

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

TESE DE DOUTORADO

**MODELOS DE SIMULAÇÃO ESPACIAL
DE EFEITOS DE PASTEJO
EM VEGETAÇÃO CAMPESTRE**

ENIO EGON SOSINSKI JÚNIOR

PORTO ALEGRE, AGOSTO DE 2005

**MODELOS DE SIMULAÇÃO ESPACIAL
DE EFEITOS DE PASTEJO
EM VEGETAÇÃO CAMPESTRE**

ENIO EGON SOSINSKI JÚNIOR

TESE APRESENTADA AO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, DO INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DA UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL, COMO PARTE DOS REQUISITOS PARA A OBTENÇÃO DO TÍTULO DE DOUTOR EM CIÊNCIAS – ÊNFASE EM ECOLOGIA.

ORIENTADOR: PROF. DR. VALÉRIO DEPATTA PILLAR

COMISSÃO EXAMINADORA

PROF. DR. AINO VICTOR AVILA JACQUES

PROF. DR. PAULO CÉSAR DE FACCIO CARVALHO

PROF. DR. PEDRO LATERRA

PORTO ALEGRE, AGOSTO DE 2005

Agradecimentos

Ao Programa de Pós Graduação em Ecologia pela oportunidade valiosa, extensivo à todos os professores, pelo apoio e dedicação nestes anos de mestrando e doutorando.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Rio Grande do Sul (FAPERGS) pela concessão de bolsa de doutorado.

Ao Professor Valério DePatta Pillar por ter aceito orientar-me no mestrado e continuar orientando-me no doutorado. Pelos ensinamentos, incentivo e oportunidades oferecidas em todos esses anos.

Ao Professor Paulo César de Faccio Carvalho, do Departamento de Plantas Forrageiras e Agrometeorologia, UFRGS, pelo valiosa oportunidade de participação no projeto de intercambio Brasil – França (CAPES/COFECUB).

Ao Professor Marcelo Abreu da Silva, do Departamento de Plantas Forrageiras e Agrometeorologia, UFRGS, pelo apoio, disponibilização da área experimental e participação no projeto de tese.

A colega e companheira de trabalho Carolina Blanco, cuja a participação no projeto de tese foi fundamental em todas as etapas.

A Betina Santos pelo participação e auxílio na execução do projeto de tese.

Aos pesquisadores do INRA Pascal Carrère, Frédérique Louault e Jean François Soussana, pela hospitalidade, ensinamentos e incentivos durante o projeto de intercambio.

Aos colegas do Laboratório de Ecologia Quantitativa pela convivência e amizade valiosas, especialmente àqueles que estiveram mais próximos do projeto de tese, Juliano, Sandra, Gerhard, Rafael, Marcela, obrigado pelo incentivo e discussões.

Aos amigos Pedro, Leca e Duda, Cristina, Laíse e Pedro, Gilberto e Moseila, Cristiano e Michele, Gabriel e Vivian, por todo o companheirismo durante o estágio sanduiche, e amizades valiosas conquistadas.

A minha esposa Lilian e minha filha Victória, pelo carinho, paciência, dedicação e amor. E as nossas famílias pela confiança e incentivo em todos os nossos projetos.

Modelos de Simulação Espacial de Efeitos de Pastejo em Vegetação Campestre

Autor: Enio Egon Sosinski Júnior

Orientador: Valério DePatta Pillar

Resumo

O principal objetivo da tese foi desenvolver um modelo matemático computacional espacialmente explícito, de autômatos celulares (CA), capaz de simular a dinâmica de vegetação campestre sob pastejo, descrita por tipos funcionais de plantas (PFTs), ao invés de espécies. Com dados obtidos a campo, utilizou-se um método recursivo de identificação politética de PFTs a partir de atributos morfológicos das plantas, de forma a expressar máxima correlação com diversidade de espécies. A alternância entre condições experimentais de exposição e exclusão de pastejo permitiu produzir variação em padrões espaciais e temporais da composição da vegetação descrita por esses PFTs. A seguir buscou-se modelar a dinâmica da vegetação. Assumiu-se que a dinâmica da vegetação, embora complexa, pudesse ser simulada a partir de mecanismos relativamente simples incorporados a um modelo CA formado por uma grade de células (comunidades). Cada célula tem uma dada composição de PFTs a qual se altera a cada passo no tempo conforme a composição da própria célula e da vizinhança e matrizes de transição determinadas empiricamente com os dados experimentais. A dinâmica simulada da composição de comunidades excluídas do pastejo mostrou determinismo no sentido de um PFT único, característico daquelas comunidades. A mesma tendência não foi observada nas simulações de comunidades sempre pastejadas. Os resultados indicam uma razoável concordância entre a dinâmica simulada e real, para as comunidades excluídas; e uma discordância para as comunidades sempre pastejadas. Sugere-se que diferenças no arranjo espacial inicial das comunidades motivam falhas do modelo sob pastejo. O *Institut National de la Recherche Agronomique* (INRA), na França, vem desenvolvendo um modelo simulador multi-agente espacializado como objetivo de representar realisticamente o manejo da vegetação campestre natural sob diferentes regimes de pastejo. Ele foi concebido como uma ferramenta de pesquisa para explorar o comportamento animal em pastagens heterogêneas. Nesse modelo implícito e determinístico, uma definição funcional de três diferentes comunidades vegetais foi introduzida objetivando simular a dinâmica de pastagens multi-espécies. Isto foi feito pela intercâmbio de parâmetros do modelo com atributos funcionais da comunidade. Do ponto vista conceptual o modelo apresentou boa resposta e parece adequado para simular a dinâmica de uma vegetação campestre por atributos funcionais. O modelo apresentou um bom ajuste aos dados experimentais para alto nível de utilização, mas não tão bom para médio e baixo nível de pastejo, ou seja, comunidades vegetais mais heterogêneas. Reforça-se a idéia de que mais modelos que levem em conta a estrutura horizontal da vegetação são necessários.

Palavras-chave: análise multivariada, autômato celular, modelos, modelo espacialmente explícito, pastagem natural, simulação, tipos funcionais, vegetação campestre.

Spatial Grassland Simulation Models of Grazing Effects

Author: Enio Egon Sosinski Júnior

Supervisor: Valério DePatta Pillar

Abstract

The main objective of this thesis was to develop a spatially explicit mathematical model based on cellular automata (CA) capable of simulating grassland vegetation dynamics under grazing, defined by plants functional types (PFTs), not species. With field data a recursive algorithm was used to numerically search for plant morphological traits and to find optimal PFTs defined polythetically by cluster analysis, in such a way to express maximal association with species diversity. The experimental alternation of exposure and exclusion to grazing allowed variation in the vegetation spatial and temporal patterns described by PFTs. The vegetation dynamics was then modeled. It was assumed that the vegetation dynamics, despite complex, could be simulated based on relatively simple mechanisms incorporated into a spatial explicit CA model composed of a grid of cells (communities). Each cell has a given PFT composition, which changes at each time step according to the composition of the cell and neighborhood and transition matrices empirically determined with the field data. The simulated dynamics of the grazing excluded communities followed a deterministic trend in which a unique characteristic PFT was observed. The same trend was not observed in the simulations for communities more exposed to grazing. The results indicate reasonable agreement between the simulated and real trajectories for the excluded communities; and disagreement for grazed communities. It is suggested differences in the initial spatial arrangement of the communities cause the disagreement for the simulations under grazing. The French *Institut National de la Recherche Agronomique* (INRA) has been developed a simulation model with the aim to build a spatial multi-agent simulator capable of conducting a realistic representation of the management of permanent grassland vegetation under grazing regimes. It was conceived as a research tool to explore the animal behavior in large heterogeneous spaces. In this implicit deterministic model a functional definition of three different grassland communities was introduced aiming to simulate multi-species grassland vegetation dynamic. This was done by interchanging the model's parameters with the functional attributes of the communities. From the conceptual point of view, the sub-vegetation model works fine and it seems suitable to simulate the dynamic of grassland vegetation described by functional traits. The model fits experimental data well for high levels of exploitation but was poorly adjusted at medium and low levels of herbage use. It was reinforced the idea that more models which account for the horizontal structure of vegetation are needed.

Key words: cellular automata, grassland vegetation, models, multivariate analysis, natural grassland, plant functional types, simulation, spatial explicit model.

Sumário

1. Introdução Geral	8
Objetivos	13
Estrutura da tese.....	13
2. Padrões e diversidade de tipos funcionais em pastagem natural no sul do Brasil	15
Resumo	15
Abstract.....	16
Introdução	17
Métodos	21
Resultados	28
Discussão	32
Agradecimentos.....	40
Referências	40
Tabelas e figuras.....	44
3. Simulação da dinâmica estacional da vegetação campestre com um modelo empírico espacialmente explícito.	49
Resumo	49
Abstract.....	50
Introdução	51
Métodos	54
Dados da vegetação.....	54
Descrição do modelo.....	58
Simulações	62
Análise dos dados	63
Resultados do modelo.....	64
Discussão	68
Conclusão	73
Agradecimentos.....	73
Bibliografia	73
Tabelas e figuras.....	76
4. Development of a functional approach in a grassland vegetation sub-model... ..	82
Abstract.....	82
Resumo	83
Introduction	84
Model description.....	87
Vegetation Sub-model	88
Methods	90

Functional Parameters	91
Simulation	92
Results	93
Discussion.....	94
Conclusion	98
Acknowledgements	98
Bibliography	98
Tables and figures	101
5. Considerações finais.....	105
6. Bibliografia Geral	109
7. Apêndices	112
INRA model description.....	112
Vegetation Sub-model	112
Animal Sub-model	114
Spatial Sub-Model	115
Instructions to Authors.....	116
Journal of Vegetation Science	116
Ecological Modelling	118
Brazilian Journal of Agricultural Research – PAB.....	123

1. Introdução Geral

A vegetação campestre natural é uma das maiores riquezas dos três estados brasileiros do sul do Brasil (Mohr dieck, 1980). Apesar de certa semelhança fisionômica do campo nativo entre os estados do sul é no Rio Grande do Sul que está concentrada a maior área de vegetação campestre. É nela que está apoiada a economia de muitos municípios gaúchos, onde a produção de carne, leite e lã representam mais do que produtos agrícolas, mas uma cultura da região. Mesmo assim, a área coberta com campos naturais vem sendo reduzida constantemente nas últimas décadas. Dados do último senso do IBGE (Censo Agropecuário de 1995-1996, 1996) mostram que, em 1970, a vegetação campestre do Rio Grande do Sul ocupava uma área próxima de 14 milhões de hectares, e em 1996 um pouco mais de 10 milhões de hectares. Restam de pastagens naturais aproximadamente o dobro da área utilizada com lavouras anuais, principalmente naquelas áreas que apresentam limitações físicas aos cultivos mais lucrativos. O pastoreio apresenta-se como uma alternativa viável e menos impactante para utilização econômica dessas áreas críticas, e se não for bem conduzido poderá causar degradação e insustentabilidade (Jacques, 1993), como o que se tem observado nas áreas de desertificação sob solo arenítico do sudoeste do Rio Grande do Sul (Trindade, 2003). O desafio posto para a sociedade está em ao mesmo tempo preservar os ecossistemas de campo nativo e torná-los produtivos no longo prazo, contrariando as pressões econômicas de ganho rápido.

Em um contexto em que a vegetação campestre está sujeita a diferentes modificações do regime de pastejo, um aspecto importante é identificar e quantificar os processos envolvidos na sua dinâmica no tempo e no espaço. A presença de animais pastadores é um fator complicador nesses estudos, pois a complexidade do sistema é aumentada com a seletividade do pastejo. A preferência do animal é influenciada por fatores atuando

hierarquicamente no espaço (Stuth, 1991), o que numa escala reduzida se resume à interação dos animais com a comunidade de plantas, onde os atributos individuais das plantas são determinantes da seleção (Briske & Richards, 1995). A escolha final depende da espécie de animal e da disponibilidade de forragem ao alcance destes (McIntyre *et al.*, 1999). O pastejo implica em pressão de seleção associada aos efeitos diretos sobre a vegetação e à alteração das condições de ambiente no entorno como consequência do ato de pastejo (Landsberg *et al.*, 1999). A vegetação, por sua vez, responde à interferência animal adaptando-se ao meio. A resposta da comunidade ao pastejo ocorre diretamente através da morte dos indivíduos ou da rebrota, e indiretamente através da substituição de plantas, causando mudanças na composição de espécies e alterando a fisionomia. A forma mais freqüente de alteração tem sido a substituição de espécies de estratégias avançadas de sucessão por espécies pioneiras (Anderson & Briske, 1995). O modo e a magnitude da ação do pastejo, assim como a reação da comunidade, pode ser muito diferente, até opostos, dependendo da sensibilidade da comunidade ao pastejo e das condições do ambiente; umidade e fertilidade do solo (Milchunas *et al.*, 1988; Cingolani *et al.*, 2005).

Desta forma, pastagens são sistemas ecológicos complexos porque têm inúmeros componentes interagindo em diferentes níveis de organização; população, comunidade, paisagem (Taiton *et al.*, 1996; Thornley, 2001). Cada nível de organização na hierarquia pode ser considerado um sistema onde os componentes interagem produzindo funções com características de *propriedades emergentes*, as quais não podem ser explicadas simplesmente pela soma dos efeitos isolados de cada fator (Orlóci *et al.*, 2002). O estudo de processos ecossistêmicos requer um conjunto de abordagens em diferentes escalas espaciais e temporais, integrando análises de padrões, estudos de campo, experimentação e modelagem (Marriott & Carrère, 1998).

Em estudos de padrões uma forma de simplificação da complexidade da pastagem e generalização dos processos é a utilização de uma leitura funcional da vegetação como alternativa ou complemento àquela usando espécies (Pillar & Orlóci, 1993, Cruz *et al.*, 2002). Trata-se do reagrupamento de espécies, ou populações infra-específicas, em tipos funcionais de plantas (*plant functional types* - PFTs). Um PFT é considerado como um agrupamento de plantas que cumprem uma função similar no ecossistema. Estes grupos são caracterizados por um ou mais atributos funcionais comuns e podem ser classificados como grupos de resposta ou grupos de efeito (Díaz & Cabido, 1997; Lavorel & Garnier, 2002). No primeiro caso, eles agrupam plantas que apresentam uma mesma resposta às variações dos fatores do ambiente ou práticas agrícolas como o nível nutricional e o modo de exploração (Quadros, 1999; Castilhos, 2002; Sosinski & Pillar, 2004; Louault *et al.*, 2005); os atributos que permitem defini-los são denominados atributos de resposta. No segundo caso, as plantas de um mesmo grupo apresentam um papel similar no ecossistema pastoril (em relação à produtividade primária, aos fluxos biogeoquímicos, à seletividade animal, etc.) e por conseqüência valores similares em atributos de efeito (Boggiano, 1995; Blanco, 2004). Desta forma, o valor dos atributos pode, por exemplo, informar sobre a “preferência” dos PFTs às condições mais ou menos férteis ou com maior umidade no solo, que podem estar relacionadas à posição no relevo (Focht & Pillar, 2003; Guretzky *et al.*, 2005) ou sobre a sua tolerância às desfolhações mais ou menos freqüentes (McIntyre & Lavorel, 2001). Através de modelos matemáticos são avaliadas as diferentes estratégias adaptativas características de diferentes limitações ambientais. A forma analítica de selecionar os atributos proposta por Pillar & Sosinski Jr. (2003), inicialmente apresentada em Pillar & Orlóci (1993) e Pillar (1999), é baseada na maximização da congruência entre a variação da vegetação descrita por grupos de plantas e a variação ambiental. Nesse método, é possível considerar a variação intra-específica quando a

descrição das espécies por atributos é feita localmente, isto é, populações da mesma espécie podem pertencer a diferentes PFTs (Pillar & Sosinski Jr., 2003)

Para a análise e reprodução dos padrões e processos detectados, o desenvolvimento de modelos é essencial no estudo da dinâmica de sistemas ecológicos, ajudando a prever respostas a mudanças ambientais em escala local e global (Jorgensen, 1999). Tradicionalmente, o propósito dos modelos tem sido mais o de expor teorias do que descrever qualquer comunidade vegetal (Pacala, 1998). Numerosos modelos *teóricos* têm sido desenvolvidos oferecendo soluções científicas, matematicamente simples e funcionais, que na prática são difíceis de se observar e testar. A dificuldade está em se obter dados que se ajustem aos pressupostos assumidos pelos modelos. Modelos *empíricos*, ao contrário dos *teóricos*, são baseados em observações de campo e, quando usam equações matemáticas ou estatísticas, essas não apresentam conteúdo científico ou não são restritas por estes princípios (Pacala & Levin, 1997). Normalmente, modelos *empíricos* descrevem respostas que pertencem a um único nível de organização hierárquica (Thornley, 2001) as quais são mais fáceis de testar, pois possibilitam a medição dos parâmetros diretamente sobre a vegetação (Pacala & Levin, 1997). Além disso, na busca de simplificação do grande número de variáveis e parâmetros os ecólogos relegaram a importância do espaço nos seus trabalhos (Tilman *et al.*, 1997). Recentemente, diferentes formas de abordagem têm sido desenvolvidas na tentativa de incorporar o espaço nos estudos de comunidades vegetais (Baltzer *et al.*, 1998), mas ainda não há um consenso sobre como fazê-lo.

Semelhante aos modelos teóricos destaca-se o simulador que vem sendo desenvolvido na França pelo *Institut National de la Recherche Agronomique* (INRA) no centro de Clermont-Ferrand e Theix. O objetivo é representar a complexidade das pastagens permanentes sob diferentes níveis de utilização de maneira realística sem ser muito complicada (Pérochon *et al.*, 2001; Baumont *et al.*, 2002; Carrère *et al.*, 2002). Trata-se de

um modelo espacial determinístico concebido como uma ferramenta de pesquisa para explorar o comportamento animal em resposta à heterogeneidade vegetal. A vegetação é descrita por células hexagonais de 0,1 m² (0,32 x 0,32 m) consideradas homogêneas quanto à ação do animal, por um lado, e à dinâmica de uma comunidade vegetal por outro. Dentro da célula, funções simples e gerais modelam a dinâmica da vegetação. Os conjuntos de células homogêneas recriam manchas de vegetação que são exploradas pelo animal. Para evitar modelar diretamente as relações espaciais entre as plantas, procurou-se representá-las implicitamente pela introdução de uma descrição funcional (Sosinski *et al.*, capítulo 4).

Há uma tendência dos atuais modelos serem espacialmente explícitos (Tilman *et al.*, 1997). Dentre estes, os autômatos celulares (*cellular automata*, CA) são considerados os mais adequados para estudos de simulações, e uma excelente ferramenta para a modelagem de sistemas ecológicos (Molofsky & Bever, 2004); são válidos em relação à realidade ecológica, embora sofram da dificuldade de generalização (Tilman *et al.*, 1997). Em CA padrões complexos podem ser simulados e observados em modelos espaço-temporais simples (Wolfram, 1984; Wolfram, 2002), pois são baseados no uso de regras locais simples. CA são modelos discretos no tempo e no espaço, compostos por unidades semelhantes que podem interagir com as unidades adjacentes reproduzindo importantes propriedades do sistema (Molofsky & Bever, 2004). Podem simular a dinâmica vegetal tão bem quanto os modelos não espaciais, com a vantagem de gerarem padrões que reproduzem a organização espacial da comunidade (Lanzer & Pillar, 2002), podendo ter validade mais geral quando desenvolvidos usando a abordagem de PFTs (Sosinski *et al.*, capítulo 3).

O International Geosphere-Biosphere Programme - IGBP (Steffen *et al.* 1992), com o projeto Global Change and Terrestrial Ecosystem (GCTE) salienta a necessidade de desenvolver ferramentas analíticas e de modelagem adequadas utilizando PFTs, portanto, aplicáveis a outras situações em que as mesmas espécies não estejam presentes. O uso de

modelos matemáticos em ecologia tem ganhado muita atenção recentemente, pois permite melhor compreensão dos processos envolvidos na dinâmica dos ecossistemas. Devido ao desenvolvimento dos computadores tem sido possível aumentar os estudos sobre os sistemas complexos, principalmente usando modelos espacialmente explícitos, como CA (Wolfram, 2002). O uso de PFTs quando inseridos dentro de modelos preditivos pode ser uma forma de simplificação e generalização do uso desses modelos.

Objetivos

Os objetivos principais desta tese são (1) avaliar se a dinâmica da vegetação campestre sob pastejo poderia ser simulada a partir de mecanismos relativamente simples e empíricos, relacionados ao efeito de comunidades vizinhas, incorporados num modelo espacialmente explícito, aqui desenvolvido com base em tipos funcionais de planta (PFTs) a partir de atributos avaliados nas plantas a campo, e (2) avaliar se também poderia ser simulada com um modelo espacialmente implícito já existente, com a incorporação neste de uma descrição funcional.

Estrutura da tese

No *capítulo 2* são identificados tipos funcionais de plantas (PFTs) associados à diversidade de espécies e relacionados com os padrões da vegetação campestre sob efeito do pastejo. Utilizou-se um método politético de identificação de atributos de plantas e PFTs com máxima correlação com a diversidade de espécies.

Utilizou-se a definição dos PFT do *capítulo 2* para o desenvolvimento do modelo no *capítulo 3*. Neste capítulo, evidencia-se a possibilidade de simular a dinâmica da vegetação campestre com um modelo espacialmente explícito empírico, relacionando os padrões da vegetação campestre com o efeito do pastejo por bovinos.

Por fim, com o *capítulo 4*, procura-se mostrar uma outra forma de resolver o problema de estudar a complexidade da vegetação campestre sob pastejo. Neste capítulo, uma descrição funcional da vegetação foi introduzida num modelo determinístico, cuja dinâmica espacial da vegetação, ao invés de explícita, é modelada de maneira implícita.

Os capítulos foram escritos no formato de artigo científico, inclusive com referências bibliográficas, nas normas das revistas (ver Apêndices) às quais serão submetidos, após tradução para língua requerida. As referências bibliográficas da introdução e considerações finais estão nas referências gerais.

Os dados utilizados nos capítulos 2 e 3 estão publicados na dissertação de mestrado de Carolina Casagrande Blanco, no mesmo programa de pós-graduação desta tese.

O código do simulador em C++ (“software”) desenvolvido nesta tese e escrito por Enio Sosinski estará restrito e será disponibilizado mediante solicitação ao autor.

2. Padrões e diversidade de tipos funcionais em pastagem natural no sul do Brasil

com **Carolina C. BLANCO** e **Valério D. PILLAR**

*Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul,
Porto Alegre, RS 91540-000, Brazil; Fax +555133166776;*

Para submissão ao periódico Journal Vegetation Science, após tradução para o Inglês.

Resumo

Questão: Em vegetação campestre, como nos Campos do sul do Brasil, a herbivoria por animais pastadores produz efeitos sobre a diversidade de espécies. Porém são pouco conhecidos nesses ecossistemas os efeitos da herbivoria sobre a diversidade funcional e a relação desta com a diversidade de espécies, bem como o efeito da herbivoria sobre padrões de variação da composição de *tipos funcionais de plantas* (*plant functional types* - PFTs).

Localização: Estação Experimental Agrônômica (EEA-UFRGS), Eldorado do Sul, Rio Grande do Sul, Brasil.

Método: Com dados obtidos a campo, utilizou-se um método recursivo de identificação de PFTs a partir de agrupamento politético com atributos morfológicos das plantas, de forma a expressar máxima correlação com a diversidade de espécies na comunidade. Variação intra-específica dos atributos foi considerada. O experimento foi realizado num período de nove meses, tendo sido a estrutura da vegetação avaliada em função de dois períodos de pastejo e em diferentes posições do relevo. A alternância entre condições de exposição e exclusão de pastejo permitiu produzir variação em padrões espaciais e temporais da composição da vegetação descrita por esses PFTs.

Resultados: Observou-se diferença mais nítida na composição de PFTs entre comunidades em diferentes posições no relevo do que entre comunidades excluídas do pastejo e aquelas mais frequentemente pastejadas. Comunidades de *baixada* foram menos afetadas pelo pastejo e apresentaram maior diversidade de espécies, mas menor diversidade de PFTs do que as de *topo* e *encosta*.

Conclusão: O uso de PFTs na descrição da vegetação permite identificar padrões de vegetação relacionados ao pastejo e posição no relevo. O relevo condiciona os fatores abióticos e estes a vegetação associada, e sua dinâmica. Em plantas menos intensamente pastejadas predominam estratégias de ocupação do espaço vertical e nas mais intensamente pastejadas estratégias de ocupação do espaço horizontal.

Palavras-chave: análise multivariada, pastagem natural, tipos funcionais de planta, vegetação campestre.

Abstract

Question: In grassland, such as in the Campos of south Brazil, herbivory by grazing animals affects the diversity of species. However, the herbivory effects on the functional diversity and its relationships with species diversity, as well as its effects on *plant functional types* (PFT) composition patterns, are not well known.

Localization: Agronomic Research Station of the Universidade Federal do Rio Grande do Sul (EEA-UFRGS), Eldorado do Sul, Rio Grande do Sul, Brazil.

Methods: With field data, a recursive algorithm was used to numerically search for traits and to find optimal PFTs defined polythetically by cluster analysis. Intra-specific trait variation was taken into account. A relationship between PFTs associated to species diversity was evaluated. Vegetation data were obtained in a nine-month period of vegetation response to two grazing periods in different relief positions. The alternation of exposure and exclusion to grazing allowed the observation of variations in the vegetation spatial and temporal patterns.

Results: A more clear difference was observed between PFT composition and relief position than between grazing-excluded and frequently grazed communities. The *lowland* communities were less disturbed by grazing and showed higher species diversity, but lower PFT diversity than *upper* and *mid* slope communities.

Conclusion: The use of vegetation description by PFTs allow the identification of vegetation patterns related to grazing and relief position. The relief stipulates the abiotic factors and these the vegetation associated, and its dynamic. In plants less intensively grazed predominates a strategy of vertical occupation of space and in the ones more intensively grazed a strategy of horizontal occupation of space.

Key words: grassland vegetation, multivariate analysis, natural grassland, plant functional types.

Introdução

Em vegetação campestre em geral, bem como nos Campos do sul do Brasil em particular, a herbivoria por animais pastadores produz efeitos sobre a diversidade de espécies (Boldrini, 1993, 1997; Boldrini & Eggers, 1997; Quadros, 1999; Castilhos, 2002). Porém são pouco conhecidos nesses ecossistemas os efeitos da herbivoria sobre a diversidade funcional, bem como a relação desta com a diversidade de espécies. Manter a diversidade de plantas deveria ser o objetivo de todos que lidam com ecossistemas naturais, pois os processos que neles ocorrem dependem da composição de espécies (Tilman & Lehman, 2001, Hooper *et al.*, 2005). A área coberta com campos naturais no estado do Rio Grande do Sul, Brasil, vem sendo reduzida nas últimas décadas a uma taxa de aproximadamente 130.000 hectares por ano (Censo Agropecuário de 1995-1996, 1996). Fatores socioeconômicos e o desconhecimento dos processos que determinam a dinâmica das pastagens naturais têm levado a insustentabilidade, perda de biodiversidade e redução de área desses ecossistemas (Jacques, 1993). Devido à complexidade da flora (Boldrini, 1997) o manejo é difícil, sendo relevante o desenvolvimento de ferramentas ou métodos que permitam diagnosticar o estado das pastagens e propor práticas de manejo que integrem os objetivos das propriedades rurais com as limitações dos ecossistemas.

A definição de estratégias adequadas de manejo das pastagens naturais passa pela identificação e quantificação de quais e como os fatores de ambiente estão associados a uma determinada estrutura e dinâmica da vegetação. A estrutura é definida pelo arranjo tri-dimensional de plantas em diferentes escalas (Marriott & Carrère, 1998). A observação das diferentes estruturas da vegetação no espaço revela padrões, e a observação destes no tempo revela processos que caracterizam a dinâmica da vegetação. Padrões podem ser observados tanto na dimensão vertical como na horizontal, e estão diretamente condicionados à escala

utilizada e à forma como as comunidades de plantas foram descritas; se pela composição de espécies ou por atributos das plantas (Pillar & Orlóci, 1993b; Marriott & Carrère, 1998).

A presença de animais pastadores é um fator complicador nesses estudos, pois a complexidade do sistema é aumentada com a seletividade do pastejo. A preferência do animal é influenciada por fatores atuando hierarquicamente no espaço (Stuth, 1991), o que numa escala mais detalhada se resume à interação dos animais com a comunidade de plantas, onde os atributos individuais das plantas são determinantes da seleção (Briske & Richards, 1995). A escolha final depende da espécie de animal e da disponibilidade de forragem ao alcance destes (McIntyre *et al.*, 1999). O pastejo implica em pressão de seleção associada aos efeitos diretos sobre a vegetação e à alteração das condições de ambiente no entorno como consequência do ato de pastejo (Landsberg *et al.*, 1999). Os impactos diretos sobre a vegetação através do ato de pastar ou movimentar-se do herbívoro causam um efeito imediato na estrutura física da vegetação, mudando a arquitetura das plantas (Díaz *et al.*, 1992; Sosinski & Pillar, 2004). Já os impactos indiretos alteram a comunidade de plantas em um período mais longo, pela compactação do solo, afetando a disponibilidade de nutrientes, água e luz (McIntyre *et al.*, 1999). Conforme a frequência e intensidade do pastejo, pode haver colonização, aumento da riqueza de espécies, ou extinção local de espécies (Grime, 1998; Olf & Ritchie, 1998), alterando, portanto, a diversidade de espécies na pastagem.

A diversidade de espécies, indicada pelo número de espécies e suas abundâncias relativas na comunidade, tem sido considerada inadequada por vários autores para descrever a vegetação e mostrar as relações dessa com os fatores de ambiente (Díaz & Cabido, 2001; Tilman & Lehman, 2001). A principal questão levantada é que a medida de diversidade não leva em consideração a composição de espécies na comunidade, a qual é reconhecida como a principal característica a influenciar os processos ecossistêmicos (Tilman *et al.*, 1996; Aarssen, 1997; Tilman, 1997). O debate sugere que um componente adicional na definição de

diversidade de espécies deve ser considerado envolvendo a riqueza e abundância de tipos funcionais de plantas na comunidade, definindo assim uma *diversidade funcional* (Díaz & Cabido, 2001; Tilman & Lehman, 2001; Hooper *et al.*, 2005). A definição de tipos funcionais de plantas (*plant functional types* - PFTs) relacionados com as funções do ecossistema avança o debate no sentido de reconhecer a existência de uma diversidade funcional. A idéia central é que um dado PFT é composto de espécies com diferentes requerimentos ambientais (“nicho”) mas que têm as mesmas funções no ecossistema. Quando as condições do ambiente mudam, as espécies em menor abundância mas mais adaptadas àquelas novas condições assumem a dominância e garantem a persistência (resiliência) do sistema (Walker *et al.*, 1999). Nesse caso a distribuição de espécies em PFTs não seria uma função direta da diversidade de espécies (Leps *et al.*, 1982), mas da diversidade funcional (Díaz & Cabido, 2001; Tilman & Lehman, 2001). Além disso, a variação intra-específica em atributos deve ser levada em conta (Pillar & Sosinski Jr., 2003), pois mudanças na estrutura de uma comunidade de plantas que afetam funções ecossistêmicas não necessariamente implicam em mudanças na composição de espécies. Sabe-se que certas combinações de espécies são complementares, porém quais são estas espécies e como se comportam complementarmente em comunidades complexas são questões que começam a serem feitas por alguns autores (Hooper *et al.*, 2005).

Evidências estão sendo encontradas que confirmam, numa escala global e em diferentes condições de ambiente, a existência de uma conexão dos atributos de plantas com os principais processos ecossistêmicos (Díaz *et al.*, 2004). Embora ainda não seja clara a identificação de quais atributos estão relacionados às respostas das plantas a determinado fator ou quais determinam efeitos das plantas em funções do ecossistema (Lavorel & Garnier, 2002; Pillar & Sosinski Jr., 2003), alguns trabalhos em vegetação (Quadros, 1999; Castilhos, 2002; Sosinski & Pillar, 2004) têm agrupado populações intra-específicas que apresentam uma mesma resposta às variações dos fatores do ambiente, como o nível nutricional e o modo

de exploração, definindo PFTs de resposta. Enquanto outros (e.g., Boggiano, 1995; Blanco, 2004) têm definindo PFTs de efeito ao agrupar as populações intra-específicas que apresentam atributos cujo efeito é similar no ecossistema (produção de biomassa, fluxos biogeoquímicos, seletividade animal, etc.). Desta forma, o valor dos atributos de uma pastagem por exemplo, pode informar sobre a “preferência” de PFTs às condições mais ou menos férteis ou com maior umidade no solo, as quais provavelmente estão relacionadas à posição no relevo (Focht & Pillar, 2003; Guretzky *et al.*, 2005) ou então a tolerância de PFTs às desfolhações mais ou menos frequentes (McIntyre & Lavorel, 2001).

A utilização da abordagem funcional, pelo agrupamento de plantas em PFTs, permite uma leitura simplificada e funcional da pastagem, uma vez que, a descrição mais ou menos exaustiva da composição florística é a abordagem que predomina atualmente. Nesta avaliação, as competências exigidas para a identificação das espécies, do tempo necessário na execução desta tarefa, da descrição relativamente limitada das características da vegetação através de uma lista de espécies e da limitada generalização das conclusões têm sido os fatores apontados para sua pouca utilização por manejadores de ecossistemas pastoris (Cruz *et al.*, 2002). Na abordagem funcional, a forma analítica de selecionar os atributos proposta por Pillar & Sosinski Jr. (2003), inicialmente apresentada em Pillar & Orlóci (1993) e Pillar (1999), é baseada na maximização da congruência entre a variação da vegetação descrita por grupos de plantas e a variação ambiental ou de propriedades emergentes.

Este trabalho explora a possibilidade de identificar PFTs ao associar a descrição de atributos morfológicos da vegetação com a diversidade de espécies; considerando diversidade de espécies uma propriedade emergente que pode ter efeito sobre e responder a herbivoria por animais pastadores. Assim procedendo, busca-se relacionar padrões de variação da composição de PFTs com intensidades de pastejo por rebanho bovino em vegetação campestre.

Métodos

Os dados foram obtidos em levantamento realizado em um experimento de pastejo, na Estação Experimental Agronômica (EEA) da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, no Município de Eldorado do Sul, RS. O clima predominante é do tipo sub-tropical úmido, Cfa na classificação de Köppen-Geiger (Moreno, 1961). A precipitação média anual é de 1440 mm, em geral bem distribuída no ano, com maior frequência de eventuais estiagens no período de novembro a março (Bergamaschi & Guadagnin, 1990). O relevo é suavemente ondulado, com altitude média de 46 m. Os solos são considerados rasos, de textura franco-arenosa, imperfeitamente drenados e levemente ácidos, com pH em torno de 4,5 a 5,0 (Mello et. al., 1966). A vegetação predominante é de campos mistos de gramíneas cespitosas altas e prostradas baixas, associadas a outras espécies herbáceas, subarborescentes e arbustivas. No estrato inferior do topo das colinas, em áreas pastejadas, há predominância de *Paspalum notatum*. Nos locais mais secos, as principais espécies cespitosas de ocorrência são *Aristida jubata* e *Aristida laevis*. Também são encontradas espécies de gramíneas hibernais, como *Briza* spp., *Stipa* spp. e *Piptochaetium montevidensis*. Em locais de maior umidade, encontram-se *Axonopus affinis* e *Paspalum pumilum*. Dentre as leguminosas, *Desmodium incanum* é a espécie mais comum (Boldrini, 1993).

A área experimental foi um potreiro de aproximadamente três hectares de campo natural que, pelo menos durante quatro anos antes deste trabalho, tinha sido utilizado em regime de pastejo rotativo com bovinos e ovinos, que manteve a vegetação em uma condição típica de áreas sob pastejo de baixa intensidade. Quanto à topografia, o terreno apresenta zonas de topo, encosta e áreas baixas atravessadas por um pequeno córrego.

O experimento foi realizado num período de nove meses, de dezembro de 2002 a agosto de 2003, tendo sido a estrutura da vegetação avaliada em função de três períodos de

pastejo intercalados por períodos em que os animais foram removidos da área. Estipulou-se que para todos os eventos de pastejo fosse proporcionada a mesma oferta de forragem a fim de amenizar o efeito desta variável na seletividade dos animais e para que fosse obtida a mesma intensidade e frequência aproximada de distúrbio, de acordo com as condições estruturais da vegetação nas diferentes estações do ano. A carga animal foi ajustada em função da oferta média de forragem de 12% (12 kg de biomassa aérea seca para cada 100 kg de peso vivo), mantida através de simulação de pastejo rotacionado. Antes do experimento a área havia sido mantida sem pastejo de maio de 2001 a julho de 2002, por isso, após avaliação prévia a área foi utilizada, em outubro de 2002, com uma alta taxa de lotação de bovinos (aproximadamente 100 animais adultos) por um período de 15 dias para a remoção de material senescente acumulado e condicionamento da vegetação.

Nos três eventos de pastejo foram utilizadas 54 novilhas fêmeas, com média de idade de dois anos, pertencentes ao rebanho da EEA-UFRGS. Os períodos de pastejo ocorreram nos meses de fevereiro, abril e setembro de 2003, com intervalos variáveis de duração e diferimento em função da disponibilidade de forragem. O primeiro período de pastejo ocorreu após três meses de exclusão, de 11 a 27 de fevereiro de 2003, envolvendo 17 dias de permanência dos animais no potreiro. O segundo e terceiro períodos foram progressivamente reduzidos, com 12 dias de pastejo, de 24 de abril a 5 de maio de 2003 e 10 dias, de 2 a 11 de setembro. O segundo período ocorreu após 54 dias de diferimento, enquanto o terceiro após 120 dias sem a presença dos animais.

Para avaliações da vegetação, trinta transecções fixas, compostas de cinco quadros contíguos de 0,20 m x 0,20 m cada foram distribuídas sistematicamente nos três hectares, observando-se uma distância média de 30 m entre esses conjuntos de 5 quadros. Procurou-se ao longo do gradiente topográfico distribuir as transecções proporcionalmente nas áreas de topo, encosta e baixada. A delimitação das áreas foi feita de maneira subjetiva. Foram

estipuladas margens de exclusão de 15 a 30 metros a partir da cerca, evitando-se locais com excessivo adensamento de animais, como saleiro, bebedouro e a margem da cerca, onde o efeito do intenso pisoteio poderia comprometer a amostragem. Áreas constantemente úmidas (30 m de cada lado do curso d'água) também foram excluídas da amostragem, bem como, uma área com intensa invasão da gramínea de origem africana *Eragrostis plana*. Manchas com adensamento de vegetação, entouceiradas ou sub-arbustivas, proporcionalmente grandes em relação à área do quadro, também foram excluídas da amostragem. As posições das transecções foram indicadas por dois marcadores de alumínio, fixados em duas de suas extremidades por estacas de ferro em forma de “L” invertido, enterradas até o nível do solo. Uma armação móvel de ferro foi utilizada durante as avaliações para indicar os limites dos quadros. Durante o período de pastejo, permaneciam apenas os marcadores, para não haver interferência no comportamento de pastejo dos animais. Durante os eventos de pastejo, 20 transecções permaneceram expostas ao rebanho e dez foram protegidas por gaiolas de ferro. No segundo período de pastejo, cinco transecções, antes protegidas, foram expostas e outras cinco, antes expostas, foram protegidas, a fim de possibilitar o aparecimento de diferentes padrões espaço-temporais de variação na vegetação da área, considerando que as transecções expostas aos animais podiam ou não ser efetivamente pastejados.

Levantamentos florísticos e descrição morfológica das plantas foram realizados antes dos períodos de pastejo e após cada saída do rebanho da área experimental, exceto após a saída dos animais no último período de pastejo. Nas transecções permanentemente expostas, foram realizados seis levantamentos, enquanto naquelas permanentemente excluídas, apenas quatro, porque o intervalo de tempo (totalizando aproximadamente dez dias) entre os levantamentos antes e após os períodos de pastejo não seria suficiente para mudanças significativas nos atributos morfológicos avaliados, uma vez que não sofreram pastejo. Do mesmo modo, nas transecções que permaneceram ora excluídas, ora expostas, foram

realizados cinco levantamentos. Desta maneira, considerando as 30 transecções com 5 quadros cada, em todos os levantamentos realizados foram obtidos dados correspondentes a 800 unidades espaço-temporais da vegetação.

A descrição da estrutura da vegetação foi feita com base no levantamento de espécies de vegetais vasculares. Todas as espécies presentes em cada quadro foram anotadas, procurando-se identificá-las até o nível de espécie. A performance de cada espécie foi estimada visualmente pelo percentual de cobertura. Também foi feito a estimativa da biomassa total de cada quadro pela avaliação de altura (visual) e volume (pelo tato) da parte aérea dos indivíduos, comparando com um padrão prévio estabelecido na área de estudo antes de cada levantamento e composto por cinco classes de uma escala ordinal, variando de 1 a 5.

Durante os períodos de utilização da área com bovinos foi avaliado em cada quadro um índice de pastejo (IP), adaptado de Boggiano (1995), expresso como a redução percentual da altura da comunidade entre duas medições sucessivas no tempo, atuando como um indicador da intensidade de desfolha da vegetação e calculado pela fórmula: $((\text{altura inicial} - \text{altura final}) / \text{altura inicial}) * 100$. Essas variações percentuais assumem valores positivos, zero ou negativos segundo sejam detectadas reduções, nenhuma variação ou aumento de altura entre duas observações consecutivas, respectivamente. As avaliações de altura antes do início e após o final dos períodos de pastejo foram realizadas a fim de se obter uma percepção do processo seletivo dos animais (Stuth, 1991). Os IP foram correlacionados com a diversidade de espécies após pastejo (Correlação de Pearson) e verificado se a seletividade influenciou a estrutura das comunidades de plantas após pastejo; seja pela mudança na composição de espécies, propriamente, ou pela variação intra-específica em atributos, relação funcional.

Cada espécie presente no quadro foi caracterizada por seus atributos morfológicos qualitativos e quantitativos, selecionados *a priori* com base em trabalhos anteriores

(Boggiano, 1995; Quadros, 1999; Castilhos, 2002; Sosinski & Pillar, 2004), e relacionados à resposta da vegetação ao pastejo, principalmente quanto à disposição da biomassa aérea da planta (Tabela 1). As espécies que se apresentavam visualmente diferentes quanto aos atributos avaliados foram consideradas como sendo de populações diferentes. O termo população usado neste trabalho refere-se ao conjunto de indivíduos da mesma espécie em um dado quadro e que na descrição no campo foram considerados homogêneos para os atributos avaliados. Portanto, uma espécie em um mesmo quadro pode ter variado quanto à descrição por atributos, sendo assim considerada em diferentes populações.

Os atributos resistência (avaliada com um dinamômetro adaptado), largura e espessura da lâmina foram medidos na mesma folha para o cálculo do atributo força à tensão da lâmina. Do mesmo modo que na observação da ocorrência de órgãos diferenciados de propagação vegetativa, estes três atributos foram extrapolados para cada espécie dentro do quadro a partir da avaliação de folhas retiradas de indivíduos de espécies correspondentes no entorno da transecção. Buscou-se (por avaliação visual) utilizar folhas que representassem o estado médio (quanto ao desenvolvimento) daquelas no quadro. A evidência de que em algumas espécies de plantas as nervuras são mais espessas do que a própria folha foi considerado irrelevante em função da oportunidade dos dados terem sido observados a campo. Numa avaliação prévia da sensibilidade do dinamômetro, foram testadas as resistências de espécies (ocorrentes nos campos da Depressão Central) cujas folhas permanecem tenras, mesmo em estágios tardios do desenvolvimento vegetativo, como *Chaptalia* sp. e aquelas cujas folhas são consideravelmente mais resistentes à tração manual (avaliação subjetiva), desde estágios primários, e progressivamente mais fortes ao longo do desenvolvimento vegetativo, como *Eryngium horridum*. Os atributos biomassa superior e senescência foram estimados tomando como referência a população da espécie no quadro; os demais (com exceção daqueles

utilizados no cálculo da tensão da folha) foram medidos em um indivíduo representativo da espécie no quadro.

O método recursivo de identificação politética de PFTs a partir de atributos das plantas (Pillar & Sosinski Jr., 2003), disponível no aplicativo SYNCOSA v. 2.2.4 (Pillar, 2005b) foi utilizado para a identificação de PFTs que revelassem máxima congruência entre composição desses PFTs e diversidade de espécies nas comunidades. Para tanto, a descrição das populações por oito atributos da Tabela 1 (Se, Am, Ab, Bs, Pv, Dl, Ll e Ft) definiu uma matriz **B** (populações x atributos) e a descrição das comunidades pela composição quantitativa dessas populações definiu uma matriz **W** (populações x comunidades). Uma terceira matriz **E** descreveu as comunidades pela diversidade de espécies calculada em cada quadro. A diversidade de espécies foi calculada em “bits” (Log_2) para cada quadro, usando a fórmula de Shannon-Wiener (Anand & Orlóci, 1996), e considerando todas as populações observadas. Em um procedimento recursivo, tipos de populações mais semelhantes quanto a atributos selecionados da matriz **B** são identificados usando análise de agrupamentos. Com base nesses tipos as quantidades das populações correspondentes na matriz **W** são somadas e uma matriz reduzida de tipos x comunidades é obtida, a partir da qual dissimilaridades entre as comunidades são calculadas (matriz **D**). A congruência é medida pela correlação matricial entre **D** e a matriz de dissimilaridades das comunidades usando os dados em **E** (matriz **Δ**). A cada iteração do algoritmo recursivo um novo subconjunto de atributos é selecionado na matriz **B** e uma nova análise de agrupamentos é usada para identificar tipos de populações. O nível de partição dos grupos gerados que maximiza a função objetivo indica o número ótimo de PFTs para a combinação de atributos considerada (Pillar & Sosinski Jr., 2003).

Para cálculo da matriz **D** de dissimilaridade foi utilizada distância de corda, pois esta possui uma transformação implícita dos dados o que se adequa mais a trabalhos com a presença de mais de um avaliador (Podani, 2000). Na matriz com a avaliação das populações

nas comunidades (**W**) a biomassa de cada população foi calculada a partir do percentual de cobertura desta e biomassa total do quadro estimada a campo. Desta forma foi possível estimar melhor a performance das populações com baixa cobertura ou biomassa no quadro. Em todas as análises foram usados tanto os quadros individualizados (800 quadros), os quais foram as unidades básicas do levantamento, como os dados médios dos cinco quadros agregados de cada transecção (160 quadros), obtendo-se respostas numa escala menos detalhada. Os quadros assim delimitados constituem comunidades, segundo definição operacional de comunidade (Palmer & White, 1994). A matriz **E** com os valores de diversidade de espécies foi recalculada para os dados médios, após a agregação dos quadros.

Análise exploratória multivariada foi usada para identificar as principais tendências de variação da composição de PFTs definidos pelo melhor conjunto de atributos para o fator diversidade. Para isso, as matrizes com a performance média dos PFTs ótimos, foram submetidas à ordenação pelo método de análise de coordenadas principais (PCoA). A ordenação permite identificar os principais componentes de variação dos dados multivariados, os quais na sua representação gráfica podem revelar relações da variação da vegetação com a variação de fatores. A ordenação foi baseada em distâncias de corda entre comunidades, o que elimina diferenças de performance total entre comunidades (quadros), pois em distância de corda está implícita uma transformação dos dados pela raiz quadrada da soma total de quadrados das performances em cada comunidade (Podani, 2000). Para fins de comparação as análises foram também feitas com a composição de espécies. Essas análises foram também realizadas com o aplicativo SYNCSA.

A posição no relevo, identificada como um fator relevante na análise multivariada, foi definida subjetivamente pela observação a campo. Análise de variância multivariada com teste de aleatorização foi aplicada aos dados para testar a significância de diferenças de composição, diversidade e equitabilidade, entre comunidades com diferentes exposições ao

pastejo e em diferentes posições no relevo, e também para testar a interação destes dois fatores. Foram consideradas as composições, diversidades e equitabilidade de espécies ou PFTs. Optou-se pelo uso de testes de aleatorização, usando o aplicativo MULTIV (Pillar, 2005a), para evitar a pressuposição de que os dados apresentam uma distribuição das probabilidades teóricas baseados na Normal (Pillar & Orlóci, 1996).

Resultados

Das 81 espécies identificadas nenhuma foi registrada com presença exclusiva nas unidades amostrais que permaneceram excluídas. As mais freqüentes (mais de 50% nas comunidades) foram representantes de famílias de alto valor forrageiro como gramíneas (*Paspalum notatum*, *Andropogon lateralis*, *Axonopus affinis*, *Coelorhachis selloana* e *Paspalum plicatulum*) e leguminosas (*Desmodium incanum*); e bastante freqüentes na amostragem mas de menor valor forrageiro as famílias Hypoxidaceae (*Hypoxis decumbens*) e Cyperaceae (*Fimbristylis diphylla*).

Quando foram comparados os dados dos quadros agregados por transecções há evidências da relação das espécies com a presença ou exclusão de pastejo. O teste de aleatorização indicou diferenças significativas na composição de espécies entre exposições ao pastejo, com todos os contrastes significativos, para um limiar $\alpha = 0,05$. Apesar desses resultados, no diagrama de dispersão das comunidades descritas pelas espécies não foi possível identificar um padrão de resposta claro para exposição ao pastejo. Porém, a análise de ordenação mostrou clara relação da disposição das espécies com o relevo (Figura 1). No diagrama de dispersão com as 160 comunidades indicadas pela sua posição no relevo, e ainda, as espécies de maior correlação ($r > 0,5$) com os dois primeiros eixos de ordenação, mostraram como espécies características: *Eragrostis neesii* e *Paspalum notatum* nas posições de topo-encosta (negativamente associadas com o eixo I); *Andropogon lateralis* nas posições

de encosta-baixada (positivamente associada com o eixo I); e *Paspalum pumilum* e *Eleocharis glauco-virens* (positivamente associadas com eixo II) nas áreas baixas, junto ao córrego. O teste de aleatorização indicou diferenças significativas na composição de espécies entre posições no relevo, para um limiar $\alpha = 0,05$, quando a vegetação foi descrita pelos dados agregados, sendo todos os contrastes significativos.

Refazendo as mesmas análises mas com os valores de *diversidade de espécies* para os dados agregados em quadros de 0,2 x 1 m foram detectadas diferenças entre os grupos para o fator exposição ao pastejo ($P = 0,03$, e Tabela 2). Os contrastes foram significativos, para um limiar $\alpha = 0,05$, quando exposição ao primeiro pastejo foi comparada com sempre pastejado, com exposição ao segundo pastejo e com exclusão ao pastejo. Também diferenças significativas foram encontradas ($P = 0,001$) quando à análise foi realizada com os valores de diversidade de espécies em relação ao fator relevo. Porém as comunidades de topo e encosta não diferiram significativamente, enquanto entre as de topo e baixada ($P = 0,005$) e encosta e baixada ($P = 0,001$) diferiram.

A aplicação do algoritmo recursivo para identificação de PFTs indicou congruência máxima $\rho(\mathbf{D};\Delta)$ de 0,17 (em relação à diversidade de espécies em cada quadro) quando foram considerados dois atributos: *propagação vegetativa* (**Pv**) e *força à tensão da lâmina* (**Ft**). Foram assim identificados 25 PFTs definidos por esse subconjunto ótimo de atributos considerando os 800 quadros sem agregação. Com este número de PFTs e valor de congruência não foi possível identificar um padrão de resposta claro com as análises exploratórias multivariadas.

Na análise de otimização com os dados médios (quadros agregados em 160 transecções) foi encontrado o mesmo subconjunto ótimo de atributos (**Pv**, **Ft**) da análise com os quadros isolados, porém com valor de congruência de 0,40. Por esse motivo, e com a intenção de sintetizar as informações nas análises posteriores, optou-se por considerar a

análise agregada como suficiente. Nesse caso, com esse subconjunto ótimo de atributos foram identificados 4 PFTs (Tabela 3), os quais descrevem variação da vegetação apresentando máxima correlação com a diversidade de espécies. Nota-se que os padrões assim revelados estão também associados à posição ao relevo. No diagrama de ordenação (Figura 2), o PFT 3 está associado a comunidades de baixada e encosta, enquanto que a performance dos PFTs 2 e 1 está negativamente correlacionada com o eixo I; o PFT 2 caracterizando comunidades de encosta e o PFT 1 as comunidades de topo. Já o PFT 4 não está correlacionado a nenhum eixo especificamente.

No teste de aleatorização foram encontradas diferenças significativas na *diversidade de PFTs* tanto entre comunidades em diferentes posições no relevo como entre comunidades com diferentes exposições ao pastejo ($\alpha = 0,05$). Para o fator relevo todos os contrastes foram significativos. Já para o fator pastejo somente foram significativos os contrastes das comunidades expostas a dois pastejos com aquelas expostas apenas ao primeiro pastejo, e entre estas e aquelas sempre excluídas do pastejo (Tabela 2). Quando foram consideradas as combinações entre os fatores pastejo e relevo não foram significativos os contrastes entre comunidades de topo e encosta quando expostas ao primeiro pastejo e comunidades de encosta e baixada quando expostas ao segundo pastejo. Mas quando foram consideradas as combinações entre os fatores relevo e pastejo foram significativos os contrastes entre exposição das comunidades ao primeiro pastejo com exposição ao segundo pastejo, sempre pastejada, e sempre excluídas, para a posição do topo. Já para a posição de encosta, os contrastes significativos foram entre as comunidades expostas ao segundo pastejo com as demais. E, para a posição da baixada, os contrastes significativos foram entre as comunidades expostas ao primeiro pastejo com aquelas excluídas ou expostas ao segundo pastejo e sempre pastejadas (Tabela 2).

As mesmas tendências encontradas com valores de diversidade de espécies e PFTs foram observadas com valores de *equitabilidade* para a posição no relevo, mas não para exposição ao pastejo (Tabela 2). Nessa não foi detectada diferença significativa entre os contrastes.

Observou-se tendência de correlação entre diversidade de espécies após o pastejo e índice de pastejo (IP) por quadro ser positiva, neutra e negativa nas posições de topo, encosta e baixada, respectivamente (Tabela 4), independente da época de pastejo. Essa tendência só foi observada na escala dos quadros agregados. Quando foram considerados somente os valores médios de IP, por posição no relevo e época de pastejo, notou-se uma tendência de distribuição uniforme no terreno. Entretanto, esta tendência não é observada na distribuição da biomassa média por posição no relevo, antes dos pastejos, nem na correlação da biomassa do quadro com o IP.

A riqueza de espécies dentro de cada um dos PFTs (Tabela 3) tende a aumentar do PFT 1 para o PFT 2 e PFT 3. Das 81 espécies, 62 (76 %) foram identificadas como pertencendo a um único PFT e 19 (23 %) compartilhadas por mais de um PFT (Tabela 5). Das espécies compartilhadas, 17 pertenceram a dois PFTs e duas espécies ocorreram em três PFTs. A leguminosa *Desmodium incanum* foi identificada nos PFTs 1, 3 e 4, e a rubiácea *Richardia grandiflora* nos PFTs 1, 2 e 3. Das espécies indicadas na Figura 1 *Paspalum pumilum* foi relacionada ao PFT 2 e *Paspalum notatum* foi compartilhado pelos PFTs 2 e 3. As outras espécies foram agrupadas no PFT 3. Nota-se na Tabela 5 que os PFTs 1 e 2 compartilharam a maioria de suas espécies, 83% e 73% respectivamente, com outros PFTs, mas apenas duas espécies entre si, de um conjunto de 27 espécies pertencentes a esses dois PFTs; e que o PFT 3, apesar da maior riqueza, compartilhou, proporcionalmente, menos espécies que os outros PFTs, mas compartilhou espécies com todos os PFTs. Na Tabela 5 pode-se observar que o PFT 3 compartilha 9 espécies (12%) com o PFT 1 e 10 (13%) com o

PFT 2, sendo que apenas uma espécie com os dois PFTs simultaneamente. O PFT 4 compartilhou sua única espécie com os PFTs 1 e 3.

No estudo da dinâmica das comunidades descritas pelos PFTs optou-se, com base na análise multivariada exploratória anterior, por considerar o fator posição no relevo como relevante. Assim, na Figura 3 estão ilustradas as trajetórias das comunidades médias separadas, em três diagramas, segundo a localização no relevo. As trajetórias no tempo das comunidades submetidas a cada um dos regimes de exposição ao pastejo mostram a dinâmica das comunidades sob pastejo segundo a topografia da área. Observa-se que as trajetórias são diferentes entre as posições do relevo, e entre as diferentes formas de exposição ao pastejo. Verifica-se que as comunidades na baixada foram mais estáveis na sua dinâmica da composição de PFTs do que as de topo e encosta.

Discussão

Em estudos de vegetação sob pastejo nem sempre os efeitos observados em uma escala espacial mais fina podem ser extrapolados diretamente para a uma escala mais ampla (Marriott & Carrère, 1998). Por isso, a opção pela forma de amostragem através do uso de transecções compostas de pequenos quadros contíguos mostrou-se acertada. Com a agregação dos quadros em unidades maiores foi possível uma melhor interpretação das informações, tanto na análise com espécies como com PFTs. Análises com a média dos quadros equivalem a um aumento do tamanho do quadro. Esse efeito de escala ficou evidenciado nos resultados e está relacionado, provavelmente, a uma redução do nível de indeterminação (Pillar & Orlóci, 1991) e não-linearidade (Pillar, 1999). É importante salientar que a área do quadro agregado (0,20 m²) foi semelhante à recomendada (0,25 m²) por Boldrini & Eggers (1997) para estudos neste tipo de vegetação, não podendo ser considerada uma escala de pouco detalhe,

considerando o tamanho das plantas em vegetação campestre sob pastejo. Com base nesses resultados daremos ênfase na interpretação dos resultados dos quadros agregados.

Nos resultados das comunidades dos quadros agregados descritas pelas espécies verificou-se que as espécies mais frequentes ficaram distribuídas em um padrão que revelou as diferenças, principalmente, quanto ao gradiente de relevo, o que foi confirmado pelo teste de aleatorização. Nota-se um gradiente evidente de substituição de espécies, com a ocorrência de sobreposição gradual das comunidades de topo e encosta por comunidades de baixada e encosta, indicado, principalmente, pela maior ocorrência de *Andropogon lateralis* na baixa encosta, espécie típica de locais mais úmidos (Trindade, 1999). Esses resultados foram semelhantes aos da análise de gradiente de Focht & Pillar (2003), em estudo realizado na mesma região. Naquele trabalho os autores encontraram que a disposição das espécies relacionava-se com a umidade do solo sendo esta uma consequência da posição no relevo.

Esse padrão vegetacional encontrado na composição de espécies, associado à posição no relevo, se confirma quando foram comparados valores de diversidade de espécies. Os resultados mostram que a diversidade de espécies foi maior na baixada do que no topo e encosta. Porém, esperava-se que tanto pelas condições hídricas serem mais favoráveis na baixada, permitindo maior produtividade e por conseguinte maior competição e dominância, como ao contrário, pelas condições hídricas serem mais variáveis entre as estações do ano, com alternância de períodos de encharcamento, as comunidades de baixada seriam menos diversas, com dominância de poucas espécies mais adaptadas. Os resultados sugerem que a maior diversidade na baixada pode estar mais relacionada ao manejo da pastagem do que propriamente ao relevo. No estudo de Focht & Pillar (2003) foi utilizado o pastejo contínuo com baixa lotação animal fixa ao contrário deste em que foi utilizado o pastejo rotativo com médias lotações variáveis, ajustadas pela quantidade de biomassa disponível. Pastejo contínuo, mesmo em intensidade mais baixa, causa uma maior utilização de algumas áreas em

detrimento de outras (Maraschin, 1986). Pode causar a degradação da vegetação em áreas de baixa produtividade (Olf & Ritchie, 1998), como nas encostas. O resultado da maior diversidade de espécies nas partes úmidas em áreas com presença de pastejo de intensidade média está de acordo com o modelo proposto por Milchunas *et al.* (1988), reformulado por Cingolani *et al.* (2005) para regiões úmidas e férteis com curto histórico de pastejo.

O modelo de Cingolani *et al.* (2005) pode servir também para explicar as diferenças de resultado quando as seqüências de exposições ao pastejo foram comparadas. Os resultados mostram que a diversidade de espécies foi significativamente menor nas transecções que foram pastejadas somente no primeiro pastejo em comparação com as outras. Ressalta-se que o primeiro pastejo foi realizado no verão, época em que a vegetação da região normalmente sofre com eventuais estiagens (Bergamaschi & Guadagnin, 1990). A ação do animal provavelmente acentuou o efeito do clima (tempo), especialmente nas áreas mais secas de topo e encosta (Focht & Pillar, 2003), reduzindo a diversidade de espécies, de acordo com o modelo proposto.

Quando a diversidade de espécies foi utilizada como fator para definição de PFTs, procurou-se por um conjunto de atributos que melhor descrevesse a riqueza e abundância de espécies de comunidades sob pastejo. A composição de PFTs nas comunidades define uma diversidade funcional da vegetação, seguindo a sugestão de Tilman & Lehman (2001) de incorporarem-se atributos funcionais na análise, incluindo alguma medida das suas abundâncias relativas. Assim, na otimização dos atributos foi interessante observar que tanto nos quadros isolados como nos quadros agregados os atributos foram os mesmos; propagação vegetativa (**Pv**) e força de tensão da lâmina (**Ft**). A diferença foi que com os dados agregados o valor de congruência foi maior, evidenciando, outra vez, o efeito de escala nos resultados. Com isso, foram definidos 4 PFTs para os dados agregados, enquanto com os quadros isolados foram 25 PFTs. Por este motivo, com a intenção de sintetizar as informações nas

análises posteriores, optou-se, também com relação aos PFTs, por considerar somente os quadros agregados como suficiente.

Dos PFTs definidos na análise de otimização, o PFT 3 caracteriza principalmente as comunidades da baixada e encosta. Esse tipo é caracterizado por plantas com crescimento ereto (“cespitoso”) com média resistência da lâmina à força de tração. Sosinski & Pillar (2004), verificaram um tipo semelhante relacionando-o a plantas maiores como resultado da maior disponibilidade de forragem; plantas que com o aumento da disponibilidade de água ou nutrientes no solo, ou ambos, passam a competir pelo espaço vertical, investindo em estruturas de sustentação e folhas (Tilman, 1988; Burke *et al.*, 1998). Já o PFT 4 parece ser semelhante ao PFT 3, com uma resistência à força de tração da lâmina maior, indicando, provavelmente plantas maiores, mas de hábito estolonífero. No diagrama esse tipo de planta posicionou-se de maneira neutra aos dois eixos de ordenação, mais próximo das comunidades de topo, onde este tipo ocorre provavelmente em comunidades rejeitadas pelos animais. Tipos de plantas maiores e por isso com maior resistência da lâmina à força de tração foram associados a vegetação excluída de pastejo nos trabalhos de Boggiano (1995) e Castilhos (2002). O hábito estolonífero do PFT 4 explica-se pela posição no relevo.

As comunidades de topo foram caracterizadas pelo PFT 1, formado por plantas estoloníferas com baixa resistência à força de tração da lâmina. São caracterizados principalmente por gramíneas com estratégia de ocupação do espaço horizontal aberto típico das comunidades de topo e encosta (Focht & Pillar, 2003). Nelas a ocupação ocorre de forma principalmente prostrada, evitando perdas de biomassa aérea decorrentes do pastejo enquanto as plantas procuram por outros recursos como luz, água e nutrientes (McIntyre *et al.*, 1999; Sosinski & Pillar, 2004).

O PFT 2 caracterizou mais as comunidades de encosta e algumas de topo, formado por plantas rizomatosas com média a baixa resistência da lâmina à força de tração, caracterizando

plantas menores que apresentam maior adaptação aos locais secos, como os de encosta e topo pastejados no verão. Distingue-se do PFT 1 por não explorar bem o espaço horizontal, e são caracterizados principalmente por gramíneas. Essas, para Coughenour (1985), são adaptadas ao pastejo como resultado de um processo co-evolutivo, em que a posição dos meristemas basais, a pequena estatura, a grande densidade de perfilhos, a alta taxa de reposição de folhas, a presença de órgãos de reservas subterrâneos e o rápido crescimento permitem a elas evitar ou tolerar tanto as condições de semi-aridez como de pastejo. Os resultados deste trabalho concordam com outros estudos (Díaz *et al.*, 1992; Landsberg *et al.*, 1999; McIntyre *et al.*, 1999), os quais têm demonstrado que formas prostradas, meristemas protegidos, folhas pequenas e alto potencial para rebrote aumentam com a intensidade do pastejo. Desta maneira, pode-se dizer que os PFTs 1 e 2 agrupam aquelas plantas típicas de vegetação campestre sob pastejo intenso.

A intensidade de pastejo foi maior no topo do que na encosta e baixada, respectivamente, pela relação do índice de pastejo (IP) com a biomassa média dos quadros antes do pastejo em cada posição do relevo. Ou seja, como o IP médio não variou ao longo do relevo, a pressão de pastejo (i.e., remoção de biomassa) no topo e encosta, áreas com menor biomassa média, foi maior. Deve-se levar em conta, porém, que a preferência por determinadas comunidades vegetais, medida através do método do IP, é afetada pela presença de espécies subarbutivas, (*Baccharis trimera*) e/ou que desenvolvem touceiras grosseiras (*Aristida laevis*). Devido a isto, podem ocorrer erros ocasionados por compensações de alturas geradas por crescimento diferenciado das plantas. Por outro lado, devem-se considerar possíveis erros de medição que levam a indicar pastejo quando de fato houve uma interferência do animal (pisoteio ou descanso para ruminação podem causar variação na altura da vegetação). Do mesmo modo, existindo pastejo, este pode não ser detectado por diferenças na altura devido ao crescimento compensatório (Boggiano, 1995).

Este trabalho concorda com a afirmação de Olf & Ritchie (1998). “O efeito dos herbívoros na diversidade de plantas deve variar através de gradientes de umidade e fertilidade do solo”. A questão é como os herbívoros afetam a diversidade em gradientes ambientais? Tradicionalmente tem se acreditado que aumentos na intensidade de pastejo aumentam a diversidade de plantas (Milchunas *et al.* 1988; Boldrini, 1993). Entretanto, nota-se uma diminuição da diversidade de espécies nas áreas de pastejo mais intenso (topo), e aumento da diversidade de tipos em relação às áreas de baixada. O pastejo selecionou as plantas dominantes e mais adaptadas nas áreas mais limitantes ao crescimento destas e evitou o predomínio de poucas espécies nas áreas mais úmidas; distribuindo as plantas na baixada.

A descrição das comunidades com base nos PFTs detectou diferença na diversidade de tipos com relação à posição no relevo, mas contrariando os resultados encontrados na análise com espécies, a diversidade de tipos foi menor na baixada e maior no topo e encosta. A menor diversidade de tipos na baixada pode estar relacionada ao hábito de crescimento das plantas associadas aos locais de baixada. O hábito ereto, que caracteriza o PFT 3, propiciaria um maior número de indivíduos por área que competem mais por luz do que pelo espaço horizontal. Era esperado encontrar-se na baixada úmida e, provavelmente, mais fértil que a encosta e topo, uma dominância de poucas espécies, portanto, menor diversidade (Boldrini, 1993; Focht & Pillar, 2002). Entretanto, a maior diversidade de espécies detectada na baixada possivelmente está relacionada à presença do pastejo de baixa intensidade, associada ao tipo de resposta da vegetação ao pastejo, condicionada a características locais como, por exemplo, produtividade (fertilidade do solo) (Olf & Ritchie, 1998; Cingolani *et al.*, 2005).

Subindo no gradiente, observa-se que há um aumento da diversidade de PFTs na encosta e topo, o que, também, não é acompanhado pelo aumento diversidade de espécies. A encosta e topo são ambientes mais sensíveis ao efeito do pastejo, pois sofrem também com os efeitos sazonais das estiagens (Focht & Pillar, 2003). Neste caso, era de se esperar que

apresentassem o padrão de plantas que precisam proteger-se do pastejo e buscar recursos ao mesmo tempo. Assim como, em função da ocupação do espaço horizontal, apresentassem um menor número de espécies de plantas numa mesma área, diminuindo a diversidade de espécies, mas aumentando a de PFTs.

Quanto à diversidade de espécies dentro de cada um dos PFTs, nota-se que o PFT 3 agrupa o maior conjunto de espécies e sua performance é independente da posição no relevo. Isto sugere um tipo generalista que pode se adaptar a diversas situações, possivelmente relacionado ao maior conjunto de espécies que o compõem. A presença de um número maior de espécies, apesar de morfológicamente semelhantes para os atributos considerados (propagação vegetativa e força à tensão da lâmina), pode significar uma maior probabilidade de sucesso do PFT em diferentes condições ambientais. Tal idéia é reforçada por trabalhos de alguns autores de que a distribuição de espécies em PFTs não seria uma função direta da diversidade (riqueza) de espécies (Leps *et al.*, 1982), mas da diversidade funcional (Diaz & Cabido, 2001; Tilman & Lehman, 2001) Fortes filtros ambientais limitariam a composição de espécies a grupos com características funcionais restritas (Diaz & Cabido, 2001; Lavorel & Garnier, 2002; Hooper *et al.*, 2005), em que o aumento da riqueza de espécies levaria a divisão fina dos “nichos” e não a um aumento da diversidade funcional (Diaz & Cabido, 2001).

Por outro lado, não foi possível identificar nenhuma padrão de resposta significativo entre as diferentes formas de exposição ao pastejo. O que se observou foram efeitos contraditórios numa mesma região topográfica, quando foram consideradas as interações da exposição ao pastejo com a posição no relevo (Tabela 2). Entretanto, tendências semelhantes foram observadas a partir da avaliação em separado das trajetórias das comunidades, de acordo com a posição no relevo; topo, encosta e baixada (Figura 3a, b e c). Nas trajetórias das comunidades de baixada (Figura 3c), a presença ou não de pastejo não alterou de maneira

marcante a composição da vegetação. Todas as comunidades concentram-se na região central do diagrama indicada pela maior presença dos tipos de plantas maiores, PFT 3 e PFT 4. Como já foi dito acima, estas comunidades de baixada provavelmente são mais resistentes ao pastejo devido a maior diversidade de espécies presentes no seu conjunto. Isto proporciona uma maior probabilidade de que algumas delas apresentem características (soluções) que lhe permitam habitar determinado local sob um tipo de distúrbio (Tilman *et al.*, 1996). No momento que muda o ambiente ou o distúrbio (tipo ou intensidade), mudam as soluções para aquele local (Díaz & Cabido, 2001). Verifica-se no diagrama das comunidades de topo (Figura 3a), que o fator exposição ao pastejo alterou de maneira evidente as trajetórias das comunidades. Trata-se, como já foi dito, de um ambiente mais sensível ao distúrbio pastejo, o qual esteve sob um pastejo mais intenso do que os locais de baixada.

Ainda no diagrama das comunidades de topo, quando os quadros sempre excluídos são comparados com os sempre pastejados, nota-se que ambos iniciam suas trajetórias com composições de PFTs próximas, com maior presença dos PFTs 1 e 4. Porém, ao longo do experimento, as comunidades sempre pastejadas apresentaram um aumento da contribuição de tipos de hábito estoloníferos PFT 1 enquanto as sempre excluídas aumentam a presença dos tipos eretos PFT 3 e de hábito estoloníferos PFT 1. O oposto é observado nas comunidades expostas no segundo pastejo: saem de uma composição de tipos de plantas prostradas (PFT 1), passam durante o período de exclusão para comunidades de plantas eretas (PFT 3) e, com o pastejo, redirecionam-se para uma comunidade tipo rizomatoso (PFT 2). Ainda, na trajetória das comunidades expostas ao primeiro pastejo, observa-se que o pastejo estival acentuou a tendência de mudança da pastagem de um tipo ereto (PFT 3) para rizomatoso (PFT 2), retornando para o ereto (PFT 3), após exclusão.

Através da utilização da diversidade funcional, diversidade de PFTs, na descrição da vegetação foi possível identificar que padrões de vegetação sob pastejo de baixa intensidade

estão relacionados ao relevo e tipo de pastagem. O relevo condiciona os fatores abióticos e estes a vegetação associada, e sua dinâmica. Assim, a utilização de uma abordagem pelo reagrupamento de plantas em PFTs permite uma leitura simplificada e funcional da pastagem, podendo completar ou ser uma alternativa à abordagem tradicional de descrição da composição florística. Utilizando a abordagem funcional, reduzem-se as competências exigidas para a identificação das espécies, e o tempo necessário na execução desta tarefa. Também, generalizam-se as conclusões com possíveis conexões destas com outros estudos. O uso de práticas que mantenham a diversidade de PFTs ajudará a preservar um conjunto maior de possibilidades de manejo (Hooper *et al.*, 2005).

Agradecimentos

Agradecemos a Lilian Eggers, Maria. Luiza Porto e Paulo Cezar de Faccio Carvalho pelos comentários e discussão. A Gerhard Overbeck por sugestões. À FAPERGS pela concessão de bolsas de doutorado a E. Sosinski e à CAPES pela bolsa de mestrado a C. Blanco. Ao CNPq pela concessão de bolsa de pesquisa a V. Pillar e apoio ao projeto.

Referências

- Aarssen, L.W. 1997. High productivity in grassland ecosystems: effected by species diversity or productive species? *Oikos*, 80: 183-184.
- Anand, M. & Orlóci, L. 1996. Complexity in plant communities: the notion and quantification. *Journal of Theoretical Biology*, 179: 179-186.
- Bergamaschi, H. & Guadagnin, M.R. 1990. *Agroclima da Estação Experimental Agrônômica / UFRGS*. Porto Alegre, UFRGS, Faculdade de Agronomia, 1990. 41p.
- Blanco, C.C. 2004. *Reconstrução da dinâmica de curta duração em vegetação campestre sob pastejo, com base em tipos funcionais*. 2004. 120p. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Boggiano, P.R. 1995. *Relações entre estrutura da vegetação e pastejo seletivo de bovinos em campo natural*. 1995. 159p. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Boldrini, I.I. 1993. *Dinâmica de vegetação de uma pastagem natural sob diferentes níveis de oferta de forragem e tipos de solos, Depressão Central, RS*. 1993. 262p. Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Boldrini, I.I. 1997. *Campos do Rio Grande do Sul: caracterização fisionômica e problemática ocupacional*. Porto Alegre: Instituto de Biociências. 39p. Boletim do Instituto de Biociências, 56.
- Boldrini, I.I. & Eggers, L. 1997. Directionality of succession after grazing exclusion in grassland in the south of Brazil. *Coenoses*, 12: 63-66.

- Briske, D.D. & Richards, J.H. 1995. Plant responses to defoliation: a physiological, morphological and demographic evaluation. In: Bedunah, D. J. & Sosebee, R. E. *Wildland Plants: Physiological Ecology and Developmental Morphology*, p.635-710.
- Burke, I.C., Lauenroth, W.K., Viton, M.A., Hook, P.B., Kelly, R.H., Epstein, H.E., Aguiar, M.R., Robles, M.D., Aguilera, M.O., Murphy, K.L., & Gill, A.R. 1998. Plant-Soil interactions in temperate grassland. *Biogeochemistry*, 42: 121-143.
- Castilhos, Z.M.S. 2002. *Dinâmica vegetacional e tipos funcionais em áreas excluídas e pastejadas sob diferentes condições iniciais de adubação*. 2002. 114p. Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Censo Agropecuário de 1995 – 1996: Rio Grande do Sul. Disponível em: <http://www.ibge.gov.br/ibge/estatistica/agropecuaria/censoagro/43/utiliza.shtm> Acesso em agosto de 2002.
- Cingolani, A.M., Noy-Meir, I. & Díaz, S. 2005. Grazing effects on rangeland diversity: a synthesis of contemporary models. *Ecological Applications*, 15, 757-773.
- Coughenour, M.B. 1985. Graminoid responses to grazing by large herbivores: adaptations, exaptations, and interacting processes. *Annals Missouri Botany Garden*, 72, 852-863.
- Cruz, P., Duru, M., Therond, O., Theau, J.P., Ducourtieux, C., Jouany, C., Al Haj Khaled, R., & Ansquer, P. 2002. Une nouvelle approche pour caractériser les prairies naturelles et leur valeur d'usage. *Fourrages*, 172: 335-354.
- Díaz, S., Acosta, A. & Cabido, M. 1992. Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. *Journal of Vegetation Science*, 3: 689-696.
- Díaz, S. & Cabido, M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science*, 8: 463-474.
- Díaz, S. & Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16: 646-655.
- Díaz, S., Hodgson, J., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J.H.C., Jalili, A., Montserrat-Martín, G., Grime, J.P., Zarrinkamar, F., Asri, Y., Band, S.R., Basconcelo, S., Castro-Díez, P., Funes, G., Hamzehee, B., Khoshnevi, M., Pérez-Harguindeguy, N., Pérez-Rontomé, M.C., Shirvany, F.A., Vendramini, F., Yazdani, S., Abbas-Azimi, R., Bogaard, A., Boustani, S., Charles, M., Dehghan, M., de Torres-Espuny, L., Falczuk, V., Guerrero-Campo, J., Hynd, A., Jones, G., Kowsary, E., Kazemi-Saeed, F., Maestro-Martínez, M., Romo-Díez, A., Shaw, S., Siavash, B., Villar-Salvador, P., & Zak, M.R. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15: 295-304.
- Focht, T. & Pillar, V.D. 2003. Spatial patterns and relations with site factors in a campos grassland under grazing. *Brazilian Journal of Biology*, 63: 423-436.
- Grime, J.P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystem: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86: 902-910.
- Grime, J. P., Cooper, J. E. L., Tasker, D. J. P. 1993. Tearability. In: Henry, G.A.F. & Grime, J. P. (eds.). *Methods in Comparative Plant Ecology. A laboratory manual*. London: Chapman & Hall, 1993. p.121-123.
- Guretzky, J.A., Moore, K.J., Brummer, E.C., & Burras, C.L. 2005. Species diversity and functional composition of pastures that vary in landscape position and grazing management. *Crop Science*, 45: 282-288.

- Hooper, D.U., Chapin III, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J. & Wardle, D.A. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75: 3–35.
- Jacques, A. V. A. 1993. Melhoramento de pastagens naturais. Introdução de espécies de estação fria. In: *Campo nativo: melhoramento e manejo*. Porto Alegre. Federação dos Clubes de Integração e Trocas de Experiências. 1993. p.24-31.
- Landsberg, J., Lavorel, S. & Stol, J. 1999. Grazing response groups among understorey plants in arid rangelands. *Journal of Vegetation Science*, 10: 683-696.
- Lavorel, S. & Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16: 545-556.
- Leps, J., Osbornová-Kosinová, J. & Rejmánek, M. 1982. Community stability, complexity and species life history strategies. *Vegetatio*, 50: 53-63.
- Maraschin, G.E. 1986. Sistemas de Pastejo, 1. In: Peixoto, A.M.; Moura, J.C. & Farias, V.P. (eds.). *Proceedings...* Congresso Brasileiro de Pastagens 86. 8º Simpósio Sobre Manejo de Pastagens, Piracicaba. p.261-290.
- Marriott, C.A. & Carrère, P. 1998. Structure and dynamics of grazed vegetation. *Annales de Zootechnie*, 47: 359-369.
- McIntyre, S. & Lavorel, S. 2001. Livestock grazing in subtropical pastures: steps in the analysis of attribute response and plant functional types. *Journal of Ecology*, 89: 209-226.
- McIntyre, S., Lavorel, S., Landsberg, J. & Forbes, T.D.A. 1999. Disturbance response in vegetation - towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science*, 10: 621-630.
- Mello, O.; Lemos, R C.; Abrão, P. V. R; Azolin, M. A. D.; Santos, M. da C. L. dos & Carvalho, A. P. de. 1966. Levantamento em série dos solos do Centro Agrônômico. *Revista da Faculdade de Agronomia e Veterinária da UFRGS*, Porto Alegre, 8(1/4):7-155, 1966.
- Milchunas, D.G., Sala, O.E., & Lauenroth, W.K. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *The American Naturalist*, 132: 87-106.
- Moreno, J. A. 1961. *Clima do Rio Grande do Sul*. Porto Alegre, Secretaria da Agricultura. 41p.
- Olf, H. & Ritchie, M.E. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 13: 261-265.
- Palmer, M.W. & White, P.S. 1994. On the existence of ecological communities. *Journal of Vegetation Science*, 5: 279-282.
- Pillar, V. D. 1999. On the identification of optimal plant functional types. *Journal of Vegetation Science*, 10: 631-640.
- Pillar, V. D. 2005a. *MULTIV: aplicativo para análise multivariada e testes de hipóteses*. v. 2.3.17. Porto Alegre. Departamento de Ecologia, UFRGS.
- Pillar, V. D. 2005b. *SYNCSA, software for character-based community analysis*. v. 2.2.4. Porto Alegre, Departamento de Ecologia, UFRGS.

- Pillar, V.D. & Orlóci, L. 1991. Fuzzy components in community level comparisons. In: Feoli, E. & Orlóci, L. (eds.). *Computer Assisted Vegetation Analysis*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. p.87-93.
- Pillar, V. D. & Orlóci, L. 1993. *Character-based community analysis: theory and application program*. The Hague: SPB Academic. 270p.
- Pillar, V.D. & Orlóci, L. 1996. On randomization testing in vegetation science: multifactor comparisons of relevé groups. *Journal of Vegetation Science*, 7: 585-592.
- Pillar, V.D. & Sosinski, E.E. 2003. An improved method for searching plant functional types by numerical analysis. *Journal of Vegetation Science*, 14: 323-332.
- Podani, J. 2000. *Introduction to the exploration of multivariate biological data*. Leiden: Backhuys Publishers. 407p.
- Quadros, F. L F. de. 1999. *Dinâmica vegetacional em pastagem natural submetida a tratamentos de queima e pastejo*. 1999. 141p. Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Sosinski, E.E. & Pillar, V.D. 2004. Respostas de tipos funcionais de plantas à intensidade de pastejo em vegetação campestre. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira*, 39:1-9.
- Stuth, J.W. 1991. Foraging Behavior. In: Heitschmidt, R. K. & Stuth, J. W. (eds.). *Grazing management: an ecological perspective*. Oregon: Timber Press. p.65-83.
- Tilman, D. 1988. *Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities*. Princeton: Princeton University Press. 362p.
- Tilman, D. 1997. Distinguishing between the effects of species diversity and species composition. *Oikos*, 80: 185.
- Tilman, D., Wedin, D. & Knops, J. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 379: 718-720.
- Tilman, D. & Lehman, C. 2001. Biodiversity, Composition, and Ecosystem Processes: Theory and Concepts. In: Hodgson, J. & Illius, A. (eds.). *The Functional Consequences of Biodiversity*. Princeton and Oxford: Princeton University Press. p.9-41.
- Trindade, J. P. P. 1998. *Morfogênese do capim caninha (Andropogon lateralis Nees) sob o efeito de pastejo e fogo*. 1999. 120p. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria.
- Walker, B., Kinzig, A., & Langridge, J. 1999. Plant Attribute Diversity, Resilience, and Ecosystem Function: The Nature and Significance of Dominant and Minor Species. *Ecosystems*, 2: 95-113.

Tabelas e figuras

Tabela 1. Atributos utilizados na descrição da estrutura da vegetação sob pastejo. Os atributos foram avaliados em populações homogêneas de cada espécie em cada quadro de 0,2 x 0,2 m. Os atributos espessura e resistência da folha foram somente utilizados para o cálculo da força à tensão da lâmina.

Rótulo	Atributos	Estados dos atributos
Se	Senescência	porcentagem de material senescente ainda preso às plantas em relação à biomassa aérea total.
Am	Altura máxima	altura da última folha expandida de indivíduos representativos (cm).
Ab	Altura da biomassa	altura da maior concentração de biomassa fotossintetizante (cm).
Bs	Biomassa superior	porcentagem de biomassa acima da metade da altura da planta.
Pv	Propagação vegetativa	classes em ordem: 1 = rizomatosa; 2 = estolonífera; 3 = ereta.
DI	Defesa da folha	ocorrência de especializações morfológicas (vestiduras) da lâmina foliar. classes em ordem: 1 = sem defesa; 2 = áspera; 3 = espinescente.
Ll	Largura da folha	medida na porção média da lâmina foliar (mm).
El	Espessura da folha	medida na porção média da lâmina foliar com paquímetro (mm).
Rl	Resistência da folha	tração necessária para o rompimento da lâmina foliar, medida por um dinamômetro adaptado (Grime, Cooper & Tasker, 1993).
Ft	Força à tensão da lâmina	Calculada em $\text{Newton} \cdot \text{mm}^{-2}$ a partir da fórmula $Rl * (Ll * El)^{-1}$ de Grime, Cooper & Tasker (1993).

Tabela 2. Média dos valores de diversidade (D) e equitabilidade (J) de espécies (Esp.) e de tipos funcionais (PFT) para os fatores posição no relevo e exposição ao pastejo nas 160 transecções agregadas. Para as combinações entre os fatores pastejo e relevo são considerados somente os valores de diversidade para os PFTs. Valores na mesma coluna (e mesma linha para interação dos fatores) com letras diferentes são significativos para um limiar $\alpha = 0,05$, exceto os indicados por asterisco onde a probabilidade para a rejeição da hipótese nula foi 0,075. Entre parênteses estão indicados os números de repetições de cada combinação dos fatores pastejo e relevo.

Fatores	Rep.	D. Esp.	J. Esp.	D. PFT	J. PFT.	Sempre	Primeiro	Segundo	Exclusão
Topo	26	2,72 ^a	0,71 ^a	1,35 ^a	0,86 ^a	1,36 ^a (12)	1,04 ^{bc} (5)	1,48 ^a (5)	1,54 ^a (4)
Encosta	68	2,70 ^a	0,70 ^a	1,10 ^b	0,73 ^b	1,13 ^c (36)	1,13 ^{cc} (10)	0,93 ^{bdef} (10)	1,14 ^c (12)
Baixada	66	3,04 ^b	0,79 ^b	0,89 ^c	0,60 ^b	0,95 ^{bc} (42)	0,71 ^{fg} (10)	0,83 ^{eg} (10)	0,85 ^{beg} (4)
Sempre	90	2,91 ^a	0,74 ^a	*1,08 ^a	0,70 ^a				
Primeiro	25	2,55 ^b	0,71 ^a	*0,94 ^{bc}	0,69 ^a				
Segundo	25	2,82 ^a	0,74 ^a	*1,00 ^{ac}	0,66 ^a				
Exclusão	20	2,91 ^a	0,77 ^a	*1,16 ^{ad}	0,75 ^a				

Tabela 3. Tipos funcionais (PFTs) indicados pela análise das 160 transecções, identificados pelos estados dos atributos ótimos, propagação vegetativa (Pv) e força à tensão (Ft). Estados dos atributos são indicados pelo estado mais freqüente (Pv) ou pela média (Ft) nas populações pertencentes ao PFT definido na análise. Estados do atributo Pv estão em classes por ordem (1 = rizomatosas; 2 = estolonífera; 3 = ereta) e do atributo Ft estão em Newton / mm⁻². Percentual de presença (%), número de espécies (Esp) por PFT e performance média dos PFTs nos quadros (Perf) estão indicados.

Posição	Geral			Topo		Encosta		Baixada	
	Observações	160		26		68		66	
Atributos ótimos	Pv	Ft	Esp	%	Perf	%	Perf	%	Perf
PFT 1	2	12	12	96	0,40	87	0,16	90	0,29
PFT 2	1	21	15	100	0,46	100	0,80	94	0,35
PFT 3	3	38	74	100	0,65	100	1,47	100	2,03
PFT 4	2	74	1	4	0,002	0	0	0	0

Tabela 4. Valores de correlação entre o índice de pastejo (IP) e diversidade de espécies após o pastejo e biomassa do quadro para os fatores posição no relevo e exposição ao pastejo nos quadros pequenos (0,2 x 0,2 m) e agregados (0,2 x 1 m). Índices médios de pastejo e biomassa para os mesmos fatores e escalas considerados acima. Valores na mesma linha com letras diferentes são significativos para um limiar $\alpha = 0,05$.

Escala considerada		Quadros pequenos			Quadros agregados		
Posição no relevo		Topo	Encosta	Baixada	Topo	Encosta	Baixada
Repetições por levantamento		15	40	45	3	8	9
Índice de biomassa do quadro		1,17 ^a	2,36 ^b	2,93 ^c	1,17 ^a	2,36 ^b	2,93 ^c
Correlação entre IP e Diversidade após pastejo.	Primeiro Past.	-0,22	0,02	-0,09	0,49	0,36	-0,58
	Segundo Past.	0,39	0,05	-0,05	0,76	0,38	-0,28
	Dois Pastejos	0,08	-0,09	-0,13	0,57	0,16	-0,44
IP	Primeiro Past.	53,42 ^a	49,10 ^a	46,26 ^a	53,42 ^a	49,10 ^a	46,26 ^a
	Segundo Past.	45,96 ^a	41,73 ^a	40,51 ^a	45,96 ^a	41,73 ^a	40,51 ^a
	Dois Pastejos	49,70 ^a	45,41 ^a	43,47 ^a	49,70 ^a	45,41 ^a	43,47 ^a
Correlação entre IP e biomassa do quadro.	Primeiro Past.	-0,20	-0,27	0,30	-0,15	-0,31	0,53
	Segundo Past.	-0,02	-0,34	-0,12	0,13	0,04	-0,09
	Dois Pastejos	-0,04	-0,30	0,15	-0,24	-0,18	0,35

Tabela 5. Tipos funcionais (PFTs) indicados pela análise das 160 transecções, identificados pelos estados dos atributos ótimos, propagação vegetativa (Pv) e força à tensão (Ft). Os valores referem-se ao número de espécies pertencentes a cada PFT. Nas intersecções de mesmo PFT (*) é indicado o número de espécies exclusivas do PFT. O percentual (%) indica a relação das espécies compartilhadas sobre o total de espécies pertencentes ao PFT. Os totais das colunas correspondem às somas de espécies pertencentes aos PFTs, desconsiderando os valores das espécies exclusivas, identificados nas intersecções de mesmo PFT (*).

PFTs	PFT 1	PFT 2	PFT 3	PFT 4
PFT 1	*2	2	9	1
PFT 2	2	*4	10	0
PFT 3	9	10	*56	1
PFT 4	1	0	1	*0
Total	12	15	74	1
%	83	73	24	100

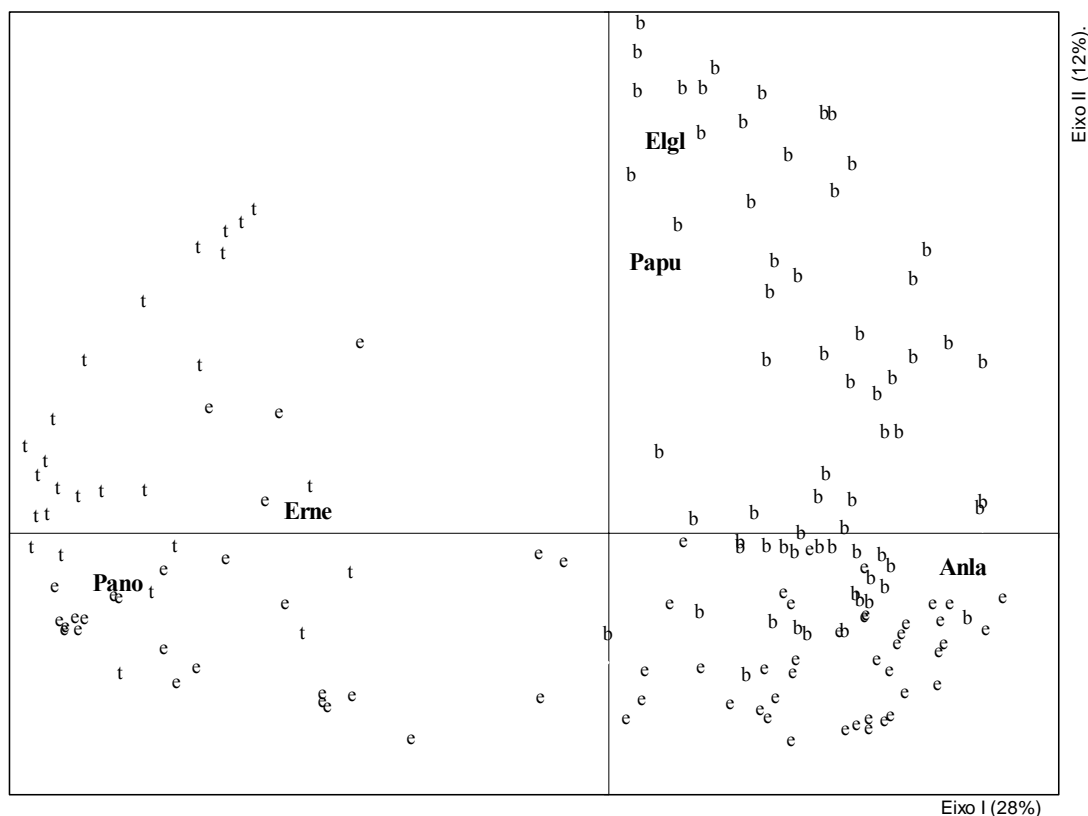


Figura 1. Análise de Coordenadas Principais das 160 comunidades descritas pela composição de espécies e identificadas pela posição no relevo (**t**, topo; **e**, encosta; **b** baixada). As espécies mais correlacionadas ($r > 0,5$) com ao menos um dos eixos de ordenação estão indicadas (**Anla**, *Andropogon lateralis*; **Elgl**, *Eleocharis glauco-virens*; **Erne**, *Eragrostis neesii*; **Pano**, *Paspalum notatum*; **Papu**, *Paspalum pumilum*).

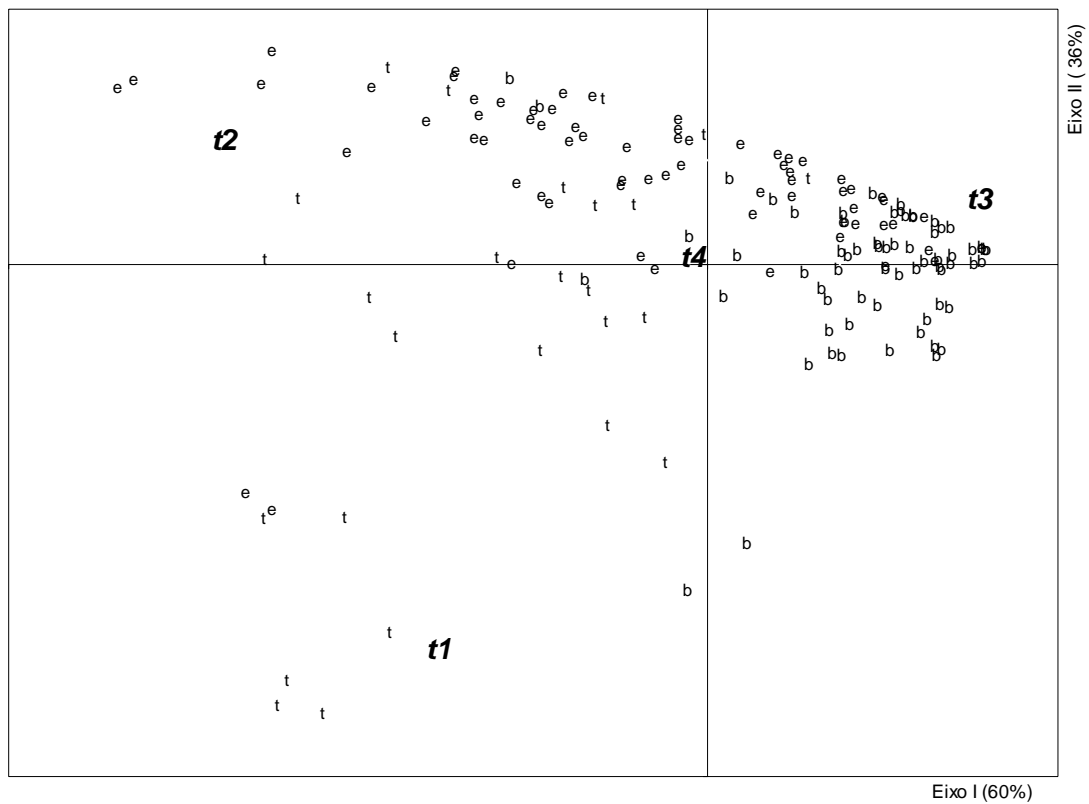


Figura 2. Análise de Coordenadas Principais de 160 comunidades descritas por quatro tipos funcionais (PFT) definidos pelos atributos propagação vegetativa (Pv) e força à tensão da lâmina (Ft). Comunidades descritas pelos PFTs estão identificadas pela posição no relevo (**t**, topo; **e**, encosta; **b** baixada).

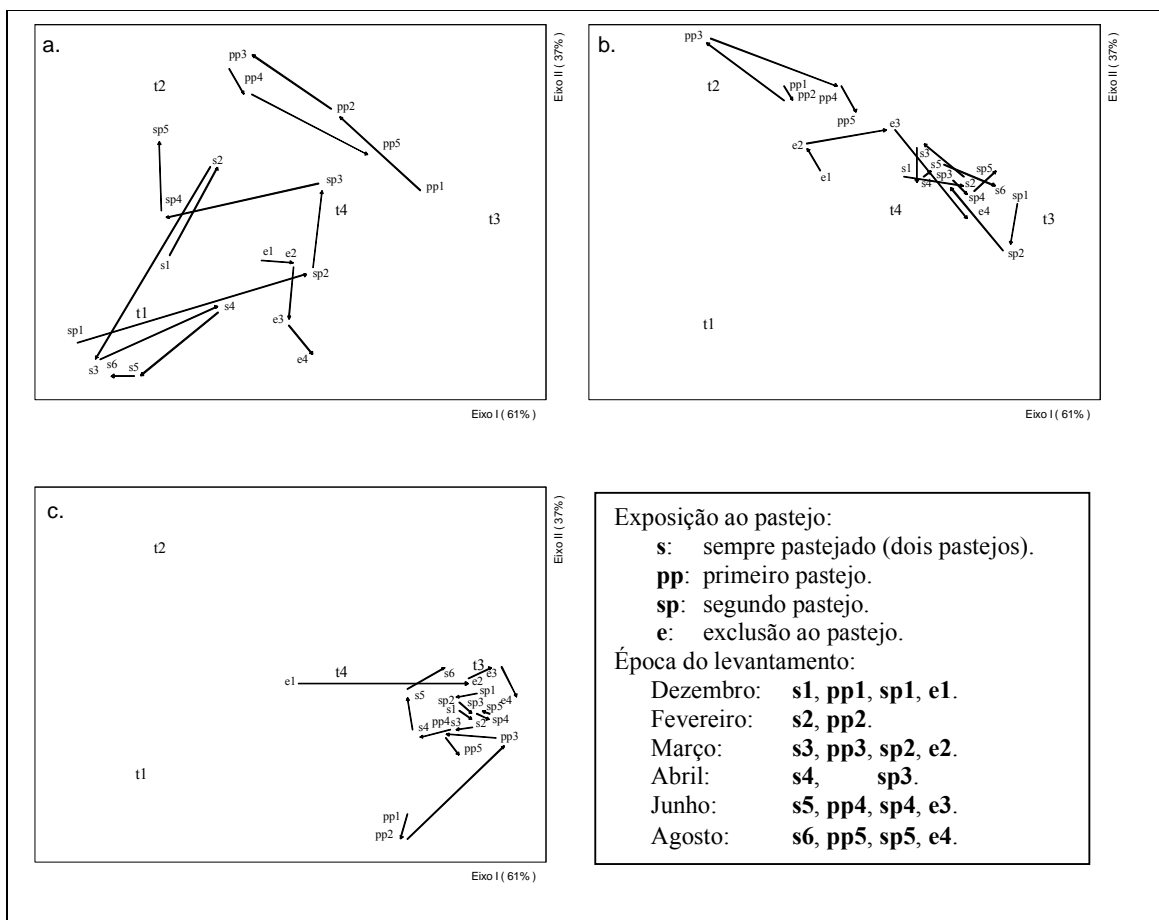


Figura 3. Análise de Coordenadas Principais das 160 comunidades médias (quadros de 0,2 x 1 m), agregadas pelo regime de exposição ao pastejo e época de levantamento, considerando a posição no relevo (**a**, topo; **b**, encosta; **c**, baixada) e descritas por PFTs definidos pelos atributos propagação vegetativa (Pv) e força à tensão da lâmina (Ft). Comunidades estão identificadas pela exposição ao pastejo e época do levantamento. Em fevereiro e abril foram feitos os levantamentos prévios ao primeiro e segundo pastejo nas transecções expostas aqueles pastejos. As setas conectam no tempo comunidades sob mesmo regime de exposição ao pastejo, indicando assim a trajetória média das comunidades.

3. Simulação da dinâmica estacional da vegetação campestre com um modelo empírico espacialmente explícito.

com Valério D. PILLAR e Carolina C. BLANCO

*Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul,
Porto Alegre, RS 91540-000, Brazil; Fax +555133166776;*

Para submissão ao periódico Ecological Modelling, após tradução para o inglês.

Resumo

Pastagens naturais são sistemas ecológicos complexos com inúmeros componentes interagindo em diferentes níveis de organização, cuja dinâmica pode ser estudada por modelos. Neste trabalho desenvolve-se um modelo espacialmente explícito empírico de autômatos celulares para simular a dinâmica da vegetação campestre sob pastejo, com base em *tipos funcionais de plantas* (PFT). A partir de dados experimentais utilizou-se um método politético de identificação de atributos das plantas e PFTs com máxima correlação com a diversidade de espécies. O experimento foi realizado num período de nove meses, tendo sido a estrutura da vegetação avaliada em função de dois períodos de pastejo. A alternância entre condições de exposição ao distúrbio ou exclusão do mesmo permitiu observar variações em padrões espaciais e temporais da composição da vegetação descrita por PFTs. O modelo é formado por uma grade de células (comunidades), tendo cada célula uma dada composição de PFTs, a qual se altera a cada passo no tempo conforme a composição da própria célula e de células vizinhas e matrizes de transição determinadas empiricamente com os dados experimentais. Nas trajetórias das comunidades excluídas do pastejo observou-se uma tendência determinística no sentido de um PFT único, característico daquelas comunidades. A mesma tendência não foi observada nas trajetórias das comunidades sempre expostas ao pastejo. Os resultados indicam uma razoável concordância entre as trajetórias simuladas e real, para as comunidades excluídas; e uma discordância para as comunidades sempre pastejadas. Sugere-se que diferenças no arranjo espacial das comunidades no início das simulações são o motivo das falhas do modelo sob pastejo.

Palavras-chave: análise multivariada, autômato celular, modelos, modelo espacialmente explícito, pastagem natural, simulação, tipos funcionais, vegetação campestre.

Abstract

Grasslands are complex ecological systems with many components interacting at different levels of organization, whose dynamics can be studied by models. In this work, we develop a spatially explicit empirical cellular automata model to simulate the dynamics of grassland vegetation under grazing, using plant functional types (PFTs). With field data a recursive algorithm was used to numerically search for plant traits and to find PFTs in such a way to express maximal association with species diversity. The experiment was carried out in a period of nine months, having the structure of the vegetation been evaluated in two grazing periods. The alternation of exposure and exclusion to disturbance allowed variation in the vegetation spatial and temporal patterns. The model is composed of a grid of cells (communities), each cell with a given PFT composition, which changes at each step in time according to the composition of the cell and its neighborhood and transition matrices determined empirically. The trajectories of the excluded communities from grazing followed a deterministic trend in which a characteristic PFT was observed; the same trend was not observed in the trajectories of grazed communities. The results indicate reasonable agreement between the simulated and real trajectories for the excluded communities; and disagreement for the grazed ones. The results suggest that differences in the initial spatial arrangement of the communities caused the model failures under grazing.

Key words: cellular automata, grassland vegetation, models, multivariate analysis, natural grassland, plant functional types, simulation, spatial explicit model.

Introdução

Pastagens são sistemas ecológicos complexos porque têm inúmeros componentes interagindo em diferentes níveis de organização; população, comunidade, paisagem (Taiton *et al.*, 1996; Thornley, 2001). Cada nível de organização pode ser considerado um sistema onde os componentes interagem produzindo funções com características de *propriedades emergentes*; que não podem ser explicadas simplesmente pela soma dos efeitos isolados de cada fator (Orlóci *et al.*, 2002). A teoria hierárquica permite avaliar sistemas complexos sem reduzi-los a um conjunto desconexo de pequenas partes de um sistema, como em abordagens reducionistas. Nesta, há uma explicação mecanicista do sistema procurando entender o seu funcionamento. Naquela, há consideração de níveis hierárquicos dentro dos quais o sistema está inserido, portanto, uma teoria holística (Archer & Smeins, 1991; Feagin *et al.*, 2005). Ambas devem ser compreendidas num sentido complementar, pois permitem abordagens únicas (Archer & Smeins, 1991). O estudo de processos ecossistêmicos requer, então, um conjunto de abordagens em diferentes escalas espaço temporais, integrando análises de padrões, estudos de campo, experimentação e modelagem (Marriott & Carrère, 1998). Dentre estes, o desenvolvimento de modelos é essencial. Além disso, o desenvolvimento atual dos computadores tem propiciado aumento do uso de modelos em todas as áreas do conhecimento (Thornley, 2001). O uso de modelos no estudo da heterogeneidade espacial de pastagens permite a exploração mais rápida e econômica de um grande número de hipóteses e são uma forma de organizar o conhecimento dos sistemas pastoris (Marriott & Carrère, 1998).

Tradicionalmente o propósito dos modelos tem sido mais o de expor teorias do que descrever qualquer comunidade vegetal (Pacala, 1998). Numerosos modelos têm sido desenvolvidos oferecendo soluções científicas, matematicamente simples e funcionais, que na prática são difíceis de se observar e testar. A dificuldade está em se obter dados que se ajustem aos pressupostos assumidos pelos modelos *teóricos*, ao contrário dos modelos

empíricos. Esses são baseados em observações de campo e, quando usam equações matemáticas ou estatísticas, essas não apresentam conteúdo científico ou são irrestritas por estes princípios. Normalmente, modelos *empíricos* descrevem repostas que pertencem a um único nível de organização hierárquica (Thornley, 2001) as quais são mais fáceis de testar, pois possibilitam a medição dos parâmetros diretamente sobre a vegetação (Pacala & Levin, 1997).

Na busca de simplificação do grande número de variáveis e parâmetros os ecólogos relegaram a importância do espaço nos seus trabalhos (Tilman *et al.*, 1997). Recentemente, diferentes formas de abordagem considerando o espaço têm sido desenvolvidas nos estudos de comunidades vegetais (Baltzer *et al.*, 1998). Iniciando pelos modelos mais simples e gerais, como os modelos lineares, até os mais complexos, de reação e difusão (Tilman *et al.*, 1997). Enquanto os primeiros modelos eram mono-específicos e consideravam o espaço implicitamente, os atuais tendem a ser espacialmente explícitos e a considerar o tempo e o espaço como contínuo (Tilman *et al.*, 1997). Os autômatos celulares (cellular automata, CA) estão entre os mais recentes, sendo considerados os melhores para estudos de simulações, e uma excelente ferramenta para a modelagem de sistemas ecológicos (Molofsky & Bever, 2004). Estudos com CA mostram grande realidade ecológica, embora sofram da dificuldade de generalização (Tilman *et al.*, 1997). Entretanto, padrões complexos podem ser simulados e observados em modelos espaço-temporal simples, como CA (Wolfram, 1984; Wolfram, 2002). Baseados no uso de regras locais simples, esses modelos, discretos no tempo e no espaço, são compostos por unidades semelhantes que podem interagir com as unidades adjacentes reproduzindo importantes propriedades do sistema (Molofsky & Bever, 2004). Podem simular tão bem quanto os modelos não espaciais a dinâmica vegetal, com a vantagem de gerarem os padrões espaciais reproduzindo a organização espacial da comunidade (Lanzer & Pillar, 2002).

O arranjo espacial da comunidade vegetal sob pastejo, indicado pela estrutura vertical e horizontal da vegetação, é o resultado das interações abióticas e bióticas dos indivíduos sobre a dinâmica da vegetação, em diferentes escalas espaço-temporais (Pacala & Levin, 1997). São observados padrões na distribuição individual das plantas ou parte de plantas, em escala mais fina, e espécies ou comunidades, em escala mais ampla, em resposta à heterogeneidade do ambiente, tipo de cobertura vegetal e à interação com herbívoros (Marriott & Carrère, 1998). O pastejo, especificamente, consiste na procura, seleção, apreensão e consumo da forragem selecionada, sendo um processo hierárquico com vários níveis de organização (Senft *et al.*, 1987), que inclui a seleção de zonas de pastejo, manchas, estações de pastejo e plantas individuais em diferentes escalas de espaço e tempo pelo animal (Stuth, 1991). Os efeitos nas comunidades atribuídos ao pastejo tendem a ocorrer através de interferência nas interações competitivas, conforme a frequência e intensidade de pastejo (Olf & Ritchie, 1998). As mudanças ocorrem por efeitos diferenciados do distúrbio, dado pelas preferências do animal, nas espécies em competição, e essas mudanças refletem as diferenças entre elas com relação aos atributos que conferem vantagem competitiva sob determinadas condições (Bullock, 1996). Assim, o padrão espacial (horizontal) de distribuição de plantas, populações ou espécies, em uma dada escala, pode ser modificado para diferentes direções e com diferentes taxas de mudança.

O uso de *tipos funcionais* (*plant functional types*, PFTs) quando inseridos dentro de modelos preditivos pode permitir a simplificação e generalização desses modelos; sendo uma forma efetiva e apropriada de simular a dinâmica da vegetação de ecossistemas sob distúrbios (Noble & Gitay, 1996; Pausas, 2003). Alguns dos modelos de CA desenvolvidos incorporaram PFTs. Colasanti & Grime (1993) utilizando a teoria de estratégia de plantas de Grime (CSR), para definir PFTs com diferenças na alocação de recursos, desenvolveram um modelo de interação na comunidade visando reproduzir os padrões e processos familiares da

vegetação. Gassmann *et al.* (2000) basearam o modelo em PFTs representando a dinâmica observada em cinco diferentes comunidades de planta. Pausas (2003) construiu um modelo simples, em escala de paisagem, com poucos parâmetros e com ênfase no padrão espacial e na interação da vegetação com o fogo; PFTs foram definidos por diferentes estratégias de regeneração após o fogo visando simular a dinâmica espaço temporal em ecossistemas sujeitos a esse distúrbio. No modelo que desenvolvemos neste estudo usamos PFTs definidos em Sosinski *et al.* (em preparo, *capítulo 2*) com método recursivo de identificação politética de PFTs a partir de atributos das plantas (Pillar & Sosinski, 2003).

Nesse estudo desenvolveu-se um modelo empírico de CA para simular a dinâmica da vegetação campestre sob pastejo, descrita por PFTs e não espécies. A partir de dados experimentais buscou-se modelar a dinâmica da vegetação reproduzindo-se os padrões observados no experimento à campo, procurando-se validar o modelo simulador.

Métodos

Dados da vegetação

A origem dos dados é o trabalho de Sosinski *et al.* (em preparo, *capítulo 2*) que foram obtidos em levantamentos a campo realizado em um experimento de pastejo, na Estação Experimental Agronômica (EEA) da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), no Município de Eldorado do Sul, Brasil. O clima predominante é do tipo sub-tropical úmido, Cfa na classificação de Köppen-Geiger (Moreno, 1961). A precipitação média anual é de 1440 mm, em geral bem distribuída no ano, com maior frequência de eventuais estiagens no período de novembro a março (Bergamaschi & Guadagnin, 1990). O relevo é suavemente ondulado, com altitude média de 46 m. Os solos são considerados rasos, de textura franco-arenosa, imperfeitamente drenados e levemente ácidos, com pH em torno de 4,5 a 5,0 (Mello *et al.*, 1966). A vegetação predominante é de campos mistos de gramíneas cespitosas altas e prostradas baixas, associadas a outras espécies herbáceas, subarbustivas e arbustivas. No

estrato inferior do topo das colinas, em áreas pastejadas, há predominância de *Paspalum notatum*. Nos locais mais secos, as principais espécies cespitosas de ocorrência são *Aristida jubata* e *Aristida laevis*. Também são encontradas espécies de gramíneas hibernais, como *Briza* spp., *Stipa* spp. e *Piptochaetium montevidensis*. Em locais de maior umidade, encontra-se *Axonopus affinis* e *Paspalum pumilum*. Dentre as leguminosas, *Desmodium incanum* é a espécie mais comum (Boldrini, 1993).

A área experimental foi um potreiro de aproximadamente três hectares de campo natural que, pelo menos durante quatro anos antes do trabalho, tinha sido utilizado em regime de pastejo rotativo (intermitente) com bovinos e ovinos, procurando manter a vegetação em uma condição típica de áreas sob pastejo de baixa intensidade. Quanto à topografia, o terreno apresenta regiões de encosta superior, neste trabalho considerado como topo, encosta e áreas baixas atravessadas por um córrego.

O experimento foi realizado num período de nove meses, de dezembro de 2002 a agosto de 2003, tendo sido a estrutura da vegetação avaliada em função de três períodos de pastejo. Estipulou-se que para todos os eventos de pastejo fosse proporcionada a mesma oferta de forragem a fim de amenizar o efeito desta variável na seletividade dos animais e para que fosse obtida a mesma intensidade e frequência aproximada de distúrbio, de acordo com as condições estruturais da vegetação nas diferentes estações do ano. A carga animal foi ajustada em função da oferta média de forragem de 12% (12 kg de biomassa aérea seca para cada 100 kg de peso vivo), mantida através de simulação de pastejo rotacionado. Dois meses antes do início do experimento a área foi utilizada com uma alta taxa de lotação de bovinos (aproximadamente com animais adultos) por um período de quinze dias para a remoção de material senescente acumulado e condicionamento da vegetação.

Nos eventos de pastejo foram utilizadas cinquenta e quatro novilhas fêmeas, com média de idade de dois anos, pertencentes ao rebanho da EEA-UFRGS. Os períodos de

pastejo ocorreram nos meses de fevereiro, abril e setembro de 2003, com intervalos variáveis de duração e diferimento em função da disponibilidade de forragem. O primeiro período de pastejo ocorreu de 11 a 27 de fevereiro de 2003, envolvendo dezessete dias de permanência dos animais no potreiro. O segundo e terceiro períodos foram progressivamente reduzidos, com doze dias de pastejo, de 24 de abril a 5 de maio de 2003 e dez dias, de 2 a 11 de setembro.

Para avaliações da vegetação, trinta transecções fixas, compostas de cinco quadros contíguos de 0,20 m x 0,20 m cada foram distribuídas sistematicamente nos três hectares, observando-se uma distância média de trinta metros entre transecções. Ao longo do gradiente topográfico distribuíram-se as transecções proporcionalmente nas áreas de topo, encosta e baixada. A delimitação das áreas foi feita de maneira subjetiva. Foram estipuladas margens de exclusão de quinze a trinta metros a partir da cerca, evitando-se locais com excessivo adensamento de animais, como saleiro, bebedouro e a margem da cerca, onde o efeito do intenso pisoteio poderia comprometer a amostragem. Áreas constantemente úmidas (trinta metros de cada lado do curso d'água) também foram excluídas da amostragem, bem como, uma área com intensa invasão da gramínea de origem africana *Eragrostis plana*. Manchas com adensamento de vegetação, entouceiradas ou sub-arbustivas, proporcionalmente grandes em relação à área do quadro, também foram excluídas da amostragem. Durante os eventos de pastejo, vinte transecções permaneceram expostas ao rebanho e dez foram protegidas por gaiolas de ferro. No segundo período de pastejo, cinco transecções, antes protegidas, foram expostas e outras cinco, antes expostas, foram protegidas, a fim de possibilitar o aparecimento de diferentes padrões espaço-temporal de variação na vegetação da área.

Levantamentos florísticos e descrição morfológica das plantas foram realizados antes dos períodos de pastejo, nos meses de dezembro de 2002, fevereiro de 2003, abril de 2003 e agosto de 2003, e após cada saída do rebanho da área experimental, nos meses de março e

junho de 2003. Não foi possível realizar a avaliação da vegetação após a saída dos animais no último período de pastejo, no mês de setembro. O número de levantamentos não foi o mesmo para todas as transecções, em função dos períodos de exclusão (Figura 1). Nas quinze transecções permanentemente expostas ao pastejo foram realizadas seis avaliações, totalizando 225 séries temporais com dois estados cada, referentes às avaliações entre períodos de pastejo nos cinco quadros de cada transecção. Nas cinco transecções permanentemente excluídas foram realizadas quatro avaliações, obtendo-se setenta e cinco séries temporais com dois estados cada. Esse mesmo número de séries temporais foi obtido para cada um dos conjuntos de transecções com apenas um período de pastejo; tanto o conjunto com as cinco transecções somente excluídas após o primeiro pastejo, como o com as cinco transecções excluídas até o segundo evento de pastejo. Ao todo, foram assim obtidas 450 séries temporais apresentando dois estados sucessivos. As séries refletem variações espaço-temporais da composição da vegetação, pela alternância entre condições de exclusão e pastejo. Com base em atributos avaliados nas plantas foram identificados quatro PFTs, (Tabela 1 - Sosinski *et al.*, em preparo, capítulo 2), cujo índice de biomassa aérea relativo à biomassa total em cada quadro de 0,2 x 0,2 m foi aqui usado como descritor da composição da comunidade.

Na definição de *tipos funcionais* (PFTs) busca-se maximizar a correlação entre a variação da vegetação descrita por atributos e a variação da diversidade de espécies definida pelo índice de diversidade do quadro. Conforme o trabalho de Sosinski *et al.* (em preparo, capítulo 2), os resultados da análise de otimização, com os dados médios (160 transecções) indicaram o mesmo subconjunto de atributos (**Pv**, Propagação vegetativa e **Ft**, Força à tensão da lâmina) que a análise com os quadros isolados (800 quadros), porém, com valor de congruência máxima de 0,40. Com a intenção de sintetizar as informações nas análises posteriores, os autores optaram por considerar a análise agregada como suficiente. Foram

identificados 4 PFTs que melhor descrevem os padrões e processos da vegetação (Sosinski *et al.*, em preparo, *capítulo 2*), os quais foram aqui considerados para a modelagem da dinâmica da vegetação.

Plantas estoloníferas, com média a baixa resistência da lâmina a força de tração, descreveram o PFT 2. O PFT 1 foi descrito por plantas rizomatosas com baixa resistência da lâmina a força de tração. Distingue-se do PFT 2 por não explorar tão bem o espaço horizontal mas apresenta maior resistência aos locais secos ocorrendo, preferencialmente, na parte superior das encostas ou topo. O PFT 2 é caracterizado por plantas com a estratégia de ocupação do espaço horizontal, cujo hábito prostrado diminui a perda de biomassa aérea decorrentes do pastejo. Ao contrário dos grupos anteriores, o PFT 3 é característico de comunidades excluídas, principalmente, do topo e encosta, pois na baixada este foi o grupo mais abundante independente da presença de pastejo (Sosinski *et al.* em preparo, *capítulo 2*). Este grupo foi descrito como sendo composto por plantas de crescimento ereto, com média resistência da lâmina à força de tração. E o PFT 4, de maneira semelhante ao PFT 3, foi descrito como de hábito ereto, porém com uma alta resistência da lâmina à força de tração, identificando um grupo de plantas típico de touceiras ou comunidades rejeitadas.

Descrição do modelo

Com os dados acima foi desenvolvido um modelo básico de simulação, espacialmente explícito, chamado CAMPOS. O modelo foi desenvolvido em linguagem C++ (multi-plataforma) orientada a objeto (células) e foi concebido como um autômato celular bidimensional com as células arranjadas em linhas e colunas, semelhante a outros modelos já desenvolvidos (Wolfram, 1984; Green, 1989; Colasanti & Grime, 1993; Baltzer *et al.*, 1998; Lanzer & Pillar, 2002). Em cada célula é simulada a evolução de uma comunidade de plantas a qual está inserida na vegetação de uma dada área. Cada comunidade, descrita por sua composição de PFTs e não de espécies, evolui a passos discretos no tempo e é afetada pelas

condições das comunidades no seu entorno no tempo anterior. O modelo permite uma resolução temporal (cada passo no tempo) variando de dias a um mês e uma resolução espacial (tamanho da unidade mínima) variando de alguns centímetros a menos de um metro. Por se tratar de um modelo empírico, as limitações espaciais e temporais são dadas pelo conjunto de dados que o definem. Assim, o tempo de simulação foi limitado aos 268 dias do experimento que gerou os dados e a dimensão espacial aos 0,20 x 0,20 m (0,04 m²) dos quadros pequenos ou 0,20 x 1,0 m (0,2 m²) das transecções, considerando os quadros agregados. Quanto à disposição espacial das comunidades (células) o modelo permite a simulação do efeito das células adjacentes considerando oito (“Moore”), seis (Hexagonal) ou quatro (“von Neumann”) células vizinhas (Ilachinski, 2001). Estas células compõem uma grade de células onde as bordas podem ser conectadas às células opostas (“Torus”) ou preenchidas com zeros (“Ilha”) (Ilachinski, 2001). O modelo também permite a simulação sem o efeito das células adjacentes. Nesse caso somente o estado da própria comunidade afetaria a sua dinâmica futura, ou seja, o modelo não seria espacial explícito.

O estado da cada célula, indicado pela composição (índice de biomassa aérea) de PFTs a cada passo no tempo, é simulado deterministicamente. O modelo primeiro calcula a composição média das células vizinhas com base no conjunto de células adjacentes. Essa comunidade média simulada é comparada com as comunidades médias calculadas sobre os vizinhos dos quadros observados no experimento de Sosinski *et al.* (em preparo, capítulo 2). A comparação e o cálculo da composição média das comunidades observadas somente foi feita pelo simulador com aquelas comunidades que iniciavam quaisquer das 450 séries temporais observadas. Contudo esse número é reduzido para 270 séries temporais porque o modelo simulador só considera as comunidades (quadros) que tem dois vizinhos; o que ocorre somente com os três quadros internos de cada transecção. Simultaneamente, o modelo compara a composição da própria célula simulada com a composição da comunidade

observada. A comparação das comunidades simuladas e observadas é baseada em distâncias de corda. A menor distância entre a composição média das células vizinhas simuladas com as médias das comunidades observadas, concomitantemente com a menor distância entre as próprias comunidades simuladas e observadas definem a série temporal que guiará a trajetória (dinâmica) da célula alvo até o próximo passo. Ou seja, a matriz de transição utilizada para gerar a dinâmica da célula alvo será aquela definida pela série temporal escolhida.

Uma vez escolhida a série temporal para a célula alvo o modelo simulador ajusta a trajetória observada a um modelo de cadeias de Markov, conforme Orloci *et al.* (1993), obtendo assim uma matriz de transição \mathbf{P} . Uma série markoviana descreve a trajetória de um sistema no qual a transição de um estado presente a outro futuro é um processo probabilístico. A descrição dos estados futuros X_{t+1} pode ser derivada da descrição de um estado inicial X_t e uma matriz de transição \mathbf{P} ,

$$X_{t+1} = X_t * \mathbf{P} \quad (\text{Equação 1})$$

onde um elemento p_{hi} dessa matriz, intersecção da linha h com a coluna i , expressa a probabilidade com que a população h perde cobertura para população i ($h \neq i$) ou para si mesma ($h = i$), quando a trajetória move-se de um dos seus estados a um estado futuro (Orlói *et al.*, 1993). Um exemplo numérico de um modelo markoviano de ordem 1, como no caso deste modelo simulador, pode ser observado abaixo:

Dados os registros reais de abundância-cobertura de n PFTs de uma mesma comunidade em dois levantamentos sucessivos (uma série temporal de dois estados) quaisquer,

	L1	L2	(...)
PFT 1	11, 2	14, 6	
PFT _{<i>i</i>}	3, 6	5, 4	
PFT _{<i>n</i>}	2, 6	1, 2	

No modelo markoviano, a transição do estado L1 para o estado L2 da *i*ésima população, de *n* populações descritas, segue as seguintes condições:

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

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

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

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

	PFT1	PFT _{<i>i</i>}	PFT _{<i>n</i>}
PFT1	0,92	0,08	0
PFT _{<i>i</i>}	0,14	0,86	0
PFT _{<i>n</i>}	0,41	0,16	0,43

Por exemplo, a proporção da cobertura do PFT 1 que é mantida de L1 para L2 é 0,92, a taxa com que o PFT 1 ganha cobertura do PFT_{*i*} é de 0,14 e a taxa com que perde cobertura para esse mesmo PFT_{*i*} é 0,08. No método descrito por Orlóci *et al.* (1993) a soma de cada linha na matriz de transição é ajustada para 1. Isto faz com que o índice de biomassa total seja mantido constante em cada comunidade na série temporal modelada. Nesta técnica os autores assumem que as populações estão disputando os mesmos recursos. E que, qualquer ganho feito por uma população é sempre em detrimento das outras populações mesmo que algumas das outras também estejam ganhando terreno.

Com base na matriz **P** e no primeiro registro (L1) da série real, é gerada uma série markoviana:

	M1	M2	(...)
PFT ₁	11, 2	12	
PFT _{<i>i</i>}	3, 6	4, 4	
PFT _{<i>n</i>}	2, 6	1, 1	

Devido às séries observadas apresentarem intervalos de tempo diferentes entre o estado inicial e final, no modelo simulador a série escolhida é previamente ajustada, por interpolação, para a escala temporal que se está simulando. Após é calculada a série markoviana e os resultados aplicados sobre a célula da grade. Se o objetivo é simular passos diários da dinâmica da vegetação, então os dados da série são antes interpolados para o período de um dia. Ou seja, o modelo ajusta linearmente a composição da comunidade final da série observada, levando em conta o intervalo de tempo entre as duas observações da série, L1 e L2 no exemplo acima, e o intervalo ou passo que se deseja simular a cada interação. Somente após a interpolação o modelo calcula a matriz de transição e a aplica na célula alvo, como demonstrado acima e na Equação 1, gerando a série markoviana simulada.

Simulações

As simulações feitas neste trabalho procuraram examinar o comportamento do simulador em relação a intensidades de distúrbios contrastantes, comparando-os com os resultados observados e descritos em Sosinski *et al.* (em preparo, *capítulo 2*). Foram simuladas algumas das séries temporais (Figura 1), começando pelas séries excluídas do pastejo durante todo o período, considerando-se ou não, a posição no relevo. Após, em contraposição às séries excluídas, foram simuladas as séries do conjunto sempre expostas ao distúrbio. Tanto na simulação das séries excluídas como das séries sempre pastejadas verificou-se o efeito da presença de células vizinhas na grade de simulação. Para as séries excluídas verificou-se o efeito também do número de células vizinhas consideradas, e do número de células na grade de simulação.

Em todas as simulações foram utilizadas células de mesma área (0,04 m² de área) dos quadros utilizados nos levantamentos de campo, ou seja, células com 0,20 cm de lado. Foram utilizadas duas grades “Torus”. Uma com 144 células arranjadas em doze linhas por doze colunas, totalizando 5,76 m² de área simulada, e outra com 49 células arranjadas em sete linhas por sete colunas, totalizando 1,96 m² de área simulada. Em todas as simulações partiu-se de comunidades observadas para efeito de comparação e ajuste entre as trajetórias reais com as simuladas. As séries sempre pastejadas foram reinicializadas após cada período de pastejo, e com as excluídas foram feitas simulações para todo o período. Na disposição das células na grade inicial de simulação a ordem das comunidades observadas foi aleatorizada previamente, de forma que a estrutura espacial horizontal da grade fosse gerada ao acaso, portanto, diferente da dos dados observados. Como alternativa à disposição das células aleatória foram geradas grades homogeneizadas pela utilização de comunidade média em todas as células da grade. Esta forma de disposição das células foi utilizada nas simulações por posição no relevo ou para todas as comunidades. Quanto à resolução temporal, cada passo no tempo foi considerado igual a um dia. Com isto foi possível um melhor ajuste do tempo nas simulações das séries, pois essas apresentam intervalos de tempo diferentes em uma escala de dias (Figura 1).

Análise dos dados

Análise exploratória multivariada foi usada para identificar padrões nas trajetórias das comunidades observadas e simuladas descritas pelos PFTs. Para isso, as matrizes, com a performance média dos PFTs nas comunidades que compunham cada série, foram submetidas a método de ordenação. A ordenação permite identificar os principais componentes de variação dos dados multivariados e a sua representação gráfica permite visualizar variação da vegetação no tempo e espaço. Usando o aplicativo SYNCOSA (Pillar, 2005), os dados foram submetidos à ordenação pelo método de análise de coordenadas principais (PCoA), sendo a

dissimilaridade dos dados calculada, previamente, pela distância de corda. Nesta medida de semelhança está implícita uma padronização dos dados pela raiz quadrada da soma total de quadrados dentro de unidades amostrais (Podani, 2000), eliminando diferenças de performance total entre comunidades.

Resultados do modelo

Neste estudo os resultados foram limitados em mostrar a capacidade do modelo em reproduzir a dinâmica da vegetação sob intensidades de distúrbio contrastantes; sem exposição ou sempre expostas ao pastejo. Na Figura 2 estão representadas, no mesmo diagrama de dispersão, as trajetórias observadas (real) e simuladas das comunidades excluídas do pastejo, juntamente com os PFTs que descrevem essas comunidades. A vegetação parte de um estado com uma composição mais variada de PFTs (PFT 1, PFT 2, PFT 4) em direção a outro onde há a dominância de praticamente um único grupo (PFT 3). Isto pode ser interpretado como uma forte tendência à predictabilidade da vegetação quando suprimido o efeito do distúrbio. Ela passa de um estado caracterizado por maior heterogeneidade espacial para outro mais homogêneo, sugerindo que a exclusão do pastejo causa uma reordenação espacial. A mesma tendência pode ser observada tanto quando foram simuladas comunidades (células) com oito, seis ou quatro vizinhos, sugerindo que o número de vizinhos não altera a direção geral das trajetórias das comunidades da vegetação sob exclusão, mas altera a trajetória percorrida pelo sistema no espaço de ordenação (Figura 2). Observa-se que a taxa de mudança da composição de PFTs nas simulações com oito células vizinhas é mais semelhante com a da dinâmica real.

Quando foi simulada a dinâmica das comunidades excluídas do pastejo sem o efeito de vizinhos observou-se que o resultado apresentou a mesma tendência anterior. Pode-se observar no diagrama de dispersão da Figura 2 que a trajetória das comunidades simuladas é semelhante à das comunidades observadas, indicando que o estado da comunidade é,

provavelmente, o efeito mais forte na determinação da direcionalidade da trajetória das comunidades não expostas ao distúrbio. O efeito somente das comunidades vizinhas sobre as trajetórias não foi testado. Não haveria lógica em simular a trajetória de comunidades em que o próprio estado não é considerado. Assim, acredita-se que a diferença entre as trajetórias simuladas da Figura 2 seja suficiente para indicar o efeito dos vizinhos. Nos próximos resultados deste trabalho deram-se preferência às simulações da dinâmica da vegetação com grade de células sob influência de oito vizinhos.

A tendência de direcionalidade a um único PFT não foi verificada quando foram simuladas comunidades sempre expostas ao pastejo (Figura 3). As comunidades e seus descritores (PFT1, PFT2 e PFT4) se encontram mais dispersos ao longo dos eixos, diminuindo o percentual de explicação capturado pelo primeiro eixo. As trajetórias observadas nas comunidades pós-pastejo seguem na direção predominante de variação, de aumento na biomassa de PFT 3, exceto a segunda série (março a abril), que direciona-se de maneira quase oposta, para uma comunidade com maior abundância de PFT 1. Com relação às trajetórias das comunidades simuladas (Figura 3a), estas não reproduzem as respectivas trajetórias observadas. As três séries simuladas apontam para um decréscimo da presença de PFT 1 e aumento de PFT 2 e PFT 4, direcionando-se para baixo ao longo do eixo II de ordenação; o qual capturou melhor a explicação das trajetórias simuladas. Essas diferenças verificadas nos resultados das trajetórias observadas, e entre estas e as simuladas, salientam a imprevisibilidade do modelo com relação à dinâmica das comunidades sob pastejo, ao contrário das comunidades excluídas.

No resultado da simulação da dinâmica das comunidades sempre expostas ao pastejo sem a consideração de células vizinhas destacam-se as trajetórias das séries simuladas (Figura 3b), as quais tendem a se direcionar para a direita do eixo I de ordenação; concordando com os resultados observados para as séries excluídas. Nas três séries simuladas a composição

tendeu a aumentar no sentido de um aumento da abundância de PFT 3 e PFT 4, com decréscimo de PFT 1 e PFT 2. Este resultado sugere que a dinâmica da célula, desconsiderando a presença das células vizinhas, tende a ser semelhante ao de uma comunidade excluída. A comunidade muda no sentido de uma maior abundância de plantas mais eretas, típicas de exclusão. Ignorar as células vizinhas altera não só a direção como a taxa de mudança das trajetórias das comunidades, o que pode ser observado comparando o comprimento das trajetórias simuladas nas Figuras 3a e 3b.

Visando explorar a possibilidade de que os resultados sejam influenciados pela escala (número de células da grade) e/ou arranjo inicial das células (aleatorização da grade inicial) foram feitas as dez simulações de comunidades excluídas do pastejo (Figura 5). Para cada uma das cinco simulações em cada escala uma nova grade foi gerada ao acaso, resultando em uma nova trajetória. Estes resultados mostram que numa escala menor (49 células) as trajetórias foram menos semelhantes entre si e não apontaram para a mesma direção (Figura 4a). Ao contrário do que mostram os resultados numa escala maior (144), em que as trajetórias foram bastante próximas, e semelhantes à trajetória das comunidades observadas, sugerindo um efeito de escala nos resultados das simulações. Com relação a grade inicial, nota-se na Figura 4 que as comunidades médias iniciais foram bastante semelhantes, nas duas escalas, a exceção da comunidade “a” da escala menor (Figura 4a). Nesta ocorreu no processo de aleatorização da grade inicial a exclusão de uma comunidade com maior performance do PFT 1, ocasionando a diferença na comunidade média que se nota na comunidade “a1” da Figura 4a. Entretanto, apesar da diferença de composição inicial de tipos dessa comunidade para as outras, a dinâmica dessa foi mais semelhante à observada nos dados experimentais do que a da comunidade “e”, por exemplo.

Os resultados do modelo mostram que ele não só falha nas simulações sob pastejo como também nas simulações da dinâmica das comunidades excluídas por posição no relevo;

especialmente para topo e baixada (Figura 5). Nota-se nos resultados das simulações que a escala não mostrou efeito destacado sobre os resultados das simulações, e que, a trajetória das comunidades foi direcional e semelhante ao padrão já descrito para comunidades excluídas. Com relação à dinâmica real das comunidades excluídas por posição no relevo, esta foi diferente entre topo, encosta e baixada, sendo essa última a mais parecida com a tendência sob exclusão. Cabe ressaltar que a dinâmica das comunidades excluídas de topo e encosta foi baseada em apenas uma transecção para cada uma e a baixada em três. Assim, quando as simulações foram refeitas para posição no relevo com grade homogênea (média das comunidades da grade) os resultados mostram um desacordo dessas com as simulações feitas anteriormente e com os dados observados (Figura 6). Nota-se que as simulações com a grade composta pela mesma comunidade média em todas as células, simulando a dinâmica de uma vegetação horizontalmente homogênea, resultou em trajetórias mais ajustadas aos dados reais para topo, encosta e geral, do que para baixada. Nesta, assim como para o topo, as trajetórias se direcionaram para um tipo de vegetação com maior abundância do PFT 1. Salienta-se que tanto no topo como na baixada apenas uma transecção excluída do pastejo foi observada no experimento, e que estas transecções foram semelhantes em termos de composição de PFTs no início das simulações. Além disso, as trajetórias destas comunidades contrariaram a tendência de se direcionarem para uma comunidade típica de exclusão, como no caso das simulações com grade heterogênea para todas as posições no relevo (Figura 5). É importante ressaltar que o modelo simulador foi liberado para utilizar os dados das próprias transecções observadas na simulação da dinâmica da vegetação com grade homogênea. Porém, numa inspeção detalhada dos resultados do modelo (arquivos de saída de dados), esse utilizou as próprias transecções como regras poucas vezes (menos de dez dias) entre todas possíveis (268 dias).

Discussão

Na dinâmica observada as comunidades constata-se o que freqüentemente estudos de sucessão vêm demonstrando (Boldrini & Eggers, 1997): na escala deste estudo, a dinâmica da vegetação é caótica sob pastejo mas direcional e previsível quando excluída. Ao simularmos a dinâmica da vegetação, descrita por PFTs com modelo empírico espacialmente explícito foi possível reproduzir a dinâmica espaço temporal da vegetação excluída, mas não da pastejada.

Antes de considerar os resultados das simulações é necessário descrever a dinâmica observada na vegetação. Há uma óbvia semelhança entre as trajetórias simuladas com o reconhecido padrão de sucessão da vegetação campestre natural, nas comunidades excluídas do pastejo. Nelas as trajetórias simuladas e observadas evidenciam que os padrões da vegetação tendem para comunidades cuja composição é abundante em PFT 3, indicando que a exclusão do pastejo na vegetação direciona as comunidades no sentido da dominância de um tipo de planta único, muito semelhante ao tipo de planta que Sosinski & Pillar (2004) encontraram como resultado da maior disponibilidade de forragem aos animais. Naquele trabalho, os autores relacionaram um aumento da oferta de forragem com a maior abundância de um tipo graminóide maior, com maior comprimento e resistência da lâmina foliar ao tracionamento. É um grupo de plantas que aumenta sua freqüência com a diminuição na intensidade de pastejo, quando a competição passa a ser, principalmente, pelo espaço vertical, i.e., por luz (Tilman, 1988; Burke *et al.*, 1998).

Os mesmos resultados com comunidades excluídas indicam que no início do período de exclusão a vegetação natural foi caracterizada por comunidades com diferentes tipos funcionais (PFT 1, PFT 2 e PFT 4), provavelmente decorrentes da seletividade do animal. Essa heterogeneidade caracterizava a vegetação quando sob pastejo de baixa intensidade, ao qual ela estava sujeita antes do início do experimento. PFT 4 é formado por plantas de estrutura mais forte ou maiores, as quais, provavelmente, não foram selecionadas, ou afetadas,

pelo ato do pastejo. Por outro lado a ocorrência, também, de PFT 1 e PFT 2 caracterizou a presença de grupos de plantas típicos de área pastejada, cuja estratégia de ocupação do espaço horizontal é por meio do hábito prostrado. Assim, evitam a perda de biomassa aérea decorrente do pastejo e exploram o espaço horizontal na busca por nutrientes e luz (Díaz *et al.*, 1992; Briske, 1996). Resultados semelhantes em sítio próximo foram descritos por Boggiano (1995) ao estudar tipos de plantas preferidos pelos bovinos. Naquele estudo o autor relacionou atributos de plantas com a preferência dos animais em pastejo e encontrou que tipo de plantas com maior resistência da lâmina a tração eram rejeitados pelos bovinos.

Em contraposição ao determinismo detectado nas trajetórias das comunidades excluídas, nas comunidades sempre pastejadas evidencia-se uma imprevisibilidade na dinâmica vegetal e uma direcionalidade menos definida. Detecta-se assim que o efeito do animal pastador sobre a comunidade de plantas gera respostas imprevisíveis da vegetação (Bullock, 1996), pois essa apresenta mudanças na composição de PFTs em diferentes sentidos. Verifica-se que as trajetórias das comunidades observadas seguem direções diferentes após cada período de pastejo. Sugere-se que a direção da mudança observada na segunda série, diferente das demais, seja resultado mais da época de amostragem do que propriamente do efeito do animal, pois alguns quadros podem não ter sido efetivamente pastejados. Como o primeiro pastejo foi realizado no verão, época em que a vegetação da região normalmente sofre com eventuais estiagens (Bergamaschi & Guadagnin, 1990), o pastejo, provavelmente, acentuou o efeito da estação, especialmente nas áreas menos úmidas de topo e encosta. Assim favoreceu um tipo de planta mais adaptado a esta condição que, como se observa tende a um aumento na composição de PFT 1, com hábito rizomatoso e de menor resistência da lâmina a tensão. Vários estudos têm demonstrado que formas prostradas, meristemas protegidos, folhas pequenas e alto potencial para rebrote aumentam com a intensidade do pastejo (Díaz *et al.*, 1992; Landsberg *et al.*, 1999; McIntyre *et al.*, 1999). A

presença de órgãos de reservas subterrâneos e o rápido crescimento permitem às gramíneas evitar ou tolerar tanto as condições de semi-aridez como de pastejo (Coughenour, 1985).

Quanto aos resultados das simulações é interessante salientar que neste modelo simulador a matriz de transição é constante, pois é determinada para séries temporais de apenas dois estados, dados pelo início e fim de cada série observada na Figura 1. Porém, potencialmente há inúmeras matrizes (270) possíveis de serem utilizadas numa série, dependendo do intervalo de tempo escolhido para cada iteração do modelo e do período de tempo simulado. Neste trabalho foram sempre utilizados intervalos de tempo de um dia em séries de tempo variáveis de acordo com o tempo estipulado no trabalho de Sosinski *et al.* (em preparo; capítulo 2) detalhados na Figura 1. O uso do intervalo de tempo de um dia possibilitou a obtenção de séries com várias matrizes de transição diferentes em todos os períodos simulados, o que, acreditava-se, permitiria uma simulação mais realística e a inclusão, em versão futura do modelo, do efeito explícito do animal.

Outro aspecto importante de se ressaltar nos resultados é quanto à diferença de escala espacial em que os PFTs foram definidos no trabalho de Sosinski *et al.* (em preparo; capítulo 2), e modelados neste trabalho. Naquele os autores optaram por trabalhar com os cinco quadros da transecção agrupados definindo assim quatro PFTs, cuja composição das comunidades foi associada, principalmente, com a posição no relevo ao invés de exposição ao pastejo. Para o modelo utilizou-se a mesma definição dos PFTs agregados, porém, na escala dos quadros pequenos, a possível perda de informações pode não ter permitido uma modelagem mais detalhada. A opção pela definição dos PFTs para os quadros pequenos em Sosinski *et al.* (em preparo; capítulo 2) seria impraticável devido ao número elevado de tipos encontrados (24), e à baixa correlação destes com a diversidade de espécies do quadro, fator definidor da função objetiva da busca de PFTs ótimos.

Nas simulações das comunidades excluídas verifica-se que pequenas mudanças nas trajetórias entre as séries não alteraram a tendência geral do processo. Existe uma concordância entre as trajetórias simuladas e reais quanto ao processo observado. Sabe-se que séries markovianas podem ser constantes ou mudar ao longo do tempo, gerando uma cadeia markoviana estacionária ou dinâmica, respectivamente. Uma trajetória estacionária mantém-se direcionada ao mesmo “alvo” estável, enquanto uma trajetória dinâmica muda de direção constantemente, por mudanças significativas na matriz de transição (Anand & Orlóci, 1997). No caso das comunidades excluídas não se observa um processo completamente linear mas também não há mudanças bruscas das trajetórias, especialmente na maior escala, sugerindo a presença de um alvo móvel (Orlóci *et al.*, 2002). Para Lanzer & Pillar (2002) um processo direto na dinâmica da vegetação pode não corresponder necessariamente a um incremento linear na organização espacial da comunidade, mas a uma forte interação com as populações vizinhas.

Assim, sugere-se que o arranjo no espaço das comunidades seja o responsável pela discordância entre trajetórias reais e simuladas, e entre trajetórias simuladas de menor e maior escala (grade com 49 e 144 células, respectivamente). Tanto numa como na outra as trajetórias das comunidades simuladas e observadas partem de um mesmo conjunto de observações, só que com o arranjo espacial diferenciado. Para cada série simulada a ordem das comunidades na composição da grade inicial foi gerada ao acaso. Portanto, suprimiu-se o efeito espacial do animal, anterior ao início do experimento, sobre a vegetação causando uma homogeneização da cobertura vegetal. Nos resultados foram apresentadas as comunidades médias observadas e simuladas para os intervalos de cada série. A semelhança entre estados observados e simulados no início das trajetórias deve-se, portanto, ao fato de terem mesma composição, embora diferentes no arranjo espacial. Resultado semelhante foi relatado por Pausas (2003), estudando o efeito do padrão da vegetação, detectadas por análise de

autocorrelação espacial, em escala de paisagem. O autor observou que a dinâmica da vegetação Mediterrânea sob distúrbio variou com diferentes configurações espaciais iniciais, apresentando diferenças no resultado do padrão espacial e na cobertura de plantas. O padrão de distribuição e as características das plantas, mais do que do tipo delas, foram para Gassmann *et al.* (2000), os fatores que mais influenciaram positivamente a sua dominância.

Reconhecendo a importância do arranjo espacial, Lanzer & Pillar (2002) destacaram que modelos que simulem o padrão espacial, como CA, são úteis para o estudo das estratégias de ocupação do espaço das populações de planta. Eles salientam que modelos lineares são inadequados para explicar as interações espaciais, uma vez que o efeito dos vizinhos é, provavelmente, não linear. Neste estudo o número de vizinhos nas simulações (oito, quatro e seis) das comunidades excluídas não mostrou marcada diferença nas trajetórias. Porém, a ausência dos vizinhos manteve a mesma tendência da trajetória real, mas com menor intensidade na taxa de mudança da composição. Efeito semelhante foi verificado nas comunidades simuladas sempre pastejada sem a presença dos vizinhos: menor intensidade na taxa de mudança e proximidade na direção com as trajetórias reais da primeira e terceira série temporal. Já as simulações por posição no relevo com grades homogêneas, utilizando uma única comunidade média em todas as células, mostrou ajuste das trajetórias geral, encosta e topo aos dados reais; e que estas simulações, contrariando a tendência de se direcionarem para uma comunidade típica de exclusão, concordaram com as suas respectivas trajetórias reais. Simulações com grades homogêneas de comunidades médias geram trajetórias médias das comunidades simuladas, pois a média das médias dos vizinhos de cada célula é igual à célula alvo. Com isso, determinou-se uma dinâmica semelhante a das simulações sem vizinhos, ignorando-se a estrutura espacial. Naquelas simulações os cálculos da trajetória média foram feitos após a simulação, mas a estrutura da grade inicial era heterogênea. Assim, reforça-se a idéia de que a estrutura espacial afeta a dinâmica da vegetação, pois mesmas composições

com diferentes estruturas geram dinâmicas diferentes, assim como composições e estrutura espacial média podem gerar dinâmicas semelhantes.

Conclusão

O uso de PFTs que melhor descrevem a estrutura vertical e, principalmente, horizontal das comunidades vegetais, facilita a construção de modelos da dinâmica espacial explícita, tornando mais claras as definições de regras de vizinhanças. Além disso, o uso de dados empíricos num modelo generalista, que utiliza grupo de plantas e não de espécies, permite simular a dinâmica vegetal, ainda que limitados àquele conjunto de dados. Entretanto, as discordâncias entre os resultados observados e simulados das comunidades sob distúrbio requerem outros trabalhos. Modelos que investiguem a estrutura horizontal da vegetação devem ser estimulados, uma vez que o papel da estrutura vertical é relativamente bem compreendido (Marriott & Carrère, 1998).

Agradecimentos

À FAPERGS pela concessão das bolsas de doutorado ao primeiro autor; ao CNPq, pela concessão de bolsa de pesquisa a V. Pillar e apoio ao projeto. À CAPES pela concessão de bolsa de mestrado a C. Blanco. Somos gratos a Betina R. C. Santos pelo apoio nos trabalhos de campo.

Bibliografia

- Anand, M. and Orlóci, L., 1997. Chaotic dynamics in a multispecies community. *Environmental and Ecological Statistics*, 4: 337-344.
- Archer, S. and Smeins, F.E. 1991. Ecosystem-level processes. In: R.K. Heitschmidt and J.W. Stuth (Editors), *Grazing management: an ecological perspective*. Timber Press, Oregon, pp. 109-139.
- Baltzer, H., Braun, P.W., and Köhler, W., 1998. Cellular automata models for vegetation dynamics. *Ecological Modelling*, 107: 113-125.
- Bergamaschi, H. and Guadagnin, M. R., 1990 *Agroclima da Estação Experimental Agrônômica / UFRGS. Faculdade de Agronomia, Porto Alegre*, 41 pp.
- Boggiano, P.R., 1995. *Relações entre estrutura da vegetação e pastejo seletivo de bovinos em campo natural*. 1995. 159 pp. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Boldrini, I.I., 1993 *Dinâmica de vegetação de uma pastagem natural sob diferentes níveis de oferta de forragem e tipos de solos, Depressão Central, RS*. 1993. 262 pp. Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.

- Boldrini, I.I. and Eggers, L., 1997. Directionality of succession after grazing exclusion in grassland in the south of Brazil. *Coenoses*, 12: 63-66.
- Briske, D.D., 1996. Strategies of plant survival in grazed systems: a functional interpretation. In: J. Hodgson and A.W. Illius (Editors), *The ecology and management of grazing systems*. CAB International, Wallingford, pp. 37-67.
- Bullock, J.M., 1996. Plant competition and population dynamics. In: J. Hodgson and A.W. Illius (Editors), *The ecology and management of grazing systems*. CAB International, Wallingford, pp. 69-100.
- Burke, I.C., Lauenroth, W.K., Viton, M.A., Hook, P.B., Kelly, R.H., Epstein, H.E., Aguiar, M.R., Robles, M.D., Aguilera, M.O., Murphy, K.L., and Gill, A.R., 1998. Plant-Soil interactions in temperate grassland. *Biogeochemistry*, 42: 121-143.
- Colasanti, R.L. and Grime, J.P., 1993. Resource dynamics and vegetation process: a deterministic model using two-dimensional cellular automata. *Functional Ecology*, 7: 169-176.
- Coughenour, M.B., 1985. Graminoid responses to grazing by large herbivores: adaptations, exaptations, and interacting processes. *Annals Missouri Botany Garden*, 72: 852-863.
- Díaz, S., A. Acosta and Cabido, M., 1992. Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. *Journal of Vegetation Science*, 3: 689-696.
- Feagin, R.A., Wu, X.B., Smeins, F.E., Whisenant, S.G., and Grant, W.E., 2005. Individual versus community level processes and pattern formation in a model of sand dune plant succession. *Ecological Modelling*, 183: 435-449.
- Gassmann, F., Klötzli, F., and Walther, G.R., 2000. Simulation of observed types of dynamics of plants and plant communities. *Journal of Vegetation Science*, 11: 397-408.
- Green, D.G., 1989. Simulated effects of fire, dispersal and spatial pattern on competition within forest mosaics. *Vegetatio*, 82: 139-153.
- Ilachinski, A., 2001. *Cellular Automata: A Discrete Universe*. World Scientific Publishing, Singapore, 808 pp.
- Landsberg, J., Lavorel, S., and Stol, J., 1999. Grazing response groups among understorey plants in arid rangelands. *Journal of Vegetation Science*, 10: 683-696.
- Lanzer, A.T. and Pillar, V.D.P., 2002. Probabilistic cellular automaton: model and application to vegetation dynamics. *Community Ecology*, 3: 159-167.
- Marriott, C.A. and Carrère, P., 1998. Structure and dynamics of grazed vegetation. *Annales de Zootechnie*, 47: 359-369.
- McIntyre, S., Lavorel, S., Landsberg, J., and Forbes, T.D.A., 1999. Disturbance response in vegetation - towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science*, 10: 621-630.
- Mello, O.; Lemos, R C.; Abrão, P. V. R; Azolin, M. A. D.; Santos, M. da C. L. dos & Carvalho, A. P. de. 1966. Levantamento em série dos solos do Centro Agrônômico. *Revista da Faculdade de Agronomia e Veterinária da UFRGS, Porto Alegre*, 8(1/4):7-155, 1966.
- Molofsky, J. and Bever, J., 2004. A new kind of ecology? *BioScience*, 54: 1-7.
- Moreno, J.A., 1961. *Clima do Rio Grande do Sul*. Secretaria da Agricultura, Porto Alegre, 41 pp.

- Noble, I.R. and Gitay, H., 1996. A functional classification for predicting the dynamics of landscapes. *Journal of Vegetation Science*, 7: 329-336.
- Olf, H. and Ritchie, M.E., 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology and Evolution*, 13: 261-265.
- Orlóci, L., Anand, M., He X., 1993. Markov chain: A realistic model for temporal coenosere? *Biometric Praxim* 33: 7-26.
- Orlóci, L., Pillar, V.D.P., Anand, M., and Behling, H. 2002. Some interesting characteristics of vegetation process. *Community Ecology*, 3: 125-146.
- Pacala, S.W., 1998. Dynamics of plant communities. In: M.J. Crawley (Editor), *Plant Ecology*. Blackwell Science Ltd, Oxford, pp. 532-555.
- Pacala, S.W. and Levin, S.A., 1997. Biologically generated spatial and the coexistence of competing species. In: D. Tilman and P. Kareiva (Editors), *Spatial Ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press, New Jersey, pp. 204-232.
- Pausas, J.G., 2003. The effect of landscape pattern on Mediterranean vegetation dynamics: A modelling approach using functional types. *Journal of Vegetation Science*, 14: 365-374.
- Pillar, V. D. 2005. SYNCSA, software for character-based community analysis. v. 2.2.4. Departamento de Ecologia – UFRGS, Porto Alegre.
- Pillar, V.D. and Sosinski, E.E. (2003) An improved method for searching plant functional types by numerical analysis. *Journal of Vegetation Science*, 14, 323-332.
- Podani, J., 2000. Introduction to the exploration of multivariate biological data. Backhuys Publishers, Leiden, 407 pp.
- Senft, R.L., Coughenour, M.B., Bailey, D.W., Rittenhouse, L.R., Sala, O.E., and Swift, D.M., 1987. Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *BioScience*, 37: 789-799.
- Sosinski, E.E. and Pillar, V.D., 2004. Respostas de tipos funcionais de plantas à intensidade de pastejo em vegetação campestre. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 39: 1-9.
- Sosinski, E.E., Blanco, C.G., and Pillar, V.D., Padrões e diversidade de tipos funcionais em pastagem natural no sul do Brasil, (em preparo, *capítulo 2*).
- Stuth, J.W., 1991. Foraging Behavior. In: R.K. Heitschmidt and J.W. Stuth (Editors), *Grazing management: an ecological perspective*. Timber Press, Oregon, pp. 65-83.
- Tainton, N.M., Morris, C.D., and Hardy, M.B., 1996. Complexity and stability in grazing systems. In: J. Hodgson and A.W. Illius (Editors), *The ecology and management of grazing systems*. CAB International, Wallingford, pp. 275-299.
- Thornley, J.H.M., 2001. Modelling grassland ecosystems. In: *Proceedings of the XIX International Grassland Congress 2001*. Sidney, pp. 1029-1035.
- Tilman, D., 1988. *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton University Press, Princeton, 362 pp.
- Tilman, D., Lehman, C., and Kareiva, P., 1997. Population Dynamics in Spatial Habitats. In: D. Tilman and P. Kareiva (Editors), *Spatial Ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press, New Jersey, pp. 3-20.
- Wolfram, S., 1984. Cellular automata as models of complexity. *Nature*, 311: 419-424.
- Wolfram, S., 2002. *A New Kind of Science*. Wolfram Media, Champaign, 1197 pp.

Tabelas e figuras

Tabela 1. Tipos funcionais (PFTs) indicados pela análise das 160 transecções. Estados dos atributos são indicados pelo estado mais freqüente (**Pv**) ou pela média (**Ft**) nas populações pertencentes ao PFT definido na análise. Estados do atributo Pv estão em classes por ordem (**1** = estolonífera; **2** = rizomatosa; **3** = outro) e do atributo Ft estão em Newton/mm⁻².

Atributos do conjunto ótimo	Propagação vegetativa (Pv)	Força à tensão da lâmina foliar (Ft)
PFT 1	2	12
PFT 2	1	21
PFT 3	3	38
PFT 4	2	74

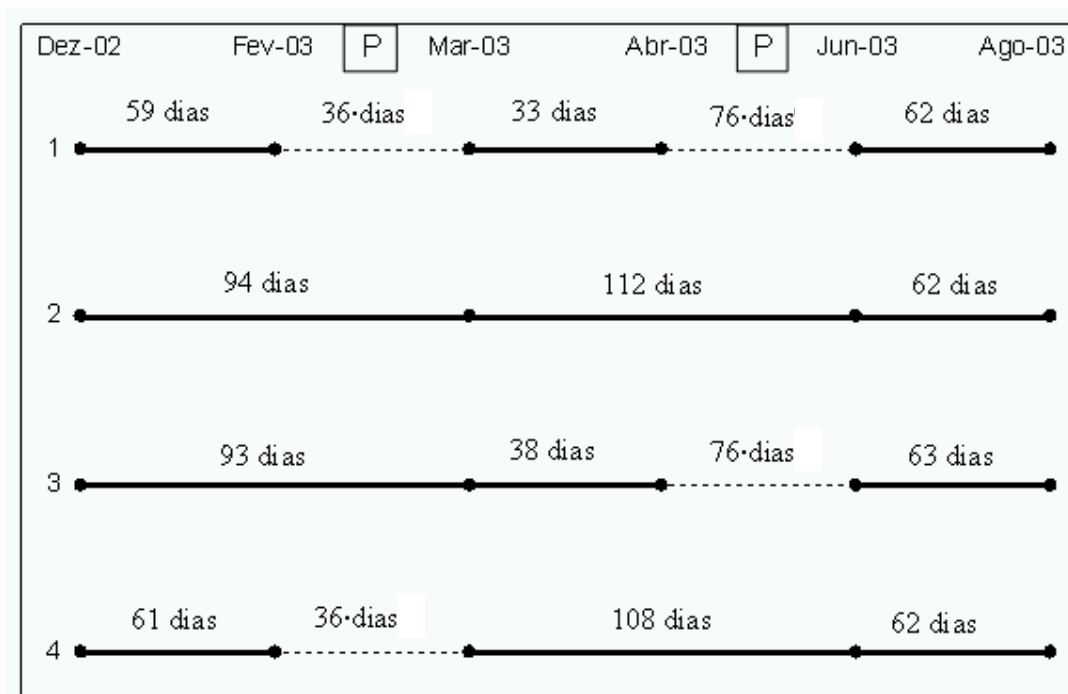


Figura 1. O esquema mostra o número de levantamentos (pontos no gráfico) realizados, bem como os meses em que estes ocorreram e o intervalo médio em dias entre eles. Estão representados os quatro tipos de tratamentos realizados, referentes a períodos diferenciados de exposição ao pastejo e exclusão: (1) transecções expostas aos dois períodos de pastejo; (2) transecções excluídas dos dois períodos de pastejo; (3) transecções expostas somente no segundo período de pastejo; (4) transecções expostas somente ao primeiro período de pastejo. As linhas inteiras representam exclusão do pastejo “P”. As linhas tracejadas representam um período de exposição ao distúrbio (17 e 11 dias respectivamente) mais um intervalo, após o pastejo, não considerado na amostragem.

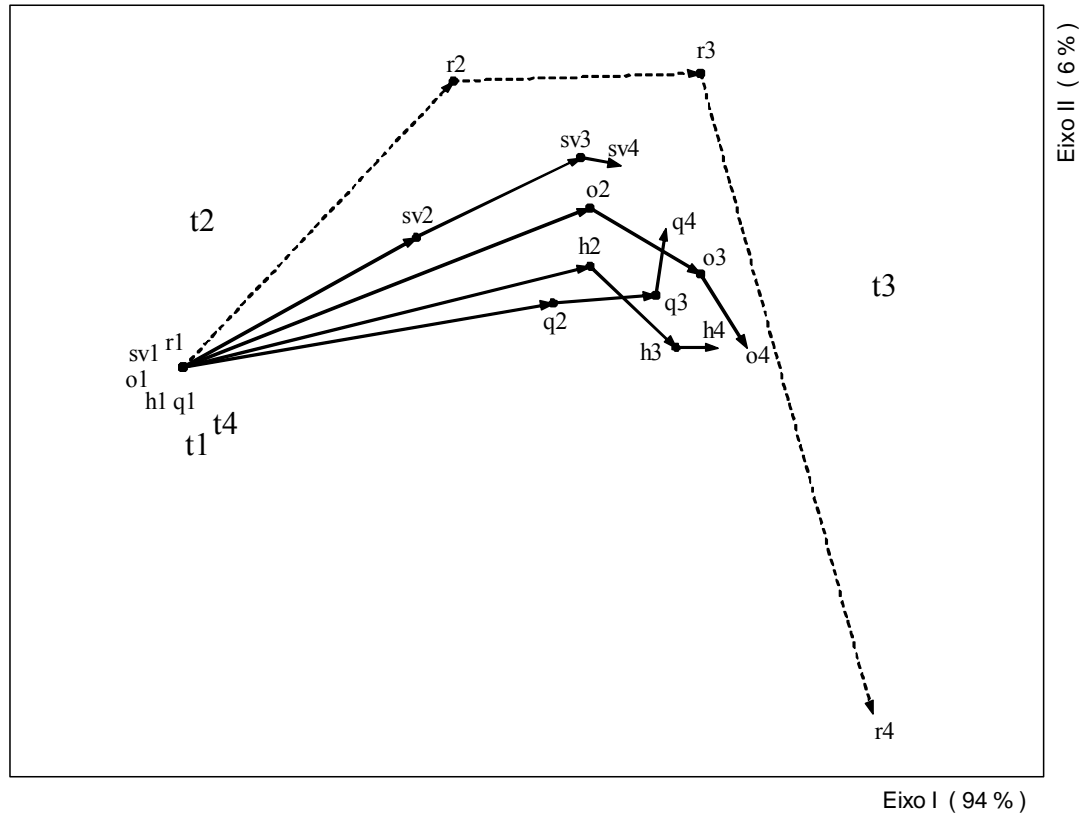


Figura 2. Análise de Coordenadas Principais de comunidades excluídas do pastejo, simuladas pelo modelo CA ou observadas. Comunidades são descritas por PFTs (**t1-t4**) definidos por propagação vegetativa (**Pv**) e força à tensão (**Ft**). Comunidades estão identificadas pela época do levantamento (**1.** dezembro; **2.** março; **3.** junho; **4.** agosto), número de células vizinhas na grade de simulação (**sv.** sem vizinhos; **o.** oito; **h.** seis; **q.** quatro) ou se são dados observados (**r.** setas tracejadas). As setas indicam a trajetória média das comunidades da grade. A simulações foram feitas considerando todo o período de avaliação.

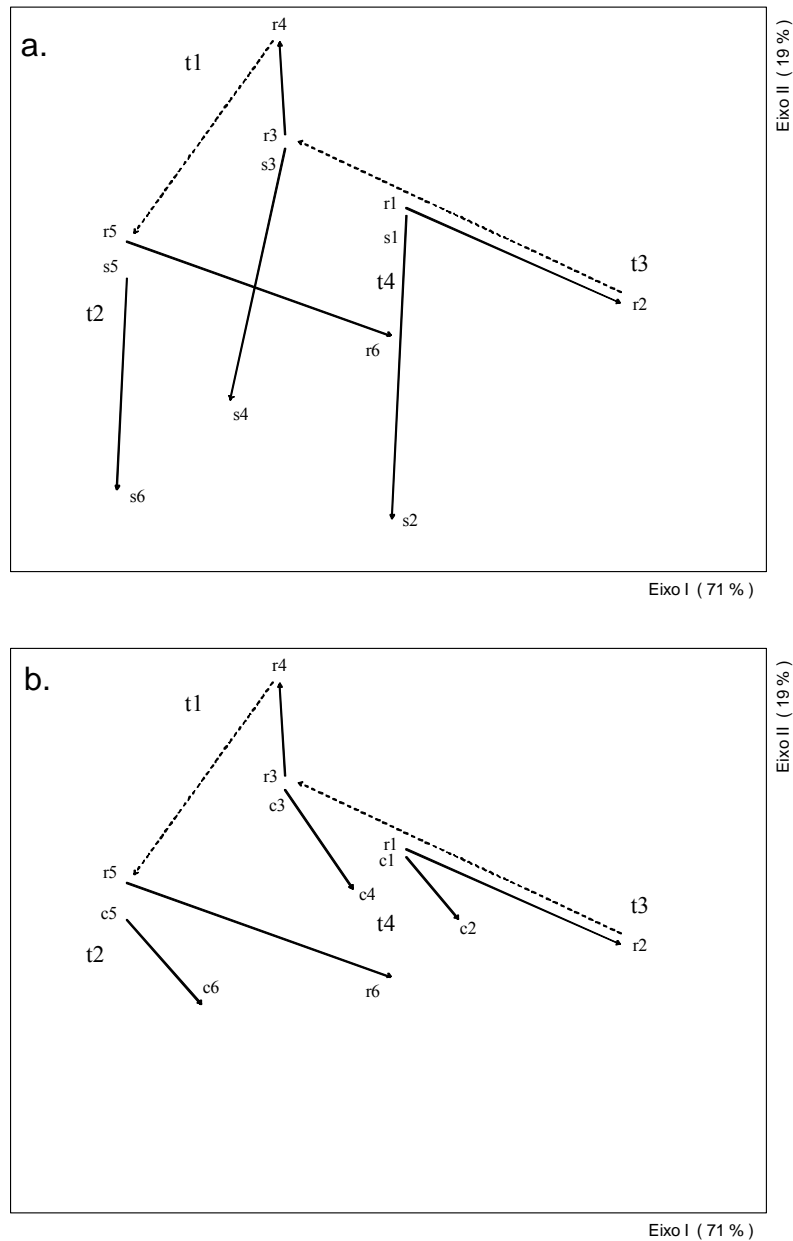


Figura 3. Análise de Coordenadas Principais de comunidades sempre pastejadas, simuladas pelo modelo CA ou observadas. Comunidades são descritas por PFTs (**t1-t4**) definidos por propagação vegetativa (**Pv**) e força à tensão (**Ft**). As comunidades estão identificadas pela época do levantamento (**1.** dezembro; **2.** fevereiro; **3.** março; **4.** abril; **5.** junho; **6.** agosto), e pelos dados de simulação (**s** ou **c**) ou dados observados (**r**, reais). Simulação realizada com 144 células (12 x 12) considerando as células vizinhas (**3a**), ou desconsiderando-as (**3b**). Três séries são definidas após pastejo (1-2, 3-4, 5-6). As setas cheias indicam a trajetória média das comunidades da grade e observadas, as tracejadas indicam a mudança de estado observada durante os pastejos.

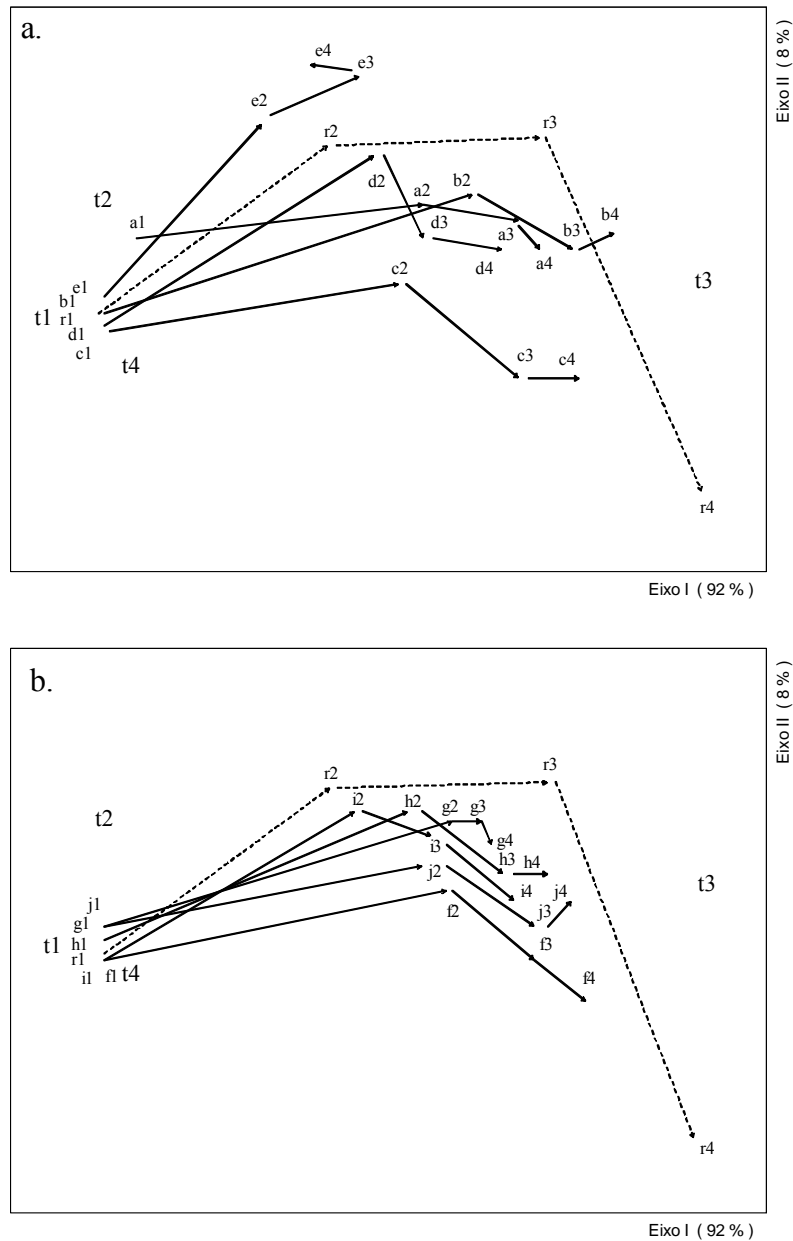


Figura 4. Análise de Coordenadas Principais de comunidades excluídas do pastejo, simuladas pelo modelo CA ou observadas. As comunidades são descritas por PFTs (**t1-t4**) definidos por propagação vegetativa (**Pv**) e força à tensão (**Ft**), e estão identificadas pela época do levantamento (**1.** dezembro; **2.** março; **3.** junho; **4.** agosto) e se são dados observados (**r.** setas tracejadas) ou simulados (**a, b, c, d, e, f, g, h, i, j**). Simulação realizada com grade de 49 células (7 x 7) (**4a**) e com 144 células (12 x 12) (**4b**). Três séries são definidas (1-2, 2-3, 3-4). As setas indicam a trajetória média das comunidades da grade ou observadas. A simulações foram feitas considerando todo o período de avaliação.

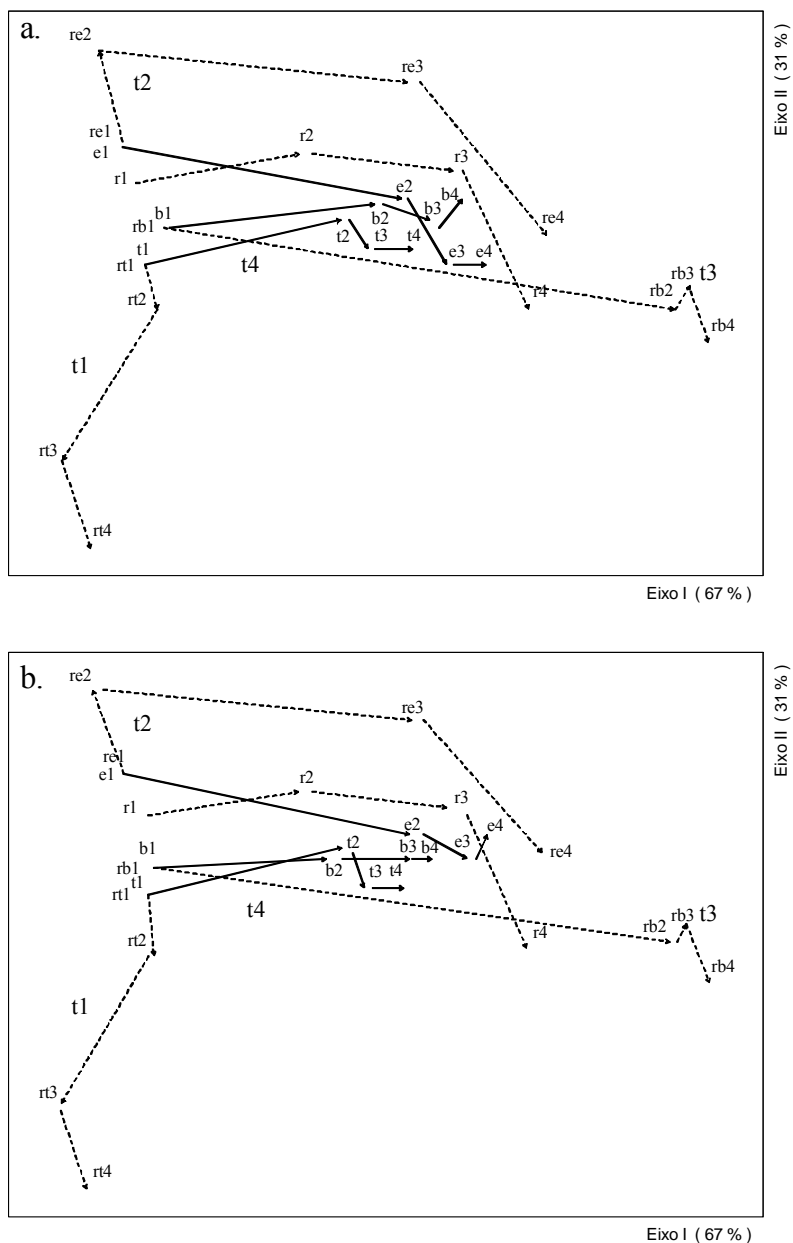


Figura 5. Análise de Coordenadas Principais de comunidades excluídas do pastejo, simuladas pelo modelo CA ou observadas. As comunidades são descritas por PFTs (**t1-t4**) definidos por propagação vegetativa (**Pv**) e força à tensão (**Ft**), e estão identificadas pela época do levantamento (**1.** dezembro; **2.** março; **3.** junho; **4.** agosto), posição no relevo (**b.** baixada; **e.** encosta; **t.** topo), e pelos dados observados médios (**r.** setas tracejadas) ou dados observados por posição no relevo (**rb.** baixada; **re.** encosta; **rt.** topo). Simulação realizada com grade de 49 células (7 x 7) (**5a**) e com 144 células (12 x 12) (**5b**). Três séries são definidas (1-2, 2-3, 3-4). As setas cheias indicam a trajetória média das comunidades da grade simuladas e setas tracejadas a das comunidades observadas. A simulações foram feitas considerando todo o período de avaliação.

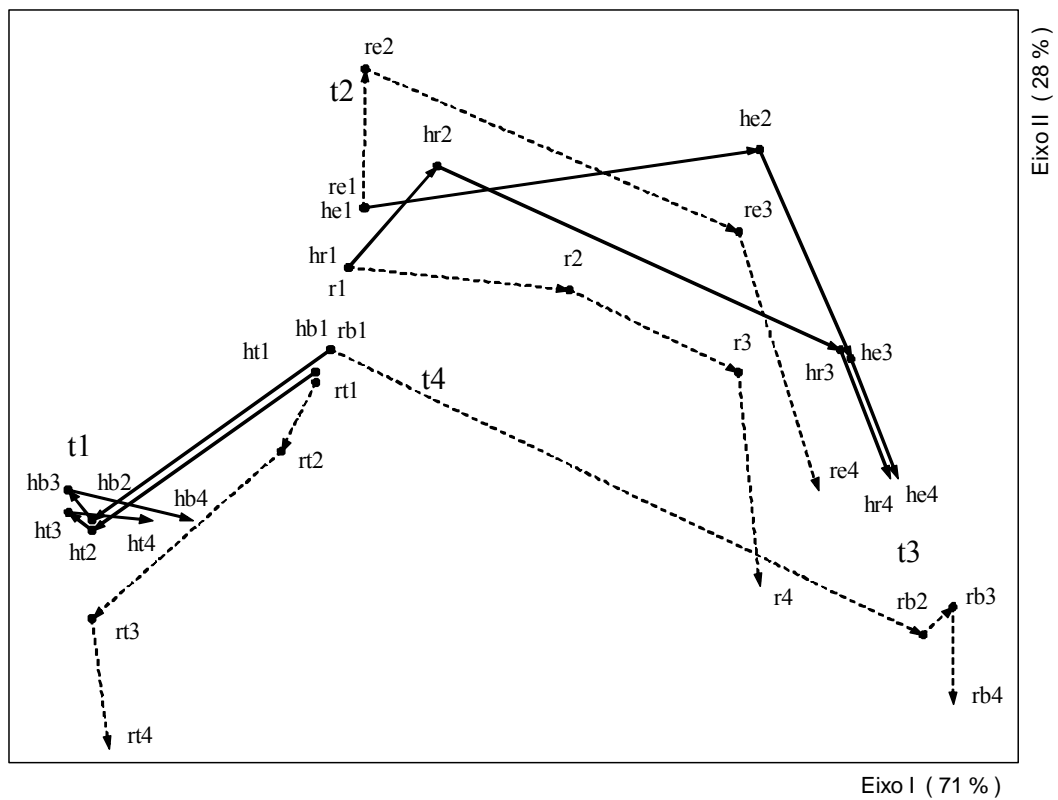


Figura 6. Análise de Coordenadas Principais de comunidades excluídas do pastejo, simuladas pelo modelo CA ou observadas. As comunidades são descritas por PFTs (**t1-t4**) definidos por propagação vegetativa (**Pv**) e força à tensão (**Ft**), e estão identificadas pela época do levantamento (**1.** dezembro; **2.** março; **3.** junho; **4.** agosto), posição no relevo (**b.** baixada; **e.** encosta; **t.** topo), e pelos dados observados médios (**r**) ou dados simulados por posição no relevo com grade inicial homogênea (**hr.** geral; **hb.** baixada; **he.** encosta; **ht.** topo). Simulação realizada com grade de 144 células (12 x 12). Três séries são definidas (1-2, 2-3, 3-4). As setas cheias indicam a trajetória média das comunidades da grade simuladas e setas tracejadas a das comunidades observadas. A simulações foram feitas considerando todo o período de avaliação.

4. Development of a functional approach in a grassland vegetation sub-model

com Pascal CARRÈRE², Frédérique LOUAULT² e Jean F. SOUSSANA²

Submetido ao periódico Pesquisa Agropecuária Brasileira.

² Institut National de la Recherche Agronomique (INRA) Unité d'Agronomie, 234 av. du Brezet, F-63100 Clermont-Ferrand, France

Abstract

To improve our understanding of grassland dynamics under different levels of utilization, a functional description of the vegetation was introduced in a deterministic model. The selected traits and their parametrization were based on the results of a long term experiment in which temperate grasslands were managed for 12 years with three levels of herbage use: high, medium and low. The integration of functional attributes of the community species within the model's parameters can be seen as a new step in the study of the grassland ecosystem. With this tool it is possible to decrease the number of interconnections in the system and consequently decrease the complexity. In this work a functional definition of three different grassland communities was introduced into a vegetation model. This was done by interchanging the model's parameters with the functional attributes of the communities. From the conceptual point of view, the sub-vegetation model works fine and it seems suitable to simulate the dynamic of grassland vegetation described by functional traits. The model fits experimental data well for high levels of utilization but was poorly adjusted at medium and low levels of herbage use. We believe this is due to a better simulation of green biomass fluxes than for senescence or reproductive fluxes. Some possible improvements of the model are discussed.

Key words: extensification, grassland vegetation, models, simulation, functional attributes vegetacional communities.

Abbreviations: J, Joule; MJ, Mega Joule.

Resumo

Para aumentar a nossa compreensão sobre a dinâmica da vegetação campestre sob diferentes níveis de utilização foi introduzido num modelo determinístico uma descrição funcional da vegetação. Os atributos funcionais escolhidos e suas parametrizações foram baseados em resultados de experimento de longo prazo, no qual pastagens temperadas foram manejadas por 12 anos com três níveis de utilização: alto, médio e baixo. A integração de atributos funcionais da comunidade vegetal nos parâmetros do modelo pode ser vista como um novo passo no estudo de ecossistemas pastoris. Com essa ferramenta é possível reduzir o número de interconexões no sistema e, conseqüentemente, diminuir sua complexidade. Neste trabalho uma definição funcional de três diferentes comunidades vegetais campestres foi introduzida num sub-modelo vegetal. Isso foi feito pelo intercâmbio de parâmetros do modelo com atributos funcionais da comunidade. Do ponto de vista conceitual, o sub-modelo vegetal funciona bem e parece adequado para simular a dinâmica da vegetação campestre descrita por atributos funcionais. O resultados do modelo mostram um bom ajuste destes aos dados experimentais para o alto nível de utilização mas não para o médio ou baixo nível de utilização de forragem. Nós acreditamos que isto se deva à melhor simulação dos fluxos de biomassa verde do que da senescência ou dos fluxos reprodutivos. Algumas possibilidades de melhorias do modelo são discutidas.

Palavras-chave: extensificação, vegetação campestre, modelos, simulação, atributos funcionais, comunidades vegetais.

Abreviações: J, Joule; MJ, Mega Joule.

Introduction

Grazing herbivores affect the structure and composition of the vegetation by changing the vertical and horizontal structure and quality of the vegetation, which in turn will affect the animal choices (Marriott & Carrère 1998). The community composition depends on how these factors affect the performances and competitive abilities of each individual into the population. Many species can coexist in nature because they have some attributes that interact with the environment to affect the demographic performances and competitive abilities. At the moment, all the mechanisms which regulate the plant abundance in a grazed plant community ecosystem are not understood (Bullock, 1996). The principal question is to identify and quantify the process that drives the plant communities in a system where the relationship between vegetation composition and grazing herbivores is dynamic in time and space (Taiton *et al.* 1996).

A grazed plant community consists of many populations coexisting in a meta-equilibrium with the abiotic and biotic conditions (Bullock, 1996). It underlies dynamic processes where the number of individual plants in a population varies in time and space because some new individuals grown-up and others die as a consequence of environmental variables or animal actions (Taiton *et al.* 1996). In the Campos of south Brazil, the herbivory effects on the functional diversity and its relationships with species diversity, as well as its effects on plant functional types (PFT) composition patterns, are not well known (Sosinski *et al.*, chapter 1). Keeping the species diversity should be the main goal of everyone dealing with natural ecosystems, because the processes occurring into these systems depend mainly on species composition (Hooper *et al.*, 2005). However, the utilization of the Campos ecosystems increase due to socioeconomic factors, may lead these systems to unsustainability (Jacques, 1993). Not knowing the main processes involved and the vegetation (flora) complexity (Boldrini, 1997) are the main factors leading to the lost of biodiversity and area

reduction of those natural grassland (Censo Agropecuario de 1995-1996, 1996). In natural and semi-natural European grassland vegetation, recent researches are focusing on the reduction of the intensity of grassland ecosystem utilization (Louault *et al.* 2005). The main preoccupations of these works have been with those areas that recently changed to a less intensive agricultural management. Some works are concerning the low levels of fertilizer application, others are focusing the impact of decreasing the stocking rate. Grasslands are complex ecological systems with many components interacting at different levels of organization, whose dynamics can be studied by models (Taiton *et al.*, 1996).

To solve the problem, we have developed a new approach, combining modelisation, and plant functional type approach. A simulation model has been developed to improve our understanding of the interplay between foraging behaviour and vegetation dynamics, focusing on the impact of grazing intensity and frequency on the vegetation response in relation to environmental conditions. This approach provides a simplified framework that allows to better understand grazing systems and to be able to simulate their complexity (Marriott & Carrère, 1998). Recently, a multidisciplinary research program was set up to model interactions between herbivores and vegetation in a perennial grassland ecosystem in order to better understand its dynamics and use (Carrère *et al.*, 2002, Baumont *et al.*, 2002). The aim of this program was to build a spatial multi-agent simulator capable of conducting a realistic representation of the management of permanent grassland vegetation under grazing regimes. It was conceived as a research tool to explore the animal behavior in large heterogeneous spaces. Broad functional responses based on well-demonstrated biological laws and long time developed theoretical frameworks were to be used to reach the target without creating a too complicated model (Pérochon *et al.*, 2001; Baumont *et al.*, 2002; Carrère *et al.*, 2002). The role of such a model could be to explore a large number of hypotheses in the spatio-temporal heterogeneity of plant-animal interactions (Marriott & Carrère 1998, Laca, 1999).

The use of non-phylogenetic classification of plants responding in similar ways to a given factor permits to complement the species-based classification with a more functional approach, facilitating the association of some plants characteristics with particular response to grazing, without the need to identify all the species (Landsberg *et al.* 1999). Also it can provide a picture that could be applied to different regional floras. Several studies have attempted to identify functional groups of species with similar ecological roles. These groups are called functional types and can be defined as grouping of plants with similar functions and sharing common biological characteristics (Díaz *et al.* 2001), i.e. groups of populations in which the responses may not necessarily be plastic, but as substitutions of certain populations by other populations with different traits, more adapted to the new conditions or with the same functional effects in the ecosystem. Recent studies are trying to identify linkages between species contribution to the ecosystem processes and the species responses to changes in environment (Lavorel & Garnier 2002). The functional classification could be seen as a new way to describe vegetation, used to simplify and improve the perception of the process by using the plants themselves as indicators (Pillar & Orlóci, 1993).

Louault *et al.* (2005) found marked differences in plant functional types composition after 12 years of contrasting experimental management in grassland. Three major PFTs of response in relation to the level of herbage use (cutting and grazing) characterized the differences between treatments. Two types co-dominated the high use plots and one type described the other treatments. In the high use treatment one type is competitive (fast growing), grazing tolerant and avoiding moderate grazing, while the other was assumed by the authors to be conservative and only avoiding moderate grazing. For the medium and low use treatments the characteristic plant type is competitive to light but with little grazing avoidance and no grazing tolerance.

The aim of this work is to integrate a functional description at the community level in a deterministic model simulating vegetation dynamic. A functional approach assumes that the plant species that develop in response to a given factor (e.g., herbage use efficiency, nutrient availability) display some converging traits, which in turn condition their performance in the community. The basic hypothesis is that the model can simulate different patterns of grassland vegetation response described by a functional approach (Carrère *et al.*, 2002, Carrère *et al.*, 2004). The work focuses particularly on the simulation of perennial grassland vegetation communities managed under three different levels of exploitation, described in Louault *et al.* (2005). We discuss how to integrate the traits description of each community in the model setup and its implications. We define the parameters in the grazing-vegetation model that can be used as links between the functional community description and the vegetation community described by traits and determine the level of agreement of the simulation outputs with the experimental data when using a functional approach.

Model description

The prototype has been implemented with a Linux system and GNU C++. The vegetation sub-model was built using an object-oriented analysis. At field scale, the spatial distribution of the vegetation is managed by an input file (MAP), which gives the position of different vegetation types (here called *faciès*) within the plot. Each vegetation type is associated with a cell. A simulation is driven by broad parameters specifying the plot size, the simulation duration and climatic conditions. More specific parameters define a *faciès*. The climatic conditions are given by environmental input file which permits the model to manage the time using a thermal calendar based on the sum of the average temperatures, which turns on or off the growth, flowering and senescence functions. These processes follow continuous functions, which are discrete in the sub-model using a daily iteration (Carrère *et al.* 2002).

The simulator was conceived as a spatial multi-agent model to be able to represent the different aspects of animal behaviour and the heterogeneity of the vegetation (Figure 1). The simulator is composed of three sub-models: vegetation, animal, and spatial (herd displacement) (Baumont *et al.*, 2002). It's important to say that the work was one step in the validation of the vegetation sub model and that we have simply used the model in the one-cell version, with simulated defoliations (see Appendix to read a complete models description).

Vegetation Sub-model

According to Pérochon *et al.* (2001) and Carrère *et al.* (2002), the vegetation sub-model simulates dynamics of biomass flows in the vegetation in relation to the defoliation performed by animals. The grassland plot is divided into elementary hexagonal cells of 0.1 m², which correspond to the size of a feeding station for sheep. The defoliation process is considered homogeneous within the cell. The size of a cell is a trade off between biological and modeling constraints, i.e., it has to be small to keep the homogeneity, but not too small to allow the modeling of a large area (e.g., up to ten hectares) avoiding an excessive number of cells. The use of a hexagonal cell facilitates the modeling of animal movements because the center of each cell is at equal distance of the center of the six adjacent cells.

The vegetation is described in each cell considering four compartments (Figure 1): green leaves and shoots (GV), dry leaves and shoots (DV), green stems and ears (GR) and dry stems and ears (DR). Each of the four compartments is defined by state variables (biomass and height), two qualitative variables (fiber content and digestibility) and two allometric functions representing the relationships between state variables (vertical distribution of the biomass, and specific leaf area which is the leaf area produced for each gram of biomass). Interactions between the four compartments are simulated by six functions which calculate the flow of biomass: one growth function, one reproductive function, two senescence functions, and two functions simulating abscission of dead tissues and their disappearance in

the litter. In the vegetation sub-model, time is managed using a thermal calendar, which determines activation or deactivation of these functions and therefore the vegetation development.

Only the above ground vegetation is simulated in the cell, soil activity is taken into account through a nutrition index representing soil fertility. The biomass produced in the GV compartment is then reallocated towards the three other compartments using reproductive (GV through GR) or senescence (GV through DV; GR through DR) functions. The biomass may be defoliated by an animal, by linking with the animal sub-module or by abscission of dead tissues, through a litter function not yet implemented. The spatial partition of the vegetation in the plot among the cells corresponds to the partition of the different plant community types. Each community types is associated with a cell and described by a set of parameter values used by the cell functions. A set of 43 parameters describing the vegetation and summarizing its properties defines a *faciès* (Table 1). The parameters will complete the six functions of the vegetation sub-model and will allow the model to simulate different plant community dynamics.

The growth of each cell is calculated in the GV compartment using three functions: the light dependent on radiation intensity function, temperature function and fertility function. The biomass produced in the GV is then distributed between GV, GR or DV compartments, using flowering or senescence functions. The flowering function is driven by temperature and depends on soil fertility. The senescence flux varies with the average daily temperature and also considers biomass losses through respiration and through the abscission of shoot litter. Outputs of the vegetation sub-model consist in the state and qualitative variables of each compartment and weighted averages of the compartments for each cell. These output data for the vegetation sub-model are inputs data for the animal sub-model (Figure 1).

Methods

The experimental data used for the parameterization of the model came from an experiment established in 1989 on permanent grassland located at Theix, (900 m a.s.l., Auvergne, France). It was a factorial field trial with two blocks and three levels of herbage use: one spring cut (high) and four (medium, high) or one (low) sheep grazing period. At each grazing period, 8 ewes per plot performed grazing until the grassland height in the plots H reached 5.5 to 6.5cm. There was no fertilization supply.

Since 1989, vegetation surveys were performed to observe the development of vegetation in the growing season. The proposal was to measure the biomass position and translocation all over the year. This work was done in all herbage uses at the same time before and after each treatment was conducted. We chose the data from 1998 because this was closest to year where the traits were measured (2000) and because the biomass partition sort data base was most complete for this year. Sampling was obtained within a 3.5 by 0.1 m sampling unit replicated three times in each herbage use and before each grazing or cutting treatment. The collected samples were sorted in green or dry leaves, ears, stems, etc. and were dried and weighted.

The experimental area has been described by Louault *et al.* (2005) as species-poor vegetation which was fully exploited by grazing and cutting with regular organic and inorganic fertilizer supply, before the experiment start in 1989. After 12 years (2000) of application of differential management a vegetation survey and species traits measurements were performed in each of the 6 plots, one month after the early spring grazing. Plant traits were measured on the most abundant species (i.e., those accounting for at least 85% of the vegetation biomass). Seventeen traits, including leaf traits, plant digestibility, plant height and phenology were evaluated with a method adapted from Weiher *et al.* (1999). The mean value for each trait was calculated at the community level for the three levels of herbage use, and

significant differences between treatments were found for most of the traits (Louault *et al.*, 2002). The results (Louault *et al.*, 2005) suggest the possibility to describe the three different degrees of herbage use according to the follow functional community approach:

H – high level of herbage use led the plant community to an increase in the abundance of short and early flowering plants with medium size lamina of low dry matter content.

L – low level of herbage use favored tall plants with medium date flowering and plants with medium size laminae of higher dry matter content when compared with H.

M – medium level of herbage use favored a mixed plant community composed of the two types already described above and a third type which is characterized by low height with early flowering an very small laminae of low dry matter content.

The environmental data corresponds to daily temperature and global radiation observations that were collected for the last 17 years by the meteorological station in St Gene Champanelle. The global radiation data was previous transformed from J. cm² to MJ cm² (PARi) using the formula $((X/100)*0.47)$. After that, mean values for 17 years for both variables were calculated.

Functional Parameters

Among the 43 parameters of the vegetation sub-model, some are predominantly functional and were considered as traits of the plant community, and some describe vegetation structure. Functional parameters are those that can be considered plant traits because they are related to some physiological or phenological aspect of the vegetation. In this first approach, parameters linked to the plasticity of the plant and their phenology and life cycles were considered. These parameters probably should best represent the adaptative responses of the communities to different disturbances or changes in aboveground biomass. Therefore, the parameters chosen are known to have an impact in the competitive abilities of the plants to the amount of light energy intercepted. The interception of light depends on the amount of dry

material and its distribution in space, which determines the quantity of leaves per unit of surface and its capacity for light interception. The light utilization efficiency is regulated for light conversion efficiency of the leaves and is controlled by the environment being dependent on radiation intensity, daily temperature and nutrition index. Based on this information the first parameters, plant traits in Table 2, are related to the life cycle of the plant community (earliness and duration of flowering) and to growth ability (SLA), and the second inform us about vegetation state at the beginning of the simulation (beginning of the year) and concern the quantity, quality and vertical distribution of the biomass. For 17 parameters, values are given at the community level for the three level of herbage use (Table 2), values of the remaining 26 staying the same for all three plant communities.

Simulation

Simulations were performed to describe the dynamics of the total biomass and of its four compartments for a one-year period, starting from the first of January. Input parameters describe plant communities under the three levels of herbage use. The environmental file corresponds to climatic (temperature, light) data of the year 1998 and the average of 17 years. A set of simulations was conducted including disturbance, i.e., biomass removal at each cutting or grazing event.

It is important to stress that the spatial aspect was not considered in the simulations. All the work with the prototype was done in a single cell. The use of more cells is reasonable when the animal is present; otherwise it does not matter since there is no interaction between cells in the model. Then, we suppress effectively the animal and spatial sub model in the presentation part.

The first simulations were done in order to analyze if the model works properly with the basic data prepared. The second set of simulations used the same files as above including the 1998 environmental file during a period of a year starting from 1 of January until the end

of December. They did not consider the management of the treatments because the idea in this simulation was to observe the profile of each *faciès* along the year, comparing them in terms of the differences of biomass production, without any impact of different managements. In each sequence, the starting biomass for all compartments and the number of days simulated were based on the experimental data. The profiles were observed to identify similarities between the simulation and the experimental data. The estimated data based in the simulations performed above were compared with the empirical data to observe the level of adjustment. Graphics with both of these data sets were elaborated in order to examine the fitness of simulated compared to the experimental data.

Results

Table 2 shows the parameters for the three *faciès* descriptions included in the input file (Carrere *et al.*, 2004). They correspond to the three levels of utilization in the experiment data, and the state variables total biomass and biomass of each compartment were chosen as model outputs for further analysis.

The first simulations of the prototype used as environmental variables the mean average of 17 years data. This simulation was performed to observe whether the adjustment of the experimental data described by the three experimental *faciès* had been coherent with the standard. The results profile (Figure 2) shows a reasonable behavior for all *faciès* along the year despite the larger amount of total biomass (W_{cell}) produced (around 900 g/m²) by the three experimental *faciès*. With the same basic *faciès* data, we tried to change the environmental data to see whether the results would keep coherence with the ones found using the 1998 environment data set. The results (Figure 3) show that the maximum W_{cell} produced by the four *faciès* in 1998 based data was lower than the other. Also the total biomass of the cell (W_{cell}) started to grow earlier compared to the average of 17 years data based simulation. We decided to work with the 1998 environmental data file.

After that, the focus was to observe the model output performance along the year looking for the dynamic of total biomass without management. The profiles of simulation (Figure 3) show that the W_{cell} for each *faciès* started at different levels (point 1) and decreased during the ending winter time until the beginning of the growing season. It could be observed that the *faciès* high start to grow first (day 45) followed by the others *faciès* (point 2). From this point the three curves showed a larger rate of biomass accumulation until they reach almost the same high-level plateau (point 3). For the last phase, the same pattern of biomass decreases could be observed in all *faciès*.

In Figure 4 (adapted from Carrere *et al.*, 2004), experimental data is being compared with estimated data in terms of total biomass of the cell (W_{cell}). It can be observed that at high and medium levels of exploitation, the model fit well with experimental data but not at low level of herbage use. At the low level of exploitation, the simulated data estimate higher values (400 to 800 g/m²) in comparison with experimental data (400 to 600 g/m²). For each treatment alone, it is possible to observe that the simulation estimated better for the lower values of the most intensive management than for the higher ones. This fact could be linked to the fact that the model had problems to simulate the compartments W_{dv} and W_r (Figure 5). In these compartments, the model output showed a bad agreement with the experimental data, especially for the lower level of exploitation. However, in the green vegetative compartment (W_{gv}), the simulation data fit well with the experimental data at high and medium levels of exploitation, and performed not too badly in the most extensive treatment.

Discussion

The simulations performed with the three community description based on the functional traits showed that the sub-vegetation model estimated correctly the dynamics of the vegetation. The model showed reasonable responses to the environmental variables, climate and fertility, performing a coherent profile for all *faciès* during the year. In the profile of the

simulation without management, it can be observed that the vegetation followed the classical profile described in Lemaire & Chapman (1996). The biomass started from a lower level (point 1), in winter, and at the start of the warm season (point 2). The biomass grows until reaching an adequate plateau of total biomass production (point 3). After that, it begins to decrease according to the senescent rules (point 4).

It can be observed that at the beginning of the simulation, the higher amount of biomass in the *faciès* L and M when compared to H is due to the accumulation of the dry and reproductive compartments, in accordance with the experimental data and the observations in Louault *et al.* (2005). Nearly 55% and 36% of the Wcell of *faciès* L is given by the Wdv and Wr compartments, respectively, and the same proportion is found for the M *faciès*. From Louault *et al.* (2005) the experimental treatments of low herbage utilization lead to an increase in plant height with a significant correlation to later maturity. Nevertheless, the opposite was described for the *faciès* H where 66% of the total biomass was given by the Wgv compartment.

However, at the start of the growing season (point 2) it can be observed that the *faciès* H response was faster in terms of total biomass production than that of the others. The small proportion of senescent material from the last year in the well used treatments allowed for a net accumulation of herbage equals to the net assimilation rate of the canopy (Lemaire & Chapman, 1996). At this early stage of regrowth, there is little death of leaf material in H treatments, in contrast to the M and L treatments, where a high increase of death tissue can be observed. Yet, according to the same authors, the regrowth in highly used plots increases the leaf area index (IAF) by increasing leaf size and appearance, which improves the light interception and gross photosynthesis. This can be translated into the model by *faciès* parameters linked to the biomass production (SLA, γ min, and γ max) or the canopy structure (ρ gv, gr, dv, dr) of the community. In fact, these characteristics are attributes of the species

interacting with the environmental to affect the demographic performances and competitive abilities of the plants (Bullock, 1996).

Referring to what has been discussed above, the net herbage accumulation rate will be at its maximum until the rate of senescent material equalizes it or the reproduction phase starts (Lemaire & Chapman 1996). At this part of the simulation, other important traits related to the phenology and life cycle of the plants (ST2 and ST3) will affect the competitive abilities of the *faciès*. The reproductive activation (ST2) attribute is a response to the start of the translocation of biomass produced in the W_r compartment, changing the pattern of the net accumulation rate and the reproductive deactivation (ST3) for the duration of this period. It is later and longer in the L *Faciès* because maturity is reached later in tall plants than in short plants (Louault *et al.* 2005).

In contrast with this first phase of the process, all the *faciès* showed the same dynamics of biomass production in the second part of the year. After a period of strong net accumulation in the spring the *faciès* likely equated in their rate of production and percentage of dead tissues (point 3). These results suggest a good adjustment of the model to the limit of production given by the environmental variables (climate and fertility). They are translated into the model by the parameter INcell, which has been considered as sensitive to small changes and capable of developing a strong growing of the reproduction organs by Pissavy (2002).

Therefore, it can be observed in the simulation results that the dynamics of each *faciès* are consequence of a different structure of the community, determined by its level of exploitation, i.e., by spatial and temporal heterogeneity of grazing (Laca, 1999). However, grazing or any kind of heterogeneous disturbance is not part of the model yet. While the temporal component should be further developed in the model, the spatial heterogeneity of the grassland vegetation is summarized in each *faciès* which represent a “functional” community

description. The *faciès* reduce the spatial heterogeneity of the communities by means of the averages of the functional attributes of the plant community in homogeneous cells.

The traits of the plants in a community interact with the factors, altering the individual plants ability to compete. This ability is altered by the presence of the animal increasing the number of different species by increasing the complexity of the system. Models are used to represent this complexity in a simpler manner. The sub-vegetation model was used to simulate grassland vegetation dynamic under three different levels of herbage use by grazers. These three communities were described by aggregates of traits involved in the response of the community to the level of use. These descriptions were introduced into the model concept by the *faciès* definition. Each *faciès* was related to a different community by defining their parameters according to the respective values of the community's traits. A correct simulation of the grassland vegetation dynamics described by functional traits was achieved by the sub-vegetation model. The model simulates well the dynamics of the different *faciès*, but performed better in the simulation of the growing flux than in phenology or the senescent flux. The structural aspect of the vegetation still is not being simulated well, especially in plots under low utilization and showing high spatial heterogeneity. The model needs to be improved to account for the complexity of the grazing system.

According to Carrère *et al.* (2004), we suggest that the lack of agreement between observed and simulated results is due to a poor estimation of senescence and abscission fluxes. The largest discrepancies were shown for the winter period under high herbage use treatment. Under medium and low treatments, the large amounts of biomass were for long regrowth periods without disturbance, during which the tissues become old and start their senescence.

Moreover, under high level of herbage use, the structure of the sward is more homogeneous than under low level of exploitation (Parsons *et al.*, 2000). Carrère *et al.*,

(2004) suggest that the discrepancies registered in our study partly arose because the errors of prediction were lower for a homogeneous structure than for a heterogeneous structure. They propose to improve the model using a stochastic and spatial approach, specifically combining plant and animal models.

Conclusion

According to the changes of trait values observed in the vegetation at different levels of herbage use, the modification of the values of few parameters of the growth model (designated as traits), enable us to simulate contrasted biomass dynamics. Increases in the prediction performance of the model could be achieved through a better description of senescence mechanisms, and also by integrating a spatial approach.

Acknowledgements

We are grateful to Valério Pillar for comments and discussion. Enio Sosinski received a CAPES (Brazil) PhD grant through a cooperation between the CAPES (Brazil) and COFECUB (France). This work was supported by “INRA-AIP pâturage”, FNADT.

Bibliography

- BAUMONT, R.; DUMONT, B.; CARRÈRE, P.; PÉROCHON, L.; MAZEL, C.; FORCE, C.; PRACHE, S.; LOUAULT, F.; SOUSSANA, J.F.; HILL, D.; PETIT, M. Développement d'un modèle multi-agents spatialisé d'un troupeau de ruminants pâturant une prairie hétérogène. **Recent Recherché Ruminants**, v.9, p.69-72, 2002.
- BOLDRINI, I.I. Campos do Rio Grande do Sul: caracterização fisionômica e problemática ocupacional. Porto Alegre: Instituto de Biociências. 39p. **Boletim do Instituto de Biociências**, 56, 1997.
- BULLOCK, J. M. Plant Competition and Population Dynamics. In: HODGSON, J.; ILLIUS, A. W. (Ed.). **The ecology and management of grazing systems**. Wallingford: CAB International, 1996. p.69-100.
- CARRÈRE, P.; FORCE, C.; SOUSSANA, J.F.; LOUAULT, F.; DUMONT, B.; BAUMONT, R. Design of a spatial model of a perennial grassland grazed by a herd of ruminants: the vegetation sub-model. **Grassland Science in Europe**, v.7, p.282-283, 2002.
- CARRÈRE, P.; SOSINSKI Jr., E.E.; LOUAULT, F.; SOUSSANA, J.F. Validation of a model simulating grassland vegetation dynamics using plant traits measured along a gradient of disturbance. **Grassland Science in Europe**, v.9, p.784-786, 2004.
- CENSO AGROPECUÁRIO DE 1995 – 1996: Rio Grande do Sul. Disponível em: <http://www.ibge.gov.br/ibge/estatistica/agropecuaria/censoagro/43/utiliza.shtm> Acesso em agosto de 2002.

- DIAZ, S.; NOYMEIR, I.; CABIDO, M. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? **Journal of Applied Ecology**, v.38, p.497-508, 2001.
- HOOPER, D.U., CHAPIN III, F.S., EWEL, J.J., HECTOR, A., INCHAUSTI, P., LAVOREL, S., LAWTON, J.H., LODGE, D.M., LOREAU, M., NAEEM, S., SCHMID, B., SETÄLÄ, H., SYMSTAD, A.J., VANDERMEER, J. & WARDLE, D.A. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. **Ecological Monographs**, v.75, p.3-35, 2005.
- JACQUES, A. V. A. Melhoramento de pastagens naturais. Introdução de espécies de estação fria. In: **Campo nativo: melhoramento e manejo**. Porto Alegre. Federação dos Clubes de Integração e Trocas de Experiências. 1993. p.24-31.
- LACA, E. A. Modeling Spatial Aspects of Plant-Animal Interactions. In: LEMAIRE, G.; HODGSON, J.; de MORAES, A.; NABINGER, C.; CARVALHO, P. C. de F. (Ed.). **Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology**. Wallingford: CAB International, 2000. p.209-231.
- LANDSBERG, J.; LAVOREL, S.; STOL, J. Grazing response groups among under storey plants in arid rangelands. Not submitted, 1999. 65p.
- LAVOREL, S.; GARNIER, E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. **Functional Ecology**, v.16, p.545-556, 2002.
- LEMAIRE, G.; CHAPMAN, D. Tissues Flows in Grazed Plant Communities. In: HODGSON, J.; ILLIUS, A. W. (Ed.). **The ecology and management of grazing systems**. Wallingford: CAB International, 1996. p.3-36.
- LOUAULT F.; SOUSSANA J.F.; PERRODIN, M. Long term effect of a reduce herbage use in a semi-natural grassland. **Grassland Science in Europe**, v.7 p.338-339, 2002.
- LOUAULT, F.; PILLAR, V.D.; AUFRÈRE, J.; GARNIER, E.; SOUSSANA, J.F. 2005. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. **Journal of Vegetation Science**, v.16, p.151-160.
- MARRIOTT, C.A.; CARRÈRE, P. Structure and dynamics of grazed vegetation. **Annales Zootechnie.**, v.47, p.359-369, 1998.
- PARSONS A.J.; CARRÈRE P.; SCHWINNING S. Dynamics of heterogeneity in a grazed sward. In: LEMAIRE, G.; HODGSON, J.; de MORAES, A.; NABINGER, C.; CARVALHO, P. C. de F. (Ed.). **Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology**. Wallingford: CAB International, 2000. p.289-316.
- PÉROCHON, L.; CARRÈRE, P.; BAUMONT, R.; DUMONT, B.; MAZEL, C.; FORCE, C.; HILL, D.; D'HOOR, P.; LOUAULT, F.; PRACHE, S.; SOUSSANA, J.F.; PETIT, M. Design of a spatial multi-agent model of a perennial grassland ecosystem grazed by a herd of ruminants. In: GIAMBIASI, N.; FRYDMAN, C. (Ed.). **Simulation in Industry' 2001**. Marseille, 13th European Simulation Symposium, 2001. p509-513.
- PILLAR, V. D.; ORLÓCI, L. **Character-based community analysis**: theory and application program. The Hague: SPB Academic, 1993. 270p. (Ecological Computations Series, 5).
- PISSAVY, C. **Analyse de la sensibilité du module végétation d'un modèle spatial de l'interaction prairie troupeau**. Clermont-Ferrand: INRA, 2002. 18p. (Stage report).

- TAINTON, N.M.; MORRIS, C.D.; HARDY, M.B. Complexity and stability in grazing systems. In: HODGSON, J.; ILLIUS, A. W. (Ed.). **The ecology and management of grazing systems**. Wallingford: CAB International, 1996. p.275-299.
- WEIHER, E.; VAN DER WERF, A.; THOMPSON, K.; RODERICK, M.; GARNIER, E.; ERIKSSON, O. Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. **Journal Vegetation Science**, v.10, p.609-620, 1999.

Tables and figures

Table 1: The 43 parameters used by the model to describe the vegetation type (*faciès*).

Name of the Parameter	Unit	Description of parameters
T1	°C	Growing activation temperature
T4	°C	Growing deactivation temperature
ST2	°C _j	Reproductive activation temperature
ST3	°C _j	Reproductive deactivation temperature
INcell	-	Cell nutrition index
Wcell	g MS / m ²	Total cell biomass
Hcell	m	Total cell height
NDFcell	g MS / kg	Neutral detergent fiber total cell
DNDFcell	-	Neutral detergent fiber digestibility total cell
Wgv; Wgr; Wdv; Wdr	g MS / m ²	Biomass of each compartment
a PAR	-	Velocity of light conversion efficiency decline
Tb1	°C	Photosynthesis launch temperature
Tb2	°C	Ending linear light utilization efficiency temperature
Tb3	°C	Limit decrease light conversion temperature
BT	-	Slope of the light conversion function
b IN	-	Nutrition index effect value
SLA	m ² / kg MS	Specific leaf area
r gv; r gr; r dv; r dr	g MS / m ³	Volumetric mass of each compartment
NDFgv;NDFgr;NDFdv;NDFdr	g MS / kg	Neutral detergent fiber of each compartment
DNDFgv;DNDFgr;DNDFdv;DNDFdr	-	Digestibility neutral detergent of each compartment
g min	-	Minimal percentage of leaves in Wgv
g max	-	Maximal percentage of leaves in Wgv
a IN	-	Nutrition index function value at the edge IN zero
NDF ST2	g MS / kg	NDF value in the gr compartment on ST2 temperature
NDF RV max	g MS / kg	NDF value in the gr compartment after ST3 limit
DNDF ST min	-	DNDF in gr compartment after ST3 limit
DNDF ST2	-	DNDF in gr compartment on ST2
K dv; Kdr	/ °C _j	Senescence coefficient of the two dry compartments
Kl dv; Kl dr	-	Abscission coefficient of the two dry compartments

Table 2: Values of parameters of the growth model for the three plant communities under the three levels of herbage use (High, Medium and Low). Adapted from Carrere *et al.* (2004).

Parameters (units)	High	Medium	Low
Plant traits			
Specific leaf area (m ² / kg DM)	0.0297	0.0298	0.0247
Reproductive activation (day degree, °C)	883	992	1180
Reproductive de-activation (day degree)	1274	1443	1833
Vegetation State			
Height (1) (m)	0.043	0.128	0.088
Biomass (2) (g DM / m ²)	T gv dv gr dr 56 37 0 14 5	T gv dv gr dr 345 46 0 134 165	T gv dv gr dr 438 40 0 242 157
Volumetric mass (2) (g DM / m ³)	gv dv gr dr 926 291 253 207	gv dv gr dr 732 192 1269 1002	gv dv gr dr 404 72 2979 1652
Neutral detergent fiber (1) (g DM / kg)	617	736	723
Neutral detergent fiber digestibility (1) (%)	62	46	45
Minimal % of leaves in biomass of gv	68	33	55
Maximal % of leaves in biomass of gv	72	77	67

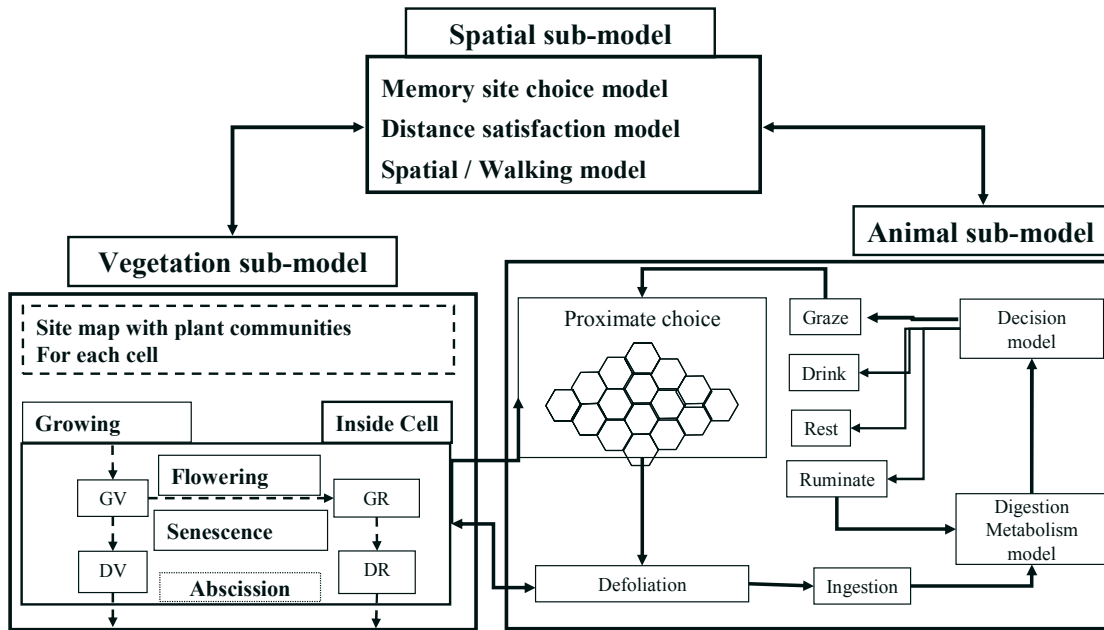


Figure 1. Simplified representation of the simulator with the three sub-models and their inter-connections. The abbreviations GV, GR, DS and DR means green vegetative, green reproductive, dry vegetative and dry reproductive compartments, respectively. From Carrère *et al.* (2002).

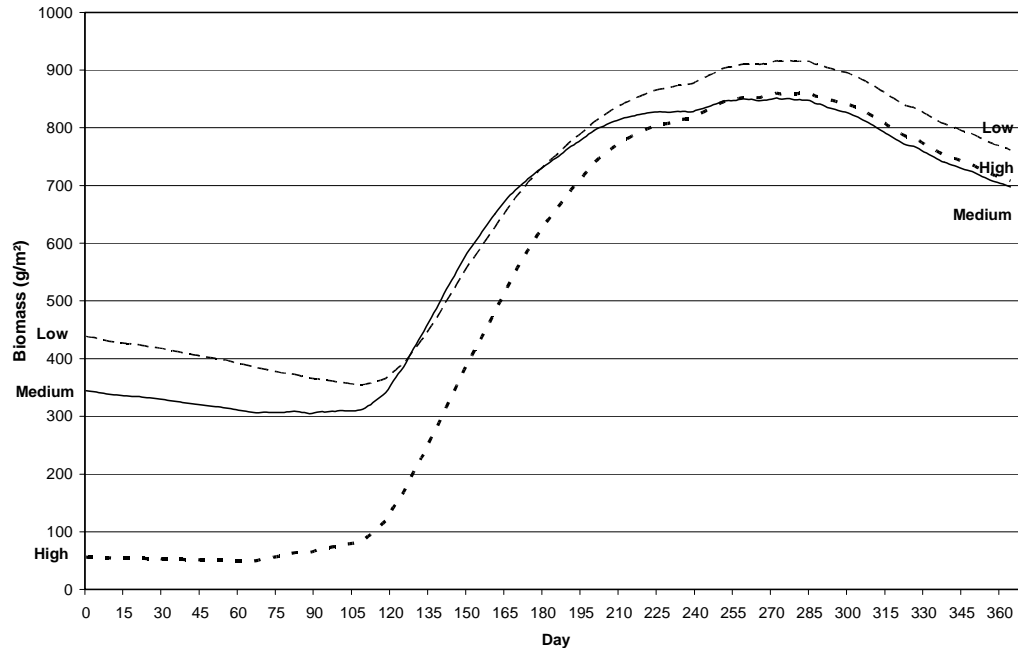


Figure 2. Profiles of W cell compartment for all faciès using the average of 17 years environmental data file.

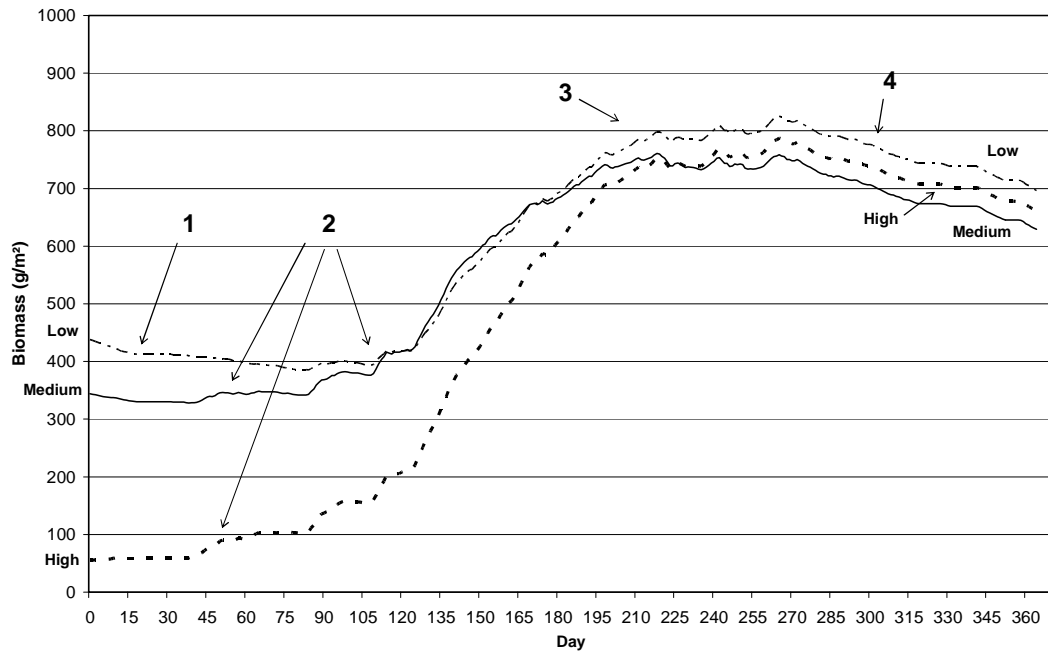


Figure 3. Profiles of **W cell** compartment for all faciès using the environmental data file of 1998. The numbers (1, 2, 3 e 4) indicated important aspects of the profiles and are described in the text.

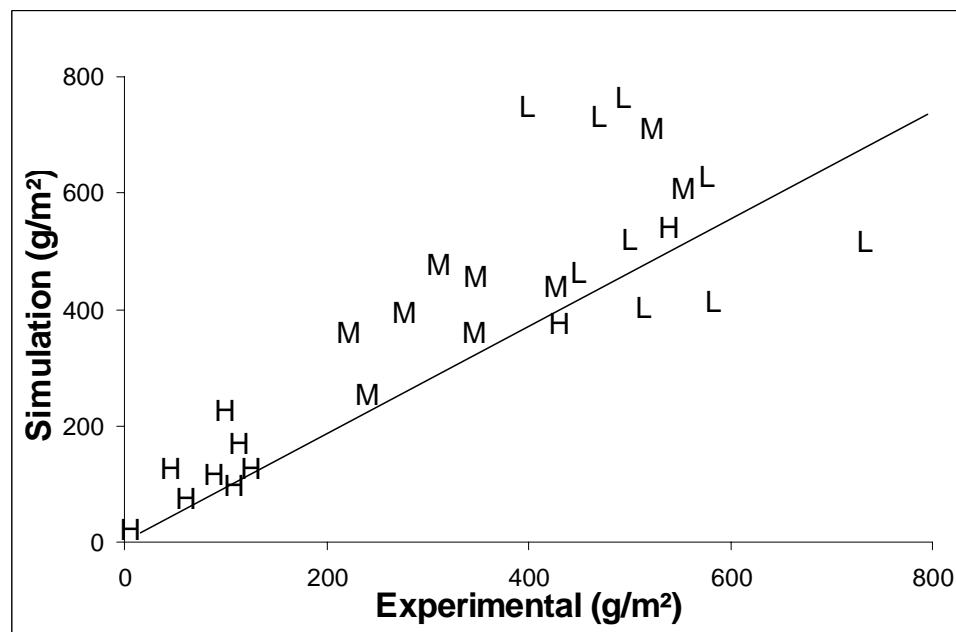


Figure 4. The experimental versus the simulated Wcell (g/m^2) for the three treatments (**H**, high; **M**, medium; **L**, low) considering the management. The diagonal line indicate the point where the estimated is equal to the experimental data. Adapted from Carrere *et al.* (2004).

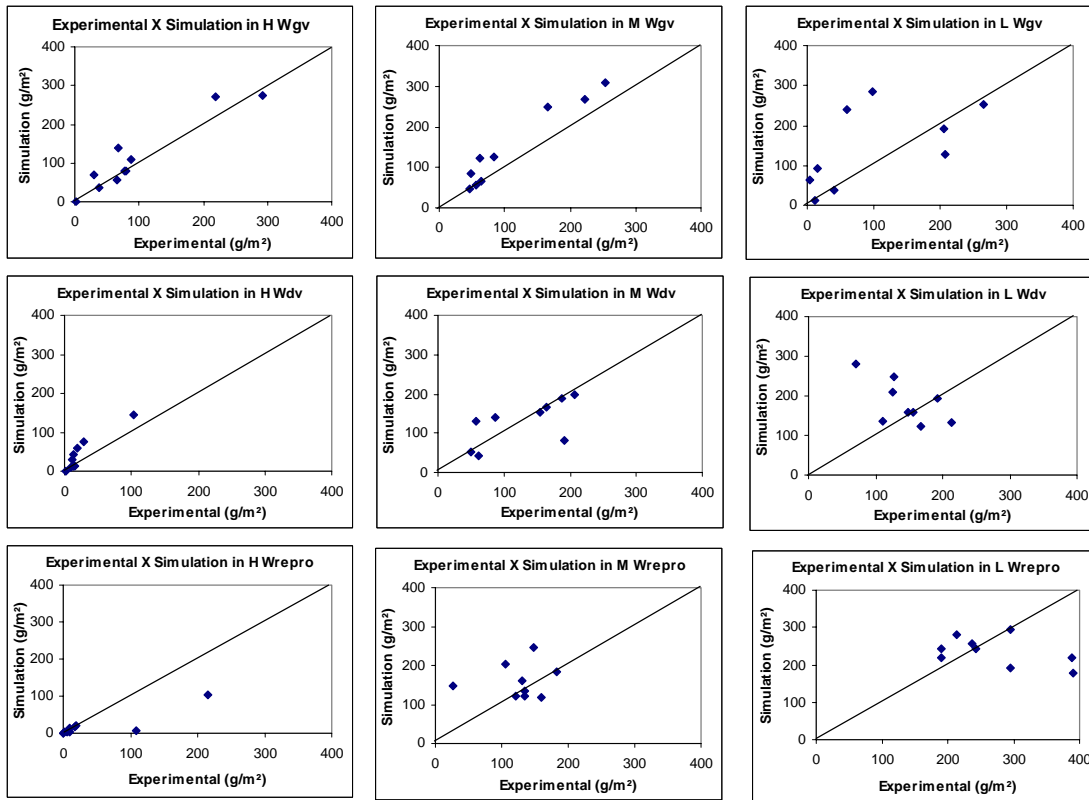


Figure 5. The experimental versus the simulated data for the compartments Wgv, Wdv, Wr (up to bottom) in the three treatments (left to right) considering the management. The diagonal line indicate the point where the estimated is equal to the experimental data.

5. Considerações finais

O principal objetivo da tese foi desenvolver um modelo matemático computacional espacialmente explícito, de autômatos celulares (CA), capaz de simular a dinâmica de vegetação campestre sob pastejo, descrita por tipos funcionais de plantas (PFTs), ao invés de espécies. Especulava-se que a dinâmica da vegetação, embora complexa, podia ser simulada a partir de mecanismos relativamente simples incorporados num modelo espacialmente explícito. Comparativamente, questionava-se a viabilidade de se poder simular esta complexidade com modelo espacial implícito, com a incorporação neste de uma descrição funcional da comunidade vegetal.

Para tratar desta questão buscou-se, no primeiro capítulo, analisar a dinâmica da vegetação sob pastejo, identificando-se atributos morfológicos das plantas que expressassem melhor essa dinâmica. Optou-se pelo índice de diversidade de espécies como fator, pois se acreditava que este evidenciaria a relação espacial entre as espécies, no tempo e espaço, e o animal pastador. Ainda, por ser este um índice específico da comunidade amostrada (quadro), o que representaria melhor a heterogeneidade da área naquela escala. Assim, foi possível definir uma *diversidade funcional* com base em quatro grupos de plantas (PFT) os quais permitiram detectar diferenças na estrutura funcional da vegetação sob pastejo, evidenciando o efeito da posição no relevo e o tipo de pastagem. Ficou evidenciado no *capítulo 2* que o tamanho do quadro não influi na definição dos atributos ótimos, mas que quadros de tamanhos maiores sintetizam as informações ao reduzirem a heterogeneidade espacial. E que, a otimização de PFTs em função da diversidade de espécies oportuniza uma melhor descrição da estrutura vertical e, principalmente, horizontal das comunidades vegetais.

Com base nos resultados anteriores, no *capítulo 3*, foi definido um conjunto de 270 trajetórias observadas das comunidades experimentais. Estas trajetórias descreviam a

dinâmica de cada comunidade no tempo e serviram de base de dados empíricas para que o modelo fosse desenvolvido. A idéia era que, cada comunidade simulada no modelo tinha um conjunto de possíveis dinâmicas da vegetação a tomar dependendo do estado dela mesma e das comunidades vizinhas. Desta forma, foi possível modelar a dinâmica de comunidades excluídas do pastejo com razoável precisão. Concluiu-se que o uso de PFTs facilita a construção de modelos da dinâmica espacial explícita baseados em AC, pois reduz o número de parâmetros e pressuposições assumidas, tornando mais clara as definições de regras de vizinhanças. Além disso, acredita-se que o uso de PFTs permite ao modelo generalizações, pois este utiliza regras de grupo de plantas e não de relações entre espécies.

Entretanto, ainda no mesmo capítulo, verificou-se que um modelo empírico desenvolvido desta forma permite simular a dinâmica vegetal limitada àquele conjunto de dados básicos. Extrapolações além do período controlado no experimento não são possíveis, recomendando estudos de longo prazo, os quais devem rever as discordâncias detectadas entre os resultados observados e simulados das comunidades sob pastejo. Concordando com as conclusões de Marriott & Carrère (1998), de que modelos que investiguem a estrutura horizontal da vegetação devem ser estimulados.

O estudo da estrutura horizontal também foi destacado no trabalho do *capítulo 4*. Apesar daquele trabalho ter sido conduzido com outro conjunto de dados em outra situação, os resultados também mostraram discordâncias. O problema foi que o uso de células homogêneas para simular a dinâmica de comunidades vegetais é mais adequado para vegetações homogêneas, mesmo com a introdução de descrição funcional das comunidades. Concluiu-se que a introdução de descrição funcional no modelo permitiu simular adequadamente a dinâmica da produção de biomassa total em comunidades complexas, com várias espécies. As discrepâncias encontradas nas simulações, entretanto, foram relativas a erros na definição do modelo ao prever estruturas mais homogêneas do que heterogêneas,

principalmente com relação aos fluxos de abscisão e senescência. Ficou claro que os tratamentos de fraca e média utilização da pastagem apresentaram um crescimento de primavera insuficiente, os quais atribui-se a interferência e sombreamento do material senescente acumulado na planta. Concordando com o que Parsons *et al.* (2000) já haviam ressaltado; sob altos níveis de utilização a estrutura da vegetação é mais homogênea do que em níveis mais baixos de utilização.

Mesmo reconhecendo que se tratam de dois modelos diferentes que têm em comum o objetivo de simular a dinâmica de pastagens, questiona-se a forma como eles buscam atingir tal objetivo. O modelo parametrizado do INRA foi baseado em funções básicas e gerais que descrevem em detalhes realísticos o funcionamento da vegetação. A introdução de uma abordagem funcional de comunidades, neste caso, sempre é uma adaptação visando reproduzir a dinâmica em comunidades complexas. Quando estas comunidades são representadas por células homogêneas verifica-se que o modelo não explicita as relações espaciais entre as plantas, tornando difícil a representação de comunidades com maior heterogeneidade interna, como nas pastagens sub utilizadas. De maneira oposta, o modelo AC empírico, explicita as relações espaciais entre as plantas, e reduz a complexidade de parâmetros ao descrever as comunidades por grupos de plantas e não por espécies. Desta forma, ele simula a dinâmica de comunidades complexas excluídas, mas peca ao simular estas comunidades sob pastejo. Assim, acredita-se que a solução, no modelo do INRA, passa pela melhor simulação dos fluxos de senescência e reprodutivos e, no modelo empírico, pela incorporação do arranjo espacial real das comunidades observadas.

Além da redução da complexidade alcançadas nos trabalhos com os modelos, a idéia de que a utilização da abordagem funcional, pelo agrupamento de plantas em PFTs, permite uma leitura simplificada e funcional da vegetação, uma vez que, a descrição mais ou menos exaustiva da composição florística é a abordagem que predomina atualmente, trouxe um

aspecto prático relacionado a este trabalho. Embora se reconheça que, assim como nas avaliações tradicionais, as competências exigidas para a identificação das espécies, o tempo necessário na execução da tarefa e a descrição relativamente limitada das características da vegetação através de uma lista de espécies ou de atributos ainda permanecem um obstáculo para limitada utilização da descrição da vegetação por manejadores de ecossistemas pastoris (Cruz *et al.*, 2002). Assim, este trabalho representa um passo na utilização da abordagem funcional na descrição da vegetação, contribuindo para elucidar alguns dos principais processos que controlam os ecossistemas pastoris.

6. Bibliografia Geral

- ANDERSON, V.J.; BRISKE, D.D. Herbivore-induced species replacement in grasslands: is it driven by herbivory tolerance or avoidance? **Ecological Applications**, v.5,4, p.1014-1024, 1995.
- BALTZER, H.; BRAUN, P.W.; KÖHLER, W. Cellular automata models for vegetation dynamics. **Ecological Modelling**, v.107, p.113-125, 1998.
- BLANCO, C. C. **Reconstrução da dinâmica de curta duração em vegetação campestre sob pastejo, com base em tipos funcionais**. 2004. 120p. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- BAUMONT, R.; DUMONT, B.; CARRÈRE, P.; PÉROCHON, L.; MAZEL, C.; FORCE, C.; PRACHE, S.; LOUAULT, F.; SOUSSANA, J.F.; HILL, D.; PETIT, M. Développement d'un modèle multi-agents spatialisé d'un troupeau de ruminants pâturant une prairie hétérogène. **Recent Recherché Ruminants**, v.9, p.69-72, 2002.
- BOGGIANO, P. R. **Relações entre estrutura da vegetação e pastejo seletivo de bovinos em campo natural**. 1995. 159p. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- BRISKE, D.D.; RICHARDS, J.H. Plant responses to defoliation: a physiological, morphological and demographic evaluation. In: BEDUNAH, D. J.; SOSEBEE, R. E. (Ed.). **Wildland Plants: Physiological ecology and developmental morphology**. Denver: Society for Range Management, 1995. p.635-710.
- CARRÈRE, P.; FORCE, C.; SOUSSANA, J.F.; LOUAULT, F.; DUMONT, B.; BAUMONT, R. Design of a spatial model of a perennial grassland grazed by a herd of ruminants: the vegetation sub-model. **Grassland Science in Europe**, v.7, p.282-283, 2002.
- CASTILHOS, Z.M.S. **Dinâmica vegetacional e tipos funcionais em áreas excluídas e pastejadas sob diferentes condições iniciais de adubação**. 2002. 114p. Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- CENSO AGROPECUÁRIO DE 1995 – 1996: RIO GRANDE DO SUL. Disponível em: <http://www.ibge.gov.br/ibge/estatistica/agropecuaria/censoagro/43/utiliza.shtm>. Acesso em agosto de 2002.
- CINGOLANI, A.M.; NOY-MEIR, I.; DÍAZ, S. Grazing effects on rangeland diversity: a synthesis of contemporary models. **Ecological Applications**, v.15, p.757-773, 2005.
- CRUZ, P.; DURU, M.; THEROND, O.; THEAU, J.P.; DUCOURTIEUX, C.; JOUANY, C.; AL HAJ KHALED, R.; ANSQUER, P. Une nouvelle approche pour caractériser les prairies naturelles et leur valeur d'usage. **Fourrages**, v.172, p.335-354, 2002.
- DÍAZ, S.; CABIDO, M. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. **Journal of Vegetation Science**, v.8, p.463-474, 1997.
- FOCHT, T.; PILLAR, V.D. Spatial patterns and relations with site factors in a campos grassland under grazing. **Brazilian Journal of Biology**, v.63, p.423-436, 2003.
- GURETZKY, J.A.; MOORE, K.J.; BRUMMER, E.C.; BURRAS, C.L. Species diversity and functional composition of pastures that vary in landscape position and grazing management. **Crop Science**, v.45, p.282-288, 2005.

- JACQUES, A. V. A. Melhoria de pastagens naturais. Introdução de espécies de estação fria. In: **Campo nativo: melhoria e manejo**. Porto Alegre: Federação dos Clubes de Integração e Trocas de Experiências. 1993. p.24-31.
- JORGENSEN, S.E. State-of-the-art of ecological modelling with emphasis on development of structural dynamic models. **Ecological Modelling**, v.120, p.75-96, 1999.
- LANDSBERG, J.; LAVOREL, S.; STOL, J. Grazing response groups among understorey plants in arid rangelands. **Journal of Vegetation Science**, v.10, p.683-696, 1999.
- LANZER, A.T.; PILLAR, V.D.P. Probabilistic cellular automaton: model and application to vegetation dynamics. **Community Ecology**, v.3, p.159-167, 2002.
- LAVOREL, S.; GARNIER, E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. **Functional Ecology**, v.16, p.545-556, 2002.
- LOUAULT, F.; PILLAR, V.D.; AUFRÈRE, J.; GARNIER, E.; SOUSSANA, J.F. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. **Journal of Vegetation Science**, v.16, p.151-160.
- MARRIOTT, C.A.; CARRÈRE, P. Structure and dynamics of grazed vegetation. **Annales Zootechnie**, v.47, p.359-369, 1998.
- MCINTYRE, S.; LAVOREL, S.; LANDSBERG, J.; FORBES, T.D.A. Disturbance response in vegetation - towards a global perspective on functional traits. **Journal of Vegetation Science**, v.10, p.621-630, 1999.
- MCINTYRE, S.; LAVOREL, S. Livestock grazing in subtropical pastures: steps in the analysis of attribute response and plant functional types. **Journal of Ecology**, v.89, p.209-226, 2001.
- MILCHUNAS, D.G.; SALA, O.E.; LAUENROTH, W.K. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. **The American Naturalist**, v.132, p.87-106, 1998.
- MOLOFSKY, J.; BEVER, J. A new kind of ecology? **BioScience**, v.54, p.1-7, 2004.
- MOHRDIECK, K. H. Formações campestres do Rio Grande do Sul. In: Seminário sobre pastagens "De que pastagem necessitamos", 1980, Porto Alegre. **Anais**: Porto Alegre: Federação da Agricultura do Rio Grande do Sul. 1980. p.18-27.
- ORLÓCI, L.; PILLAR, V.D.; ANAND, M.; BEHLING, H. Some interesting characteristics of vegetation process. **Community Ecology**, v.3, p.125-146, 2002.
- PACALA, S.W. Dynamics of plant communities. In: CRAWLEY, M. J. (Ed.). **Plant Ecology**. Oxford: Blackwell Science Ltd, 1998. p.532-555
- PACALA, S.W.; LEVIN, S.A. Biologically Generated Spatial and the Coexistence of Competing Species. In: TILMAN, D.; KAREIVA, P. (Ed.). **Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions**. New Jersey: Princeton University Press, 1997. p.204-232..
- PARSONS A.J.; CARRÈRE P.; SCHWINNING S. Dynamics of heterogeneity in a grazed sward. In: LEMAIRE, G.; HODGSON, J.; de MORAES, A.; NABINGER, C.; CARVALHO, P. C. de F. (Ed.). **Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology**. CAB International, Wallingford, 2000. p.289-316.

- PÉROCHON, L.; CARRÈRE, P.; BAUMONT, R.; DUMONT, B.; MAZEL, C.; FORCE, C.; HILL, D.; D'HOOR, P.; LOUAULT, F.; PRACHE, S.; SOUSSANA, J.F.; PETIT, M. Design of a spatial multi-agent model of a perennial grassland ecosystem grazed by a herd of ruminants. In: GIAMBIASI, N.; FRYDMAN, C. (Ed.). **Simulation in Industry' 2001**. Marseille, 13th European Simulation Symposium, 2001. p509-513.
- PILLAR, V. D. On the identification of optimal plant functional types. **Journal of Vegetation Science**, v.10, p.631-640, 1999.
- PILLAR, V. D.; ORLÓCI, L. **Character-based community analysis: theory and application program**. The Hague: SPB Academic, 1993. 270p. (Ecological Computations Series, 5).
- PILLAR, V.D. & SOSINSKI Jr., E.E. An improved method for searching plant functional types by numerical analysis. **Journal of Vegetation Science**, v.14, p.323-332, 2003.
- QUADROS, F. L F. de. **Dinâmica vegetacional em pastagem natural submetida a tratamentos de queima e pastejo**. 1999. 141p. Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- SOSINSKI, E.E.; PILLAR, V.D. Respostas de tipos funcionais de plantas à intensidade de pastejo em vegetação campestre. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.39, p.1-9, 2004.
- STEFFEN, W. L.; WALKER, B. H.; INGRAM, J. S. I.; KOCH, G. W. **Global change and terrestrial ecosystems: the operational plan**. Stockholm: International Geosphere-Biosphere Programme, 1992. 95p. (IGBP Report, 21).
- STUTH, J.W. Foraging behavior. In: HEITSCHMIDT, R.K., STUTH, J.W. **Grazing management: an ecological perspective**. Oregon: Timber Press, 1991. p.85-108.
- TAINTON, N.M.; MORRIS, C.D.; HARDY, M.B. Complexity and stability in grazing systems. In: HODGSON, J.; ILLIUS, A. W. (Ed.). **The ecology and management of grazing systems**. CAB International, Wallingford, 1996. p.275-299.
- THORNLEY, J.H.M. Modelling grassland ecosystems. **Proceedings of the XIX International Grassland Congress**, p.1029-1035, 2001.
- TILMAN, D.; LEHMAN, C.; KAREIVA, P. Population Dynamics in Spatial Habitats. In: TILMAN, D.; KAREIVA, P. (Ed.). **Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions**. New Jersey: Princeton University Press, 1997. p. 3-20.
- TRINDADE, J. P. P. **Processos de degradação e regeneração da vegetação campestre do entorno dos areas do sudoeste do Rio Grande do Sul**. 2003. 161p. Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre..
- WOLFRAM, S. Cellular automata as models of complexity. **Nature**, v.311, p.419-424, 1984.
- WOLFRAM, S. **A New Kind of Science**. Champaign, Illinois: Wolfram Media, 2002. 1097p

7. Apêndices

INRA model description

The prototype has been implemented with a Linux system and GNU C++. The vegetation sub-model was built using an object-oriented analysis. At field scale, the spatial distribution of the vegetation is managed by an input file (MAP), which gives the position of different vegetation types (i.e. plant communities formed by a given mix of species) within the plot. Each vegetation type is associated with a cell. A simulation is driven by broad parameters determining the plot size, the simulation duration and climatic conditions. More specific parameters define a *faciès*. The climatic conditions are given by environmental input file which permits the model to manage the time using a thermal calendar based on the sum of the average temperatures, which turns on or off the growth, flowering and senescence functions. These processes follow continuous functions, which are discrete in the sub-model using a daily iteration (Carrère *et al.* 2002).

The simulator was conceived as a spatial multi-agent model to be able to represent the different aspects of animal behaviour and the heterogeneity of the vegetation (Figure 1). The simulator is composed of three sub-models: vegetation, animal, and spatial (herd displacement) (Baumont, 2002).

Vegetation Sub-model

According to Pérochon *et al.* (2001) and Carrère *et al.* (2002), the vegetation sub-model simulates dynamics of biomass flows in the vegetation in relation with the defoliation performed by animals. The grassland plot is divided into elementary hexagonal cells of 0.1 m², which correspond to the size of a feeding station for sheep. The defoliation process is considered homogeneous within the cell. The size of a cell is a trade off between biological

and modeling constraints, i.e. it has to be small to keep the homogeneity, but not too small to allow the modeling of a large area (e.g. up to ten hectares) avoiding an excessive number of cells. The use of a hexagonal cell facilitates the modeling of animal movements because the center of each cell is at equal distance of the center of the six adjacent cells.

The vegetation is described in each cell considering four compartments (Figure 1): green leaves and shoots (GV), dry leaves and shoots (DV), green stems and ears (GR) and dry stems and ears (DR). Each of the four compartments is defined by state variables (biomass and height), two qualitative variables (fiber content and digestibility) and two allometric functions representing the relationships between states variables (vertical distribution of the biomass, and specific leaf area which is the leaf area produced for each gram of biomass). Interactions between the four compartments are simulated by six functions which calculate the flow of biomass: one growth function, one reproductive function, two senescence functions, and two functions simulating abscission of dead tissues and their disappearance in the litter. In the vegetation sub-model, time is managed using a thermal calendar, which determines activation or deactivation of these functions and therefore the vegetation development.

Only the above ground vegetation is simulated in the cell, soil activity is taken into account through a nutrition index representing soil fertility. The biomass produced in the GV compartment is then reallocated towards the three other compartments using reproductive (GV through GR) or senescence (GV through DV; GR through DR) functions. The biomass may be defoliated by an animal, by linking with the animal sub-module or by abscission of dead tissues, through a litter function not yet implemented. The spatial partition of the vegetation in the plot among the cells corresponds to the partition of the different plant community types called *faciès*. Each *faciès* is associated with a cell and described by a set of parameter values used by the cell functions. A set of 43 parameters describing the vegetation

and summarizing its properties defines a facies (Table 1). The parameters will complete the six functions of the vegetation sub-model and will allow the model to simulate different plant community dynamics.

The growth of each cell is calculated in the GV compartment using three functions: the light dependent on radiation intensity function, temperature function and fertility function. The biomass produced in the GV is then distributed between GV, GR or DV compartments, using flowering or senescence functions. The flowering function is driven by temperature and depends on soil fertility. The senescence flux varies with the average daily temperature and also considers biomass losses through respiration and through the abscission of shoot litter. Outputs of the vegetation sub-model consist in the state and qualitative variables of each compartment and weighted averages of the compartments for each cell. These output data for the vegetation sub-model are inputs data for the animal sub-model (Figure 1).

Animal Sub-model

The dynamics of an animal intake behavior is simulated, controlled by digestive and energy processes, and by its proximate choices between feeding stations in relation to diet selection and vegetation perception. The decision center makes a choice between eating, drinking, ruminating or resting. Eating behavior is controlled by motivation and satiation functions that integrate digestion and energy. Drinking will depend on the amount ingested, and ruminating on the fibrosity of rumen content. After the animal has eaten, the sub-model simulates proximate choices between vegetation cells. They integrate foraging model assumptions in relation to the way animals perceive feeding station characteristics. Proximate choices take into account the distance and the direction of the cell and its quality. Each cell will be characterized by an “interest” index integrating distance, direction and quality. The model will allow testing different choice behaviors from matching behavior (the probability to choose a cell equals to its relative interest index) to optimal choices (always the best cell is

chosen). Finally the sub-model will simulate the defoliation process on each chosen cell. This sub-model constitutes the input of the digestion function and one input of the vegetation sub-model. Defoliation will be applied in a homogeneous way at the level of the cell. The animal will take a part of the total biomass. A function of distribution of the intake between the cell compartments will then determine the contribution of each compartment to the defoliation process and to the nutrition of the animal.

Spatial Sub-Model

The third sub-model simulates social interactions between animals in the herd, and determines spatial utilization of the whole grassland in relation to animal knowledge of feeding site location within the plot. The authors assumed that an animal would make priority use of its spatial memory when walking a long distance to reach a new feeding site, a water point or a resting site, all being called memory sites. Amongst the animals, only a leader can take the whole group to a new grazing location, when its intake rate of digestible matter from that site falls below a given threshold (action chosen by the decision center). To do that, the animal needs to remember the location and the value of areas where it has already been grazing (feeding site), to take advantage of the most profitable ones. For the authors this requires careful modeling of agent memory, which is difficult because there are no generic rules or paradigms for this kind of abstraction.

Instructions to Authors

Journal of Vegetation Science

There are no page charges. However, please consider taking a subscription to *J. Veg. Sci.* and/or *Appl. Veg. Sci.* (they carry important articles in your field), thus helping us to avoid charges. The personal subscription rates are very reasonable and include membership of IAVS. (Those in financial hardship: contact j.h.j.schaminee@alterra.wag-ur.nl for help.) Manuscripts must comprise work that has not been published, and is not being considered for publication elsewhere. The language must be English (either British or American throughout). Articles should not normally exceed eight journal pages (shorter articles are welcome, and may be published sooner).

The Editorial Office (edit@opuluspress.se) can provide an advance length estimate of a manuscript you are preparing. Preferably send an MS-Word copy of the ms including tables and figures. One of the Chief Editors or Associate Editors will be selected as Co-ordinating Editor for each submitted mss. There are four categories of contributed paper: Ordinary article, Forum, Letter, and Report.

Forum

Forum papers are essays with original ideas / speculation / well-sustained arguments. They will usually contribute to free debate of current and often controversial ideas in vegetation science. There may be criticism of papers published in *JVS/AVS*, or (if interesting to our readers) of papers published elsewhere. An Abstract is required, but otherwise the sectional format is flexible. Maximum length is normally four pages. Forum papers have high priority in publication. The Journal has specific policies for Forum papers to ensure fair treatment for all (contact edit@opuluspress.se for a copy), covering situations such as referees wishing to submit a reply, the editor soliciting other contributions on the topic, particular scientific work being criticised, errata of previous papers, etc. Letter A letter is a very short but refereed paper (≤ 0.5 pp.) with one scientific idea. It will have the highest priority in publication. The section is intended for positive ideas, not for papers primarily intended to criticise.

Report

This includes items that are not scientific papers: e.g. news items, obituaries (normally commissioned), software, databases and technical information.

Submission

Submit manuscripts to the Editorial Office. Electronic submission to edit@opuluspress.se speeds processing: either an Acrobat .PDF file or one paper copy plus a word-processor file. Send electronic files on diskette or as an E-mail attachment. Include figures and tables in the electronic copy if possible, or as separate files, or on paper. Format Double-space manuscripts (including tables and references). Number all pages. If possible number the lines on each page. Figures in the submitted manuscript should be reproduced at the size at which they are intended to be printed: either one-column or full-page width. Place each figure/table caption on the same page as the figure/table. Figures and tables may be embedded in the text. Use scientific names of taxa, and avoid vernacular names. Units of measurement must follow the International System of Units: e.g. $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{yr}^{-1}$. Numbers with units of measurement must be in digits, 3.5 g; numbers of up to ten items in the text (i.e. integers) should be in words, e.g.

ten quadrats; otherwise in digits, e.g. 11 sampling times. Thousands in large numbers should be indicated by a space, e.g. 10 000 for ten thousand. For an example of format, click here.

Sections

Title: This should be strongly directed towards attracting the interest of potential readers.

Author names and addresses: Follow exactly the format in an issue of the journal. Give an E-mail address for all authors. Fax and web addresses may be given for the corresponding author.

Abbreviations. List any that will be frequently used in the text. Nomenclatural reference (as a source for the authors of scientific names). **Abstract:** Up to 250 words (fewer for a Forum paper). No references. The abstract for ordinary papers should have named sections, normally: Question, Location, Methods, Results, and Conclusions. Vary this structure when necessary: e.g. for reviews; omit Location for theoretical papers; make other small changes when expression is clearly enhanced."

Keywords: These should not duplicate the title. **Main text (starting on a new page):** Indicate new paragraphs by indentation. Avoid footnotes. Variation from the usual Introduction - Methods - Results - Discussion structure is acceptable when appropriate.

Acknowledgements: Keep them brief. References to research projects/funds and institutional publication numbers go here.

References

Reference can be made to material that is published, in press or to a thesis. Indicate all other material as "unpubl." or "pers. comm." (the latter with date and description of the type of knowledge, e.g. "local farmer"); "submitted" may be used only if the citing manuscript is in the journal's editorial process. To cite (in the text) publications by more than two authors use the form "Smith et al.". Abbreviate journal names as in (reference to web document). If in doubt, give the full name. E.g.:

Lane, D.R., Coffin, D.P. & Lauenroth, W.K. 2000. Changes in grassland canopy structure across a precipitation gradient. *J. Veg. Sci.* 11: 359-368.

Greig-Smith, P. 1983. *Quantitative plant ecology*. 3rd ed. Blackwell, Oxford.

Whittaker, R.H. 1969. Evolution of diversity in plant communities. In: Woodwell, G.M. & Smith, H.N. (eds.) *Stability and diversity in ecological systems*, pp. 178-196. Brookhaven National Laboratory, Brookhaven, NY.

Levin, S.A. 2001. Immune systems and ecosystems. *Conserv. Ecol.* 5(1): article 17. URL: <http://www.consecol.org/vol5/iss1/art17> (Ecological Society of America).

Photographs

Photographs (referred to in the text as Plates) of the vegetation or landscapes studied are encouraged. Supply high-contrast glossy prints. They may be reproduced in colour if this enhances the reader's understanding appreciation of the results presented, and if an arrangement can be made regarding the extra costs. Extra, non-essential photographs that help the reader appreciate the landscape/vegetation/plants are welcome; they will be printed if there is spare space in the article, or otherwise put in the electronic archive. Appendices, and the journal's electronic archive Appendices (except mathematical ones) are not printed, but are placed in the journal's electronic archive, and a web address to the archive is given in the printed paper. This facility can be used for raw data, extra tables, extra figures or maps

(including coloured ones), etc. The archive is held at three geographic locations, to ensure permanence.

Offprints

Authors receive 25 free offprints, plus a .PDF file of their paper from which they are free to make paper or electronic copies. Further offprints may be ordered from the Publishers (an order form accompanies the proofs).

Ecological Modelling

Ecological Modelling uses an online, electronic submission system. By accessing the website <http://www.ees.elsevier.com/ecomod> you will be guided stepwise through the creation and uploading of the various files. When submitting a manuscript to Elsevier Editorial System, authors need to provide an electronic version of their manuscript. For this purpose original source files, not PDF files, are preferred. The author should specify a category designation for the manuscript (full length article, review article, short communication, etc.), choose a set of classifications from the prescribed list provided online and select an editor. Authors may send queries concerning the submission process, manuscript status, or journal procedures to the Editorial Office. Once the uploading is complete, the system automatically generates an electronic (PDF) proof, which is then used for reviewing. All correspondence, including the Editor's decision and request for revisions, will be by e-mail. Authors are asked to provide the names of three potential referees in their covering letter.

For publishing inquiries please contact Bas Straub at b.straub@elsevier.com

Types of contributions

1. Original research papers (Regular Papers)
2. Review articles
3. Short Communications
4. Letters to the Editor
5. Book Reviews
6. News and Announcements

Original research papers should report the results of original research. The material should not have been previously published elsewhere, except in a preliminary form.

Review articles should cover subjects falling within the scope of the journal which are of active current interest. They may be submitted or invited.

A Short Communication is a concise but complete description of a limited investigation, which will not be included in a later paper. Short communication should be as completely documented, both by reference to the literature and description of the experimental procedures employed, as a regular paper. They should not occupy more than 6 printed pages (about 12 manuscript pages, including figures, tables and references).

Letters to the Editor offering comment or useful critique on material published in the journal are welcomed. The decision to publish submitted letters rests purely with the Editor-in-Chief.

It is hoped that the publication of such letters will permit an exchange of views which will be of benefit to both the journal and its readers.

Book Reviews will be included in the journal on a range of relevant books which are not more than 2 years old. Book reviews will be solicited by the Editor-in-Chief. Unsolicited reviews will not usually be accepted, but suggestions for appropriate books for review may be sent to the Editor-in-Chief: S.E. Jørgensen, Langkøbe Vænge 9, DK-3500 Våløse, Copenhagen, Denmark. Tel: +45 35 370850, Fax: +45 35 375744. E-mail: sej@mail.dfh.dk

Submission of manuscripts Submission of an article is understood to imply that the article is original and is not being considered for publication elsewhere. Upon acceptance of the article by the journal, the author(s) will be asked to transfer the copyright of the article to the publisher. This transfer will ensure the widest possible dissemination of information.

Abstracts The abstract should be clear, descriptive and not longer than 400 words.

Tables

1. Authors should take notice of the limitations set by the size and layout of the journal. Large tables should be avoided. Reversing columns and rows will often reduce the dimensions of a table.
2. If many data are to be presented, an attempt should be made to divide them over two or more tables.
3. Drawn tables, from which blocks need to be made, should not be folded.
4. Tables should be numbered according to their sequence in the text. The text should include reference to all tables.
5. Each table should be typewritten on a separate page of the manuscript. Tables should never be included in the text.
6. Each table should have a brief and self-explanatory title.
7. Column headings should be brief, but sufficiently explanatory. Standard abbreviations of units of measurement should be added between parentheses.
8. Vertical lines should not be used to separate columns; leave some extra space between the columns instead.
9. Any explanation essential to the understanding of the table should be given as a footnote at the bottom of the table.

References

1. All publications cited in the text should be presented in a list of references following the text of the manuscript. The manuscript should be carefully checked to ensure that the spelling of authors' names and dates are exactly the same in the text as in the reference list.
2. In the text refer to the author's name (without initial) and year of publication, followed, if necessary, by a short reference to appropriate pages. Examples: "Since Peterson (1989) has shown that...". "This is in agreement with results obtained later (Kramer, 1992, pp. 12-16)".
3. If reference is made in the text to a publication written by more than two authors, the name of the first author should be used followed by "et al." This indication, however, should never be used in the list of references. In this list, names of first author and co-authors should be mentioned.

4. References cited together in the text should be arranged chronologically. The list of references should be arranged alphabetically on authors' names, and chronologically per author. If an author's name in the list is also mentioned with co-authors, the following order should be used: publications of the single author, arranged according to publication dates; publications of the same author with one co-author; publications of the author with more than one co-author. Publications by the same author(s) in the same year should be listed as 1974a, 1974b, etc.

5. Use the following system for arranging your references:

6. For periodicals Ayres, R.U., 1993. Cowboys, cornucopians and long-run sustainability. *Ecol. Econ.*, 8:189-207. For edited symposia, special issues, etc., published in a periodical Reiche, E.-W., 1993. Modelling water and nitrogen dynamics on catchment scale. In: B. Breckling and F. Muller (Editors), *State-of-the-Art in Ecological Modelling*. *Ecol. Model.*, 75/76; 371-384. For books Ahmad, Y., El Serafy, S. and Lutz, E. (Editors), 1989. *Environmental Accounting for Sustainable Development*. The World Bank, Washington, DC, 100 pp. For multi-author books Daly, H.E., 1991. Ecological economics and sustainable development. In: C. Rossi and E. Tiezzi (Editors), *Ecological Physical Chemistry*. Elsevier, Amsterdam, pp. 185-201. For unpublished reports, departmental notes, etc. Goodland, R., Daly, H.E. and El Serafy, S., 1991. *Environmentally Sustainable Economic Development: Building on Brundtland*. Environment Working Paper No. 46, World Bank, Washington, DC.

7. Do not abbreviate the titles of periodicals mentioned in the list of references; alternatively use the International List of Periodical Title Word Abbreviations.

8. In the case of publications in any language other than English, the original title is to be retained. However, the titles of publications in non-Latin alphabets should be transliterated, and a notation such as "(in Russian)" or "(in Greek, with English abstract)" should be added.

9. In referring to a personal communication, the two words are followed by the year, e.g., "(J. McNary, personal communication, 1992)".

Formulae

Illustrations Preparation of electronic illustrations. Submitting your artwork in an electronic format helps us to produce your work to the best possible standards, ensuring accuracy, clarity and a high level of detail.

General points

- Always supply high-quality printouts of your artwork, in case conversion of the electronic artwork is problematic.
- Make sure you use uniform lettering and sizing of your original artwork.
- Save text in illustrations as "graphics" or enclose the font.
- Only use the following fonts in your illustrations: Arial, Courier, Helvetica, Times and Symbol.
- Number the illustrations according to their sequence in the text.
- Use a logical naming convention for your artwork files, and supply a separate listing of the files and the software used.
- Provide all illustrations as separate files and as hardcopy printouts on separate sheets.
- Provide captions to illustrations separately.
- Produce images near to the desired size of the printed version.

- Submit colour illustrations as original photographs, high-quality computer prints or transparencies, close to the size expected in publication, or as 35 mm slides. Polaroid colour prints are not suitable. If, together with your accepted article, you submit usable colour figures then Elsevier will ensure, at no additional charge, that these figures will appear in colour on the web (e.g., ScienceDirect and other sites) regardless of whether or not these illustrations are reproduced in colour in the printed version. For colour reproduction in print, you will receive information regarding the costs from Elsevier after receipt of your accepted article. For further information on the preparation of electronic artwork, please see <http://authors.elsevier.com/artwork>.

- Please note: Because of technical complications which can arise by converting colour figures to 'grey scale' (for the printed version should you not opt for colour in print) please submit in addition usable black and white prints corresponding to all the colour illustrations.

- This journal offers electronic submission services and graphic files can be uploaded.

1. Formulae should be typewritten, if possible. Leave ample space around the formulae.

2. Subscripts and superscripts should be clear.

3. Greek letters and other non-Latin or handwritten symbols should be explained in the margin where they are first used. Take special care to show clearly the difference between zero(0) and the O, and between one (1) and the l.

4. Give the meaning of all symbols immediately after the equation in which they are first used.

5. For simple fractions, use the solidus (/) instead of a horizontal line, e.g., $I_p/2m$ rather than I_p-2m

6. Equations should be numbered serially at the right-hand side in parentheses. In general only equations explicitly referred to in the text need be numbered.

7. The use of fractional powers instead of root signs is recommended. Also, powers of e are often more conveniently denoted by exp.

8. Levels of statistical significance which can be mentioned without further explanation are $P < 0.05$, $P < 0.01$ and $P < 0.001$.

9. In chemical formulae, the valence of ions should be given as, e.g. Ca^{2+} and CO_2^{-3}

10. Isotope numbers should precede the symbols, e.g. ^{13}O .

11. The repeated writing of chemical formulae in the text is to be avoided where reasonably possible; instead, the name of the compound should be given in full. Exceptions may be made in the case of a very long name occurring very frequently or in the case of a compound being described as the end product of a gravimetric determination (e.g., phosphate as P_2O_5).

12. Please refer to Author Instructions in the journal to clarify details for formulae.

Footnotes Footnotes should only be used if absolutely essential. In most cases it will be possible to incorporate the information in normal text. If used, they should be numbered in the text, indicated by superscript numbers, and kept as short as possible. Nomenclature Authors and editors are, by general agreement, obliged to accept the rules governing biological nomenclature as laid down in the International Code of Botanical Nomenclature, the International Code of Nomenclature of Bacteria, and the International Code of Zoological Nomenclature. All botanica (crops, plants, insects, birds, mammals, etc.) should be identified by their scientific names when the English term is first used, with the exception of common

domestic animals. All biocides and other organic compounds must be identified by their Geneva names when first used in the text. For chemical nomenclature, the conventions of the International Union of Pure and Applied Chemistry and the official recommendations of the IUPAC-IUB Combined Commission on Biochemical Nomenclature should be followed.

Non-electronic illustrations Provide all illustrations as high-quality printouts, suitable for reproduction (which may include reduction) without retouching. Number illustrations consecutively in the order in which they are referred to in the text. They should accompany the manuscript, but should not be included within the text. Clearly mark all illustrations on the back (or - in case of line drawings - on the lower front side) with the figure number and the author's name and, in cases of ambiguity, the correct orientation. Mark the appropriate position of a figure in the article.

Captions Ensure that each illustration has a caption. Supply captions on a separate sheet, not attached to the figure. A caption should comprise a brief title (not on the figure itself) and a description of the illustration. Keep text in the illustrations themselves to a minimum but explain all symbols and abbreviations used.

Supplementary data. Elsevier now accepts electronic supplementary material to support and enhance your scientific research. Supplementary files offer the author additional possibilities to publish supporting applications, movies, animation sequences, high-resolution images, background datasets, sound clips and more. Supplementary files supplied will be published online alongside the electronic version of your article in Elsevier web products, including ScienceDirect: <http://www.sciencedirect.com>. In order to ensure that your submitted material is directly usable, please ensure that data is provided in one of our recommended file formats. Authors should submit the material in electronic format together with the article and supply a concise and descriptive caption for each file. For more detailed instructions please visit our Author Gateway at <http://authors.elsevier.com>. This journal offers electronic submission services and supplementary data files can be uploaded.

Proofs Proofs will be sent to the author (first-named author if no corresponding author is identified on multi-authored papers) by PDF wherever possible and should be returned within 48 hours of receipt, preferably by e-mail. Corrections should be restricted to typesetting errors; any other amendments made may be charged to the author. Any queries should be answered in full. Elsevier will do everything possible to get your article corrected and published as quickly as possible. Therefore, it is important to ensure that all of your corrections are returned to us in one all-inclusive e-mail or fax. Subsequent additional corrections will not be possible, so please ensure that your first communication is complete. Should you choose to mail your corrections, please return them to: Log-in Department, Elsevier Science, Stover Court, Bampfylde Street, Exeter, Devon EX1 2AH, UK.

Page charges and offprints There will be no page charges. Twenty-five offprints of each paper will be supplied free of charge. Additional copies can be ordered at current printing prices.

Colour charges Authors will be charged for including colour illustrations in the printed version at the following rates and are encouraged only to consider colour if necessary for clarity or comprehension: 1st page: Euro 350 / USD 350 Every 2nd page: Euro 175 / USD 175 (Prices per October 2004).

Copyright guidelines All authors must sign the 'Transfer of Copyright' agreement before the article can be published. This transfer agreement enables Elsevier Science Ltd to protect the copyrighted material for the authors, but does not relinquish the author's proprietary rights. The copyright transfer covers the exclusive rights to reproduce and distribute the article, including reprints, photographic reproductions, microform or any other reproductions of

similar nature and translations, and includes the right to adapt the article for use in conjunction with computer systems and programs, including reproduction or publication in machine-readable form and incorporation in retrieval systems. Authors are responsible for obtaining from the copyright holder permission to reproduce any figures for which copyright exists.

Conflicts of Interest To allow scientists, the public, and policy makers to make more informed judgements about published research, this journal adopts a strong policy on conflicts of interest and disclosure. Authors should acknowledge all sources of funding and any direct financial benefits that could result from publication. Editors likewise require referees to disclose current or recent association with authors and other special interest in this work.

Author Enquiries Authors can keep a track on the progress of their accepted article, and set up e-mail alerts informing them of changes to their manuscript's status, by using the "Track a Paper" feature of Elsevier's Author Gateway (<http://authors.elsevier.com>). Contact details for questions arising after acceptance of an article, especially those relating to proofs, are provided when an article is accepted for publication. Ecological Modelling uses an online, electronic submission system. By accessing the website <http://www.ees.elsevier.com/ecomod> you will be guided stepwise through the creation and uploading of the various files. When submitting a manuscript to Elsevier Editorial System, authors need to provide an electronic version of their manuscript. For this purpose original source files, not PDF files, are preferred. The author should specify a category designation for the manuscript (full length article, review article, short communication, etc.), choose a set of classifications from the prescribed list provided online and select an editor. Authors may send queries concerning the submission process, manuscript status, or journal procedures to the Editorial Office. Once the uploading is complete, the system automatically generates an electronic (PDF) proof, which is then used for reviewing. All correspondence, including the Editor's decision and request for revisions, will be by e-mail. Authors are asked to provide the names of three potential referees in their covering letter.

For publishing inquiries please contact Bas Straub at b.straub@elsevier.com

Brazilian Journal of Agricultural Research – PAB

Brazilian Journal of Agricultural Research – PAB – is a monthly journal, edited by Brazilian Agricultural Research Corporation – Embrapa, that publishes Portuguese, Spanish, or English original scientific papers, on subjects related to the agronomic area. The main format for papers are Articles but PAB also publishes Scientific Notes, New Cultivars, and Review Manuscripts under invitation.

PRESENTATION

- The manuscript should be typed in Word, doubled-spaced, 12 point Times New Roman font, for printing on A4 format paper, with pages and lines numbered.
- The figures, such as graphs, should be presented in Excel or Word at the end of text.
- The figures, such as photos, images and drawings, with 8.5 cm or 17.5 cm width, should be scanned at 300 dpi and recorded, out of text, in TIF file.

- The tables should be presented in Word, at the end of text, with only horizontal lines; data should be typed in Times New Roman font.

FORMAT

Articles limited to 20 numbered pages should be presented in the following sequence: title; the authors' full names; institutional and electronic authors addresses; Abstract; Index terms; Title, Abstract and Index Terms in Portuguese; Introduction; Material and Methods; Results and Discussion; Conclusions; Acknowledgements; References; Tables and Figures.

Title: it should not exceed 15 words and be typed in low case.

Authors: authors' full names with superscript number inserted, within parentheses, for address notes; authors working in the same institution will present the same number and be mentioned in a single note.

Address notes: institutional and electronic addresses.

Abstract: up to 200 words.

Index terms: minimum of three and maximum of six terms.

Conclusions: short sentences, with the verb in the simple present tense, without additional comments, and in accordance with the objectives of the article.

Citations: citations of unpublished data, personal communication, abstracts presented in events and paper in press are not accepted.

References: according to NBR 6023 of ABNT; authors' alphabetical order; mainly periodical articles and of the last ten years. Examples:

Meetings

ALBUQUERQUE, F.C.; DUARTE, M.L.R.; NUNES, A.M.L.; STEIN, R.L.B.; OLIVEIRA, R.P. Comportamento de germoplasma de pimenta-do-reino em áreas de ocorrência de fusariose no Estado do Pará. In: SEMINÁRIO INTERNACIONAL SOBRE PIMENTA E CUPUAÇU, 1., 1996, Belém. Anais. Belém: Embrapa-CPATU; JICA, 1997. p.269-276. (Embrapa-CPATU. Documentos, 89).

Articles of periodicals

BAK, P.; TANG, C.; WIESENFELD, K. Self-organized criticality. *Physical Review A*, v.38, p.364-374, 1988.

Chapters in books

DIAS-FILHO, M.B. Pastagens cultivadas na Amazônia oriental brasileira: processos e causas de degradação e estratégias de recuperação. In: DIAS, L.E.; MELLO, J.W.V. (Ed.). *Recuperação de áreas degradadas*. Viçosa: UFV; Sociedade Brasileira de Recuperação de Áreas Degradadas, 1998. p.135-147.

Books

FERREIRA, M.E.; GRATTAPAGLIA, D. Introdução ao uso de marcadores moleculares em análise genética. 3.ed. Brasília: Embrapa-Cenargen, 1998. 220p.

Thesis and dissertations

MACHADO, C.A.E. Padrões isoenzimáticos de superóxido dismutase de alguns genótipos de pessegueiro *Prunus persica* (L.) Batsch. 1984. 36p. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Pelotas, Pelotas.

COMPLEMENTARY INFORMATION

- All manuscripts are reviewed by at least two referees.
- The editor, with the assistance of the referees, will decide about acceptance for publication and will advise modifications on the articles.
- The opinions and the concepts emitted in the articles are of the authors' exclusive responsibility.
- The accepted articles cannot be reproduced, even partially, without the expressed consent of the editor of PAB.

Sending of manuscripts

SUBMISSION

A paper submitted for publication should be sent by e-mail (pab@sct.embrapa.br), containing the following data: full name, graduation, academic level, institutional and electronic addresses of all authors; indication of the corresponding author; declaration of the non submission of the manuscript for publication elsewhere. Each author should send a message manifesting agreement with paper submission. Manuscripts could also be sent by postal service to the address below.