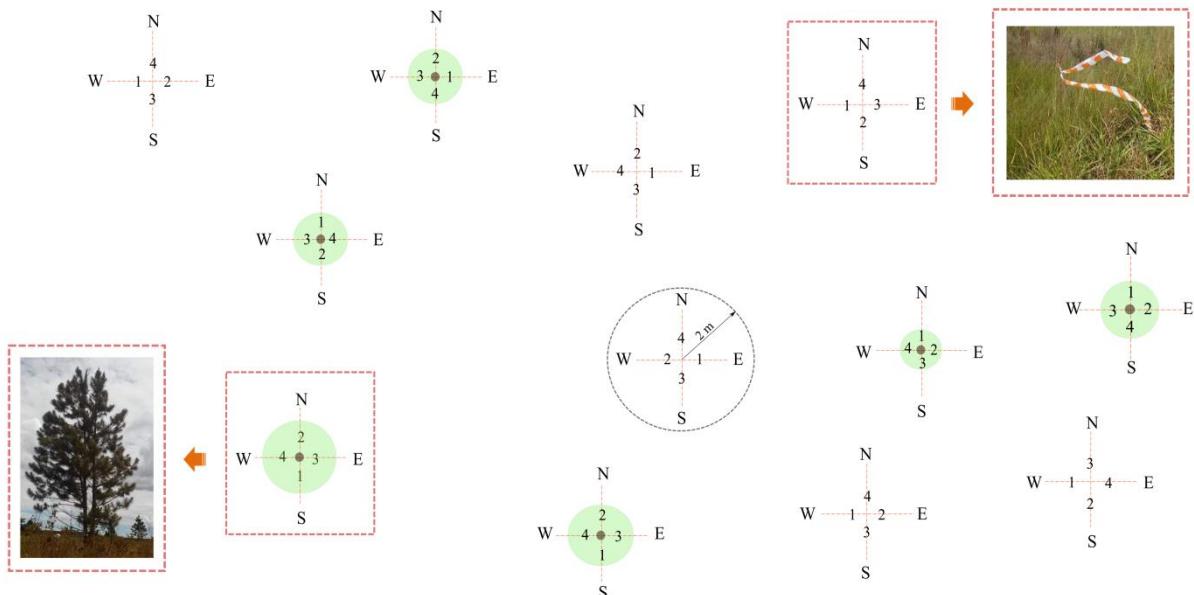
## 3.2 MATERIAL E MÉTODOS

### 3.2.1. Área de estudo

O presente estudo foi realizado em nove sítios: três fragmentos de cerrado *sensu stricto*, três pastagens e três veredas em uma fazenda da região do Triângulo Mineiro, de acordo com a descrição do Capítulo 1.

### 3.2.2 Coleta de dados

O delineamento amostral foi composto por 162 pontos de amostragem dispostos casualmente em diferentes componentes da vegetação dos ecossistemas de cerrado s.s., pastagem e vereda. A coleta de dados ambientais e biofísicos ocorreu conforme descrito no Capítulo 1 e a coleta de artrópodes de serapilheira, como descrito no Capítulo 2. Nos pontos amostrais, os dados coletados no solo seguiram uma disposição aleatória, considerando como orientação os pontos cardinais (Fig. 3.1).



**Fig. 3. 1** Desenho esquemático (vista superior) do delineamento amostral. O cruzamento das linhas pontilhadas de cor laranja representam os pontos amostrais, com a orientação cardeal norte, sul, leste e oeste. Os números dispostos sobre essas linhas representam os conjuntos de dados coletados sobre o solo: umidade do solo na estação chuvosa e na estação seca (1), amostra de solo deformada e indeformada (2), coleta de artrópodes de serapilheira na estação chuvosa (3) e coleta de artrópodes na estação seca (4). Círculos em verde representam as copas das espécies lenhosas.

### 3.2.3 Análise de dados

As análises estatísticas empregadas neste estudo foram feitas usando o *software R* versão 3.5.0 (R Core Team, 2018).

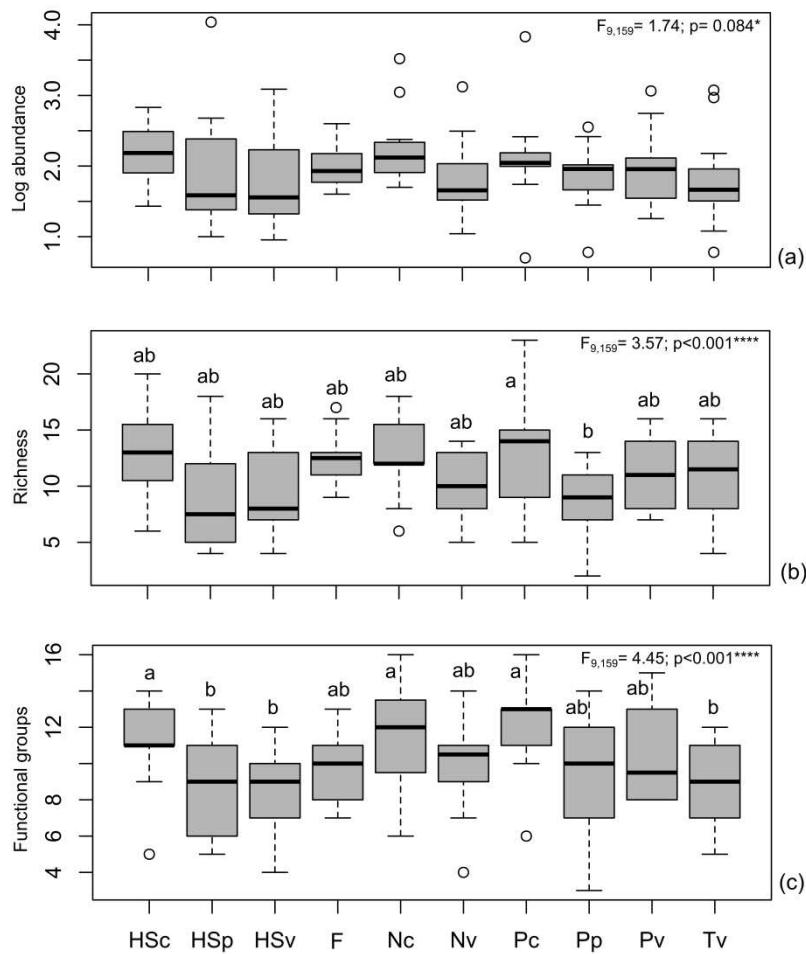
Para testar a normalidade dos dados foi utilizado o teste Shapiro-Wilk e para testar a homogeneidade das variâncias, foram realizadas análises de gráficos de resíduos e teste de Bartlett, com 95% de probabilidade de confiança. Comparações entre componentes da vegetação, seja para os dados de abundância, riqueza de grupos taxonômicos, riqueza de grupos funcionais ou para dados de abundância de cada grupo funcional entre estes componentes foi utilizada ANOVA simples. Exclusivamente nas comparações da abundância de artrópodes de diferentes grupos funcionais por componentes da vegetação, os grupos especiais (nocrófagos/coprófagos, sugadores de seiva, xilófagos, polinizadores/nectarívoros, mastigadores de folhas e hematófagos) foram adicionados aos respectivos grupos de predadores, herbívoros, onívoros e detritívoros, tornando os grupos mais robustos para a análise. Nos casos de diferenças significativas ( $p<0,05$ ) entre os tratamentos, foi utilizado teste de Tukey a *posteriori*. De modo geral, para os dados que, mesmo com transformações, não atenderam aos pressupostos da análise, foi utilizado o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis e teste Nemenyi a posteriori do pacote PMCMR (Pohlert 2014). Comparações dos dados de abundância de artrópodes, riqueza de grupos taxonômicos e riqueza de grupos funcionais entre as estações seca e chuvosa foram feitas por meio de teste t (Gotelli and Ellison, 2011).

Para analisar a composição de artrópodes entre os componentes da vegetação de cada ecossistema, foram realizadas análises de Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (da sigla em inglês NMDS) utilizando o índice de dissimilaridade “Bray Curtis” por meio do pacote vegan (Oksanen et al. 2019) através da função “metaMDS”. Diferenças nas comunidades de artrópodes, considerando os componentes da vegetação como fatores agrupadores foram testadas por meio de PERMANOVA (McCune and Grace 2002). Em modelos com diferenças significativas foram realizados o teste Pairwise Multilevel Comparison, função “pairwise.adonis” do pacote “pairwiseAdonis” (Martinez, 2019). Para comparar as dissimilaridades médias entre os componentes da vegetação dos agrupamentos significativos foi utilizada a Análise de Porcentagem de Similaridade (SIMPER) (Anderson, 2001).

Utilizando os dados ambientais padronizados (função *standardize*) foram empregadas Análises de Redundância Canônica (da sigla em inglês RDA), através da função “rda” do pacote “vegan” (Oksanen et al. 2019), com o objetivo de verificar as relações dos grupos de artrópodes com os principais gradientes ambientais (HAIR et al., 2015). Ao todo, foram criados 12 modelos (quatro por ecossistema) considerando dados taxonômicos e dados funcionais nas diferentes estações (seca e chuvosa). Apenas os grupos que apresentaram, no mínimo, 5 indivíduos coletados foram utilizados nestas análises. Foram selecionadas as variáveis ambientais significativas (função “envfit”) e com fator de variância de inflação menor ou igual a 4, calculado (função “vif”) do pacote “usdm” (Naimi et al. 2014).

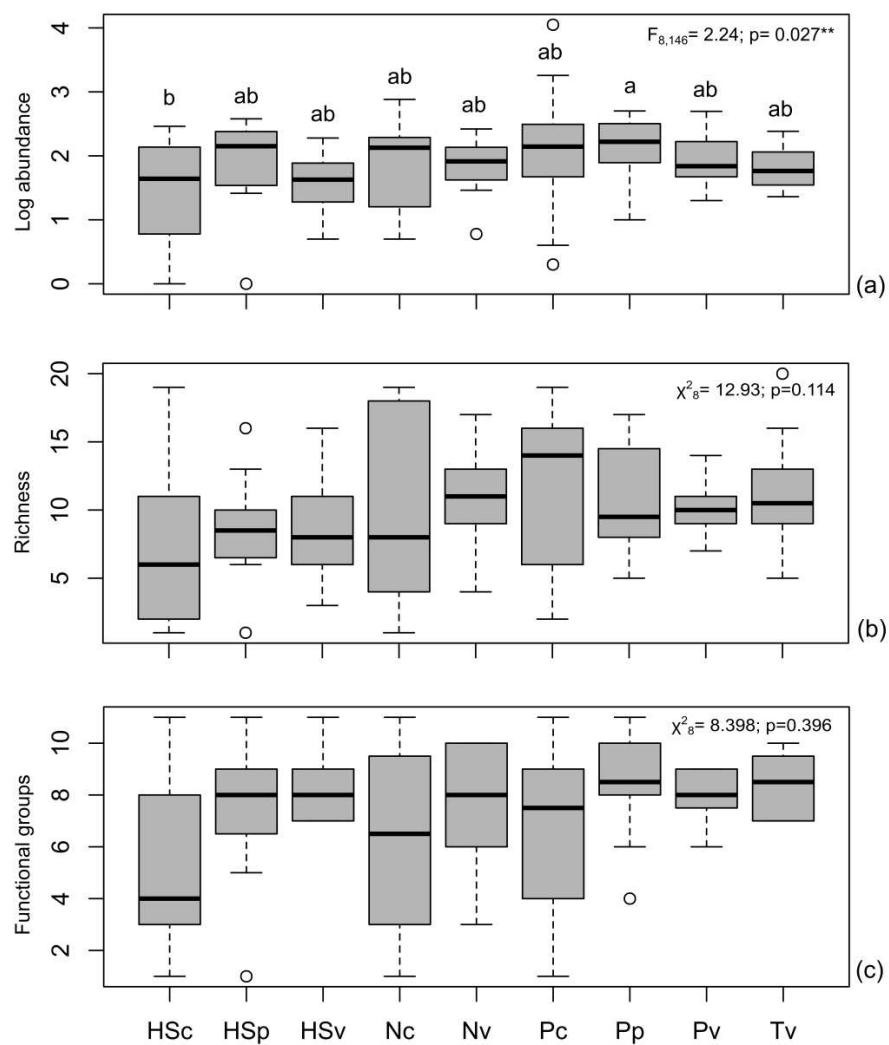
### 3.3 RESULTADOS

Durante a estação chuvosa, parâmetros de abundância, riqueza taxonômica e riqueza de grupos funcionais mostraram-se sensíveis aos diferentes componentes de vegetação, sobretudo a riqueza de grupos funcionais (Fig. 3.2). Sob a copa da espécie *Pinus caribaea* foi observada maior riqueza de grupos taxonômicos em ambientes de cerrado s.s. que sob a copa da mesma espécie nas pastagens. Os microambientes formados pelo estrato herbáceo (HS) de vereda e pastagem e sob a copa da espécie oportunista *Trembleya parviflora* em vereda apresentaram menores riquezas de grupos taxonômicos em relação a todos os componentes de cerrado s.s..



**Fig. 3.2** Estimativas de abundância de indivíduos (a), riqueza de famílias (b) e riqueza de grupos funcionais (c) de artrópodes de serapilheira em áreas de cerrado s.s., pastagem, vereda e silvicultura durante a estação chuvosa. Foram considerados os seguintes componentes da vegetação: estrato herbáceo de cerrado s.s. (HSc), estrato herbáceo de pastagem (HSp), estrato herbáceo de vereda (HSV), silvicultura (F), lenhosa nativa de cerrado s.s. (Nc), lenhosa nativa de vereda (Nv), invasora *Pinus caribaea* em cerrado s.s. (Pc), *P. caribaea* em pastagem (Pp), *P. caribaea* em vereda (Pv) e a espécie nativa oportunista de vereda *Trembleya parviflora* (Tv). Boxplots representadas com mesma letra não diferem pelo teste de Tukey com  $p < 0,05$ . \* $p < 0,1$ ; \*\*\* $p < 0,001$ . Os círculos representam os valores extremos.

Por outro lado, os mesmos parâmetros analisados durante a estação seca foram mais homogêneos entre os componentes da vegetação (Fig. 3.3). Diferenças significativas foram observadas apenas na abundância de artrópodes entre *P. caribaea* em pastagem e HS de cerrado s.s., com maiores médias no componente da pastagem. Um padrão inverso à tendência observada na estação chuvosa. A ausência de diferenças significativas na riqueza de grupos taxonômicos e funcionais entre os componentes da vegetação, em parte, ocorreu devido às intensas variações observadas entre os pontos de amostragem em ecossistema de cerrado s.s..



**Fig. 3.3** Estimativas de abundância de indivíduos (a), riqueza de famílias (b) e riqueza de grupos funcionais (c) de artrópodes de serapilheira em áreas de cerrado s.s., pastagem e vereda durante a estação seca. Foram considerados os seguintes componentes da vegetação: estrato herbáceo de cerrado s.s. (HSc), estrato herbáceo de pastagem (HSp), estrato herbáceo de vereda (HSV), lenhosa nativa de cerrado s.s. (Nc), lenhosa nativa de vereda (Nv), invasora *Pinus caribaea* em cerrado s.s. (Pc), *P. caribaea* em pastagem (Pp), *P. caribaea* em vereda (Pv) e a espécie nativa oportunista de vereda *Trembleya parviflora* (Tv). Boxplots representadas com mesma letra não diferem pelo teste de Tukey com  $p < 0,05$ . \*\* $p < 0,1$ . Os círculos representam os valores extremos.

De modo geral, o efeito da sazonalidade na abundância, riqueza de grupos taxonômicos e de grupos funcionais de artrópodes de serapilheira foi observado apenas em alguns componentes da vegetação, indicando que o fator sazonalidade não atuou de modo homogêneo nesses ecossistemas (Table 3.1). O padrão geral foi a ausência de diferenças significativas nesses parâmetros entre as estações na maioria dos componentes e diferenças significativas ou tendência a diferenças significativas concentradas em componentes específicos de cada ecossistema (Table 3.1).

**Table 3. 1** Comparação da abundância, riqueza de grupos taxonômicos e riqueza grupos funcionais de artrópodes de serapilheira entre componentes da vegetação de cerrado s.s., pastagem e vereda.

Ecosystem	Component	Parameter	Wet	Dry	t	p
cerrado s.s.	HS	Abundância	216.00±174.74	68.5±174.74	3.84	<b>&lt;0.001****</b>
		Riqueza	12.81±3.78	6.62±5.31	3.79	<b>&lt;0.001****</b>
		Grupos funcionais	8.56±1.46	6.81±4.62	1.44	0.166
	Nativa	Abundância	392.37±819.94	156.81±190.75	1.93	<b>0.064*</b>
		Riqueza	12.75±3.59	10.06±6.87	1.39	0.179
		Grupos funcionais	8.50±1.93	8.81±5.27	-0.22	0.826
	<i>P. caribaea</i>	Abundância	675.08±1925.78	289.08±503.41	0.74	0.468
		Riqueza	13.08±5.23	10.33±6.53	1.14	0.268
		Grupos funcionais	8.58±1.93	8.83±5.04	-0.16	0.875
pastagem	HS	Abundância	709.78±2551.28	148.39±114.38	-0.41	0.684
		Riqueza	9.05±4.56	8.67±3.14	0.298	0.768
		Grupos funcionais	6.61±1.75	7.55±2.36	-1.36	0.182
	<i>P. caribaea</i>	Abundância	103.50±86.53	196.22±138.75	-2.03	<b>0.050*</b>
		Riqueza	8.83±3.03	10.67±3.34	-1.72	<b>0.094*</b>
		Grupos funcionais	7.28±2.19	8.00±2.66	-0.89	0.380
vereda	HS	Abundância	157.00±294.71	58.94±50.18	0.78	0.439
		Riqueza	9.28±3.64	8.83±3.63	0.366	0.716
		Grupos funcionais	6.72±1.93	7.33±2.22	-0.88	0.385
	Nativa	Abundância	146.94±303.08	93.72±65.51	0.25	0.801
		Riqueza	10.16±2.59	11.39±3.43	-1.20	0.237
		Grupos funcionais	7.72±1.71	8.33	-0.89	0.379
	<i>P. caribaea</i>	Abundância	186.11±279.83	116.50±115.62	0.45	0.653
		Riqueza	11.00±3.05	10.05±1.95	1.11	0.278
		Grupos funcionais	7.94±1.66	8.17±1.25	-0.45	0.653
	<i>T. parviflora</i>	Abundância	169.33±329.66	79.22±58.03	-0.09	0.927
		Riqueza	10.50±4.02	11.11±3.48	-0.49	0.629
		Grupos funcionais	7.05±1.89	8.44±1.69	-2.32	<b>0.026**</b>

\*p<0.1; \*\*p<0.05; \*\*\*\*p<0.001

As principais diferenças nos componentes da vegetação entre as estações seca e chuvosa foram observadas principalmente no cerrado *s.s.* e concentradas, sobretudo, no HS (Table 3.1). Embora uma tendência na redução da abundância de artrópodes sob a copa de espécies nativas de cerrado *s.s.* também tenha ocorrido, os microambientes formados pelas copas das espécies lenhosas parecem ter amortecido os impactos da sazonalidade e este efeito parece ter sido mais evidente sob a copa da espécie invasora *P. caribaea*. Inclusive, o padrão de aumento da riqueza de grupos taxonômicos na estação seca em pastagens (Capítulo 2) parece ter ocorrido apenas sob a copa desta espécie. Por outro lado, a manutenção da abundância e riqueza da comunidade de artrópodes nos componentes vegetais de vereda entre as estações seca e chuvosa foi bastante evidente, exceto com o aumento da riqueza de grupos funcionais sob a copa de *T. parviflora* na estação seca.

De acordo com os resultados da PERMANOVA nos modelos de NMDS, sob diferentes componentes da vegetação de um mesmo ecossistema, não foram encontradas diferenças na composição artrópodes, exceto em veredas na estação seca, com diferenças significativas na composição taxonômica ( $F=1,51$ ;  $p=0,049$ ). Nessas mesmas condições, também foi observada uma tendência a diferenças significativas na composição funcional ( $F=1,54$ ;  $p=0,07$ ). A porcentagem de dissimilaridade entre os componentes da vegetação foi significativa entre HS e lenhosas nativas e entre HS e *P. caribaea* (Table 3.2). Nesse sentido, para a composição da comunidade de artrópodes, os componentes da vegetação foram mais efetivos como filtros ecológicos, mas estiveram relacionados à sazonalidade.

**Table 3. 2** Porcentagem de dissimilaridade Bray-Curtis da comunidade de artrópodes de serapilheira (composição taxonômica e funcional) entre componentes da vegetação em ecossistema de vereda na estação seca. Foram considerados os componentes: estrato herbáceo (HS), espécies lenhosas nativas, a invasora *Pinus caribaea* e a oportunista *Trembleya parviflora*.

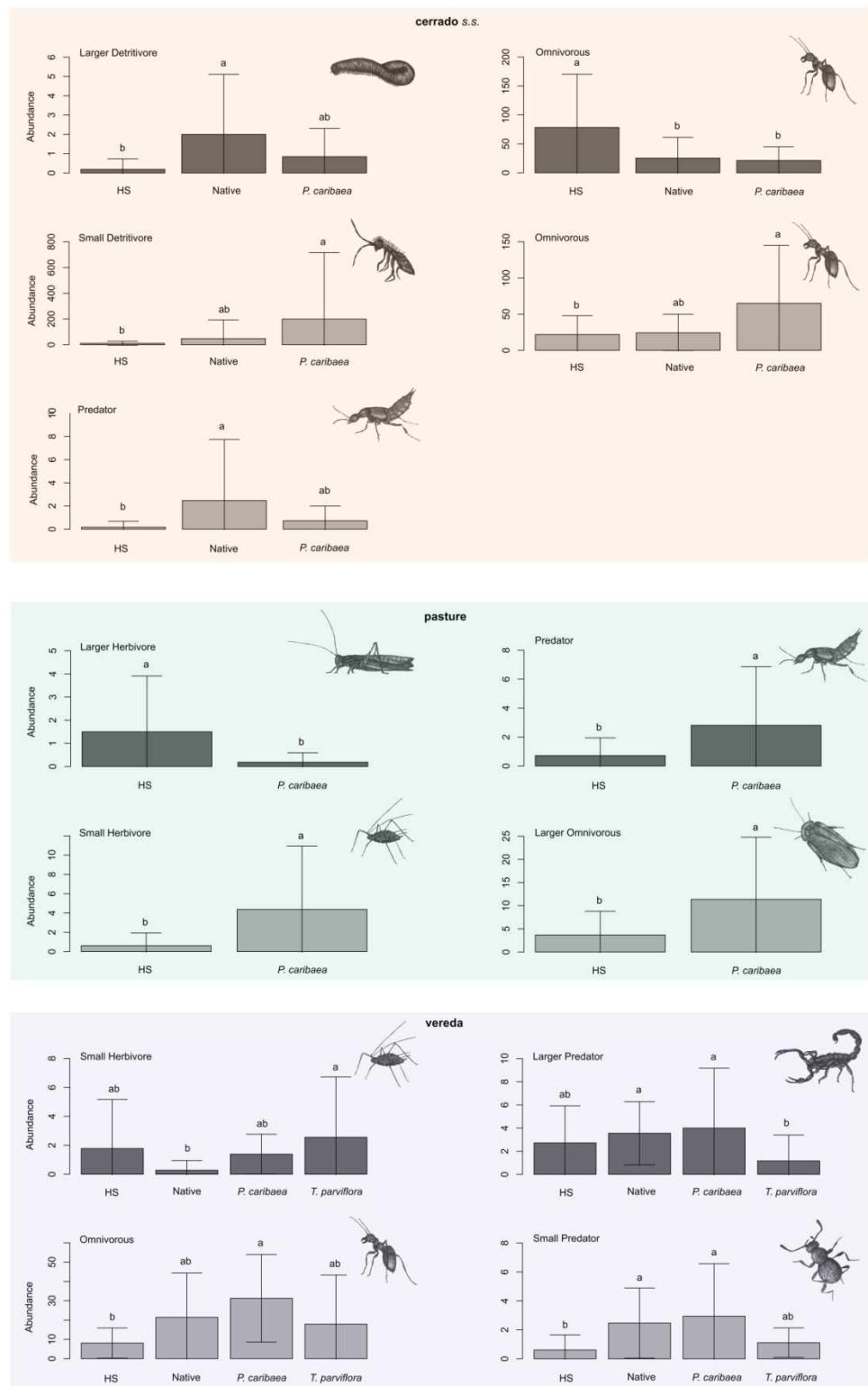
Overall Bray-Curtis dissimilarity (%)			
	Taxonomic composition		
	HS	Native	<i>P. caribaea</i>
Native	72.43		
<i>P. caribaea</i>	70.50	68.99	
<i>T. parviflora</i>	68.42	69.61	67.12
Funcitional composition			
	HS	Native	<i>P. caribaea</i>
Native	67.12		
<i>P. caribaea</i>	64.89	63.14	
<i>T. parviflora</i>	60.65	61.50	60.08

Apesar da aparente homogeneidade da comunidade de artrópodes na maioria das situações analisadas, a abundância de artrópodes de alguns grupos funcionais variou de forma consistente entre os componentes da vegetação, indicando a sensibilidade destes grupos à heterogeneidade ambiental provocada pelos traços da vegetação (Fig 3.4). Nesse sentido, os efeitos dos componentes da vegetação foram complexos e difusos, de modo que análises que considerem padrões mais genéricos, como as análises de agrupamento, camuflaram esses efeitos altamente idiossincráticos. Além disso, variações sazonais tornaram essa relação ainda mais complexa, de modo que os grupos funcionais sensíveis aos componentes da vegetação nas estações seca e chuvosa foram distintos. Assim, mais uma vez, os resultados desse trabalho indicam que a influência da heterogeneidade da vegetação nas comunidades de artrópodes parecem ser bastante influenciadas pelas condições ambientais.

A presença física da copa das espécies lenhosas exerceu importante papel nas variações observadas no cerrado s.s., sobretudo com maiores abundância de alguns grupos funcionais sob a copa de espécies nativas e da espécie invasora *P. caribaea* durante a estação seca em comparação com o HS. Neste ecossistema, por exemplo, onívoros médios que foram mais abundantes no HS durante a estação chuvosa, na estação seca concentraram-se sob a copa das espécies lenhosas (Fig. 3.4).

Nas pastagens, a copa de *P. caribaea* apresentou maior abundância de predadores médios na estação chuvosa, pequenos herbívoros e grandes onívoros na estação seca, enquanto no HS, apenas maior abundância de grandes herbívoros na estação chuvosa (Fig. 3.4). Assim, nas pastagens abandonadas, microambientes formados sob a copa dos pinheiros foram mais atrativos para os artrópodes, principalmente na estação seca.

Nas veredas a espécie oportunista *T. parviflora* apresentou importantes diferenças em relação a outras espécies lenhosas nativas quanto à influência na abundância de alguns grupos funcionais durante a estação chuvosa, mas durante a estação seca, essa tendência foi verificada para *P. caribaea* em relação ao estrato herbáceo (Fig. 3.4).

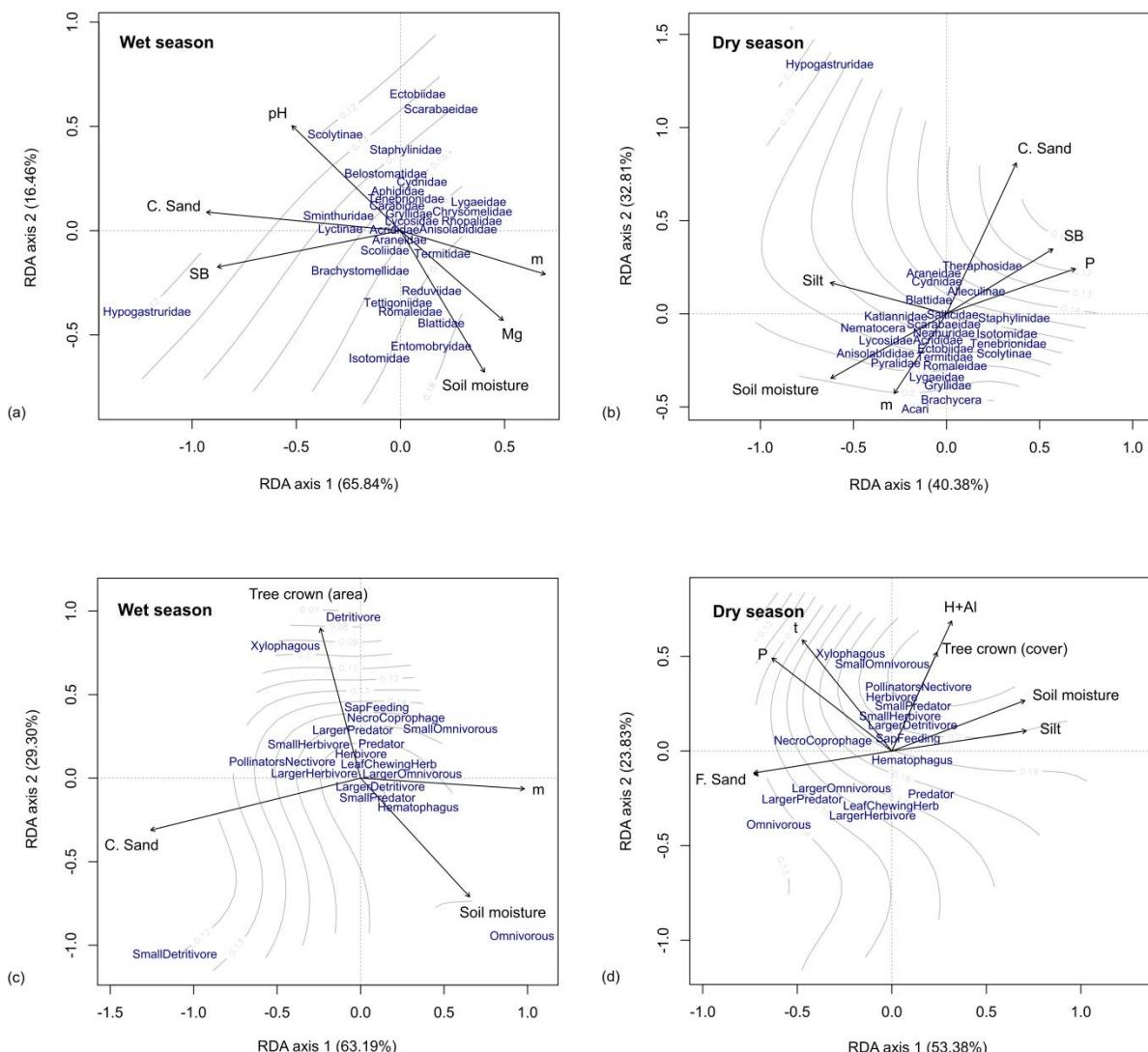


**Fig. 3.4** Influência dos componentes da vegetação nos diferentes grupos funcionais de artrópodes de serapilheira em ecossistemas de cerrado s.s., pastagem e vereda. Foram considerados como componentes da vegetação o estrato herbáceo (HS), espécies lenhosas nativas, a espécie invasora *Pinus caribaea* e a espécie oportunista *Trembleya parviflora*. Colunas com preenchimento escuro representam dados coletados durante a estação chuvosa e colunas com preenchimento claro representam dados coletados durante a estação seca. Médias representadas com mesma letra não diferem pelo teste de Tukey com  $p < 0.05$ .

Além das categorias de componentes da vegetação, a heterogeneidade ambiental relacionada aos gradientes de características químicas e físicas do solo, as características das copas das espécies lenhosas e, principalmente, o conteúdo de água do solo funcionaram como importantes *drivers* de distribuição de grupos taxonômicos e funcionais de artrópodes. No entanto, para cada ecossistema essas relações foram diferentes.

A distribuição de grupos taxonômicos de artrópodes de serapilheira em ecossistema de cerrado *s.s.* foi menos dispersa em relação às características ambientais (Fig. 3.5 a,b), com a maioria dos grupos localizados nas regiões centrais dos eixos significativos (Table 3.3) das ordenações. Nesse sentido, apesar da existência de importantes gradientes ambientais, os microambientes extremos foram pouco explorados pelos grupos de artrópodes. As maiores variações na distribuição destes grupos foram observadas na estação chuvosa (Fig. 3.5a).

Durante a estação chuvosa, famílias de Collembolas Hypogastruridae, Brachystomellidae+Sminthuridae e Entomobryidae+Isotomidae ocuparam diferentes porções do gradiente representado pelo eixo 1 (Fig 3.5a), um indicativo de particionamento de nicho entre esses grupos. Mais do que um extremo em relação à distribuição de Collembolas, os microambientes ocupados por Hypogastrurida, em geral, mais arenosos, foram mais específicos em relação à maioria dos grupos taxonômicos, tanto na estação chuvosa (Fig. 3.5a), quanto na estação seca (Fig. 3.5b).



**Fig. 3.5** Análise de Redundância Canônica (da sigla em inglês RDA) utilizando dados ambientais e biofísicos, bem como, a composição taxonômica (a, b) e funcional (c, d) de artrópodes de serapilheira em três sítios de cerrado s.s. durante as estações chuvosa (a, c) e seca (b, d). Isolinhas representam o gradiente de umidade na superfície do solo.

**Table 3.3** Resultado das Análises de Redundância (da sigla em inglês RDA) utilizando dados de composição taxonômica e funcional de artrópodes de serapilheira em sítios de cerrado s.s.. \* $p<0.1$ ; \*\* $p<0.05$ ; \*\*\* $p<0.01$ ; \*\*\*\* $p<0.001$ .

	Season	F <sub>model</sub>	P <sub>model</sub>	P <sub>axis 1</sub>	P <sub>axis 2</sub>	Fig. 5
Taxonomic	Wet	1.97	0.009***	0.006***	0.619	a
Taxonomic	Dry	2.15	<0.001****	0.022**	0.026**	b
Functional	Wet	2.77	<0.001****	0.002***	0.063*	c
Functional	Dry	1.92	0.005***	0.009***	0.336	d

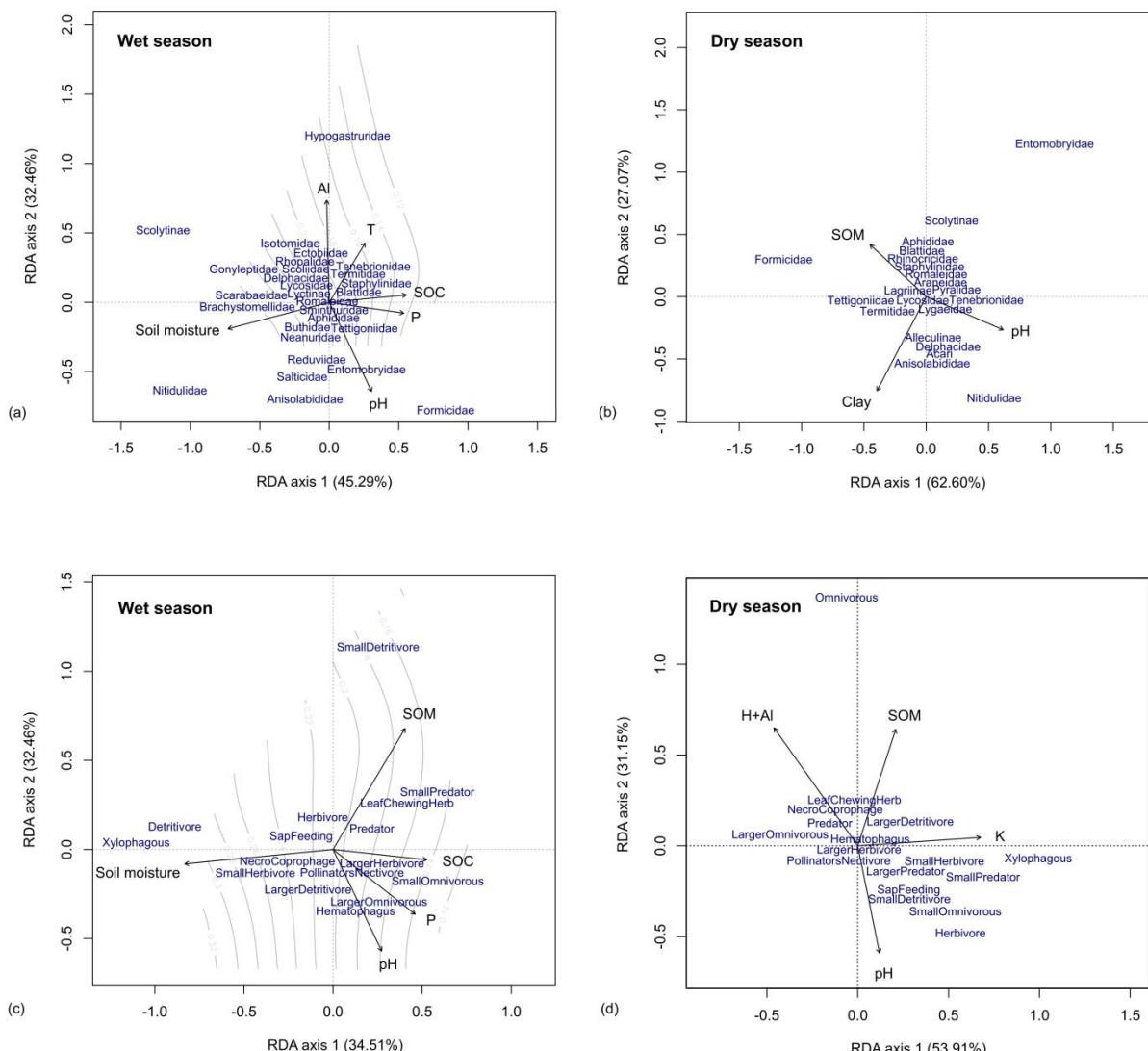
Os grupos funcionais apresentaram como característica ambiental significativa nos modelos de RDA, além das variáveis também relevantes para os grupos taxonômicos, características biométricas das copas de espécies lenhosas. Na estação chuvosa, sob as

maiores copas, foram observados menores níveis de umidade e esses microambientes foram importantes para a distribuição de xilófagos e outros detritívoros de tamanho corporal médio. Pequenos detritívoros e onívoros de tamanho corporal médio ocuparam microambientes extremos do principal gradiente ambiental com onívoros em ambientes de solos mais úmidos e com maiores valores de saturação por alumínio (m) e detritívoros pequenos em ambientes mais arenosos e secos. O eixo 2, representado principalmente pela área de copa de espécies lenhosas, apresentou valor de significância próximo a 0,05 (Table 3.3). Ao longo deste gradiente, detritívoros médios e detritívoros pequenos ocuparam suas porções extremas, com detritívoros médios sob copas de maior extensão.

Na estação seca, sob copas mais densas, maiores níveis de acidez potencial ( $H+Al$ ) e maiores níveis de umidade foram observados e esses microambientes foram importantes para a maioria dos grupos funcionais. Nestas condições, em ambientes de menor umidade e menor cobertura de copa, concentraram-se principalmente artrópodes grandes de diferentes funções tróficas e onívoros médios (Fig. 3.5d).

Nas pastagens, os gradientes ambientais mais complexos foram observados na estação chuvosa, tanto em relação à composição taxonômica, quanto em relação à composição funcional (Fig. 3.6 a,c). Na estação seca, apenas para a composição funcional o gradiente ambiental foi significativo (Table 3.4). Além disso, as características texturais do solo foram pouco relevantes para a distribuição dos artrópodes de serapilheira.

A composição de grupos taxonômicos na estação chuvosa foi influenciada por dois gradientes, sendo o gradiente de maior variação composto principalmente pela umidade do solo e o segundo pelas características de pH e concentração de Al (Fig 3.6a). A maioria dos grupos taxonômicos foi encontrada em condições intermediárias de pH e umidade do solo. Grupos abundantes como os Coleoptera Nititulidae e Scolytinae, juntamente com Formicidae (Hymenoptera) exploraram ambientes extremos de umidade, com os dois primeiros em ambientes mais úmidos e o último em ambientes mais secos. Apesar de estarem associadas aos mesmos níveis de umidade, a distribuição de famílias de Collembola apresentou importantes diferenças quanto às condições de pH e alumínio no solo, com Hypogastruridae ocupando os microambientes mais álicos das pastagens e Entomobryidae em solos mais básicos (Fig. 3.6).



**Fig. 3.6** Análise de Redundância Canônica (da sigla em inglês RDA) utilizando dados ambientais e biofísicos, bem como, a composição taxonômica (a,b) e funcional (c,d) de artrópodes de serapilheira em sítios de três pastagens abandonadas durante as estações chuvosa (a,c) e seca (b,d). Isolinhas representam o gradiente de umidade na superfície solo.

**Table 3.4** Resultado das Análises de Redundância (da sigla em inglês RDA) utilizando dados de composição taxonômica e funcional de artrópodes de serapilheira em sítios de pastagens abandonadas. \* $p<0.1$ ; \*\* $p<0.05$ ; \*\*\* $p<0.01$ ; \*\*\*\* $p<0.001$ .

	Season	F <sub>model</sub>	p <sub>model</sub>	p <sub>axis 1</sub>	p <sub>axis 2</sub>	Fig. 5
Taxonomic	Wet	1.85	0.003***	<0.001****	0.035**	a
Taxonomic	Dry	1.91	0.037**	0.077*	0.364	b
Functional	Wet	2.04	<0.001****	0.027**	0.075*	c
Functional	Dry	2.26	0.005***	0.037**	0.146	d

Na estação seca, os grupos taxonômicos foram pouco sensíveis às características ambientais consideradas nesse estudo. No gradiente composto pelo eixo 1, com tendência

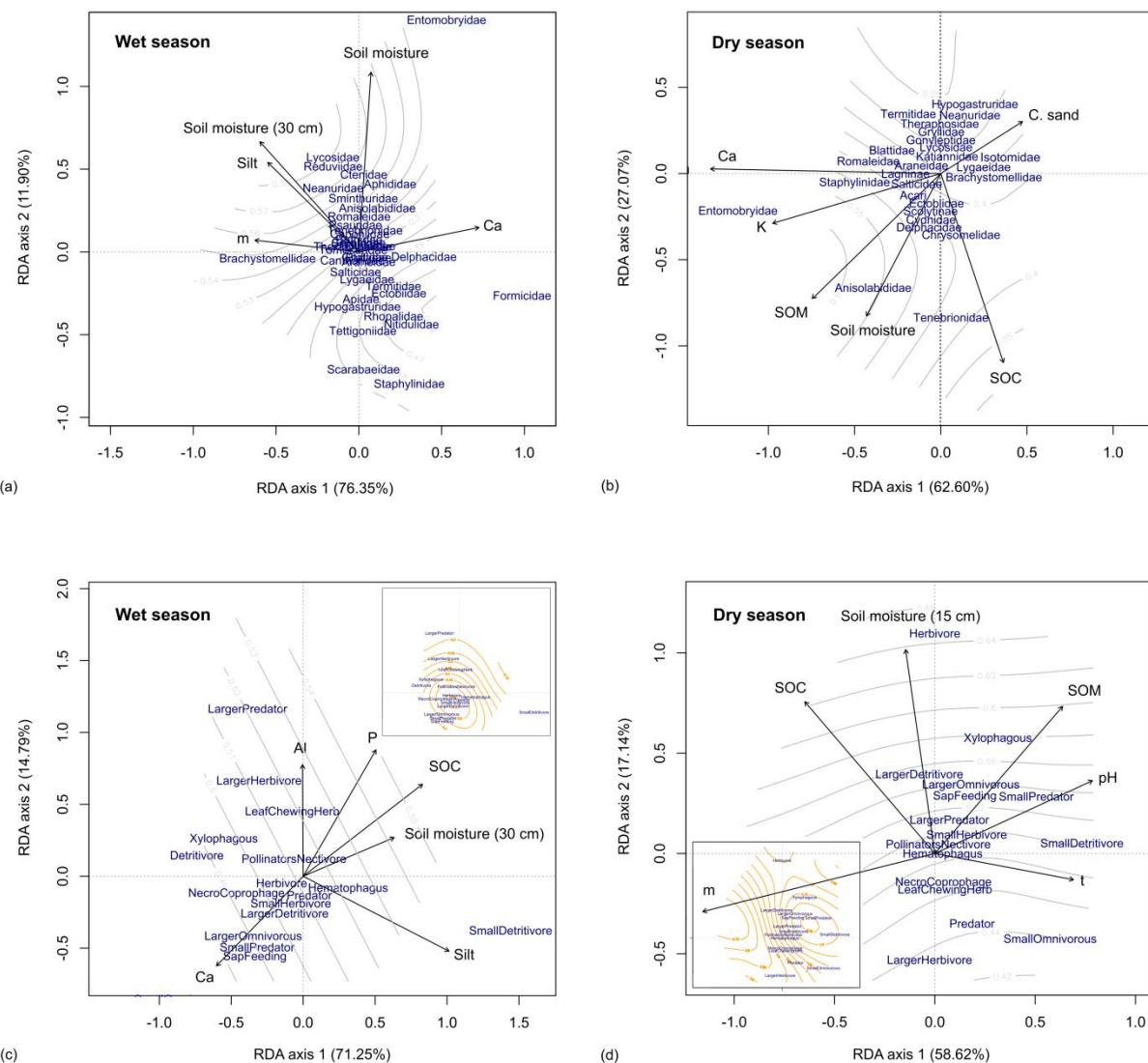
significativa (Table 3.4), assim como na estação chuvosa, Formicidae ocupou condições extremas, mas desta vez em microambientes mais ácidos.

A maior parte dos grupos de detritívoros concentrou-se nos microambientes de maior umidade na estação chuvosa (Fig. 3.6c). Pequenos detritívoros, no entanto, ocuparam ambientes com níveis intermediários de umidade, mas ricos em matéria orgânica (SOM), contrastando principalmente com os microambientes nos quais foram encontrados grandes detritívoros.

O gradiente formado, em grande parte, pelas concentrações de potássio trocável (K) e H+Al foi relevante para a distribuição de grupos funcionais de artrópodes na estação seca (Fig. 3.6d). Os diferentes grupos encontraram-se dispersos ao longo deste gradiente, de modo que xilófagos e muitos grupos de pequenos artrópodes ocuparam os microambientes mais ricos em K e com menor H+Al. Em microambientes com características opostas foram observados principalmente onívoros grandes.

Apesar da umidade do solo ser uma característica marcante das veredas, outros atributos químicos do solo foram ainda mais relevantes na composição dos gradientes ambientais desses ecossistemas, especialmente na estação seca (Fig. 3.7). Diferente do cerrado *s.s.* e das pastagens, houve relevância dos níveis de umidade do solo em maiores profundidades (15 e 30 cm). Além disso, como uma característica encontrada exclusivamente nas veredas, as concentrações de cálcio no solo (Ca) estiveram, na maioria das situações, associadas às maiores variações na composição de artrópodes de serapilheira. Tanto os modelos, quanto os eixos de maior variação (eixo 1) apresentaram níveis de significância menores que 0,001, indicando a importante relação do ambiente com a distribuição taxonômica e funcional dos artrópodes (Table 3.5).

Na estação chuvosa a distribuição taxonômica de artrópodes foi concentrada em microambientes com características intermediárias de Ca, m, umidade a 30 cm de profundidade e conteúdo de silte. Diferindo deste padrão, Entomobryidae e Formicidae foram relacionados a microambientes com maiores níveis de Ca e menores níveis de m. Já para Collembolas da família Brachystomellidae ocuparam os microambientes com características opostas (Fig. 3.7a).



**Fig. 3.7** Análise de Redundância Canônica (da sigla em inglês RDA) utilizando dados ambientais e biofísicos, bem como a composição taxonômica (a,b) e funcional (c,d) de artrópodes de serapilheira em três veredas durante as estações chuvosa (a,c) e seca (b,d). O vetor Soil moisture representa a umidade do solo na superfície (0 cm de profundidade). Isolinhas de cor cinza representam o gradiente de umidade do solo na profundidade de maior contribuição com o eixo1. Em menor escala, gradiente conteúdo de Ca (c) e gradiente de pH (d) do solo foram representados em cor laranja.

**Table 3.5** Resultado das Análises de Redundância (da sigla em inglês RDA) utilizando dados de composição taxonômica e funcional de artrópodes de serapilheira em sítios de veredas. \*p<0.1; \*\*p<0.05; \*\*\*p<0.01; \*\*\*\*p<0.001.

	Season	F <sub>model</sub>	p <sub>model</sub>	p <sub>axis 1</sub>	p <sub>axis 2</sub>	Fig. 5
Taxonomic	Wet	2.77	<0.001****	<0.001****	0.674	a
Taxonomic	Dry	3.28	<0.001****	<0.001****	0.054*	b
Functional	Wet	2.54	<0.001****	<0.001****	0.301	c
Functional	Dry	2.33	<0.001****	<0.001****	0.360	d

Maior complexidade na relação da composição taxonômica com as condições ambientais foi observada na estação seca, em que as concentrações de Ca e K no solo foram de grande relevância (Fig. 3.7b). Mais uma vez, ocupando os extremos deste gradiente, foram observadas famílias de Collembola. O gradiente de umidade teve uma maior contribuição no eixo 2, juntamente com o teor de carbono orgânico (SOC), no entanto, a maior parte dos grupos taxonômicos concentraram-se nas regiões em que estas variáveis apresentaram valores mais baixos, com níveis de umidade entre 0,25 e 0,45 mm<sup>3</sup>/mm<sup>3</sup> de água no solo.

Pequenos detritívoros foram observados em microambientes muito específicos na estação chuvosa, com elevados níveis de silte, umidade a 30 cm de profundidade e fósforo (P) (Fig. 7c). Importantes variações na distribuição dos grupos funcionais foram relacionados ao gradiente de Ca no solo, com muitos grupos concentrados nos microambientes em que esse elemento estava presente em maiores concentrações.

Na estação seca, os grupos funcionais de artrópodes foram relacionados principalmente com variações em m e pH do solo. Pequenos artrópodes, sendo eles, pequenos detritívoros, pequenos predadores e pequenos onívoros, assim como nas pastagens, foram encontrados nos microambientes de solos mais básicos e menor m. A maioria dos outros grupos funcionais, no entanto, foram encontrados em condições ambientais intermediárias. Microambientes extremos não foram explorados preferencialmente por nenhum dos grupos funcionais.

### 3.4 DISCUSSÃO

De modo geral, os resultados desse estudo indicam que a heterogeneidade ambiental representada pelos traços da vegetação e por gradientes ambientais e biofísicos influenciaram na distribuição de grupos taxonômicos e funcionais de artrópodes de serapilheira, tanto em ecossistemas naturais, quanto antropizados. Em todos os casos, as características e a magnitude desses efeitos variaram entre as estações seca e chuvosa, indicando a importância da heterogeneidade ambiental para estas comunidades nas condições de sazonalidade características do bioma Cerrado.

A heterogeneidade ambiental atua como importante condutor de diversidade de artrópodes de serapilheira promovendo a coexistência de diferentes grupos e diferentes habitats (Tao et al. 2019; Macedo et al. 2020). Os resultados obtidos nessa pesquisa indicam que os microambientes dos ecossistemas analisados variam quanto à sua importância para a comunidade de artrópodes de serapilheira de acordo com as características do ecossistema e, principalmente, com as condições sazonais. Entre os diferentes *drivers* de heterogeneidade ambiental, os componentes da vegetação, a umidade e as características químicas do solo foram os mais relevantes.

Nos ecossistemas de cerrado s.s., mais do que a simples presença das copas das espécies lenhosas, as características biométricas destas copas também foram determinantes para composição funcional dos artrópodes. Espécies lenhosas em ambientes savânicos são importantes engenheiras ecossistêmicas (Witkowski 1991; Scholz et al. 2002; Aponte et al. 2012; García-Tejero and Taboada 2016; Belan et al. 2018; Jakobsson et al. 2019), pois sob a copa dessas espécies são observadas diferentes condições de luz, características químicas do solo, características hidrológicas (Aponte et al. 2012; García-Tejero and Taboada 2016; Jakobsson et al. 2019) e algumas espécies nativas podem até mesmo promover redistribuição de água das camadas mais profundas do solo para a superfície (Scholz et al. 2002). Nestes ecossistemas, mudanças na estrutura da vegetação, como a conversão dessas complexas formações vegetais em pastagens, podem alterar a composição de grupos de artrópodes até mesmo de forma mais intensa que a mudanças na disponibilidade de recursos (Macedo et al. 2020).

Diferente dos demais ecossistemas, no *cerrado s.s.* a umidade do solo foi um dos principais atributos da composição dos gradientes de maior variação na distribuição de artrópodes de serapilheira em todas as situações analisadas, com maiores concentrações de

grupos taxonômicos e funcionais em condições que variam de intermediários à maiores níveis de umidade. Nos ambientes savânicos, tanto pelas características da vegetação, quanto pelas características do solo, são observados maiores níveis de infiltrabilidade da água (Schymanski et al. 2008) que, sobretudo na estação seca, encontra-se concentrada nas camadas mais profundas do solo e é captada basicamente pelos componentes lenhosos da vegetação que apresentam extensas raízes (Goldstein et al. 2008). Nesse sentido, os microambientes mais úmidos parecem ter sido mais relevantes para os artrópodes no cerrado *s.s.* que nas pastagens, cuja infiltrabilidade da água torna-se comprometida devido a densa cobertura de gramíneas, capaz de manter as camadas superficiais do solo com maiores níveis de umidade (Schymanski et al. 2008), ou mesmo em comparação às veredas, cujos altos níveis de umidade são mantidos ao longo de todo o ano devido à proximidade do lençol freático da superfície do solo (Ribeiro and Walter, 2008).

A dispersão de organismos ao longo de gradientes ambientais segue um *trade-off* de estratégias de vida entre capacidade competitiva e resistência à condições adversas (Liancourt et al. 2005). Sob condições extremas de disponibilidade de recursos, a heterogeneidade ambiental torna-se um importante *driver* positivo de riqueza (Yang et al. 2015) Desse modo, em uma escala de paisagem, no gradiente ambiental de umidade, a maior severidade relacionada a escassez deste recurso está representada pelo cerrado *s.s.*. Sob esse aspecto, a presença das copas das árvores e suas características biométricas funcionaram como atributos que aumentaram o grau de variação dos microambientes, possibilitando a manutenção de diferentes estratégias de vida, sobretudo na estação seca. Assim, a combinação dos fatores estrutura da vegetação e disponibilidade hídrica parecem atuar na distribuição de artrópodes de serapilheira no cerrado *s.s.*.

Mesmo nos sítios de pastagem, com gradientes ambientais mais simples e estrutura vegetacional mais homogênea e predominantemente exótica, a heterogeneidade promovida pelas copas das espécies lenhosas foi tão relevante que, até a presença da espécie exótica *P. caribaea* conferiu a estes ecossistemas heterogeneidade de distribuição de grupos funcionais e maior abundância de artrópodes na estação seca. A despeito da simplificação das comunidades vegetais promovidas pela invasão biológica por gramíneas exóticas, sob baixas intensidades de manejo, como no caso das pastagens abandonadas, a existência de agentes de heterogeneidade ambiental podem promover diversidade de artrópodes e alterar as características do solo (García-Tejero and Taboada 2016). No entanto, coníferas com alto potencial invasor como *P. caribaea* podem causar importantes impactos ambientais como a substituição de vegetação nativa e alterações de padrões e processos ecossistêmicos

(Simberloff et al. 2010). Neste sentido, promover a heterogeneidade ambiental nas pastagens parece ser uma das ações necessárias para restaurar as funções ecológicas destes ambientes, por isso, a substituição dos pinheiros por espécies lenhosas nativas do bioma Cerrado, como forma de controle da invasão biológica, é recomendável.

Maiores efeitos dos traços da vegetação na composição da comunidade de artrópodes de serapilheira em veredas possivelmente estão relacionados com a maior complexidade da estrutura da vegetação que compõe estes ambientes. Apesar das veredas serem ecossistemas savânicos como cerrado s.s., seus padrões de distribuição da vegetação são ainda mais heterogêneos. O HS nestes ecossistemas formam uma densa matriz graminosa na qual emergem as espécies lenhosas, não dispersas como no cerrado s.s., mas em adensamentos formados em torno da espécie *Mauritia flexuosa* (buriti) compondo um mosaico vegetacional (Araujo et al. 2002; Ribeiro and Walter, 2008). Além de formações savânicas, as veredas são também áreas úmidas, cujo gradiente de umidade transversal à linha de drenagem dá origem a três zonas de vegetação com composições florísticas diferentes localizadas no terço superior, terço médio e terço inferior (Araujo et al. 2002; Guimarães et al. 2002; Ramos et al. 2006; Santos and Munhoz 2012; Resende et al. 2013).

Apesar dos importantes gradientes de umidade como condutores da heterogeneidade ambiental, as veredas são ecossistemas que podem ocorrer sob diversos tipos de formações geomorfológicas (Campos et al. 2013). Mais do que uma alta diversidade  $\beta$  entre fragmentos (Guimarães et al. 2002; Soares et al. 2015) e entre microambientes (Guimarães et al. 2002), as veredas também apresentam alta heterogeneidade de características químicas e físicas do solo (Porto et al. 2018; Ribeiro et al. 2019). Diante desta complexidade, a distribuição de artrópodes de serapilheira nestes ecossistemas parecem levar em consideração todos estes fatores e não somente os gradientes de umidade.

Comum em todos os ecossistemas analisados, os microambientes formados sob a copa de *P. caribaea* apresentaram inconsistências quanto à influência nos padrões de distribuição de artrópodes. Na estação chuvosa, apesar de apresentarem valores semelhantes de abundância e riqueza de grupos funcionais, a única diferença na riqueza de grupos taxonômicos entre todos os componentes da vegetação foi observada entre pinheiros introduzidos no cerrado s.s. e pinheiros em pastagens abandonadas, com maiores médias sob a copa dos primeiros. Além disso, o efeito da sazonalidade na riqueza taxonômica e, sobretudo, na abundância total de artrópodes sob a copa de *P. caribaea* em pastagens não foi uma característica comum à espécie nos outros ecossistemas. Embora diferenças na abundância de

grupos funcionais entre pinheiros e estrato herbáceo (HS) tenha sido um padrão comum nos três ecossistemas, os grupos funcionais afetados, via de regra, não foram os mesmos.

Apesar de traços funcionais de plantas serem considerados em muitos estudos como conjunto de características inerentes à espécie, a complexidade da interação de uma espécie vegetal com o ecossistema no qual está inserida pode resultar em diferenças importantes em seus atributos como o nível de sombreamento, acúmulo de biomassa, quantidade e qualidade da serapilheira produzida. Nesse sentido, variações nos traços da vegetação podem ocorrer independentemente da sua composição taxonômica, de modo que, para cada ambiente em que esteja presente, um conjunto diferente de traços pode ser observado em uma mesma espécie (Eviner 2004). Porém, mais do que o efeito de uma espécie amplamente generalista interagindo com um extenso espectro de condições ambientais, o caso da espécie *P. caribaea* deve ser analisado como um processo de invasão biológica no cerrado s.s. e nas veredas e de coinvasão nas pastagens abandonadas (CABI 2019; Soares et al. 2015; Soares et al. 2019).

A influência de processos de invasão biológica são, em si, dependentes de análises complexas que considerem as estratégias de vida da espécie invasora (Vicente et al. 2013), mas, além disso, das interações estabelecidas com as comunidades locais e características dos ambientes invadidos como, por exemplo, os traços dominantes da vegetação nativa (Martin et al. 2017), o nível de heterogeneidade ambiental (Chen et al. 2016) e a ocorrência de outras espécies invasoras (Kuebbing et al. 2013; Mahla and Mlambo 2019). Em todos estes aspectos é possível destacar diferenças entre os ecossistemas de cerrado s.s., pastagem e veredas.

Sínteses e padrões de invasibilidade e impactos dessas espécies são constantes objetivos de pesquisas que visam aumentar o poder preditivo da invasão, mas assim como observado para *P. caribaea* nesse estudo, o nível de especificidade das observações tornam as generalizações inviáveis (Elliott-Graves 2015). Nesse sentido, mesmo a espécie invasora sendo a mesma nos três ecossistemas, em cada um deles, ela compõe um microssistema único.

Ao contrário do padrão observado sob a copa de *P. caribaea*, microambientes compostos pela espécie *Trembleya parviflora*, presente apenas nos sítios de vereda, apresentaram, na estação chuvosa, características da comunidade de artrópodes que diferiram dos microambientes compostos pelas outras espécies lenhosas nativas deste ecossistema. Relatada como um possível indicador de rebaixamento de lençol freático (Meirelles et al. 2004; Santos and Munhoz 2012) e de ambientes mais perturbados em áreas úmidas (Meirelles et al. 2005, Soares et al. 2019), esta espécie apresenta adaptações para ambientes alagados, mesmo ocorrendo também em solos bem drenados (Somavilla and Graciano-Ribeiro 2012).

Diferentes tipos óleos voláteis são encontrados nas folhas de *T. parviflora*, principalmente  $\alpha$ -terpineol, mas a composição destes óleos variam sazonalmente (Farias et al. 2018). Este monoterpeno, presente em maiores concentrações na estação seca (Farias et al. 2018), apresenta propriedades repelentes seletivas de insetos (Khaleel, 2018), podendo funcionar como filtro ecológico para a comunidade de artrópodes de serapilheira nestes microambientes.

Diante disso, as diferenças encontradas na composição de artrópodes de serapilheira sob a copa de *T. parviflora* em veredas possivelmente são resultado da combinação de dois conjuntos de fatores: microambientes favoráveis para o desenvolvimento da espécie que diferem das características médias das veredas (mais expostos, perturbados e com maior amplitude de variação da umidade do solo) e características microambientais produzidas pela espécie como resultado da volatilização de terpenoides e altas concentrações destas substâncias na composição química da serapilheira.

A riqueza de grupos funcionais dos artrópodes foi mais sensível às variações dos componentes da vegetação na estação chuvosa que os dados de abundância e riqueza de grupos taxonômicos. Além disso, os diferentes grupos funcionais considerados nesse estudo responderam à heterogeneidade ambiental de formas distintas, mesmo quando a composição geral da comunidade de artrópodes apresentou características de homogeneidade em sua distribuição espacial. A composição do substrato, ou seja, a qualidade e quantidade de recursos disponíveis nos microambientes podem exercer pressões e desencadear respostas distintas nos grupos que dependem ou utilizam destes recursos de formas diferentes (Knon et al. 2013; Andersen et al. 2018; Hung et al. 2019). Nesse sentido, esta sensibilidade de grupos funcionais parece estar associada ao fato de que os diferentes grupos tróficos de artrópodes estão associados de forma mais intensa às funções nas quais são mediadores, de modo que, a dinâmica multitrófica dessas comunidades podem resultar em inconsistências nas relações entre a heterogeneidade dos microambientes e composição taxonômica da comunidade de artrópodes (Ebeling et al. 2017).

As diferentes respostas de grupos funcionais à heterogeneidade ambiental sob variações sazonais pode ser uma característica comum de comunidades diversas em ambientes complexos. Modelos teóricos sugerem que o nível de heterogeneidade de distribuição de consumidores e a taxa de imigração entre micro-habitats diferentes dependem principalmente de características como da taxa de movimento do consumidor e sua sensibilidade à qualidade dos recursos consumidos (Abrams, 2000). Nesse sentido, a sensibilidade e o grau de resposta dos organismos às variações ambientais podem ser altamente variáveis. Além disso, as

relações entre consumidores podem ser alteradas pelas características de uso do solo, intensidade de manejo e pelos traços da vegetação que podem mediar a interação entre populações de predadores e presas pelos diferentes contextos em que a interação entre eles ocorre e, de modo particular, os artrópodes são bastante sensíveis a essas variações ambientais (Meyer et al. 2019).

Mais do que características exclusivamente tróficas, *drivers* ambientais podem impactar de modo assimétrico a comunidade de artrópodes de modo que artrópodes de menor tamanho corporal podem ser afetados de forma mais intensa que artrópodes maiores (Langeveld et al. 2020). Igualmente, os dados desse estudo indicam que o tamanho do corpo dos artrópodes parece também ser um fator relevante na exploração dos microambientes dos ecossistemas analisados. Na estação seca, artrópodes menores que exercem diferentes funções tróficas ocuparam preferencialmente microambientes de solos mais básicos em pastagens e veredas, ecossistemas em que as características químicas do solo foram mais relevantes. Por outro lado, nesta mesma estação, artrópodes menores ocuparam ambientes mais úmidos e mais abrigados sob copas mais densas em cerrado *s.s.*, onde as características de umidade e das copas das espécies lenhosas exerceiram importante papel na heterogeneidade ambiental.

Vale ressaltar, no entanto, que apesar das informações obtidas pelas características funcionais dos artrópodes consideradas aqui, estas não substituíram as informações obtidas pelos dados de abundância e dados taxonômicos, mas foram complementares. Para as diferentes situações analisadas, cada um destes dados apresentou maior ou menor relevância. As variações na abundância de artrópodes na estação seca entre componentes da vegetação, a importante heterogeneidade de distribuição de grupos taxonômicos em veredas e a distribuição de famílias de Collembola ao longo dos gradientes ambientais, por exemplo, demonstram a importância de análises integradas usando dados de abundância, taxonômicos e funcionais de comunidades de artrópodes de serapilheira em ambientes heterogêneos. Além disso, os traços funcionais são informações limitadas, pois representam apenas um recorte das inúmeras funções e características dos organismos. Ao analisar características funcionais, sobretudo com objetivo de traçar estratégias de conservação da diversidade, deve-se compreender que outros traços, até mesmo desconhecidos, são sempre negligenciados (Owen et al. 2018).

### 3.5 CONCLUSÕES

Em todas as situações analisadas, efeitos da heterogeneidade ambiental variaram de forma consistente entre as estações seca e chuvosa, tanto em suas características, quanto na sua magnitude. A riqueza de grupos taxonômicos e, principalmente, a riqueza de grupos funcionais foram mais sensíveis aos componentes da vegetação na estação chuvosa. Já na estação seca, apenas a abundância total de indivíduos apresentou diferenças significativas entre os componentes. O efeito da sazonalidade na abundância, riqueza de grupos taxonômicos e funcionais foi heterogêneo entre os componentes da vegetação em todos os ecossistemas, concentrado principalmente no estrato herbáceo (HS) no cerrado s.s., sob a copa de *Pinus caribaea* em pastagens e sob a copa de *Trembleya parviflora* em veredas. Apesar disso, a composição taxonômica e funcional de artrópodes de serapilheira diferiu entre os componentes da vegetação apenas na estação seca em ecossistema de veredas, um indicativo da maior heterogeneidade ambiental nestas áreas.

Mesmo nas pastagens abandonadas, com vegetação menos complexa, compostas basicamente por gramíneas invasoras e a espécie exótica *P. caribaea*, as diferenças nos traços destes componentes da vegetação resultaram em diferenças na abundância de alguns grupos funcionais, no entanto, essas diferenças foram altamente idiosincráticas. Diferentes efeitos dos microambientes formados sob a copa da espécie *P. caribaea* nas comunidades de artrópodes de serapilheira foram observados nos ecossistemas de cerrado s.s., pastagem e vereda, indicando que os impactos da invasão biológica por esta espécie dependem das características dos ambientes nos quais ela foi inserida. E, embora *T. parviflora* seja uma espécie nativa em veredas, na estação chuvosa os microambientes aos quais esta espécie está associada apresentaram características funcionais da comunidade de artrópodes diferentes daquelas encontradas sob a copa das demais espécies lenhosas nativas de veredas.

De modo geral, o conteúdo de água do solo funcionou como um importante *driver* de distribuição de artrópodes, especialmente no ecossistema de cerrado s.s., e atributos químicos de solo em pastagem e vereda. Dados de abundância, taxonômicos e funcionais foram complementares para compreender a distribuição deste organismos nos diferentes ecossistemas, ressaltando a importância da análise integrada destes dados diante da complexidade dos ecossistemas analisados.

## REFERÊNCIAS

- Andersen EM, Cambrelin MN, Steidl RJ (2019) Responses of grassland arthropods to an invasion by nonnative grasses. *Biol Invasions*, 21.2:405-416. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1831-z>
- Anderson, MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol*, 26.1:32-46. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x>
- Aponte C, García LV, Maranon T (2012) Tree species effect on litter decomposition and nutrient release in mediterranean oak forests changes over time. *Ecosyst* 15.7:1204-1218. <https://doi.org/10.1007/s10021-012-9577-4>
- Araujo GM, Barbosa AAA, Arantes AAA; Amaral A (2002) Composição florística de veredas no Município de Uberlândia, MG. *Rev Bras Bot*, 25.4:475-493. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042002012000012>
- Belan HC, Pires MS, Nascimento, ART (2018). Regeneração lenhosa em pastagem abandonada em área de floresta estacional decidual. *Neotrop Biol Conserv*, 13(3):224-234.
- CABI (2019) *Pinus caribaea*. In: Invasive Species Compendium. Wallingford, UK: CAB International. <https://www.cabi.org/isc/datasheet/41573#DE11C3C4-355E-4D90-AB55-ECB4A9A8F7DE>. Accessed 12 November 2019.
- Camara, R., Correia, M. E. F., & Villela, D. M. (2012). Effects of eucalyptus plantations on soil arthropod communities in a Brazilian Atlantic forest conservation unit. *Bioscience J*, 28.3:445-455.
- Campos AB, Cedro DAB, Tejerina-Garro FL, Bayer M, Carneiro GT (2013) Spatial distribution of tropical wetlands in Central Brazil as influenced by geological and geomorphological settings. *J South Am Earth Sci* 46:161-169. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2011.12.001>
- Ebeling A, Hines J, Hertzog LR, Lange M, Meyer ST, Simons NK et al. (2018). Plant diversity effects on arthropods and arthropod-dependent ecosystem functions in a biodiversity experiment. *Basic App Ecol*, 26:50-63. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2017.09.014>
- Eviner VT (2004) Plant traits that influence ecosystem processes vary independently among species. *Ecology*, 85.8:2215-2229. <https://doi.org/10.1890/03-0405>

- Farias WC, Ferreira HD, Sá S, Cunha LC, Neto JRO, Borges LL et al. (2018) Evaluation of the chemical composition and variability of the volatile oils from *Trembleya parviflora* leaves. Rev Bras Farmacogn, 28.4:414-420. <https://doi.org/10.1016/j.bjp.2018.04.009>
- García-Tejero S, Taboada A (2016) Microhabitat heterogeneity promotes soil fertility and ground-dwelling arthropod diversity in Mediterranean wood-pastures. Agr Ecosyst Environ, 233:192-201. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.09.004>
- Garrick RC, Reppel DK, Morgan JT, Burgess S, Hyseni C, Worthington RJ, Ulyshen MD (2019) Trophic interactions among dead-wood-dependent forest arthropods in the southern Appalachian Mountains, USA. Food Webs, 18:e00112. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2018.e00112>
- Goldstein G, Meinzer FC, Bucci SJ, Scholz FG, Franco AC, Hoffmann WA (2008) Water economy of Neotropical savanna trees: six paradigms revisited. Tree Physiol, 28.3:395-404. <https://doi.org/10.1093/treephys/28.3.395>
- Gotelli NJ, Ellison AM. Princípios de Estatística em Ecologia. Editora Artmed: Porto Alegre, 2011.
- Guimarães AJM, Araújo GM, Corrêa GF (2002) Estrutura fitossociológica em área natural e antropizada de uma vereda em Uberlândia, MG Acta Bot Bras, 16.3:317-329. <http://dx.doi.org/10.1590/S0102-33062002000300007>
- Hair JF, Black WC, Babin BJ, Anderson RE, Tatham RL Análise multivariada de dados. 5<sup>a</sup> ed, São Paulo: Bookman, 2009, 593 p.
- Haridasan M (2000) Nutrição mineral de plantas nativas do cerrado. Rev Bras Fisiol Veg 12(1):54-64.
- Hautier Y, Isbell F, Borer ET, Seabloom EW, Harpole WS, Lind EM et al. (2018). Local loss and spatial homogenization of plant diversity reduce ecosystem multifunctionality. Nat Ecol Evol, 2.1:50.
- Hoffmann WA, Haridasan M (2008) The invasive grass, *Melinis minutiflora*, inhibits tree regeneration in a Neotropical savanna. Austral Ecol 33.1:29-36. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2007.01787.x>
- Hung KLJ, Ascher JS, Davids JA, Holway DA (2019) Ecological filtering in scrub fragments restructures the taxonomic and functional composition of native bee assemblages. Ecol, 100.5:e02654. <https://doi.org/10.1002/ecy.2654>
- Jakobsson S, Plue J, Cousins SA, Lindborg R (2019) Exploring the effects of pasture trees on plant community patterns. J Veg Sci, 30.5:809-820. <https://doi.org/10.1111/jvs.12771>

- Khaleel C, Tabanca N, Buchbauer G (2018)  $\alpha$ -Terpineol, a natural monoterpenone: a review of its biological properties. *Open Chem*, 16.1:349-361. <https://doi.org/10.1515/chem-2018-0040>
- Kuebbing SE, Nuñez MA, Simberloff D (2013) Current mismatch between research and conservation efforts: the need to study co-occurring invasive plant species. *Biol Conserv* 160:121-129. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.01.009>
- Kwon TS, Park YK, Lim JH, Ryou SH, Lee CM (2013) Change of arthropod abundance in burned forests: different patterns according to functional guilds. *J Asia-Pac Entomol*, 16.3:321-328. <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2013.04.008>
- Kwon TS, Park YK, Lim JH, Ryou SH, Lee CM (2013) Change of arthropod abundance in burned forests: different patterns according to functional guilds. *J Asia-Pac Entomol*, 16.3:321-328. <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2013.04.008>
- Lahsen M, Bustamante MM, Dalla-Nora EL (2016) Undervaluing and overexploiting the Brazilian Cerrado at our peril. *Environ Sci Policy Sustain Dev*, 58.6:4-15. <http://dx.doi.org/10.1080/00139157.2016.1229537>
- Lehmann CE, Archibald SA, Hoffmann WA, Bond WJ (2011) Deciphering the distribution of the savanna biome. *New Phytol*, 191(1), 197-209. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03689.x>
- Liancourt P, Callaway RM, Michalet R (2005) Stress tolerance and competitive-response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecol*, 86.6:1611-1618. <https://doi.org/10.1890/04-1398>
- Litt AR, Cord EE, Fulbright TE, Schuster GL (2014) Effects of invasive plants on arthropods. *Conserv Biol*, 28.6:1532-1549. <https://doi.org/10.1111/cobi.12350>
- Macedo R, Audino LD, Korasaki V, Louzada J (2020) Conversion of Cerrado savannas into exotic pastures: The relative importance of vegetation and food resources for dung beetle assemblages. *Agr Ecosyst Environ* 288: Forthcoming. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106709>
- Mahla N, Mlambo D (2019) Influence of two co-occurring invasive plant species on resident woody species and surface soil properties in Chipinge Safari Area, Zimbabwe. *Trop Ecol*, 60.1:129-139. <https://doi.org/10.1007/s42965-019-00016-1>
- Manning P, Van der Plas F, Soliveres S, Allan E, Maestre FT, Mace G et al. (2018). Redefining ecosystem multifunctionality. *Nat Ecol Evol*, 2.3:427. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0461-7>

- Martin PA, Newton AC, Bullock JM (2017) Impacts of invasive plants on carbon pools depend on both species' traits and local climate. *Ecol*, 98.4:1026-1035. <https://doi.org/10.1002/ecy.1711>
- Martinez AP (2019) pairwiseAdonis: Pairwise multilevel comparison using adonis. R package version 0.3
- Mccune B and Grace JB Analysis of Ecological Communities. 3rd ed. Gleneden Beach: Oregon, 2002.
- Meirelles ML, Guimarães AJM, Oliveira RC, Araújo GM, Ribeiro JF (2004) Impactos sobre o estrato herbáceo de Áreas Úmidas do Cerrado. In: Aguiar LMS, Camargo AJA (eds) Cerrado Ecologia e Caracterização, Embrapa Informação Tecnológica, Brasília, pp 41-69.
- Meyer ST, Heuss L, Feldhaar H, Weisser WW, Gossner MM (2019). Land-use components, abundance of predatory arthropods, and vegetation height affect predation rates in grasslands. *Agric Ecosyst Environ*, 270:84-92. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.10.015>
- Motard E, Dusz S, Geslin B, Akpa-Vinceslas M, Hignard C, Babiar O et al. (2015) How invasion by *Ailanthus altissima* transforms soil and litter communities in a temperate forest ecosystem. *Biol Invasions*, 17.6:1817-1832. <https://doi.org/10.1007/s10530-014-0838-3>
- Naimi B, Hamm NAS, Groen TA, Skidmore AK, Toxopeus AG (2014) Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling? *Ecography*, 37.2:191-203. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x>
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P et al. (2019). vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-6. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Oliveira RS, Bezerra L, Davidson EA, Pinto F, Klink CA, Nepstad DC, Moreira A (2005) Deep root function in soil water dynamics in cerrado savannas of central Brazil. *Funct Ecol* 19(4), 574-581. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.01003.x>
- Oliveira SR, Lima-Ribeiro MS, Souza AO, Santos CE, Silva KV, Zórtea M (2019) Are protected areas effective in preserving anurans and promoting biodiversity discoveries in the Brazilian Cerrado?. *J Nat Conser*, 52:125734. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2019.125734>

- Owen NR, Gumbs R, Gray CL, Faith DP (2019) Global conservation of phylogenetic diversity captures more than just functional diversity. *Nat Commun*, 10.1:859. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-05126-3>
- Pohlert T. (2014) The pairwise multiple comparison of mean ranks package (PMCMR).
- Porto KCN, Nunes YRF, Ribeiro LM (2018) The dynamics of recalcitrant seed banks of *Mauritia flexuosa* (Arecaceae) reveal adaptations to marsh microenvironments. *Plant Ecol* 219(2):199-207. <http://dx.doi.org/10.1007/s11258-017-0788-97>
- R Core Team. (2018) R: A language and environment for statistical computing 3.5.0
- Ramos MVV, Curi N, Motta PEF, Vitorino ACT, Ferreira MM, Silva MLN (2006) Veredas do Triângulo Mineiro: solos, água e uso. *Ciênc Agrotec*, 30.2:283-293. <https://doi.org/10.1590/S1413-70542006000200014>
- Resende ILM.; Chaves LJ, Rizzo JA (2013) Floristic and phytosociological analysis of palm swamps in the central part of the Brazilian savanna. *Acta Bot Bras*, 27.1:205-225. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062013000100020>
- Ribeiro BT, Nascimento DC, Curi N, Guilherme LRG, Costa ETDS, Lopes G, Carneiro JP (2019) Assessment of Trace Element Contents in Soils and Water from Cerrado Wetlands, Triângulo Mineiro Region. *Rev Bras de Cienc Solo*, 43. <http://dx.doi.org/10.1590/18069657rbcs20180059>
- Ribeiro JF, Walter BMT (2008) As principais fitofisionomias do Bioma Cerrado. In: Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF (eds.) *Cerrado Ecologia e Flora*. Embrapa Cerrados, Planaltina, pp. 151-212.
- Ruggiero PGC, Pivello VR (2005) As relações entre a vegetação e o meio físico no cerrado Pé-de-Gigante. In: Pivello VR, Varanda EM (orgs.). *O Cerrado Pé-de-Gigante: Parque Estadual de Vassununga, Ecologia & Conservação*. Governo do Estado de São Paulo Secretaria do Meio Ambiente, São Paulo, pp. 174-188.
- Sano EE, Rodrigues AA, Martins ES, Bettoli GM, Bustamante MM, Bezerra AS (2019) Cerrado ecoregions: A spatial framework to assess and prioritize Brazilian savanna environmental diversity for conservation. *J Environ Manag* 232:818-828. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.11.108>
- Santos FF, Munhoz CBR (2012) Diversidade de espécies herbáceo-arbustivas e zonação florística em uma vereda no Distrito Federal. *Heringeriana*, 6.2:21-27.
- Scholz FG, Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, Franco AC (2002) Hydraulic redistribution of soil water by neotropical savanna trees. *Tree Physiol*, 22.9:603-612. <https://doi.org/10.1093/treephys/22.9.603>

- Simberloff D, Nuñez MA, Ledgard NJ, Pauchard A, Richardson DM, Sarasola M et al. (2010) Spread and impact of introduced conifers in South America: lessons from other southern hemisphere regions. *Austral Ecol.* 35.5:489-504. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2009.02058.x>
- Simon MF, Proença C (2000) Phytogeographic patterns of *Mimosa* (Mimosoideae, Leguminosae) in the Cerrado biome of Brazil: an indicator genus of high-altitude centers of endemism? *Biol Conser* 96(3):279-296. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(00\)00085-9](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(00)00085-9)
- Soares DM, Nascimento, ART, Silva LC, Pinho-Junior, GV (2015) Natural Regeneration and Biological Invasion by *Pinus caribaea* Morelet in Two Vereda Sítios: Woody Vegetation Response. *Am J of Plant Sci* 6.17:2708-2717. <http://dx.doi.org/10.4236/ajps.2015.617272>
- Soares DM; Nascimento ART; Silva LC, Oliveira CHE (2019) - Regeneração natural lenhosa e cobertura do solo em duas veredas no Triângulo Mineiro, MG. In: Francisco ALO (org.) Botanica Aplicada 2, Atena Editora, Ponta Grossa, pp 248-263. <https://doi.org/10.22533/at.ed.55119220121>
- Somavilla, N. S., & Graciano-Ribeiro, D. (2012). Ontogeny and characterization of aerenchymatous tissues of Melastomataceae in the flooded and well-drained soils of a Neotropical savanna. *Flora*, 207.3:212-222.flora. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2012.07.003>
- Tao Y, Wang Z, Ma C, He H, Xu J, Jin Y et al. (2019) Vegetation Heterogeneity Effects on Soil Macro-Arthropods in an Alpine Tundra of the Changbai Mountains, China. *Plants*, 8.10: 418. <https://doi.org/10.3390/plants8100418>
- Vicente JR, Pinto AT, Araújo MB, Verburg PH, Lomba A, Randin CF et al. (2013) Using life strategies to explore the vulnerability of ecosystem services to invasion by alien plants. *Ecosyst*, 16.4:678-693. <https://doi.org/10.1007/s10021-013-9640-9>
- Vilardo G, Tognetti PM, González-Arzac A, Yahdjian L (2018) Soil arthropod composition differs between old-fields dominated by exotic plant species and remnant native grasslands. *Acta Oecol*, 91:57-64. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2018.06.003>
- Witkowski ETF (1991) Effects of invasive alien acacias on nutrient cycling in the coastal lowlands of the Cape fynbos. *J App Ecol*, 28:1-15.
- Yang Z, Liu X, Zhou M, Ai D, Wang G, Wang Y et al. (2015) The effect of environmental heterogeneity on species richness depends on community position along the environmental gradient. *Sci Rep*, 5:15723. <https://doi.org/10.1038/srep15723>

## CAPÍTULO 4

**POTENCIAL DE IMOBILIZAÇÃO DE CARBONO EM SOLOS DE ECOSISTEMAS  
SAVÂNICOS E PASTAGENS ABANDONADAS**

Uberlândia, MG  
Fevereiro – 2020

## RESUMO

Esse estudo teve como objetivo analisar os padrões de distribuição de carbono orgânico do solo (SOC) entre os ecossistemas de cerrado *s.s.*, pastagem e vereda e identificar os fatores ecológicos de maior relevância para explicar suas variações, sobretudo os componentes da vegetação presentes nestes ecossistemas, incluindo a espécie exótica *Pinus caribaea*, a composição da comunidade de artrópodes de serapilheira e a umidade solo. Para isso foram coletadas amostras de solo em 162 pontos distribuídos casualmente em nove sítios: três de cerrado *s.s.*, três pastagens abandonadas e três veredas. Nas estações seca e chuvosa também foram coletados dados de umidade do solo e artrópodes de serapilheira. Foram sorteados 50% dos pontos de cada sítio para coleta de amostras indeformadas de solo para análise da porosidade e densidade e, a partir destes dados e do SOC, calcular o estoque de carbono em cada ecossistema. As veredas apresentaram, em média, seis vezes mais SOC que cerrado *s.s.* e pastagem. Apesar das elevadas concentrações de carbono, menores valores foram observados sob a copa de *P. caribaea* neste ecossistema. Foram identificados como principais fatores ecológicos relacionados ao SOC a presença de artrópodes xilófagos e a soma de bases (SB) nos ecossistemas de cerrado *s.s.*; a interação da saturação por alumínio (m) com a umidade do solo nas pastagens e a matéria orgânica nas veredas. A umidade do solo apresentou diferentes relações com o SOC nos ecossistemas: indiferente no cerrado *s.s.*, relação linear negativa em pastagens e relação exponencial positiva nas veredas. Nas veredas, a umidade foi mais relevante para explicar as variações no SOC a 30 cm de profundidade na estação seca, um indicativo da importância dos níveis superficiais dos lençóis freáticos na imobilização do carbono. Pastagens apresentaram solos com reduzida proporção de macroporos, sobretudo no HS, e elevados níveis de densidade, indicando compactação. Já os componentes da vegetação de veredas, sobretudo HS e lenhosas nativas, apresentaram características opostas. Os estoques de carbono nos 30 primeiros cm do solo foram aproximadamente o dobro nas veredas em relação ao cerrado *s.s.* e às pastagens, mas a distribuição espacial do SOC foi bastante heterogênea indicando potenciais de imobilização de carbono distintos entre os microambientes presentes nas veredas. Nesse sentido, as veredas analisadas exercem importante função no equilíbrio do ciclo do carbono e são ativos ambientais de grande relevância na paisagem.

**Palavras-chave:** Paisagens multifuncionais, heterogeneidade ambiental, solos hidromórficos, áreas úmidas, estoque de carbono

## ABSTRACT

This study analyzed distribution patterns of soil organic carbon (SOC) *cerrado s.s.*, pasture and *vereda* ecosystems. It also identified the most relevant ecological factors to explain their variations, specially the vegetation components present in those ecosystems (including the exotic species *Pinus caribaea*), the composition of the litter arthropod community and soil moisture. To this purpose, soil samples were collected in 162 points, casually distributed in nine sites: three *cerrado* s.s, three abandoned pastures and three *veredas*. During the dry and wet season, soil humidity data and litter arthropods were also collected. Were collected 50% of those points in each site randomly drawn. Undisturbed soil samples analysis at porosity and density and to calculate, from those data and SOC, the carbon stock in each ecosystem. The *veredas* presented, on average, six times more SOC than the *cerrado s.s.* and pasture. In spite of the high concentrations of carbon, smaller values were observed under the canopy of *P. caribaea* in this ecosystem. The main ecological factors related to SOC were the presence of xylophagous arthropods and the sum of bases (SB) in the cerrado ecosystems; the interaction of aluminum saturation (m) with soil moisture in pastures and organic matter in *veredas*. Soil humidity displayed different relations to SOC in the ecosystems: indifferent on *cerrado s.s.*, a negative linear relation in pastures and a positive exponential relation in *veredas*. In the *veredas*, humidity was more relevant to explain the variations in SOC at 30 cm deep in the dry season, which indicates the importance of the superficial levels of groundwater in carbon immobilization. Pastures displayed soils with a decreased proportion of macropores, especially in HS, and high density levels, which indicates compaction. The vegetation components of *veredas*, in their turn, specially HS and native woody species, displayed opposite features. The carbon stocks in the first 30 cm of soil profile were approximately twice in *veredas* than in *cerrado s.s* and pastures. The spatial distribution of SOC, on the other hand, was very heterogeneous, which indicates different potentials for carbon immobilization between the microenvironments present at the *veredas*. In this sense, the *veredas* analyzed play an important function in the carbon cycle balance and they are very important environment players in the landscape.

**Keyword:** Multifunctional landscapes, environmental heterogeneity, hydromorphic soils, wet areas, carbon stock

## 4.1 INTRODUÇÃO

O fluxo de carbono nos ecossistemas e suas flutuações são influenciados por condições climáticas atuais e passadas, ações antrópicas e características de uso do solo. Como contraponto às emissões de CO<sub>2</sub>, diferentes compartimentos aquáticos e terrestres podem funcionar como sumidouros deste elemento, com maiores ou menores tempos imobilização. O solo atua como um dos principais compartimentos terrestres que, assim como os demais sumidouros líquidos de carbono orgânico, podem ter seus estoques de carbono reduzidos pelas complexas interações entre processos naturais e antrópicos difíceis de serem previstos (Schimel et al. 2001; Cole 2015; Delgado-Baquerizo 2017).

De modo geral, há indícios de que a captação e a liberação de carbono em ambientes terrestres envolvam respostas ecossistêmicas às condições de temperatura mediadas pela disponibilidade de água no solo. Com o aumento da temperatura e acima de um ponto ótimo variável de umidade, a captação de carbono parece ser potencializada e, abaixo deste ponto, as emissões de carbono seriam predominantes (Quan et al. 2019). Nestas condições, as áreas úmidas teriam papel fundamental no equilíbrio do ciclo do carbono no cenário atual de mudanças climáticas.

De fato, as áreas úmidas podem exercer importante papel de imobilização de carbono, no entanto, a eficiência deste serviço ecossistêmico depende da manutenção de condições ambientais específicas. Variações nos potenciais de estoque de carbono no solo podem ocorrer devido às características de inundação, traços da vegetação, atividades humanas e características físicas e químicas do solo (Carnell et al. 2018; Xiaoyan et al. 2019). Processos que resultam em rebaixamento de lençol podem causar expressivas emissões de carbono a partir do solo destes ecossistemas (Carnell et al. 2018).

O bioma Cerrado é caracterizado pela coocorrência de diferentes fitofisionomias de características campestres, florestais e savânicas. Estas últimas são típicas formações compostas por estrato herbáceo e espécies lenhosas dispersas. São, portanto, ambientes de elevada heterogeneidade ambiental (Ribeiro and Walter, 2008; Borghetti et al. 2019). O cerrado s.s. e as veredas são exemplos de formações savânicas que, no entanto, ocupam diferentes posições no gradiente de umidade: de ambientes caracterizados por solos profundos e vegetação adaptada a períodos sazonais de estresse hídrico à lençóis freáticos superficiais e vegetação adaptada ao alagamento, respectivamente (Araujo et al. 2002; Scholz et al. 2002; Goldstein et al. 2008; Ribeiro and Walter, 2008; Santos and Munhoz 2012; Borghetti et al. 2019).

Com a intensificação da conversão de cobertura vegetal nativa em monoculturas e pastagens, os remanescentes destes ecossistemas savânicos, cada vez mais, restringem-se a fragmentos de pequena extensão em propriedades privadas e pastagens abandonadas dominadas por gramíneas exóticas (Ferreira et al. 2012; Sano et al. 2019). Com isso, a perda de habitat, a homogeneização biótica e intensas alterações em padrões e processos ecossistêmicos são importantes desafios para conservação da diversidade e manutenção da funcionalidade destes ecossistemas (Rosolen et al. 2015; Sousa et al. 2015; Soares et al. 2015; Lahsen et al. 2016; Morais et al. 2016; Araujo et al. 2019; Sano et al. 2019).

As veredas são áreas úmidas com solos hidromórficos e altas concentrações de matéria orgânica (Araujo et al. 2002; Sousa et al. 2015; Porto et al. 2018; Ribeiro et al. 2019). A vegetação desta fitofisionomia apresenta adaptações ao alagamento que pode ser permanente ou sazonal. O gradiente topográfico e de umidade do solo cria diferentes conjuntos vegetacionais com composições distintas, com diferentes níveis de tolerância ao alagamento (Santos and Munhoz 2012). De modo semelhante, as propriedades físicas e químicas do solo também variam nestes ecossistemas, com a formação de diferentes microambientes (Sousa et al. 2015; Porto et al. 2018; Ribeiro et al. 2019).

Sensíveis a impactos ambientais, as veredas são ecossistemas que apresentam uma baixa resiliência (Meirelles et al. 2004). Efeitos diretos e indiretos de uso do solo podem alterar os níveis de umidade e as características do solo, os padrões de heterogeneidade ambiental e os traços da vegetação por meio de invasão biológica, dominância de espécies oportunistas e expansão de formações florestais para o interior das veredas (Meirelles et al. 2004; Sousa et al. 2011; Rosolen et al. 2015; Soares et al. 2015; Sousa et al. 2015; Soares et al. 2019). Com isso, padrões e processos podem ser alterados, comprometendo o funcionamento do ecossistema.

O impacto de espécies exóticas no fluxo de carbono dos ecossistemas depende não somente das características da invasora, mas também dos traços da vegetação nativa. No entanto, estes impactos podem ser influenciados por fatores abióticos, sobretudo a disponibilidade hídrica (Martin et al. 2017). Quando diferentes espécies exóticas interagem em um mesmo ambiente a complexidade dos processos invasivos e seus efeitos são ainda mais complexos e, a depender desta interação, podem não corresponder a simples soma dos impactos de cada uma (Kuebbing et al. 2013; Mahla and Mlambo, 2019). Neste sentido, uma mesma espécie introduzida em diferentes ecossistemas poderá exercer pressões distintas, tanto pelas características ambientais, quanto pelas interações estabelecidas com as comunidades locais.

Apesar dos efeitos negativos de atividades antrópicas na imobilização de SOC, impactos positivos também podem ser alcançados se políticas e estratégias corretas de manejo e restauração de ecossistemas forem adotadas (Xiaoyan et al. 2019). Para tanto, é necessário compreender, de acordo com as particularidades de cada ecossistema, quais fatores são importantes para explicar as variações no SOC e como eles se relacionam, pois os ecossistemas respondem aos mais diversos estímulos que não podem ser previstos por modelos genéricos (Schimel et al. 2001). Sendo ecossistemas savânicos complexos e pouco compreendidos, como padrões naturais e impactos antrópicos, como a conversão desses ambientes em pastagens e a invasão biológica, podem se relacionar com o SOC? Nesse contexto, o presente estudo teve como objetivo analisar os padrões de distribuição do SOC entre os ecossistemas de cerrado s.s., pastagem e vereda e identificar os fatores ecológicos de maior relevância para explicar suas variações, sobretudo os componentes da vegetação presentes nestes ecossistemas, incluindo a espécie exótica *Pinus caribaea*, a composição de artrópodes de serapilheira e a umidade solo.

## 4.2 MATERIAL E MÉTODOS

### **4.2.1. Área de estudo**

O estudo foi realizado em nove sítios de uma fazenda produtora de *Eucalyptus* sp. de acordo com o Capítulo 1.

### **4.2.2 Coleta de dados**

Foram coletadas amostras de solo, umidade, dados biométricos das espécies lenhosas como descrito no Capítulo 1. A amostragem da comunidade de artrópodes de serapilheira foi conduzida de acordo com o Capítulo 2, excluindo os dados de plantio de *Eucalyptus* sp.. As análises dos teores de carbono orgânico do solo (SOC) foram realizadas de acordo com a metodologia de Yeomans e Bremner (1988).

Em cada sítio, foram sorteados 50% dos pontos de cada componente da vegetação (três pontos de cada componente em cada sítio), totalizando 81 pontos, para coleta de amostras indeformadas do solo para análise da porosidade e densidade de acordo com Almeida et al. (2017a,b).

### **4.2.3 Análise de dados**

Para todas as análises estatísticas foi utilizado o *software R* versão 3.5.0 (R Core Team, 2018). As análises de normalidade dos dados foram realizadas utilizando o teste Shapiro-Wilk e a homogeneidade das variâncias, o teste de Bartlett. Para os dados que atenderam a esses pressupostos, foi utilizada ANOVA simples (função “aov”) nas comparações de carbono orgânico do solo (SOC), propriedades físicas e estoque de carbono entre diferentes ecossistemas e entre componentes da vegetação (Gotelli and Ellison, 2011). Para os resultados significativos, a comparação par a par foi realizada por meio de teste de Tukey *a posteriori* (função “TukeyHSD”). Nos casos em que os dados não atenderam aos pressupostos foi utilizado o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis (função “kruskal.test”) e teste *a posteriori* de Nemenyi (função “posthoc.kruskal.nemenyi.test”) do pacote PMCMR (Pohlert, 2014).

Com o objetivo de identificar os fatores de maior relevância para a variação do SOC e possíveis indicadores ambientais em cada ecossistema, foi utilizado modelo de regressão Random Forest (função “randomForest”) do pacote randomForest (Breiman 2002). As variáveis com maiores valores de importância pelo %IncMSE (Cutler et al. 2007; Ouedraogo et al. 2019), para cada ecossistema, foram escolhidas para gerar modelos multivariados. Os melhores modelos de superfície de resposta foram selecionados utilizando como parâmetros as variáveis significativas, modelos significativos e maiores coeficientes de determinação ( $r^2$ ). Para gerar os modelos foi utilizada a função:

$$y = \beta_0 + \beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \beta_3 x_1^2 + \beta_4 x_1 x_2 + \beta_5 x_2^2 + \varepsilon$$

sendo  $y$  o SOC (dag kg<sup>-1</sup>),  $\beta$  os coeficientes e  $x$  as variáveis ecológicas (Ren et al. 2011; Mello and Peternelly 2013).

Para testar e quantificar o efeito da umidade do solo, isoladamente, a relação entre essa variável e o SOC foi analisada por meio de regressões e considerados os modelos significativos (função “ln”). De modo especial, a relação entre a umidade do solo e o SOC em veredas foi testada por meio de regressão não linear através da função exponencial:

$$f(x) = b(a^x)$$

A função que descreve a taxa de variação do SOC em relação à umidade do solo foi obtida pela derivada da função anterior (função “deriv”):

$$\frac{\Delta y}{\Delta x} = f'(x)$$

Estes modelos foram obtidos de acordo com a Table 4.1.

**Table 4. 1** Parâmetros considerados nos modelos de carbono orgânico do solo (SOC) em relação aos níveis umidade

Symbol	Meaning	Unit
$f(x)$	função do SOC em relação aos níveis de umidade do solo	$\text{dag kg}^{-1}$
$x$	níveis de umidade do solo	$\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$
$a, b$	coeficientes da função exponencial	
$\frac{\Delta y}{\Delta x}$	taxa de variação do SOC em função da variação da umidade do solo	$\text{dag kg}^{-1} (\text{m}^3 \text{ m}^{-3})^{-1}$
$f'(x)$	derivada da função f(x)	

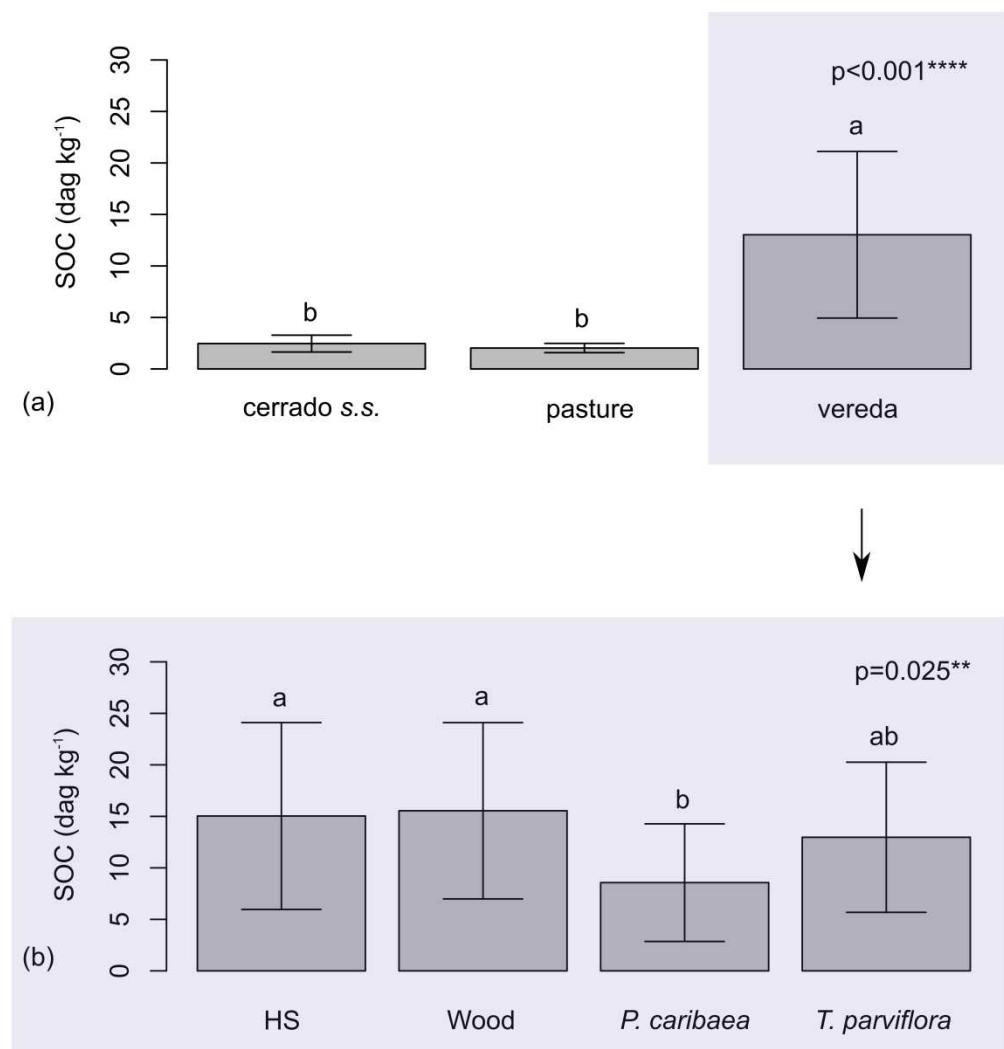
O cálculo do estoque de SOC foi realizado de acordo com Zhao et al. (2019), considerando 30 cm de profundidade do solo de acordo com a função:

$$SOC\ storage = B_i \times SOC_i \times T_i$$

sendo  $SOC\ storage$  o estoque de carbono em  $\text{Mg ha}^{-1}$ ,  $B_i$  a densidade do solo em  $\text{Mg ha}^{-1}$  em um ponto amostral  $i$ ,  $SOC_i$  o conteúdo de carbono orgânico do solo no ponto  $i$  e  $T_i$  a profundidade do solo.

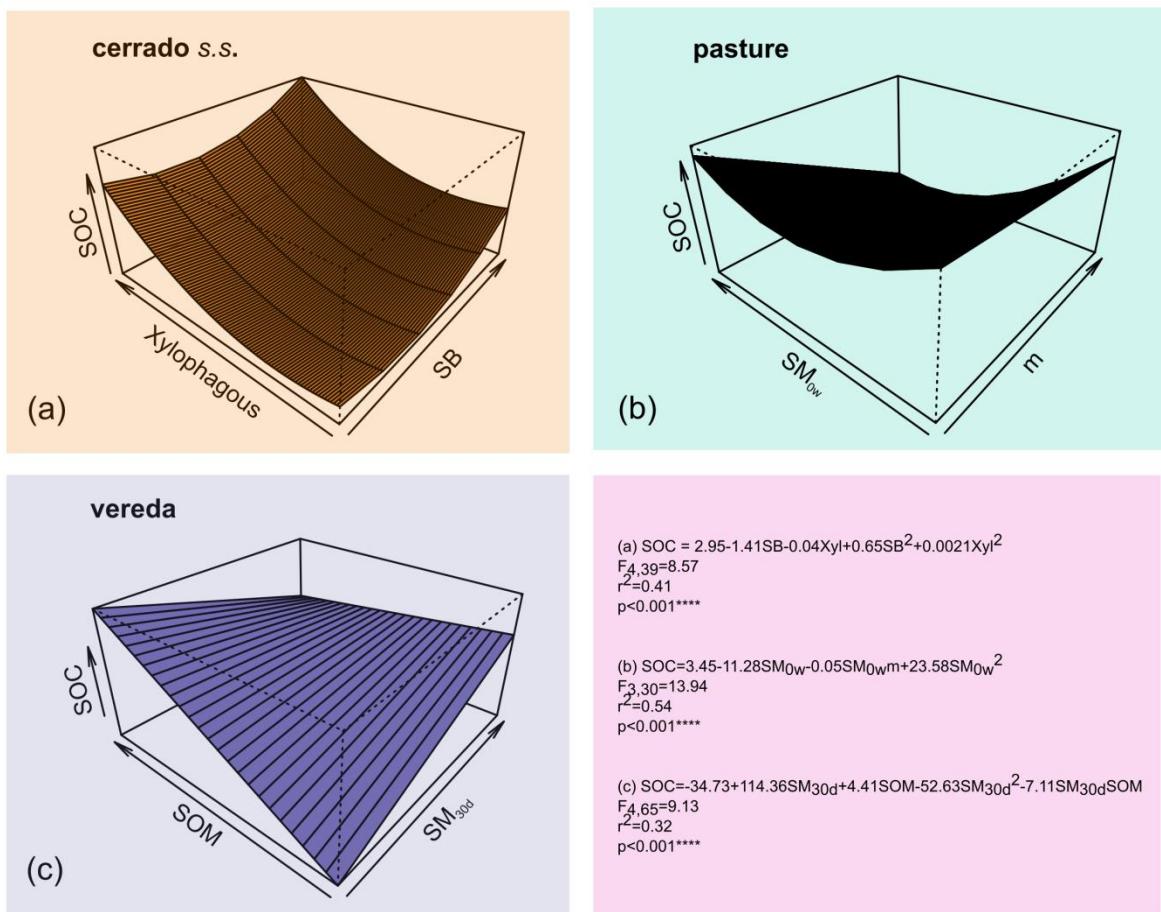
## RESULTADOS

As concentrações de carbono orgânico no solo (SOC) apresentaram diferenças significativas entre os ecossistemas, com veredas apresentando, em média, seis vezes mais SOC que cerrado s.s. e pastagem (Fig. 4.1a). Variações internas aos ecossistemas só foram significativas entre os componentes da vegetação em veredas, com menores concentrações de SOC sob a copa de *Pinus caribaea* em relação às lenhosas nativas e ao estrato herbáceo (HS) (Fig. 4.1b).



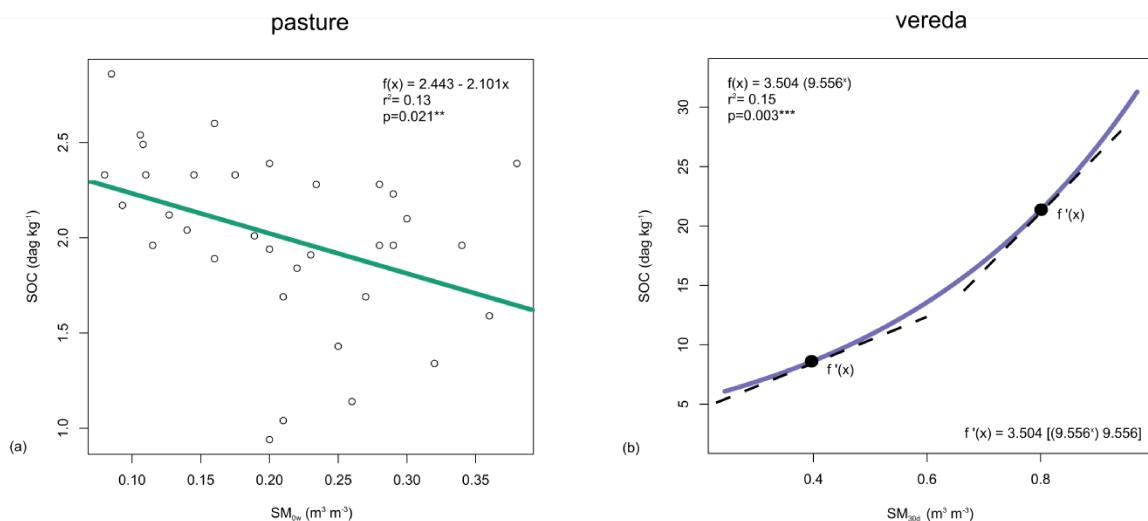
**Fig. 4.1** Concentração de carbono orgânico no solo (SOC) entre diferentes ecossistemas (a) e entre componentes da vegetação em sítios de vereda (b). Foram considerados os componentes: estrato herbáceo (HS), espécies lenhosas nativas (Wood), a espécie exótica *Pinus caribaea* e a oportunista *Trembleya parviflora*. Colunas representam a média, barras verticais o desvio padrão. Médias representadas por letras iguais não diferem pelo teste de Nemenyi ( $p<0.05$ ) (a) ou pelo teste de Tukey ( $p<0.05$ ) (b). \*\*\* $p<0.001$ ; \*\* $p<0.05$ .

Os modelos de superfície de resposta gerados utilizando as variáveis de maior importância (%IncMSE) nas análises de regressão randomForest foram significativos (Fig. 4.2). O maior coeficiente de determinação ( $r^2$ ) foi obtido para as pastagens, possivelmente devido a maior homogeneidade destes ecossistemas em relação aos ambientes savânicos. A umidade só esteve entre os fatores de maior importância em pastagens e vereda, mas em profundidades e estações diferentes. Para o ecossistema de cerrado s.s., a abundância de artrópodes xilófagos e a soma de bases (SB) apresentaram, no geral, relação positiva com o SOC (Fig. 4.2a). Em pastagens foi observada, principalmente, uma relação negativa da interação entre saturação por alumínio (m) e umidade na superfície do solo na estação chuvosa (Fig. 4.2b). Nas veredas foi observada uma relação positiva do SOC com os níveis de umidade a 30 cm de profundidade na estação seca e com as concentrações de matéria orgânica, mas uma relação negativa da interação entre estes fatores (Fig. 4.2c).



**Fig. 4. 2** Efeito de fatores ecológicos no SOC em diferentes ecossistemas. No ecossistema de cerrado s.s. (a) foi observado o efeito da abundância de artrópodes xilófagos e da soma de bases (SB); Nos sítios de pastagens abandonadas (b) as variáveis consideradas foram saturação por alumínio (m %) e umidade na superfície do solo na estação chuvosa ( $SM_{0d} \text{ m}^{-3}$ ). Nas veredas (c) foram consideradas a umidade do solo a 30 cm de profundidade na estação seca ( $SM_{30d} \text{ m}^{-3}$ ) e o teor de matéria orgânica do solo (SOM  $\text{dag kg}^{-1}$ ). \*\*\*\* $p<0.001$ .

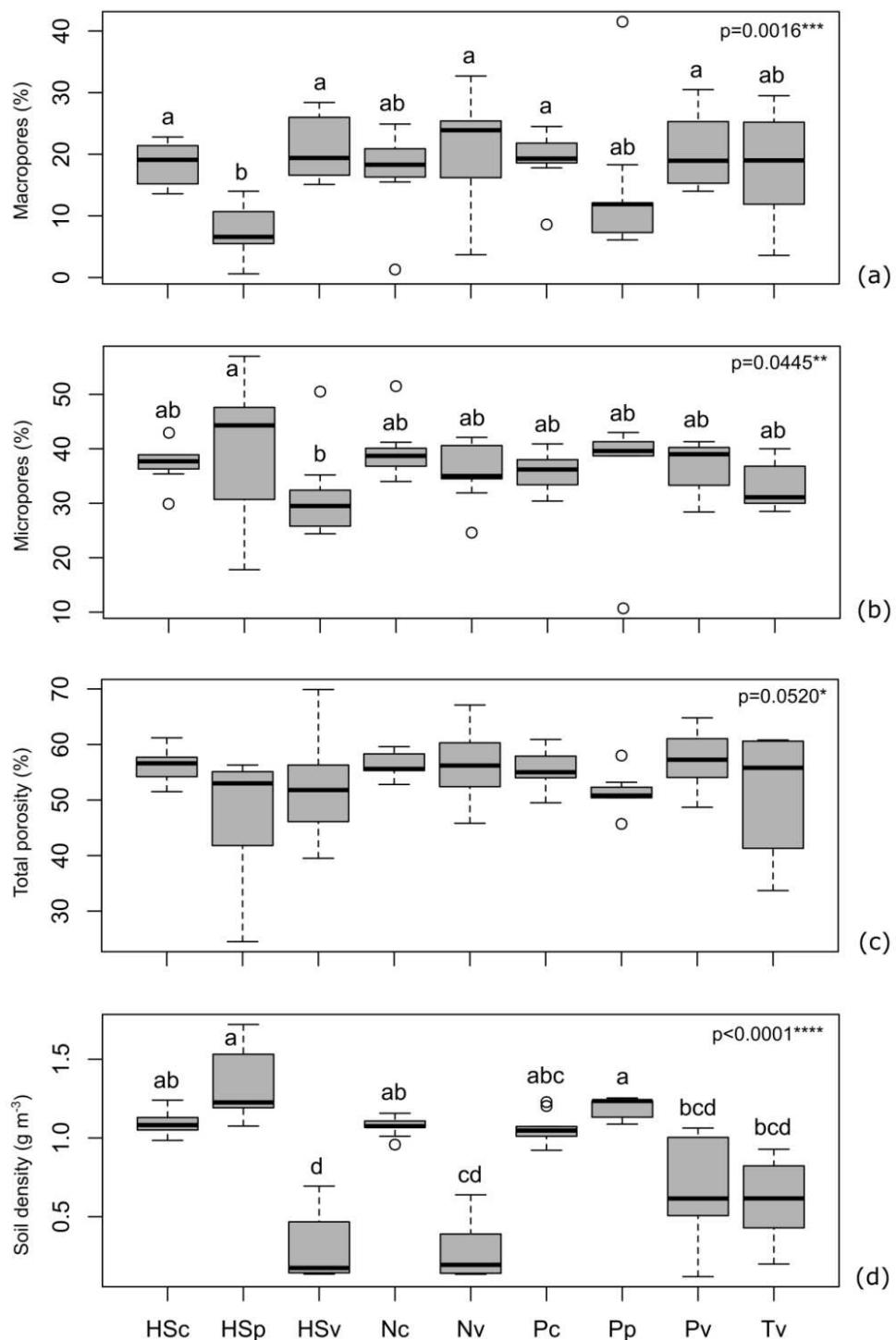
Isoladamente, a relação entre SOC pela  $SM_{0w}$  em pastagens foi melhor descrita por uma relação linear negativa (Fig. 4.3a). As veredas, no entanto, apresentaram relação exponencial significativa entre SOC e  $SM_{30d}$  (Fig. 4.3b). Este dado indica a relevância dos níveis do lençol freático nestes ambientes para o processo de imobilização de carbono. De acordo com a relação exponencial, com a redução da umidade do solo neste nível de profundidade, maiores taxas de perda de carbono (representada pelo coeficiente angular da reta tangente à curva em um ponto qualquer) ocorreriam nos ambientes mais úmidos das veredas.



**Fig. 4.3** Relação  $f(x)$  do conteúdo de carbono orgânico do solo (SOC) pela umidade na superfície do solo na estação chuvosa ( $SM_{0d}$ ) em pastagens abandonadas (a) e do SOC pela umidade do solo a 30 cm de profundidade na estação seca ( $SM_{30d}$ ) em veredas (b).  $f'(x)$  representa a taxa de variação de SOC em função da umidade, coeficiente angular da reta tangente à curva (linhas tracejadas) em um ponto qualquer, obtida pela derivada da equação  $f(x)$ . \*\* $p < 0.05$ ; \*\*\* $p < 0.01$

As propriedades físicas do solo diferiram entre os componentes da vegetação, no entanto, em nenhuma das situações as diferenças foram observadas entre componentes de um mesmo ecossistema (Fig. 4.4). Para macroporos (Fig. 4.4a), microporos (Fig. 4.4b) e densidade do solo (Fig. 4.4d), as diferenças foram significativas, já para a porosidade total, foi observada apenas uma tendência. De modo geral, o solo do HS e lenhosas nativas, ambos de vereda, apresentaram características distintas do solo dos componentes de pastagem. Nas pastagens, sobretudo no HS, foram observados solos com menores porcentagens de macroporos, maiores de microporos e alta densidade. As características intermediárias de *P.*

*caribaea* em vereda e *T. parviflora* sugerem que estas espécies estão ocupando os microambientes de transição deste ecossistema, possivelmente mais antropizados.



**Fig. 4.** 4 Porcentagem de macroporos (a), microporos (b), porosidade total (c) e densidade do solo (d) entre diferentes componentes da vegetação. Foram considerados os seguintes componentes: estrato herbáceo de cerrado s.s. (HSc), HS de pastagem (HSp), HS de vereda (HSV), lenhosas nativas de cerrado s.s. (Nc), lenhosas nativas de vereda (Nv), a espécie exótica *Pinus caribaea* em cerrado s.s. (Pc), *P. caribaea* em pastagem (Pp), *P. caribaea* em vereda (Pv) e a espécie oportunista *Trembleya parviflora* em vereda (Tv). Médias representadas por mesma letra não diferem pelo teste de Nemenyi ( $p<0.05$ ). Círculos representam valores extremos.

Assim como no SOC, diferenças significativas também foram observadas no estoque de carbono no perfil de 30 cm de profundidade entre os ecossistemas de cerrado s.s., pastagem e vereda e entre os componentes da vegetação (Table 4.2). Maiores médias foram observadas nas veredas e, enquanto maiores valores de SOC estavam relacionadas a microambientes formados pelo HS de veredas, espécies lenhosas nativas e *T. parviflora*, os estoques de carbono foram mais expressivos sob a copa desse último componente. Estas diferenças nos microambientes entre SOC e estoque de SOC parecem ser influenciadas pelas propriedades físicas do solo (Fig. 4.4).

**Table 4. 2** Carbono orgânico do solo (SOC) em uma camada de 30 cm nos ecossistemas de cerrado s.s., pastagem e vereda e em microambientes destes ecossistemas sob influencia de diferentes componentes da vegetação. Os valores de p foram obtidos pelas pelo teste de Kuruskal-Wallis utilizando ecossistemas e componentes da vegetação como fatores. Médias representadas por letras iguais não diferem pelo teste de Nemenyi ( $p>0.05$ ).

	SOC (dag Kg <sup>-1</sup> )	SOC storage (Mg ha <sup>-1</sup> )
cerrado s.s.	2.36±0.78 <sup>b</sup>	75.98±24,62 <sup>b</sup>
pasture	2.10±0.39 <sup>b</sup>	79.70±18,79 <sup>b</sup>
vereda	13.35±9.28 <sup>a</sup>	140.56±93,00 <sup>a</sup>
	<b>p&lt;0.001****</b>	<b>p&lt;0.001****</b>
HS cerrado s.s.	2.32±0.63 <sup>bc</sup>	76.34±20.37 <sup>b</sup>
HS pasture	2.00±0.42 <sup>c</sup>	80.25±23.33 <sup>b</sup>
HS vereda	17.56±10.18 <sup>a</sup>	142.68±115.32 <sup>ab</sup>
Native cerrado s.s.	2.40±0.90 <sup>b</sup>	77.26±28.96 <sup>b</sup>
Native vereda	16.48±10.49 <sup>a</sup>	98.72±27.21 <sup>ab</sup>
<i>P. caribaea</i> cerrado s.s.	2.37±0.87 <sup>bc</sup>	74.32±26.69 <sup>b</sup>
<i>P. caribaea</i> pasture	2.20±0.36 <sup>bc</sup>	79.14±14.33 <sup>b</sup>
<i>P. caribaea</i> vereda	6.67±5.81 <sup>ab</sup>	128.67±104.44 <sup>ab</sup>
<i>T. parviflora</i> vereda	11.97±6.74 <sup>a</sup>	190.84±90.63 <sup>a</sup>
	<b>p&lt;0.001****</b>	<b>p&lt;0.001****</b>

Nas veredas, apesar das elevadas concentrações de SOC, tanto em relação à massa, quanto em relação à área, também foi evidenciada a variação espacial destes parâmetros. Assim, os estoques de carbono no solo nestes ecossistemas estão dispostos de forma heterogênea no espaço e conferem diferentes potenciais de imobilização de carbono a cada microambiente.

#### 4.4 DISCUSSÃO

O potencial de acumulação de carbono orgânico do solo (SOC) foi superior em ecossistemas de vereda em comparação com o solo de cerrado s.s. e pastagem. Tanto os teores (Fig. 4.1a, Table 4.2) quanto os estoques de SOC (Table 4.2) apresentaram diferenças entre os componentes da vegetação, com maiores variações no primeiro parâmetro. Os níveis de SOC e estoque de SOC observados nos ecossistemas foram semelhantes aos encontrados em outros trabalhos que analisaram os mesmos ecossistemas (Wantzen et al. 2012; Pellegrini et al. 2014; Corbeels et al. 2016; Sant-Anna et al. 2017). Diante disso, os padrões observados neste estudo parecem refletir características comuns de ecossistemas similares.

Os reduzidos valores de SOC sob a copa de *Pinus caribaea* em veredas (Fig. 4.1b) possivelmente refletem condições que antecedem a invasão biológica e caracterizam os microambientes mais vulneráveis ao estabelecimento da espécie exótica. Em ambientes diversos e com complexas interações, a resistência à invasão tende a ser maior (Case 1991). Conferem também maior resistência aos ecossistemas, impactos naturais aos quais as comunidades locais estão adaptadas (Chaneton et al. 2002). Contudo, sob a ação de distúrbios, algumas interações interespecíficas são comprometidas de modo a facilitar processos invasivos. Nestas circunstâncias, mesmo espécies nativas oportunistas podem ser favorecidas (Kneitel and Perrault 2006). Assim, nas veredas, ecossistemas tipicamente úmidos e com espécies tolerantes ao alagamento, microambientes com menores níveis de umidade do solo e mais afetados por processos de rebaixamento de lençol freático podem ser ocupados por espécies exóticas (Felfilli et al. 2008; Meirelles et al. 2004; Santos and Munhoz 2012). Dessa forma, é possível que *P. caribaea* esteja restrito aos microambientes com menor disponibilidade hídrica (Capítulo 1) e, como consequência, menores concentrações de SOC.

Os teores de SOC de cerrado s.s. e pastagem não apresentaram diferenças significativas (Fig. 4.1a), porém não se pode afirmar que o potencial de imobilização total destes ecossistemas sejam equivalentes. Os componentes lenhosos do cerrado s.s., a depender da sua densidade e composição, podem funcionar como importantes compartimentos de carbono, com elevada biomassa acima e abaixo do solo, superando o potencial de imobilização do estrato herbáceo predominante nas pastagens (Nepstad et al. 1994; Abreu et al. 2017; Ribeiro et al. 2017). Diante disso, entre as perdas de funções ecossistêmicas causadas pela conversão de áreas de cerrado s.s. em pastagens, é possível que haja também redução do estoque de carbono pela simplificação da vegetação pelas gramíneas exóticas, embora, no solo, essas diferenças não tenham sido observadas.

Ao contrário das veredas, cerrado *s.s.* é caracterizado pela presença de solos bem drenados e lençol freático profundo (Scholz et al. 2002; Borghetti et al. 2019). Com menor disponibilidade hídrica na superfície do solo, o SOC não apresentou relação significativa com os dados de umidade (Fig. 4.2a), indicando que este fator não esteve associados direta ou indiretamente com a distribuição de carbono em uma camada de 30 cm de solo. Por outro lado, os níveis de fertilidade do solo representados pela SB e a abundância de artrópodes xilófagos foram indicadores positivos de carbono no solo (Fig. 4.2a). Estes resultados podem estar associados a maiores níveis de produtividade em manchas de solos mais férteis, visto que os solos de cerrado *s.s.* são essencialmente ácidos e pobres em nutrientes (Haridasan 2008), e pela alteração da matéria orgânica por intermédio de artrópodes xilófagos, resultando em compostos mais estáveis e ricos em lignina (Brauman 2000; Rückamp et al. 2008).

Em ambientes dominados por gramíneas exóticas, elementos que proporcionam heterogeneidade resultam em alterações nas características químicas do solo, com maiores níveis de fertilidade sob copas de espécies lenhosas. Os sítios promovidos pelas copas destas espécies podem permitir a regeneração natural e o estabelecimento de diferentes grupos de artrópodes (García-Tejero and Taboada 2016; Belan et al. 2018). Além disso, a redução da infiltrabilidade do solo promovida pelo adensamento de gramíneas pode ser revertida ou minimizada, tanto pela presença de espécies lenhosas nativas, quanto exóticas (Schymanski et al. 2008; Lozano-Baez et al. 2019). As pastagens analisadas, compostas basicamente por gramíneas exóticas e *P. caribaea*, apresentaram relação significativa da SM<sub>0w</sub> e interação deste fator com a *m* (Fig. 2b). Estas relações podem refletir as diferentes condições ambientais promovidas pela vegetação que influenciam de formas distintas a imobilização do carbono. Neste sentido, as covariáveis seriam indicadores dos microambientes mais ou menos favoráveis ao acúmulo de SOC e, não necessariamente uma relação direta de causa e efeito.

Como um padrão geral, ecossistemas sob condições de elevadas temperaturas podem assumir uma relação de acúmulo ou liberação de carbono, a depender dos níveis de umidade, em uma relação unimodal do fluxo de carbono pela SM. Com um nível ótimo que varia próximo a 30% de SM, ecossistemas mais secos tendem a liberar carbono e os mais úmidos a imobilizar (Quan et al. 2019). Nesse sentido, as diferentes relações da umidade do solo com o SOC em pastagens e veredas (Fig. 4.3) podem estar relacionadas a este padrão, com pastagens ocupando o intervalo de menores valores de SM e veredas, os mais elevados. Com isso, nas condições de retenção da água na superfície de solo promovidas pelas gramíneas exóticas, o solo das pastagens parecem comportar-se como fonte de CO<sub>2</sub> e, nas zonas úmidas das veredas, sumidouros de carbono.

A matéria orgânica (SOM) é um dos componentes de maior relevância na constituição dos solos de vereda. No entanto, os teores de SOM variam ao longo da profundidade do solo, das características do entorno e, principalmente, do gradiente de umidade. Nos microambientes de fundo de vereda, onde o lençol freático é mais superficial, são observados os maiores estoques de SOM (Guimarães et al 2002; Ramos et al. 2006; Sousa et al. 2011; Ramos et al. 2014; Sousa et al. 2015). De modo semelhante, os gradientes de umidade também funcionam como filtros ecológicos na composição da vegetação das veredas (Oliveira et al. 2009; Santos and Munhoz 2012). Enquanto zonas de elevada diversidade de espécies lenhosas são encontradas nas regiões de maior umidade, as “zonas trembleyais”, que são regiões de baixa diversidade dominadas pela espécie *Trembleya parviflora*, tendem a ocorrer nas regiões de menor umidade do solo (Santos and Munhoz 2012).

Nesse sentido, a relação negativa do SOC com a interação entre SOM e SM<sub>30d</sub> pode ser um reflexo da qualidade da matéria orgânica produzida pela vegetação, já que variações na composição de plantas ou na biomassa lenhosa podem alterar a proporção C:N da SOM (Pellegrini et al. 2014; Kooch and Bayranvand 2019) e a diversidade de compostos orgânicos (El Moujahid et al. 2017). Em ambientes úmidos, menores taxas de decomposição são observadas em condições que integram elevado conteúdo de água no solo e menores concentrações de nitrogênio na matéria orgânica (Duan et al. 2018). Desse modo, os microambientes das veredas com maiores níveis de umidade e matéria orgânica, possivelmente, correspondem às regiões de fundo de vereda, cujas elevadas concentrações de SOM podem apresentar maior diversidade de compostos e maior relação C:N em comparação aos ambientes com vegetação menos diversa, menores níveis de umidade, mas também, elevados níveis de matéria orgânica.

A multifuncionalidade de ecossistemas resulta em sinergismos, mas também *trad-offs*, de modo que impossibilita, por exemplo, a expressão do potencial máximo de diversidade, produtividade e armazenamento de carbono (Maskell et al. 2013). Assim, evidencia-se a importância das diferentes porções do gradiente de umidade para a manutenção das múltiplas funções ecossistêmicas das veredas e como determinantes de padrões ambientais. A complexidade ambiental e a interação de fatores que influenciam na imobilização de carbono podem exercer um importante papel na resiliência do processo, de modo a compor *feedbacks* internos, como a resposta da vegetação à redução da umidade do solo e compensação de perdas do SOC por imobilização na biomassa vegetal viva (Ratcliffe et al. 2019). Porém, com a intensificação destes mecanismos, outras funções ambientais podem ser comprometidas como resultado da redução da diversidade biológica e homogeneização ambiental por meio de

invasão por espécies exóticas, substituição da vegetação de veredas por formações florestais e formação de extensas “zonas trembleyais” (Meirelles et al. 2004; Jaksic and Marone 2007; Felfili et al. 2008; Santos and Munhoz 2012; Soares et al. 2015; Morais et al. 2016; Soares et al. 2019; Ratcliffe et al. 2019; Brisson et al. 2020)

De forma semelhante a prevista no modelo de relação entre a umidade do solo e o SOC (Fig. 4.3b), veredas perturbadas apresentaram maiores perdas de carbono nas porções do gradiente topográfico que correspondem aos ambientes de maior umidade (Sousa et al. 2015; Ratcliffe et al. 2020). Desse modo, assim como o potencial de imobilização de carbono no solo das veredas não é homogêneo, a sensibilidade aos distúrbios neste processo ecossistêmico também apresenta variações. Neste sentido, a manutenção dos serviços ecossistêmicos das veredas requer monitoramento, sobretudo dos níveis de lençol freático, de modo que contemplam os diferentes microambientes promovidos pelo gradiente de umidade e componentes da vegetação. Além disso, a gestão de recursos hídricos com planejamento a nível de bacia hidrográfica é fundamental para a conservação efetiva das veredas (Morais et al. 2016).

As diferenças encontradas na densidade do solo das pastagens em decorrência de processos de compactação do solo (Fig. 4.4) podem gerar distorções em comparações do estoque de carbono com ecossistemas naturais. Quando as análises de teor de SOC levam em consideração diferentes camadas do perfil do solo, correções utilizando a massa de solo equivalente entre os ecossistemas devem ser feitas, evitando, por exemplo, sobreestimativas do estoque de SOC nos ambientes que apresentam solos compactados (Ellert and Bettany 1995; Sisti et al. 2004; Fernandes and Fernandes 2013; Sant-Anna et al. 2017). Assim, é possível que as diferenças no estoque de SOC (SOC storage) entre os sítios de vereda e os sítios de pastagem sejam ainda maiores que as observadas (Table 4.2). Nesta mesma perspectiva, ao considerar uma massa de solo equivalente entre componentes da vegetação é possível que as diferenças nos estoques de SOC sigam um padrão semelhante ao encontrado entre os teores de SOC (Table 4.2), pois estes levam em consideração a massa do solo e não o seu volume.

Trabalhos que analisaram o conteúdo de carbono imobilizado em plantios de *Eucalyptus* sp. encontraram em média 73,38 Mg ha<sup>-1</sup> na biomassa total (Ribeiro et al. 2014), 75,5 Mg ha<sup>-1</sup> na biomassa total e até 203,8 Mg ha<sup>-1</sup> considerando também o SOC (Du et al. 2015) e 102,66 Mg ha<sup>-1</sup> na biomassa total e até 204,90 Mg ha<sup>-1</sup> na biomassa e SOC (Zhang et al. 2018). Nos dois últimos casos, os maiores valores de carbono imobilizado consideraram 1 m de camada de solo em plátanos maduros. Nestas condições, mesmo desconsiderando a biomassa da vegetação nativa, o potencial de imobilização de carbono das veredas analisadas

(140 Mg ha<sup>-1</sup>), apenas nos primeiros 30 cm de profundidade do solo, pode ser superior ao potencial de imobilização de carbono nas áreas de silvicultura. Assim, estes ecossistemas devem ser tratados como ativos ambientais de grande valor de uso indireto e contemplados em políticas ambientais que visem não somente a manutenção de suas áreas, mas de seus padrões e processos. Além disso, a inclusão de estoques de SOC destas áreas úmidas nos balanços de carbono pode ser considerada, até mesmo como forma de incentivar o monitoramento e encorajar medidas de restauração mais eficientes com foco na reestruturação de serviços ecossistêmicos.

#### 4.4 CONCLUSÕES

As veredas apresentaram importante papel no equilíbrio do ciclo de carbono por meio da imobilização deste elemento na SOM. Os teores SOC encontrados neste ecossistema foram, em média, seis vezes maiores que os encontrados em cerrado *s.s.* e pastagens abandonadas. A distribuição do carbono, no entanto, mostrou-se heterogênea, com menores concentrações sob a copa da espécie invasora *Pinus caribaea*. Possivelmente, os níveis de carbono sob estes pinheiros em veredas refletem uma condição de microambientes mais suscetíveis à invasão, com solos mais drenados e lençol freático mais profundo.

Os fatores de maior importância na variação do SOC foram diferentes entre os ecossistemas, evidenciando a heterogeneidade da paisagem em relação aos padrões de seus componentes na imobilização desse elemento. A relação da umidade do solo com o SOC em pastagens e vereda também diferiu em suas características: linear negativa no primeiro ecossistema, exponencial positiva no segundo. Nas pastagens esta relação indica menor potencial de imobilização de SOC em microambientes com maior umidade na superfície do solo. Já nas veredas, os resultados refletem a importância dos níveis superficiais de lençol freático para imobilização de SOC. Além disso, o caráter exponencial da relação evidencia a maior susceptibilidade de microambientes mais úmidos às variações no SOC sendo, portanto, microambientes mais sensíveis neste ecossistema.

Com menores níveis de macroporos e maior densidade, o solo do HS das pastagens mostrou-se compactado, já neste mesmo ecossistema, sob a copa de *P. caribaea* estes efeitos foram menos pronunciados, indicando a quebra da compactação do solo pelas raízes desta espécie. Mesmo com as importantes diferenças na densidade do solo, veredas apresentaram aproximadamente o dobro de SOC em uma profundidade de 30 cm, podendo esta diferença ser ainda maior ao desconsiderar os efeitos da compactação do solo. Neste sentido, o potencial de imobilização de carbono em veredas torna este ecossistema um ativo ambiental de grande valor. Em um contexto de multifuncionalidade, elas atuam no funcionamento da paisagem e, em uma perspectiva socioambiental, na mitigação de impactos causados pela antropização, o que confere também a elas interesse público, pelos serviços disponibilizados.

## REFERÊNCIAS

- Abreu RC, Hoffmann WA, Vasconcelos HL, Pilon NA, Rossatto DR, Durigan G (2017). The biodiversity cost of carbon sequestration in tropical savanna. *Science advances*, 3.8:e1701284. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1701284>
- Almeida BG, Freitas PL, Teixeira WG, Viana JHM, Donagemma GK (2017a) Porosidade. In: Teixeira CP, Donagemma GK, Fontana A, Teixeira WG (eds) *Manual de Métodos de Análise de Solo*, Embrapa Solos, Rio de Janeiro, pp 82-94.
- Almeida BG, Viana JHM, Teixeira WG, Donagemma GK (2017b) Densidade do solo, In: Teixeira CP, Donagemma GK, Fontana A, Teixeira WG (eds) *Manual de Métodos de Análise de Solo*, Embrapa Solos, Rio de Janeiro, pp 82-94.
- Araujo GMA, Barbosa AAA; Arantes AAA, Amaral A (2002) Composição florística de veredas no Município de Uberlândia, MG. *Rev Bras de Bot* 25.4:475-493. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042002012000012>
- Araújo MFA, Marco P, Juen L, Tôrres NM (2019) Vulnerability of *Phyllocycla* Species (Odonata: Gomphidae) to Current and Planned Anthropic Activities by the Brazilian Government. *Neotrop Entomol*, Forthcoming. <https://doi.org/10.1007/s13744-019-00714-4>
- Belan HC, Pires MS, Nascimento, ARN (2018). Regeneração lenhosa em pastagem abandonada em área de floresta estacional decidual. *Neotrop Biol Conserv*, 13(3)224-234.
- Borghetti F, Barbosa E, Ribeiro L, Ribeiro JF, Walter BMT (2019) South American Savannas. In: Peter Scogings PF, Sankaran M (eds) *Savanna Woody Plants and Large Herbivores*, John Wiley & Sons, Pondicherry, pp.77-122. <https://doi.org/10.1002/9781119081111.ch21>
- Brauman A (2000) Effect of gut transit and mound deposit on soil organic matter transformations in the soil feeding termite: a review. *Eur J Soil Biol*, 36.3-4:117-125. [https://doi.org/10.1016/S1164-5563\(00\)01058-X](https://doi.org/10.1016/S1164-5563(00)01058-X)
- Breiman L (2002), “Manual On Setting Up, Using, And Understanding Random Forests V3.1”, [https://www.stat.berkeley.edu/~breiman/Using\\_random\\_forests\\_V3.1.pdf](https://www.stat.berkeley.edu/~breiman/Using_random_forests_V3.1.pdf).
- Brisson J, Rodriguez M, Martin CA, Proulx R (2020) Plant diversity effect on water quality in wetlands: a meta-analysis based on experimental systems. *Ecol App*, Forthcoming. <https://doi.org/10.1002/eap.2074>

- Carnell PE, Windecker SM, Brenker M, Baldock J, Masque P, Brunt K, Macreadie PI (2018) Carbon stocks, sequestration, and emissions of wetlands in south eastern Australia. *Global Change Biol*, 24.9:4173-4184. <https://doi.org/10.1111/gcb.14319>
- Case TJ (1991) Invasion resistance, species build-up and community collapse in metapopulation models with interspecies competition. *Biol J Linn Soc*, 42(1-2), 239-266. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1991.tb00562.x>
- Chaneton EJ, Perelman SB, Omacini M, León, RJ (2002) Grazing, environmental heterogeneity, and alien plant invasions in temperate Pampa grasslands. *Biological Invasions* 4.1-2: 7-24. <https://doi.org/10.1023/A:1020536728448>
- Cole JJ (2015) O ciclo do carbono. In: Weathers KC, Strayer DL, Likens GE. Fundamentos de ciência dos ecossistemas, Elsevier, São Paulo, pp 111-139
- Corbeels M, Marchão RL, Neto MS, Ferreira EG, Madari BE, Scopel E, Brito OR (2016) Evidence of limited carbon sequestration in soils under no-tillage systems in the Cerrado of Brazil. *Sci Rep*, 6:21450. <https://doi.org/10.1038/srep21450>
- Cutler DR et al. (2007) Random forests for classification in ecology. *Ecol* 88.11:2783-2792. <https://doi.org/10.1890/07-0539.1>
- Delgado-Baquerizo M, Eldridge DJ, Maestre FT, Karunaratne SB, Trivedi P, Reich PB, Singh BK (2017) Climate legacies drive global soil carbon stocks in terrestrial ecosystems. *Sci Adv*, 3.4:e1602008. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1602008>
- Du H, Zeng F, Peng W, Wang K, Zhang H, Liu L, Song T (2015) Carbon storage in a *Eucalyptus* plantation chronosequence in Southern China. *Forests*, 6.6:1763-1778. <http://dx.doi.org/10.13140/RG.2.1.4576.0168>
- Duan H, Wang L, Zhang Y, Fu X, Tsang Y, Wu J, Le Y (2018) Variable decomposition of two plant litters and their effects on the carbon sequestration ability of wetland soil in the Yangtze River estuary. *Geoderma*, 319, 230-238. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.10.050>
- El Moujahid L, Le Roux X, Michalet S, Bellvert F, Weigelt A, Poly F (2017) Effect of plant diversity on the diversity of soil organic compounds. *PloS One*, 12.2:0170494. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0170494>
- Ellert BH, Bettany JR (1995) Calculation of organic matter and nutrients stored in soils under contrasting management regimes. *Can J Soil Sci*, 75.4:529-538. <https://doi.org/10.4141/cjss95-075>

- Felfili MJ, Silva-Junior MCS, Mendonça RC, Fagg CW, Filgueiras TS, Mecenas VV (2008) Fitofisionomias e flora. In: Fonseca OF (ed.) Águas Emendadas, Secretaria de Desenvolvimento Urbano e Meio Ambiente, Brasília, pp 152-162.
- Fernandes FA, Fernandes AHM. Atualização dos métodos de cálculo dos estoques de carbono do solo sob diferentes condições de manejo. Embrapa Pantanal: Corumbá, 2013.
- Ferreira J, Pardini R, Metzger JP, Fonseca CR, Pompeu PS, Sparovek G, Louzada J (2012) Towards environmentally sustainable agriculture in Brazil: challenges and opportunities for applied ecological research. *J Appl Ecol* 49:535–541. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02145.x>
- García-Tejero S, Taboada A (2016) Microhabitat heterogeneity promotes soil fertility and ground-dwelling arthropod diversity in Mediterranean wood-pastures. *Agr Ecosyst Environ*, 233:192-201. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.09.004>
- Goldstein G, Meinzer FC, Bucci SJ, Scholz FG, Franco AC, Hoffmann WA (2008) Water economy of Neotropical savanna trees: six paradigms revisited. *Tree Physiol*, 28.3:395-404. <https://doi.org/10.1093/treephys/28.3.395>
- Gotelli NJ, Ellison AM. Princípios de Estatística em Ecologia. Editora Artmed: Porto Alegre, 2011.
- Guimarães AJM, Araújo GM, Corrêa GF (2002) Estrutura fitossociológica em área natural e antropizada de uma vereda em Uberlândia, MG *Acta Bot Bras*, 16.3:317-329. <http://dx.doi.org/10.1590/S0102-33062002000300007>
- Jaksic FM, Marone L (2007) Invasiones. In: Jaksic, F.M.; Marone, L. (eds) Ecología de Comunidades, Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, pp. 2015-229.
- Kneitel J, Perrault D (2006) Disturbance-induced changes in community composition increase species invasion success. *Community Ecol*, 7.2:245-252. <https://doi.org/10.1556/ComEc.7.2006.2.11>
- Kooch Y, Bayranvand M (2019) Labile soil organic matter changes related to forest floor quality of tree species mixtures in Oriental beech forests. *Ecol Indic*, 107:105598. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105598>
- Kuebbing SE, Nuñez MA, Simberloff D (2013) Current mismatch between research and conservation efforts: the need to study co-occurring invasive plant species. *Biol Conserv* 160:121-129. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.01.009>
- Lahsen M, Bustamante MM, Dalla-Nora EL (2016) Undervaluing and overexploiting the Brazilian Cerrado at our peril. *Environ Sci Policy Sustain Dev*, 58.6:4-15. <http://dx.doi.org/10.1080/00139157.2016.1229537>

- Lozano-Baez SE, Cooper M, Meli P, Ferraz SF, Rodrigues RR, Sauer TJ (2019) Land restoration by tree planting in the tropics and subtropics improves soil infiltration, but some critical gaps still hinder conclusive results. *Forest Ecol Manag*, 444, 89-95. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.04.046>
- Mahla N, Mlambo D. (2019) Influence of two co-occurring invasive plant species on resident woody species and surface soil properties in Chipinge Safari Area, Zimbabwe. *Trop Ecol*, 60.1:129-139. <https://doi.org/10.1007/s42965-019-00016-1>
- Martin PA, Newton AC, Bullock JM (2017) Impacts of invasive plants on carbon pools depend on both species' traits and local climate. *Ecol*, 98.4:1026-1035. <https://doi.org/10.1002/ecy.1711>
- Maskell LC, Crowe A, Dunbar MJ, Emmett B, Henrys P, Keith AM et al. (2013) Exploring the ecological constraints to multiple ecosystem service delivery and biodiversity. *J App Ecol*, 50.3:561-571. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12085>
- Meirelles ML, Guimarães AJM, Oliveira RC, Araújo GM, Ribeiro JF (2004) Impactos sobre o estrato herbáceo de Áreas Úmidas do Cerrado. In: Aguiar LMS, Camargo AJA (eds) Ecologia e Caracterização, Embrapa Informação Tecnológica, Brasília, pp 41-69.
- Mello MP, Peterelli LA. Conhecendo o R: uma visão mais que estatística. Editora UFV: Viçosa, 2013.
- Morais IL, Soares DM, Nascimento ART (2016) As áreas úmidas no contexto do Código Florestal e a invasão biológica em veredas. In: Santos FR (org.) Contextualizando o Cerrado Goiano: Entre questões socioeconômicas e socioespaciais e questões socioeducacionais e socioambientais, Editora CRV, Curitiba, pp 59-86.
- Nepstad DC et al. (1994) The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. *Nature* 372.6507: 666.
- Oliveira GC, Araujo GM, Barbosa AAA (2009) Florística e zonação de espécies vegetais em veredas no Triângulo Mineiro, Brasil. *Rodriguésia*, 60(4):1077-1085. <https://doi.org/10.1590/2175-7860200960417>
- Ouedraogo I, Defourny P, Vanclooster M (2019) Application of random forest regression and comparison of its performance to multiple linear regression in modeling groundwater nitrate concentration at the African continent scale. *Hydrogeol J* 27.3:1081-1098. <https://doi.org/10.1007/s10040-018-1900-5>
- Pellegrini AF, Hoffmann WA, Franco AC (2014) Carbon accumulation and nitrogen pool recovery during transitions from savanna to forest in central Brazil. *Ecol*, 95.2:342-352. <https://doi.org/10.1890/13-0290.1>

- Pohlert T. (2014) The pairwise multiple comparison of mean ranks package (PMCMR).
- Porto KCN, Nunes YRF, Ribeiro LM (2018) The dynamics of recalcitrant seed banks of *Mauritia flexuosa* (Arecaceae) reveal adaptations to marsh microenvironments. *Plant Ecol* 219(2):199-207. <http://dx.doi.org/10.1007/s11258-017-0788-9>
- Quan Q, Tian D, Luo Y, Zhang F, Crowther TW, Zhu K et al. (2019) Water scaling of ecosystem carbon cycle feedback to climate warming. *Sci Adv*, 5.8:eaav1131. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aav1131>
- R Core Team. (2018) R: A language and environment for statistical computing 3.5.0
- Ramos MVV, Curi N, Motta PEF, Vitorino ACT, Ferreira MM, Silva MLN (2006) Veredas do Triângulo Mineiro: solos, água e uso. *Ciênc. Agrotec* 30,2:283-293.
- Ramos, MVV, Haridasan M, Araújo GM (2014) Caracterização dos solos e da estrutura fitossociológica da vegetação de Veredas da Chapada no Triângulo Mineiro. *Fronteiras: J Soc Technol Environ Sci*, 3.2:180-210. <https://doi.org/10.21664/2238-8869.2014v3i2.p180-210>.
- Ratcliffe, JL, Campbell DI, Schipper LA, Wall AM, Clarkson BR (2019). Recovery of the CO<sub>2</sub> sink in a remnant peatland following water table lowering. *Sci Total Environ*, <https://doi.org/134613.10.1038/nature08019>
- Ribeiro BT, Nascimento DC, Curi N, Guilherme LRG, Costa ETDS, Lopes G, Carneiro JP (2019) Assessment of Trace Element Contents in Soils and Water from Cerrado Wetlands, Triângulo Mineiro Region. *Rev Bras de Cienc Solo*, 43. <http://dx.doi.org/10.1590/18069657rbcs20180059>
- Ribeiro JF, Walter BMT (2008) As principais fitofisionomias do Bioma Cerrado. In: Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF (eds.) *Cerrado Ecologia e Flora*. Embrapa Cerrados, Planaltina, pp. 151-212.
- Ribeiro SC, Jacovine LAG, Torres CMM E., Souza AL (2017) Influence of interspecific variation on tree carbon stock of a brazilian cerrado. *Rev Árvore*, 41.5: e410506. <http://dx.doi.org/10.1590/1806-90882017000500006>
- Ribeiro SC, Soares CPB, Fehrmann L, Jacovine LAG, Von-Gadow K (2015) Aboveground and belowground biomass and carbon estimates for clonal Eucalyptus trees in Southeast Brazil. *Rev Árvore*, 39.2:353-363. <http://dx.doi.org/10.1590/0100-67622015000200015>
- Rosolen V, Campos AB, Govone JS, Rocha C (2015) Contamination of wetland soils and floodplain sediments from agricultural activities in the Cerrado Biome (State of Minas Gerais, Brazil). *Catena*, 128:203-210. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2015.02.007>

- Rückamp D, Martius C, Bragança MA, Amelung W (2011) Lignin patterns in soil and termite nests of the Brazilian Cerrado. *App Soil Ecol*, 48.1:45-52. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2011.02.003>
- Sant-Anna SA, Jantalia CP, Sá JM, Vilela L, Marchão RL, Alves BJ et al. (2017). Changes in soil organic carbon during 22 years of pastures, cropping or integrated crop/livestock systems in the Brazilian Cerrado. *Nutr Cycl in Agroecosys*, 108.1:101-120. <https://doi.org/10.1007/s10705-016-9812-z>
- Sano EE, Rodrigues AA, Martins ES, Bettoli GM, Bustamante MM, Bezerra AS (2019) Cerrado ecoregions: A spatial framework to assess and prioritize Brazilian savanna environmental diversity for conservation. *J Environ Manag* 232:818-828. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.11.108>
- Santos FF, Munhoz CBR (2012) Diversidade de espécies herbáceo-arbustivas e zonação florística em uma vereda no Distrito Federal. *Heringeriana*, 6.2:21-27.
- Schimel DS, House JI, Hibbard KA, Bousquet P, Ciais P, Peylin P, et al. (2001) Recent patterns and mechanisms of carbon exchange by terrestrial ecosystems. *Nature*, 414.6860:169-172. <https://doi.org/10.1038/35102500>
- Scholz FG, Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, Franco AC (2002) Hydraulic redistribution of soil water by neotropical savanna trees. *Tree Physiol*, 22.9:603-612. <https://doi.org/10.1093/treephys/22.9.603>
- Schymanski SJ, Sivapalan M, Roderick ML, Beringer J, Hutley LB (2008) An optimality-based model of the coupled soil moisture and root dynamics. *Hydrol Earth Syst Sci* 12.3:913-932. <https://doi.org/10.5194/hess-12-913-2008>
- Soares DM, Nascimento, ART, Silva LC, Pinho-Junior, GV (2015) Natural regeneration and biological invasion by *Pinus caribaea* Morelet in two vereda sites: woody vegetation response. *Am J Plant Sci* 6.17:2708-2717. <http://dx.doi.org/10.4236/ajps.2015.617272>
- Soares DM; Nascimento ART; Silva LC, Oliveira CHE (2019) - Regeneração natural lenhosa e cobertura do solo em duas veredas no Triângulo Mineiro, MG. In: Francisco ALO (org.) Botanica Aplicada 2, Atena Editora, Ponta Grossa, pp 248-263. <https://doi.org/10.22533/at.ed.55119220121>
- Sousa RFD, Brasil EPF, Figueiredo CCD, Leandro WM (2015) Soil organic matter fractions in preserved and disturbed wetlands of the cerrado biome. *Rev Bras Ciênc Solo*, 39.1:222-231. <http://dx.doi.org/10.1590/01000683rbcs20150048>
- Sousa RFD, Nascimento JLD, Fernandes EP, Leandro WM, Campos ABD (2011) Matéria orgânica e textura do solo em veredas conservadas e antropizadas no bioma Cerrado.

- Rev Bras Eng Agríc Amb, 15.8:861-866. <http://dx.doi.org/10.1590/S1415-43662011000800014>
- Wantzen KM, Couto EG, Mund EE, Amorim RS, Siqueira A, Tielbörger K, Seifan M (2012) Soil carbon stocks in stream-valley-ecosystems in the Brazilian Cerrado agroscape. Agric Ecosyst Environ, 151:70-79. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.01.030>
- Xiaoyan B, Suocheng D, Wenbao M, Fujia L (2019) Spatial-temporal change of carbon storage and sink of wetland ecosystem in arid regions, Ningxia Plain. Atmos Environ, 204:89-101. <https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2019.02.019>
- Yeomans JC, Bremner JM (1988) A rapid and precise method for routine determination of organic carbon in soil. Communications in soil science and plant analysis, 19.13: 1467-1476. <https://doi.org/10.1080/00103628809368027>
- Zhang, H., Duan, H., Song, M., & Guan, D. (2018). The dynamics of carbon accumulation in Eucalyptus and Acacia plantations in the Pearl River delta region. Ann For Sci, 75(2), 40. <https://doi.org/10.1007/s13595-018-0717-7>
- Zhao Q, Bai J, Wang X, Zhang W, Huang Y, Wang L, Gao Y (2019) Soil organic carbon content and stock in wetlands with different hydrologic conditions in the Yellow River Delta, China. Ecohydrol Hydrobiol <https://doi.org/10.1016/j.ecohyd.2019.10.008> 10:1016.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os componentes da vegetação foram, sobretudo em veredas, importantes determinantes de padrões ambientais, compondo microambientes com diferentes características hidrológicas, físicas e químicas do solo, comunidades de artrópodes e potenciais de acumulação de carbono orgânico. Os habitats proporcionados pela heterogeneidade da vegetação funcionaram como refúgios para a macrofauna de artrópodes de serapilheira nas condições de sazonalidade características do bioma Cerrado.

As veredas, como ambientes mais amenos na estação seca e com menor variação na abundância e riqueza de artrópodes de serapilheira entre as estações, em um contexto de paisagem, mostraram-se importantes fontes de recursos, sobretudo nos períodos de menor disponibilidade hídrica. Além disso, sua importância ambiental e econômica é evidenciada pelo potencial de imobilização de carbono e mitigação de impactos de atividades antrópicas, na manutenção de recursos hídricos e impactos microclimáticos.

A paisagem composta por uma matriz de plantio de eucalipto, fragmentos de cerrado s.s., veredas e pastagens mostrou-se altamente heterogênea no tempo e no espaço em relação a composição taxonômica e funcional de artrópodes de serapilheira, demonstrando a importância da heterogeneidade ambiental de fragmentos, tanto na conservação da diversidade, quanto na manutenção de serviços ecossistêmicos. Ambientes antropizados, no entanto, teriam afetar a distribuição de grupos de artrópodes que dependem diretamente da composição da vegetação como herbívoros mais especialistas. Os ecossistemas savânicos, possivelmente devido às importantes diferenças na disponibilidade hídrica do solo, mostraram-se complementares na composição espacial e temporal dos artrópodes de serapilheira.

Fatores que promovem a heterogeneidade intrínseca dos ecossistemas foram determinantes na distribuição de artrópodes até mesmo nas pastagens, que são ambientes mais homogêneos. Entre estes fatores, destacaram-se os componentes nativos e exóticos presentes na vegetação, disponibilidade hídrica (principalmente no cerrado s.s.) e características químicas do solo (especialmente em pastagens e veredas).

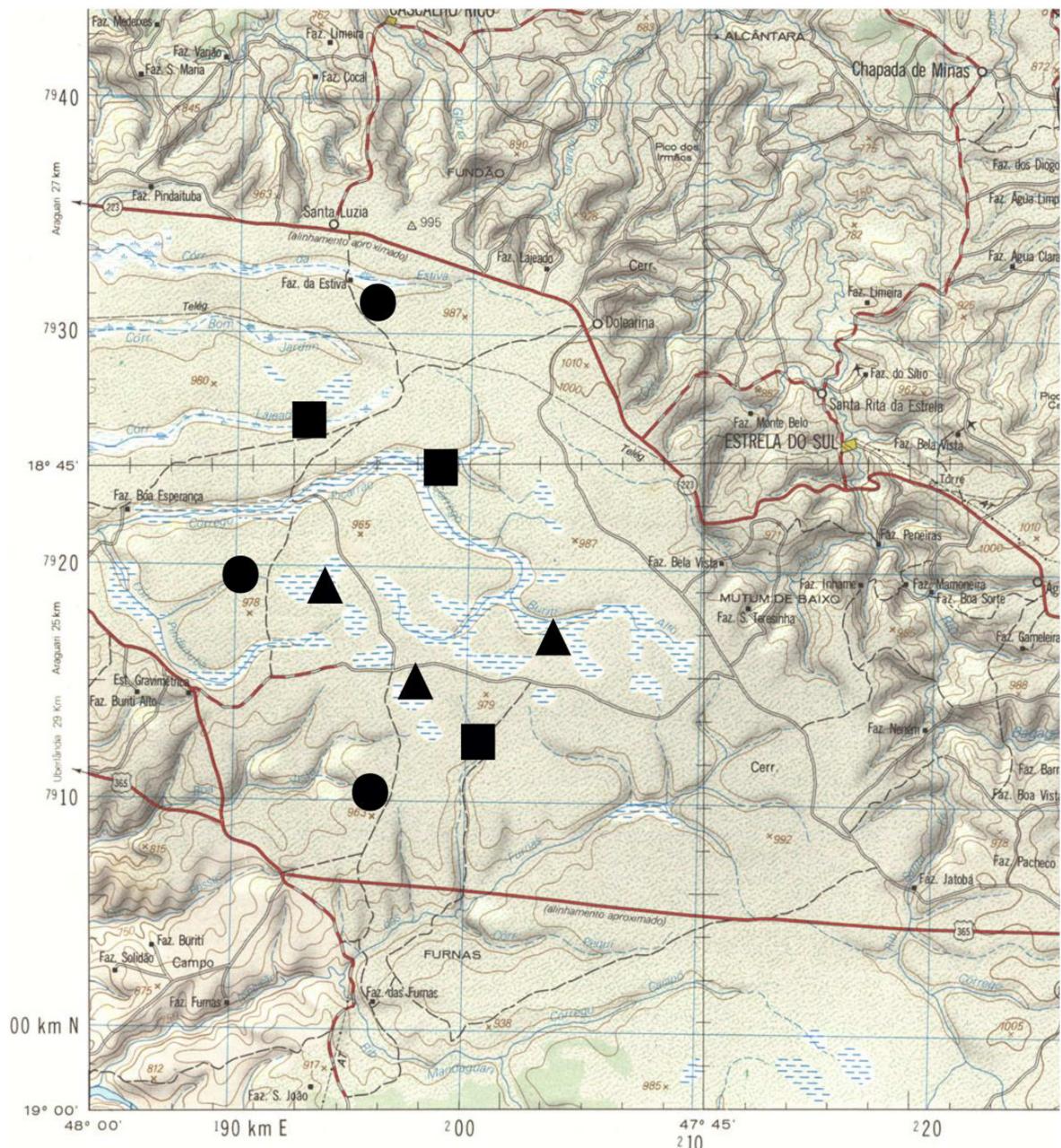
A paisagem analisada pode ser considerada um mosaico multifuncional capaz de prover múltiplos serviços ecossistêmicos. Os fragmentos de ecossistemas savânicos, além de serem complementares em suas funções ecológicas também podem ser analisados como importantes ativos econômicos, à medida que são capazes de mitigar impactos das atividades antrópicas, serem fontes de diversidade, de recursos naturais e manutenção do ciclo de matéria e energia na paisagem. Nesse sentido, ressalta-se a importância de restauração das

pastagens abandonadas, que apresentaram seu potencial de fornecimento de serviços ecológicos comprometidos sem, com isso, estarem associadas a ganhos econômicos, como as áreas de plantio de eucalipto.

Juntamente com o controle da invasão biológica, promover heterogeneidade ambiental parece ser uma importante medida para restauração de funções ecossistêmicas como manutenção de processos hidrológicos, conservação da diversidade de artrópodes de serapilheira e restauração das propriedades físicas do solo em pastagens abandonadas.

## APÊNDICES

**Apêndice 1** Carta topográfica evidenciando a região dos sítios amostrais. Em azul estão representados os cursos d'água (linhas cheias) e terrenos alagadiços (hachuras). Fonte: IBGE, 1979.



### Sites

ESCALA 1:250 000

● cerrado s.s.

▲ pasture

■ vereda

5 0 5 10 15 Quilometros

5 0 5 10 Milhas terrestres

**Apêndice 2** Ecossistemas de cerrado *s.s.* (A), pastagem abandonada (B) e fragmento de vereda (C). Imagens dos três ecossistemas de amostragem na Fazenda Nova Monte Carmelo, com sede em Indianópolis- MG. Foto (Figura A e C): Nascimento, A.R.T.



A

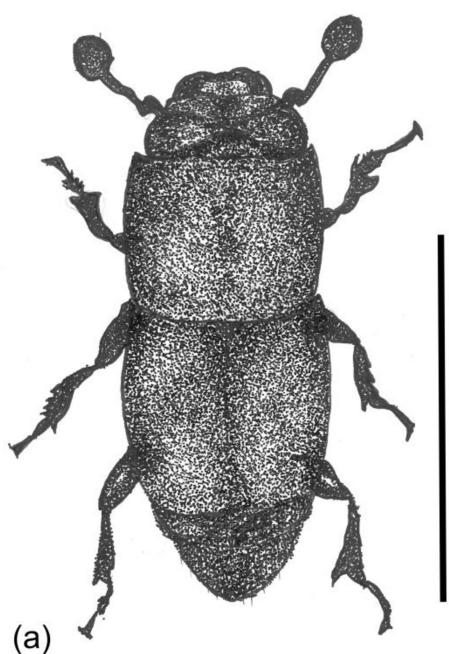


B



C

**Apêndice 3** Coleoptera mais abundantes e frequentes na serapilheira dos sítios amostrais de cerrado, pastagem, vereda e plantio de *Eucalyptus* sp.. Vista dorsal de um indivíduo da família Nitidulidae (a) e vista lateral de um indivíduo da família Curculionidae, subfamília Scolytinae (b). Escala 2 mm. Ilustração: Cláudio Henrique E. de Oliveira.



(a)



(b)