

GUILHERME DE GENOVA MARRONI

**EFEITO DO SOMBREAMENTO SOBRE A FOTOSSÍNTESE E
MORTALIDADE EM ESPÉCIES NÃO ARBÓREAS DO CERRADO *STRICTO*
*SENSU***

ASSIS

2019

GUILHERME DE GENOVA MARRONI

**EFEITO DO SOMBREAMENTO SOBRE A FOTOSSÍNTESE E
MORTALIDADE EM ESPÉCIES NÃO ARBÓREAS DO CERRADO *STRICTO*
*SENSU***

Dissertação apresentada à Faculdade de Ciências e Letras de Assis – UNESP – Universidade Estadual Paulista para a obtenção do título de Mestre em Biociências (Área de conhecimento): Caracterização e Aplicação da Diversidade Biológica.

Orientadora: Profa. Dr^a. Rosana Marta Kolb
Co-orientador: Dr. Davi Rodrigo Rossatto

ASSIS
2019

M361e	<p>Marroni, Guilherme De Genova</p> <p>Efeito do sombreamento sobre a fotossíntese e mortalidade em espécies não arbóreas do cerrado stricto sensu / Guilherme De Genova Marroni. -- Assis, 2019 52 p.</p> <p>Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Faculdade de Ciências e Letras, Assis Orientadora: Rosana Marta Kolb Coorientadora: Davi Rodrigo Rossatto</p> <p>1. Cerrado. 2. Fotossíntese. 3. Espécies não Arbóreas. 4. Sombra. 5. Curvas de Resposta à Luz. I. Título.</p>
-------	---

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca da Faculdade de Ciências e Letras, Assis. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.



CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: EFEITO DO SOMBREAMENTO SOBRE A FOTOSÍNTESE E MORTALIDADE EM ESPÉCIES NÃO ARBÓREAS DO CERRADO *STRICTO SENSU*

AUTOR: GUILHERME DE GENOVA MARRONI
ORIENTADORA: ROSANA MARTA KOLB
COORDENADOR: DAVI RODRIGO ROSSATTO



Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Mestre em BIOCÊNCIAS, área: Caracterização e Aplicação da Diversidade Biológica pela Comissão Examinadora:

Rosana Marta Kolb

Profa. Dra. ROSANA MARTA KOLB
Departamento de Ciências Biológicas / UNESP/Assis

Ciro Cesar Zanini Branco

Prof. Dr. CÍRO CESAR ZANINI/BRANCO
Departamento de Ciências Biológicas / UNESP/Assis

Prof. Dr. RÉGIS DE CAMPOS OLIVEIRA
Mogi Guaçu / SP

Assis, 18 de março de 2019

AGRADECIMENTO

Primeiro gostaria de agradecer a Deus por ter me dado forças e sabedoria para caminhar até o fim do mestrado.

Agradeço aos meus Pais Antônio Marcos Marroni e Rosangela de Genova Marroni, que são meu porto seguro, as pessoas que estavam sempre ao meu lado me apoiando em todas as minhas escolhas. Obrigado por me passar caráter, virtudes, dignidade, honestidade, mostrar que não sou melhor que ninguém, porém nunca me deixar ser inferior a ninguém.

Agradeço também o restante da minha família, minha irmã Talita, meus tios (as), primos (as) que sempre torceram e me apoiaram em todos os momentos da minha vida.

Agradeço minha namorada Thays Bonani, por ter me aguentado, me incentivado, por ter levantado cedo comigo e ir para o campo aos finais de semana, nas férias, por todo apoio, e aos meus amigos por toda torcida.

Aos colegas de Laboratório, principalmente ao Jonathan Ribeiro e ao Luiz Felipe Pinheiro por todo conhecimento compartilhado, pela ajuda em campo, na identificação das espécies, coleta do material, análises dos resultados e auxílio na confecção dos gráficos e tabelas.

E para finalizar, gostaria de agradecer minha orientadora Dr^a Rosana Marta Kolb, primeiro por ter me aceito como orientando, por toda paciência, por todas as horas dedicadas para explicação de como seria feito cada coisinha, por causa do puxão de orelha; todas as críticas que a senhora fez, foram muito construtivas, obrigado por fazer eu não desistir e me mostrar que eu era capaz de fazer.

MARRONI, GUILHERME DE GENOVA. **Efeito do sombreamento sobre a fotossíntese e mortalidade em espécies não arbóreas do cerrado *stricto sensu***. 2019. 52p. Dissertação (Mestrado em Biociências). – Faculdade de Ciências e Letras, Universidade Estadual Paulista, Assis.

RESUMO: O Cerrado é considerado o segundo maior bioma brasileiro em extensão, com ampla diversidade de espécies e endemismo. Nas últimas décadas, áreas de Cerrado vêm sofrendo alterações fitofisionômicas, devido principalmente à ausência do fogo. A sua ausência tem possibilitado que áreas de cerrado *stricto sensu* sejam invadidas por espécies arbóreas, levando ao adensamento da vegetação, que por sua vez, reduz a riqueza de espécies não lenhosas, por diminuição da luminosidade. Assim, o presente estudo avaliou as respostas de três espécies não arbóreas típicas do cerrado *stricto sensu* em condições artificiais de sombreamento, a partir de observações fenológicas da mortalidade e capacidade de rebrota, além da análise de parâmetros fotossintéticos. Após 14 meses de experimento, a taxa de mortalidade foi de 43% para as plantas sombreadas, enquanto que as controles (plantas não sombreadas) tiveram uma mortalidade de 10%. As espécies avaliadas (*Hyptis campestris*, *Cissampelos ovalifolia* e *Lepidaploa chamissonis*), quando sombreadas, apresentaram menor ponto de saturação e de compensação luminoso e menor assimilação de carbono, demonstrando potencial de aclimatação. Contudo, plantas sombreadas estão abaixo do ponto de saturação de luz, o que junto com as rebrotas sucessivas pode ter levado ao exaurimento das suas reservas, comprometendo sua sobrevivência. Desta forma, o adensamento vegetacional pode ser um risco para a preservação de plantas não arbóreas de Cerrado.

Palavras-chave: Cerrado. Fotossíntese. Sombra. Espécies não arbóreas. Curvas de resposta à luz

MARRONI, GUILHERME DE GENOVA. 2019. **Effect of shading on photosynthesis and mortality in non-arboreal species of cerrado *stricto sensu***. 52p. Dissertation (Masters in Biosciences). São Paulo State University (UNESP), School of Sciences, Humanities and Languages, Assis, 2019.

ABSTRACT: The Cerrado is considered the second largest Brazilian biome in extension, with wide species diversity and endemism. In the last decades, areas of Cerrado have undergone phytophysiological alterations, mainly due to the absence of fire. Its absence has allowed tree species to invade areas of cerrado *stricto sensu*, leading to the densification of vegetation, which in turn reduces the richness of non-woody species, due to the reduction of luminosity. Thus, the present study evaluated the responses of three non-arboreal species typical of cerrado *stricto sensu* under artificial shading conditions, based on phenological observations of mortality and resprouting capacity, as well as the analysis of photosynthetic parameters. After 14 months of experiment, the mortality rate was 43% for shaded plants, while the controls (unshaded plants) had a mortality of 10%. The evaluated species (*Hyptis campestris*, *Cissampelos ovalifolia* and *Lepidaploa chamissonis*), when shaded, showed lower saturation point and light compensation point and lower carbon assimilation, showing acclimatization potential. However, shaded plants are below the point of saturation of light, which along with the successive resprouts can have led to the exhaustion of their reserves, compromising their survival. In this way, vegetational densification may be a risk for the preservation of non-arboreal Cerrado plants.

Keywords: Cerrado. Photosynthesis. Shade. Non-arboreal species. Light response curves.

LISTA DE FIGURAS

- Fig. 1. Dados de precipitação e temperatura média durante o período experimental na Estação Ecológica de Assis, Assis, São Paulo.....26
- Fig. 2. Porcentagem de plantas secas das espécies avaliadas ao longo do período experimental, na condição controle (condição luminosa de cerrado *stricto sensu*) e com sombreamento (n=30).....27
- Fig. 3. Mortalidade acumulada das espécies ao longo do período de avaliação, na condição controle (condição luminosa de cerrado *stricto sensu*) e com sombreamento.....27
- Fig. 4. Curva de resposta à luz das espécies *H. campestris*, *C. ovalifolia* e *L. chamissonis* dos indivíduos controles e sombreados.....30

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Parâmetros fotossintéticos para as espécies de cerrado *stricto sensu* em diferentes períodos de avaliação. A_{max} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) – assimilação máxima, C – condição luminosa de cerrado *stricto sensu* (controle), g_s - condutância estomática ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), S – sombreamento. Letras diferentes na mesma linha representam diferenças significativas entre as duas médias ($p < 0,05$).....29

Tabela 2. Parâmetros fotossintéticos para as espécies de cerrado *stricto sensu* em condições normais de luminosidade, obtidos a partir de curvas de resposta à luz. Respiração no escuro, Assimilação máxima – A_{max} , PCL – ponto de compensação luminoso e PSL – ponto de saturação luminoso.....31

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	11
OBJETIVO.....	14
ARTIGO - Efeito do sombreamento sobre a fotossíntese e mortalidade em espécies não arbóreas do cerrado <i>stricto sensu</i>	16
Resumo	17
1. Introdução	18
2. Material e Métodos	21
2.1 Área de Estudo.....	21
2.2 Seleção das Espécies.....	22
2.3 Dados de Clima.....	22
2.4 Caracterização do Ambiente Luminoso.....	22
2.5 Instalação do Experimento em Campo e Medidas.....	23
2.6 Fenologia e Análises Fotossintéticas.....	23
2.7 Análise de Dados.....	25
3. Resultados	25
3.1 Dados Climáticos.....	25
3.2 Observação Fenológica.....	26
3.3 Respostas Fotossintéticas Obtidas ao Longo do Experimento.....	28
3.4 Curvas de Resposta a Luz.....	29
4. Discussão	31
5. Referências	35
Anexo	41
CONCLUSÃO GERAL.....	42
REFERÊNCIAS.....	43

INTRODUÇÃO GERAL

O Cerrado brasileiro (uma savana tropical) é considerado um dos “hot-spots” mundiais (MITTERMEIER et al., 2005), por possuir uma grande diversidade de plantas, sendo mais de 4 mil delas endêmicas deste bioma (MYERS et al., 2000; SILVA, 2002; CARVALHO et al., 2008). Por outro lado, o Cerrado está ameaçado pela ação antrópica, devido ao aumento das áreas agrícolas, sendo fundamental a ampliação da sua área de proteção integral para sua conservação (CARRANZA et al., 2014; FRANÇOSO et al., 2015). Sua vegetação mais típica é característica da paisagem do Planalto Central, porém ocorre também em áreas mais periféricas, nas regiões Sudeste, Nordeste e Norte do Brasil, estendendo-se originalmente por 2 milhões de km², ocupando cerca de 22% do território nacional (RATTER et al., 1997). Este bioma apresenta diferentes fitofisionomias, compreendendo desde formações florestais, passando por savânicas até fisionomias campestres, sendo diversificado em sua geomorfologia, macroclima, solo e altitude, tendo como determinante principal a frequência do fogo (COUTINHO, 1982). O cerrado *stricto sensu*, um tipo de formação savânica, é a fitofisionomia mais característica e dominante ao longo do território do bioma Cerrado, ocupando quase 70% de sua área (RIBEIRO & WALTER, 1998).

O cerrado *stricto sensu* caracteriza-se pela presença de árvores esparsas e por um estrato herbáceo contínuo, muito rico e diverso em termos de espécies vegetais (SCHOLLES & ARCHER, 1997). Esse estrato, constituído por ervas (eudicotiledôneas), gramíneas, subarbustos e arbustos, bem como as árvores, possui estratégias funcionais características de sua forma de crescimento, as quais possibilitam estas plantas lidar com o fogo, a seca (durante uma longa estação), a baixa disponibilidade de nutrientes no solo, e a alta luminosidade ocorrente em todas as estações (SEGHIERI et al., 1995;

PRIOR et al., 1997; FRANCO & LÜTTGE, 2002; GOLDSTEIN et al., 2008; SOUZA et al., 2016). Muitas de suas espécies não arbóreas apresentam órgãos subterrâneos com grande número de gemas e tecidos capazes de acumular reservas nutricionais, principalmente carboidratos. Em plantas de Cerrado, as reservas principais são as de amido ou de carboidratos solúveis, como glicose e frutose livres, sacarose, oligossacarídeos e frutanos (FIGUEIREDO-RIBEIRO & DIETRICH, 1983; FIGUEIREDO-RIBEIRO et al., 1986; TERTULIANO & FIGUEIREDO-RIBEIRO 1993; JOAQUIM et al., 2014; ALMEIDA et al., 2015; JOAQUIM et al., 2017). A presença desses órgãos, contendo reservas e gemas, é de suma importância para as plantas de Cerrado que perdem sua parte aérea durante os períodos de seca ou durante a passagem do fogo, pois permite sua rebrota após estes eventos (RIZZINI & HERINGER, 1961; FIGUEIREDO-RIBEIRO et al., 1986; PATE, 1990; HAYASHI & APPEZZATO-DA-GLORIA, 2005; SILVA et al., 2013). As rebrotas podem ocorrer também a partir de órgãos aéreos, como caules e ramos (ROCHA & SILVA, 1999; SATO, 1996).

A luz pode ser considerada como um dos principais recursos necessários para que as plantas possam se estabelecer, crescer e persistir nos mais diversos ambientes (BELSKY, 1994; WALTERS & REICH, 1996; POORTER & KITAJIMA, 2007). A disponibilidade de luz depende de vários fatores bióticos e abióticos, como estrutura da vegetação e época do ano (DENSLOW & GUZMAN, 2000; PETERSON et al., 2007). Em particular, a estrutura física da vegetação é capaz de gerar um gradiente vertical de disponibilidade de luz, criando também uma heterogeneidade espacial no sub-bosque, afetando fortemente o estabelecimento e o crescimento da vegetação no estrato inferior (ROSSATTO et al., 2018). Este efeito é especialmente estudado em florestas tropicais, onde a alta densidade de árvores por m², aliada à sua altura limitam a

intensidade luminosa disponível para as plantas de sub-bosque realizarem fotossíntese (POORTER & GARNIER, 1999), além de alterar a composição espectral da luz (CASTRO, 2000).

O gradiente vertical de disponibilidade de luz criado pela estrutura florestal normalmente resulta em um gradiente vertical de estratégias de uso de luz no nível foliar, onde árvores que atingem as camadas mais altas do dossel têm folhas mais espessas, com maior capacidade fotossintética, possuindo também mecanismos de proteção às altas irradiâncias (THOMPSON et al., 1992; SANTIAGO & WRIGHT, 2007). Plantas de sub-bosque, ao contrário, possuem folhas maiores, mais finas e com altos teores de clorofila como adaptações para aumentar a captação de luz difusa (VALLADARES et al., 2002). Em contraste com as florestas, a vegetação das savanas possui árvores esparsas, de modo que plantas de menor porte ocorrem normalmente sob intensidades luminosas bem mais altas, quando comparadas àquelas que prosperam no sub-bosque da floresta (LUDWIG et al., 2004; PINHEIRO et al., 2016). Assim, a vegetação savânica tende a selecionar plantas que apresentam um conjunto de características foliares e respostas fotossintéticas, tais como menor área foliar e maior capacidade fotossintética por área foliar (FRANCO et al., 2007; GOULART et al., 2011), diferentemente das características de plantas de sub-bosque em ambientes florestais, onde a tolerância à sombra é vital (PRIOR et al., 2003; LÜTTGE, 2008).

A compreensão das respostas fotossintéticas e estratégias de sobrevivência das plantas de savana em função da disponibilidade de luz é de fundamental importância ecológica, já que as savanas podem sofrer transição para florestas fechadas, devido à extinção de regimes naturais de fogo (SILVA et al., 2008; PINHEIRO & DURIGAN, 2009; MURPHY & BOWMAN, 2012; HOFFMANN et al. 2012; STEVENS et al., 2017). Quando o fogo é suprimido, há uma alta taxa de recrutamento de espécies

florestais, as quais modificam o ambiente luminoso e outras características abióticas do ambiente savânico (HOFFMANN et al., 2012). Entre estas modificações, ocorre o fechamento do dossel, que reduz a disponibilidade de luz para as plantas de sub-bosque, tendo alto potencial para selecionar plantas que possuam folhas com características que promovem a captura eficiente de energia solar em ambientes com pouca disponibilidade desse recurso (VALLADARES et al., 2012). O fechamento do dossel pode, portanto, afetar a persistência de espécies típicas de savana, resultando em mudanças na riqueza e composição florística (PINHEIRO et al., 2016).

O principal foco dos estudos em savanas tropicais continua sendo as características e a diversidade de espécies arbóreas, existindo poucos estudos com plantas não arbóreas (SANKARAN et al., 2004; WIGLEY et al., 2010). Ainda mais escassos são os estudos que avaliam o efeito do sombreamento sobre a sobrevivência de espécies não arbóreas, especialmente tomando-se em conta as mudanças ambientais impulsionadas pela invasão florestal, e a estrutura e composição das comunidades não arbóreas de Cerrado (PINHEIRO et al., 2016). Os principais trabalhos referem-se às mudanças na composição e riqueza de espécies arbóreas, devido à invasão florestal em áreas típicas de savanas da África (SMIT, 2004, MITCHARD et al., 2009), Austrália (BOWMAN, 1992; 2001) e do Brasil (PINHEIRO & MONTEIRO, 2006; PINHEIRO & DURIGAN, 2012; ALMEIDA et al., 2014). No entanto, estes estudos basearam-se na análise de aspectos florísticos e estruturais das comunidades de plantas arbóreas, sem levar em consideração aspectos funcionais das espécies em relação às alterações nas condições abióticas.

Neste contexto, o presente estudo visou analisar as respostas de três espécies não arbóreas típicas do cerrado *stricto sensu* frente a condições experimentais de sombreamento artificial, unindo-se observações fenológicas da mortalidade e

capacidade de rebrota das espécies com análises de suas taxas fotossintéticas, avaliando se as mesmas apresentam potencial de aclimação à sombra. Espera-se que plantas não arbóreas do cerrado *stricto sensu* quando sombreadas rebrotem, apresentando, porém, menor capacidade fotossintética e maior taxa de mortalidade quando comparadas com plantas das mesmas espécies em condições naturais de não sombreamento.

ARTIGO**Efeito do sombreamento sobre a sobrevivência e respostas fotossintéticas em espécies não arbóreas do cerrado *stricto sensu***

Guilherme de Genova Marroni¹, Luiz Felipe Souza Pinheiro², Davi Rodrigo Rossatto³,
Rosana Marta Kolb¹

1. Departamento de Ciências Biológicas, Faculdade de Ciências e Letras, Univ. Estadual Paulista, Campus de Assis. Av. Dom Antonio, 2100, Parque Universitário, 19806-900, Assis – SP, Brasil.
2. Departamento de Botânica, Instituto de Biociências. Univ. Estadual Paulista, Campus de Rio Claro. Av. 24A, 1515, Bela Vista, 13506-900, Rio Claro – SP, Brasil.
3. Departamento de Biologia, Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Univ. Estadual Paulista, Campus de Jaboticabal. Via de Acesso Prof. Paulo Donato Castellane, S/N, Vila Industrial, 14884-900, Jaboticabal – SP, Brasil.

Endereço de e-mail

Guilherme de Genova Marroni - gui.gmarroni@gmail.com

Luiz Felipe Souza Pinheiro - lfs.pinheiro@hotmail.com

Davi Rodrigo Rossatto – drrossatto@gmail.com

Rosana Marta Kolb - rosanakolb@hotmail.com

Autor para correspondência

Guilherme de Genova Marroni

O artigo segue as normas da revista *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*

RESUMO: No Cerrado o fogo é típico, sendo considerado um fator de influência importante tanto na estrutura como na composição da vegetação. A extinção do fogo em áreas protegidas de cerrado *stricto sensu* tem promovido sua invasão por árvores, resultando em ambientes mais sombreados. Assim, o presente estudo objetivou avaliar o efeito do sombreamento artificial em três espécies não arbóreas típicas do cerrado *stricto sensu*, analisando a sobrevivência e a fisiologia foliar das plantas. Ao final do experimento (14 meses), a mortalidade de plantas sombreadas foi aproximadamente quatro vezes maior do que em plantas controle (não sombreadas). Houve aclimatação das plantas sombreadas, que apresentaram menor ponto de saturação e menor ponto de compensação de luz, com menor assimilação de carbono. Porém, plantas sombreadas não receberam luz em quantidade suficiente para saturar a fotossíntese. A baixa assimilação de carbono, associada a rebrotas sucessivas podem ter levado ao exaurimento das reservas e comprometido à sobrevivência das plantas nesta condição. Assim, apesar do potencial de aclimatação, o adensamento vegetal pode acarretar em sérios prejuízos para plantas não arbóreas, alterando a organização estrutural das comunidades vegetais de Cerrado.

Palavras-chave: Curvas de resposta à luz, fotossíntese, Savana, sombra

1. Introdução

As espécies do Cerrado apresentam estratégias funcionais para lidar com o fogo, seca prolongada, baixa fertilidade do solo e alta luminosidade (Franco e Lüttge, 2002; Goldstein et al., 2008; Souza et al., 2016). Muitas de suas espécies possuem órgãos subterrâneos que acumulam amido e/ou carboidratos solúveis (Joaquim et al., 2014; Almeida et al., 2015; Joaquim et al., 2017). Além dessas reservas, esses órgãos contêm gemas, sendo de suma importância para a sobrevivência das plantas do Cerrado que perdem sua parte aérea com a estação seca ou com a passagem do fogo, permitindo assim que as mesmas voltem a rebrotar (Pate, 1990; Hayashi e Appezzato-Da-Gloria, 2005; Silva et al., 2013). Já em outras espécies de Cerrado, as rebrotas ocorrem a partir de órgãos aéreos, como caules e ramos (Sato, 1996; Rocha e Silva, 1999).

O fogo é considerado o fator de influência mais importante para estruturação e composição da vegetação das savanas tropicais (Soares, 1990; Charles-Dominique, 2015). A frequente presença do fogo no Cerrado brasileiro (o representante da savana na região neotropical) tem mantido a comunidade vegetal com uma estrutura mais aberta e com uma alta diversidade de espécies lenhosas e no estrato herbáceo (Moreira, 2000). Por outro lado, na ausência de fogo, observa-se um incremento progressivo na vegetação lenhosa (Durigan et al., 2016; Hoffmann et al., 2012) em diferentes fitofisionomias (Moreira, 2000; Lehmann, 2014), mostrando que a exclusão do fogo leva a uma grande regeneração de espécies lenhosas florestais, levando os sistemas savânicos a grandes incrementos em densidade e área basal (Hoffmann, 2000; Sambuichi e Eiten, 2000; Clarke et al., 2013). O incremento em densidade vem aliado à presença de um maior índice de área foliar, o que pode transformar o ambiente savânico, pelo sombreamento e maior deposição de serapilheira no solo, contribuindo

então para modificações significativas em seu microclima (Hoffmann et al., 2012; Paiva et al., 2015; Rossatto e Rigobelo, 2016).

Tais mudanças, causadas pelo alto recrutamento de espécies florestais proporcionam o aparecimento de novos nichos no ambiente savânico adensado, que se caracterizam pela redução da radiação solar que atinge o sub-bosque, seguido por maior umidade do solo e disponibilidade de nutrientes (Hoffmann et al., 2012; Rossatto e Rigobelo, 2016). O aparecimento de novos nichos está aliado especialmente à alteração dos fatores abióticos, os quais podem atuar como filtros para espécies heliófitas típicas da vegetação do cerrado *stricto sensu* (Wiegand et al., 2006; Silva et al., 2008; Wigley et al., 2010; Eldridge et al., 2011; Bond e Midgley, 2012; Buitenwerf et al., 2012; Murphy e Bowman, 2012; Pinheiro et al., 2016).

Compreender a relação entre as mudanças nos aspectos abióticos do ambiente e sua relação com as características funcionais de plantas é de alta importância ecológica, pois a composição da camada herbácea do cerrado *stricto sensu* é mais rica em ervas, arbustos e subarbustos, em comparação com outras savanas (Gottsberger e Silberbauer-Gottsberger, 2006; Mendonça et al., 2008), apresentando plantas que possuem características para ocorrer em ambientes mais abertos e com maior irradiância.

Pinheiro et al. (2016) mensuraram a riqueza de espécies não arbóreas em um gradiente de adensamento vegetacional em área de Cerrado na Estação Ecológica de Assis, Estado de São Paulo, e verificaram uma menor riqueza aliada a regiões de maior adensamento (19 espécies no cerrado florestado contra 33 espécies no cerrado *stricto sensu*), sendo a disponibilidade de luz o fator que mais explicou essa relação. Além dessa mudança, verificou-se que espécies típicas de cerrado *stricto sensu* apresentam folhas mais espessas em seus ambientes naturais de ocorrência, em comparação com áreas adensadas, possuindo assim, características anatômicas vantajosas para

sobrevivência em altas intensidades de luz (Pinheiro et al., 2018). Logo, a redução da riqueza de espécies não arbóreas em áreas sombreadas pode estar ligada à ausência de estruturas foliares especializadas na captura de luz difusa (de baixa intensidade), o que pode afetar o balanço de carbono, levando ao exaurimento de reservas (Sevanto et al., 2014). Um estudo feito com curvas de resposta a luz em espécies não arbóreas típicas de cerrado *stricto sensu* indicou que as mesmas podem não atingir seu ponto de compensação luminoso em condições de sombreamento em áreas adensadas (Rossatto et al., 2018), reforçando a ideia de que a redução na frequência dessas espécies nestes ambientes poderia estar ligada a baixa capacidade de obtenção de energia luminosa.

A aclimação das folhas e/ou a plasticidade fenotípica (produção de novas folhas adaptadas à sombra) poderia ser um fenômeno capaz de permitir a ocorrência de espécies não arbóreas típicas de cerrado *stricto sensu* em condições de sombreamento, já que foram encontrados relatos de plasticidade anatômica foliar em árvores e arbustos do cerrado *stricto sensu* (Rossatto e Kolb, 2010; Bedetti et al. 2011). Porém, conforme relatado por Pinheiro et al. (2016), são poucas as espécies não arbóreas capazes de ocorrer em condições sombreadas.

Tendo em vista que plantas de formações savânicas, abertas, são intolerantes à sombra (Ratnam et al., 2011) e que espécies não arbóreas típicas desse ambiente precisam de altas intensidades de luz, em comparação com plantas do sub-bosque de uma região adensada, para saturar a fotossíntese (Rossatto et al., 2018), espera-se que a redução da intensidade luminosa promovida pelo adensamento vegetal arbóreo promova a redução da taxa fotossintética das espécies não arbóreas, forçando a utilização de suas reservas até seu exaurimento, o que levaria a redução ou mesmo ao desaparecimento dessas espécies no ambiente sombreado.

O presente estudo teve por finalidade avaliar as respostas de espécies não arbóreas típicas do cerrado *stricto sensu* em condições artificiais de sombreamento, a partir de observações fenológicas da mortalidade e capacidade de rebrota, bem como da análise de parâmetros fotossintéticos, avaliando possível aclimatação a esta condição. Espera-se que as plantas rebrotem sob sombreamento, apresentando menor capacidade fotossintética e maior taxa de mortalidade do que plantas em condições naturais de cerrado *stricto sensu*.

2. Material e métodos

2.1. Área de estudo

O presente estudo foi conduzido na Estação Ecológica de Assis (EEA), que está situada a 12 km da cidade de Assis, região sudoeste do Estado de São Paulo (22°33'20'' S e 50°21'27'' O). A elevação da área é de aproximadamente 600 m acima do nível do mar, e a média anual de temperatura é de 22°C. O clima na EEA é uma transição de Cwa e Cfa (classificação de Köppen) e a média de precipitação anual é cerca de 1.400 mm, apresentando estação seca entre os meses de junho a setembro. Os solos são geralmente Latossolos arenosos, ácidos e pouca disponibilidade de nutrientes (Juhász et al., 2006).

A EEA possui em sua área fisionomias savânicas (cerrado *stricto sensu*) e florestais (cerrado florestado e mata de galeria), apresentando também regiões de ecótono entre o cerrado *stricto sensu* e a floresta estacional (Durigan et al., 1999). A vegetação da reserva não sofre uma forte influência do fogo há mais de 50 anos (Durigan et al., 1999; Durigan e Ratter, 2006; Pinheiro e Durigan, 2009), o que tem levado ao adensamento vegetacional, com grande avanço de espécies florestais sobre as áreas de cerrado *stricto sensu* (Durigan e Ratter, 2006; Pinheiro e Durigan, 2009).

2.2. Seleção de espécies

Para a realização deste estudo, foram selecionadas três espécies subarbustivas: *Cissampelos ovalifolia* DC. (plantas com aproximadamente 50 cm de altura, pertencentes à família Menispermaceae); *Hyptis campestris* Harley & J.F.B. Pastore (plantas com uma média de 30 cm de altura, da família Lamiaceae) e *Lepidaploa chamissonis* (Less.) H. Rob. (plantas de mais ou menos 1 m de altura, pertencentes à família Asteraceae). Tais espécies ocorrem exclusivamente em região de cerrado *stricto sensu* na área da EEA, não sendo encontradas em áreas de cerrado adensado (Pinheiro et al., 2016). Essas espécies foram escolhidas devido sua abundância na área de estudo e também devido ao tamanho de suas folhas ($> 6,5 \text{ cm}^2$ de área), já que medidas fotossintéticas requerem folhas de um tamanho satisfatório.

2.3. Dados de clima

Para descrição do clima ocorrente durante o período de estudo, os dados para precipitação (em mm) e para temperatura média mensal ($^{\circ}\text{C}$) foram obtidos no site do Ciiagro para o Município de Assis (<http://www.ciiagro.org.br>).

2.4. Caracterização do ambiente luminoso

Para caracterização da intensidade luminosa nos ambientes savânicos e adensados, foram realizadas medidas de intensidade luminosa a 70 cm de altura do nível do solo, em agosto de 2017 (antes da instalação dos experimentos em campo). Estas medidas foram realizadas utilizando um sensor esférico acoplado a um fotômetro Li-cor (LI-250A, Biosciences, Lincoln, USA). As medidas foram realizadas em 10 pontos distintos, em área de adensamento vegetal (evitando área de clareiras), próximo ao meio-dia, em um dia de céu limpo, para verificar a máxima irradiância que atingia o

sub-bosque. O valor obtido foi de $40,2 \pm 41,3 \mu\text{mol (fótons) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (média \pm desvio padrão) e serviu de base para a definição da intensidade de luz do tratamento de sombreamento artificial, que simula o adensamento vegetacional em áreas de cerrado *stricto sensu*. As medidas também foram realizadas em área de cerrado *stricto sensu* próxima a região de adensamento, e a irradiância (média \pm desvio padrão) obtida foi de $1.500,9 \pm 195,8 \mu\text{mol (fótons) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (dados apresentados no Anexo 1).

2.5. Instalação do experimento em campo

Para simular o efeito do adensamento causado na disponibilidade de luz, parte das plantas (n=10 por espécie) foi sombreada com uso de tela sombrite, de cor preta, com 70% de retenção de luminosidade; a outra parte (n=10 por espécie) recebeu luminosidade ambiental. O tamanho das parcelas de sombreamento variou de acordo com o número e tamanho dos indivíduos, e a montagem foi feita com 4 estacas de madeira. Para sua cobertura foram colocadas camadas de tela (de 2 a 3) para que as plantas recebessem irradiância de $40 \mu\text{mol (fótons) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. A cobertura foi feita até o chão, evitando a entrada de luminosidade pelas laterais das parcelas. Plantas sombreadas foram intercaladas com aquelas que receberam luminosidade normal (não sombreadas com sombrite).

2.6. Fenologia e análises fotossintéticas

Foi realizado acompanhamento fenológico de todos os indivíduos utilizados no experimento ao longo de 14 meses. Observou-se uma vez por mês se os indivíduos apresentavam a parte aérea seca, se estavam rebrotando (produzindo nova biomassa aérea) ou se estavam mortos (considerou-se o indivíduo morto quando a partir de

determinado momento ele não mais rebrotou a parte aérea, ou seja, quando nos meses de observação seguintes a parte aérea não estava mais presente).

Realizaram-se mensalmente medidas de assimilação de CO₂ no período de agosto de 2017 a outubro de 2018, na folha mais jovem, porém completamente expandida, de plantas não sombreadas e sombreadas artificialmente. A primeira avaliação foi realizada logo após a instalação do experimento, ou seja, em folhas pré-existentes. As demais medidas foram feitas em folhas que expandiram após a implantação do experimento. As trocas gasosas foram medidas com um sistema fotossintético aberto e portátil de trocas gasosas por infravermelho (LCPro-SD, Marconi). Com ele foram coletados os valores de assimilação máxima (A_{max}) e de condutância estomática (g_s). Essas medidas foram tomadas sob temperatura que variou entre 26 e 30°C e a uma densidade constante de fluxo de fótons de 1400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (tanto para indivíduos sombreados quanto não sombreados), obtida com o auxílio de uma fonte de luz led azul-vermelho, normalmente utilizada para propiciar taxas máximas de fotossíntese em plantas de ambiente savânico (Rossatto et al. 2013; Rossatto et al., 2018). Para análise nesta dissertação, contudo, foram escolhidos dois meses representativos da estação seca (agosto de 2017 e julho de 2018) e dois meses de estação chuvosa (dezembro de 2017 e outubro de 2018).

As curvas de resposta à luz foram realizadas no mês de outubro de 2018, em plantas sombreadas e não sombreadas (em 3 indivíduos por espécie), sendo as plantas analisadas sorteadas a partir dos indivíduos utilizados para o estudo das trocas gasosas mensais. Estas curvas foram realizadas para determinação do ponto de saturação (menor intensidade de luz em que a espécie atinge a máxima fotossíntese) e do ponto de compensação luminoso (intensidade de luz em que fotossíntese e respiração são iguais), seguindo procedimentos adotados no estudo de Rossatto et al. (2018). Estas curvas

foram obtidas utilizando-se 16 níveis de luminosidade (1800, 1600, 1400, 1200, 1000, 800, 600, 400, 200, 160, 120, 80, 40, 20, 10 e 0 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). Adicionalmente, foi medida a respiração no escuro expondo-se a folha ao escuro total (envolvendo a câmara foliar do aparelho com papel alumínio por 10 minutos), sendo as medidas feitas após 3 minutos de estabilização das medidas de trocas gasosas. A duração de cada nível de luminosidade variou de 3 a 6 minutos, dependendo da velocidade de estabilização das leituras. Todas as medições foram realizadas entre 9:00 e 11:00 horas. Os valores de ponto de compensação luminoso, ponto de saturação luminoso, respiração no escuro e assimilação máxima foram obtidos pelo ajuste dos dados coletados em campo numa hipérbole não retangular seguindo procedimentos adotados por Lobo et al. (2013).

2.7. Análise dos dados

Os dados foram testados quanto às premissas de normalidade e homogeneidade de variâncias. Utilizou-se o Teste t para amostras independentes para comparar os valores dos dados de trocas gasosas entre o controle e o sombreado. O nível de significância adotado foi de 5%.

3. Resultados

3.1 Dados climáticos

A precipitação total durante o experimento foi de 1.575 mm, sendo que o período de seca ocorreu em agosto e setembro de 2017 e entre abril e julho de 2018, onde a pluviosidade foi inferior a 50 mm (Fig. 1). As temperaturas médias mais altas foram observadas no período da estação chuvosa, compreendida entre dezembro de

2017 a março de 2018, enquanto as mais baixas foram observadas entre maio e agosto de 2018, período da estação seca (Fig. 1).

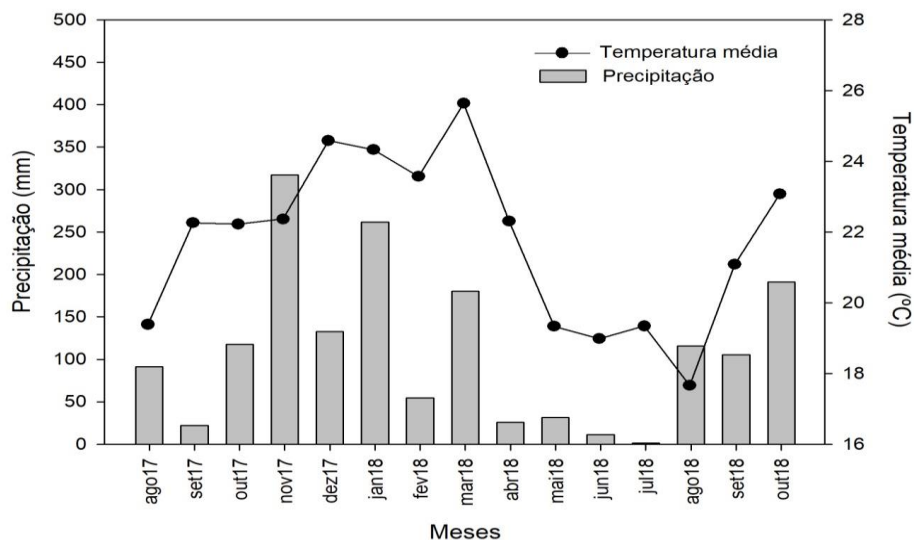


Fig. 1. Dados de precipitação e temperatura média durante o período experimental na Estação Ecológica de Assis, Assis, São Paulo.

3.2 Observações fenológicas

As plantas das três espécies avaliadas secaram sua parte aérea e rebrotaram ao longo do período experimental, contudo, o padrão para plantas controles e sombreadas diferiu em sua dinâmica temporal. O maior pico de plantas secas no controle (35-40%) foi observado durante a estação seca, entre julho e agosto de 2018 (Fig. 2), e o número de plantas que morreram ao final do experimento foi ao redor de 10% (Fig. 3). Entretanto, plantas sombreadas com parte aérea seca (> 20%) ocorreram em maior porcentagem durante a estação chuvosa, entre janeiro a março de 2018 (Fig. 2). Além disso, pode-se observar que mais plantas morreram após os 14 meses de sombreamento, 43% de mortalidade acumulativa (Fig. 3).

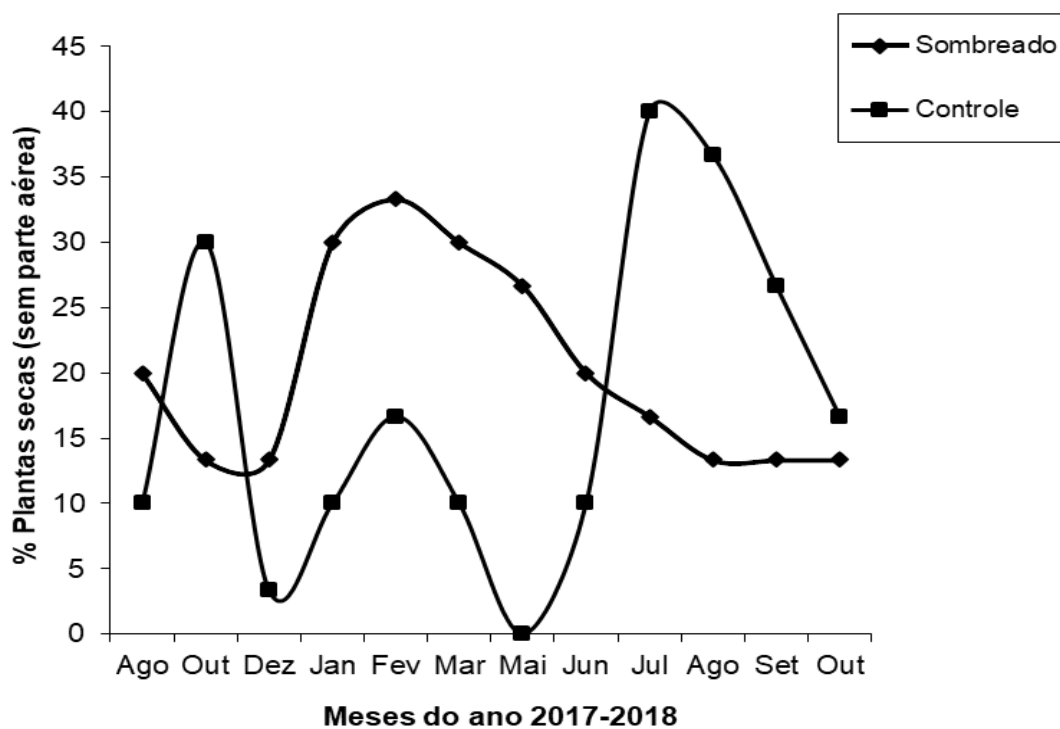


Fig. 2. Porcentagem de plantas secas das espécies avaliadas ao longo do período experimental, na condição controle (condição luminosa de cerrado *stricto sensu*) e com sombreamento (n=30).

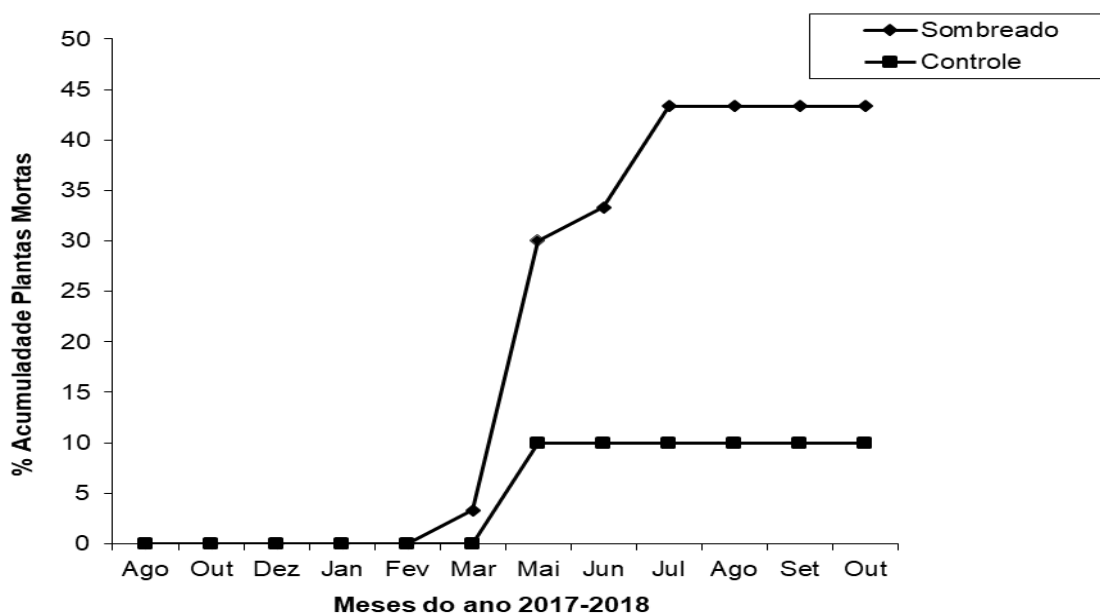


Fig. 3. Mortalidade acumulada das espécies ao longo do período de avaliação, na condição controle (condição luminosa de cerrado *stricto sensu*) e com sombreamento.

Quanto a rebrota, 90% dos indivíduos de *H. campestris* rebrotaram quando sombreados, enquanto que no controle foram 60%. Para *C. ovalifolia*, 50% dos indivíduos rebrotaram sob sombreamento e 40% na condição controle. Já em *L. chamissonis*, 20% dos indivíduos rebrotaram tanto sob sombra quanto no controle (dados não mostrados). Durante o período experimental, os indivíduos rebrotaram uma ou duas vezes, sendo os brotos oriundos dos órgãos subterrâneos (dados não mostrados). As folhas das plantas sombreadas apresentaram folhas novas mais finas em comparação com aquelas observadas no tratamento controle (G. G. Marroni, observação pessoal).

3.3 Respostas fotossintéticas obtidas ao longo do experimento

Os indivíduos sombreados das três espécies estudadas apresentaram valores reduzidos de assimilação de carbono em todos os períodos analisados (Tabela 1). Em geral, a redução na taxa de fotossíntese não foi tão grande no primeiro período de análise (agosto de 2017, ao redor de 20-30%), porém nos outros meses, a redução chegou a ser de 50% (Tabela 1). As diminuições nas taxas de assimilação foram seguidas por diminuições na condutância estomática no tratamento de sombreamento (Tabela 1).

Tabela 1. Parâmetros fotossintéticos para as espécies de cerrado *stricto sensu* em diferentes períodos de avaliação. A_{\max} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) – assimilação máxima, C – condição luminosa de cerrado *stricto sensu* (controle), g_s - condutância estomática ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), S – sombreamento. Letras diferentes na mesma linha representam diferenças significativas entre as duas médias ($p < 0,05$).

Parâmetros	Agosto 2017		Dezembro 2017		Junho 2018		Outubro 2018	
	C	S	C	S	C	S	C	S
<i>H. campestris</i>								
A_{\max}	6,9 a	5,4 a	8,0 a	3,0 b	3,3 a	1,5 a	6,3 a	3,1 b
g_s	0,3 a	0,3 a	0,8 a	0,6 b	0,4 a	0,2 a	0,3 a	0,1 b
<i>C. ovalifolia</i>								
A_{\max}	4,8 a	2,6 a	9,1 a	7,4 a	1,8 a	0,4 b	6,0 a	2,7 b
g_s	0,2 a	0,1 b	0,2 a	0,2 a	0,6 a	0,1 b	0,3 a	0,1 b
<i>L. chamissonis</i>								
A_{\max}	6,5 a	4,6 b	13,5 a	5,7 b	4,6 a	1,9 b	7,0 a	2,4 b
g_s	0,5 a	0,2 b	0,3 a	0,2 b	0,7 a	0,2 a	0,4 a	0,2 b

3.4 Curvas de resposta à luz

Os resultados das curvas de resposta à luz foram bem diferentes comparando-se a situação controle com a de sombreamento (Fig. 4). As plantas sob sombreamento apresentaram-se com menores taxas fotossintéticas máximas em relação às plantas controle (Fig 4). A inclinação da curva foi maior também para as a plantas sob sombreamento, em comparação com as plantas controle (Fig. 4). As plantas sob sombreamento saturaram sua fotossíntese em valores menores de luminosidade em comparação com as plantas controle (Fig. 4).

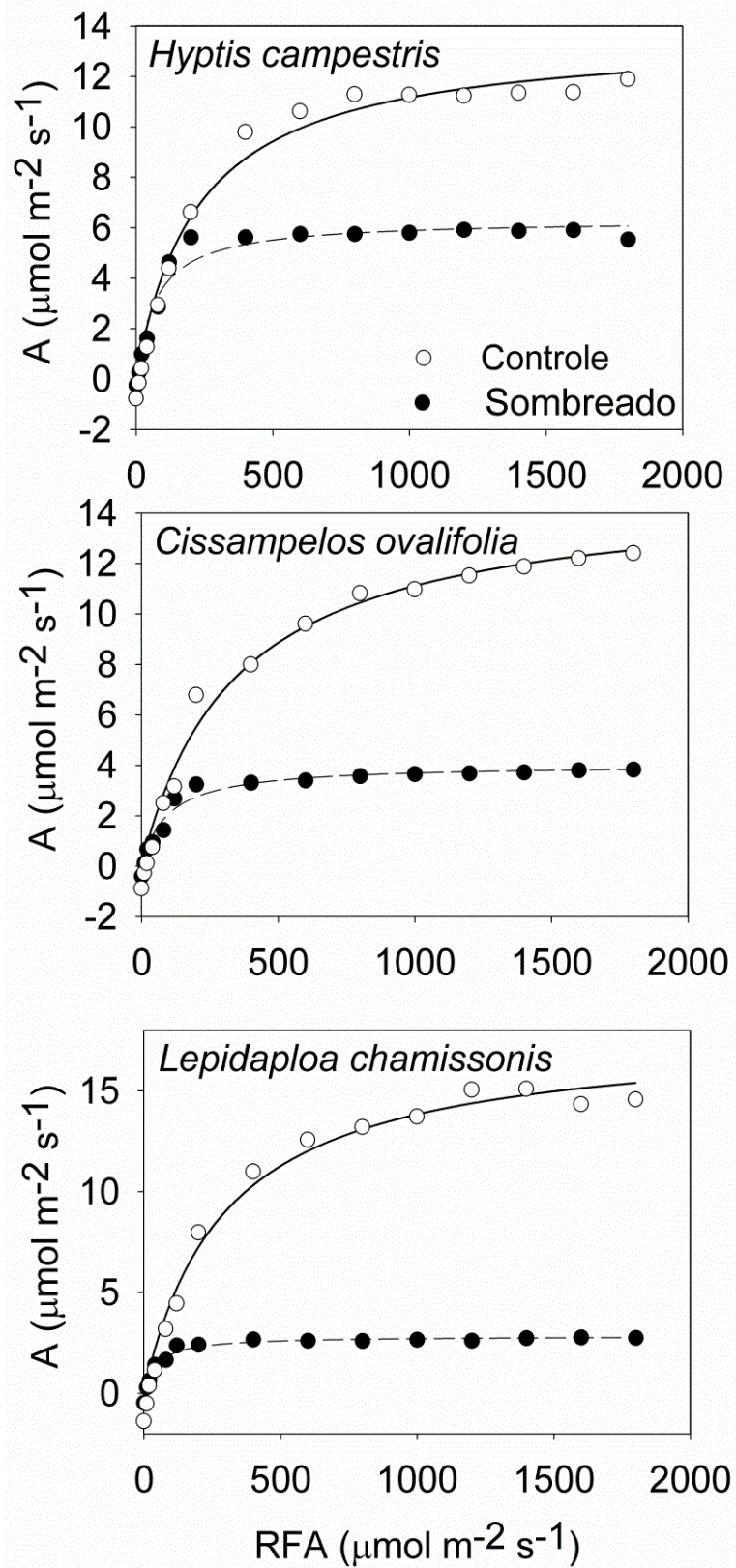


Fig. 4. Curva de resposta à luz das espécies *H. campestris*, *C. ovalifolia* e *L. chamissonis* dos indivíduos controles e sombreados.

Os dados de ajuste das curvas são apresentados na Tabela 2. Pode-se observar que todos os parâmetros diferiram entre a condição de controle e de sombreamento para todas as espécies estudadas (Tabela 2). A respiração no escuro foi maior na situação de controle, assim como as taxas máximas de fotossíntese (Tabela 2). Foi observado que o ponto de compensação luminoso (PCL) diminuiu devido ao sombreamento, assim como o ponto de saturação luminoso (PSL) (Tabela 2).

Tabela 2. Parâmetros fotossintéticos para as espécies de cerrado *stricto sensu* em condições normais de luminosidade, obtidos a partir de curvas de resposta à luz. Respiração no escuro, Assimilação Máxima – A_{max} , PCL – ponto de compensação luminoso e PSL – ponto de saturação luminoso.

Parâmetro	<i>H. campestris</i>		<i>C. ovalifolia</i>		<i>L. chamissonis</i>	
	Controle	Sombra	Controle	Sombra	Controle	Sombra
R_{escuro} [μmol (CO ₂) m ⁻² s ⁻¹]	-0,8 a	-0,3 b	-0,9 a	-0,3 b	-1,3 a	-0,39 b
A_{max} [μmol (CO ₂) m ⁻² s ⁻¹]	11,1 a	5,1 b	10,2 a	3,7 b	14,9 a	4,7 b
PCL [μmol (fótons) m ⁻² s ⁻¹]	14,3 a	6,6 b	19,5 a	4,0 b	26,5 a	6,2 b
PSL [μmol (fótons) m ⁻² s ⁻¹]	794,4 a	419,3 b	594,0 a	464,4 b	778,7 a	409,0 b

4. Discussão

Os dados obtidos neste estudo demonstram que espécies não arbóreas de cerrado *stricto sensu* apresentam certo grau de plasticidade foliar para lidar com a drástica diminuição de luminosidade que decorre do adensamento vegetacional. Neste sentido, as plantas sombreadas foram capazes de aclimatar seus parâmetros fotossintéticos e de rebrotar durante o período experimental.

Estudos anteriores realizados em cerrado *stricto sensu* sugeriram que a invasão florestal em savana aberta resulta em um aumento líquido na riqueza de espécies de

plantas (Roitman et al. 2008, Morandi et al. 2016, Pellegrini et al. 2016), mas esses estudos foram limitados a árvores e, portanto, ignoram a alta diversidade de outras formas de vida em savanas. De acordo com os estudos de Pinheiro et al. (2016) e Abreu et al. (2017), o estrato herbáceo diminui em termos de riqueza quando ocorre o adensamento. O presente estudo parece corroborar esse resultado, e esse efeito pode ser causado devido ao processo de rebrota e mortalidade ser mais frequente em plantas sombreadas do que em plantas que estão em condições naturais de luminosidade.

Os valores dos parâmetros fotossintéticos avaliados estão de acordo com o que se espera de espécies de sol quando são sombreadas: baixa A_{max} , baixos pontos de compensação e de saturação de luz e baixa respiração foliar (Valladares et al., 2000). Estas alterações propiciam que as plantas realizem fotossíntese sob menor disponibilidade de luz. Contudo, elas implicam também que as plantas assimilem uma quantidade menor de carbono, sendo, possivelmente, incapazes de assimilar o que seria necessário para sua sobrevivência em longo prazo em ambiente adensado (note que no período deste estudo, que é relativamente curto, já se observou mortalidade significativamente maior em plantas sombreadas, e que uma maior proporção de plantas secas foi observada nesta condição durante a estação chuvosa, período em que a fotossíntese não sofre limitação por deficiência de água).

Analisando as espécies estudadas, as três seriam capazes de atingir seus pontos de compensação sob sombreamento, apresentando assim potencial de se aclimatar a esta condição, porém, isso per se não deve garantir sua sobrevivência em longo prazo em ambientes adensados, pois tendo menor capacidade fotossintética, essas espécies poderiam ter de usar suas reservas para compensar o menor ganho de carbono e também para rebrotar. Essa demanda por carbono poderia levar ao exaurimento das reservas, o que levaria as plantas a morrerem sob adensamento vegetal. Respostas

semelhantes a esta foram relatadas para plantas arbóreas intolerantes ao sombreamento em sub-bosque sombreado de florestas tropicais (Chazdon e Pearcy, 1986; Valladares e Niinemets, 2008). Assim, as respostas observadas no presente estudo contribuem para o nosso entendimento das causas relacionadas à redução da frequência de plantas não arbóreas do cerrado *stricto sensu* quando sombreadas pelo adensamento vegetacional (Durigan e Ratter, 2006; Abreu et al., 2017).

Nutrientes e disponibilidade de água podem desempenhar um papel na persistência das espécies no ambiente, uma vez que também mudam de acordo com a condição de invasão (Eldridge et al., 2011). Rossatto e Rigobelo (2016) mostraram aumentos nos níveis de P no solo, matéria de carbono e atividade microbiana para a savana florestada, e Pinheiro et al. (2016) mostraram maior disponibilidade de água no solo nestas savanas do que em savanas típicas. Tais mudanças podem agir juntas no estabelecimento da planta (especialmente germinação e crescimento inicial); no entanto, argumentamos que a baixa disponibilidade de luz é o fator mais imediato, já que a cobertura do dossel pode ocorrer mais rapidamente que as mudanças biogeoquímicas, e pode afetar fortemente o balanço de carbono das plantas já estabelecidas no sub-bosque.

As plantas que estavam em ambiente sombreado, com menor irradiância apresentaram folhas visivelmente mais finas, e menor capacidade fotossintética, em contraste com plantas que estavam em ambiente aberto, que apresentavam folhas mais espessas e maior capacidade de realizar fotossíntese. Esses resultados indicam que o sombreamento ocasionou uma alteração anatômica nas folhas, como diminuição de espessura de tecidos fotossintéticos e possível diminuição da densidade de estômatos.

A aclimação das plantas ocorreu com velocidades diferentes para as três espécies. No caso de *L. chamissonis* a aclimação se deu em folha expandida antes do início do sombreamento, ou seja, independente da possível ocorrência de alterações

estruturais. Logo, a menor condutância estomática observada pode ter decorrido de estômatos menos responsivos à luz, por exemplo. Já em *C. ovalifolia* e *H. campestris*, a aclimação ocorreu em folhas formadas sob sombreamento. Assim, a menor g_s pode ter decorrido de alterações anatômicas nas folhas, como menor densidade de estômatos, fato que é comum em plantas sombreadas (Rossatto e Kolb, 2010), sendo isso uma resposta plástica.

Os resultados indicam que espécies não arbóreas típicas de cerrado *stricto sensu* apresentam potencial de aclimação fisiológica de suas folhas quando sombreadas, o que favorece sua sobrevivência nestas condições. Porém, a baixa irradiância de luz no ambiente adensado poderia afetar a persistência dessas espécies no ambiente em longo prazo, já que a luminosidade é insuficiente para alcançar o ponto de saturação de luz da fotossíntese. Assim, a menor capacidade de assimilação de carbono, juntamente com o consumo de carbono para rebrota da parte aérea podem ser apontados, ao menos em parte, como responsáveis pela redução do número de plantas dessas espécies em comunidades adensadas de Cerrado.

REFERÊNCIAS

- Abreu, R.C.R., Hoffmann, W.A., Vasconcelos, H., Pilon, N., Rossatto, D.R., Durigan, G., 2017. The biodiversity cost of carbon sequestration in tropical savanna. *Sci. Adv.* 3, e1701284.
- Almeida, V.O., Carneiro, R.V., Carvalho, M.A.M., Figueiredo-Ribeiro, R.C.L., Moraes, M.G., 2015. Diversity of non-structural carbohydrates in underground organs of Iridaceae from the Cerrado. *S. Afr. J. Bot.* 96, 105-111.
- Bedetti, C.S., Aguiar, D.B., Jannuzzi, M.C., Moura, M.Z.D., Silveira, F.A.O., 2011. Abiotic factors modulate phenotypic plasticity in an apomictic shrub [*Miconia albicans* (SW.) Triana] along a soil fertility gradient in a Neotropical savanna. *Aust. J. Bot.* 59, 274-282.
- Bond W.J., Midgley G. F., 2012. Carbon dioxide and the uneasy interaction of trees and savannah grasses. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 367, 601-612.
- Buitenwerf R., Bond W.J., Stevens N., Trollope W.S.W., 2012. Increased tree densities in South African savannas: >50 years of data suggests CO₂ as a driver. *Glob. Chang. Biol.* 18, 675–684.
- Charles-Dominique, T., Beckett, H., Midgley, G.F., Bond, W.J., 2015. Proteção de brotos: uma característica chave para a classificação de espécies em um mosaico floresta-savana. *New Phytol.* 207, 1052-1060.
- Chazdon, R.L., Pearcy, R.W., 1986. Photosynthetic responses to light variation in rainforest species. *Oecologia* 69, 524–531.
- Clarke, P.J., Lawes, M.J., Midgley, J.J., Lamont, B.B., Ojeda, F., Burrows, G.E, Enright, N.J., Knox, K.J., 2013. Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire. *New Phytol.* 197, 19-35.
- Durigan, G., Ratter, J.A., 2006. Successional changes in cerrado and cerrado/forest ecotonal vegetation in western São Paulo State, Brazil, 1962-2000. *Edinb. J. Bot.* 63, 119-130.
- Durigan, G., Ratter, J.A., 2016. The need for a consistent fire policy for Cerrado conservation. *J. Appl. Ecol.* 53, 11-15.

- Durigan, G., Bacic, M.C., Franco, G.A.D.C, Siqueira, M.F., 1999. Inventário florístico do cerrado na Estação Ecológica de Assis, SP. *Hoehnea* 26, 149-172.
- Eldridge, D.J., Bowker, M.A., Maestre, F.T., Roger, E., Reynolds, J.F., Whitford, W.G., 2011. Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: towards a global synthesis. *Ecol. Lett.* 14, 709–722.
- Franco, A.C., Lüttge, U., 2002. Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical, efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency. *Oecologia* 131, 356-365.
- Goldstein, G., Meinzer, F.C., Bucci, S.J., Scholz, F.G., Franco, A.C., Hoffmann, W.A., 2008. Water economy of neotropical savanna trees: six paradigms revisited. *Tree Physiol.* 28, 395–404.
- Gottsberger, G., Silberbauer-Gottsberger, I., 2006. Life in the cerrado: a South American tropical seasonal ecosystem. Vol. 1. Origen, structure, dynamics and plant use. Reta Verlag, Ulm.
- Hayashi, A., Appezzato-da-Gloria H.B., 2005. The origin and anatomy of rhizophores in *Vernonia herbacea* and *V. platensis* (Asteraceae) from the Brazilian Cerrado. *Aust. J. Bot.* 53, 273–279.
- Hoffmann, W.A., 2000. Post-establishment seedling success in the Brazilian cerrado: a comparison of savanna and forest species. *Biotropica* 32, 62–69.
- Hoffmann, W.A., Geiger, E.L., Gotsch, S., Rossatto, D.R., Silva, L.C.R., Lay, O.L., Haridasan, M., Franco, A.C., 2012. Ecological thresholds at the savanna forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecol. Lett.* 15, 759–768.
- Joaquim, E.O., Figueiredo-Ribeiro, R.C.L., Hayashi, A.H., Carvalho, M.A.M., 2014. Inulin contents and tissue distribution in storage underground organs of Asteraceae from the Brazilian rocky fields. *Botany* 92, 827-836.
- Joaquim, E.O., Silva, T.M., Figueiredo-Ribeiro, R.C.L., Moraes, M.G., Carvalho, M.A.M., 2017. Diversity of reserve carbohydrates in herbaceous species from

- Brazilian *campo rupestre* reveals similar functional traits to endure environmental stresses. *Flora* 238, 201-209.
- Juhász, C.E.P., Cursi, P.R., Cooper, M., Oliveira, T.C., Rodrigues, R.R., 2006. Soil water dynamics in a topo sequence under Savanna Woodland (Cerradão) in Assis, SP, Brazil. *Rev. Bras. Ciênc. Solo* 30, 401-412.
- Lehmann, C.E., Anderson, T.M., Sankaran, M., Higgins, S.I, Archibald, S., Hoffmann, W.A, Hanan, N.P., Williams, R.J., Fensham, R.J., Felfili, J., 2014. Savanna vegetation-fire-climate relationships differ among continents. *Science* 343, 548-552.
- Lobo, F. de A., Barros, M.P., Dalmagro, H.J., Dalmolin, Â.C., Pereira, W.E., Souza, É.C., Vourliti, G.L., Rodríguez Ortíz, C.E., 2013. Fitting net photosynthetic light-response curves with Microsoft Excel – a critical look at the models. *Photosynthetic* 51, 445-456.
- Mendonça, R.C., Felfili, J.M., Walter, B.M.T., Silva-Júnior, M.C., Rezende, A.B., Filgueiras, T.S., Nogueira, P.E., Fagg, C.W., 2008. Flora vascular do bioma cerrado: checklist com 12.356 espécies. In: Sano, S. M.; Almeida, S. P. de; Ribeiro, J. F. 'Cerrado: ecologia e flora. Brasília, DF: Embrapa Cerrados Vol. 2. p. 423-442
- Morandi, P.S., Marimon-Junior, B. H., De Oliveira, E. A., Reis, S. M., Valadão, M. B. X., Forsthofer, M., Passos, F. B., Marimon, B. S., 2016. Vegetation succession in the Cerrado-Amazonian forest transition zone of Mato Grasso State, Brazil. *Edinb. J. Bot.* 73, 83–93.
- Moreira, A.G., 2000. Effects of fire protection on savanna structure in central Brazil. *J. Biogeogr.* 27, 1021-1029.
- Murphy, B.P., Bowman, D.M.J., 2012. What controls the distribution of tropical forest and savanna? *Ecol. Lett.* 15, 748–758.
- Paiva, A.O., Silva, L.C.R., Haridasan, M., 2015. Productivity–efficiency tradeoffs in tropical gallery forest-savanna transitions: linking plant and soil processes through litter input and composition. *Plant Ecol.* 216, 775–787.

- Pate, J.S., Froend, R.H., Bowen, B.J., Hansen, A., Kuo, J., 1990. Seedling growth and storage characteristics of seeder and resprouter species of Mediterranean-type ecosystems of S. W. Australia. *Ann. Bot.* 65, 585–601.
- Pellegrini, A.F.A., Socolar, J.B., Elsen, P.R., Giam, X., 2016. Trade-offs between savanna woody plant diversity and carbon storage in the Brazilian Cerrado. *Glob. Chang. Biol.* 22, 3373–3382.
- Pinheiro, E.S., Durigan, G., 2009. Dinâmica espaço-temporal (1962-2006) das fitofisionomias em unidade de conservação do cerrado no sudeste do Brasil. *Rev. Bras. Bot* 32, 441-454.
- Pinheiro L.F.S., Kolb R.M., Rossatto, D.R., 2018. Leaf anatomical traits of non-arboreal savanna species along a gradient of tree encroachment. *Acta Bot. Bras.* 32, 28-36.
- Pinheiro L.F.S., Kolb R.M., Rossatto, D.R., 2016. Changes in irradiance and soil properties explain why typical non-arboreal savanna species disappear under tree encroachment. *Aust. J. Bot.* 64, 333-341.
- Ratnam, J., Bond, W.J., Fensham, R.J., Hoffmann, W.A., Archibald, S., Lehmann, C.E.R., Anderson, M.T., Higgins, S.I., Sankaran, M., 2011. When is a “forest” a savanna, and why does it matter? *Glob. Ecol. Biogeogr.* 20, 653-660.
- Rocha e Silva, E.P., 1999. Efeitos do regime de queima na taxa de mortalidade e estrutura da vegetação lenhosa de campo sujo de cerrado. Brasília: Dissertação Mestrado. 58p.
- Roitman, I., Felfili, J. M., Rezende, A. V., 2008. Tree dynamics of a fire-protected cerrado *stricto sensu* surrounded by forest plantations, over a 13-year period (1991–2004) in Bahia, Brazil. *Plant Ecol.* 197, 255–267.
- Rossatto, D.R., Kolb, R.M., 2010, *Gochnatia polymorpha* (Less.) Cabrera (Asteraceae) changes in leaf structure due to differences in light and edaphic conditions. *Acta Bot. Bras.* 24, 605-612.
- Rossatto, D.R., Rigobelo, E.C., 2016. Tree encroachment into savannas alters soil microbiology and chemical properties facilitating forest expansion. *J. For. Res.* 27, 1047-1054.

- Rossatto, D.R., Araújo, P.E., Silva, B.H.P., Franco, A.C., 2018. Photosynthetic responses of understory savanna plants: Implications for plant persistence in savannas under tree encroachment. *Flora* 240, 34–39.
- Rossatto, D.R., Hoffmann, W.A., Silva, L.D.C.R., Haridasan, M., Sternberg, L.S., Franco, A.C., 2013. Seasonal variation in leaf traits between congeneric savanna and forest trees in Central Brazil: implications for forest expansion into savanna. *Trees* 27, 1139-1150.
- Sambuichi, R.H.R., Eiten, G. 2000. Fitossociologia da camada lenhosa de um Cerrado em Brasília. *Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer* 5, 62-87.
- Sato, M.N., 1996. Mortalidade de plantas lenhosas do cerrado submetidas a diferentes regimes de queima. Brasília: Dissertação de Mestrado. 46p.
- Sevanto, S., McDowell, N.G., Dickman, L.T., Pangle, R., Pockman, W.T., 2014. How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. *Plant Cell Environ.* 37, 153-161.
- Silva, L.C.R., Sternberg, L., Haridasan, M., Hoffmann, W.A., Wilhelm, F.M., Franco, A.C., 2008. Expansion of gallery forests into central Brazilian savannas. *Glob. Chang. Biol.* 14, 2108-2118.
- Silva, D.M., Batalha, M.A., Cianciaruso, M.V., 2013. Influence of fire history and soil properties on plant species richness and functional diversity in a neotropical savanna. *Acta Bot. Bras.* 27, 490-497.
- Soares, R.V. 1990. Fire in some tropical and subtropical South American vegetation types: an overview. In: Goldammer, J.G. (Ed.). *Fire in the Tropical Biota*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 63-81.
- Souza, M.C., Rossatto, D.R., Cook, G., Fujinuma, Y., Menzies, N., Morellato, P., Habermann, G., 2016. Mineral nutrition and specific leaf area of plants under contrasting long-term fire frequencies: a case study in a mesic savanna in Australia. *Trees* 30, 329–335.
- Valladares, F., Niinemets, U., 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 39, 237–257.

- Valladares, F., Martínéz-Ferri, E.L.S.A., Balaguer, L., Pérez-Corona, E., Manrique, E., 2000. Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy. *New Phytol.* 148, 79–91.
- Wigley, B.J, Bond, W.J, Hoffman, M., 2010. Thicket expansion in a South African savanna under divergent land use: local vs. global drivers? *Glob. Chang. Biol.* 16, 964–976.
- Wiegand, K., Saltz, D., Ward, D., 2006. A patch-dynamics approach to savanna dynamics and woody plant encroachment – insights from an arid savanna. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 7, 229-242.

Anexo

Irradiância (μmol [fótons] $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) mensurada a 70 cm do solo, ao redor do meio-dia (em dia de céu limpo), em agosto de 2017, na Estação Ecológica de Assis, São Paulo.

Ponto	Cerrado <i>stricto sensu</i>	Cerrado adensado
1	1.270,9	41,8
2	1.038,3	22,4
3	1.563,1	21,2
4	1.689,5	40,8
5	1.672,9	160,9
6	1.406,5	29,3
7	1.617,0	19,5
8	1.632,3	13,2
9	1.582,2	24,4
10	1.536,5	28,8
Média	1.500,9	40,2
Desvio padrão	195,8	41,1

CONCLUSÃO GERAL

Os dados obtidos neste estudo demonstram que em caso de invasão florestal e adensamento das áreas de cerrado *stricto sensu*, algumas espécies são capazes de persistir por um determinado período de tempo, pois são capazes de apresentar plasticidade foliar, tornando suas folhas capazes de captar recursos luminosos escassos.

Entretanto, os resultados fenológicos demonstram que há uma maior mortalidade de indivíduos sob sombreamento, o que sugere que essas espécies seriam capazes de aclimatar suas folhas por um período de tempo, porém não conseguiriam lidar com a baixa disponibilidade de recurso luminoso em longo prazo, e desapareceriam pelo esgotamento de suas reservas, para compensar o menor ganho de carbono e por rebrotarem continuamente. Os resultados aqui apresentados reforçam a recomendação feita por vários estudos, demonstrando a importância do fogo e do ambiente mais aberto para persistência de uma alta diversidade de espécies não arbóreas típicas do ambiente savânico.

REFERÊNCIAS

ABREU, R.C.R.; HOFFMANN, W.A.; VASCONCELOS, H.; PILON, N.; ROSSATTO, D.R.; DURIGAN, G. The biodiversity cost of carbon sequestration in tropical savanna. **Science Advances**, 3: e1701284, 2017.

ALMEIDA, V.O.; CARNEIRO, R.V.; CARVALHO, M.A.M.; FIGUEIREDO-RIBEIRO, R.C.L.; MORAES, M.G. Diversity of non-structural carbohydrates in underground organs of Iridaceae from the Cerrado. **South African Journal of Botany**, v. 96, p. 105-111, 2015.

BEDETTI, C.S.; AGUIAR, D.B.; JANNUZZI, M.C.; MOURA, M.Z.D.; SILVEIRA, F.A.O. Abiotic factors modulate phenotypic plasticity in an apomictic shrub [*Miconia albicans* (SW.) Triana] along a soil fertility gradient in a Neotropical savanna. **Australian Journal of Botany**, v. 59, p. 274-282, 2011.

BELSKY, A.J. Influences of trees on savanna productivity: tests of shade, nutrients, and tree-grass competition. **Ecology**, v. 75, p. 922-932, 1994.

BOND, W.J.; MIDGLEY G. F. Carbon dioxide and the uneasy interaction of trees and savannah grasses. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences**, v. 367, p. 601-612, 2012.

BOWMAN, D.M.J.S. Monsoon forests in north-western Australia. II. Forest–savanna transitions. **Australian Journal of Botany**, v. 40, p. 89–102, 1992.

BOWMAN, D.M.J.S.; WALSH, A.; MILNE, D.J. Forest expansion and grassland contraction within a *Eucalyptus* savanna matrix between 1941 and 1994 at Litchfield National Park in the Australian monsoon tropics. **Global Ecology and Biogeography**, v. 10, p. 535–548, 2001.

BUITENWERF, R.; BOND, W.J.; STEVENS, N.; TROLLOPE, W.S.W. Increased tree densities in South African savannas: >50 years of data suggests CO₂ as a driver. **Global Change Biology**, 18, 675–684, 2012.

CARRANZA, T.; BALMFORD, A.; KAPOS, V.; MANICA, A. Protected area effectiveness in reducing conversion in a rapidly vanishing ecosystem: the Brazilian Cerrado. **Conservation Letters**, v.7, p. 216-223, 2014.

CARVALHO, M.H.C. Drought stress and reactive oxygen species: production, scavenging and signaling. **Plant Signaling & Behavior**, v. 3, p.156-165, 2008.

CASTRO, F. Light spectral composition in a tropical forest: measurements and model. **Tree Physiology**, v. 20, p. 49-56, 2000.

CHARLES-DOMINIQUE, T.; BECKETT, H.; MIDGLEY, G.F.; BOND, W.J. Proteção de brotos: uma característica chave para a classificação de espécies em um mosaico floresta-savana. **New Phytologist**, v. 207, 1052-1060, 2015.

CHAZDON, R.L.; PEARCY, R.W., Photosynthetic responses to light variation in rainforest species. **Oecologia**, v. 69, p. 524–531, 1986.

CLARKE, P.J.; LAWES, M.J.; MIDGLEY, J.J.; LAMONT, B.B.; OJEDA, F.; BURROWS, G.E; ENRIGHT, N.J.; KNOX, K.J. Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire. **New Phytologist**, v. 197, p. 19-35, 2013.

COUTINHO, L.M. Ecological effects of fire in Brazilian Cerrado. In: HUNTLEY, B.J.; WALKER, B.H. (Eds.). **Ecology of Tropical Savannas**. Berlin: Springer, 1982. p. 273-291.

DENSLOW J.S.; GUZMAN G.S. Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama. **Journal of Vegetation Science**, v.11, p 201-212, 2000.

DURIGAN, G.; RATTER, J.A. Successional changes in cerrado and cerrado/forest ecotonal vegetation in western São Paulo State, Brazil, 1962-2000. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 63, 119-130, 2006.

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.

DURIGAN, G.; BACIC, M.C.; FRANCO, G.A.D.C; SIQUEIRA, M.F. Inventário florístico do cerrado na Estação Ecológica de Assis, SP. **Hoehnea**, v. 26, p. 149-172, 1999.

ELDRIDGE, D.J.; BOWKER, M.A.; MAESTRE, F.T.; ROGER, E.; REYNOLDS, J.F.; WHITFORD, W.G. Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: towards a global synthesis. **Ecology Letters**, v. 14, p. 709–722, 2011.

FIGUEIREDO-RIBEIRO, R.C.L.; DIETRICH, S.M.C. Sugar content and metabolic activities in cold-stored fragmented xylopodium of *Ocimum nudicaule* Benth. var. *anisifolia* Giul. (Labiatae). **Journal of Experimental Botany**, v. 34, p. 476-483, 1983.

FIGUEIREDO-RIBEIRO, R.C.L.; DIETRICH, S.M.C.; CHU, E.P.; CARVALHO, M.A.M.; VIEIRA, C.C.J.; GRAZIANO, T.T. Reserve carbohydrates in underground organs of native Brazilian plants. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 9, p. 159–166. 1986.

FRANCO, A.C.; LÜTTGE, U. Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical, efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency. **Oecologia**, v. 131, p. 356-365, 2002.

FRANCO, A.C.; MATSUBARA, S.; ORTHEN, B. Photoinhibition, carotenoid composition and the co-regulation of photochemical and non-photochemical quenching in Neotropical savanna trees. **Tree Physiology**, v. 27, p. 717-725, 2007.

FRANÇOSO, R.D.; BRANDÃO, R.; NOGUEIRA, C.C; SALMONA, Y.B; MACHADO, R.B; COLLI, G.R. Habitat loss and the effectiveness of protected areas in the Cerrado biodiversity hotspot. **Natureza & Conservação**, v. 13, p. 35-40, 2015.

GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F.C.; BUCCI, S.J.; SCHOLZ, F.G.; FRANCO, A.C.; HOFFMANN, W.A. Water economy of neotropical savanna trees: six paradigms revisited. **Tree Physiology**, v. 28, p. 395–404, 2008.

GOTTSBERGER, G.; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. **Life in the Cerrado: a South American tropical seasonal ecosystem**. Vol. 1. Origen, structure, dynamics and plant use. Ulm: Reta Verlag, 2006.

GOULART, M.F.; LOVATO, M.B.; BARROS, F.V; VALLADARES, F.; LEMOS-FILHOS, J.P. Which extent is plasticity to light involved in the ecotypic differentiation of a tree species from savanna and forest? **Biotropica**, v. 43, p. 695-703, 2011.

HAYASHI, A.; APPEZZATO-DA-GLORIA H.B. The origin and anatomy of rhizophores in *Vernonia herbacea* and *V. platensis* (Asteraceae) from the Brazilian Cerrado. **Australian Journal of Botany**, v. 53, p. 273–279, 2005.

HOFFMANN, W.A. Post-establishment seedling success in the Brazilian cerrado: a comparison of savanna and forest species. **Biotropica**, v. 32, p. 62–69, 2000.

HOFFMANN, W.A.; GEIGER, E.L.; GOTTSCH, S.; ROSSATTO, D.R.; SILVA, L.C.R.; LAY, O.L.; HARIDASAN, M.; FRANCO, A.C. Ecological thresholds at the savanna forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. **Ecology Letters**, v.15, p. 759–768, 2012.

JOAQUIM, E.O.; FIGUEIREDO-RIBEIRO, R.C.L.; HAYASHI, A.H.; CARVALHO, M.A.M. Inulin contents and tissue distribution in storage underground organs of Asteraceae from the Brazilian rocky fields. **Botany**, v. 92, p. 827-836, 2014.

JOAQUIM, E.O.; SILVA, T.M.; FIGUEIREDO-RIBEIRO, R.C.L.; MORAES, M.G.; CARVALHO, M.A.M. Diversity of reserve carbohydrates in herbaceous species from Brazilian *campo rupestre* reveals similar functional traits to endure environmental stresses. **Flora**, v. 238, p. 201-209, 2017.

JUHÁSZ, C.E.P.; CURSI, P.R.; COOPER, M.; OLIVEIRA, T.C.; RODRIGUES, R.R. Soil water dynamics in a toposequence under Savanna Woodland (Cerradão) in Assis, SP, Brazil. **Revista Brasileira de Ciências do Solo**, v. 30, p. 401-412, 2006.

LEHMANN, C.E.; ANDERSON, T.M.; SANKARAN, M.; HIGGINS, S.I.; ARCHIBALD, S.; HOFFMANN, W.A.; HANAN, N.P.; WILLIAMS, R.J.; FENSHAM, R.J.; FELFILI, J. Savanna vegetation-fire-climate relationships differ among continents. **Science**, v. 343, p. 548-552, 2014.

LOBO, F. DE A.; BARROS, M.P.; DALMAGRO, H.J.; DALMOLIN, Â.C.; PEREIRA, W.E.; SOUZA, É.C.; VOURLITI, G.L.; RODRÍGUEZ ORTÍZ, C.E. Fitting net

photosynthetic light-response curves with Microsoft Excel – a critical look at the models. **Photosynthetic**, v. 51, p. 445-456, 2013.

LUDWIG, F.; KROON, H.; BERENDSE, F.; PRINS, H.H. The influence of savanna trees on nutrient, water and light availability and the understorey vegetation. **Plant Ecology**, v. 170, p. 93–105, 2004.

LÜTTGE, U. **Physiological Ecology of Tropical Plants**. Berlin: Springer-Verlag, 2008.

MENDONÇA, R.C.; FELFILI, J.M.; WALTER, B.M.T.; SILVA JÚNIOR, M.C.; REZENDE, A.V.; FILGUEIRAS, T.S., NOGUEIRA, P.E.; FAGG, C.W. Flora vascular do bioma Cerrado: checklist com 12.356 espécies. In: SANO, S.M.; ALMEIDA, S.P.; RIBEIRO, J.F. (Eds.). **Cerrado: ecologia e flora**. Brasília: Embrapa Cerrados, 2008. p. 423-442.

MITCHARD, E.T.; SAATCHI, S.S.; GERARD, F.F.; LEWIS, S.L.; MEIR, P. Measuring woody encroachment along a forest-savanna boundary in Central Africa. **Earth Interactions**, v. 13, p. 1–29. 2009.

MITTERMEIER, R A.; FONSECA, G.A.B.; RYLANDS, A.B.; BRANDON, K. A brief history of biodiversity conservation in Brazil. **Conservation Biology**, v. 19, p. 601-611, 2005.

MORANDI, P. S.; MARIMON-JUNIOR, B.H.; DE OLIVEIRA, E.A.; REIS, S.M.; VALADÃO, M.B.X.; FORSTHOFER, M.; PASSOS, F.B.; MARIMON, B.S. Vegetation succession in the Cerrado-Amazonian forest transition zone of Mato Grosso State, Brazil. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 73, p. 83–93, 2016.

MOREIRA, A.G. Effects of fire protection on savanna structure in central Brazil. **Journal of Biogeography**, v. 27: p. 1021-1029, 2000.

MURPHY, B.P.; BOWMAN, D.M.J. What controls the distribution of tropical forest and savanna? **Ecology Letters**, v.15, p. 748–758. 2012.

MYERS, N.; MITTERMEIER, R.; MITTERMEIER, C.; DA FONSECA, G.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, p. 853-858, 2000.

PAIVA, A.O.; SILVA, L.C.R.; HARIDASAN, M. Productivity–efficiency tradeoffs in tropical gallery forest-savanna transitions: linking plant and soil processes through litter input and composition. **Plant Ecology**, p. 216, p. 775–787, 2015.

PATE, J.S.; FROEND, R.H.; BOWEN, B.J.; HANSEN, A.; KUO, J. Seedling growth and storage characteristics of seeder and resprouter species of Mediterranean-type ecosystems of S. W. Australia. **Annals of Botany**, v. 65, p. 585–601, 1990.

PELLEGRINI, A.F.A.; SOCOLAR, J.B.; ELSEN, P.R.; GIAM, X. Trade-offs between savanna woody plant diversity and carbon storage in the Brazilian Cerrado. **Global Change Biology**, v. 22, p. 3373–3382, 2016

PETERSON, A.T.; PAPES, M. EATON, M. Transferability and model evaluation in ecological niche modeling: a comparison of Garp and Maxent. **Ecography**, v. 30, p. 550-560, 2007.

PINHEIRO, M.H.O.; MONTEIRO, R. Contribution of forest species to the floristic composition of a forested savanna in southeastern Brazil. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 49, p.763-774, 2006.

PINHEIRO, E.S.; DURIGAN, G. Dinâmica espaço-temporal (1962-2006) das fitofisionomias em unidade de conservação do cerrado no sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v.32, p. 441-454, 2009.

PINHEIRO, E.S.; DURIGAN, G. Diferenças florísticas e estruturais entre fitofisionomias do Cerrado em Assis, SP, Brasil. **Revista Árvore**, v. 36: p. 181-193, 2012.

PINHEIRO L.F.S.; KOLB R.M.; ROSSATTO, D.R. Leaf anatomical traits of non-arboreal savanna species along a gradient of tree encroachment **Acta Botanica Brasilica**, v. 32, p. 28-36, 2018.

PINHEIRO L.F.S.; KOLB R.M.; ROSSATTO, D.R. Changes in irradiance and soil properties explain why typical non-arboreal savanna species disappear under tree encroachment. **Australian Journal of Botany**, v. 64, p. 333-341, 2016.

POORTER, H.; GARNIER, E. Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. In: PUGNAIRE, F.I.; VALLADARES, F. (Eds.). **Handbook of Functional Plant Ecology**, New York: Marcel Dekker Inc., 1999. p.81-120.

POORTER, L.; KITAJIMA, K. Carbohydrate storage and light requirements of tropical moist and dry forest tree species. **Ecology**, v. 88, p. 1000–1011, 2007.

PRIOR, L.D.; EAMUS, D.; DUFF, G.A. Seasonal and diurnal patterns of carbon assimilation, stomatal conductance and leaf water potential in *Eucalyptus tetrodonta* saplings in a wet–dry savanna in northern Australia. **Australian Journal of Botany**, v. 45, p. 241–258, 1997.

PRIOR L.D.; EAMUS D.; DOWMAN, D.M.J.S. Leaf attributes in the seasonally dry tropics: a comparison of four habitats in northern Australia. **Functional Ecology**, v. 17, p. 504-515, 2003.

RATNAM, J.; BOND, W.J.; FENSHAM, R.J.; HOFFMANN, W.A.; ARCHIBALD, S.; LEHMANN, C.E.R.; ANDERSON, M.T.; HIGGINS, S.I.; SANKARAN, M. When is a “forest” a savanna, and why does it matter? **Global Ecology and Biogeography**, v. 20, p. 653-660. 2011.

RATTER, J.A.; RIBEIRO, J.F.; BRIDGEWATER, S. The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. **Annals of Botany**, v. 80, p. 223–230, 1997.

RIBEIRO, J.F.; WALTER, B.M.T. Fitofisionomias do bioma Cerrado. In: SANO, S.M.; ALMEIDA, S.P. (Eds.). **Cerrado: ambiente e flora**. Planaltina: EMBRAPA/CPAC, 1998. p. 89-186.

RIZZINI, C.T.; HERINGER, E.P. Underground organs of plants from some southern Brazilian savannas, with special reference to the xylopodium. **Phyton**, v. 17, p. 105–124, 1961.

ROCHA E SILVA, E.P. Efeitos do regime de queima na taxa de mortalidade e estrutura da vegetação lenhosa de campo sujo de cerrado. Brasília: Dissertação Mestrado, 1999. 58p.

ROITMAN, I.; FELFILI, J. M.; REZENDE, A. V. Tree dynamics of a fire-protected cerrado stricto sensu surrounded by forest plantations, over a 13-year period (1991–2004) in Bahia, Brazil. **Plant Ecology**, v. 197, p. 255–267, 2008.

ROSSATTO, D.R.; KOLB, R.M. *Gochnatia polymorpha* (Less.) Cabrera (Asteraceae) changes in leaf structure due to differences in light and edaphic conditions. **Acta Botanica Brasilica**, v. 24, p. 605-612, 2010.

ROSSATTO, D.R.; RIGOBELLO, E.C. Tree encroachment into savannas alters soil microbiology and chemical properties facilitating forest expansion. **Journal of Forest Research**, v. 27, p. 1047-1054, 2016.

ROSSATO, D.R.; ARAÚJO, P.E.; SILVA, B.H.P.; FRANCO, A.C. Photosynthetic responses of understory savanna plants: Implications for plant persistence in savannas under tree encroachment. **Flora**, v. 240, p. 34–39, 2018.

ROSSATTO, D.R.; HOFFMANN, W.A.; SILVA, L.D.C.R.; HARIDASAN, M.; STERNBERG, L.S.; FRANCO, A.C. Seasonal variation in leaf traits between congeneric savanna and forest trees in Central Brazil: implications for forest expansion into savanna. **Trees**, v. 27, p. 1139-1150, 2013.

SAMBUICHI, R.H.R.; EITEN, G. Fitossociologia da camada lenhosa de um Cerrado em Brasília. **Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer**, v. 5, p. 62-87. 2000.

SANKARAN, M.; RATNAM, J.; HANAN, N.P. Tree–grass coexistence in savannas revisited – insights from an examination of assumptions and mechanisms invoked in existing models. **Ecology Letters**, v. 7, p. 480–490, 2004.

SANTIAGO, L.S; WRIGHT, S.J Leaf functional traits of tropical forest plants in relation to growth form. **Functional Ecology**, v. 21, p. 19-27. 2007.

SATO, M.N. Mortalidade de plantas lenhosas do cerrado submetidas a diferentes regimes de queima. Brasília: Dissertação de Mestrado, 1996. 46p.

SCHOLES, R.J.; ARCHER, S.R. Tree–grass interactions in savannas. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 28, p. 517–544, 1997.

SEGHIERI, J.; FLORET, C.H.; PONTANIER, R. Plant phenology in relation to water availability: herbaceous and woody species in the savannas of northern Cameroon. **Journal of Tropical Ecology**, v. 11, p. 237–254, 1995.

SEVANTO, S.; MCDOWELL, N.G.; DICKMAN, L.T.; PANGLE, R.; POCKMAN, W.T. How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. **Plant, Cell and Environment**, v. 37, p.153-161, 2014.

SILVA, J.M.C.; BATES, J.M. Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: a tropical savanna hotspot. **Bioscience**, v. 52, p. 225-233, 2002

SILVA, L.C.R.; STERNBERG, L.; HARIDASAN, M.; HOFFMANN, W.A.; WILHELM, F.M.; FRANCO, A.C. Expansion of gallery forests into central Brazilian savannas. **Global Change Biology**, v. 14, p. 2108-2118, 2008.

SILVA, D.M.; BATALHA, M.A.; CIANCIARUSO, M.V. Influence of fire history and soil properties on plant species richness and functional diversity in a neotropical savanna. **Acta Botanica Brasilica**, v. 27, p. 490-497, 2013.

SMIT, G.N. An approach to tree thinning to structure southern African savannas for long-term restoration from bush encroachment. **Journal of Environmental Management**, v. 71, p. 179–191, 2004.

SOARES, R.V. Fire in some tropical and subtropical South American vegetation types: an overview. In: GOLDAMMER, J.G. (Ed.). **Fire in the Tropical Biota**. Berlin: Springer-Verlag, 1990. p. 63-81.

SOUZA, M.C.; ROSSATTO, D.R.; COOK, G.; FUJINUMA, Y.; MENZIES, N.; MORELLATO, P.; HABERMANN, G. Mineral nutrition and specific leaf area of plants under contrasting long-term fire frequencies: a case study in a mesic savanna in Australia. **Trees**, v. 30, p. 329–335, 2016.

STEVENS, P. F. Angiosperm phylogeny website. Version 13, University of Missouri, St Louis, and Missouri Botanical Garden, 2017

TERTULIANO, M.F.; FIGUEIREDO-RIBEIRO, R.C.L. Distribution of fructose polymers in herbaceous species of Asteraceae from the cerrado. **New Phytologist**, v. 123, p. 741-749, 1993.

THOMPSON, W.A., HUANG, L.K.; KRIEDEMANN, P.E. Photosynthetic response to light and nutrients in sun-tolerant and shade-tolerant rainforest trees. II. Leaf gas exchange and component processes of photosynthesis. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 19, p. 19-42, 1992.

VALLADARES, F.; NIINEMETS, U. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 39, p. 237–257, 2008.

VALLADARES, F.; MARTINÉZ-FERRI, E.L.S.A.; BALAGUER, L.; PÉREZ-CORONA, E.; MANRIQUE, E. Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy. **New Phytologist**, v.148, p.79–91, 2000.

WALTERS, M.B.; REICH, P.B. Are shade tolerance, survival, and growth linked? Low light and nitrogen effects on hardwood seedlings. **Ecology**, v. 77, p. 841–853, 1996.

WIEGAND, K.; SALTZ, D.; WARD, D. A patch-dynamics approach to savanna dynamics and woody plant encroachment – insights from an arid savanna. **Perspectives in Plant Ecology and Systematics**, v. 7, p. 229-242, 2006.

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