

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 18/03/2021.

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.

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.; GOTSCHE, 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.