

**MÁRIO GUILHERME DE BIAGI CAVA**

**TRAJETÓRIAS SUCESSIONAIS E FATORES CONDICIONANTES DA  
REGENERAÇÃO NATURAL DO CERRADO EM PASTAGENS ABANDONADAS**

**Botucatu**

**2019**



**MÁRIO GUILHERME DE BIAGI CAVA**

**TRAJETÓRIAS SUCESSIONAIS E FATORES CONDICIONANTES DA  
REGENERAÇÃO NATURAL DO CERRADO EM PASTAGENS ABANDONADAS**

Tese apresentada à Faculdade de Ciências Agronômicas da Unesp Câmpus de Botucatu, para obtenção do título de Doutor em Ciência Florestal.

Orientadora: Dra. Giselda Durigan

Coorientador: Dr. Milton Cezar Ribeiro

**Botucatu**

**2019**

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉCNICA DE AQUISIÇÃO E TRATAMENTO DA INFORMAÇÃO - DIRETORIA TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - UNESP - FCA - LAGEADO - BOTUCATU (SP)

C376t Cava, Mário Guilherme de Biagi, 1985-  
Trajetórias sucessionais e fatores condicionantes da regeneração natural do Cerrado em pastagens abandonadas / Mário Guilherme de Biagi Cava. - Botucatu: [s.n.], 2019  
103 p.: fots. color., grafs. color., tabs.

Tese (Doutorado)- Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências Agronômicas, Botucatu, 2019  
Orientador: Giselda Durigan  
Coorientador: Milton Cezar Ribeiro  
Inclui bibliografia

1. Cerrados. 2. Savanas. 3. Regeneração (Biologia). 4. Pastagens. 5. Gramíneas. I. Durigan, Giselda. II. Ribeiro, Milton Cezar. III. Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" (Câmpus de Botucatu). Faculdade de Ciências Agronômicas. IV. Título.

Elaborada por Ana Lucia G. Kempinas - CRB-8:7310

"Permitida a cópia total ou parcial deste documento, desde que citada a fonte"

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

Título: "TRAJETÓRIAS SUCESSIONAIS E FATORES CONDICIONANTES DA REGENERAÇÃO NATURAL DO CERRADO EM PASTAGENS ABANDONADAS"

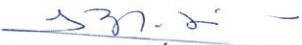
AUTOR: MÁRIO GUILHERME DE BIAGI CAVA


ORIENTADORA: GISELDA DURIGAN

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Doutor em CIÊNCIA FLORESTAL, pela Comissão Examinadora:

  
Prof.ª Dr.ª GISELDA DURIGAN  
Divisão de Florestas e Estações Experimentais - Floresta Estadual de Assis / Instituto Florestal do Estado de São Paulo - Assis/SP

  
Prof.ª Dr.ª VERA LEX ENGEL  
Ciência Florestal / Faculdade de Ciências Agrônomicas de Botucatu

  
Dr.ª MARIA JOSÉ BRITO ZAKIA  
. / Práxis Assessoria Socioambiental

  
Prof. Dr. RICARDO AUGUSTO GORNE VIANI  
Biotecnologia de Produção Vegetal e Animal / UFSCar

  
Pós-Doutoranda SOIZIG LE STRADIC  
Botânica / Instituto de Biociências de Rio Claro - SP

Botucatu, 07 de março de 2019.



## **AGRADECIMENTOS**

À Giselda Durigan, orientadora, amiga e modelo profissional, pelo privilégio de ter sido seu orientado, por todo conhecimento compartilhado e dedicação incomparável.

Ao Milton Cezar Ribeiro, coorientador, pelos diálogos norteadores e convivência harmoniosa.

À Natashi Pilon, coorientadora (informal) e amiga, pela parceria científica indescritível.

À Camila Priante, pela parceria científica.

À Andreli Dalbeto, Antônio Carlos Galvão de Melo, Caio Santilli, Claudia Sato, Danilo Romão, Elaine Semeghini, Fátima Lima, Gabriel Gasparoto, Gabriela Galetti, Gisele Marconato, João Guilherme, Jonas Salvador, José Luiz Maia, Leo Zimback, Luciano Francisco da Silva, Luiz Carlos de Almeida Neto, Marcelo Leonardo, Maria Teresa Zugliani Toniato, Orlando Freire, Renata Karina de Sene, Ricardo Elias Tanes, Rita Camila Nobre Sampaio, Roque Cielo Filho, Silson Andrade, Vania Nogueira, Vera Lex Engel, Vitor Surian e Viviane de Oliveira, pelo enorme auxílio durante a seleção das áreas de estudo.

À Eliane Akiko Honda, Flaviana Maluf de Souza e Geissianny Bessão de Assis pelo auxílio durante a amostragem da vegetação.

Ao Deivid Lopes Machado e Eliane Akiko Honda, membros da banca de qualificação, pela significativa contribuição para o desenvolvimento da tese.

À Maria José Brito Zakia, Ricardo Augusto Gorne Viani, Soizig Anne Le Stradic e Vera Lex Engel, membros da banca de defesa, pela imensurável contribuição para finalização da tese.

À Ana Carolina, esposa, pela paciência infinita e estímulo constante durante o doutorado.

Ao David Cava, Guilhermina de Biagi e Lúcia de Biagi, pais e irmã, pelo suporte e confiança durante minha jornada acadêmica.

Ao Antônio Carlos Galvão de Melo, pelos valiosos conselhos durante o doutorado.

À Bruna de Campos, Carlos Delano, Celso Anibal, Geissianny Bessão de Assis, Keila Dalle Laste, Marcio Seiji Suganuma, Natalia Guerin, Raquel Passaretti e Rodolfo Cesar Real de Abreu, membros do Laboratório de Ecologia e Hidrologia Florestal, pelos diálogos construtivos e parceria científica.

À Milene Amâncio Alves Eigenheer, pelo auxílio logístico durante o doutorado.

À FAPESP - Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, pela bolsa concedida (Processo 2015/23131-9).

Ao Centro de Restauração Ecológica, Coordenadoria de Biodiversidade e Recursos Naturais (CBRN), Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo, pela parceria que possibilitou o desenvolvimento desta tese.

Ao Instituto Florestal do Estado de São Paulo, Fazenda Haras Doc Bingo, Caio Santilli, Lwarcel, Jardim Botânico de Bauru, Cosan, Agroterenas e Suzano pela parceria e acesso às pastagens abandonadas que viabilizaram esta tese.



## RESUMO

Apesar da expressiva demanda para recuperação da vegetação nativa de Cerrado em pastagens abandonadas, pouco se sabe sobre a dinâmica de recuperação espontânea destes sistemas, dificultando a tomada de decisão sobre qual estratégia de restauração adotar. Neste estudo, amostramos 31 savanas secundárias resultantes da conversão de savanas naturais primárias em pastagens cultivadas e subsequente abandono e estudamos a regeneração natural da vegetação. Primeiramente, construímos uma cronosequência com 29 dessas pastagens (tempo de abandono variando entre 3 e 25 anos) e modelamos, com uso de regressões lineares simples, as trajetórias temporais de atributos da vegetação. A partir desses modelos, estimamos o tempo necessário para os atributos se igualarem aos valores de dois ecossistemas de referência, o Cerrado *stricto sensu* (savana natural primária, que representa o estado pré-perturbação) e o Cerradão (savana adensada, resultante da supressão do fogo, que representa um estado alternativo da vegetação). Ainda, analisamos a composição das comunidades vegetais estudadas. Posteriormente, modelamos, com uso de modelos lineares generalizados e regressões simples, o efeito do tempo desde o abandono da pastagem, de atributos do solo e da paisagem sobre a taxa anual de recuperação das savanas secundárias ( $n=29$ ), a fim de investigar a influência desses fatores sobre o ritmo de recuperação da vegetação. Evidenciamos, a partir dos modelos baseados na cronosequência, que a cobertura, riqueza e densidade de árvores aumentaram rapidamente com o tempo desde o abandono das pastagens, ultrapassando facilmente os valores do Cerrado *stricto sensu* (28 anos) e atingindo os valores do Cerradão aos 49 anos após o abandono. A cobertura e a riqueza do estrato rasteiro aumentaram em um ritmo muito mais lento. Como as espécies deste estrato são intolerantes à sombra, elas serão eliminadas pelo fechamento do dossel ao longo do tempo. Até 25 anos após o abandono, verificamos que muitas espécies do Cerrado *stricto sensu* ainda não colonizaram as savanas secundárias, principalmente espécies do estrato rasteiro. Não encontramos influência do tempo desde o abandono da pastagem ou da distância do remanescente de vegetação nativa mais próximo sobre a taxa anual de recuperação das savanas secundárias. Por outro lado, uma pequena parte da variação do ritmo de recuperação da vegetação foi explicada em nossos modelos pelos atributos do solo (proporção de partículas finas, resistência à penetração e saturação por bases) e pela cobertura de vegetação nativa remanescente no entorno da pastagem. Contudo, não encontramos um fator isolado ou um conjunto único de fatores que explique a variação da taxa anual de recuperação para todos os componentes da vegetação. Apesar do elevado potencial de regeneração natural do Cerrado, o estado ecológico final das comunidades em recuperação será similar ao Cerradão (estado alternativo). Assim, se a meta da restauração é recuperar o sistema ao estado pré-perturbação, a restauração ativa (e.g. reintrodução do fogo, remoção de árvores, plantio de

gramíneas nativas) será necessária. Considerando que há ampla variação no ritmo de recuperação da vegetação entre locais e que os nossos modelos lineares generalizados apresentaram baixo poder preditivo, inviabilizando sua aplicação para a tomada de decisão em larga escala, sugerimos que o monitoramento da vegetação seja efetuado caso-a-caso, para inferir sobre o potencial de regeneração natural do Cerrado e o nível de esforço requerido para restaurar o sistema ao estado pré-perturbação.

**Palavras-chave:** Cerrado, savana, regeneração natural, gramíneas africanas, pastagens abandonadas, restauração passiva.

## ABSTRACT

Despite the demand for Cerrado large-scale restoration in abandoned pastures, little is known about the recovery dynamics of these systems. Thus, scarce information is available to support the decision-making about which restoration approach should be applied to recover this tropical savanna. Here, we sampled 31 secondary savannas resulting from the conversion of old-growth savannas into pastures and subsequent abandonment and assessed the natural regeneration of vegetation. Firstly, we constructed a chronosequence with 29 of these pastures (time since abandonment varying between 3 and 25 years) and modeled, using simple linear regressions, the temporal trajectories of vegetation attributes. Based on these models, we estimated the time required for these attributes to match the attributes of two reference ecosystems, the Cerrado *stricto sensu* (old-growth savanna that represents the pre-disturbance state) and the Cerradão (encroached savanna resulting from fire suppression, which represents an alternative ecological state). We also analyzed the composition of the studied plant communities. Later, we modeled the effect of time since pasture abandonment, soil and landscape attributes on the annual rate of recovery of secondary savannas ( $n=29$ ), using generalized linear models and simple regressions, in order to investigate the influence of these factors on the rhythm of vegetation recovery. Based on the chronosequence-models, we verified that canopy cover, richness and density of trees rapidly increased with the time since pasture abandonment, easily surpassing the values of Cerrado *stricto sensu* (28 years old) and reaching the values of Cerradão 49 years after abandonment. The cover and richness of the ground layer increased at a much slower pace. Since the species of this layer are shade intolerant, they will be eliminated by canopy closure over time. Up to 25 years after abandonment, secondary savannas continued to lack many Cerrado *stricto sensu* species, mostly from the ground layer. We found no influence of time since pasture abandonment or distance from the nearest remnant of native vegetation on the annual rate of recovery of secondary savannas. On the other hand, our models demonstrated that the soil attributes (proportion of fine particles, penetration resistance and base saturation) and the surrounding native-vegetation cover explained a small portion of the variation in the vegetation recovery rhythm. However, we did not find an isolated factor or a single set of factors that explain the variation of the annual recovery rate for all vegetation components. Despite the high natural regeneration potential of the Cerrado, the end state of secondary savannas will be similar to the Cerradão (alternative state). Thus, if the restoration goal is to recover the pre-disturbance state, active restoration (e.g. reintroduction of fire, removal of trees, planting native grasses) will be necessary. Considering that there is a wide variation in the rhythm of vegetation recovery among sites and that our generalized linear models shows low predictive power, constraining its application for large-scale decision making, we suggest that vegetation monitoring should be done case-by-case, to inform the potential of natural

regeneration of the Cerrado and the level of effort required to restore the system to the pre-disturbance state, that was a typical savanna.

**Keywords:** Cerrado, savanna, natural regeneration, African grasses, abandoned pastures, passive restoration

## SUMÁRIO

<b>INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	13
<b>SELEÇÃO, LOCALIZAÇÃO E CARACTERIZAÇÃO DAS ÁREAS DE ESTUDO</b> .....	15
<b>CAPÍTULO 1 - PASTAGENS ABANDONADAS NÃO RECUPERAM ESPONTANEAMENTE OS ATRIBUTOS DAS SAVANAS NATURAIS PRIMÁRIAS</b> .....	21
RESUMO.....	22
ABSTRACT.....	22
1.1 INTRODUÇÃO.....	23
1.2 MATERIAL E MÉTODOS.....	25
1.2.1 Região de estudo.....	25
1.2.2 Áreas de estudo.....	25
1.2.3 Amostragem da vegetação.....	27
1.2.4 Análise de dados.....	28
1.2.4.1 Atributos da vegetação.....	28
1.2.4.2 Comparação entre os ecossistemas de referência.....	28
1.2.4.3 Modelagem das trajetórias da vegetação das savanas secundárias em regeneração.....	28
1.2.4.4 Análises preditivas a partir dos modelos obtidos.....	29
1.2.4.5 Composição de espécies.....	29
1.3 RESULTADOS.....	29
1.3.1 Diferenças entre os ecossistemas de referência.....	29
1.3.2 Trajetórias da vegetação das savanas secundárias em regeneração.....	30
1.3.3 Tempo para que as savanas secundárias se igualem aos ecossistemas de referência.....	31
1.3.4 Composição.....	32
1.4 DISCUSSÃO.....	41
1.4.1 As notáveis diferenças entre os ecossistemas de referência.....	41
1.4.2 As pastagens abandonadas podem atingir os atributos dos ecossistemas de referência ao longo do tempo?.....	42

1.4.3	O potencial da regeneração natural para restauração de savanas neotropicais em pastagens abandonadas.....	44
	REFERÊNCIAS.....	45
	MATERIAL SUPLEMENTAR.....	53
	<b>CAPÍTULO 2 – A BAIXA PREVISIBILIDADE DA TAXA DE RECUPERAÇÃO DO CERRADO EM PASTAGENS ABANDONADAS.....</b>	<b>54</b>
	RESUMO.....	54
	ABSTRACT.....	55
2.1	INTRODUÇÃO.....	56
2.2	MÉTODOS.....	59
2.2.1	Região de estudo.....	59
2.2.2	Áreas de estudo.....	59
2.2.3	Coleta de dados.....	61
2.2.3.1	Amostragem da vegetação.....	61
2.2.3.2	Tempo de abandono das pastagens.....	62
2.2.3.3	Atributos do solo.....	62
2.2.3.4	Atributos da paisagem.....	63
2.2.4	Análise de dados.....	64
2.3	RESULTADOS.....	66
2.4	DISCUSSÃO.....	80
2.5	CONCLUSÃO.....	84
	REFERÊNCIAS.....	85
	<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS.....</b>	<b>96</b>
	<b>REFERÊNCIAS.....</b>	<b>99</b>

## INTRODUÇÃO GERAL

A restauração de ecossistemas (*sensu* SER, 2004), em geral, baseia-se em intervenções (*sensu* MCDONALD et al., 2016), visando o estímulo da sucessão (*sensu* MCDONALD et al., 2016), tanto pela aplicação de técnicas de regeneração assistida (*sensu* MCDONALD et al., 2016), quanto pela revegetação (*sensu* MCDONALD et al., 2016). Em parte, isso ocorre devido a um senso comum de que áreas degradadas só se recuperarão se houver intervenção humana e que a restauração ativa (*sensu* HOLL; AIDE, 2011) sempre resultará em recuperação mais rápida do que a restauração passiva (*sensu* HOLL; AIDE, 2011). Contudo, estudos têm demonstrado que, em determinadas circunstâncias, a restauração passiva resulta em rápida recuperação (*sensu* MCDONALD et al., 2016) das propriedades dos ecossistemas (MELI et al., 2017; CROUZEILLES et al., 2017). Ainda, em determinadas situações, verifica-se que a intervenção pode inibir a regeneração natural (*sensu* MCDONALD et al., 2016), ao invés de estimulá-la (ver SAMPAIO et al., 2007). A partir desses e de outros exemplos, cientistas sugerem que a tomada de decisão sobre qual estratégia de restauração adotar fundamenta-se no potencial de regeneração natural do ecossistema a ser recuperado (HOLL; AIDE, 2011) e em suas trajetórias (*sensu* MCDONALD et al., 2016) (SUDING et al., 2016).

Ações relacionadas à conservação e restauração, tradicionalmente, têm sido direcionadas a florestas tropicais (OVERBECK et al., 2015). No entanto, a importância e a necessidade de conservação e restauração das savanas tropicais passaram a ser objeto de discussão (BUISSON et al., 2018), tanto pela sua biodiversidade (MURPHY et al., 2016), quanto pelos seus relevantes serviços ecossistêmicos (RYAN et al., 2016; WOOLLEN et al., 2016; HONDA; DURIGAN, 2016). As savanas tropicais cobrem aproximadamente 20% da superfície terrestre e cerca de um quinto da população mundial é sustentada pelos seus serviços ecossistêmicos (LEHMANN et al., 2014). Ainda, as savanas tropicais vêm sofrendo maior redução em extensão do que as florestas tropicais, devido a atividades humanas (HOEKSTRA et al., 2005). Por exemplo, 39% da cobertura de vegetação nativa do Cerrado - savana tropical brasileira - já haviam sido convertidas, principalmente em pastagens cultivadas, em levantamento realizado em 2002 (SANO et al., 2010). Em mapeamento realizado em 2013, verificou-se o aumento deste valor para 45% (MMA, 2015). Ainda, cientistas preveem que se a taxa de desmatamento no Cerrado mantiver o padrão atual (1% ao

ano entre 2002 e 2011), aproximadamente 70% da cobertura de vegetação nativa do Cerrado terá sido perdida até 2050, levando à extinção de aproximadamente 480 espécies vegetais endêmicas (STRASSBURG et al., 2017).

Associado a este esforço global para conservação e restauração de savanas tropicais, surgiu, em 2012, no Brasil, com a Lei nº 12.651, significativa demanda de restauração da vegetação nativa do Cerrado (SOARES-FILHO et al., 2014). A área total a ser restaurada no país, para implementação desta lei, é estimada em aproximadamente 21 milhões de hectares, dos quais 16,3 milhões de hectares (78%) abrangem Reservas Legais (SOARES-FILHO et al., 2014). Deste total, estimados 3,7 milhões de hectares referem-se ao Cerrado. No estado de São Paulo, estima-se que há 522,6 mil hectares a serem restaurados em regiões previamente ocupadas por vegetação de Cerrado, o que corresponde à segunda maior demanda para restauração de Cerrado entre os estados brasileiros, no que diz respeito à Reserva legal (SOARES-FILHO et al., 2014). Ainda que as áreas anteriormente ocupadas por vegetação de Cerrado no Estado de São Paulo, em boa parte, estejam ocupadas por cana-de-açúcar (MMA, 2015), as frações das propriedades destinadas à restauração de reserva legal nessas regiões não foram cultivadas, sendo ocupadas por pastagens, assim como no restante do domínio do Cerrado (SANO et al., 2019).

Os primeiros estudos relacionados à restauração da vegetação de Cerrado em áreas convertidas deram ênfase, especialmente, à regeneração assistida (DURIGAN et al., 1998) e à revegetação com espécies arbóreas pelo plantio de mudas (MELO et al., 2004). Na última década, estudos envolvendo a restauração do Cerrado passaram a testar também a revegetação por semeadura direta de espécies arbóreas (PEREIRA; LAURA; SOUZA, 2013; SILVA et al., 2015; SILVA; VIEIRA, 2017). A maior inovação, porém, tem sido a reintrodução de espécies não arbóreas (gramíneas, subarbustos, arbustos, etc.), por meio da transposição de solo superficial (FERREIRA; WALTER; VIEIRA, 2015; PILON; BUISSON; DURIGAN, 2018) e semeadura direta (PELLIZZARO et al., 2017), reconhecendo que a maior fração da diversidade vegetal do Cerrado é representada por espécies não arbóreas, que compõem o estrato rasteiro (FILGUEIRAS, 2002). Apesar da expressiva contribuição desses estudos para a restauração do Cerrado, não há evidências de que a intervenção humana (restauração ativa) é necessária para recuperação de fisionomias savânicas em áreas convertidas. Ainda, alguns estudos demonstraram que espécies lenhosas do Cerrado são resilientes à conversão em outros usos da terra (ABREU et al., 2011),



regenerando-se após o abandono das áreas (DURIGAN et al., 1997; CAVA et al., 2016; DAMASCENO et al. 2018; ESPÍRITO-SANTO et al., 2016), evidenciando que a vegetação lenhosa pode se recuperar espontaneamente em alguns casos.

Apesar dessas evidências, não há informações sobre as trajetórias temporais destas comunidades regenerantes ao longo do tempo, tampouco sobre os fatores que as determinam. Isto é, não se sabe quais componentes da vegetação se recuperam e quais fatores influenciam tal recuperação. Considerando que estudos prévios em sistemas não savânicos indicam que a vegetação pode estagnar-se ou alcançar estados ecológicos alternativos (diferentes do estado pré-perturbação) após distúrbios antrópicos (STANDISH et al., 2014), há necessidade de estudar a dinâmica de recuperação da vegetação do Cerrado em áreas abandonadas, a fim de gerar informações que subsidiem a tomada de decisão sobre qual estratégia de restauração adotar (restauração passiva ou ativa) (HOLL; AIDE, 2011).

Tendo em vista que, na maioria dos casos, o Cerrado deverá ser restaurado em áreas que foram convertidas em pastagens cultivadas e que as savanas são a fisionomia predominante neste bioma (OLIVEIRA-FILHO; RATTER, 2002), nós selecionamos 31 pastagens abandonadas em áreas previamente cobertas por Cerrado *stricto sensu* (OLIVEIRA-FILHO; RATTER, 2002) e estudamos a regeneração natural da vegetação, com o objetivo geral de obter informações para dar suporte ao planejamento da restauração desses ecossistemas. Os capítulos que compõem esta tese são apresentados em forma de artigos científicos. O capítulo 1 trata da caracterização das trajetórias temporais e do ritmo de regeneração natural da vegetação de Cerrado em pastagens abandonadas. Para isso utilizamos uma cronosequência, por meio da qual investigamos a evolução de diferentes atributos da comunidade vegetal ao longo do tempo após o abandono. O capítulo 2, por sua vez, trata da variação no ritmo de recuperação da vegetação entre locais e dos possíveis fatores ecológicos que explicam essa variação. Após a apresentação dos dois capítulos, tecemos nossas considerações finais, destacando as implicações dos resultados obtidos para a prática da restauração de savanas e para políticas conservacionistas.

## **SELEÇÃO, LOCALIZAÇÃO E CARACTERIZAÇÃO DAS ÁREAS DE ESTUDO**

As áreas de estudo compreendem pastagens abandonadas e remanescentes de Cerrado *stricto sensu* e Cerradão (ecossistemas de referência), situadas no estado

de São Paulo, nas Unidades Hidrográficas de Gerenciamento de Recursos Hídricos - UGRHI 10 - Tietê/Sorocaba, 13 -Tietê/Jacaré, 16 - Tietê-Batalha e 17 - Médio Paranapanema, especificamente nos municípios de Botucatu, Pratânia, Bauru, Paulistânia, Águas de Santa Bárbara, Echaporã, Paraguaçu Paulista e Assis. Buscamos representar as regiões previamente ocupadas por vegetação de Cerrado no Estado de São Paulo (BORGONOVÍ; CHIARINI, 1965; SMA, 2005), especialmente as que são caracterizadas por relevo suave ondulado, solos profundos, de baixa fertilidade, ácidos e de textura arenosa, comumente classificados como Latossolos Vermelhos (ROSSI, 2017), entre 499 e 750 m de altitude (SENTELHAS et al., 2003). O clima da região caracteriza-se por inverno frio e seco, durante os meses de abril a setembro, e verão quente e úmido, entre outubro e março. A precipitação média anual na região de estudo varia de 1.170 a 1.424 mm. A pluviosidade no mês mais seco do ano (agosto) pode restringir-se a 22 mm, enquanto no mês mais chuvoso (janeiro) pode atingir 228 mm. A temperatura média mensal na região varia de 20,2°C a 22,4°C. No mês mais frio do ano (julho), a temperatura média gira em torno de 16,5°C e no mês mais quente (fevereiro), pode atingir 25,2°C (SENTELHAS et al., 2003). Devido à baixa fertilidade dos solos, as áreas de Cerrado em São Paulo foram, na maioria das vezes, utilizadas como pastagens, enquanto o restante do estado foi gradualmente ocupado por agricultura (DURIGAN et al., 2007; MMA, 2015).

Para seleção das pastagens abandonadas, utilizamos como primeira fonte de informações a base de dados dataGEO, da Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo. Neste sistema, geramos mapas utilizando *Base Layer* Híbrido e camadas contendo os Limites de UGRHI, Base Temática de Biomas do Estado de São Paulo e metadados relacionados à distribuição e localização de reservas legais nas seguintes regiões: UGRHI 10 - Tietê/Sorocaba, 13 - Tietê/Jacaré, 16 - Tietê-Batalha e 17 - Médio Paranapanema. Após análise desses mapas, selecionamos áreas que poderiam ser categorizadas como pastagens abandonadas, inseridas no Bioma Cerrado, e realizamos visitas em campo, a fim de confirmar seu potencial para o estudo.

Após visitadas todas as áreas potenciais, selecionamos aquelas que de fato haviam sido utilizadas como pastagens cultivadas, situadas em áreas previamente cobertas por Cerrado *stricto sensu*. O tipo de vegetação que cobria as áreas de estudo foi confirmado por meio de espécies vegetais presentes em cada local, utilizadas como indicadoras de fitofisionomias (DURIGAN et al., 2012). O uso das áreas como

pastagem foi confirmado por meio de i) consulta aos proprietários rurais ou profissionais responsáveis pela sua administração no caso de empresas ou terras públicas, assim como por ii) imagens de satélite históricas disponíveis na plataforma *Google Earth*. Cabe destacar que não conseguimos informações detalhadas sobre o histórico de manejo das pastagens enquanto ainda estavam em uso, uma vez que a maioria das propriedades rurais onde se localizam as áreas amostrais pertenceram a mais de um proprietário ao longo do tempo. Assim, informações como, por exemplo, o tempo decorrido desde a conversão do Cerrado *stricto sensu* em pastagem cultivada, as técnicas de preparo de solo e manejo dessas pastagens, ou a taxa de lotação enquanto estavam em uso, são desconhecidas pela maioria dos proprietários atuais. Ainda, buscamos obter áreas com ampla variação em relação ao tempo de abandono, para construção de uma cronosequência. Também procuramos representar o espectro mais amplo possível de condições ambientais, especialmente relacionadas com as características edáficas e da paisagem, que são usualmente utilizadas como preditoras do potencial de regeneração natural (CRAMER; HOBBS, 2007).

Com base nos critérios e procedimentos apresentados, identificamos, a princípio, 318 áreas potenciais para o estudo, localizadas em reservas legais no interior de propriedades rurais particulares na região de interesse. Dessas, apenas 82 caracterizavam-se como pastagens abandonadas previamente cobertas por Cerrado *stricto sensu*. Por fim, selecionamos apenas 31 destas pastagens abandonadas (Figura 1; Tabela 1; Tabela 2), uma vez que os proprietários rurais, com raras exceções, não permitiram acesso às reservas legais de suas propriedades para coleta de dados. Assim, as áreas selecionadas, em sua maioria, pertencem a empresas privadas (Agroterenas S.A., Lwarcel Celulose, Suzano Papel e Celulose; Duratex S.A.; Cosan S.A.). Algumas áreas estão em terras públicas, pertencentes ao Instituto Florestal do Estado de São Paulo e ao Jardim Botânico de Bauru. Cabe ressaltar ainda que utilizamos apenas 29 pastagens abandonadas para as análises referentes ao capítulo 1, uma vez que removemos dessas análises as áreas 7 e 8 (Tabela 1), por apresentarem-se como outliers no que diz respeito a alguns atributos da vegetação. Nas análises relacionadas ao capítulo 2 foram igualmente removidas duas pastagens abandonadas (áreas 13 e 21; Tabela 1) por apresentarem-se como outliers no que diz respeito à distância do remanescente de vegetação nativa mais próximo.

Selecionamos, como ecossistemas de referência, três trechos de vegetação de Cerrado *sensu stricto* e três trechos de vegetação de Cerradão (Figura 1; Tabela 1), inseridos em duas unidades de conservação: Estação Ecológica de Santa Bárbara (MELO; DURIGAN, 2011) e Estação Ecológica de Assis (DURIGAN, 2010), respectivamente localizadas nos municípios de Águas de Santa Bárbara e Assis, ambos inseridos na UGRHI 17 - Médio Paranapanema. O Cerrado *stricto sensu* representa a vegetação nativa que cobria as áreas de estudo antes de terem sido convertidas em pastagens cultivadas, sendo considerado como estado pré-perturbação. O Cerradão representa um estado alternativo da vegetação de Cerrado *stricto sensu*, comumente resultante da supressão de regimes de queima natural. Esses dois tipos de vegetação foram considerados como ecossistemas de referência no capítulo 1, pois podem ser possíveis estados ecológicos finais das comunidades vegetais em regeneração nas pastagens abandonadas em estudo.

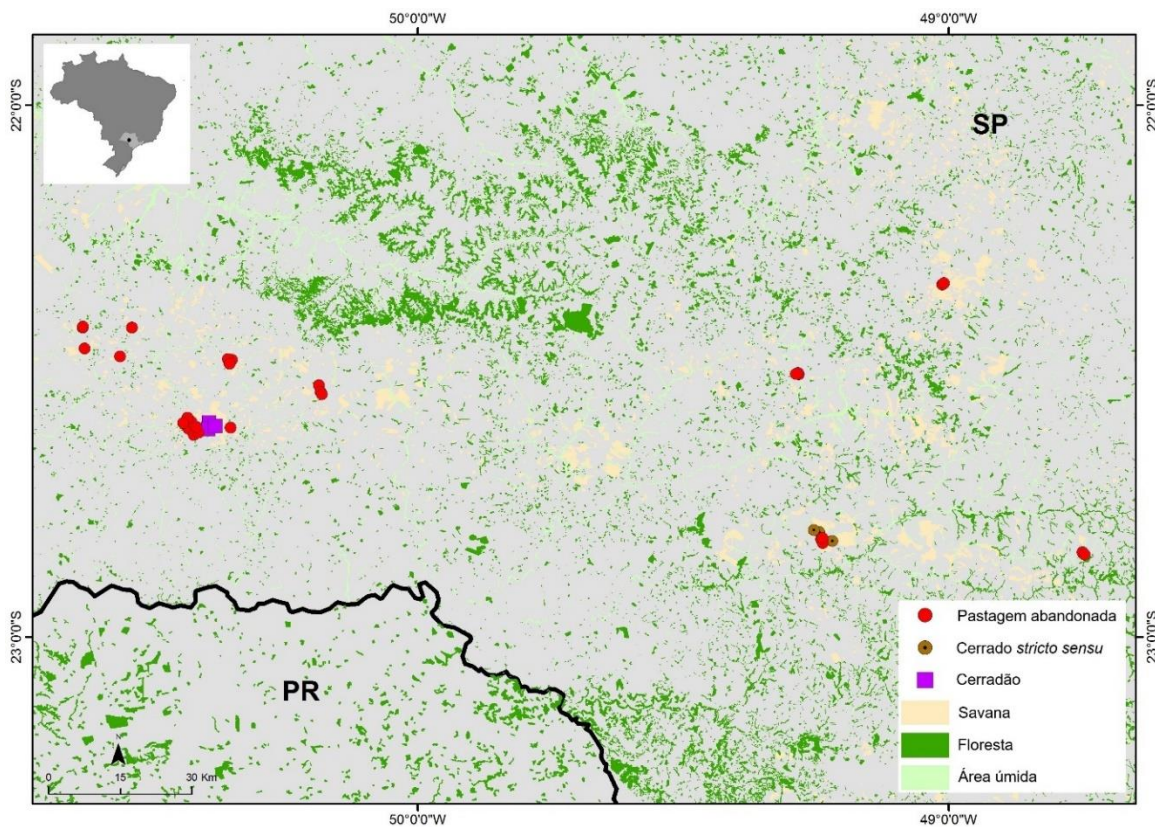


Figura 1. Distribuição das 31 pastagens abandonadas e 6 ecossistemas de referência na região de estudo. As coordenadas geográficas das áreas de estudo estão disponíveis na Tabela 1, a seguir.

Tabela 1. Localização das áreas de estudo e tempo de abandono das pastagens.

Área	Categoria	Município	Coordenadas geográficas	Tempo (anos)
1	Pastagem	Águas de Santa Bárbara	S22°48'52,60"W49°14'14,65"	5
2	Pastagem	Águas de Santa Bárbara	S22°49'11,1"W049°14'16,9"	5
3	Pastagem	Águas de Santa Bárbara	S22°49'00,2"W049°14'23,6"	5
4	Pastagem	Assis	S22°35'52,4"W050°25'45,4"	4
5	Pastagem	Assis	S22°35'30,7"W050°25'34,0"	4
6	Pastagem	Assis	S22°36'18,6"W050°25'30,8"	20
7	Pastagem	Botucatu	S22°56'35,5"W048°27'32,9"	10
8	Pastagem	Botucatu	S22°56'38,6"W048°27'34,0"	10
9	Pastagem	Echaporã	S22°32'38,2"W050°10'49,0"	4
10	Pastagem	Echaporã	S22°32'22,1"W050°10'56,5"	4
11	Pastagem	Echaporã	S22°31'38,4"W050°11'08,8"	4
12	Pastagem	Paraguaçu Paulista	S22°27'29,4"W050°37'35,8"	12
13	Pastagem	Paraguaçu Paulista	S22°25'00,6"W050°37'47,6"	3
14	Pastagem	Assis	S22°29'11,2"W050°21'13,8"	15
15	Pastagem	Assis	S22°28'41,1"W050°21'25,01"	15
16	Pastagem	Pratânia	S22°50'27,2"W048°44'44,3"	9
17	Pastagem	Pratânia	S22°50'28,3"W048°44'51,2"	9
18	Pastagem	Bauru	S22°20'06,8"W049°00'30,5"	8
19	Pastagem	Bauru	S22°20'15,4"W049°00'42,8"	8
20	Pastagem	Paraguaçu Paulista	S22°25'06,7"W050°32'16,0"	12
21	Pastagem	Paraguaçu Paulista	S22°25'08,2"W050°37'50,6"	3
22	Pastagem	Paraguaçu Paulista	S22°28'22,5"W050°33'36,6"	3
23	Pastagem	Assis	S22°37'10,3"W050°25'21,8"	5
24	Pastagem	Assis	S22°28'48,0"W050°21'15,6"	15
25	Pastagem	Assis	S22°37'14,3"W050°25'15,6"	5
26	Pastagem	Assis	S22°35'45,9"W050°25'31,2"	4
27	Pastagem	Assis	S22°36'13,3"W050°25'35,6"	20
28	Pastagem	Paulistânia	S22°30'21,9"W049°17'14,2"	11
29	Pastagem	Paulistânia	S22°30'15,9"W049°16'59,7"	11
30	Pastagem	Paulistânia	S22°30'24,0"W049°16'55,2"	11
31	Pastagem	Assis	S22°36'25,5"W050°21'07,7"	25
32	Cerrado <i>stricto sensu</i>	Águas de Santa Bárbara	S22°47'57,2"W049°15'12,7"	-
33	Cerrado <i>stricto sensu</i>	Águas de Santa Bárbara	S22°48'29,5"W049°14'37,4"	-
34	Cerrado <i>stricto sensu</i>	Águas de Santa Bárbara	S22°49'11,8"W049°13'8,05"	-
35	Cerradão	Assis	S22°36'14"W50°23'11"	-
36	Cerradão	Assis	S22°35'55"W50°23'33"	-
37	Cerradão	Assis	S22°35'47"W50°23'32"	-

Tabela 2. Caracterização edáfica das pastagens abandonadas utilizadas no estudo, localizadas em regiões de Cerrado no estado de SP.

Área	pH	M.O.	P <sub>resina</sub>	H+Al	K	Ca	Mg	SB	CTC	V%	Areia	Argila	Silte
	CaCl <sub>2</sub>	g/dm <sup>3</sup>	mg/dm <sup>3</sup>	mmol <sub>c</sub> /dm <sup>3</sup>	mmol <sub>c</sub> /dm <sup>4</sup>	mmol <sub>c</sub> /dm <sup>5</sup>	mmol <sub>c</sub> /dm <sup>6</sup>	mmol <sub>c</sub> /dm <sup>7</sup>	mmol <sub>c</sub> /dm <sup>8</sup>		g/kg	g/kg	g/kg
1	4,8	16	2	26	0,8	4	2	6	32	20	864	106	30
2	4,1	15	3	25	0,4	7	1	9	34	26	837	139	24
3	4,1	12	2	23	0,4	6	2	8	31	26	854	104	42
4	4,2	17	2	24	0,4	5	3	8	32	25	832	116	52
5	4,1	20	3	42	0,5	2	2	5	47	11	799	134	67
6	3,7	16	2	40	0,5	2	1	4	43	8	882	105	13
7	3,9	18	2	31	0,6	2	1	4	34	11	845	121	34
8	4,0	16	2	37	0,6	2	1	4	41	9	765	194	41
9	3,9	10	2	28	0,4	4	1	5	33	15	820	139	41
10	4,1	9	2	24	0,3	4	2	6	30	19	828	121	51
11	3,9	15	2	31	0,4	2	1	4	35	12	838	133	29
12	3,9	12	2	21	0,4	1	1	2	23	10	875	108	17
13	3,8	10	2	26	0,6	2	1	4	30	12	888	86	26
14	4,0	13	2	24	0,4	2	2	4	29	15	875	105	20
15	3,9	12	2	27	0,4	2	2	4	31	14	870	104	26
16	3,9	16	2	46	0,5	4	1	5	50	10	821	85	94
17	3,9	12	2	30	1,1	2	2	5	35	14	849	98	53
18	4,4	18	2	26	0,8	7	3	11	38	30	861	102	37
19	4,0	15	2	33	0,8	4	2	6	39	15	858	112	30
20	3,9	16	3	39	0,6	4	2	6	45	13	849	121	30
21	3,9	14	2	33	0,6	2	1	4	37	11	857	116	27
22	3,9	15	3	25	0,8	2	1	4	29	15	879	97	24
23	4,4	19	3	22	0,5	12	4	17	38	43	845	116	39
24	3,9	12	2	35	0,6	2	1	4	39	10	880	98	22
25	4,1	18	3	32	0,6	4	1	5	38	14	859	113	28
26	3,9	17	2	47	0,4	2	2	4	52	8	791	157	52
27	3,8	13	2	37	0,8	2	1	4	41	9	897	92	11
28	4,4	16	3	31	1,3	7	8	16	48	35	876	85	39
29	4,6	13	2	19	1,4	10	6	17	37	47	861	64	75
30	4,6	18	3	34	1,7	11	5	18	52	34	924	60	16
31	4,6	13	3	13	0,8	4	4	8	21	39	934	53	13

# CAPÍTULO 1

## PASTAGENS ABANDONADAS NÃO RECUPERAM ESPONTANEAMENTE OS ATRIBUTOS DAS SAVANAS NATURAIS PRIMÁRIAS

Mário G. B. Cava, Natashi A. L. Pilon, Milton Cezar Ribeiro e Giselda Durigan

### RESUMO

Estratégias de restauração ativa têm sido recomendadas para recuperar savanas neotropicais em áreas abandonadas. Todavia, nenhum estudo investigou as trajetórias e o ritmo de recuperação espontânea desses sistemas. Neste contexto, torna-se urgente investigar a dinâmica de savanas degradadas para orientar a tomada de decisão sobre qual estratégia de restauração adotar. Nós analisamos a dinâmica de savanas secundárias no Cerrado, amostrando 29 pastagens abandonadas (tempo desde o abandono variando de 3 a 25 anos) e aplicando o método de substituição do tempo pelo espaço (cronosequência). Nós modelamos as mudanças temporais dos atributos da comunidade vegetal e estimamos o tempo (anos) necessário para esses atributos se igualarem aos atributos de dois ecossistemas de referência (três repetições cada), Cerrado *stricto sensu* (daqui em diante, savana natural primária) e um Cerradão (daqui em diante, savana adensada), resultante da supressão de regimes de queima natural. Analisamos também a composição da comunidade vegetal das áreas de estudo. Nossos modelos mostraram que a cobertura, a riqueza e a densidade de árvores aumentaram rapidamente com o tempo desde o abandono das pastagens, ultrapassando facilmente os valores da savana natural primária (28 anos) e atingindo os valores de savana adensada aos 49 anos após o abandono. A cobertura e a riqueza do estrato rasteiro aumentaram em ritmo muito mais lento. Como as espécies deste estrato, incluindo as gramíneas exóticas, são intolerantes à sombra, elas serão eliminadas pelo fechamento do dossel ao longo do tempo. Até 25 anos após o abandono, verificamos que muitas espécies das savanas naturais primárias ainda não colonizaram as savanas secundárias (37%), especialmente espécies do estrato rasteiro (82% das gramíneas nativas ausentes). Este período também não foi suficiente para que as savanas secundárias se tornassem floristicamente semelhantes às savanas adensadas, que são dominadas por espécies de árvores tolerantes à sombra. Apesar da elevada regeneração natural apresentada pela vegetação do Cerrado, pastagens abandonadas não retornarão espontaneamente ao estado da

savana natural primária. Protegidas do fogo e sem o estrato rasteiro nativo, o estado final das savanas secundárias será o de florestas de baixa diversidade. Se os objetivos da restauração incluem a recuperação da biodiversidade e estrutura da savana natural primária, intervenções para evitar o adensamento da vegetação e a reintrodução de ervas e arbustos nativos serão necessárias. No entanto, se como estado final desejável for admitida uma floresta de baixa diversidade, a restauração passiva (não intervenção) e a proteção contra o fogo são apropriadas.

Palavras-chave: regeneração natural, restauração passiva, trajetórias da vegetação, cronosequência, adensamento da vegetação lenhosa, savana secundária, cerrado, savana neotropical, restauração savânica.

#### ABSTRACT

Active restoration strategies have been recommended to recover Neotropical savannas in abandoned lands, but no studies have investigated the trajectories and speeds of spontaneous recovery for these systems. Research into the dynamics of degraded savannas is urgently needed to guide restoration decision-making. We analysed the dynamics of secondary savannas in the Brazilian Cerrado by sampling 29 abandoned pastures (time since abandonment ranging from 3 to 25 years) and applying the space-for-time substitution method. We modelled the temporal changes in plant community attributes and estimated the time (years) required for these attributes to match those of two reference ecosystems (three replicates each), old-growth savanna and a forest-type savanna, which had encroached following fire suppression (encroached savanna). We also analysed the plant community composition of the study sites. Our models showed that tree canopy cover, richness and density rapidly increased with time since pasture abandonment, easily surpassing the values of the old-growth savanna (28 years) and reaching the values of encroached savanna 49 years after abandonment. The cover and richness of the ground layer increased at a much slower pace. Since the species in this layer, including the exotic grasses, are shade intolerant, they will be eliminated by canopy closure over time. Up to 25 years after abandonment, secondary savannas continued to lack many (37%) old-growth savanna species, mostly from the ground layer (82% of grasses absent).



This period was also not sufficient for the secondary savannas to become floristically similar to the encroached savannas, which are dominated by shade-tolerant tree species. Despite the reported high natural regeneration of Neotropical savanna vegetation, abandoned pastures will not spontaneously return to an old-growth savanna state. Protected from fire and lacking the native ground layer, the end state of secondary savannas will be a low-diversity forest. If restoration goals include the recovery of old-growth savanna biodiversity and structure, interventions are required to prevent woody encroachment and reintroduce native grasses, forbs and shrubs. However, if the desirable endpoint is a low-diversity forest, passive restoration (non-intervention) and fire protection are appropriate.

Keywords: natural regeneration, passive restoration, vegetation trajectories, chronosequence, woody encroachment, encroached savanna, secondary savanna, cerrado, Neotropical savanna, savanna restoration.

## 1.1 INTRODUÇÃO

Ambiciosos compromissos globais envolvendo a restauração de ecossistemas degradados foram firmados nesta década por praticamente todos os países do mundo (Aronson & Alexander, 2013; Suding et al., 2015). Dentre os sistemas prioritários (Myers, Mittermeier, Mittermeier, Da Fonseca, & Kent, 2000) a serem restaurados, estão as savanas Neotropicais (Strassburg et al., 2017). Assim, cientistas e restauradores têm testado e desenvolvido diversas técnicas para restauração ativa destes sistemas (Ferreira, Walter, & Vieira, 2015; Pereira, Laura, & Souza, 2013; Pilon, Buisson, & Durigan, 2017; Silva, Oliveira, Rocha, & Vieira, 2015; Silva & Vieira, 2017). Todavia, restaurar savanas ativamente é desafiador, devido aos elevados custos referentes ao controle de gramíneas exóticas (Breed, Lowe, & Mortimer, 2016) e à indisponibilidade de propágulos (material vegetativo ou sementes) de espécies herbáceas e arbustivas para comercialização (Pilon et al., 2017).

Um desafio adicional à restauração de savanas refere-se à sua dependência em relação ao fogo (Veldman, 2016). Se a restauração de savanas não incluir o restabelecimento dos regimes históricos de queima, a manutenção da estrutura e da diversidade da vegetação, bem como dos processos ecológicos que dependem do fogo, serão comprometidos (Abreu et al., 2017; Durigan & Ratter, 2016; Honda & Durigan, 2016). Sem o fogo, tanto as savanas naturais primárias quanto as savanas

restauradas tendem a se tornar florestas, que são possíveis estados alternativos em diversas partes do mundo (Bond, Woodward, & Midgley, 2005; Staver, Archibald, & Levin, 2011).

Estudos desenvolvidos em florestas tropicais têm demonstrado que a restauração passiva (não intervenção) pode trazer resultados similares à restauração ativa, em intervalos de tempo relativamente curtos (Meli et al., 2017). Nesses casos, a restauração passiva é vantajosa, por apresentar baixo custo (Zahawi, Reid, & Holl, 2014). Entretanto, sabe-se que alguns sistemas, após perturbações, mudam para estados alternativos indesejáveis (Standish et al., 2014; Suding, Gross, & Houseman, 2004). Assim, a tomada de decisão sobre qual estratégia de restauração aplicar deve fundamentar-se na dinâmica pós-perturbação do sistema que se deseja recuperar (Suding, Spotswood, Chapple, Beller, & Gross, 2016). Se as trajetórias do sistema apresentam previsibilidade temporal, pode-se identificar qual será o estado final da comunidade em regeneração. Se este estado ecológico for desejável, a restauração passiva pode ser aplicada (Holl & Aide, 2011; Prach, Marrs, Pysek, & van Diggelen, 2007).

Até então, nenhuma pesquisa investigou a dinâmica de savanas Neotropicais após sua conversão em outros usos da terra e subsequente abandono. Consequentemente, a restauração ativa tem sido amplamente recomendada para a recuperação destes sistemas, com elevados custos e resultados desapontadores. O objetivo deste estudo foi gerar informações para subsidiar a tomada de decisão sobre qual estratégia de restauração adotar nesses casos. Nós analisamos as trajetórias temporais de savanas secundárias no Cerrado brasileiro, amostrando 29 pastagens abandonadas por períodos entre 3 e 25 anos e aplicando o método de substituição do tempo pelo espaço (cronosequência). Modelamos as mudanças temporais da riqueza e estrutura da vegetação e estimamos o tempo (anos) necessário para que esses atributos atinjam o estado pré-perturbação (savana natural primária) ou um possível estado alternativo (savana adensada) da vegetação. Analisamos também a composição da comunidade vegetal dos locais de estudo para verificar se as pastagens abandonadas tornam-se semelhantes aos ecossistemas de referência.

## 1.2 MATERIAL E MÉTODOS

### 1.2.1 Região de estudo

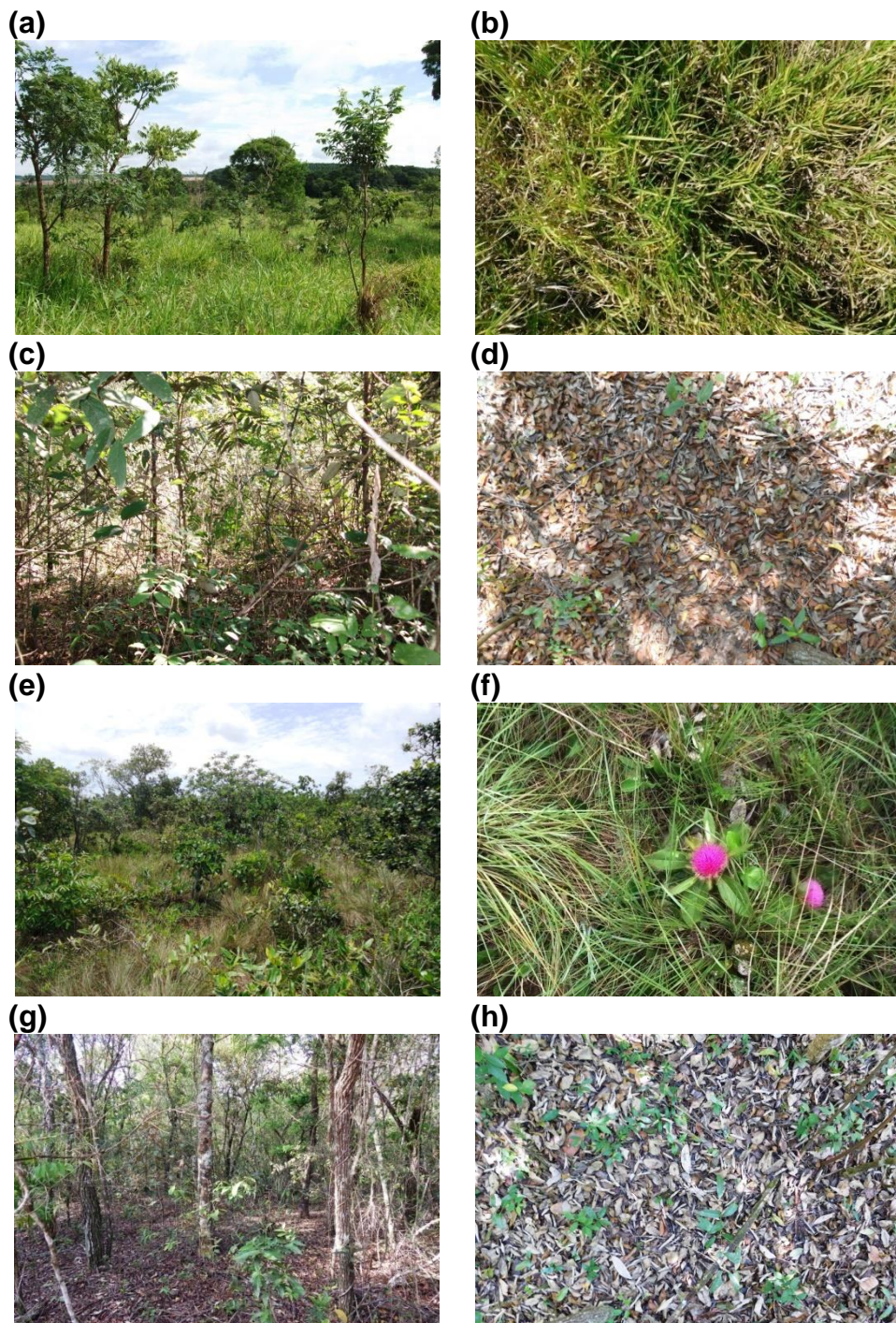
A região de estudo está delimitada no limite austral da ecoregião do Cerrado (*sensu* Olson et al., 2001), que é a maior representação do bioma savânico nas Américas. As 35 áreas de estudo distribuem-se ao longo de 11.747 km<sup>2</sup>, na Região Centro-Oeste do estado de São Paulo, Brasil. A elevação destas áreas varia de 445 a 854 m de altitude. O clima da região caracteriza-se por inverno frio e seco, durante os meses de abril a setembro e verão quente e úmido, entre outubro e março. A precipitação média anual na região de estudo varia de 1.170 a 1.302 mm. A pluviosidade no mês mais seco do ano (agosto) pode restringir-se a 22 mm, enquanto no mês mais chuvoso (janeiro), pode atingir 223 mm. A temperatura média mensal na região varia de 20,2°C a 22,4°C. No mês mais frio do ano (julho), a temperatura média gira em torno de 16,5°C e no mês mais quente (fevereiro), pode atingir 25,2°C. A região de estudo, previamente coberta por um mosaico de Cerrado e Mata Atlântica, apresenta atualmente paisagem fortemente fragmentada e matriz dominada por pastagens plantadas (Durigan, Siqueira, & Franco, 2007).

### 1.2.2 Áreas de estudo

Três tipos de áreas de estudo foram amostradas: savanas secundárias (pastagens abandonadas), savanas naturais primárias e savanas adensadas (Figura 1).

Para construção da cronosequência, selecionamos 29 savanas secundárias resultantes da conversão de savanas naturais primárias em pastagens plantadas e subsequente abandono (Figura 1a, 1b, 1c e 1d). O tamanho das pastagens abandonadas variou entre 0,37 e 114 hectares ( $26 \pm 33$  hectares, em média). A formação de pastagens na região comumente envolve a supressão quase total da vegetação arbórea nativa (árvores maiores são mantidas para proporcionar sombra ao rebanho) e plantio de gramíneas africanas (Klink & Machado, 2005; Pivello, Carvalho, Lopes, Peccinini, & Rosso, 1999; Williams & Baruch, 2000), especialmente *Urochloa decumbens* (Stapf) R.D.Webster e *Urochloa humidicola* (Rendle) Morrone & Zuloaga. A maioria dos pastos selecionados foram abandonados ao serem convertidos em Reservas Legais, que correspondem a 20% de cada propriedade rural privada que devem ser cobertos por vegetação nativa, segundo os dispositivos da lei

ambiental brasileira (Lei nº 12.651/2012). O tempo desde a retirada do gado das pastagens nos foi informado pelos proprietários e responsáveis pelas áreas de estudo



**FIGURA 1** Estrutura (à esquerda) e estrato rasteiro (à direita) de algumas áreas de estudo. Savana secundária aos quatro (a; b) e 25 anos após o abandono da pastagem (c; d); savana natural primária (Cerrado *stricto sensu*) (e; f); e savana adensada (Cerradão) (g; h).

e variou de 3 a 25 anos. As pastagens permaneceram protegidas do fogo desde seu abandono, uma vez que queimadas são proibidas por lei no Brasil (Durigan & Ratter, 2016). Todas as áreas apresentam relevo aplainado, solos ácidos (pH variando de 3,7 a 4,8), com textura arenosa (teor de total areia variando de 765 a 934 g kg<sup>-1</sup>) e baixa fertilidade (saturação por bases variando de 8 a 47%).

A vegetação histórica da área de estudo é caracterizada por árvores esparsas distribuídas em um estrato graminoso contínuo (savana natural primária) (Borgonovi & Chiarini, 1965), mas estudos recentes têm demonstrado que a supressão do fogo resulta em rápido adensamento da vegetação (Durigan & Ratter, 2006), resultando em uma formação vegetal florestal (savana adensada). Portanto, nós selecionamos esses dois tipos de vegetação natural como os possíveis estados ecológicos finais da savana em regeneração e os tratamos como ecossistemas de referência. Selecionamos três sítios ocupados por savanas naturais primárias (figura 1e e 1f) em bom estado de conservação e três sítios ocupados por savanas adensadas resultantes da supressão antrópica de regimes de queima natural (figura 1g e 1h) (Abreu et al., 2017; Durigan & Ratter, 2016). Esses sítios encontram-se no interior da Estação Ecológica de Santa Bárbara (22°48'59"S, 49°14'12"W; 2.712 hectares) e da Estação Ecológica de Assis (22°34'19.72"S, 50°24'39.98"W; 1.760,64 hectares), que são áreas naturais protegidas.

### 1.2.3 Amostragem da vegetação

Amostramos a vegetação em parcelas de 50 x 20 m (1000 m<sup>2</sup>) aleatoriamente estabelecidas (uma parcela por sítio) nas savanas secundárias ( $n=29$ ) e ecossistemas de referência ( $n=6$ ), evitando bordas e zonas ripárias. Em cada parcela registramos as árvores a partir de 5 cm de diâmetro à altura do peito (DAP), quantificamos o DAP de cada indivíduo e identificamos as espécies. Em uma subparcela de 50 x 1 m (50 m<sup>2</sup>), ao longo do eixo longitudinal central de cada parcela, identificamos todas as espécies de plantas com DAP menor que 5 cm [árvores jovens, arbustos, subarbustos, lianas, palmeiras, gramíneas e ervas não graminóides (daqui em diante, ervas)] para contabilização da riqueza do estrato rasteiro. Quando não foi possível identificar as espécies em campo, coletamos material botânico para identificação posterior, com auxílio de especialistas e consultas a herbários. Por fim, dentro de cada parcela de 50 x 20 m, aplicamos o método de linhas (Canfield, 1941) para quantificar a cobertura de copas (área do solo coberta pela projeção das copas das árvores), cobertura do

estrato rasteiro (área do solo coberta por todas as plantas nativas do estrato rasteiro), cobertura de gramíneas nativas (área do solo coberta exclusivamente por gramíneas nativas) e cobertura de gramíneas exóticas (área do solo coberta exclusivamente por gramíneas exóticas). Para esta amostragem utilizamos, em cada unidade amostral, três linhas de medição, demarcadas por trenas de 50 m de extensão (a central e as duas laterais da parcela). As coberturas de cada componente da comunidade foram quantificadas separadamente, em porcentagem da extensão da linha. A cobertura de cada componente, em cada parcela, foi obtida pela média entre as três linhas.

#### 1.2.4 Análise de dados

##### 1.2.4.1 Atributos da vegetação

Para análise das trajetórias das savanas secundárias em regeneração, calculamos os seguintes atributos da comunidade vegetal em cada sítio: cobertura de copas (%), cobertura do estrato rasteiro (%), cobertura de gramíneas nativas (%), cobertura de gramíneas exóticas (%), densidade de árvores (indivíduos  $\text{ha}^{-1}$ ,  $\text{DAP} \geq 5$  cm), área basal ( $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$ ), riqueza de árvores (por 1000  $\text{m}^2$ ,  $\text{DAP} \geq 5$  cm) e riqueza do estrato rasteiro (por 50  $\text{m}^2$ ) (Tabela S1).

##### 1.2.4.2 Comparação entre os ecossistemas de referência

Para verificar as diferenças relacionadas à riqueza e estrutura entre a savana natural primária e a savana adensada, submetemos os atributos dessas comunidades, com exceção da área basal (ver item 1.2.4.3), à análise de variância (ANOVA), após verificar o atendimento dos pressupostos (Quinn & Keough, 2002).

##### 1.2.4.3 Modelagem das trajetórias da vegetação das savanas secundárias em regeneração

Para investigar as trajetórias temporais das savanas secundárias em regeneração nas pastagens abandonadas, modelamos os dados utilizando regressões lineares, tratando os atributos da vegetação mensurados como variáveis resposta e o tempo de abandono das pastagens (anos) como variável preditora. A partir destas análises, obtivemos modelos para cada um dos atributos, ajustando-os de acordo com o maior valor de  $r^2$  (Zar, 1999). Cabe ressaltar, que os dados referentes à área basal não foram modelados, pois não atenderam os pressupostos da regressão linear.

#### 1.2.4.4 Análises preditivas a partir dos modelos obtidos

Utilizando os modelos obtidos, efetuamos análises preditivas do tempo necessário (anos) para que cada atributo da comunidade em regeneração se iguale aos valores observados em cada um dos ecossistemas de referência (savana natural primária e savana adensada).

#### 1.2.4.5 Composição de espécies

Todas as espécies identificadas foram categorizadas pela forma de vida: árvore, arbusto, subarbusto, palmeira, liana, gramínea e erva. Utilizamos essa informação para determinar a partição das espécies dos ecossistemas de referência e das savanas secundárias entre esses grupos. Para avaliar a semelhança na composição das espécies de plantas entre as savanas secundárias, savanas naturais primárias e savanas adensadas, realizamos uma ordenação baseada em uma matriz de presença/ausência de espécies por local, utilizando o escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) com escores construídos a partir de valores do índice de dissimilaridade de Bray-Curtis (Clarke, 1993). Todas as análises foram realizadas com o software R (R Development Core Team, 2014).

### 1.3 RESULTADOS

#### 1.3.1 Diferenças entre os ecossistemas de referência

A savana natural primária e a savana adensada diferiram entre si, em relação a todos os atributos estudados, com exceção da cobertura de gramíneas exóticas, uma vez que ambos os ecossistemas de referência apresentaram-se livres de invasão (Tabela 1). A savana natural primária apresentou valores superiores à savana adensada no que diz respeito aos atributos do estrato rasteiro como um todo: cobertura do estrato rasteiro 37% superior ( $F_{1,4}=25,72$ ;  $p=0,007$ ), mais que o dobro da riqueza do estrato rasteiro ( $F_{1,4}=71,57$ ;  $p=0,001$ ) (Tabela 1) e cobertura de gramíneas nativas 12 vezes maior. A savana adensada, por sua vez, apresentou valores superiores à savana natural primária no que se refere às variáveis relacionadas ao estrato arbóreo: cobertura de copas 21% superior ( $F_{1,4}=57,09$ ;  $p=0,002$ ), 697 indivíduos arbóreos a mais por hectare ( $F_{1,4}=10,5$ ;  $p=0,032$ ) e quase o dobro da riqueza de espécies arbóreas ( $F_{1,4}=11,68$ ;  $p=0,027$ ) (Tabela 1).

### 1.3.2 Trajetórias da vegetação das savanas secundárias em regeneração

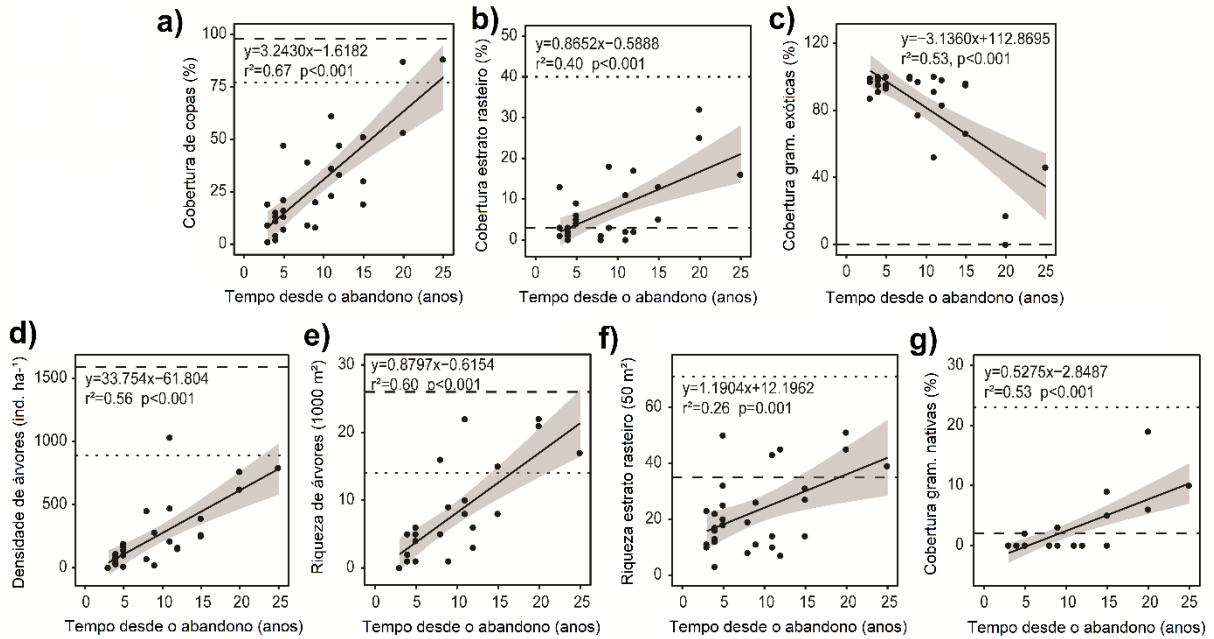
Todos os atributos das savanas em regeneração modelados apresentaram relações significativas com o tempo de abandono das pastagens e foram melhor ajustados a modelos lineares, com valores de  $r^2$  variando de 0,26 (riqueza do estrato rasteiro) a 0,67 (cobertura de copas).

As variáveis cobertura de copas ( $r^2=0,67$ ;  $F_{1,27}=53,6$ ;  $p<0,001$ ; Figura 2a), densidade de árvores ( $r^2=0,56$ ;  $F_{1,27}=34,05$ ;  $p<0,001$ ; Figura 2d), riqueza de árvores ( $r^2=0,60$ ;  $F_{1,27}=38,91$ ;  $p<0,001$ ; Figura 2e), cobertura do estrato rasteiro ( $r^2=0,40$ ;  $F_{1,27}=18,66$ ;  $p<0,001$ ; Figura 2b), cobertura de gramíneas nativas ( $r^2=0,53$ ;  $F_{1,27}=30,05$ ;  $p<0,001$ ; Figura 1g) e riqueza do estrato rasteiro ( $r^2=0,26$ ;  $F_{1,27}=9,44$ ;  $p=0,001$ ; Figura 2f) aumentaram linearmente com o tempo de abandono das pastagens. Em contrapartida, a cobertura de gramíneas exóticas ( $r^2=0,53$ ;  $F_{1,27}=30,88$ ;  $p<0,001$ ; Figura 2c) decresceu linearmente com o tempo, tendendo a desaparecer das pastagens abandonadas.

**TABELA 1** Características da savana natural primária e da savana adensada (média e erro-padrão, EP) e tempo (anos) estimado para que as savanas secundárias em regeneração alcancem tais valores, com base nos modelos gerados a partir da cronosequência. Os ecossistemas de referência diferiram estatisticamente entre si pela análise de variância, exceto no que diz respeito à variável cobertura de gramíneas exóticas. Os valores de  $r^2$  apresentados estão relacionados aos modelos lineares gerados a partir cronosequência (ver Figura 2).

Atributo da vegetação	$r^2$	Savana natural primária (n=3)		Savana adensada (n=3)	
		Média ± EP	Tempo (anos)	Média ± EP	Tempo (anos)
Cobertura de copas (%)	0,67	77 ± 3	24	98 ± 1	31
Cobertura do estrato rasteiro (%)	0,40	40 ± 12	47	3 ± 4	4
Cobertura de gramíneas nativas (%)	0,53	23 ± 5	49	2 ± 2	9
Cobertura de gramíneas exóticas (%)	0,53	0	36	0	36
Densidade de árvores (indivíduos ha <sup>-1</sup> )	0,56	890 ± 180	28	1.587 ± 117	49
Riqueza de árvores (por 1000 m <sup>2</sup> )	0,60	14 ± 2	17	26 ± 3	30
Riqueza do estrato rasteiro (por 50 m <sup>2</sup> )	0,26	71 ± 4	49	35 ± 1	19





**FIGURA 2** Trajetórias temporais dos atributos das savanas secundárias em regeneração, baseadas na cronosequência (0 - 25 anos): (a) cobertura de copas, (b) cobertura do estrato rasteiro, (c) cobertura de gramíneas exóticas, (d) densidade de árvores (DAP $\geq$ 5 cm), (e) riqueza de árvores (DAP $\geq$ 5 cm), (f) riqueza do estrato rasteiro (todas as plantas com DAP $<$ 5 cm, incluindo árvores jovens, arbustos, subarbustos, lianas, palmeiras, gramíneas e ervas) e (g) cobertura de gramíneas nativas. A média das variáveis da savana natural primária (Cerrado *stricto sensu*) é representada por linhas horizontais pontilhadas (...) e da savana adensada (Cerradão) por linhas horizontais tracejadas (----). A área acinzentada representa o erro padrão da análise de regressão.

### 1.3.3 Tempo para as savanas secundárias se igualarem aos ecossistemas de referência

O tempo previsto para que os atributos das savanas secundárias igualem-se aos atributos da savana natural primária variou amplamente (Tabela 1, Figura 2). O primeiro atributo das comunidades em regeneração a igualar a savana natural primária é a riqueza de árvores, em cerca de 17 anos após o abandono das pastagens, dentro, portanto, do período compreendido pela cronosequência estudada. Previmos que sete anos depois, isto é, aos 24 anos após o abandono das pastagens (período igualmente compreendido pela cronosequência), ocorre a recuperação da cobertura de copas de uma savana natural primária. A densidade de árvores, por sua vez, deverá igualar a savana natural primária aos 28 anos após o abandono das pastagens

e a cobertura de gramíneas exóticas tende a desaparecer (igualar-se ao valor da savana natural primária) aos 36 anos após o abandono das pastagens. Ainda, o tempo estimado para que a cobertura e riqueza de espécies do estrato rasteiro se igualem aos valores da savana natural primária é de 47 e 49 anos, respectivamente, após o abandono das pastagens. Por fim, estimamos que a cobertura de gramíneas nativas das savanas secundárias se igualará à savana natural primária aos 49 anos após o abandono das pastagens. Contudo, 22 das 29 pastagens estudadas apresentaram 0% de cobertura de gramíneas nativas.

O tempo estimado para as variáveis das savanas secundárias se igualarem aos atributos da savana adensada também variou amplamente (Tabela 1, Figura 2). O primeiro atributo a se igualar a savana adensada foi a cobertura do estrato rasteiro, quatro anos após o abandono das pastagens, seguido da cobertura de gramíneas nativas (9 anos) e da riqueza do estrato rasteiro (19 anos), todas dentro do período compreendido pela cronosequência estudada. A riqueza de árvores, por sua vez, se igualará à savana adensada 30 anos após o abandono das pastagens, seguida da cobertura do copas, um ano depois (31 anos). Ainda, estimamos que a cobertura de gramíneas exóticas se igualará à savana adensada aos 36 anos após o abandono das pastagens. Por fim, a densidade da árvores alcançará o valor do savana adensada aos 49 anos após o abandono das pastagens.

#### 1.3.4 Composição

Registramos um total de 329 espécies vegetais nas 35 áreas de estudo (Tabela 2). Registramos 240 espécies nas savanas secundárias (2,9 hectares amostrados no total). As savanas naturais primárias e as savanas adensadas apresentaram 137 e 81 espécies, respectivamente, apesar de terem sido amostrados apenas 0,3 hectares em cada uma delas. Até 25 anos após o abandono das pastagens, a composição de espécies das savanas secundárias assemelhou-se mais à composição das savanas naturais primárias do que à composição das savanas adensadas (Figura 3). Verificamos que 37% das espécies de savanas naturais primárias (51 espécies) e 56% das espécies de savanas adensadas (46 espécies) não foram registradas nas savanas secundárias. A categorização das espécies em grupos funcionais por forma de vida (Figura 4) nos diferentes ambientes mostrou que uma alta proporção das espécies das savanas naturais primárias, especialmente gramíneas, não se recuperou

nas pastagens abandonadas. Apenas 3, de 17 espécies de gramíneas registradas nas savanas naturais primárias, recuperaram-se nas pastagens abandonadas (Tabela 2).

**TABELA 2** Lista de espécies amostradas, suas respectivas formas de vida (FV) e presença ou ausência por tipo de sítio de estudo: savana secundária (SS;  $n=29$ ), savana natural primária (Cerrado *stricto sensu*) (SNP;  $n=3$ ) e savana adensada (Cerradão) (SA;  $n=3$ ).

Família	Espécie	FV	SS	SNP	SA
Acanthaceae	<i>Ruellia bulbifera</i> Lindau	Erva	X	X	
Acanthaceae	<i>Ruellia geminiflora</i> Kunth	Erva	X	X	
Amaranthaceae	<i>Alternanthera brasiliana</i> (L.) Kuntze	Erva	X		
Amaranthaceae	<i>Gomphrena macrocephala</i> A.St.-Hil.	Subarbusto	X		
Amaranthaceae	<i>Pfaffia tuberosa</i> (Spreng.) Hicken	Erva	X		
Anacardiaceae	<i>Lithraea molleoides</i> (Vell.) Engl.	Árvore	X		
Anacardiaceae	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	Árvore	X		X
Anacardiaceae	<i>Anacardium humile</i> A.St.-Hil.	Subarbusto		X	
Annonaceae	<i>Annona coriacea</i> Mart.	Árvore	X	X	
Annonaceae	<i>Annona crassiflora</i> Mart.	Árvore	X	X	
Annonaceae	<i>Annona dioica</i> A.St.-Hil.	Arbusto	X	X	
Annonaceae	<i>Annona nutans</i> (R.E.Fr.) R.E.Fr.	Arbusto	X	X	
Annonaceae	<i>Duguetia furfuracea</i> (A.St.-Hil.) Saff.	Arbusto	X	X	
Annonaceae	<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.	Árvore	X		X
Apocynaceae	<i>Blepharodon bicuspidatum</i> E.Fourn.	Liana		X	
Apocynaceae	<i>Forsteronia glabrescens</i> Müll.Arg.	Liana	X	X	X
Apocynaceae	<i>Himatanthus obovatus</i> (Müll. Arg.) Woodson	Árvore	X		
Apocynaceae	<i>Mandevilla pohliana</i> (Stadelm.) A.H.Gentry	Subarbusto		X	
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana catharinensis</i> A.DC.	Árvore	X		
Araliaceae	<i>Schefflera vinosa</i> (Cham. & Schltdl.) Frodin & Fiaschi	Arbusto	X	X	X
Arecaceae	<i>Allagoptera campestris</i> (Mart.) Kuntze	Palmeira	X	X	
Arecaceae	<i>Butia paraguayensis</i> (Barb.Rodr.) Bailey	Palmeira		X	
Arecaceae	<i>Styrax pohlii</i> A. DC.	Árvore			X
Arecaceae	<i>Syagrus loefgrenii</i> Glassman	Palmeira		X	
Arecaceae	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	Palmeira			X
Asteraceae	<i>Acanthospermum australe</i> (Loefl.) Kuntze	Erva	X		
Asteraceae	<i>Achyrocline satureioides</i> (Lam.) DC.	Erva	X	X	
Asteraceae	<i>Ageratum conyzoides</i> L.	Erva	X		
Asteraceae	<i>Aspilia clauseniana</i> Baker	Subarbusto	X		
Asteraceae	<i>Austroeuatorium inulaefolium</i> (Kunth) R.M.King & H.Rob.	Arbusto	X		
Asteraceae	<i>Baccharis dracunculifolia</i> DC.	Arbusto	X		
Asteraceae	<i>Barrosoa candolleana</i> (Hook. & Arn.) R.M.King & H.Rob.	Arbusto	X		
Asteraceae	<i>Bidens gardneri</i> Baker	Erva	X		
Asteraceae	<i>Chaptalia integerrima</i> (Vell.) Burkart	Erva	X	X	
Asteraceae	<i>Chromolaena laevigata</i> (Lam.) R.M.King & H.Rob.	Arbusto	X	X	
Asteraceae	<i>Chromolaena maximiliani</i> (Schrad. ex DC.) R.M.King & H.Rob.	Arbusto	X		

Continua...

Família	Espécie	FV	SS	SNP	SA
Asteraceae	<i>Chromolaena oxylepis</i> (DC.) R.M.King & H.Rob.	Arbusto	X	X	
Asteraceae	<i>Chromolaena squalida</i> (DC.) R.M.King & H.Rob.	Arbusto	X	X	
Asteraceae	<i>Chrysolaena obovata</i> (Less.) Dematt.	Subarbusto	X		
Asteraceae	<i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronquist	Subarbusto	X		
Asteraceae	<i>Elephantopus mollis</i> Kunth	Erva	X		
Asteraceae	<i>Lepidaploa chamissonis</i> (Less.) H.Rob.	Arbusto	X	X	
Asteraceae	<i>Lepidaploa remotiflora</i> (Rich.) H.Rob.	Arbusto	X		
Asteraceae	<i>Lessingianthus bardanoides</i> (Less.) H.Rob.	Arbusto	X	X	
Asteraceae	<i>Mikania cordifolia</i> (L.f.) Willd.	Liana	X		
Asteraceae	<i>Mikania mendocina</i> Phil.	Erva	X		
Asteraceae	<i>Moquiniastrum barrosoae</i> (Cabrera) G. Sancho	Arbusto	X	X	
Asteraceae	<i>Moquiniastrum polymorphum</i> (Less.) G. Sancho	Árvore	X	X	
Asteraceae	<i>Moquiniastrum pulchrum</i> (Cabrera) G.Sancho	Arbusto		X	
Asteraceae	<i>Orthopappus angustifolius</i> (Sw.) Gleason	Erva	X		
Asteraceae	<i>Piptocarpha rotundifolia</i> (Less.) Baker	Arbusto	X		
Asteraceae	<i>Pterocaulon rugosum</i> (Vahl) Malme	Subarbusto	X		
Asteraceae	<i>Pterocaulon virgatum</i> (L.) DC.	Subarbusto	X		
Asteraceae	<i>Vernonanthura phosphorica</i> (Vell.) H.Rob.	Subarbusto	X		
Asteraceae	<i>Vernonanthura nitidula</i> (Less.) H.Rob.	Arbusto	X		
Bignoniaceae	<i>Adenocalymma axillare</i> (K.Schum.) L.G.Lohmann	Liana	X		
Bignoniaceae	<i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos	Árvore	X	X	
Bignoniaceae	<i>Anemopaegma arvense</i> (Vell.) Stelfeld ex de Souza	Arbusto	X	X	
Bignoniaceae	<i>Cuspidaria pulchella</i> (Cham.) K.Schum.	Liana	X		
Bignoniaceae	<i>Cuspidaria pulchra</i> (Cham.) L.G.Lohmann	Arbusto			X
Bignoniaceae	<i>Cybistax antisiphilitica</i> (Mart.) Mart.	Árvore	X		
Bignoniaceae	<i>Fridericia florida</i> (DC.) L.G.Lohmann	Liana	X		
Bignoniaceae	<i>Fridericia platyphylla</i> (Cham.) L.G.Lohmann	Arbusto	X		
Bignoniaceae	indet 4	Liana			X
Bignoniaceae	<i>Jacaranda caroba</i> (Vell.) DC.	Arbusto			X
Bignoniaceae	<i>Jacaranda decurrens</i> Cham.	Subarbusto	X	X	
Bignoniaceae	<i>Pyrostegia venusta</i> (Ker Gawl.) Miers	Liana	X	X	
Bignoniaceae	<i>Zeyheria montana</i> Mart.	Arbusto		X	
Boraginaceae	<i>Cordia ecalyculata</i> Vell.	Árvore	X		
Boraginaceae	<i>Euploca salicoides</i> (Cham.) J.I.M.Melo & Semir	Erva	X		
Bromeliaceae	<i>Ananas ananassoides</i> (Baker) L.B.Sm.	Erva	X	X	X
Bromeliaceae	<i>Bromelia balansae</i> Mez	Erva	X	X	
Burseraceae	<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	Árvore			X
Cannabaceae	<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg.	Árvore	X		
Caryocaraceae	<i>Caryocar brasiliense</i> Cambess.	Árvore	X	X	
Celastraceae	<i>Peritassa campestris</i> (Cambess.) A.C.Sm.	Arbusto	X	X	
Celastraceae	<i>Tontelea micrantha</i> (Mart. ex Schult.) A.C.Sm.	Arbusto	X	X	
Chrysobalanaceae	<i>Couepia grandiflora</i> (Mart. & Zucc.) Benth.	Árvore	X		
Chrysobalanaceae	<i>Licania humilis</i> Cham. & Schtdl.	Subarbusto	X	X	
Combretaceae	<i>Terminalia argentea</i> Mart.	Árvore	X		
Combretaceae	<i>Terminalia glabrescens</i> Mart.	Árvore			X
Connaraceae	<i>Connarus suberosus</i> Planch.	Arbusto	X		

Continua...

Família	Espécie	FV	SS	SNP	SA
Convolvulaceae	<i>Evolvulus fuscus</i> Meisn.	Subarbusto		X	
Convolvulaceae	<i>Evolvulus sericeus</i> Sw. var. <i>Sericeus</i>	Erva		X	
Cucurbitaceae	<i>Cayaponia espelina</i> (Silva Manso) Cogn.	Liana	X	X	
Cucurbitaceae	<i>Melothria campestris</i> (Naudin) H. Schaef. & S.S. Renner	Erva	X	X	
Cyperaceae	<i>Bulbostylis hirtella</i> (Schrad.) Urb.	Erva		X	
Cyperaceae	<i>Cyperus aggregatus</i> (Willd.) Endl.	Erva	X		
Cyperaceae	<i>Rhynchospora corymbosa</i> (L.) Britton	Erva	X		X
Cyperaceae	<i>Rhynchospora exaltata</i> Kunth	Erva	X		X
Cyperaceae	<i>Rhynchospora melanocarpa</i> A.C.Araujo & W.W.Thomas	Erva	X		X
Dilleniaceae	<i>Davilla elliptica</i> A.St.-Hil.	Arbusto	X	X	
Dilleniaceae	<i>Doliocarpus dentatus</i> (Aubl.) Standl.	Liana	X		
Ebenaceae	<i>Diospyros hispida</i> A.DC.	Árvore	X	X	
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum campestre</i> A.St.-Hil.	Arbusto	X	X	
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum cuneifolium</i> (Mart.) O.E.Schulz	Arbusto	X	X	
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum deciduum</i> A.St.-Hil.	Árvore	X		
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum pelleterianum</i> A.St.-Hil.	Arbusto			X
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum suberosum</i> A.St.-Hil.	Árvore	X	X	
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum tortuosum</i> Mart.	Árvore	X		
Euphorbiaceae	<i>Croton antisiphiliticus</i> Mart.	Subarbusto		X	
Euphorbiaceae	<i>Croton floribundus</i> Spreng.	Árvore	X		
Euphorbiaceae	<i>Croton glandulosus</i> L.	Subarbusto	X	X	
Euphorbiaceae	<i>Maprounea guianensis</i> Aubl.	Árvore			X
Euphorbiaceae	<i>Microstachys serrulata</i> (Mart. & Zucc.) Müll.Arg.	Erva	X	X	
Euphorbiaceae	<i>Sapium obovatum</i> Klotzsch ex Müll.Arg.	Arbusto		X	
Fabaceae	<i>Aeschynomene falcata</i> (Poir.) DC.	Erva	X		
Fabaceae	<i>Anadenanthera peregrina</i> var. <i>falcata</i> (Benth.) Altschul	Árvore	X		X
Fabaceae	<i>Ancistrotropis peduncularis</i> (Kunth) A. Delgado	Liana	X		
Fabaceae	<i>Andira anthelmia</i> (Vell.) J.F. Macbr	Árvore			X
Fabaceae	<i>Andira humilis</i> Mart. ex Benth.	Subarbusto	X	X	
Fabaceae	<i>Bauhinia rufa</i> (Bong.) Steud.	Arbusto	X		
Fabaceae	<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth	Árvore	X	X	X
Fabaceae	<i>Chamaecrista desvauxii</i> (Collad.) Killip var. <i>desvauxii</i>	Subarbusto		X	
Fabaceae	<i>Chamaecrista flexuosa</i> (L.) Greene	Subarbusto	X	X	
Fabaceae	<i>Chamaecrista nictitans</i> (L.) Moench	Subarbusto	X		
Fabaceae	<i>Chamaecrista ramosa</i> (Vogel) H.S.Irwin & Barneby	Subarbusto	X		
Fabaceae	<i>Chamaecrista rotundifolia</i> (Pers.) Greene	Subarbusto	X		
Fabaceae	<i>Clitoria densiflora</i> (Benth.) Benth.	Subarbusto	X		
Fabaceae	<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	Árvore	X		X
Fabaceae	<i>Crotalaria maypurensis</i> Kunth	Subarbusto	X		
Fabaceae	<i>Crotalaria micans</i> Link	Erva		X	
Fabaceae	<i>Crotalaria stipularia</i> Desv.	Subarbusto	X		
Fabaceae	<i>Dalbergia miscolobium</i> Benth.	Árvore	X		
Fabaceae	<i>Desmanthus tathyensis</i> Hoehne	Subarbusto	X	X	
Fabaceae	<i>Desmodium adscendens</i> (Sw.) DC.	Subarbusto	X		
Fabaceae	<i>Desmodium barbatum</i> (L.) Benth.	Subarbusto	X		
Fabaceae	<i>Desmodium incanum</i> (Sw.) DC.	Subarbusto	X		

Continua...

Família	Espécie	FV	SS	SNP	SA
Fabaceae	<i>Desmodium subsecundum</i> Vogel	Árvore	X		
Fabaceae	<i>Dimorphandra mollis</i> Benth.	Árvore	X	X	
Fabaceae	<i>Eriosema campestre</i> var. <i>macrophyllum</i> (Grear) Fortunato	Subarbusto	X	X	
Fabaceae	<i>Galactia grewiaefolia</i> (Benth.) Taub.	Subarbusto	X		
Fabaceae	<i>Hymenaea stigonocarpa</i> Mart. ex Hayne	Árvore	X		
Fabaceae	<i>Leptolobium elegans</i> Vogel	Árvore	X	X	
Fabaceae	<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	Árvore	X		X
Fabaceae	<i>Machaerium brasiliense</i> Vogel	Árvore		X	X
Fabaceae	<i>Mimosa debilis</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	Subarbusto	X		
Fabaceae	<i>Mimosa dolens</i> var. <i>latifolia</i> (Benth.) Barneby	Subarbusto	X		
Fabaceae	<i>Mimosa dolens</i> var. <i>rigida</i> (Benth.) Barneby	Subarbusto	X	X	
Fabaceae	<i>Mimosa gracilis</i> Benth.	Subarbusto	X		
Fabaceae	<i>Mimosa xanthocentra</i> Mart.	Subarbusto	X	X	
Fabaceae	<i>Plathymeria reticulata</i> Benth.	Árvore	X		X
Fabaceae	<i>Platypodium elegans</i> Vogel	Árvore	X	X	
Fabaceae	<i>Senegalia polyphylla</i> (DC.) Britton & Rose	Árvore	X		
Fabaceae	<i>Senegalia tenuifolia</i> (L.) Britton & Rose	Árvore	X		
Fabaceae	<i>Senna rugosa</i> (G. Don) H.S. Irwin & Barneby	Árvore	X		
Fabaceae	<i>Stryphnodendron rotundifolium</i> Mart.	Árvore	X	X	
Fabaceae	<i>Stylosanthes acuminata</i> M.B. Ferreira & Sousa Costa	Subarbusto	X		
Fabaceae	<i>Stylosanthes guianensis</i> (Aubl.) Sw.	Subarbusto	X		
Fabaceae	<i>Tachigali vulgaris</i> L.G. Silva & H.C. Lima	Árvore			X
Fabaceae	<i>Zornia crinita</i> (Mohlenbr.) Vanni	Erva	X		
Fabaceae	<i>Zornia reticulata</i> Sm.	Erva	X		
indet 3	indet 3	Erva			X
indet 5	indet 5	Liana			X
indet 6	indet 6	Liana			X
Lacistemataceae	<i>Lacistema hasslerianum</i> Chodat	Árvore	X		X
Lamiaceae	<i>Aegiphila verticillata</i> Vell.	Árvore	X	X	
Lamiaceae	<i>Gymneia interrupta</i> (Pohl ex Benth.) Harley & J.F.B. Pastore	Erva	X	X	
Lamiaceae	<i>Hyptis campestris</i> Harley & J.F.B. Pastore	Erva	X	X	
Lamiaceae	<i>Mesosphaerum suaveolens</i> (L.) Kuntze	Subarbusto	X		
Lauraceae	<i>Aiouea trinervis</i> Meisn.	Árvore	X		
Lauraceae	<i>Nectandra cuspidata</i> Nees	Árvore		X	X
Lauraceae	<i>Nectandra lanceolata</i> Nees	Árvore	X		
Lauraceae	<i>Ocotea corymbosa</i> (Meisn.) Mez	Árvore	X	X	X
Lauraceae	<i>Ocotea minarum</i> (Nees & Mart.) Mez	Árvore	X		
Lauraceae	<i>Ocotea pulchella</i> (Nees & Mart.) Mez	Árvore		X	
Lauraceae	<i>Ocotea velloziana</i> (Meisn.) Mez	Árvore	X		
Lauraceae	<i>Persea willdenovii</i> Kosterm.	Árvore			X
Loganiaceae	<i>Strychnos brasiliensis</i> Mart.	Árvore	X		X
Loganiaceae	<i>Strychnos pseudoquina</i> A. St.-Hil.	Árvore	X		
Malpighiaceae	<i>Aspicarpa pulchella</i> (Griseb.) O'Donnell & Lourteig	Erva	X	X	
Malpighiaceae	<i>Banisteriopsis stellaris</i> (Griseb.) B. Gates	Liana	X	X	
Malpighiaceae	<i>Banisteriopsis variabilis</i> B. Gates	Árvore	X	X	
Malpighiaceae	<i>Byrsonima intermedia</i> A. Juss.	Árvore	X	X	

Continua...

Família	Espécie	FV	SS	SNP	SA
Malpighiaceae	<i>Byrsonima laxiflora</i> Griseb.	Árvore	X		X
Malpighiaceae	<i>Byrsonima subterranea</i> Brade & Markgr.	Subarbusto		X	
Malpighiaceae	<i>Camarea hirsuta</i> A.St.-Hil.	Subarbusto		X	
Malpighiaceae	<i>Diplopterys pubipetala</i> (A.Juss.) W.R.Anderson & C.C.Davis	Liana		X	X
Malpighiaceae	<i>Heteropterys byrsonimifolia</i> A.Juss.	Liana	X		
Malpighiaceae	<i>Mascagnia cordifolia</i> (A.Juss.) Griseb.	Liana	X		X
Malpighiaceae	<i>Peixotoa tomentosa</i> A.Juss.	Subarbusto	X		
Malpighiaceae	<i>Stigmaphyllon lalandianum</i> A.Juss.	Liana	X	X	
Malvaceae	<i>Eriotheca gracilipes</i> (K.Schum.) A.Robyns	Árvore	X		
Malvaceae	<i>Gaya pilosa</i> K.Schum.	Subarbusto	X		
Malvaceae	<i>Luehea candicans</i> Mart. & Zucc.	Árvore	X		
Malvaceae	<i>Luehea grandiflora</i> Mart. & Zucc.	Árvore	X		
Malvaceae	<i>Peltaea polymorpha</i> (A.St.-Hil.) Krapov. & Cristóbal	Erva	X		
Malvaceae	<i>Sida cordifolia</i> L.	Subarbusto	X		
Malvaceae	<i>Sida glaziovii</i> K.Schum.	Subarbusto	X		
Malvaceae	<i>Sida linifolia</i> Cav.	Erva	X	X	
Malvaceae	<i>Sida ciliaris</i> L.	Erva	X		
Malvaceae	<i>Waltheria communis</i> A.St.-Hil.	Subarbusto	X		
Menispermaceae	<i>Cissampelos ovalifolia</i> DC.	Subarbusto	X	X	
Melastomataceae	indet 2	Arbusto			X
Melastomataceae	<i>Leandra melastomoides</i> Raddi	Arbusto			X
Melastomataceae	<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Triana	Arbusto	X	X	X
Melastomataceae	<i>Miconia fallax</i> DC.	Arbusto		X	
Melastomataceae	<i>Miconia ligustroides</i> (DC.) Naudin	Árvore		X	X
Melastomataceae	<i>Miconia stenostachya</i> DC.	Arbusto		X	X
Moraceae	<i>Brosimum gaudichaudii</i> Trécul	Arbusto	X		X
Moraceae	<i>Ficus guaranitica</i> Chodat	Árvore	X		
Moraceae	<i>Pseudolmedia laevigata</i> Trécul	Árvore			X
Myrtaceae	<i>Calyptanthes lucida</i> Mart. ex DC.	Árvore		X	
Myrtaceae	<i>Campomanesia adamantium</i> (Cambess.) O.Berg	Arbusto	X	X	
Myrtaceae	<i>Eugenia anomala</i> D.Legrand	Subarbusto	X		
Myrtaceae	<i>Eugenia aurata</i> O.Berg	Arbusto	X		
Myrtaceae	<i>Eugenia biflora</i> (L.) DC.	Árvore	X		
Myrtaceae	<i>Eugenia bimarginata</i> DC.	Arbusto	X		
Myrtaceae	<i>Eugenia dysenterica</i> (Mart.) DC.	Arbusto	X	X	
Myrtaceae	<i>Eugenia hiemalis</i> Cambess.	Árvore	X		
Myrtaceae	<i>Eugenia livida</i> O.Berg	Arbusto	X		
Myrtaceae	<i>Eugenia myrcianthes</i> Nied.	Árvore	X		
Myrtaceae	<i>Eugenia pitanga</i> (O.Berg) Nied.	Subarbusto	X		
Myrtaceae	<i>Eugenia puniceifolia</i> (Kunth) DC.	Arbusto	X	X	X
Myrtaceae	<i>Eugenia sellowiana</i> DC.	Arbusto	X	X	
Myrtaceae	<i>Eugenia suberosa</i> Cambess.	Arbusto	X		
Myrtaceae	<i>Myrcia bella</i> Cambess.	Arbusto	X		
Myrtaceae	<i>Myrcia eriocalyx</i> DC.	Arbusto			X
Myrtaceae	<i>Myrcia fenziiana</i> O.Berg	Árvore			X
Myrtaceae	<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.	Árvore	X	X	X

Continua...

Família	Espécie	FV	SS	SNP	SA
Myrtaceae	<i>Myrcia hartwegiana</i> (O.Berg) Kiaersk.	Árvore	X		
Myrtaceae	<i>Myrcia multiflora</i> (Lam.) DC.	Árvore			X
Myrtaceae	<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	Árvore	X	X	X
Myrtaceae	<i>Myrcia tomentosa</i> (Aubl.) DC.	Árvore	X	X	
Myrtaceae	<i>Myrcia venulosa</i> DC.	Árvore			X
Myrtaceae	<i>Psidium australe</i> Cambess.	Subarbusto	X	X	
Myrtaceae	<i>Psidium grandifolium</i> Mart. ex DC.	Subarbusto	X	X	
Myrtaceae	<i>Psidium guajava</i> L.	Árvore	X		
Myrtaceae	<i>Psidium laruotteanum</i> Cambess.	Subarbusto	X	X	
Nyctaginaceae	<i>Guapira noxia</i> (Netto) Lundell	Árvore	X		X
Ochnaceae	<i>Ouratea spectabilis</i> (Mart.) Engl.	Árvore	X	X	
Oxalidaceae	<i>Oxalis corniculata</i> L.	Erva	X		
Passifloraceae	<i>Passiflora cincinnata</i> Mast.	Liana	X		
Passifloraceae	<i>Passiflora pohlii</i> Mast.	Liana	X		
Peraceae	<i>Pera glabrata</i> (Schott) Poepp. ex Baill.	Árvore	X	X	X
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus tenellus</i> Roxb.	Erva	X		
Poaceae	<i>Actinocladum verticillatum</i> (Nees) McClure ex Soderstr.	Gramínea			X
Poaceae	<i>Andropogon bicornis</i> L.	Gramínea			
Poaceae	<i>Andropogon leucostachyus</i> Kunth	Gramínea	X	X	
Poaceae	<i>Aristida jubata</i> (Arechav.) Herter	Gramínea	X	X	
Poaceae	<i>Aristida megapota mica</i> var. <i>brevipes</i> Henrard	Gramínea		X	
Poaceae	<i>Axonopus aureus</i> P. Beauv.	Gramínea		X	
Poaceae	<i>Axonopus marginatus</i> (Trin.) Chase	Gramínea		X	
Poaceae	<i>Axonopus pellitus</i> (Nees ex Trin.) Hitchc. & Chase	Gramínea	X	X	
Poaceae	<i>Axonopus pressus</i> (Nees ex Steud.) Parodi	Gramínea	X		
Poaceae	<i>Cenchrus latifolius</i> (Spreng.) Morrone	Gramínea	X		
Poaceae	<i>Elionurus muticus</i> (Spreng.) Kuntze	Gramínea		X	
Poaceae	<i>Eragrostis leucosticta</i> Nees ex Döll	Gramínea		X	
Poaceae	<i>Eustachys distichophylla</i> (Lag.) Nees	Gramínea	X		
Poaceae	<i>Gymnopogon foliosus</i> (Willd.) Nees	Gramínea	X		
Poaceae	<i>Loudetiopsis chrysothrix</i> (Nees) Conert	Gramínea		X	
Poaceae	<i>Merostachys skvortzovii</i> Send.	Gramínea			X
Poaceae	<i>Panicum campestre</i> Nees ex Trin.	Gramínea		X	
Poaceae	<i>Panicum millegrana</i> Poir.	Gramínea	X		
Poaceae	<i>Panicum sellowii</i> Nees	Gramínea	X		X
Poaceae	<i>Paspalum ammodes</i> Trin.	Gramínea		X	
Poaceae	<i>Paspalum carinatum</i> Humb. & Bonpl. ex Flügge	Gramínea		X	
Poaceae	<i>Paspalum Gardnerianum</i> Nees	Gramínea		X	
Poaceae	<i>Paspalum lachneum</i> Nees ex Steud.	Gramínea		X	
Poaceae	<i>Paspalum paniculatum</i> L.	Gramínea	X		
Poaceae	<i>Paspalum pectinatum</i> Nees ex Trin.	Gramínea		X	
Poaceae	<i>Sporobolus cubensis</i> Hitchc.	Gramínea		X	
Poaceae	<i>Trachypogon spicatus</i> (L.f.) Kuntze	Gramínea		X	
Polygalaceae	<i>Bredemeyera floribunda</i> Willd.	Arbusto	X		X
Polygonaceae	<i>Coccoloba mollis</i> Casar.	Árvore	X		X
Polygonaceae	<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.	Árvore	X		

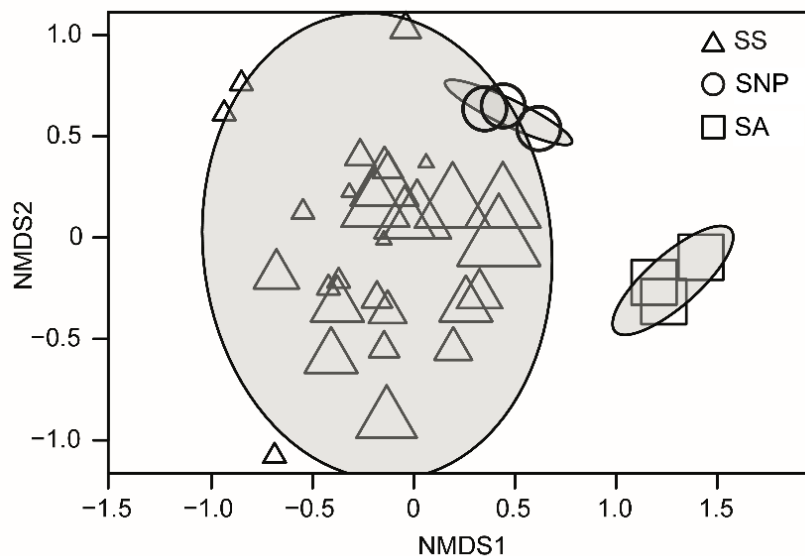
Continua...



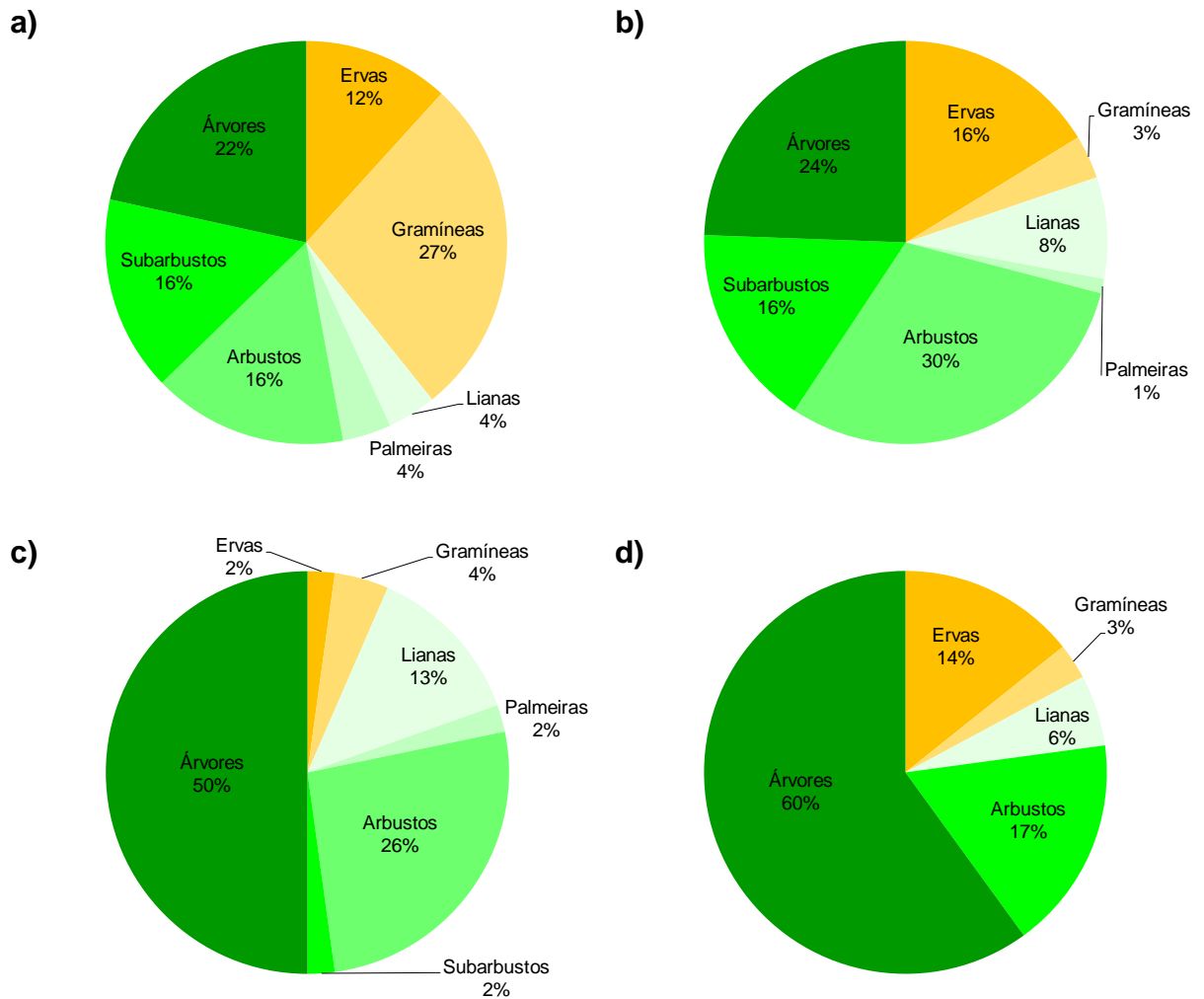
Família	Espécie	FV	SS	SNP	SA
Polygalaceae	<i>Securidaca rivinifolia</i> A.St.-Hil. & Moq.	Liana			X
Polypodiaceae	<i>Microgramma squamulosa</i> (Kaulf.) de la Sota	Liana			X
Polypodiaceae	<i>Porophyllum ruderales</i> (Jacq.) Cass.	Erva	X		
Polypodiaceae	<i>Serpocaulon latipes</i> (Langsd. & L. Fisch.) A.R. Sm.	Erva	X	X	X
Primulaceae	<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R.Br. ex Roem. & Schult.	Árvore		X	X
Primulaceae	<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) Kuntze	Árvore		X	
Primulaceae	<i>Myrsine lancifolia</i> Mart.	Árvore		X	
Primulaceae	<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	Árvore	X	X	X
Proteaceae	<i>Roupala montana</i> Aubl.	Árvore	X		X
Rhamnaceae	<i>Gouania latifolia</i> Reissek	Liana	X		
Rubiaceae	<i>Amaioua intermedia</i> Mart. ex Schult. & Schult.f.	Árvore			X
Rubiaceae	<i>Borreria poaya</i> (A.St.-Hil.) DC.	Erva	X	X	
Rubiaceae	<i>Coccocypselum lanceolatum</i> (Ruiz & Pav.) Pers.	Erva		X	
Rubiaceae	<i>Cordia concolor</i> (Cham.) Kuntze	Arbusto	X		
Rubiaceae	<i>Cordia obtusa</i> (K.Schum.) Kuntze	Arbusto		X	
Rubiaceae	<i>Coussarea hyacinthiflora</i> Standl.	Arbusto	X		
Rubiaceae	<i>Coutarea hexandra</i> (Jacq.) K.Schum.	Árvore	X		
Rubiaceae	<i>Faramea montevidensis</i> (Cham. & Schltdl.) DC.	Arbusto			X
Rubiaceae	<i>Limnosipanea erythraeoides</i> (Cham.) K.Schum.	Erva		X	
Rubiaceae	<i>Mitracarpus hirtus</i> (L.) DC.	Erva		X	
Rubiaceae	<i>Palicourea marcgravii</i> A.St.-Hil.	Arbusto			X
Rubiaceae	<i>Palicourea rigida</i> Kunth	Arbusto		X	
Rubiaceae	<i>Psychotria hoffmannseggiana</i> (Willd. ex Schult.) Müll.Arg.	Subarbusto		X	X
Rubiaceae	<i>Psychotria marcgravii</i> (A.St.-Hil.) Spreng.	Arbusto			X
Rubiaceae	<i>Psychotria prunifolia</i> (Kunth) Steyerf.	Arbusto			X
Rubiaceae	<i>Psychotria vellosiana</i> Benth.	Árvore		X	X
Rubiaceae	<i>Rudgea jasminoides</i> (Cham.)	Árvore			X
Rubiaceae	<i>Tocoyena brasiliensis</i> Mart.	Arbusto		X	
Rubiaceae	<i>Tocoyena formosa</i> (Cham. & Schltdl.) K.Schum.	Arbusto	X	X	
Rutaceae	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	Árvore	X		
Salicaceae	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	Arbusto	X	X	
Sapindaceae	<i>Allophylus guaraniticus</i> (A. St.-Hil.) Radlk.	Arbusto	X		
Sapindaceae	<i>Cupania tenuivalvis</i> Radlk.	Árvore	X		
Sapindaceae	<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	Árvore		X	
Sapindaceae	<i>Serjania erecta</i> Radlk.	Arbusto	X		X
Sapindaceae	<i>Serjania lethalis</i> A.St.-Hil.	Liana	X	X	
Sapindaceae	<i>Serjania regnellii</i> Schltdl.	Liana	X		
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk.	Árvore	X		
Sapotaceae	<i>Pouteria caimito</i> (Ruiz & Pav.) Radlk.	Árvore			X
Sapotaceae	<i>Pouteria ramiflora</i> (Mart.) Radlk.	Árvore	X		X
Sapotaceae	<i>Pradosia brevipes</i> (Pierre) T.D.Penn.	Subarbusto	X	X	
Siparunaceae	<i>Siparuna guianensis</i> Aubl.	Árvore			X
Smilacaceae	<i>Smilax fluminensis</i> Steud.	Liana	X	X	
Solanaceae	<i>Cestrum mariquitense</i> Kunth	Arbusto	X		
Solanaceae	<i>Cestrum strigilatum</i> Ruiz & Pav.	Arbusto	X		
Solanaceae	<i>Schwenckia americana</i> Rooyen ex L. var. <i>Americana</i>	Erva	X		

Continua...

Família	Espécie	FV	SS	SNP	SA
Solanaceae	<i>Solanum granuloseprosum</i> Dunal	Árvore	X		
Solanaceae	<i>Solanum lycocarpum</i> A.St.-Hil.	Arbusto	X	X	
Solanaceae	<i>Solanum palinacanthum</i> Dunal	Arbusto	X		
Solanaceae	<i>Solanum pseudoquina</i> A.St.-Hil.	Árvore			X
Styracaceae	<i>Styrax camporum</i> Pohl	Árvore	X		
Styracaceae	<i>Styrax ferrugineus</i> Nees & Mart.	Árvore	X		
Symplocaceae	<i>Symplocos pubescens</i> Klotzsch ex Benth.	Árvore		X	X
Symplocaceae	<i>Symplocos revoluta</i> Casar.	Árvore			X
Thymelaeaceae	<i>Daphnopsis fasciculata</i> (Meisn.) Nevling	Arbusto			X
Turneraceae	<i>Piriqueta rosea</i> (Cambess.) Urb.	Erva	X		
Verbenaceae	<i>Lantana camara</i> L.	Arbusto	X		
Verbenaceae	<i>Lippia lasiocalycina</i> Cham.	Subarbusto	X		
Verbenaceae	<i>Lippia origanoides</i> Kunth	Arbusto	X		
Verbenaceae	<i>Stachytarpheta cayennensis</i> (Rich.) Vahl	Erva	X		
Vochysiaceae	<i>Qualea cordata</i> Spreng.	Árvore	X		X
Vochysiaceae	<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	Árvore	X		X
Vochysiaceae	<i>Vochysia tucanorum</i> Mart.	Árvore	X	X	X



**FIGURA 3** NMDS da composição de espécies das savanas secundárias - SS, savanas naturais primárias - SNP (Cerrado *stricto sensu*) e savanas adensadas - SA (Cerradão) (stress=0,11). As elipses representam intervalos de confiança de 95% para o desvio padrão. Para as savanas secundárias (SS), o tamanho dos triângulos é proporcional ao tempo desde o abandono da pastagem (variando de 0 a 25 anos).



**FIGURA 4** Partição de espécies de acordo com formas de vida em diferentes conjuntos de dados. Espécies que ocorreram nas savanas naturais primárias (Cerrado *stricto sensu*) e não foram registradas nas savanas secundárias (a); espécies das savanas naturais primárias (Cerrado *stricto sensu*) que foram registradas nas savanas secundárias (b); espécies que ocorreram nas savanas adensadas (Cerradão) e não foram registradas nas savanas secundárias (c); espécies das savanas adensadas (Cerradão) que estavam presentes nas savanas secundárias (d).

## 1.4 DISCUSSÃO

### 1.4.1 As notáveis diferenças entre os ecossistemas de referência

Neste estudo, consideramos dois tipos diferentes de ecossistemas de referência (savana natural primária e savana adensada) como possíveis estados ecológicos finais das savanas secundárias em regeneração. A savana natural primária, que

corresponde ao estado pré-perturbação, é caracterizada por árvores esparsas distribuídas sobre um estrato graminoso contínuo (Oliveira-Filho & Ratter, 2002). A elevada diversidade vegetal desses sistemas é composta sobretudo por espécies não arbóreas (gramíneas, ervas, subarbustos e arbustos) que compõem o estrato rasteiro (Filgueiras, 2002). A savana adensada, que corresponde ao estado alternativo, apresenta estrutura florestal (Oliveira-Filho & Ratter, 2002) resultante da supressão do fogo (Veldman, 2016). Quando o regime de queima natural é suprimido, a transformação de uma savana natural primária pode ocorrer em aproximadamente três décadas, o que resulta na supressão de espécies do estrato rasteiro e, conseqüentemente, em drástica redução da diversidade de plantas (Abreu et al., 2017; Durigan & Ratter, 2016). A savana natural primária caracteriza-se, portanto, como ecossistema ancestral, inflamável e biodiverso, enquanto a savana adensada apresenta-se como uma floresta de baixa diversidade, resultante da remoção antrópica do fogo (Veldman, 2016).

#### 1.4.2 As pastagens abandonadas podem atingir os atributos dos ecossistemas de referência ao longo do tempo?

Nossos modelos, baseados em uma cronosequência, evidenciam que a riqueza e a estrutura das savanas secundárias, resultantes da conversão de savanas naturais primárias em pastagens e subsequente abandono, mudam de maneira previsível ao longo do tempo. As comunidades em regeneração atingirão um estado ecológico similar à savana adensada em estimados 49 anos, mas não deverão retornar ao estado pré-perturbação após o abandono das pastagens, uma vez que a sucessão leva a uma estrutura florestal.

Esta dinâmica foi observada porque o fogo não foi reintroduzido nas savanas em regeneração. Estudos desenvolvidos tanto em savanas secundárias, como em savanas naturais primárias na América do Sul (Abreu et al., 2017; Durigan & Ratter, 2006; Henriques & Hay, 2002; Moreira, 2000; Roitman, Felfili, & Rezende, 2008; San José & Fariñas, 1983), África (Brookman-Amissah, Hall, Swaine, & Attakorah, 1980; Strang, 1974; Swaine, Hawthorne, & Orgle, 1992) e Austrália (Bowman & Panton, 1995; Woinarski, Risler, & Kean, 2004) evidenciaram dinâmica da vegetação semelhante à verificada em nosso estudo (adensamento da vegetação), em áreas onde foi suprimido o fogo – fator essencial para manutenção da estrutura, diversidade e funcionamento de savanas (Veldman, 2016).

Evidenciamos que a maioria dos atributos das savanas secundárias que aumentam rapidamente ao longo do tempo estão relacionados ao estrato arbóreo (cobertura de copas, densidade e riqueza de árvores), demonstrando que parte significativa das espécies arbóreas do Cerrado resistem aos distúrbios representados pela conversão da savana natural primária em pastagem e pelo pastoreio. Considerando-se a limitação da regeneração por sementes apresentada pelas espécies arbóreas do Cerrado (Salazar, Goldstein, Franco, & Miralles-Wilhelm, 2012) e o filtro de estabelecimento representado pelas gramíneas exóticas (Hoffmann & Haridasan, 2008) presentes nas pastagens abandonadas, é provável que as espécies arbóreas savânicas em regeneração sejam resultantes da rebrota de estruturas subterrâneas que persistiram nas áreas estudadas desde a conversão das savanas naturais primárias em pastagens, como observado por Durigan, Contieri, Franco e Garrido (1998) (mais de 80% de rebrotadoras).

A cobertura de gramíneas exóticas, em contrapartida, decresceu linearmente ao longo do tempo e será deslocada das savanas secundárias em estimados 36 anos. Tal processo ocorrerá porque as gramíneas C4 em questão (*Urochloa decumbens* e *Urochloa humidicola*) não toleram sombreamento (Klink & Joly, 1989; Xavier, Leite, & da Silva-Matos, 2016) e estimamos que os sistemas em regeneração apresentarão, após esse período, dossel florestal.

Ainda, nós evidenciamos que a cobertura e a riqueza do estrato rasteiro tendem a aumentar ao longo do tempo, mas em ritmo muito lento, devido à baixa resiliência das espécies não arbóreas das savanas naturais primárias. Até 25 anos após o abandono das pastagens, muitas espécies das savanas naturais primárias não foram capazes de se recuperar (51 espécies ou 37%). Na maioria, as espécies ausentes não são arbóreas (78%). As gramíneas nativas, que correspondem a 12% das espécies e 23% da cobertura do solo nas savanas naturais primárias, restringiram-se a 1% das espécies e 2% da cobertura do solo nas pastagens abandonadas. Para cada cinco espécies de gramíneas das savanas naturais primárias, apenas uma foi capaz de se recuperar em pastagens abandonadas e, das 29 pastagens estudadas, 22 não apresentaram gramíneas nativas. Além disso, na maioria das savanas secundárias a cobertura de gramíneas exóticas foi superior a 80%. Há inúmeras evidências na literatura de que as gramíneas exóticas africanas apresentam comportamento invasor em savanas naturais primárias da América do Sul (Barger, D'Antonio, Ghneim, & Cuevas, 2003; Gorgone-Barbosa et al., 2015; Williams & Baruch, 2000) e da Austrália

(Rossiter, Setterfield, Douglas, & Hutley, 2003; Setterfield, Douglas, Hutley, & Welch, 2005; Setterfield, Rossiter-Rachor, Hutley, Douglas, & Williams, 2010), deslocando e substituindo ervas nativas, por apresentarem-se mais competitivas (D'Antonio & Vitousek, 1992; Filgueiras, 2002; Pivello et al., 1999). Ainda, a lenta recuperação do estrato rasteiro nas savanas secundárias será interrompido e retrocederá devido à previsível formação de um dossel florestal, uma vez que as espécies deste estrato são intolerantes ao sombreamento (Abreu et al., 2017). O período compreendido pela cronosequência não foi suficiente para que as savanas secundárias se tornassem floristicamente semelhantes às savanas adensadas (56% das espécies não foram registradas nas pastagens), que são dominadas por espécies arbóreas tolerantes à sombra.

#### 1.4.3 O potencial da regeneração natural para restauração de savanas neotropicais em pastagens abandonadas

A aplicabilidade da regeneração natural para recuperação de savanas neotropicais em pastagens abandonadas dependerá, acima de tudo, das metas (inclui prazo para finalização do projeto) e dos recursos disponíveis para a restauração (Holl & Aide, 2011). Nossos modelos evidenciam que se a meta for, por exemplo, o sequestro de carbono ou o rápido recobrimento do solo para controlar processos erosivos, e se é aceitável a restauração de uma floresta de baixa diversidade, que não servirá de habitat para a fauna endêmica da savana (Abreu et al., 2017; Veldman et al., 2015), a restauração passiva (não intervenção) pode ser eficazmente aplicada em pastagens abandonadas previamente ocupadas por savanas naturais primárias.

Contudo, se as metas da restauração incluem a recuperação e manutenção de parte da estrutura, diversidade e/ou serviços ecossistêmicos previamente prestados pelas savanas naturais primárias, intervenções são necessárias (restauração ativa). O custo da restauração dependerá do nível de intervenção a ser aplicado (McBride et al., 2010). Por exemplo, se a meta for assegurar a recarga de rios e reservas de águas subterrâneas (serviço ecossistêmico relacionado à produção de água), as intervenções podem envolver apenas ações relacionadas à remoção de árvores para evitar o adensamento das savanas secundárias (Honda & Durigan, 2016). Todavia, se a meta for recuperar a elevada diversidade do estrato rasteiro da savana natural primária, as intervenções devem envolver, além de ações relacionadas à manutenção da estrutura savânica (árvores esparsas inseridas em um estrato graminoso contínuo),

o controle de gramíneas exóticas e a reintrodução de gramíneas, ervas e arbustos nativos (Ferreira et al., 2015). Ações referentes ao primeiro exemplo (remoção de árvores) poderiam ser executadas a baixo custo, mas a aplicação do segundo exemplo (controle de gramíneas exóticas e reintrodução de espécies nativas) demandaria recursos financeiros exorbitantes (Breed et al., 2016). Neste cenário, cabe aos restauradores e, especialmente, aos formuladores de políticas públicas, definir metas realistas para que o sucesso da restauração torne-se efetivo na prática (Hobbs, 2007; Hobbs, Hallett, Ehrlich, & Mooney, 2011).

Monitorar a regeneração natural até que parte dos atributos das savanas secundárias se igualem aos valores da savana natural primária e, posteriormente, remover árvores do sistema para evitar o adensamento da vegetação (Brudvig, 2010), pode ser a estratégia de restauração mais adequada. Esta forma de manejo apresenta custos relativamente baixos e mantém, no mínimo, a estrutura e parte da diversidade de fauna e plantas das savanas naturais primárias, que dependem de habitats abertos para sobreviver (Abreu et al., 2017; Durigan & Ratter, 2016; Murphy, Andersen, & Parr, 2016; Veldman et al., 2015). A reintrodução do fogo em savanas Neotropicais secundárias pode ser igualmente eficaz para evitar o adensamento desses sistemas. Contudo, pesquisas são necessárias para aprimorar esta prática de manejo, pois as gramíneas exóticas alteram o comportamento do fogo (Gorgone-Barbosa et al., 2015), podendo ocasionar danos indesejáveis às savanas secundárias.

## REFERÊNCIAS

- Abreu, R. C., Hoffmann, W. A., Vasconcelos, H. L., Pilon, N. A., Rossatto, D. R., & Durigan, G. (2017). The biodiversity cost of carbon sequestration in tropical savanna. *Science Advances*, 3, 1–7. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1701284>
- Aronson, J., & Alexander, S. (2013). Ecosystem restoration is now a global priority: Time to roll up our sleeves. *Restoration Ecology*, 21, 293–296.
- Barger, N. N., D'Antonio, C. M., Ghneim, T., & Cuevas, E. (2003). Constraints to colonization and growth of the African grass, *Melinis minutiflora*, in a Venezuelan savanna. *Plant Ecology*, 167, 31–43. <https://doi.org/10.1023/A:1023903901286>

Bond, W. J., Woodward, F. I., & Midgley, G. F. (2005). The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phytologist*, *165*, 525–538. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01252.x>

Borgonovi, M., & Chiarini, J. V. (1965). Cobertura vegetal do Estado de São Paulo. 1- Levantamento por fotointerpretação das áreas cobertas com cerrado, cerradão e campo em 1962. *Bragantia*, *24*, 159–172. <https://doi.org/10.1590/S0006-87051965000100014>

Bowman, D. M. J., & Panton, W. J. (1995). Munmalary revisited: Response of a north Australian *Eucalyptus tetrodonta* savanna protected from fire for 20 yr. *Austral Ecology*, *20*, 526–531. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1995.tb00571.x>

Breed, M. F., Lowe, A. J., & Mortimer, P. E. (2016). Restoration: ‘Garden of Eden’ unrealistic. *Nature*, *533*, 469–469. <https://doi.org/10.1038/533469d>

Brookman-Amisshah, J., Hall, J. B., Swaine, M. D., & Attakorah, J. Y. (1980). A re-assessment of a fire protection experiment in north-eastern Ghana savanna. *Journal of Applied Ecology*, *17*, 85–99. <https://doi.org/10.2307/2402965>

Brudvig, L. A. (2010). Woody encroachment removal from Midwestern oak savannas alters understory diversity across space and time. *Restoration Ecology*, *18*, 74–84. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2008.00431.x>

Canfield, R. H. (1941). Application of the line interception method in sampling range vegetation. *Journal of Forestry*, *39*, 388–394.

Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analysis of change in community structure. *Austral Ecology*, *18*, 117–143. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>

D’Antonio, C. M., & Vitousek, P. M. (1992). Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle and global change. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *23*, 63–87. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.23.110192.000431>

Durigan, G., Contieri, W., Franco, G. A. D. C., & Garrido, M. A. O. (1998). Indução do processo de regeneração da vegetação de cerrado em área de pastagem, Assis, SP.



*Acta Botanica Brasilica*, 12, 421–429. <https://doi.org/10.1590/S0102-33061998000400011>

Durigan, G., & Ratter, J. A. (2006). Successional changes in cerrado and cerrado/forest ecotonal vegetation in western Sao Paulo State, Brazil, 1962–2000. *Edinburgh Journal of Botany*, 63, 119–130. <https://doi.org/10.1017/S0960428606000357>

Durigan, G., & Ratter, J. A. (2016). The need for a consistent fire policy for Cerrado conservation. *Journal of Applied Ecology*, 53, 11–15. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12559>

Durigan, G., Siqueira, M. F. D., & Franco, G. A. D. C. (2007). Threats to the Cerrado remnants of the state of São Paulo, Brazil. *Scientia Agricola*, 64, 355–363. <https://doi.org/10.1590/S0103-90162007000400006>

Ferreira, M. C., Walter, B. M. T., & Vieira, D. L. M. (2015). Topsoil translocation for Brazilian savanna restoration: Propagation of herbs, shrubs, and trees. *Restoration Ecology*, 23, 723–728. <https://doi.org/10.1111/rec.12252>

Filgueiras, T. S. (2002). Herbaceous plant communities. In P. S. Oliveira, & R. J. Marquis (Eds.), *The cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a Neotropical savanna* (pp. 121–139). New York, NY: Columbia University Press.

Gorgone-Barbosa, E., Pivello, V. R., Bautista, S., Zupo, T., Rissi, M. N., & Fidelis, A. (2015). How can an invasive grass affect fire behavior in a tropical savanna? A community and individual plant level approach. *Biological Invasions*, 17, 423–431. <https://doi.org/10.1007/s10530-014-0740-z>

Henriques, R. P. D., & Hay, J. D. (2002). Patterns and dynamics of plant populations. In P. S. Oliveira, & R. J. Marquis (Eds.), *The cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a Neotropical savanna* (pp. 140–158). New York: Columbia University Press.

Hobbs, R. J. (2007). Setting effective and realistic restoration goals: Key directions for research. *Restoration Ecology*, 15, 354–357. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2007.00225.x>

Hobbs, R. J., Hallett, L. M., Ehrlich, P. R., & Mooney, H. A. (2011). Intervention ecology: Applying ecological science in the twenty-first century. *BioScience*, *61*, 442–450. <https://doi.org/10.1525/bio.2011.61.6.6>

Hoffmann, W. A., & Haridasan, M. (2008). The invasive grass, *Melinis minutiflora*, inhibits tree regeneration in a Neotropical savanna. *Austral Ecology*, *33*, 29–36. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2007.01787.x>

Holl, K. D., & Aide, T. M. (2011). When and where to actively restore ecosystems? *Forest Ecology and Management*, *261*, 1558–1563. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.07.004>

Honda, E. A., & Durigan, G. (2016). Woody encroachment and its consequences on hydrological processes in the savannah. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, *371*, 20150313. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0313>

Klink, C. A., & Joly, C. A. (1989). Identification and distribution of C3 and C4 grasses in open and shaded habitats in São Paulo State, Brazil. *Biotropica*, *21*, 30–34. <https://doi.org/10.2307/2388438>

Klink, C. A., & Machado, R. B. (2005). Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology*, *19*, 707–713. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00702.x>

McBride, M. F., Wilson, K. A., Burger, J., Fang, Y. C., Lulow, M., Olson, D., ... Possingham, H. P. (2010). Mathematical problem definition for ecological restoration planning. *Ecological Modelling*, *221*, 2243–2250. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.04.012>

Meli, P., Holl, K. D., Benayas, J. M. R., Jones, H. P., Jones, P. C., Montoya, D., & Mateos, D. M. (2017). A global review of past land use, climate, and active vs. passive restoration effects on forest recovery. *PLoS ONE*, *12*, e0171368. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171368>

Moreira, A. G. (2000). Effects of fire protection on savanna structure in Central Brazil. *Journal of Biogeography*, *27*, 1021–1029. <https://doi.org/10.1046/j.13652699.2000.00422.x>

- Murphy, B. P., Andersen, A. N., & Parr, C. L. (2016). The underestimated biodiversity of tropical grassy biomes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 371, 20150319. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0319>
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Oliveira-Filho, A. T., & Ratter, J. A. (2002). In P. S. Oliveira, & R. J. Marquis (Eds.), *The cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a Neotropical savanna* (pp. 91–120). New York, NY: Columbia University Press. <https://doi.org/10.7312/oliv12042>
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V. N., Underwood, E. C., ... Kassem, K. R. (2001). Terrestrial Ecoregions of the world: A new map of life on earth. *BioScience*, 51, 933–938. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0933:TEOTWA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2)
- Pereira, S. R., Laura, V. A., & Souza, A. L. T. (2013). Establishment of Fabaceae tree species in a tropical pasture: Influence of seed size and weeding methods. *Restoration Ecology*, 21, 67–74. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2011.00858.x>
- Pilon, N. A. L., Buisson, E., & Durigan, G. (2017). Restoring Brazilian savanna ground layer vegetation by topsoil and hay transfer. *Restoration Ecology*, <https://doi.org/10.1111/rec.12534>
- Pivello, V. R., Carvalho, V. M. C., Lopes, P. F., Peccinini, A. A., & Rosso, S. (1999). Abundance and distribution of native and alien grasses in a “Cerrado” (Brazilian savanna) biological reserve. *Biotropica*, 31, 71–82. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1999.tb00117.x>
- Prach, K., Marrs, R., Pysek, P., & van Diggelen, R. (2007). Manipulation of succession. In L. R. Walker, J. Walker, & R. J. Hobbs (Eds.), *Linking restoration and ecological succession* (pp. 121–149). NY, Springer: New York. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-35303-6>
- Quinn, G. P., & Keough, M. J. (2002). *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge: University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511806384>

R Development Core Team. (2014). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org/>

Roitman, I., Felfili, J. M., & Rezende, A. V. (2008). Tree dynamics of a fire-protected cerrado sensu stricto surrounded by forest plantations, over a 13-year period (1991–2004) in Bahia, Brazil. *Plant Ecology*, *197*, 255–267. <https://doi.org/10.1007/s11258-007-9375-9>

Rossiter, N. A., Setterfield, S. A., Douglas, M. M., & Hutley, L. B. (2003). Testing the grass-fire cycle: Alien grass invasion in the tropical savannas of northern Australia. *Diversity and Distributions*, *9*, 169–176. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2003.00020.x>

Salazar, A., Goldstein, G., Franco, A. C., & Miralles-Wilhelm, F. (2012). Seed limitation of woody plants in Neotropical savannas. *Plant Ecology*, *213*, 273–287. <https://doi.org/10.1007/s11258-011-9973-4>

San José, J. J., & Fariñas, M. R. (1983). Changes in tree density and species composition in a protected Trachypogon savanna, Venezuela. *Ecology*, *64*, 447–453. <https://doi.org/10.2307/1939963>

Setterfield, S. A., Douglas, M. M., Hutley, L. B., & Welch, M. A. (2005). Effects of canopy cover and ground disturbance on establishment of an invasive grass in an Australia Savanna. *Biotropica*, *37*, 25–31. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.03034.x>

Setterfield, S. A., Rossiter-Rachor, N. A., Hutley, L. B., Douglas, M. M., & Williams, R. J. (2010). Turning up the heat: The impacts of *Andropogon gayanus* (gamba grass) invasion on fire behaviour in northern Australian savannas. *Diversity and Distributions*, *16*, 854–861. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00688.x>

Silva, R. R. P., Oliveira, D. R., Rocha, G. P. E., & Vieira, D. L. M. (2015). Direct seeding of Brazilian savanna trees: Effects of plant cover and fertilization on seedling establishment and growth. *Restoration Ecology*, *23*, 393–401. <https://doi.org/10.1111/rec.12213>

- Silva, R. R. P., & Vieira, D. L. M. (2017). Direct seeding of 16 Brazilian savanna trees: Responses to seed burial, mulching and an invasive grass. *Applied Vegetation Science*, 20, 410–421. <https://doi.org/10.1111/avsc.12305>
- Standish, R. J., Hobbs, R. J., Mayfield, M. M., Bestelmeyer, B. T., Suding, K. N., Battaglia, L. L., ... Thomas, P. A. (2014). Resilience in ecology: Abstraction, distraction, or where the action is? *Biological Conservation*, 177, 43–51. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.06.008>
- Staver, A. C., Archibald, S., & Levin, S. A. (2011). The global extent and determinants of savanna and forest as alternative biome states. *Science*, 334, 230–232. <https://doi.org/10.1126/science.1210465>
- Strang, R. M. (1974). Some man-made changes in successional trends on the Rhodesian Highveld. *Journal of Applied Ecology*, 11, 249–263. <https://doi.org/10.2307/2402019>
- Strassburg, B. B., Brooks, T., Feltran-Barbieri, R., Iribarrem, A., Crouzeilles, R., Loyola, R., ... Balmford, A. (2017). Moment of truth for the Cerrado hotspot. *Nature Ecology & Evolution*, 1, 1–3. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0099>
- Suding, K. N., Gross, K. L., & Houseman, G. R. (2004). Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 46–53.
- Suding, K., Higgs, E., Palmer, M., Callicott, J. B., Anderson, C. B., Baker, M., ... Schwartz, K. Z. S. (2015). Committing to ecological restoration. *Science*, 348, 638–640. <https://doi.org/10.1126/science.aaa4216>
- Suding, K., Spotswood, E., Chapple, D., Beller, E., & Gross, K. (2016). Ecological dynamics and ecological restoration. In M. A. Palmer, J. B. Zedler, & D. A. Falk (Eds.), *Foundations of restoration ecology* (pp. 27–56). Washington, DC: Island Press. <https://doi.org/10.5822/978-1-61091-698-1>
- Swaine, M. D., Hawthorne, W. D., & Ogle, T. K. (1992). The effects of fire exclusion on savanna vegetation at Kpong, Ghana. *Biotropica*, 24, 166–172. <https://doi.org/10.2307/2388670>

Veldman, J. W. (2016). Clarifying the confusion: Old-growth savannahs and tropical ecosystem degradation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 371, 20150306. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0306>

Veldman, J. W., Overbeck, G. E., Negreiros, D., Mahy, G., Le Stradic, S., Fernandes, G. W., & Bond, W. J. (2015). Where tree planting and forest expansion are bad for biodiversity and ecosystem services. *BioScience*, 65, 1011–1018. <https://doi.org/10.1093/biosci/biv118>

Williams, D. G., & Baruch, Z. (2000). African grass invasion in the Americas: Ecosystem consequences and the role of ecophysiology. *Biological Invasions*, 2, 123–140. <https://doi.org/10.1023/A:1010040524588>

Woinarski, J. C. Z., Risler, J., & Kean, L. (2004). Response of vegetation and vertebrate fauna to 23 years of fire exclusion in a tropical Eucalyptus open forest, Northern Territory, Australia. *Austral Ecology*, 29, 156–176. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2004.01333.x>

Xavier, R. O., Leite, M. B., & da Silva-Matos, D. M. (2016). Stress responses of native and exotic grasses in a Neotropical savanna predict impacts of global change on invasion spread. *Austral Ecology*, 42, 562–576. <https://doi.org/10.1111/aec.12475>

Zahawi, R. A., Reid, J. L., & Holl, K. D. (2014). Hidden costs of passive restoration. *Restoration Ecology*, 22, 284–287. <https://doi.org/10.1111/rec.12098>

Zar, J. H. (1999). *Biostatistical analysis*. Upper Saddle River, NJ: Prentice-Hall.

## MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela S1. Atributos da vegetação quantificados nas savanas secundárias (SS;  $n=29$ ), savanas naturais primárias (SNP;  $n=3$ ) e savanas adensadas (SA;  $n=3$ ). A numeração das áreas de estudo corresponde à caracterização de cada área apresentada na Tabela 1 da Introdução geral da Tese.

Categoria	Área	Tempo	Riqueza	Riqueza	Densidade	Cobertura	Cobertura	Cobertura	Cobertura	Área
			árvores	estrato						
			1000 m <sup>2</sup>	50 m <sup>2</sup>	Ind. ha <sup>-1</sup>	%	%	%	%	m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup>
SS	1	5	1	20	10	7	4	100	0	0,02
SS	2	5	6	32	190	47	6	95	0	0,51
SS	3	5	4	50	100	21	9	93	0	0,69
SS	4	4	2	12	40	11	0	100	0	0,11
SS	5	4	5	16	110	13	2	100	0	0,39
SS	6	20	21	51	620	53	25	17	19	5,70
SS	9	4	2	17	70	4	3	95	0	0,19
SS	10	4	2	13	30	2	3	91	0	0,70
SS	11	4	5	22	100	11	1	99	0	0,31
SS	12	12	6	45	150	33	17	83	0	4,97
SS	13	3	0	10	0	1	3	97	0	0,00
SS	14	15	15	14	260	19	5	96	0	2,10
SS	15	15	8	27	390	30	5	95	5	2,13
SS	16	9	9	26	280	20	18	77	3	1,41
SS	17	9	1	11	20	8	3	97	0	0,05
SS	18	8	16	19	450	39	1	99	0	2,43
SS	19	8	5	8	70	9	0	100	0	0,30
SS	20	12	3	7	160	47	2	98	0	10,09
SS	21	3	0	23	0	19	13	87	0	0,00
SS	22	3	0	11	0	9	1	99	0	0,00
SS	23	5	5	25	140	16	5	95	0	0,50
SS	24	15	8	31	250	51	13	66	9	5,42
SS	25	5	6	18	170	13	5	95	2	0,79
SS	26	4	1	3	80	15	2	98	0	0,23
SS	27	20	22	45	760	87	32	0	6	19,37
SS	28	11	22	43	1030	61	11	52	0	8,6
SS	29	11	10	14	470	36	2	91	0	5,77
SS	30	11	8	10	210	23	0	100	0	3,15
SS	31	25	17	39	790	88	16	46	10	7,89
SNP	-	0	18	66	1250	81	51	0	32	7,29
SNP	-	0	10	79	690	77	27	0	17	5,68
SNP	-	0	14	68	730	72	41	0	20	5,08
SA	-	0	25	35	1360	96	0	0	0	22,51
SA	-	0	22	32	1750	100	1	0	0	27,06
SA	-	0	31	37	1650	99	7	0	5	20,26

## CAPÍTULO 2

### A BAIXA PREVISIBILIDADE DA TAXA DE RECUPERAÇÃO DO CERRADO EM PASTAGENS ABANDONADAS

Mário G. B. Cava, Natashi A. L. Pilon, Camila de Fátima Priante, Milton Cezar Ribeiro e Giselda Durigan

#### RESUMO

Apesar do seu reconhecido valor para conservação, o Cerrado – bioma savânico brasileiro, perdeu praticamente a metade de sua cobertura de vegetação nativa, principalmente para pastagens cultivadas com gramíneas africanas para criação de gado. Agora, a restauração de savanas em áreas previamente convertidas tornou-se urgente para conservação deste “*biodiversity hotspot*”. Compreender os fatores que determinam a dinâmica de recuperação do Cerrado em pastagens abandonadas dominadas por gramíneas africanas é fundamental para informar o nível de esforço requerido para restaurar esses sistemas ao estado pré-perturbação. Nós amostramos savanas secundárias ( $n=29$ ) resultantes da conversão de savanas naturais primárias em pastagens cultivadas e subsequente abandono e modelamos o efeito do tempo desde a retirada do gado, das características do solo e de atributos da paisagem sobre a taxa anual de recuperação da vegetação. Constatamos que o ritmo de recuperação é amplamente variável entre locais, sendo, em geral, muito rápido para o componente arbóreo e lento para os demais componentes da comunidade vegetal. Nenhuma influência do tempo desde o abandono da pastagem ou da distância do remanescente de vegetação nativa mais próximo sobre o ritmo de recuperação da vegetação foi encontrada. Por outro lado, nossos modelos demonstraram que os atributos do solo (proporção de partículas finas, resistência à penetração e saturação por bases) e a cobertura de vegetação nativa remanescente no entorno da pastagem explicaram pequena parcela da variação do ritmo de recuperação da vegetação. Contudo, não encontramos um fator isolado ou um conjunto único de fatores que explique a variação da taxa de recuperação para todos os componentes da vegetação. Apesar de termos verificado que alguns dos fatores analisados exercem influência sobre a taxa de recuperação de savanas secundárias, reconhecemos que nossos modelos explicaram uma parcela ínfima da variação entre locais, sugerindo que outros fatores, tais como



o histórico de uso da terra (intensidade de manejo e tempo de uso da pastagem), devem ser preditores mais fortes do ritmo de recuperação de savanas secundárias do que os fatores que analisamos neste estudo. Não descartamos a hipótese de que a taxa de recuperação da vegetação de Cerrado sofra influência também de fatores aleatórios, tais como a composição de espécies anterior ao distúrbio e suas peculiaridades (e.g. maior ou menor potencial de rebrota a partir de órgãos subterrâneos), inviabilizando a utilização de modelos preditivos para tomada de decisão em larga escala e exigindo monitoramento caso a caso, para inferir sobre o potencial de regeneração natural dessa vegetação.

Palavras-chave: savanas secundárias, savanas naturais primárias, savanas tropicais, Cerrado, pastagens abandonadas, gramíneas africanas, regeneração natural, taxa de recuperação, resiliência, restauração de savanas.

#### ABSTRACT

Despite its recognized value for conservation, the Cerrado - Brazilian savanna, lost almost a half of its native vegetation cover, mainly for pastures cultivated with African grasses for cattle raising. Now the restoration of savannas in already converted areas has become urgent for conservation of this biodiversity hotspot. Understanding the factors that determine the recovery dynamics of the Cerrado in abandoned pastures dominated by African grasses is essential to inform the level of effort required to restore these systems to the pre-disturbance state. We sampled secondary savannas ( $n=29$ ) resulting from the conversion of old-growth savannas into planted pastures and subsequent abandonment and modeled the effect of time from cattle removal, soil and landscape attributes on the annual rate of vegetation recovery. We found that the recovery rate is widely variable among sites, being, in general, very fast for the tree component and slow for the other components of the plant community. No influence of time since pasture abandonment or distance from the nearest native vegetation remnant on the recovery rate was found. On the other hand, our models demonstrated that the soil attributes (proportion of fine particles, penetration resistance and base saturation) and the surrounding native vegetation cover explained a small part of the variation in the recovery rate. However, we did not find an isolated factor or an unique

set of factors explaining the variation in the recovery rate for all vegetation attributes. Although we have verified that some of the factors analyzed slightly influenced the recovery rate of secondary savannas, we recognize that our models explained a small portion of the variation among sites, suggesting that other factors, such as land-use history (management practices and duration of pasture use) can be stronger predictors of the recovery rate of secondary savannas than the factors analyzed in this study. We do not disregard the hypothesis that the recovery rate of Cerrado vegetation is also influenced by random factors, such as species composition prior to the disturbance and its peculiarities (*e.g.* higher or lower resprout potential from underground storage organs), hampering the use of predictive models for large-scale decision-making and requiring case-by-case monitoring to infer the natural regeneration potential of this vegetation.

Keywords: secondary savannas, old-growth savannas, tropical savannas, cerrado, abandoned pastures, African grasses, natural regeneration, rate of recovery, resilience, savanna restoration.

## 2.1 INTRODUÇÃO

As savanas naturais primárias tropicais foram tratadas, durante décadas, como subprodutos da degradação florestal (Ratnam et al., 2016; Veldman et al., 2016), um equívoco que tem sido fortemente desconstruído nos últimos anos, ao evidenciar-se a antiguidade, a elevadíssima biodiversidade e a importância desses sistemas para o bem-estar humano (Bond & Parr, 2010; Parr et al., 2014; Veldman et al., 2015). Para o bioma savânico brasileiro, conhecido como Cerrado (Oliveira & Marquis, 2002; Ratter et al., 1997), o atraso nesta mudança de paradigma resultou na conversão de praticamente metade da sua cobertura de vegetação nativa, que foi predominantemente substituída por pastagens cultivadas com gramíneas africanas para criação de gado bovino (Beuchle et al., 2015; Espírito-Santo et al., 2016; MMA, 2015; Sano et al., 1999; Sano et al., 2010), resultando em drástica perda de biodiversidade (Almeida et al., 2011; Benito et al., 2004; Carrijo et al., 2009). Agora, atores envolvidos com a conservação deste bioma reconhecem que, além de criar áreas protegidas para conservar as savanas naturais primárias remanescentes (Murphy et al., 2016), será necessário restaurar estes ecossistemas em larga escala. Estima-se que 5,3 milhões de hectares de vegetação nativa do Cerrado deverão ser

legalmente restaurados nas próximas décadas (Soares-Filho et al., 2014), na maioria dos casos em áreas previamente convertidas em pastagens plantadas.

Para restauração da estrutura e diversidade de savanas tropicais, seja no Cerrado ou em outras regiões do planeta, será necessária intervenção humana direta (e.g. reintrodução do fogo, remoção de árvores, controle de espécies exóticas, plantio de espécies não arbóreas nativas), uma vez que sem intervenção esses ecossistemas não retornam ao estado pré-perturbação (Cava et al., 2018; Le Stradic et al., 2018; Zaloumis & Bond, 2011; Zaloumis & Bond, 2016). Contudo, os recursos financeiros disponíveis para restauração são limitados (Holl & Aide, 2011) e a recuperação de savanas Neotropicais pode ser muito mais dispendiosa do que a recuperação de florestas tropicais, especialmente devido à necessidade de intervenções contínuas para controlar gramíneas africanas. Enquanto essas espécies saem rapidamente dos sistemas florestais após o início da restauração, devido ao sombreamento proporcionado pelo dossel (Klink & Joly, 1989), isto não ocorre em savanas (Damasceno et al., 2018). Além disso, por serem sistemas naturalmente abertos, nas savanas é indesejável o adensamento da vegetação arbórea, que resulta em drástica perda de biodiversidade (Abreu et al., 2017). O sucesso da restauração de savanas Neotropicais em larga-escala dependerá da adequada alocação dos limitados recursos econômicos disponíveis e o diagnóstico do potencial de regeneração natural da vegetação é fundamental para a otimização do uso desses recursos. Assim, em locais onde o ritmo de recuperação espontânea da vegetação savânica for mais rápido, ações de restauração poderão ser menos intensas, demandando menos recursos, enquanto áreas com menor potencial de regeneração natural necessitarão de intervenções mais intensas, frequentes e onerosas.

No entanto, diagnosticar o potencial de regeneração natural da vegetação não é uma tarefa fácil. Estudos têm demonstrado que a taxa de recuperação espontânea de comunidades vegetais pode variar amplamente entre locais, para um mesmo tipo de ecossistema, dificultando a tomada de decisão para restauração em larga escala (Holl et al., 2018). Em vista disso, torna-se necessário identificar e compreender os fatores que determinam tal variação para que se possa prever a trajetória dos ecossistemas em regeneração natural (Brudvig et al., 2017). Apesar de ser amplamente reconhecido que após distúrbios os sistemas podem mudar para estados alternativos estáveis indesejados (Suding et al., 2004; Suding & Hobbs, 2009; Standish et al., 2014), é igualmente reconhecido que há preditores universais do ritmo de recuperação de

comunidades vegetais em áreas agrícolas e pastagens abandonadas (Cramer & Hobbs, 2007; Cramer et al., 2008). O tempo desde o abandono de áreas, ou desde o início da restauração, assim como atributos da paisagem correlacionados à dispersão de propágulos, e atributos do solo que podem favorecer ou dificultar o estabelecimento de espécies vegetais, tais como a compactação ou a disponibilidade de água e nutrientes, têm sido apontados como possíveis preditores do sucesso da restauração (Crouzeilles et al., 2016; Crouzeilles & Curran, 2016; Goosem et al., 2016; Holl et al., 2018; Jakovac et al., 2015; Kirkman et al., 2004; Le Stradic et al., 2018; Meli et al., 2017; Rocha et al., 2016; Sukanuma et al. 2018; Turley et al., 2017).

Contudo, apesar do notável avanço referente à previsibilidade do ritmo de recuperação de diversos tipos de vegetação nativa após distúrbios, pouco se sabe sobre os fatores que influenciam a velocidade de recuperação espontânea quando se trata de savanas tropicais em áreas abandonadas, devido à escassez de estudos empíricos envolvendo esses sistemas (Buisson et al., 2018). Neste estudo, nós amostramos 29 savanas secundárias resultantes da conversão de vegetação nativa de cerrado em pastagens cultivadas e subsequente abandono e modelamos o efeito do tempo desde a retirada do gado, de características do solo e da paisagem sobre a variação da taxa anual de recuperação da vegetação. Estas savanas secundárias foram abandonadas por proprietários rurais para a regeneração natural da vegetação, uma vez que o governo brasileiro exige que os proprietários conservem ou recuperem pelo menos 20% da área total de suas propriedades rurais com vegetação nativa (Chaves et al., 2015; Soares-Filho et al., 2014). Todas as áreas de estudo permaneceram protegidas do fogo desde o abandono das pastagens, uma vez que o uso do fogo para conservação e restauração de ecossistemas é proibido por lei no Brasil (Durigan & Ratter, 2016). Nós esperávamos que o tempo desde a remoção do gado e os atributos do solo, que podem influenciar a rebrota e crescimento de espécies nativas que persistiram nas áreas de estudo após o distúrbio (Durigan et al., 1998; Abreu et al., 2011), fossem preditores mais fortes do ritmo de recuperação dessas savanas secundárias do que os atributos da paisagem, relacionados à dispersão de propágulos, uma vez que espécies especialistas de savana comumente apresentam baixa capacidade de colonização e estabelecimento por sementes (Salazar et al., 2012).

## 2.2 MÉTODOS

### 2.2.1 Região de estudo

A região de estudo localiza-se próxima ao limite sul do Cerrado, bioma savânico brasileiro (IBGE, 2004), no centro-oeste do estado de São Paulo (latitudes variando de 22°20' a 22°56'S e longitudes variando de 48°27' a 50°37'W), estendendo-se por uma área de aproximadamente 1.462.552 ha, entre altitudes de 445 a 854 m. O clima da região é caracterizado por inverno frio e seco, entre abril e setembro, e verão quente e úmido, entre outubro e março. A precipitação média anual na região varia de 1.170 a 1.302 mm. A pluviosidade no mês mais seco do ano (agosto) pode restringir-se a 22 mm, enquanto no mês mais chuvoso (janeiro), pode atingir 223 mm. A temperatura média anual na região varia de 20,2 a 22,4°C. No mês mais frio do ano (julho), a temperatura média pode chegar a 16,5°C e no mês mais quente (fevereiro), pode atingir 25,2°C (Sentelhas et al., 2003). A região apresenta relevo suave ondulado, com declividade variando de 3 a 8% (Rossi, 2017). Os solos da região variam de profundos (profundidade efetiva de 100 a 200 cm) a muito profundos (profundidade efetiva >200 cm) e apresentam amplo espectro de textura (variam de arenosos a muito argilosos) e fertilidade (há solos distróficos e eutróficos) (Rossi, 2017), estando a variação edáfica associada à ocorrência de savanas (em solos mais arenosos e menos férteis) ou florestas (em solos mais argilosos e mais férteis). A vegetação nativa da região, composta predominantemente por savanas (Borgonovi & Chiarini, 1965; Kronka et al., 2005), apresenta-se totalmente fragmentada (aprox. 8,1% de vegetação natural remanescente) em uma matriz formada por um mosaico de agricultura, silvicultura e pecuária (IF, 2009).

### 2.2.2 Áreas de estudo

Amostramos savanas secundárias ( $n=29$ ) resultantes da conversão de savanas naturais primárias em pastagens cultivadas para criação de gado bovino e subsequente abandono. As savanas naturais primárias que cobriam as áreas de estudo antes da conversão em pastagens são sistemas antigos, altamente diversos e dependentes do fogo (Abreu et al., 2017; Veldman et al., 2015). Estruturalmente, apresentavam cobertura descontínua (cerca de 70%) de árvores e arbustos, sobre estrato rasteiro bem desenvolvido (cobertura de aprox. 40%), composto por elevado

número de espécies herbáceas e subarbusivas (aprox. 70 espécies) (cf. Cava et al., 2018). O processo de conversão das savanas naturais primárias em pastagens cultivadas envolveu a supressão de parte da vegetação arbustivo-arbórea (parte das

**Tabela 1** Cobertura de gramíneas exóticas e caracterização química e física dos solos das 29 pastagens abandonadas estudadas, situadas em regiões de Cerrado no estado de São Paulo.

Local	Exóticas*	Areia	Argila	Silte	pH	P	H+Al	K	Ca	Mg	V%**
-	%	%	%	%	CaCl <sub>2</sub>	mg/dm <sup>3</sup>	mmol <sub>e</sub> /dm <sup>3</sup>	mmol <sub>e</sub> /dm <sup>3</sup>	mmol <sub>e</sub> /dm <sup>3</sup>	mmol <sub>e</sub> /dm <sup>3</sup>	%
1	100	86	11	3	4,8	2	26	0,8	4	2	20
2	95	84	14	2	4,1	3	25	0,4	7	1	26
3	93	85	10	5	4,1	2	23	0,4	6	2	26
4	100	83	12	5	4,2	2	24	0,4	5	3	25
5	100	80	13	7	4,1	3	42	0,5	2	2	11
6	17	88	11	1	3,7	2	40	0,5	2	1	8
7	43	85	12	3	3,9	2	31	0,6	2	1	11
8	76	77	19	4	4,0	2	37	0,6	2	1	9
9	95	82	14	4	3,9	2	28	0,4	4	1	15
10	91	83	12	5	4,1	2	24	0,3	4	2	19
11	99	84	13	3	3,9	2	31	0,4	2	1	12
12	83	88	11	1	3,9	2	21	0,4	1	1	10
14	96	88	11	1	4,0	2	24	0,4	2	2	15
15	95	87	10	3	3,9	2	27	0,4	2	2	14
16	77	82	9	9	3,9	2	46	0,5	4	1	10
17	97	85	10	5	3,9	2	30	1,1	2	2	14
18	99	86	10	4	4,4	2	26	0,8	7	3	30
19	100	86	11	3	4,0	2	33	0,8	4	2	15
20	98	85	12	3	3,9	3	39	0,6	4	2	13
22	99	88	10	2	3,9	3	25	0,8	2	1	15
23	95	85	12	3	4,4	3	22	0,5	12	4	43
24	66	88	10	2	3,9	2	35	0,6	2	1	10
25	95	86	11	3	4,1	3	32	0,6	4	1	14
26	98	79	16	5	3,9	2	47	0,4	2	2	8
27	0	90	9	1	3,8	2	37	0,8	2	1	9
28	52	88	9	3	4,4	3	31	1,3	7	8	35
29	91	86	6	8	4,6	2	19	1,4	10	6	47
30	100	92	6	2	4,6	3	34	1,7	11	5	34
31	46	93	5	2	4,6	3	13	0,8	4	4	39

\*Cobertura de gramíneas exóticas quantificada na amostragem inicial da vegetação, em março de 2016

\*\*Saturação por bases calculada pela fórmula  $V = [(Ca^{2+} + Mg^{2+} + K^+) / (Ca^{2+} + Mg^{2+} + K^+ + H + Al)] \cdot 100$

árvores maiores foram mantidas no pasto para proporcionar sombra e consequente conforto térmico ao rebanho bovino) e sementeira de gramíneas africanas do gênero *Urochloa* P.Beauv.. Essas pastagens cultivadas foram abandonadas pelos proprietários rurais para a regeneração natural da vegetação nativa exigida por lei e permaneceram protegidas do fogo desde então. Na amostragem inicial da vegetação (descrição no item a seguir), as savanas secundárias estudadas apresentavam estrato herbáceo dominado pelas gramíneas africanas *Urochloa decumbens* (Stapf) R.D.Webster e *Urochloa humidicola* (Rendle) Morrone & Zuloaga (Tabela 1). Os solos das áreas de estudo são extremamente ácidos, com baixa fertilidade e textura arenosa (Tabela 1). A vegetação remanescente que circunda as áreas de estudo é composta, predominantemente, por savanas naturais primárias em diferentes estádios de adensamento, resultantes da supressão de regimes de queima natural (Abreu et al., 2017; Andela et al., 2017; Durigan & Ratter, 2016; IF, 2009; Stevens et al., 2017).

### 2.2.3 Coleta de dados

#### 2.2.3.1 Amostragem da vegetação

Para obtenção da taxa de recuperação da vegetação, efetuamos duas amostragens da vegetação em cada uma das savanas secundárias estudadas. O intervalo de tempo entre amostragens foi de dois anos (a amostragem inicial ocorreu em março de 2016 e a amostragem final em março de 2018, ocasiões correspondentes ao final da estação de crescimento). Excluídas as bordas e as zonas ripárias, em cada savana secundária ( $n=29$ ), demarcamos, aleatoriamente, uma parcela permanente de 50 x 20 m (1000 m<sup>2</sup> ou 0,1 ha). Contabilizamos e identificamos todos os arbustos e árvores com diâmetro à altura do peito (dap; diâmetro a 1,30 m acima do solo) igual ou maior que 5 cm, e quantificamos a densidade (nº de indivíduos por hectare) e a riqueza (nº de espécies por 1000 m<sup>2</sup>) de plantas lenhosas grandes. Em uma subparcela de 50 x 1 m (50 m<sup>2</sup> ou 0,005 ha), demarcada ao longo do eixo longitudinal central de cada parcela, identificamos todas as espécies de gramíneas, ervas não graminóides, ciperáceas, subarbustos, palmeiras e lianas nativas e quantificamos a riqueza do estrato rasteiro (nº de espécies por 50 m<sup>2</sup>). Ainda na subparcela, contabilizamos e identificamos arbustos e árvores com altura mínima de 50 cm e dap menor que 5 cm e quantificamos a densidade (nº de indivíduos por hectare) e a riqueza (nº de espécies por 50 m<sup>2</sup>) de plantas lenhosas pequenas.

Quando não foi possível identificar as espécies em campo, coletamos material botânico para identificação posterior, com auxílio de especialistas e consultas a herbários. Com base na literatura (Abreu et al., 2017), classificamos as espécies amostradas por preferência de habitat em: (i) especialistas de savana; (ii) especialistas de floresta; e (iii) generalistas. Dentro de cada parcela de 50 x 20 m, aplicamos o método de linhas (Canfield, 1941) para quantificar a cobertura do estrato lenhoso (proporção do terreno coberta pela projeção das copas de arbustos e árvores) e a cobertura do estrato rasteiro (proporção do terreno coberta por gramíneas, ervas não graminóides, ciperáceas, subarbustos, palmeiras e lianas nativas). Para esta amostragem utilizamos, em cada unidade amostral, três linhas de medição, demarcadas por trenas de 50 m de extensão (duas laterais e uma central em cada parcela). Quantificamos a cobertura do estrato lenhoso e a cobertura do estrato rasteiro separadamente. Obtivemos a cobertura de cada componente, em cada parcela, pela média entre as três linhas. Finalmente, quantificamos as taxas anuais de recuperação dos sete atributos da vegetação supracitados, pela fórmula  $T = [(V_f - V_i) \cdot 100] / V_i \cdot t$ , onde  $T$  é a taxa anual de recuperação, em porcentagem;  $V_i$  o valor do atributo da vegetação na amostragem inicial;  $V_f$  o valor do atributo da vegetação na amostragem final; e  $t$  o intervalo de tempo entre a amostragem inicial e a amostragem final da vegetação, que neste estudo foi de dois anos.

#### 2.2.3.2 Tempo de abandono das pastagens

Durante a amostragem inicial da vegetação, entrevistamos os proprietários rurais ou as pessoas responsáveis pelas áreas de estudo para obter dados referentes ao tempo de abandono das pastagens (tempo desde a remoção do gado das pastagens cultivadas, em anos). Após essas entrevistas, acessamos fotografias aéreas ou imagens de satélite disponíveis na plataforma *Google Earth*, buscando confirmar os dados referentes ao tempo de abandono das pastagens coletados durante as entrevistas.

#### 2.2.3.3 Atributos do solo

Durante a amostragem inicial da vegetação, coletamos uma amostra de solo por parcela de 50 x 20 m. Cada amostra foi composta por quatro subamostras de solo superficial (0-20 cm de profundidade), coletadas a cada 10 m ao longo do eixo longitudinal central de cada parcela. Submetemos as amostras a análises químicas



para determinação da acidez potencial a pH 7,0 (H+Al) e de potássio, cálcio e magnésio. A acidez potencial do solo foi determinada em solução 0,01 mol L<sup>-1</sup> de cloreto de cálcio e solução tampão SMP (Quaggio & Raij, 2001). O potássio foi extraído por resina trocadora de íons e determinado por fotometria de chama. O cálcio e o magnésio foram extraídos por resina trocadora de íons e determinados por espectrofotometria de absorção atômica (Raij & Quaggio, 2001). Após a determinação dessas variáveis, a saturação por bases do solo foi quantificada pela fórmula  $V = [(Ca^{2+} + Mg^{2+} + K^+) / (Ca^{2+} + Mg^{2+} + K^+ + H + Al)] \cdot 100$ , onde  $V$  é a saturação por bases, em porcentagem;  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ ,  $K^+$  são, respectivamente, cálcio, magnésio e potássio na forma disponível para as plantas, em mmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup>; e  $H + Al$  a acidez potencial, em mmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup>. As amostras de solo foram submetidas também a análise granulométrica, para determinação da proporção relativa das partículas de areia, silte e argila que compõem o solo, aplicando o método da pipeta, descrito por Donagema et al. (2011). As variáveis foram obtidas em g kg<sup>-1</sup>, posteriormente convertidas em porcentagem. Quatro meses após a amostragem inicial da vegetação, durante a estação seca, quantificamos a resistência do solo à penetração nas camadas superficial (0-25 cm de profundidade) e subsuperficial (25-50 cm de profundidade) em cada uma das parcelas de 50 x 20 m. Para tanto, utilizamos o penetrômetro de impacto descrito por Stolf et al. (1983). Mensuramos a resistência do solo à penetração em quatro pontos distintos no interior das parcelas, localizados a aproximadamente 50 cm de distância dos pontos onde coletamos as subamostras de solo para as análises químicas e granulométricas supracitadas. A partir desses dados, obtivemos a resistência do solo à penetração nas camadas superficial e subsuperficial de cada área de estudo, em MPa, pela média das quatro mensurações, com uso do software descrito por Stolf et al. (2014).

#### 2.2.3.4 Atributos da paisagem

Utilizando imagens do satélite Landsat (imagens de 2016) disponíveis pelo *plugin Google Earth* no *software ArcGIS 10.2.1*, efetuamos o mapeamento da cobertura de vegetação nativa remanescente ao redor de cada um dos locais de estudo. Para tanto, delimitamos uma área circular com raio de 500 m ao redor de cada uma das parcelas de amostragem de 50 x 20 m. Para cada paisagem, elaboramos mapas de cobertura de vegetação nativa remanescente na escala de 1:6.000, a partir de vetorização manual. Consideramos como vegetação nativa remanescente áreas de campo,

savana e floresta (inclui savanas adensadas). Cabe ressaltar que não contabilizamos campos úmidos como vegetação nativa remanescente, uma vez que as plantas que compõem esse tipo de vegetação não são capazes de colonizar áreas bem drenadas, como as pastagens abandonadas em estudo, de modo que não poderiam influenciar nossos modelos. Após a finalização do mapeamento, realizamos observações em campo, para checar a acurácia dos 29 mapas. A partir destes mapas, quantificamos a cobertura de vegetação nativa remanescente na área circundante de cada parcela, em metros quadrados. Em seguida, convertemos estes valores em porcentagem. Por fim, mensuramos a distância entre cada parcela e o remanescente de vegetação nativa mais próximo, em metros.

#### 2.2.4 Análise de dados

Inicialmente, elaboramos uma matriz de correlações a fim de investigar a existência de variáveis preditoras altamente correlacionadas ( $r > 0,70$ ). Esta análise mostrou que a proporção de partículas de argila e a proporção de partículas de areia do solo foram as únicas variáveis preditoras que apresentaram alta correlação entre si ( $r = -0,82$ ; Tabela 2). Em vista disso, optamos por excluir das análises a proporção de partículas de areia do solo e passamos a utilizar a soma de partículas de argila e silte (daqui em diante denominada proporção de partículas finas do solo), pois tal variável é amplamente utilizada como indicador de água disponível no solo para as plantas na região de estudo (Arruda et al., 1987; Suganuma et al., 2018).

Assim, incluímos as seguintes variáveis preditoras em nossas análises: (i) tempo desde o abandono da pastagem, em anos; (ii) saturação por bases do solo, em porcentagem; (iii) proporção de partículas finas do solo, em porcentagem; (iv) resistência do solo à penetração na camada superficial, em MPa; (v) resistência do solo à penetração na camada subsuperficial, em MPa; (vi) cobertura de vegetação nativa remanescente no entorno, em porcentagem; e (vii) distância do remanescente de vegetação nativa mais próximo, em metros.

Como variáveis resposta, utilizamos: a (i) taxa anual de recuperação da cobertura do estrato lenhoso; a (ii) taxa anual de recuperação da densidade de plantas lenhosas grandes; a (iii) taxa anual de recuperação da riqueza de plantas lenhosas grandes; a (iv) taxa anual de recuperação da densidade de plantas lenhosas pequenas; a (v) taxa anual de recuperação da riqueza de plantas lenhosas pequenas; a (vi) taxa anual de recuperação da cobertura do estrato rasteiro; e a (vii) taxa anual de recuperação da

riqueza do estrato rasteiro. Todas as variáveis resposta foram expressas em porcentagem, em relação ao valor inicial do período de monitoramento.

A fim de modelar o efeito das variáveis preditoras sobre cada uma das variáveis resposta, utilizamos modelos lineares generalizados com distribuição gaussiana (*link function identity*) nas análises referentes às variáveis resposta i, iv, v, vi e vii, supracitadas, e distribuição binomial negativa (*log link function*) nas análises referentes às variáveis resposta ii e iii, igualmente citadas acima. Definimos o melhor ajuste dos modelos (*goodness of fit*) e investigamos a presença de outliers por meio de análises gráficas (Quinn & Keough, 2002). Destacamos que identificamos e removemos *outliers* apenas nos modelos referentes às variáveis resposta ii (removemos duas pastagens) e iv (removemos uma pastagem), supracitadas. As variáveis preditoras mais explicativas para cada modelo foram selecionadas pelo procedimento *step-wise backward selection*, utilizando *Akaike information criterion (AIC)*. Ainda, calculamos valores de *pseudo-r<sup>2</sup>* para todos os modelos, de acordo com Efron (1978). Em seguida, realizamos análise de partição hierárquica de variâncias, para as variáveis selecionadas pelo método *step-wise*, a fim de avaliar seus efeitos independentes sobre a variável resposta de cada modelo.

Para avaliar o efeito isolado de cada variável preditora, selecionada pelos modelos lineares generalizados, sobre cada uma das variáveis resposta, modelamos os dados utilizando regressões lineares simples. O melhor ajuste para cada modelo (*goodness of fit*) foi definido por meio de análises gráficas e pelo maior valor de *r<sup>2</sup>* (Quinn & Keough, 2002). Para os modelos que não atenderam aos pressupostos da regressão linear simples, efetuamos ajuste considerando distribuição binomial negativa (Quinn & Keough, 2002). Todas as análises foram realizadas utilizando o software R (R Development Core Team 2018). Para elaborar os modelos lineares generalizados referentes às variáveis ajustadas à distribuição binomial negativa, utilizamos o pacote MASS (Venables & Ripley, 2002). Para as análises de partição hierárquica de variâncias utilizamos o pacote *hier.part* (Walsh & Nally, 2013).

**Tabela 2** Análise de correlações entre variáveis preditoras e variáveis resposta quantificadas neste estudo.

Variáveis	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
Tempo de abandono da pastagem (I)	1,00	-	-	-	-	-	-	-	-
RSP na camada superficial† (II)	-0,23	1,00	-	-	-	-	-	-	-
RSP na camada subsuperficial†† (III)	0,03	0,45*	1,00	-	-	-	-	-	-
Proporção de areia do solo (IV)	0,63	-0,35	-0,01	1,00	-	-	-	-	-
Proporção de silte do solo (V)	-0,45	-0,14	-0,17	-0,61*	1,00	-	-	-	-
Proporção de argila do solo (VI)	-0,48	0,54	-0,12	-0,82*	0,07	1,00	-	-	-
Saturação por bases do solo (VII)	0,02	-0,45*	-0,05	0,35	0,13	-0,52*	1,00	-	-
Distância da fonte de sementes††† (VIII)	-0,29	0	-0,35	-0,22	0,04	0,29	0,02	1,00	-
Cobertura de vegetação remanescente (IX)	0,11	-0,14	0,24	0,21	-0,19	-0,18	0,17	-0,42*	1,00

\*Significativo ( $p < 0,05$ )

†Resistência do solo à penetração na camada superficial

††Resistência do solo à penetração na camada subsuperficial

†††Distância do remanescente de vegetação nativa mais próximo

## 2.3 RESULTADOS

A taxa anual de recuperação dos atributos da vegetação variou amplamente entre as savanas secundárias estudadas (Tabela 3). O recrutamento de indivíduos e o ingresso de novas espécies características de savana foram os mecanismos que mais contribuíram para esta variação (Tabela 4). Na amostragem inicial da vegetação, contabilizamos um total de 292 espécies (em área total de 2,9 hectares;  $n=29$ ; Tabela 4). Dentre as espécies registradas, 173 caracterizam-se como especialistas de savana (59%), 108 como generalistas (37%) e 11 como especialistas de floresta (4%, Tabela 4). Na amostragem realizada nas mesmas áreas após dois anos, registramos 347 espécies (Tabela 4). Destas, 207 categorizam-se como especialistas de savana (60%), 128 como generalistas (37%) e 12 como especialistas de floresta (3%). Do total de 56 espécies recrutadas no intervalo de tempo compreendido entre as duas amostragens, 35 são savânicas (62%), 20 são generalistas (36%) e apenas uma é florestal (2%; Tabela 4).

O fator ou o conjunto de fatores que melhor explicou a variação da taxa anual de recuperação de cada um dos atributos da vegetação das savanas secundárias foi selecionado pelo menor valor de *AIC* (Tabela 5). O tempo desde o abandono da pastagem e a distância do remanescente de vegetação nativa mais próximo não

apresentaram influência sobre a taxa de recuperação da vegetação. Nenhuma das variáveis preditoras investigadas neste estudo explicou as variações das taxas de recuperação de densidade de plantas lenhosas pequenas e riqueza do estrato rasteiro (Tabela 5).

A proporção de partículas finas do solo (soma de argila e silte) foi o único fator que apresentou influência (positiva) sobre a taxa de recuperação da cobertura do estrato lenhoso (Tabela 5,  $AIC=246,3$ ;  $pseudo\ r^2=0,23$ ). Tal influência foi igualmente evidenciada quando este fator foi analisado isoladamente (Fig. 1a;  $F_{1,27}=8,28$ ;  $r^2=0,21$ ;  $p=0,008$ ).

Combinadas, a proporção de partículas finas do solo (relação positiva), a resistência do solo à penetração na camada subsuperficial (relação negativa), a resistência do solo à penetração na camada superficial (relação positiva), a saturação por bases do solo (relação positiva) e a cobertura de vegetação nativa remanescente no entorno da pastagem (relação negativa, porém, não significativa,  $p>0,05$ ), explicaram parte da variação da taxa de recuperação da densidade de plantas lenhosas grandes (Tabela 5,  $AIC=244,0$ ;  $pseudo\ r^2=0,40$ ). Desta variação, 56% foram explicados pela proporção de partículas finas do solo, 30% pela resistência do solo à penetração na camada subsuperficial, 7% pela resistência do solo à penetração na camada superficial, 5% pela saturação por bases e apenas 2% pela cobertura de vegetação nativa remanescente no entorno da pastagem (Tabela 5). Quando estes cinco fatores foram analisados separadamente (Fig. 1b, 1c, 1d, 1e, 1f), apenas a proporção de partículas finas do solo demonstrou influência significativa sobre a taxa de recuperação de densidade de plantas lenhosas grandes (Fig. 1b;  $F_{1,25}=9,11$ ;  $r^2=0,24$ ;  $p=0,006$ ).

Em conjunto, a resistência do solo à penetração na camada subsuperficial (relação negativa, porém, não significativa,  $p>0,05$ ), a proporção de partículas finas do solo (relação positiva), a saturação por bases do solo (relação positiva) e a cobertura de vegetação nativa remanescente (relação positiva) explicaram parte da variação da taxa de recuperação da riqueza de plantas lenhosas grandes (Tabela 5,  $AIC=224,1$ ;  $pseudo\ r^2=0,25$ ). Desta variação, 41% foram explicados pela resistência do solo à penetração na camada subsuperficial, 39% pela proporção de partículas finas do solo, 11% pela saturação por bases e apenas 9% pela cobertura de vegetação nativa remanescente no entorno da pastagem (Tabela 5). Quando estes quatro fatores foram analisados separadamente (Fig. 1g, 1h, 1i, 1j), apenas a proporção de partículas finas

do solo (Fig. 1h; *pseudo r*<sup>2</sup>=0,14; *p*<0,001) explicou de maneira significativa a variação da taxa de recuperação da riqueza de plantas lenhosas grandes.

Combinadas, a saturação por bases (relação positiva) e a proporção de partículas finas no solo (relação negativa, porém, não significativa, *p*>0,05), explicaram parte da variação da taxa de recuperação da riqueza de plantas lenhosas pequenas (Tabela 5; *AIC*=263,9; *pseudo r*<sup>2</sup>=0,34). Desta variação, 62% foram explicados pela saturação por bases e 38% pela proporção de partículas finas do solo (Tabela 5). Tanto a influência da saturação por bases (Fig. 1k; *F*<sub>1,27</sub>=10,11; *r*<sup>2</sup>=0,25; *p*=0,004), como a influência da proporção de partículas finas do solo (Fig. 1l; *F*<sub>1,27</sub>=6,21 *r*<sup>2</sup>=0,16; *p*=0,019) foram novamente evidenciadas quando estes fatores foram analisados separadamente.

Por fim, juntas, a cobertura de vegetação nativa remanescente no entorno da pastagem (relação positiva) e a saturação por bases do solo (relação negativa, porém, não significativa, *p*>0,05) explicaram parte da variação da taxa de recuperação da cobertura do estrato rasteiro (*AIC*=321,9; *pseudo r*<sup>2</sup>=0,19; Tabela 5). Desta variação, 71% foram explicados pela cobertura de vegetação nativa remanescente e 29% pela saturação por bases do solo (Tabela 5). Contudo, quando estes fatores foram analisados separadamente, nenhuma influência significativa foi encontrada (Fig. 1m; 1n).

**Tabela 3** Taxa anual de recuperação dos atributos da vegetação em savanas secundárias (*n*=29). Valores mínimos, máximos e médios, seguidos do erro padrão (EP) e do desvio padrão (DP).

Atributo da vegetação	Taxa anual de recuperação (%)				
	Mínimo	Máximo	Média	EP	DP
Cobertura do estrato lenhoso	-1	65	27,3	17,7	3,3
Densidade de plantas lenhosas grandes †	0	106	34,3	31,1	6,0
Riqueza de plantas lenhosas grandes	0	100	21,5	27,9	5,2
Densidade de plantas lenhosas pequenas††	-27	83	8,0	24,8	4,7
Riqueza de plantas lenhosas pequenas	-22	100	13,8	25,1	4,7
Cobertura do estrato rasteiro	-45	243	18,0	61,3	11,4
Riqueza do estrato rasteiro	-25	110	25,3	30,8	5,7

† Duas pastagens consideradas como *outliers* foram removidas da análise referente a este atributo (*n*=27)

†† Uma pastagem considerada como *outlier* foi removida da análise referente a este atributo (*n*=28)

**Tabela 4** Espécies amostradas nas savanas secundárias estudadas ( $n=29$ ), classificadas segundo a preferência por habitat (especialista de savana, especialista de floresta ou generalista) e momento de amostragem (amostragem inicial – AI, amostragem final – AF).

Família	Espécie	Habitat	AI	AF
Acanthaceae	<i>Ruellia bulbifera</i> Lindau	savana	X	X
Acanthaceae	<i>Ruellia geminiflora</i> Kunth	savana	X	X
Acanthaceae	<i>Ruellia multifolia</i> var. <i>viscosissima</i> (Nees) C.Ezcurra	savana	X	X
Amaranthaceae	<i>Alternanthera brasiliana</i> (L.) Kuntze	generalista	X	X
Amaranthaceae	<i>Froelichia procera</i> (Seub.) Pedersen	savana		X
Amaranthaceae	<i>Gomphrena macrocephala</i> A.St.-Hil.	savana	X	X
Amaranthaceae	<i>Pfaffia gnaphaloides</i> (L.f.) Mart.	savana		X
Amaranthaceae	<i>Pfaffia tuberosa</i> (Spreng.) Hicken	savana	X	X
Anacardiaceae	<i>Lithraea molleoides</i> (Vell.) Engl.	floresta	X	X
Anacardiaceae	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	generalista	X	X
Anemiaceae	<i>Anemia raddiana</i> Link	savana		X
Annonaceae	<i>Annona crassiflora</i> Mart.	savana	X	X
Annonaceae	<i>Annona coriacea</i> Mart.	savana	X	X
Annonaceae	<i>Annona dioica</i> A.St.-Hil.	savana	X	X
Annonaceae	<i>Annona nutans</i> (R.E.Fr.) R.E.Fr.	savana	X	X
Annonaceae	<i>Duguetia furfuracea</i> (A.St.-Hil.) Saff.	savana	X	X
Annonaceae	<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.	savana	X	X
Apiaceae	<i>Eryngium juncifolium</i> (Urb.) Mathias & Constance	savana	X	X
Apocynaceae	<i>Aspidosperma tomentosum</i> Mart.	savana		X
Apocynaceae	<i>Blepharodon bicuspidatum</i> E.Fourn.	savana		X
Apocynaceae	<i>Forsteronia glabrescens</i> Müll.Arg.	generalista	X	X
Apocynaceae	<i>Himatanthus obovatus</i> (Müll. Arg.) Woodson	generalista	X	X
Apocynaceae	<i>Odontadenia lutea</i> (Vell.) Markgr.	savana		X
Apocynaceae	<i>Oxypetalum appendiculatum</i> Mart.	generalista		X
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana catharinensis</i> A.DC.	floresta	X	X
Apocynaceae	<i>Temnadenia violacea</i> (Vell.) Miers	generalista		X
Arecaceae	<i>Allagoptera campestris</i> (Mart.) Kuntze	savana	X	
Araliaceae	<i>Schefflera vinosa</i> (Cham. & Schtdl.) Frodin & Fiaschi	savana	X	X
Asteraceae	<i>Acanthospermum australe</i> (Loefl.) Kuntze	generalista	X	X
Asteraceae	<i>Achyrocline satuireioides</i> (Lam.) DC.	generalista	X	X

Continua...

Família	Espécie	Habitat	AI	AF
Asteraceae	<i>Ageratum conyzoides</i> L.	generalista	X	X
Asteraceae	<i>Aspilia clauseniana</i> Baker	generalista	X	X
Asteraceae	<i>Aspilia reflexa</i> (Sch.Bip. ex Baker) Baker	savana	X	X
Asteraceae	<i>Austro eupatorium inulaefolium</i> (Kunth) R.M.King & H.Rob.	generalista	X	X
Asteraceae	<i>Baccharis dracunculifolia</i> DC.	generalista	X	X
Asteraceae	<i>Bidens gardneri</i> Baker	savana	X	X
Asteraceae	<i>Campuloclinium macrocephalum</i> (Less.) DC.	savana		X
Asteraceae	<i>Chaptalia integerrima</i> (Vell.) Burkart	generalista	X	X
Asteraceae	<i>Chromolaena congesta</i> (Hook. & Arn.) R.M.King & H.Rob.	savana	X	X
Asteraceae	<i>Chromolaena laevigata</i> (Lam.) R.M.King & H.Rob.	generalista	X	X
Asteraceae	<i>Chromolaena maximiliani</i> (Schrad. ex DC.) R.M.King & H.Rob.	generalista	X	X
Asteraceae	<i>Chromolaena oxylepis</i> (DC.) R.M.King & H.Rob.	generalista	X	X
Asteraceae	<i>Chromolaena squalida</i> (DC.) R.M.King & H.Rob.	generalista	X	X
Asteraceae	<i>Chrysolaena obovata</i> (Less.) Dematt.	savana	X	X
Asteraceae	<i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronquist	generalista	X	X
Asteraceae	<i>Elephantopus mollis</i> Kunth	generalista	X	X
Asteraceae	<i>Emilia sonchifolia</i> (L.) DC. ex Wight	generalista		X
Asteraceae	<i>Lepidaploa chamissonis</i> (Less.) H.Rob.	savana	X	X
Asteraceae	<i>Lepidaploa remotiflora</i> (Rich.) H.Rob.	savana	X	X
Asteraceae	<i>Lessingianthus bardanoides</i> (Less.) H.Rob.	savana	X	X
Asteraceae	<i>Mikania cordifolia</i> (L.f.) Willd.	generalista	X	X
Asteraceae	<i>Moquiniastrum barrosoae</i> (Cabrera) G. Sancho	savana	X	X
Asteraceae	<i>Moquiniastrum polymorphum</i> (Less.) G. Sancho	generalista	X	X
Asteraceae	<i>Orthopappus angustifolius</i> (Sw.) Gleason	generalista	X	X
Asteraceae	<i>Piptocarpha rotundifolia</i> (Less.) Baker	savana	X	X
Asteraceae	<i>Pterocaulon alopecuroides</i> (Lam.) DC.	generalista		X
Asteraceae	<i>Pterocaulon lanatum</i> Kuntze	generalista	X	X
Asteraceae	<i>Pterocaulon rugosum</i> (Vahl) Malme	savana	X	X
Asteraceae	<i>Pterocaulon virgatum</i> (L.) DC.	savana	X	X
Asteraceae	<i>Senecio brasiliensis</i> (Spreng.) Less.	generalista		X
Asteraceae	<i>Tilesia baccata</i> (L.f.) Pruski	generalista	X	X
Asteraceae	<i>Trichocline speciosa</i> Less.	savana	X	X
Asteraceae	<i>Trichogonia attenuata</i> G.M.Barroso	generalista	X	X
Asteraceae	<i>Vernonanthura oligactoides</i> (Less.) H.Rob.	savana		X
Asteraceae	<i>Vernonanthura oligolepis</i> (Sch.Bip. ex Baker) H.Rob.	savana	X	X

Continua...



Família	Espécie	Habitat	AI	AF
Asteraceae	<i>Vernonanthura polyanthes</i> (Sprengel) Vega & Dematteis	generalista	X	X
Bignoniaceae	<i>Adenocalymma axillare</i> (K.Schum.) L.G.Lohmann	savana	X	X
Bignoniaceae	<i>Anemopaegma arvense</i> (Vell.) Stellfeld ex de Souza	savana	X	X
Bignoniaceae	<i>Cuspidaria pulchella</i> (Cham.) K.Schum.	savana	X	X
Bignoniaceae	<i>Cuspidaria pulchra</i> (Cham.) L.G.Lohmann	savana		X
Bignoniaceae	<i>Cybistax antisyphilitica</i> (Mart.) Mart.	savana	X	X
Bignoniaceae	<i>Fridericia florida</i> (DC.) L.G.Lohmann	generalista	X	X
Bignoniaceae	<i>Fridericia platyphylla</i> (Cham.) L.G.Lohmann	savana	X	X
Bignoniaceae	<i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos	generalista	X	X
Bignoniaceae	<i>Jacaranda caroba</i> (Vell.) DC.	savana	X	X
Bignoniaceae	<i>Pyrostegia venusta</i> (Ker Gawl.) Miers	generalista	X	X
Bignoniaceae	<i>Zeyheria montana</i> Mart.	savana		X
Boraginaceae	<i>Heliotropium lanceolatum</i> Ruiz & Pav.	generalista	X	X
Bromeliaceae	<i>Ananas ananassoides</i> (Baker) L.B.Sm.	savana	X	X
Bromeliaceae	<i>Bromelia balansae</i> Mez	generalista	X	X
Cannabaceae	<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg.	floresta	X	X
Caryocaraceae	<i>Caryocar brasiliense</i> Cambess.	savana	X	X
Celastraceae	<i>Peritassa campestris</i> (Cambess.) A.C.Sm.	savana	X	X
Celastraceae	<i>Tontelea micrantha</i> (Mart.) A.C. Sm.	savana	X	X
Chrysobalanaceae	<i>Couepia grandiflora</i> (Mart. & Zucc.) Benth.	generalista	X	X
Chrysobalanaceae	<i>Licania humilis</i> Cham. & Schtdl.	savana	X	X
Combretaceae	<i>Terminalia argentea</i> Mart.	generalista	X	X
Connaraceae	<i>Connarus suberosus</i> Planch.	savana	X	X
Connaraceae	<i>Rourea induta</i> Planch.	savana		X
Convolvulaceae	<i>Evolvulus fuscus</i> Meisn.	savana	X	X
Convolvulaceae	<i>Evolvulus sericeus</i> Sw. var. <i>sericeus</i>	savana	X	X
Convolvulaceae	<i>Ipomoea delphinioides</i> Choisy	savana	X	X
Convolvulaceae	<i>Ipomoea procurrens</i> Meisn.	savana		X
Convolvulaceae	<i>Merremia digitata</i> (Spreng.) Hallier f.	savana	X	X
Cucurbitaceae	<i>Cayaponia espelina</i> (Silva Manso) Cogn.	savana	X	X
Cucurbitaceae	<i>Melothria campestris</i> (Naudin) H. Schaeff. & S.S. Renner	savana	X	X
Cyperaceae	<i>Bulbostylis fimbriata</i> (Nees) C.B.Clarke	savana	X	X
Cyperaceae	<i>Bulbostylis hirtella</i> (Schrad.) Urb.	generalista	X	X
Cyperaceae	<i>Bulbostylis paradoxa</i> (Spreng.) Lindm.	savana	X	X
Cyperaceae	<i>Cyperus aggregatus</i> (Willd.) Endl.	generalista	X	X

Continua...

Família	Espécie	Habitat	AI	AF
Cyperaceae	<i>Rhynchospora exaltata</i> Kunth	generalista	X	X
Dilleniaceae	<i>Davilla elliptica</i> A.St.-Hil.	savana	X	X
Dilleniaceae	<i>Dolioscarpus dentatus</i> (Aubl.) Standl.	generalista	X	X
Ebenaceae	<i>Diospyros lasiocalyx</i> (Mart.) B.Walln.	generalista	X	X
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum campestre</i> A.St.-Hil.	savana	X	X
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum cuneifolium</i> (Mart.) O.E. Schulz	savana	X	X
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum daphnites</i> Mart.	generalista	X	X
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum deciduum</i> A.St.-Hil.	generalista	X	X
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum microphyllum</i> A.St.-Hil.	generalista		X
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum pelleterianum</i> A.St.-Hil.	generalista		X
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum suberosum</i> A.St.-Hil.	savana	X	X
Euphorbiaceae	<i>Croton antisiphiliticus</i> Mart.	savana	X	X
Euphorbiaceae	<i>Croton campestris</i> A.St.-Hil.	savana	X	X
Euphorbiaceae	<i>Croton glandulosus</i> L.	savana	X	X
Euphorbiaceae	<i>Croton triqueter</i> Lam.	generalista	X	X
Euphorbiaceae	<i>Microstachys bidentata</i> (Mart.& Zucc.) Esser	savana	X	X
Euphorbiaceae	<i>Microstachys serrulata</i> (Mart. & Zucc.) Müll.Arg.	savana	X	X
Fabaceae	<i>Aeschynomene falcata</i> (Poir.) DC.	savana	X	X
Fabaceae	<i>Aeschynomene selloi</i> Vogel	generalista	X	X
Fabaceae	<i>Anadenanthera peregrina</i> var. <i>falcata</i> (Benth.) Altschul	generalista	X	X
Fabaceae	<i>Andira anthelmia</i> (Vell.) Benth.	generalista	X	X
Fabaceae	<i>Andira humilis</i> Mart. ex Benth.	savana	X	X
Fabaceae	<i>Bauhinia holophylla</i> (Bong.) Steud.	savana		X
Fabaceae	<i>Bauhinia rufa</i> (Bong.) Steud.	savana	X	X
Fabaceae	<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth	savana	X	X
Fabaceae	<i>Centrosema angustifolium</i> (Kunth) Benth.	savana		X
Fabaceae	<i>Chamaecrista desvauxii</i> (Collad.) Killip var. <i>desvauxii</i>	savana		X
Fabaceae	<i>Chamaecrista flexuosa</i> (L.) Greene	savana	X	X
Fabaceae	<i>Chamaecrista nictitans</i> (L.) Moench	savana	X	X
Fabaceae	<i>Chamaecrista ramosa</i> (Vogel) H.S.Irwin & Barneby	savana	X	X
Fabaceae	<i>Chamaecrista rotundifolia</i> (Pers.) Greene	savana	X	X
Fabaceae	<i>Clitoria densiflora</i> (Benth.) Benth.	savana	X	X
Fabaceae	<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	generalista	X	X
Fabaceae	<i>Crotalaria balansae</i> Micheli	savana	X	X
Fabaceae	<i>Crotalaria martiana</i> Benth.	savana		X

Continua...

Família	Espécie	Habitat	AI	AF
Fabaceae	<i>Crotalaria martiana</i> subsp. <i>mohlenbrockii</i> (Windler & S.G.Skinner) Planchuelo	savana		X
Fabaceae	<i>Crotalaria maypurensis</i> Kunth	generalista	X	X
Fabaceae	<i>Crotalaria pallida</i> var. <i>obovata</i> (G.Don) Polhill	savana	X	X
Fabaceae	<i>Dalbergia miscolobium</i> Benth.	savana	X	X
Fabaceae	<i>Desmanthus tathuyensis</i> Hoehne	savana	X	X
Fabaceae	<i>Desmodium adscendens</i> (Sw.) DC.	generalista	X	X
Fabaceae	<i>Desmodium barbatum</i> (L.) Benth.	generalista	X	X
Fabaceae	<i>Desmodium incanum</i> (Sw.) DC.	savana	X	X
Fabaceae	<i>Desmodium subsecundum</i> Vogel	generalista	X	X
Fabaceae	<i>Dimorphandra mollis</i> Benth.	savana	X	X
Fabaceae	<i>Enterolobium gummiferum</i> (Mart.) J.F.Macbr.	savana		X
Fabaceae	<i>Eriosema campestre</i> var. <i>macrophyllum</i> (Grear) Fortunato	savana	X	X
Fabaceae	<i>Eriosema longiflorum</i> Benth.	savana	X	X
Fabaceae	<i>Galactia benthamiana</i> Micheli	savana	X	X
Fabaceae	<i>Galactia decumbens</i> (Benth.) Chodat & Hassl.	savana	X	X
Fabaceae	<i>Galactia grewiaefolia</i> (Benth.) Taub.	savana	X	X
Fabaceae	<i>Galactia martii</i> DC.	savana	X	X
Fabaceae	<i>Galactia pretiosa</i> Burkart	savana		X
Fabaceae	<i>Hymenaea stigonocarpa</i> Mart. ex Hayne	savana	X	X
Fabaceae	<i>Leptolobium elegans</i> Vogel	savana	X	X
Fabaceae	<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	savana	X	X
Fabaceae	<i>Macroptilium atropurpureum</i> (Sessé & Moc. ex DC.) Urb.	generalista		X
Fabaceae	<i>Mimosa alleniana</i> Morong	savana		X
Fabaceae	<i>Mimosa debilis</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	savana	X	X
Fabaceae	<i>Mimosa dolens</i> var. <i>latifolia</i> (Benth.) Barneby	savana	X	X
Fabaceae	<i>Mimosa dolens</i> var. <i>rigida</i> (Benth.) Barneby	savana	X	X
Fabaceae	<i>Mimosa gracilis</i> Benth.	savana	X	X
Fabaceae	<i>Mimosa polycarpa</i> Kunth	savana	X	X
Fabaceae	<i>Mimosa xanthocentra</i> Mart.	savana	X	X
Fabaceae	<i>Plathymenia reticulata</i> Benth.	savana	X	X
Fabaceae	<i>Platypodium elegans</i> Vogel	generalista	X	X
Fabaceae	<i>Rhynchosia melanocarpa</i> Grear	generalista	X	X
Fabaceae	<i>Senegalia polyphylla</i> (DC.) Britton & Rose	generalista	X	X
Fabaceae	<i>Senegalia tenuifolia</i> (L.) Britton & Rose	generalista	X	X
Fabaceae	<i>Senna pendula</i> (Humb.& Bonpl.ex Willd.) H.S.Irwin & Barneby	floresta		X

Continua...

Família	Espécie	Habitat	AI	AF
Fabaceae	<i>Senna rugosa</i> (G.Don) H.S.Irwin & Barneby	savana	X	X
Fabaceae	<i>Stryphnodendron adstringens</i> (Mart.) Coville	savana	X	X
Fabaceae	<i>Stryphnodendron rotundifolium</i> Mart.	savana	X	X
Fabaceae	<i>Stylosanthes acuminata</i> M.B.Ferreira & Sousa Costa	savana	X	X
Fabaceae	<i>Stylosanthes capitata</i> Vogel	generalista		X
Fabaceae	<i>Stylosanthes gracilis</i> Kunth	generalista	X	X
Fabaceae	<i>Zornia reticulata</i> Sm.	generalista	X	X
Gentianaceae	<i>Curtia tenuifolia</i> (Aubl.) Knobl.	savana		X
Lacistemataceae	<i>Lacistema hasslerianum</i> Chodat	generalista	X	X
Lamiaceae	<i>Aegiphila integrifolia</i> (Jacq.) Moldenke	floresta	X	X
Lamiaceae	<i>Aegiphila verticillata</i> Vell.	savana	X	X
Lamiaceae	<i>Eriope crassipes</i> Benth.	savana	X	X
Lamiaceae	<i>Gymneia interrupta</i> (Pohl ex Benth.) Harley & J.F.B.Pastore	savana	X	X
Lamiaceae	<i>Hyptis campestris</i> Harley & J.F.B. Pastore	savana	X	X
Lamiaceae	<i>Marsypianthes chamaedrys</i> (Vahl) Kuntze	generalista	X	X
Lamiaceae	<i>Mesosphaerum suaveolens</i> (L.) Kuntze	generalista	X	X
Lauraceae	<i>Aiouea trinervis</i> Meisn.	generalista	X	X
Lauraceae	<i>Nectandra lanceolata</i> Nees	floresta	X	X
Lauraceae	<i>Ocotea corymbosa</i> (Meisn.) Mez	generalista	X	X
Lauraceae	<i>Ocotea minarum</i> (Nees & Mart.) Mez	floresta	X	X
Lauraceae	<i>Ocotea pulchella</i> (Nees & Mart.) Mez	generalista		X
Lauraceae	<i>Ocotea velloziana</i> (Meisn.) Mez	floresta	X	X
Loganiaceae	<i>Strychnos brasiliensis</i> Mart.	savana	X	X
Loganiaceae	<i>Strychnos pseudoquina</i> A.St.-Hil.	savana	X	X
Malpighiaceae	<i>Aspicarpa pulchella</i> (Griseb.) O'Donell & Lourteig	savana	X	X
Malpighiaceae	<i>Banisteriopsis argyrophylla</i> (A.Juss.) B.Gates	savana		X
Malpighiaceae	<i>Banisteriopsis campestris</i> (A.Juss.) Little	savana		X
Malpighiaceae	<i>Banisteriopsis malifolia</i> (Nees & Mart.) B.Gates	savana	X	X
Malpighiaceae	<i>Banisteriopsis stellaris</i> (Griseb.) B.Gates	generalista	X	X
Malpighiaceae	<i>Banisteriopsis variabilis</i> B.Gates	savana	X	X
Malpighiaceae	<i>Byrsonima coccolobifolia</i> Kunth	savana	X	X
Malpighiaceae	<i>Byrsonima intermedia</i> A.Juss.	savana	X	X
Malpighiaceae	<i>Byrsonima laxiflora</i> Griseb.	floresta	X	X
Malpighiaceae	<i>Camarea hirsuta</i> A.St.-Hil.	savana	X	X
Malpighiaceae	<i>Heteropterys byrsonimifolia</i> A.Juss.	savana	X	X

Continua...

Família	Espécie	Habitat	AI	AF
Malpighiaceae	<i>Heteropterys umbellata</i> A.Juss.	savana	X	X
Malpighiaceae	<i>Janusia occhionii</i> W.R.Anderson	generalista		X
Malpighiaceae	<i>Mascagnia cordifolia</i> (A.Juss.) Griseb.	generalista	X	X
Malpighiaceae	<i>Peixotoa tomentosa</i> A.Juss.	savana	X	X
Malpighiaceae	<i>Stigmaphyllon lalandianum</i> A.Juss.	generalista	X	X
Malvaceae	<i>Eriotheca gracilipes</i> (K.Schum.) A.Robyns	savana	X	X
Malvaceae	<i>Gaya pilosa</i> K.Schum.	generalista	X	X
Malvaceae	<i>Krapovickasia macrodon</i> (A.DC.) Fryxell	savana	X	X
Malvaceae	<i>Luehea grandiflora</i> Mart. & Zucc.	generalista	X	X
Malvaceae	<i>Peltaea polymorpha</i> (A.St.-Hil.) Krapov. & Cristóbal	savana	X	X
Malvaceae	<i>Sida ciliaris</i> L.	savana	X	X
Malvaceae	<i>Sida cordifolia</i> L.	generalista	X	X
Malvaceae	<i>Sida glaziovii</i> K.Schum.	generalista	X	X
Malvaceae	<i>Sida linifolia</i> Cav.	savana	X	X
Malvaceae	<i>Waltheria communis</i> A.St.-Hil.	savana	X	X
Malvaceae	<i>Waltheria indica</i> L.	savana	X	X
Melastomataceae	<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Triana	savana	X	X
Melastomataceae	<i>Miconia fallax</i> DC.	savana		X
Menispermaceae	<i>Cissampelos ovalifolia</i> DC.	savana	X	X
Moraceae	<i>Brosimum gaudichaudii</i> Trécul	savana	X	X
Moraceae	<i>Ficus guaranitica</i> Chodat	generalista	X	X
Myrtaceae	<i>Campomanesia adamantium</i> (Cambess.) O.Berg	savana	X	X
Myrtaceae	<i>Eugenia anomala</i> D.Legrand	savana	X	X
Myrtaceae	<i>Eugenia aurata</i> O.Berg	savana	X	X
Myrtaceae	<i>Eugenia bimarginata</i> DC.	savana	X	X
Myrtaceae	<i>Eugenia dysenterica</i> (Mart.) DC.	savana	X	X
Myrtaceae	<i>Eugenia hiemalis</i> Cambess.	generalista	X	X
Myrtaceae	<i>Eugenia livida</i> O.Berg	savana	X	X
Myrtaceae	<i>Eugenia luschnathiana</i> (O.Berg) Klotzsch ex B.D.Jacks.	generalista		X
Myrtaceae	<i>Eugenia myrcianthes</i> Nied.	generalista		X
Myrtaceae	<i>Eugenia pitanga</i> (O.Berg) Nied.	savana	X	X
Myrtaceae	<i>Eugenia puniceifolia</i> (Kunth) DC.	savana	X	X
Myrtaceae	<i>Eugenia sellowiana</i> DC.	savana	X	X
Myrtaceae	<i>Eugenia suberosa</i> Cambess.	savana	X	X
Myrtaceae	<i>Myrcia bella</i> Cambess.	savana	X	X

Continua...

Família	Espécie	Habitat	AI	AF
Myrtaceae	<i>Myrcia eriocalyx</i> DC.	generalista	X	X
Myrtaceae	<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.	savana	X	X
Myrtaceae	<i>Myrcia hartwegiana</i> (O.Berg) Kiaersk.	generalista	X	X
Myrtaceae	<i>Myrcia multiflora</i> (Lam.) DC.	generalista	X	X
Myrtaceae	<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	generalista	X	X
Myrtaceae	<i>Myrcia tomentosa</i> (Aubl.) DC.	savana	X	X
Myrtaceae	<i>Psidium grandifolium</i> Mart. ex DC.	savana	X	X
Myrtaceae	<i>Psidium laruotteanum</i> Cambess.	savana	X	X
Nyctaginaceae	<i>Guapira noxia</i> (Netto) Lundell	savana	X	X
Ochnaceae	<i>Ouratea spectabilis</i> (Mart.) Engl.	savana	X	X
Oxalidaceae	<i>Oxalis corniculata</i> L.	generalista	X	X
Passifloraceae	<i>Passiflora cincinnata</i> Mast.	generalista	X	X
Passifloraceae	<i>Passiflora foetida</i> L.	generalista	X	X
Passifloraceae	<i>Passiflora lepidota</i> Mast.	savana	X	X
Passifloraceae	<i>Passiflora pohlii</i> Mast.	generalista	X	X
Peraceae	<i>Pera glabrata</i> (Schott) Poepp. ex Baill.	generalista	X	X
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus orbiculatus</i> Rich.	savana		X
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus tenellus</i> Roxb.	generalista	X	X
Poaceae	<i>Andropogon bicornis</i> L.	generalista	X	X
Poaceae	<i>Andropogon leucostachyus</i> Kunth	savana	X	X
Poaceae	<i>Anthaenantia lanata</i> (Kunth) Benth.	savana		X
Poaceae	<i>Aristida jubata</i> (Arechav.) Herter	savana	X	X
Poaceae	<i>Aristida megapotamica</i> var. <i>brevipes</i> Henrard	savana	X	X
Poaceae	<i>Axonopus aureus</i> P. Beauv.	savana	X	X
Poaceae	<i>Axonopus marginatus</i> (Trin.) Chase	savana	X	X
Poaceae	<i>Axonopus pellitus</i> (Nees ex Trin.) Hitchc. & Chase	savana	X	X
Poaceae	<i>Axonopus pressus</i> (Nees ex Steud.) Parodi	savana		X
Poaceae	<i>Axonopus siccus</i> (Nees) Kuhlmann	savana		X
Poaceae	<i>Cenchrus latifolius</i> (Spreng.) Morrone	generalista	X	X
Poaceae	<i>Cenchrus purpureus</i> (Schumach.) Morrone	generalista		X
Poaceae	<i>Elionurus muticus</i> (Spreng.) Kuntze	savana	X	X
Poaceae	<i>Eragrostis leucosticta</i> Nees ex Döll	savana	X	X
Poaceae	<i>Eragrostis lugens</i> Nees	savana		X
Poaceae	<i>Eragrostis polytricha</i> Nees	savana	X	X
Poaceae	<i>Eustachys distichophylla</i> (Lag.) Nees	savana	X	X

Continua...

Família	Espécie	Habitat	AI	AF
Poaceae	<i>Gymnopogon fastigiatus</i> Nees	savana	X	X
Poaceae	<i>Gymnopogon foliosus</i> (Willd.) Nees	savana	X	X
Poaceae	<i>Imperata brasiliensis</i> Trin.	generalista	X	X
Poaceae	<i>Loudetiopsis chrysothrix</i> (Nees) Conert	savana	X	X
Poaceae	<i>Panicum campestre</i> Nees ex Trin.	savana	X	X
Poaceae	<i>Panicum cervicatum</i> Chase	savana	X	X
Poaceae	<i>Panicum laxiflorum</i> Lam.	generalista		X
Poaceae	<i>Panicum millegrana</i> Poir.	floresta	X	X
Poaceae	<i>Panicum sellowii</i> Nees	floresta	X	X
Poaceae	<i>Paspalum ammodes</i> Trin.	savana	X	X
Poaceae	<i>Paspalum carinatum</i> Humb. & Bonpl. ex Flüggé	savana		X
Poaceae	<i>Paspalum guenoarum</i> Arechav.	savana	X	X
Poaceae	<i>Paspalum paniculatum</i> L.	savana	X	X
Poaceae	<i>Paspalum pectinatum</i> Nees ex Trin.	savana	X	X
Poaceae	<i>Paspalum polyphyllum</i> Nees	savana	X	X
Poaceae	<i>Schizachyrium microstachyum</i> (Desv. ex Ham.) Roseng., B.R. Arrill. & Izag.	generalista	X	X
Poaceae	<i>Setaria parviflora</i> (Poir.) Kerguélen	savana		X
Poaceae	<i>Trachypogon spicatus</i> (L.f.) Kuntze	savana		X
Poaceae	<i>Tristachya leiostachya</i> Nees	savana	X	X
Polygalaceae	<i>Bredemeyera floribunda</i> Willd.	generalista	X	X
Polygonaceae	<i>Coccoloba mollis</i> Casar.	generalista	X	X
Polypodiaceae	<i>Porophyllum ruderale</i> (Jacq.) Cass.	generalista	X	X
Polygonaceae	<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.	generalista	X	X
Polypodiaceae	<i>Serpocaulon latipes</i> (Langsd. & L. Fisch.) A.R. Sm.	savana	X	X
Primulaceae	<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	generalista	X	X
Proteaceae	<i>Roupala montana</i> Aubl.	savana	X	X
Rhamnaceae	<i>Gouania latifolia</i> Reissek	generalista	X	X
Rubiaceae	<i>Borreria multiflora</i> (DC.) Bacigalupo & E.L.Cabral	generalista	X	X
Rubiaceae	<i>Borreria poaya</i> (A.St.-Hil.) DC.	savana	X	X
Rubiaceae	<i>Cordia concolor</i> (Cham.) Kuntze	generalista	X	X
Rubiaceae	<i>Cordia obtusa</i> (K.Schum.) Kuntze	savana		X
Rubiaceae	<i>Coussarea hydrangeifolia</i> (Benth.) Müll.Arg.	generalista	X	X
Rubiaceae	<i>Guettarda viburnoides</i> Cham. & Schldl.	generalista	X	X
Rubiaceae	<i>Manettia cordifolia</i> Mart.	generalista		X
Rubiaceae	<i>Mitracarpus hirtus</i> (L.) DC.	savana	X	X

Continua...

Família	Espécie	Habitat	AI	AF
Rubiaceae	<i>Palicourea rigida</i> Kunth	savana	X	X
Rubiaceae	<i>Psychotria hoffmannseggiana</i> (Willd. ex Schult.) Müll.Arg.	generalista		X
Rubiaceae	<i>Tocoyena formosa</i> (Cham. & Schltl.) K.Schum.	savana	X	X
Rutaceae	<i>Zanthoxylum caribaeum</i> Lam.	generalista	X	X
Rutaceae	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	generalista	X	X
Salicaceae	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	generalista	X	X
Sapindaceae	<i>Allophylus guaraniticus</i> (A. St.-Hil.) Radlk.	generalista	X	X
Sapindaceae	<i>Cupania tenuivalvis</i> Radlk.	generalista	X	X
Sapindaceae	<i>Magonia pubescens</i> A.St.-Hil.	generalista		X
Sapindaceae	<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	generalista		X
Sapindaceae	<i>Serjania erecta</i> Radlk.	savana	X	X
Sapindaceae	<i>Serjania lethalis</i> A.St.-Hil.	generalista	X	X
Sapindaceae	<i>Serjania regnellii</i> Schltl.	generalista	X	X
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk.	generalista	X	X
Sapotaceae	<i>Pouteria ramiflora</i> (Mart.) Radlk.	generalista	X	X
Sapotaceae	<i>Pradosia brevipes</i> (Pierre) T.D.Penn.	savana	X	X
Siparunaceae	<i>Siparuna guianensis</i> Aubl.	generalista		X
Smilacaceae	<i>Smilax fluminensis</i> Steud.	generalista	X	X
Solanaceae	<i>Cestrum mariquitense</i> Kunth	floresta	X	X
Solanaceae	<i>Cestrum strigilatum</i> Ruiz & Pav.	generalista	X	X
Solanaceae	<i>Schwenckia americana</i> Rooyen ex L. var. <i>americana</i>	savana	X	X
Solanaceae	<i>Schwenckia americana</i> var. <i>angustifolia</i> J.A.Schmidt	savana		X
Solanaceae	<i>Schwenckia angustifolia</i> Benth.	savana		X
Solanaceae	<i>Solanum granulosoleprosum</i> Dunal	generalista	X	X
Solanaceae	<i>Solanum lycocarpum</i> A.St.-Hil.	savana	X	X
Solanaceae	<i>Solanum palinacanthum</i> Dunal	generalista	X	X
Solanaceae	<i>Solanum paniculatum</i> L.	generalista	X	X
Styracaceae	<i>Styrax camporum</i> Pohl	savana	X	X
Styracaceae	<i>Styrax ferrugineus</i> Nees & Mart.	savana	X	X
Turneraceae	<i>Piriqueta rosea</i> (Cambess.) Urb.	savana	X	X
Verbenaceae	<i>Lantana camara</i> L.	generalista	X	X
Verbenaceae	<i>Lippia lasiocalycina</i> Cham.	savana	X	X
Verbenaceae	<i>Lippia lupulina</i> Cham.	savana	X	X
Verbenaceae	<i>Lippia organoides</i> Kunth	savana	X	X
Verbenaceae	<i>Stachytarpheta cayennensis</i> (Rich.) Vahl	generalista	X	X

Continua...



Família	Espécie	Habitat	AI	AF
Vochysiaceae	<i>Qualea cordata</i> Spreng.	savana	X	X
Vochysiaceae	<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	savana	X	X
Vochysiaceae	<i>Vochysia tucanorum</i> Mart.	generalista	X	X

**Tabela 5** Fatores que explicaram a variação da taxa anual de recuperação dos diferentes atributos da vegetação das savanas secundárias ( $n=29$ ) em estudo. A influência de cada fator sobre a taxa de recuperação de diferentes atributos da vegetação foi categorizada como positiva (+) ou negativa (-).

Atributo da vegetação	Fatores que explicam a taxa de recuperação (%)	AIC	pseudo $r^2$	E.I. (%) †
Cobertura do estrato lenhoso	Proporção de partículas finas do solo* (+)	246,3	0,23	100
Densidade de plantas lenhosas grandes <sup>††</sup>	Proporção de partículas finas do solo* (+)	244	0,40	56
	RSP na camada subsuperficial* (-)			30
	RSP na camada superficial* (+)			7
	Saturação por bases do solo* (+)			5
	Cobertura de vegetação remanescente (-)			2
Riqueza de plantas lenhosas grandes	RSP na camada subsuperficial (-)	224,1	0,25	41
	Proporção de partículas finas do solo* (+)			39
	Saturação por bases do solo* (+)			11
	Cobertura de vegetação remanescente* (+)			9
Densidade de plantas lenhosas pequenas <sup>†††</sup>	<i>nf</i>	<i>nf</i>	<i>nf</i>	<i>nf</i>
Riqueza de plantas lenhosas pequenas	Saturação por bases do solo* (+)	263,9	0,34	62
	Proporção de partículas finas do solo (-)			38
Cobertura do estrato rasteiro	Cobertura de vegetação remanescente* (+)	321,9	0,19	71
	Saturação por bases do solo (-)			29
Riqueza do estrato rasteiro	<i>nf</i>	<i>nf</i>	<i>nf</i>	<i>nf</i>

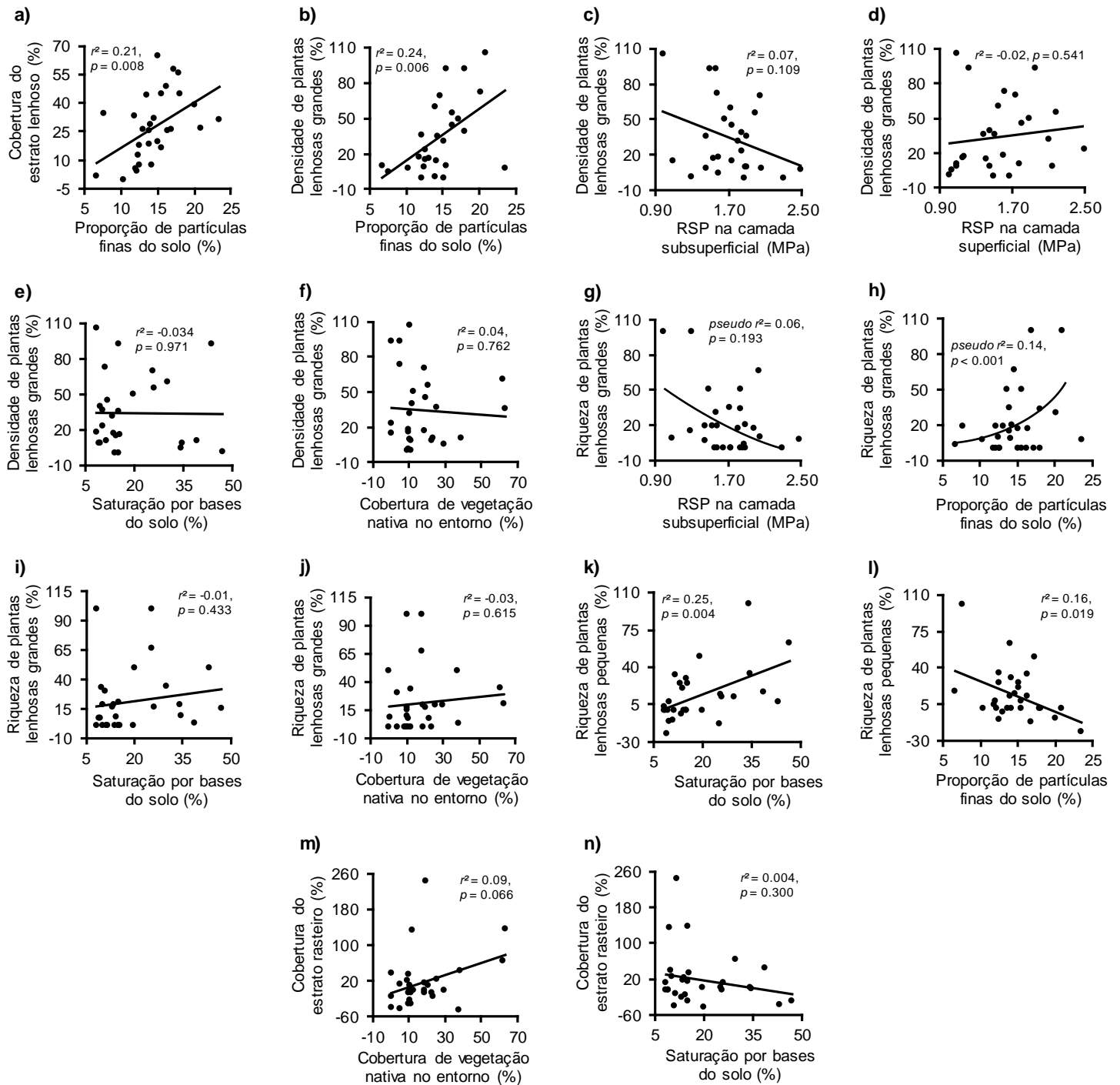
\*Significativo ( $p < 0,05$ )

† Efeito independente de cada fator sobre a taxa de recuperação de cada atributo

†† Nós removemos duas pastagens consideradas como *outliers* da análise referente a este atributo ( $n=27$ )

††† Nós removemos uma pastagem considerada como *outlier* da análise referente a este atributo ( $n=28$ )

*nf*: Nenhum fator investigado influenciou a variação da taxa de recuperação desse atributo de vegetação



**Fig. 1.** Relação isolada entre cada fator selecionado nos modelos (ver Tabela 5) e a taxa anual de recuperação de cada atributo da vegetação.

## 2.4 DISCUSSÃO

Em estudo prévio modelando a trajetória temporal das comunidades em regeneração natural nas mesmas pastagens que foram objeto do presente estudo, Cava et al. (2018) estimaram que, após cinco décadas de abandono sem intervenção

(e.g. reintrodução do fogo, remoção de árvores, controle de gramíneas africanas, plantio de gramíneas nativas), o estado ecológico final dessas savanas secundárias seria similar ao de uma floresta de baixa diversidade, tendência apontada também por outros estudos (Pivello & Coutinho 1996; Durigan & Ratter 2006; Veldman 2016; Abreu et al., 2017).

O presente estudo foi realizado antes que o tempo de abandono das pastagens ultrapassasse 27 anos. Embora todas as pastagens estudadas estejam acumulando biomassa e se adensando, verificamos que as comunidades vegetais em regeneração ainda se caracterizam como savana no que diz respeito à composição de espécies (Veldman 2016), uma vez que 62% das espécies recrutadas nas parcelas amostrais durante os dois anos de monitoramento são especialistas de savana, 36% são generalistas e apenas 2% são especialistas de floresta. A esperada substituição das espécies de savana por espécies florestais (Abreu et al., 2017) deve ocorrer apenas quando o adensamento limitar a disponibilidade de luz a ponto de inviabilizar a sobrevivência das espécies heliófitas que caracterizam o cerrado.

Verificamos que a taxa anual de recuperação das savanas secundárias variou amplamente entre as pastagens estudadas e também entre os diferentes atributos da vegetação. De maneira geral, as taxas de recuperação dos atributos da vegetação relacionados ao componente arbóreo foram superiores às taxas de recuperação dos atributos relacionados ao componente herbáceo-arbustivo. Contudo, a ampla variação da taxa de recuperação entre locais foi parcamente explicada pelos nossos modelos.

Nós esperávamos que o tempo de abandono das pastagens estudadas (que variou de 5 a 27 anos no momento final do estudo) explicasse parte significativa da variação do ritmo de recuperação da vegetação, presumindo que pastagens abandonadas por intervalo de tempo mais curto apresentariam taxa mais elevada de recuperação de plantas lenhosas do que pastagens abandonadas há mais tempo. Esta expectativa baseou-se no pressuposto que nos primeiros anos após a remoção do gado, cessando as operações rotineiras de roçada, a parte aérea das espécies savânicas rebrotaria com maior vigor a partir de estruturas subterrâneas (Durigan et al., 1998; Buisson et al., 2018). Com o passar do tempo, a rebrota não mais ocorreria ou ocorreria com menor vigor e frequência, desacelerando o ritmo de recuperação de indivíduos lenhosos, uma vez que as pastagens em estudo permaneceram protegidas de distúrbios e a rebrota é uma resposta a distúrbios (Bond & Midgley, 2001). Entretanto, não encontramos nenhuma influência do tempo de abandono das

pastagens sobre a taxa anual de recuperação das savanas secundárias. Uma possível explicação para isto é que a rebrota pode ter sido mais intensa apenas imediatamente após a remoção do gado das pastagens (Durigan et al., 1998), etapa não abrangida por este estudo, que envolveu pastagens abandonadas por período de tempo igual ou superior a três anos.

Nós também não encontramos nenhuma influência da distância do remanescente de vegetação nativa mais próximo sobre a taxa de recuperação das savanas secundárias. Tampouco a cobertura de vegetação nativa remanescente no entorno das pastagens exerceu influência relevante sobre o ritmo de recuperação da vegetação nativa, sendo que esta relação variou entre muito fraca a não significativa entre os diferentes atributos. Os atributos da paisagem analisados estão diretamente relacionados à dispersão de propágulos e são considerados preditores universais do ritmo de recuperação de comunidades de plantas em áreas agrícolas e pastagens abandonadas (Cramer et al., 2008), especialmente em regiões de florestas tropicais (Crouzeilles & Curran, 2016). Contudo, a pouca ou nenhuma influência desses atributos da paisagem sobre o ritmo de recuperação das savanas secundárias não nos surpreendeu, devido ao consenso de que, em savanas, as espécies são mais adaptadas para persistir nos ambientes por meio da rebrota do que para colonizá-los por meio de propágulos (Abreu et al., 2011; Bond & Midgley, 2001; Bond & Parr, 2010; Veldman et al., 2015). Embora não tenhamos quantificado diretamente (com o uso de coletores de sementes) o número de propágulos que chegam às pastagens abandonadas, há robusta evidência de que a dispersão de propágulos de espécies lenhosas e herbáceas (independentemente da síndrome de dispersão) é limitada em savanas naturais primárias do Cerrado (Le Stradic et al., 2018; Pilon et al., 2018; Salazar et al., 2012), quando comparada à dispersão de propágulos em florestas tropicais (Salazar et al., 2012). O insucesso da colonização por sementes pode estar relacionado também a filtros de estabelecimento não investigados aqui (e.g. predação de sementes, baixa viabilidade de sementes, Salazar et al., 2012) e não somente a filtros de dispersão. O principal filtro limitando o estabelecimento de espécies no Cerrado, apontado por diversos autores, é imposto pelas gramíneas invasoras, que dominam as pastagens estudadas (Almeida-Neto et al., 2010; Damasceno et al., 2018; Hoffmann & Haridasan, 2008; Pivello et al., 1999). Porém, uma vez que a cobertura do solo por gramíneas exóticas foi elevada e praticamente não variou entre locais (23 das 29 pastagens amostradas apresentaram de 70% a 100% de cobertura do solo por

gramíneas africanas), não parece razoável que este fator tenha afetado a interpretação dos nossos modelos.

Uma pequena porção da variação nas taxas de recuperação entre as pastagens estudadas mostrou-se associada a propriedades do solo. A proporção de partículas finas do solo explicou uma pequena parte da variação da taxa de recuperação da maioria dos atributos do estrato arbóreo. Evidenciamos que quanto maior a proporção de partículas finas, mais rápida é a recuperação da cobertura de copas, densidade e riqueza de plantas lenhosas grandes. Esses achados condizem com evidências científicas prévias. Em solos arenosos, quanto maior a proporção de partículas finas (soma de silte e argila) na camada superficial do solo, maior é a capacidade de retenção e disponibilidade de água para as plantas (Arruda et al., 1987), sobretudo durante a estação seca, resultando em maior crescimento e recrutamento de árvores (Abreu et al., 2017; Assis et al., 2011; Leite et al., 2018). Em contrapartida, verificamos que quanto maior a proporção de partículas finas no solo, mais lenta é a recuperação da riqueza de plantas lenhosas pequenas. Este *trade-off* era de se esperar, pois quanto mais rápida for a recuperação do estrato arbóreo, mais rapidamente ocorrerá o sombreamento do terreno e mais difícil será o estabelecimento ou persistência de espécies especialistas de savana, intolerantes à sombra (Abreu et al., 2011; Abreu et al., 2017; Durigan & Ratter, 2016). Ainda no que diz respeito à influência de fatores edáficos, verificamos um leve efeito positivo da saturação por bases sobre a recuperação da riqueza de plantas lenhosas pequenas. A saturação por bases é um indicador de condições gerais de fertilidade de solos (Ronquim, 2010). Quanto maior a saturação por bases, maior a quantidade de cálcio, magnésio e potássio disponíveis para as plantas na solução do solo (Lopes & Guilherme, 2007). Apesar da maioria dos estudos referentes à nutrição mineral de plantas nativas do Cerrado relatarem a adaptação e indiferença destas espécies a solos pobres em nutrientes, outros estudos reportam correlação entre a fertilidade do solo e a distribuição de diferentes tipos de savanas naturais primárias (Goodland & Pollard, 1973), de modo que não há consenso em relação ao efeito da disponibilidade de nutrientes sobre a estrutura e nem sobre a diversidade de plantas no Cerrado (Haridasan, 2008; Marimon-Junior & Haridasan 2005; Ruggiero & Pivello, 2005). De qualquer maneira, nossos resultados mostram que o aumento da saturação por bases do solo, mesmo que em níveis ainda limitantes para a maioria das espécies cultivadas (a saturação por bases dos solos

das áreas de estudo foi inferior a 50%), resultou em pequeno aumento no ritmo de recrutamento de espécies lenhosas especialistas de savana.

Analisamos, ainda, se a dificuldade de penetração das raízes, devido à compactação do solo pelo gado ou às propriedades do solo, poderia dificultar a regeneração natural das savanas secundárias e verificamos que a influência deste fator sobre as taxas de recuperação dos atributos da comunidade vegetal também foi muito pequena ou não significativa. A resistência do solo à penetração está diretamente relacionada à compactação do solo, fator que pode limitar o crescimento de raízes e conseqüentemente o desenvolvimento da parte aérea de espécies lenhosas (Bassett et al., 2005). Considerando que estudos prévios evidenciaram que os solos de pastagens cultivadas apresentam compactação superior aos solos de savanas naturais primárias no Cerrado (Leão et al., 2006), esperávamos encontrar uma relação mais forte entre a resistência do solo à penetração e o ritmo de recuperação das savanas secundárias. Contudo, a fraca relação encontrada sugere que pode ter sido baixa a taxa de lotação nas pastagens estudadas, enquanto ainda estavam em uso (fator que influencia o nível de compactação, Leão et al., 2006). De fato, a taxa de lotação nas pastagens em regiões de cerrado gira em torno de uma unidade animal por hectare (McManus et al., 2016), não resultando em compactação do solo em níveis limitantes ao crescimento de raízes de espécies arbóreas especialistas de savana.

## 2.5 CONCLUSÃO

Embora a elevada resiliência da vegetação do Cerrado seja recorrentemente mencionada na literatura e o potencial de regeneração de espécies lenhosas em pastagens abandonadas seja reconhecido (Abreu et al., 2011; Cava et al., 2018; Durigan et al., 1998; Espírito-Santo et al., 2016), as taxas de recuperação de savanas secundárias e a ampla variação dessas taxas entre locais não haviam sido estudadas até então. Tampouco foram investigados anteriormente os fatores que influenciam essas taxas em savanas, embora estudos recentes tenham avançado consideravelmente no entendimento desses mecanismos em florestas secundárias (Crouzeilles et al., 2016; Goosem et al., 2016; Holl et al., 2018; Jakovac et al., 2015; Meli et al., 2017; Rocha et al., 2016). Neste estudo, não encontramos influência do tempo desde o abandono da pastagem e nem da distância da fonte de propágulos sobre a variação da taxa de recuperação das savanas secundárias. Embora muito

fraca, evidenciamos influência da cobertura de vegetação nativa remanescente no entorno da pastagem sobre o ritmo de recuperação de alguns atributos da vegetação. Verificamos ainda que a textura, a fertilidade e a compactação do solo explicam pequena parcela da variação do ritmo de recuperação das savanas secundárias nas pastagens abandonadas. Entretanto, não encontramos um fator isolado ou um conjunto único de fatores que explique a variação da taxa de recuperação entre locais para todos os componentes da vegetação.

Apesar de termos encontrado alguma influência de fatores do solo e da paisagem sobre o ritmo de recuperação das savanas secundárias, destacamos que nossos modelos explicaram uma fração muito pequena da variação entre locais. Esta constatação nos leva a hipotetizar que outros fatores, não explorados neste estudo, tais como a intensidade de manejo e tempo de uso da pastagem, que são informações imprecisas e difíceis de resgatar na maioria dos casos, devem ser preditores mais fortes do ritmo de recuperação da vegetação do Cerrado do que os fatores investigados. Além disso, não descartamos a hipótese de que a taxa de recuperação da vegetação de Cerrado em pastagens abandonadas sofra influência também de fatores aleatórios, entre os quais incluímos a composição de espécies anterior ao distúrbio e suas peculiaridades, como a maior ou menor capacidade de rebrota a partir de estruturas subterrâneas (Bond & Midgley 2001; Bond & Parr 2010; Buisson et al., 2018; Veldman et al., 2015). A possível influência de fatores aleatórios ou que não podem ser resgatados inviabiliza a utilização de modelos preditivos para tomada de decisão em larga escala, exigindo monitoramento caso a caso, para inferir sobre o potencial de regeneração natural do Cerrado e o nível de esforço requerido para restaurar o sistema ao estado pré-perturbação.

## REFERÊNCIAS

- Abreu, R.C., Hoffmann, W.A., Vasconcelos, H.L., Pilon, N.A., Rossatto, D.R., Durigan, G., 2017. The biodiversity cost of carbon sequestration in tropical savanna. *Science Advances* 3, 1–7. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1701284>
- Abreu, R.C.R., Assis, G.B., Frison, S., Aguirre, A., Durigan, G., 2011. Can native vegetation recover after slash pine cultivation in the Brazilian Savanna? *Forest Ecology and Management* 262, 1452-1459. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.06.046>

Almeida, S., Louzada, J., Sperber, C., Barlow, J., 2011. Subtle land-use change and tropical biodiversity: dung beetle communities in Cerrado grasslands and exotic pastures. *Biotropica* 43, 704-710. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2011.00751.x>

Almeida-Neto, M., Prado, P.I., Kubota, U., Bariani, J.M., Aguirre, G.H., Lewinsohn, T.M., 2010. Invasive grasses and native Asteraceae in the Brazilian Cerrado. *Plant ecology* 209, 109-122. <https://doi.org/10.1007/s11258-010-9727-8>

Andela, N., Morton, D.C., Giglio, L., Chen, Y., Van Der Werf, G.R., Kasibhatla, P.S., DeFries, R.S., Collatz, G.J., Hantson, S., Kloster, S., Bachelet, D., 2017. A human-driven decline in global burned area. *Science* 356, 1356-1362. <https://10.1126/science.aal4108>

Arruda, F.B., Zullo JR. J., Oliveira, J.B., 1987. Parâmetros de solo para o cálculo da água disponível com base na textura do solo. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 11, 11-15.

Assis, A.C.C., Coelho, R.M., Silva Pinheiro, E., Durigan, G., 2011. Water availability determines physiognomic gradient in an area of low-fertility soils under Cerrado vegetation *Plant Ecology* 212, 1135-1147. <https://doi.org/10.1007/s11258-010-9893-8>

Bassett, I.E., Simcock, R.C., Mitchell, N.D., 2005. Consequences of soil compaction for seedling establishment: implications for natural regeneration and restoration. *Austral Ecology* 30, 827-833. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2005.01525.x>

Benito, N.P., Brossard, M., Pasini, A., de Fátima Guimarães, M., Bobillier, B., 2004. Transformations of soil macroinvertebrate populations after native vegetation conversion to pasture cultivation (Brazilian Cerrado). *European journal of soil biology* 40, 147-154. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2005.02.002>

Beuchle, R., Grecchi, R.C., Shimabukuro, Y.E., Seliger, R., Eva, H.D., Sano, E., Achard, F., 2015. Land cover changes in the Brazilian Cerrado and Caatinga biomes from 1990 to 2010 based on a systematic remote sensing sampling approach. *Applied Geography* 58, 116-127. <https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2015.01.017>

Bond, W.J., Midgley, J.J., 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in ecology & evolution* 16, 45-51. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)02033-4](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)02033-4)



Bond, W.J., Parr, C.L., 2010. Beyond the forest edge: ecology, diversity and conservation of the grassy biomes. *Biological Conservation* 143, 2395-2404. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.012>

Borgonovi, M., Chiarini, J. V., 1965. Cobertura vegetal do Estado de São Paulo. 1- Levantamento por fotointerpretação das áreas cobertas com cerrado, cerradão e campo em 1962. *Bragantia* 24, 159–172. <https://doi.org/10.1590/S0006-87051965000100014>

Brudvig, L.A., Barak, R.S., Bauer, J.T., Caughlin, T.T., Laughlin, D.C., Larios, L., Matthews, J.W., Stuble, K.L., Turley, N.E., Zirbel, C.R., 2017. Interpreting variation to advance predictive restoration science. *Journal of Applied Ecology* 54, 1018-1027. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12938>

Buisson, E., Le Stradic, S., Silveira, F.A.O., Durigan, G., Overbeck, G.E., Fidelis, A., Fernandes, G.W., Bond, W.J., Hermann, J.M., Mahy, G., Alvarado, S.T., Zaloumis, N.P., Veldman J.W., 2018. Resilience and restoration of tropical and subtropical grasslands, savannas, and grassy woodlands. *Biological Reviews*. <https://doi.org/10.1111/brv.12470>

Canarache, A., 1990. PENETR—a generalized semi-empirical model estimating soil resistance to penetration. *Soil and Tillage Research* 16, 51-70. [https://doi.org/10.1016/0167-1987\(90\)90021-5](https://doi.org/10.1016/0167-1987(90)90021-5)

Canfield, R.H., 1941. Application of the line interception method in sampling range vegetation. *Journal of Forestry* 39, 388–394. <https://doi.org/10.1093/jof/39.4.388>

Carrijo, T.F., Brandão, D., Oliveira, D.E., Costa, D.A., Santos, T., 2009. Effects of pasture implantation on the termite (Isoptera) fauna in the Central Brazilian Savanna (Cerrado). *Journal of Insect Conservation* 13, 575-581. <https://doi.org/10.1007/s10841-008-9205-y>

Cava, M.G.B., Pilon, N.A.L., Ribeiro, M.C., Durigan, G., 2018. Abandoned pastures cannot spontaneously recover the attributes of old-growth savannas. *Journal of Applied Ecology*, 55, 1164-1172. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13046>

Chaves, R.B., Durigan, G., Brancalion, P.H.S., Aronson, J., 2015. On the need of legal frameworks for assessing restoration projects success: new perspectives from São

Paulo state (Brazil). *Restoration Ecology* 23, 754-759. <https://doi.org/10.1111/rec.12267>

Cramer, V.A., Hobbs, R.J., 2007. *Old Fields: Dynamics and Restoration of Abandoned Farmland*. Island Press, Washington.

Cramer, V.A., Hobbs, R.J., Standish, R.J., 2008. What's new about old fields? Land abandonment and ecosystem assembly. *Trends in ecology & evolution* 23, 104-112. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.10.005>

Crouzeilles, R., Curran, M., 2016. Which landscape size best predicts the influence of forest cover on restoration success? A global meta-analysis on the scale of effect. *Journal of Applied Ecology* 53, 440– 448. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12590>

Crouzeilles, R., Curran, M., Ferreira, M.S., Lindenmayer, D.B., Grelle, C.E., Benayas, J.M.R., 2016. A global meta-analysis on the ecological drivers of forest restoration success. *Nature Communications* 7, 11666. doi:10.1038/ncomms11666

Damasceno, G., Souza, L., Pivello, V.R., Gorgone-Barbosa, E., Giroldo, P.Z., Fidelis, A., 2018. Impact of invasive grasses on Cerrado under natural regeneration. *Biological Invasions*. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1800-6>

Donagema, G.K., Campos, D.V.B., Calderano, S.B., Teixeira, W.G., Viana, J.H.N., 2011. *Manual de métodos de análise de solo*. Embrapa Solos, Rio de Janeiro.

Durigan, G., Ratter, J.A., 2006. Successional changes in cerrado and cerrado/forest ecotonal vegetation in western São Paulo state, Brazil, 1962–2000. *Edinburgh Journal of Botany* 63, 119–130. <https://doi.org/10.1017/S0960428606000357>

Durigan, G., Ratter, J. A., 2016. The need for a consistent fire policy for Cerrado conservation. *Journal of Applied Ecology* 53, 11–15. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12559>

Durigan, G., Contieri, W., Franco, G.A.D.C., Garrido, M.A.O., 1998. Indução do processo de regeneração da vegetação de cerrado em área de pastagem, Assis, SP. *Acta Botanica Brasilica* 12, 421–429. <http://dx.doi.org/10.1590/S0102-33061998000400011>

Efron, B., 1978. Regression and ANOVA with zero-one data: Measures of residual variation. *Journal of the American Statistical Association* 73, 113-121. doi: 10.2307/2286531

Espírito-Santo, M.M., Leite, M.E., Silva, J.O., Barbosa, R.S., Rocha, A.M., Anaya, F.C., Dupin, M.G.V., 2016 Understanding patterns of land-cover change in the Brazilian Cerrado from 2000 to 2015. *Philosophical Transactions B* 371: 20150435. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2015.0435>

Goodland, R., Pollard, R., 1973. The Brazilian cerrado vegetation: a fertility gradient. *The Journal of Ecology* 61, 219-224. doi: 10.2307/2258929

Goosem, M., Paz, C., Fensham, R., Preece, N., Goosem, S., Laurance, S.G., 2016. Forest age and isolation affect the rate of recovery of plant species diversity and community composition in secondary rain forests in tropical Australia. *Journal of Vegetation Science* 27, 504-514. <https://doi.org/10.1111/jvs.12376>

Haridasan, M., 2008. Nutritional adaptations of native plants of the cerrado biome in acid soils. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 20,183-195. <http://dx.doi.org/10.1590/S1677-04202008000300003>

Hoffmann, W.A., Haridasan, M., 2008. The invasive grass, *Melinis minutiflora*, inhibits tree regeneration in a Neotropical savanna. *Austral Ecology* 33, 29-36. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2007.01787.x>

Holl, K.D., Aide, T.M., 2011. When and where to actively restore ecosystems? *Forest Ecology and Management* 261, 1558-1563. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.07.004>

Holl, K.D., Reid, J.L., Oviedo-Brenes, F., Kulikowski, A.J., Zahawi, R.A., 2018. Rules of thumb for predicting tropical forest recovery. *Applied Vegetation Science*. <https://doi.org/10.1111/avsc.12394>

IBGE, 2004. Mapa de Biomas do Brasil, primeira aproximação. [ftp://ftp.ibge.gov.br/Cartas e Mapas/Mapas Murais/](ftp://ftp.ibge.gov.br/Cartas_e_Mapas/Mapas_Murais/) (acessado 7 novembro 2018).

IF, 2009. Quantificação da vegetação Natural Remanescente Para Bacias Hidrográficas do Estado de São Paulo – Legenda IBGE – RADAM – 2009. <https://www.ambiente.sp.gov.br/sifesp/inicio/> (acessado 7 novembro 2018).

Jakovac, C.C., Peña-Claros, M., Kuyper, T.W., Bongers, F., 2015. Loss of secondary-forest resilience by land-use intensification in the Amazon. *Journal of Ecology* 103, 67-77. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12298>

Kirkman, L.K., Coffey, K.L., Mitchell, R.J., Moser, E.B., 2004. Ground cover recovery patterns and life-history traits: implications for restoration obstacles and opportunities in a species-rich savanna. *Journal of Ecology* 92, 409-421. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00883.x>

Klink, C.A., Joly, C.A., 1989. Identification and distribution of C3 and C4 grasses in open and shaded habitats in São Paulo State, Brazil. *Biotropica* 21, 30–34. <https://doi.org/10.2307/2388438>

Kronka, F.J.N., Nalon, M.A., Matsukuma, C.K., Kanashiro, M.M., Ywane, M.S.S., Pavão, M., Durigan, G., Lima, L.M.P.R., Guillaumon, J.R., Baitello, J.B., Borgo, S.C., Manetti, L.A., Barradas, A.M.F., Fukuda, J.C., Shida, C.N., Barbosa, O., Soares, A.P., Joly, C.A., Couto, H.T.Z., 2005. Inventário florestal da vegetação natural do Estado de São Paulo. Páginas e Letras, São Paulo.

Le Stradic, S., Fernandes, G.W., Buisson, E., 2018. No recovery of campo rupestre grasslands after gravel extraction: implications for conservation and restoration. *Restoration Ecology* 26, S151–S159. <https://doi.org/10.1111/rec.12713>

Leão, T.P., Da Silva, A.P., Macedo, M.C.M., Imhoff, S., Euclides, V.P.B., 2006. Least limiting water range: A potential indicator of changes in near-surface soil physical quality after the conversion of Brazilian Savanna into pasture. *Soil and Tillage Research*, 88, 279-285. <https://doi.org/10.1016/j.still.2005.06.014>

Leite, M.B., Xavier, R.O., Oliveira, P.T.S., Silva, F.K.G., Matos, D.M.S., 2018. Groundwater depth as a constraint on the woody cover in a Neotropical Savanna. *Plant and Soil* 426, 1-15. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3599-4>

Lopes, A.S., Guilherme, L.R.G., 2007. Fertilidade do solo e produtividade agrícola. In: Novais, R.F., Alvarez, V.H., Barros, N.F., Fontes, R.L., Cantarutti, R.B., Neves, C.L. (Eds.). Fertilidade do solo. Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, Viçosa.

Maravalhas, J., Vasconcelos, H.L., 2014. Revisiting the pyrodiversity–biodiversity hypothesis: long-term fire regimes and the structure of ant communities in a Neotropical savanna hotspot. *Journal of Applied Ecology* 51, 1661-1668. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12338>

Marimon-Junior, B.H., Haridasan, M., 2005. Comparação da vegetação arbórea e características edáficas de um cerradão e um cerrado sensu stricto em áreas adjacentes sobre solo distrófico no leste de Mato Grosso, Brasil. *Acta Bot. Brasilica* 19, 913-926.

Meli, P., Holl, K.D., Benayas, J.M.R., Jones, H.P., Jones, P.C., Montoya, D., Mateos, D.M., 2017. A global review of past land use, climate, and active vs. passive restoration effects on forest recovery. *PloS one*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171368>

Meurer, E.J., 2007. Elementos requeridos à nutrição de plantas. In: Fertilidade do solo e produtividade agrícola. In: Novais, R.F., Alvarez, V.H., Barros, N.F., Fontes, R.L., Cantarutti, R.B., Neves, C.L. (Eds.). Fertilidade do solo. Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, Viçosa.

MMA, 2015. Mapeamento do uso e cobertura do Cerrado: Projeto TerraClass Cerrado 2013/MMA/SBF. [http://www.dpi.inpe.br/tccerrado/Metodologia\\_TCCerrado\\_2013.pdf](http://www.dpi.inpe.br/tccerrado/Metodologia_TCCerrado_2013.pdf) (acessado 7 novembro 2018).

Murphy B.P., Andersen A.N., Parr C.L., 2016. The underestimated biodiversity of tropical grassy biomes. *Philosophical Transactions B* 371: 20150319. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2015.0319>

Oliveira, P.S., Marquis, R.J., 2002. The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna. Columbia University Press, New York.

Parr, C.L., Lehmann, C.E., Bond, W.J., Hoffmann, W.A., Andersen, A.N., 2014. Tropical grassy biomes: misunderstood, neglected, and under threat. *Trends in ecology & evolution* 29, 205-213. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.02.004>

Pilon, N.A., Assis, G.B., Souza, F.M., Durigan, G., 2018. Native remnants can be sources of plants and topsoil to restore dry and wet cerrado grasslands. *Restoration Ecology*. <https://doi.org/10.1111/rec.12902>

Pivello, V.R., Carvalho, V.M.C., Lopes, P.F., Peccinini, A.A., Rosso, S., 1999. Abundance and Distribution of Native and Alien Grasses in a “Cerrado” (Brazilian Savanna) Biological Reserve1. *Biotropica* 31, 71-82. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1999.tb00117.x>

Pivello, V.R., Coutinho, L.M., 1996. A qualitative successional model to assist in the management of Brazilian cerrados. *Forest Ecology and Management* 7 127- 138. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03829-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03829-7)

Quaggio, J.A., Raij, B.V., 2001. Determinação do pH em cloreto de cálcio e da acidez total. In: Raij, B.V., Andrade, J.C., Cantarella, H., Quaggio, J.A. (Eds.). *Análise química para avaliação da fertilidade de solos tropicais*. Instituto Agrônomo, Campinas, pp. 181-188.

Quinn, G.P., Keough, M.J., 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press, New York.

R Development Core Team. (2014). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org/>

Raij, B.V., Quaggio, J.A., 2001. Determinação de fósforo, cálcio, magnésio e potássio extraídos com resina trocadora de íons. In: Raij, B.V., Andrade, J.C., Cantarella, H., Quaggio, J.A. (Eds.). *Análise química para avaliação da fertilidade de solos tropicais*. Instituto Agrônomo, Campinas, pp. 189-199.

Ratnam J, Tomlinson KW, Rasquinha DN, Sankaran M., 2016 Savannahs of Asia: antiquity, biogeography, and an uncertain future. *Philosophical Transactions B* 371: 20150305. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2015.0305>

Ratter, J.A., Ribeiro, J.F., Bridgewater, S., 1997. The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of botany* 80, 223-230. <https://doi.org/10.1006/anbo.1997.0469>

- Ruggiero, P.G.C., Pivello, V. R., 2005. O solo e a comunidade vegetal. In: Pivello, V.R. and Elenice, M.V. (Eds.). O cerrado Pé-de-Gigante: ecologia e conservação – Parque Estadual de Vassununga. Secretaria de Estado do Meio Ambiente, São Paulo, pp. 173-188.
- Rocha, G.P.E., Vieira, D.L.M., Simon, M.F., 2016. Fast natural regeneration in abandoned pastures in southern Amazonia. *Forest Ecology and Management* 370, 93–101 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.03.057>
- Ronquim, C.C., 2010. Conceitos de fertilidade do solo e manejo adequado para as regiões tropicais. Embrapa Monitoramento por Satélite, Campinas.
- Rossi, M., 2017. Mapa pedológico do Estado de São Paulo: revisado e ampliado. Instituto Florestal, São Paulo.
- Salazar, A., Goldstein, G., Franco, A. C., Miralles-Wilhelm, F., 2012. Seed limitation of woody plants in Neotropical savannas. *Plant Ecology* 213, 273–287. <https://doi.org/10.1007/s11258-011-9973-4>
- Sano, E.E., Barcellos, A.O., Bezerra, H.S., 1999. Área e distribuição espacial de pastagens cultivadas no Cerrado brasileiro. Embrapa Cerrados, Planaltina.
- Sano, E.E., Rosa, R., Brito, J.L.S., Ferreira, L.G., 2010. Land cover mapping of the tropical savanna region in Brazil. *Environmental monitoring and assessment* 166, 113-124. <https://doi.org/10.1007/s10661-009-0988-4>
- Sentelhas, P.C., Marin, F.R., Ferreira, A.S., Sá E.J.S., 2003. Banco de Dados Climáticos do Brasil. <https://www.cnpm.embrapa.br/projetos/bdclima/index.html>, (Acessado 7 novembro 2018).
- Soares-Filho, B., Rajão, R., Macedo, M., Carneiro, A., Costa, W., Coe, M., Rodrigues, H., Alencar, A., 2014. Cracking Brazil's forest code. *Science* 344, 363-364. doi: 10.1126/science.1246663
- Standish, R.J., Hobbs, R.J., Mayfield, M.M., Bestelmeyer, B.T., Suding, K.N., Battaglia, L.L., Eviner, V., Hawkes, C.V., Temperton, V.M., Cramer, V.A., Harris, J.A., Funk, J.L., Thomas, P.A., 2014. Resilience in ecology: abstraction, distraction, or where the action is? *Biological Conservation* 177, 43-51. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.06.008>

Stevens, N., Lehmann, C.E., Murphy, B.P., Durigan, G., 2017. Savanna woody encroachment is widespread across three continents. *Global change biology* 23, 235-244. <https://doi.org/10.1111/gcb.13409>

Stolf, R., Fernandes, J., Furlani Neto, V.L., 1983. Penetrômetro de impacto modelo IAA/Planalsucar-Stolf: recomendação para seu uso. *STAB* 1, 18-23.

Stolf, R., Murakami, J.H., Brugnaro, C., Silva, L.G., Margarido, L.A.C., 2014. Stolf impact penetrometer—Computer data program in Excel-VBA. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 38, 774-782. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-06832014000300009>

Strassburg, B.B., Brooks, T., Feltran-Barbieri, R., Iribarrem, A., Crouzeilles, R., Loyola, R., Latawiec, A.E., Oliveira Filho, F.J.B., Scaramuzza, C.A.M., Scarano, F.R., Soares-Filho, B. and Balmford, A., 2017. Moment of truth for the Cerrado hotspot. *Nature Ecology & Evolution* 1. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0099>

Suding, K.N., Hobbs, R.J., 2009. Threshold models in restoration and conservation: a developing framework. *Trends in ecology & evolution* 24, 271-279. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.11.012>

Suding, K.N., Gross, K.L., Houseman, G.R., 2004. Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends in ecology & evolution* 19, 46-53. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.10.005>

Suganuma, M.S., Torezan, J.M.D., Durigan, G., 2018. Environment and landscape rather than planting design are the drivers of success in long-term restoration of riparian Atlantic forest. *Applied Vegetation Science* 21, 76-84. <https://doi.org/10.1111/avsc.12341>

Turley, N.E., Orrock, J.L., Ledvina, J.A., Brudvig, L.A., 2017. Dispersal and establishment limitation slows plant community recovery in post-agricultural longleaf pine savannas. *Journal of Applied Ecology* 54, 1100-1109. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12903>

Veldman, J.W., 2016 Clarifying the confusion: old-growth savannas and tropical ecosystem degradation. *Philosophical Transactions B* 371: 20150306. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2015.0306>



Veldman, J.W., Buisson, E., Durigan, G., Fernandes, G.W., Le Stradic, S., Mahy, G., Negreiros, D., Overbeck, G.E., Veldman, R.G., Zaloumis, N.P., Putz, F.E., Bond, W.J., 2015. Toward an old-growth concept for grasslands, savannas, and woodlands. *Frontiers in Ecology and the Environment* 13, 154-162. <https://doi.org/10.1890/140270>

Venables, W.N., Ripley, B.D., 2002. *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edition. Springer, New York.

Walsh, C., Nally, R.M., 2013. hier.part: Hierarchical Partitioning. R package version 1.0-4. <https://CRAN.R-project.org/package=hier.part>

Zaloumis, N.P., Bond, W.J., 2011. Grassland restoration after afforestation: No direction home? *Austral Ecology* 36, 357-366. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2010.02158.x>

Zaloumis, N.P., Bond, W.J., 2016 Reforestation or conservation? The attributes of old growth grasslands in South Africa. *Philosophical Transactions B* 371: 20150310. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2015.0310>

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Enquanto atores envolvidos com a conservação do Cerrado consideram o avanço da agropecuária e da silvicultura sobre savanas naturais primárias como sendo a maior ameaça à biodiversidade, agricultores e pecuaristas veem o relevo plano do Cerrado, associado ao clima favorável desta ecoregião, como oportunidade para desenvolvimento de atividades agropecuárias de ponta, necessárias para alimentar a população mundial, composta atualmente por mais de 7,6 bilhões de pessoas. O estudo que fundamentou esta tese foi desenvolvido na interface desses dois olhares, no interior de imóveis rurais onde a recuperação da vegetação de Cerrado tornou-se legalmente necessária para estabelecimento da cobertura de vegetação nativa a título de reserva legal. Os proprietários rurais que, no passado, não conservaram o mínimo de cobertura de vegetação nativa exigido por Lei ( $\geq 20\%$  da área total do imóvel rural), veem-se agora obrigados a restaurá-la, com recursos próprios, comumente escassos, até mesmo para o desenvolvimento de atividades referentes à produção agropecuária. Diante desta escassez de recursos, a regeneração natural da vegetação vem sendo apontada como alternativa para recuperação da vegetação nativa, tanto por produtores rurais que desejam restaurar a baixo custo, como por atores envolvidos com a conservação biológica, que aspiram pela recuperação efetiva da biodiversidade e serviços ecossistêmicos em áreas perturbadas ou degradadas. Contudo, até o desenvolvimento desta pesquisa, não haviam informações robustas sobre o potencial de regeneração natural da vegetação de Cerrado em pastagens abandonadas ou sobre as trajetórias temporais de pastagens submetidas à restauração passiva, de maneira que os resultados da aplicação desta estratégia permaneciam imprevisíveis.

A partir das evidências apresentadas nesta tese, sabemos que após o abandono de pastagens em locais previamente cobertos por Cerrado *stricto sensu*, ocorrerá a recuperação de uma floresta de baixa diversidade, similar à vegetação de Cerradão. Previmos que tal estado ecológico será alcançado em aproximadamente 49 anos. Contudo, evidenciamos igualmente que há expressiva variação no ritmo de recuperação da vegetação entre locais, e que esta variação não é consistentemente explicada por atributos do solo, nem pela distância da fonte de sementes ou pela vegetação remanescente no entorno das áreas em restauração, inviabilizando o uso de preditores para inferir sobre o potencial de regeneração da vegetação em determinado local.

Assim, nosso estudo conduz a uma visão otimista de que a restauração passiva pode ser aplicada para recuperação da vegetação nativa em pastagens abandonadas previamente cobertas por Cerrado, a baixo custo. Porém, este resultado positivo só é válido se a meta da restauração não for, especificamente, a recuperação de savanas de alta diversidade. Neste caso, intervenções serão necessárias para evitar o adensamento da vegetação arbórea e para recuperar a cobertura e diversidade do estrato rasteiro, que contém a grande maioria das espécies de plantas da vegetação de Cerrado e, naturalmente, caracteriza o habitat para inúmeras espécies da fauna que só existem em ambientes abertos.

Diante da ampla variação no ritmo de recuperação da vegetação entre locais e das dificuldades em prever este ritmo em larga escala, sugerimos que ações de restauração em projetos executados para cumprimento da Lei sejam fundamentadas no monitoramento periódico da regeneração natural em cada local a ser restaurado.

Por fim, destacamos que os resultados desta tese evidenciam que apenas a preservação e o manejo conservacionista de savanas primárias pode proporcionar a continuidade da existência do Cerrado e de toda a sua diversidade de habitats e de espécies. Ações de restauração, embora necessárias e capazes de conter processos de degradação e de restabelecer parcialmente a biodiversidade e serviços ecossistêmicos do Cerrado, não devem ser consideradas capazes de substituir ecossistemas naturais que tenham sido convertidos para outros usos da terra.



## REFERÊNCIAS

- ABREU, R. C. *et al.* The biodiversity cost of carbon sequestration in tropical savanna. **Science Advances**, v. 3, 2017.
- ABREU, R. C. R. *et al.* Can native vegetation recover after slash pine cultivation in the Brazilian Savanna? **Forest Ecology and Management**, v. 262, p. 1452-1459, 2011.
- BORGONOV, M.; CHIARINI, J. V. Cobertura vegetal do Estado de São Paulo. 1- Levantamento por fotointerpretação das áreas cobertas com cerrado, cerradão e campo em 1962. **Bragantia**, v. 24, 159-172, 1965.
- BUISSON, E. *et al.* Resilience and restoration of tropical and subtropical grasslands, savannas, and grassy woodlands. **Biological Reviews**, 2018.
- CAVA, M. G. B. *et al.* Comparação de técnicas para restauração da vegetação lenhosa de Cerrado em pastagens abandonadas. **Hoehnea**, v. 43, p. 301-315, 2016.
- CRAMER, V. A.; HOBBS, R. J. **Old fields**: dynamics and restoration of abandoned farmland. Washington: Island Press, 2012.
- CROUZEILLES, R. *et al.* Ecological restoration success is higher for natural regeneration than for active restoration in tropical forests. **Science Advances**, v. 3, 2017.
- DAMASCENO, G. *et al.* Impact of invasive grasses on Cerrado under natural regeneration. **Biological Invasions**, v. 20, p. 3621-3629, 2018.
- DURIGAN, G. *et al.* **Espécies indicadoras de fitofisionomias na transição Cerrado-Mata Atlântica no estado de São Paulo**. São Paulo: Secretaria do Meio Ambiente, 2012.
- DURIGAN, G. *et al.* Indução do processo de regeneração da vegetação de cerrado em área de pastagem, Assis, SP. **Acta Botanica Brasilica**, v. 12, p. 421-429, 1998.
- DURIGAN, G. *et al.* Regeneração natural da vegetação de cerrado sob floresta de *Eucalyptus citriodora*. **Revista do Instituto Florestal**, v. 9, p. 71-85, 1997.

DURIGAN, G. *et al.* Threats to the Cerrado remnants of the state of São Paulo, Brazil. **Scientia agrícola**, v.64, n.4, p. 355-363, 2007.

DURIGAN, G. **Plano de Manejo da Estação Ecológica de Assis**. São Paulo: Instituto Florestal, 2010. 172 p.

DURIGAN, G.; RATTER, J. A. The need for a consistent fire policy for Cerrado conservation. **Journal of Applied Ecology**, v. 53, p. 11-15, 2016.

ESPÍRITO-SANTO, M. M. *et al.* Understanding patterns of land-cover change in the Brazilian Cerrado from 2000 to 2015. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B**, v. 371, 2016.

FERREIRA, M. C. *et al.* Topsoil translocation for Brazilian savanna restoration: propagation of herbs, shrubs, and trees. **Restoration Ecology**, v. 23, p. 723-728, 2015.

FILGUEIRAS, T. S. Herbaceous plant communities. In: OLIVEIRA, P. S.; MARQUIS, R. J. (Org.), **The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna**. New York: Columbia University Press, 2002, p. 121-139.

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

HOLL, K. D.; AIDE, T. M. When and where to actively restore ecosystems? **Forest Ecology and Management**, v. 261, p. 1558-1563, 2011.

HONDA, E. A.; DURIGAN, G. Woody encroachment and its consequences on hydrological processes in the savannah. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B**, v. 371, 2016.

LEHMANN *et al.* Savanna vegetation-fire-climate relationships differ among continents. **Science**, v. 343, p. 548-552, 2014.

MCDONALD T. *et al.* **International standards for the practice of ecological restoration – including principles and key concepts**. Washington, D.C.: Society for Ecological Restoration, 2016.

MELI, P. et al. A global review of past land use, climate, and active vs. passive restoration effects on forest recovery. **PloS one**, v. 12, 2017.

MELO, A. C. G.; DURIGAN, G. **Plano de Manejo da Estação Ecológica de Santa Bárbara**. São Paulo: Instituto Florestal, 2011.

MELO, A. C. G.; DURIGAN, G.; KAWABATA, M. Crescimento e sobrevivência de espécies arbóreas plantadas em áreas de cerrado, Assis-SP. *In*: VILAS BOAS, O.; DURIGAN, G. (Org.), **Pesquisas em conservação e recuperação ambiental no Oeste Paulista: resultados da cooperação Brasil/Japão**. São Paulo: Páginas & Letras, 2004, p. 315-324.

MMA. **Mapeamento do Uso e Cobertura do Cerrado**: Projeto TerraClass Cerrado 2013 / mma / sbf. Brasília: MMA, 2015.

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; RATTER, J. A. Vegetation Physiognomies and Woody Flora of the Cerrado Biome. *In*: OLIVEIRA, P. S.; MARQUIS, R. J. (Org.), **The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna**. New York: Columbia University Press, 2002, p. 91-120.

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

PELLIZZARO, K. F. *et al.* "Cerrado" restoration by direct seeding: field establishment and initial growth of 75 trees, shrubs and grass species. **Brazilian Journal of Botany**, v. 40, p. 681-693, 2017.

PEREIRA, S. R.; LAURA, V. A.; SOUZA, A. L. T. Establishment of Fabaceae tree species in a tropical pasture: influence of seed size and weeding methods. **Restoration Ecology**, v. 21, p. 67-74, 2013.

PILON, N. A. L.; BUISSON, E.; DURIGAN, G. Restoring Brazilian savanna ground layer vegetation by topsoil and hay transfer. **Restoration Ecology**, v. 26, p. 73–81, 2018.

ROSSI, M. **Mapa pedológico do Estado de São Paulo**: revisado e ampliado. São Paulo: Instituto Florestal, 2017.

RYAN, C. M. *et al.* Ecosystem services from southern African woodlands and their future under global change. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B**, v. 371, 2016.

SAMPAIO, A. B. *et al.* Does restoration enhance regeneration of seasonal deciduous forests in pastures in central Brazil?. **Restoration Ecology**, v. 15, p. 462-471, 2007.

SANO, E. E. *et al.* Cerrado ecoregions: A spatial framework to assess and prioritize Brazilian savanna environmental diversity for conservation. **Journal of environmental management**, v. 232, p. 818-828, 2019.

SANO, E. E. *et al.* Land cover mapping of the tropical savanna region in Brazil. **Environmental monitoring and assessment**, v. 166, n. 1-4, p. 113-124, 2010.

SENTELHAS, P. C. *et al.* **Banco de dados climáticos do Brasil**. Campinas: Embrapa Monitoramento por Satélite, 2003. Disponível em: <https://www.cnpm.embrapa.br/projetos/bdclima/>. Acesso em: 20 de março de 2019.

SER. **Princípios da SER International sobre a restauração ecológica**. Washington D.C.: Society for Ecological Restoration, 2004.

SILVA, R. R. P. *et al.* Direct seeding of 16 Brazilian savanna trees: responses to seed burial, mulching and an invasive grass. **Applied Vegetation Science** 20, v. 3, p. 410-421, 2017.

SILVA, R. R. P. *et al.* Direct seeding of Brazilian savanna trees: effects of plant cover and fertilization on seedling establishment and growth. **Restoration Ecology**, v. 23, p. 393-401, 2015.

SMA. **Inventário florestal da vegetação natural do Estado de São Paulo**. São Paulo: Secretaria do Meio Ambiente / Instituto Florestal, 2005.

SOARES-FILHO, B. *et al.* Cracking Brazil's forest code. **Science**, v. 344, n. 6182, p. 363-364, 2014.

STANDISH, R. J. *et al.* Resilience in ecology: Abstraction, distraction, or where the action is? **Biological Conservation**, v. 177, p. 43-51, 2014.

STRASSBURG, B. B. *et al.* Moment of truth for the Cerrado hotspot. **Nature Ecology & Evolution**, v. 1, p. 1-3, 2017



SUDING, K. *et al.* Ecological dynamics and ecological restoration. *In: Foundations of restoration Ecology*. Washington, DC: Island Press, 2016. P. 27-56.

WOOLLEN, E. *et al.* Charcoal production in the Mopane woodlands of Mozambique: what are the trade-offs with other ecosystem services? **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B**, v. 371, 2016.