

RESSALVA

Atendendo solicitação do autor,
o texto completo desta tese será
disponibilizado somente a partir
de 17/03/2022.

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGIA VEGETAL)**

**FATORES EDÁFICOS QUE LIMITAM A GERMINAÇÃO, O ESTABELECIMENTO
E O CRESCIMENTO DE ESPÉCIES ARBÓREAS EM CAMPOS ÚMIDOS DE
CERRADO**

JONATHAN WESLEY FERREIRA RIBEIRO

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas, ênfase em Biologia Vegetal.

SETEMBRO – 2020

JONATHAN WESLEY FERREIRA RIBEIRO

**FATORES EDÁFICOS QUE LIMITAM A GERMINAÇÃO, O
ESTABELECIMENTO E O CRESCIMENTO DE ESPÉCIES ARBÓREAS EM
CAMPOS ÚMIDOS DE CERRADO**

Orientadora: Profa. Dra. Rosana Marta Kolb

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas, ênfase em Biologia Vegetal.

RIO CLARO – SP

2020

R484f Ribeiro, Jonathan Wesley Ferreira
Fatores edáficos que limitam a germinação, o
estabelecimento e o crescimento de espécies arbóreas em
campos úmidos de Cerrado / Jonathan Wesley Ferreira Ribeiro.
-- Rio Claro, 2020
93 f. : il., tabs., fotos

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp),
Instituto de Biociências, Rio Claro
Orientadora: Rosana Marta Kolb

1. Ecofisiologia vegetal. 2. Ecologia dos cerrados. 3. Estresse
vegetal. 4. Fotossíntese. 5. Germinação. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do
Instituto de Biociências, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: RESPOSTAS GERMINATIVAS E MORFOFISIOLÓGICAS DE ESPÉCIES ARBÓREAS ÀS CONDIÇÕES EDÁFICAS DE CAMPOS ÚMIDOS DO CERRADO

AUTOR: JONATHAN WESLEY FERREIRA RIBEIRO

ORIENTADORA: ROSANA MARTA KOLB

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Doutor em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGIA VEGETAL), área: Biologia Vegetal pela Comissão Examinadora:



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



Prof. Dr. DAVI RODRIGO ROSSATTO
Departamento de Biologia Aplicada a Agropecuária / FCAV / UNESP - Jaboticabal


Prof.ª Dr.ª GISELDA DURIGAN

Laboratório de Ecologia e Hidrologia Florestal - Floresta Estadual de Assis / Instituto Florestal do Estado de São Paulo



Prof. Dr. FERNANDO AUGUSTO DE OLIVEIRA E SILVEIRA
Departamento de Botânica / Universidade Federal de Minas Gerais



Prof. Dr. WILLIAM ARTHUR HOFFMANN
Department of Plant and Microbial Biology, North Carolina State University, Raleigh, North Carolina / USA

Rio Claro, 17 de setembro de 2020

Título alterado para: **“FATORES EDÁFICOS QUE LIMITAM A GERMINAÇÃO, O ESTABELECIMENTO E O CRESCIMENTO DE ESPÉCIES ARBÓREAS EM CAMPOS ÚMIDOS DE CERRADO”.**

Aos meus pais, Edna e Jonas, dedico.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente à Dra. Rosana Marta Kolb, minha orientadora desde o mestrado, por todo apoio e compreensão durante o doutorado. Tudo que realizei durante este longo período foram novas experiências, portanto, sou muito grato por acreditar no meu potencial, quando muitas vezes nem eu mesmo acreditei!

À Dra. Giselda Durigan, agradeço pela confiança, correções e apontamentos sempre valiosos, além de todo o respaldo técnico e logístico quando foi necessário.

Ao Dr. Davi Rossatto, por me acompanhar em meus primeiros campos, me ensinar a operar todos os equipamentos para medidas fisiológicas e compartilhar parte de seu conhecimento sobre o funcionamento das plantas do Cerrado, muito obrigado.

À Dra. Natashi Pilon, agradeço por sua imensa colaboração com as análises estatísticas, e, além disso, sua gentileza, empolgação e amor pelo Cerrado sempre me inspiraram a seguir adiante.

À Dra. Alessandra Ike Coan, por me orientar formalmente durante o início do doutorado, e ao Dr. Gustavo Habermann, pelas valiosas correções e considerações no meu projeto de doutorado, muito obrigado!

A todos os colaboradores da Floresta Estadual de Assis, serei sempre grato por me receberem com tanta atenção, respeito e carinho! Obrigado a todos aqueles que me auxiliaram na instalação dos experimentos de campo, na coleta de sementes ou me resgataram de atoleiros! Agradeço também à Honda, pela hospitalidade, sempre acompanhada de um cafezinho fresco e discussões sobre o Cerrado; ao (Antônio) Melo, por sempre me auxiliar e indicar espécies e locais de coleta das sementes; ao Osmar e Wilson, por todo auxílio no acesso à “Floresta” e ao alojamento.

Ao Dr. Fernando Silveira e Dr. Willian Hoffmann, agradeço por aceitarem compor a banca de avaliação da minha tese de doutorado e contribuírem para melhorá-la.

Aos meus queridos colegas e amigos de laboratório (LAFEP), por todo o apoio concedido durante o doutorado. Especialmente ao Daniel Chaves, Guilherme Maekawa, Luiz Felipe e Ramon Bailon, que me auxiliaram em incontáveis expedições de campo, análises fisiológicas e cuidados com as plantas e sementes em casa de vegetação e laboratório; ao Rafael Gonçalo, pela realização de parte dos experimentos de germinação, pelo auxílio em campo e no cuidado com as plantas; à Thaís Montenegro, por toda a ajuda em diferentes etapas deste estudo e pela amizade sincera; agradeço também à Karina Hayakawa, pelo

auxílio em campo e por me abrigar em Assis no início do doutorado; ao Gabriel Schmidt, Guilherme Marroni, Letícia Kansbock e Luisa Cappi por todo o auxílio durante o doutorado. À Gi (Giseli Hara), pela amizade e por sempre me ajudar no que fosse preciso.

Ao Samuel, por todo amor e apoio durante este longo caminho! Além disso, agradeço também por todo o auxílio em campo, laboratório e ajuda com planilhas!

Aos meus queridos amigos do Departamento de Ciências Biológicas da Unesp Assis, Bruno Cidrão, Camila Natal, Letícia Chedid e Rafael Guilen, obrigado pelo apoio e amizade, “queixumes” nas horas vagas e pela descontração que trouxe conforto nos momentos mais difíceis!

A todos os amigos que fiz em Assis (incluindo os citados anteriormente), especialmente Aline, Derek, Nico, Daniela, Rodrigo, Eduardo, Tuane, Sérgio, obrigado por me acolherem e permitirem que eu conhecesse a mim mesmo!

À minha querida amiga Meire Lima, que me abrigou em Rio Claro sempre que necessitei, obrigado pela hospitalidade e comidas gostosas!

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela bolsa de doutorado concedida (processo nº 141443/2016-2), permitindo dedicação plena ao estudo desenvolvido, participação e apresentação dos resultados em eventos internacionais.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), pelo auxílio à pesquisa regular concedido à Dra. Rosana Kolb (Processo nº 15/24093-3), que possibilitou a aquisição de equipamentos e realização de todas as medidas fisiológicas realizadas nesta tese.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela manutenção do Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal) do Instituto de Biociências, UNESP Rio Claro.

Ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal), especialmente aos colaboradores da sessão técnica de pós-graduação; e ao Departamento de Ciências Biológicas da Unesp Assis, por proporcionarem os meios para a conclusão desta tese.

MUITO OBRIGADO!

RESUMO

Os campos úmidos são formações herbáceo-arbustivas que ocorrem sobre solos mal drenados e lençol freático superficial, sendo frequentemente encontrados entre formações savânicas e florestais no Cerrado. Há poucas informações sobre como os fatores edáficos interferem no estabelecimento de espécies arbóreas, impedindo sua colonização por árvores das vegetações adjacentes. Assim, o objetivo desta tese foi elucidar a influência de fatores edáficos dos campos úmidos sobre as estratégias de estabelecimento de espécies arbóreas típicas de formações savânicas e florestais do Cerrado, permitindo a manutenção da fisionomia campestre e, portanto, conferindo resiliência aos campos úmidos. Foram realizados experimentos em laboratório e casa de vegetação para avaliar a tolerância de sementes e de plantas jovens ao alagamento, respectivamente. Além disso, conduzimos experimentos em diferentes áreas de campos úmidos na Floresta Estadual de Assis, Assis, SP, onde introduzimos sementes e mudas das espécies *Calophyllum brasiliense* (espécie da floresta, exclusiva de ambientes úmidos), *Hymenaea stigonocarpa* (espécie da savana, exclusiva de solos bem drenados), e *Tapirira guianensis* (espécie generalista, indiferente à umidade do solo). No capítulo 1, avaliamos o grau de tolerância ao alagamento em condições de laboratório utilizando sementes de doze espécies arbóreas, sendo quatro savânicas, quatro florestais e quatro generalistas. Adicionalmente, avaliamos a emergência de plântulas de duas dessas espécies em condições de campo (campos úmidos). Os resultados obtidos sugerem que sementes de espécies típicas da floresta de galeria e espécies generalistas apresentam maior tolerância ao alagamento do que sementes de espécies savânicas. Entretanto, o nível de tolerância e a capacidade de germinar em condições de alagamento dependem da espécie e do tempo de exposição ao estresse. A alta tolerância ao alagamento em algumas espécies pode favorecer a emergência de plântulas em campos úmidos. No capítulo 2, avaliamos, em casa de vegetação, como o encharcamento e o alagamento do solo do campo úmido interferem na fisiologia fotossintética, crescimento e mortalidade de plantas jovens das espécies *C. brasiliense*, *H. stigonocarpa* e *T. guianensis*. O regime de alagamento do solo afetou de maneiras distintas as espécies estudadas. A espécie *C. brasiliense* apresentou alta tolerância aos regimes de alagamento, sendo capaz de manter sua fisiologia fotossintética e crescimento mesmo nas condições mais severas de alagamento do solo. A espécie *T. guianensis* apresentou tolerância intermediária, apresentando redução da capacidade fotossintética apenas em condições mais severas de alagamento, porém sem prejuízos ao crescimento. E a espécie

savânica *H. stigonocarpa* foi menos tolerante às condições de encharcamento e alagamento do solo, com acentuada redução da capacidade fotossintética, do crescimento radicular e maior mortalidade. No capítulo 3, avaliamos como o estabelecimento inicial (estágio de plântula) e tardio (mudas) de árvores no campo úmido é afetado pelo tipo funcional das espécies e como fatores edáficos (profundidade mínima do lençol freático, teor de argila e saturação de bases) interferem em sua fisiologia foliar. Os resultados demonstraram que a capacidade de estabelecimento varia de acordo com o tipo funcional, sendo a espécie de floresta e a generalista aquelas que apresentam maior capacidade de estabelecimento, devido à maior capacidade de estabelecimento de plântulas (*C. brasiliense*) ou sobrevivência das mudas (*T. guianensis*). Além disso, mudas de *C. brasiliense* e *T. guianensis* apresentaram maiores taxas de assimilação de carbono e melhor balanço hídrico, resultando em maiores taxas de crescimento e sobrevivência em comparação com a espécie de savana *H. stigonocarpa*. Por outro lado, mudas da espécie savânica apresentaram menores taxas de assimilação de carbono e maior déficit hídrico foliar. Como resultado, as mudas não cresceram e apresentaram menores taxas de sobrevivência. O alagamento do solo gerado pelo lençol freático superficial foi o principal fator edáfico limitante da assimilação de carbono e balanço hídrico de espécies arbóreas no campo úmido, impondo restrições ao crescimento e estabelecimento, especialmente para a espécie da savana.

Palavras-chave: Alagamento, germinação de sementes, fisiologia fotossintética, assimilação de carbono, emergência de plântulas.

ABSTRACT

Neotropical wet grasslands from the Brazilian Cerrado are herbaceous-shrub vegetation, which occur on poorly drained soils with surface groundwater, and frequently found between savanna and forest vegetation. Little is known about how edaphic factors regulate wet grasslands and constrain colonization of tree species from the adjacent arboreal vegetation. Therefore, this thesis aimed to elucidate the effects of edaphic variables of wet grasslands on the establishment of typical tree species from savanna and forest vegetation. Experiments were carried out in the laboratory and greenhouse to assess seed and seedling tolerance to flooding in tree species. In addition, we performed field experiments in different areas of wet grasslands at Assis State Forest, Assis, SP, Brazil, where we introduced seeds and saplings of the species *Calophyllum brasiliense* (a gallery forest species, typical of humid soils), *Hymenaea stigonocarpa* (a savanna species, typical of well-drained soils), and *Tapirira guianensis* (generalist species, indifferent to soil humidity). In chapter 1, we evaluated seed tolerance to flooding of savanna (4 species), forest (4 species) and generalist (4 species) tree species. Additionally, we evaluated seedlings' establishment of two from these species under field conditions (wet grasslands). Our results suggest that the flood tolerance was low or absent in seeds of the savanna species, while it tended to increase among the generalist and gallery forest species, which were able to keep the germinability capacity after been submerged in water during different periods. Seedling emergence over wet grasslands was, in general, higher for the forest species. However, the level of tolerance and the ability to germinate while submerged depended on the species and time of exposure to stress. The high seed tolerance to flooding favors seedling emergence in wet grasslands. In chapter 2, we evaluated in semi-controlled experiments how soil waterlogging and flooding of grasslands affect photosynthetic physiology, growth and mortality of *C. brasiliense*, *H. stigonocarpa* and *T. guianensis* tree saplings. Soil waterlogging and flooding differentially affected the species under study. The species *C. brasiliense* presented high tolerance to soil waterlogging and flooding, being able to maintain its photosynthetic physiology and growth even under flooding conditions. The species *T. guianensis* presented an intermediate pattern of tolerance, exhibiting reduction in photosynthetic capacity only under flooding conditions, but without impacts on growth. The savanna species *H. stigonocarpa* presented low tolerance to soil waterlogging and flooding; in these conditions, their saplings presented reduction in photosynthetic capacity and root growth, and higher mortality. In chapter 3, we evaluated how

tree establishment is affected by the functional type of species in wet grasslands and how edaphic factors interfere in leaf physiology of the species. The results showed that tree establishment varies according to the type of species, with the species *C. brasiliense* and *T. guianensis* exhibiting highest establishment potential, due to the greater ability of seedling establishment (*C. brasiliense*) or sapling growth and survival (*T. guianensis*). In addition, saplings of *C. brasiliense* and *T. guianensis* showed higher carbon assimilation rates and better water balance in plants, resulting in higher saplings growth and survival rates than observed for *H. stigonocarpa*. On the other hand, saplings of *H. stigonocarpa* exhibited lower carbon assimilation rates and greater leaf water deficit, leading to inhibition of sapling growth and lower survival rates. Soil waterlogging produced by surface groundwater was the main edaphic factor limiting leaf carbon assimilation and water balance of saplings in wet grasslands, imposing restrictions on plant establishment, especially for the savanna species.

Key words: Flooding, seed germination, photosynthetic physiology, carbon assimilation, seedling emergence.

SUMÁRIO

Introdução geral.....	12
Referências	15
Capítulo 1: Seed tolerance to flooding in Cerrado tree species: implications to tree colonization of tropical wet grasslands.....	21
Abstract.....	22
Introduction	23
Material and methods	25
Results	29
Discussion.....	33
References	36
Capítulo 2: Respostas morfofisiológicas ao alagamento do solo de campo úmido em espécies arbóreas do Cerrado.....	42
Resumo	43
Introdução.....	44
Material e métodos	46
Resultados.....	49
Discussão	54
Referências	56
Anexos	62
Capítulo 3: Shallow water table and soil properties alone do not constrain tree colonization in tropical wet grasslands.....	63
Abstract.....	64
Introduction	65
Materials and methods.....	67
Results	73
Discussion.....	79
References	83
Supplementary data	90
Conclusões gerais.....	92

INTRODUÇÃO GERAL

Na região tropical, biomas abertos (savanas e campos) e florestas úmidas constituem estados alternativos estáveis, mantidos principalmente por feedbacks positivos entre distúrbios do fogo e a vegetação (Warman e Moles, 2009; Dantas et al., 2013). O conceito de estados alternativos estáveis em comunidades biológicas pressupõe que ecossistemas podem apresentar diferentes configurações após serem submetidos a distúrbios, e na dependência do nível de distúrbio e de outros fatores determinantes, o ecossistema se mantém estável, independentemente de qual seja sua configuração/estado final (Scheffer et al., 2001; Beisner et al., 2003). A compreensão dos estados alternativos estáveis depende do entendimento de como os fatores ambientais interferem na estrutura, composição e resiliência das comunidades, a partir dos efeitos sobre os indivíduos e das interações interespecíficas (Scheffer et al., 2001; Beisner et al., 2003; Hoffmann et al., 2012). Neste contexto, compreender quais e como os fatores ecológicos limitam a distribuição de espécies arbóreas é crucial para o entendimento dos estados alternativos estáveis em regiões tropicais (Bond et al., 2005; Bond, 2008). Quando se trata de savanas e campos, mudanças na cobertura arbórea relacionam-se com a alteração do estado e a dinâmica das vegetações (Warman e Moles, 2009; Dantas et al., 2013), podendo culminar em perdas de biodiversidade e serviços ecossistêmicos essenciais (Honda e Durigan, 2016; Abreu et al., 2017).

A ocorrência de savanas em detrimento de florestas é determinada, em escala global, pela precipitação (Hirota et al., 2011). Entretanto, em regiões com níveis de precipitação intermediária e sazonalidade amena, o fogo é o principal fator que limita a expansão da cobertura arbórea (Staver et al., 2011). No Cerrado brasileiro, considerado uma savana úmida, formações savânicas podem transicionar para formações florestais após a supressão do fogo (Durigan e Ratter, 2006; Hoffmann et al., 2012; Dantas et al., 2013) e vice-versa em caso de incêndios muito frequentes (Medeiros e Miranda, 2005). O fogo, portanto, é o principal distúrbio que governa a estabilidade das vegetações savânicas e florestais no Cerrado, através de interações complexas entre esse fator de distúrbio, os recursos minerais e as características das espécies (Hoffmann et al. 2012; Dantas et al. 2013). Espécies arbóreas típicas de savana e floresta representam grupos funcionais distintos, que determinam diferentes respostas aos recursos, distúrbios e condições de estresse (Hoffmann, 2000; Hoffmann e Franco, 2008; Rossatto et al., 2009). Árvores da savana acumulam mais rapidamente uma casca espessa do que árvores da floresta, apresentando maiores probabilidades de se tornarem resistentes ao

fogo; ao passo que árvores da floresta acumulam área foliar mais rapidamente do que espécies das savanas, acelerando a transição para o estado de floresta (Hoffman et al., 2009; 2012).

Apesar do papel fundamental do fogo na distribuição de formações campestres, savânicas e florestais do Cerrado (Hoffmann et al. 2009; 2012; Dantas et al., 2013), em algumas circunstâncias a mudança de estado parece não ocorrer mesmo mediante a supressão do fogo (Leite et al., 2018; Xavier et al., 2019). Nestas circunstâncias, fatores edáficos relacionados à disponibilidade de água e nutrientes e drenagem do solo podem ser determinantes para a variação fisionômica da vegetação (Marimon-Júnior e Haridasan, 2005; Rossi et al., 2005; Assis et al., 2011; Rossatto et al., 2012; Villalobos-Vega et al., 2014). Fatores edáficos são particularmente determinantes para a ocorrência de campos úmidos no Cerrado, em locais onde o lençol freático é superficial, provocando condições de alagamento do solo e estabelecendo restrições para o estabelecimento de plantas lenhosas (Tannus, 2007; Leite et al., 2018; Xavier et al., 2019).

Os campos úmidos são formações essencialmente herbáceo-arbustivas de solos encharcados sazonal ou permanentemente, em locais onde há o afloramento do lençol freático (Ribeiro e Walter, 2008). Ocorrem em diversos tipos de solos hidromórficos, sendo geralmente rasos, ácidos, de baixa fertilidade, alta saturação de alumínio (Munhoz et al., 2008; Mendes et al., 2012), frequentemente encontrados nas encostas, nas chapadas, nos olhos d'água, circundando veredas e na borda de florestas de galeria, ou mesmo em áreas planas contíguas aos rios (Ribeiro e Walter, 2008). Gradientes topográficos podem ocorrer em maior ou menor grau, ocasionando variações nas características edáficas, como granulometria, profundidade do lençol freático, teor de umidade, de matéria orgânica e propriedades químicas do solo (Tannus, 2007). Podem ocorrer dois tipos fitofisionômicos de campo úmido: o campo limpo, fisionomia predominantemente herbácea, com a presença de alguns subarbustos; e o campo sujo, onde ocorrem indivíduos arbustivos e arbóreos de pequeno porte entremeados pelo estrato herbáceo (Ratter et al., 1997; Ribeiro e Walter, 2008) (Fig. 1). Tratam-se de ecossistemas com elevada diversidade florística, sendo as famílias Poaceae, Cyperaceae e Asteraceae de grande representatividade (Tannus e Assis, 2004; Munhoz e Felfili, 2007; Ribeiro e Walter, 2008). A vegetação do campo úmido é composta por mosaicos florísticos, determinados principalmente pela variação na umidade do solo, relacionada a diferenças nas variações físicas do solo e profundidade do lençol freático (Meirelles et al., 2002; Tannus, 2007; Munhoz et al., 2008; Mendes et al., 2012).

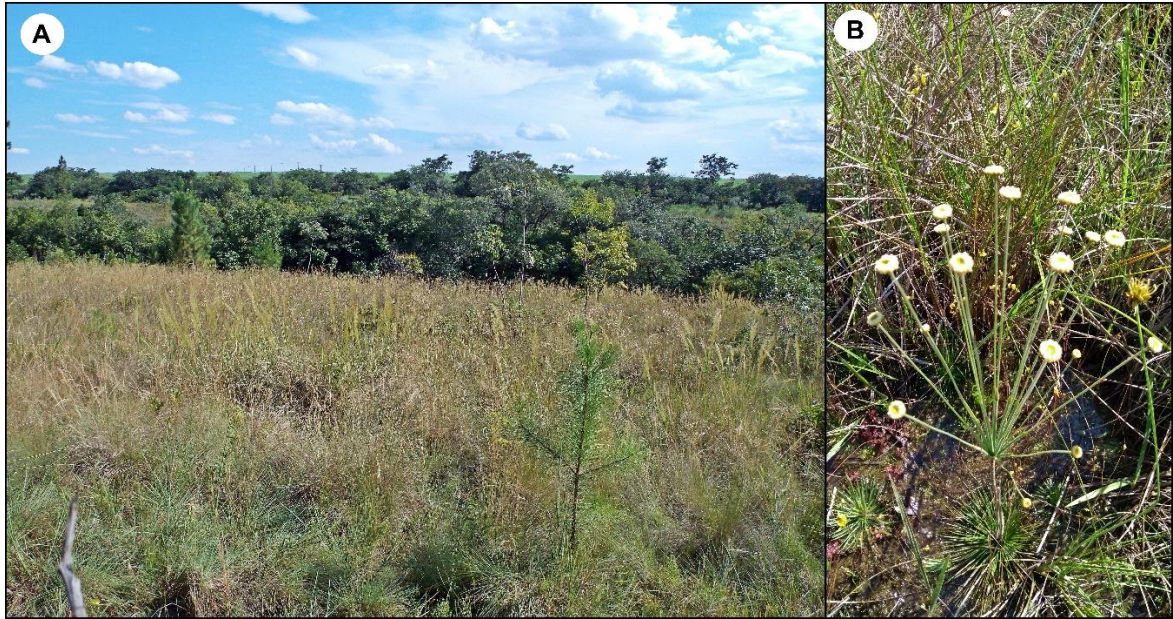


Figura 1. Campo úmido na Floresta Estadual de Assis, Assis, São Paulo, Brazil. (A) Fotografia panorâmica de uma área de campo úmido, delimitada pela floresta de galeria. (B) Detalhe da vegetação herbácea e solo alagado.

O lençol freático superficial pode reduzir a diversidade, a densidade e a área basal de espécies lenhosas de comunidades savânicas do Cerrado (Rossatto et al., 2012; Villalobos-Vega et al., 2014; Leite et al., 2018; Xavier et al., 2019). Estudos recentes demonstram que, em áreas campestres protegidas contra incêndios, em geral, apenas campos úmidos ocorrem onde a profundidade do lençol freático não ultrapassa 2 metros (Leite et al., 2018; Xavier et al., 2019). Fatores ambientais relacionados ao alagamento estão frequentemente ligados à mortalidade de plantas lenhosas em áreas úmidas do Cerrado (Durigan et al., 2004; Oliveira et al., 2015). Entretanto, a ocorrência de florestas de galeria sujeitas a alagamentos sazonais ou permanentes dos solos, frequentemente adjacente aos campos úmidos sugere que o alagamento do solo pode não restringir completamente o estabelecimento de árvores nos campos úmidos (Silva, 2015). Espécies arbóreas raramente se estabelecem nos campos úmidos, mesmo aquelas que comumente ocorrem nas matas de galeria adjacentes (Durigan et al. 2004). Entretanto, os fatores e mecanismos envolvidos na montagem das comunidades nesses ambientes, especialmente os que limitam o estabelecimento de árvores nos campos úmidos, ainda não foram devidamente esclarecidos. Neste sentido, o objetivo desta tese foi elucidar a influência de fatores edáficos sobre as estratégias de estabelecimento de espécies arbóreas típicas de formações savânicas e florestais do Cerrado, permitindo a manutenção da fisionomia campestre e, portanto, conferindo resiliência aos campos úmidos.

Partindo da premissa de que os fatores edáficos, principalmente aqueles relacionados ao alagamento do solo, interferem significativamente na dinâmica de colonização de espécies arbóreas no campo úmido (Tannus, 2007; Leite et al., 2018; Xavier et al., 2019), as seguintes questões nortearam o desenvolvimento desta tese: (I) As respostas morfofisiológicas às variações edáficas do campo úmido diferem entre espécies funcionalmente distintas do Cerrado (exclusivas, indiferentes ou intolerantes a ambientes úmidos)? (II) Espécies arbóreas, introduzidas por sementes ou mudas, são capazes de se estabelecer em áreas de campo úmido? (III) Qual o principal fator edáfico que interfere nas estratégias de estabelecimento e limita a colonização do campo úmido por espécies arbóreas?

A presente tese está dividida em três capítulos, sendo que no primeiro avaliamos o grau de tolerância ao alagamento em sementes de espécies arbóreas savânicas, florestais e generalistas (que ocorrem em ambos os tipos de vegetação). Adicionalmente, avaliamos a emergência e sobrevivência de plântulas de duas espécies em campos úmidos, uma espécie da savana com baixo grau de tolerância ao alagamento, e uma espécie da floresta com alto grau de tolerância ao alagamento. No segundo capítulo, avaliamos, através de experimentos em casa de vegetação, como o regime de alagamento do solo do campo úmido interfere na fisiologia fotossintética, crescimento e sobrevivência de plantas jovens de três espécies: *Calophyllum brasiliense* (espécie da floresta, tolerante ao alagamento), *Hymenaea stigonocarpa* (espécie da savana, intolerante ao alagamento), e *Tapirira guianensis* (espécie generalista, indiferente ao alagamento). No terceiro capítulo, avaliamos como o estabelecimento das espécies arbóreas no campo úmido é afetado pelo tipo funcional (tolerante, intolerante e indiferente ao alagamento) e como fatores edáficos interferem na fisiologia foliar das espécies.

REFERÊNCIAS

- Abreu, R.C.R., Hoffmann, W.A., Vasconcelos, H.L., Pilon, N.A., Rossatto, D.R., Durigan, G. (2017). The biodiversity cost of carbon sequestration in tropical savanna. *Science Advances*, 3, 1–8.
- Amaral, A.G., Munhoz, C.B.R., Eugênio, C.U.O., Felfili, J.M. (2013). Vascular flora in dry-shrub and wet grassland Cerrado seven years after a fire, Federal District, Brazil. *Check List*, 9, 487–503.
- Armstrong, W., Braendle, R., Jackson, M.B. (1994). Mechanisms of flooding resistance in plants. *Acta Botanica Neerlandica*, 43, 307-358.

- Assis, A.C.C., Coelho, R.M., Pinheiro, E.S., Durigan, G. (2011). Water availability determines physiognomic gradient in an area of low-fertility soils under Cerrado vegetation. *Plant Ecology*, 212, 1135–1147.
- Beisner, B., Haydon, D.T., Cuddington, K. (2003). Alternative stable states in ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1, 376–382.
- Blom, C.W.P.M., Voeselek, L.A.C.J. (1996). Flooding: The survival strategies of plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 11, 290–295.
- Bond, W.J., Woodward, F.I., Midgley, G.F. (2005). The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phytologist*, 165, 525–538.
- Bond, W.J. (2008). What Limits Trees in C₄ Grasslands and Savannas? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 641–659.
- Bond, W.J., Parr, C.L. (2010). Beyond the forest edge: Ecology, diversity and conservation of the grassy biomes. *Biological Conservation*, 143, 2395–2404.
- Braendle, R., Crawford, R.M.M. (1999). Plants as amphibians. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2, 54–78.
- Crawford, R.M.M. (1992). Oxygen availability as an ecological limit to plant distribution. *Advances in Ecological Research*, 23, 93–185.
- Dantas, V.L., Batalha, M.A., Pausas, J.G. (2013). Fire drives functional thresholds on the savanna-forest transition. *Ecology*, 94, 2454–2463.
- Durigan, G., Ratter, J.A. (2006). Successional changes in cerrado and cerrado/forest ecotonal vegetation in western Sao Paulo State, Brazil, 1962–2000. *Edinburgh Journal of Botany*, 63, 119–130.
- Durigan, G., Contieri, W.A., Melo, A.C.G., Nakata, H. (2004). Crescimento e sobrevivência de espécies arbóreas plantadas em terreno permanentemente úmido em região de Cerrado. In: Pesquisas em Conservação e Recuperação Ambiental no Oeste Paulista (eds Vilas Bôas, O., Durigan, G.). Páginas e Letras, São Paulo, pp. 447–456.
- Franco, A.C. (2002). Ecophysiology of woody plants. In: The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna (eds Oliveira, P.S., Marquis, R.J.). Columbia University Press, New York, pp. 178–197.
- Franco, C.A., Rossatto, D.R., Silva, L.C.R., Ferreira, C.S. (2014). Cerrado vegetation and global change: the role of functional types, resource availability and disturbance in regulating plant community responses to rising CO₂ levels and climate warming. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 26, 19–38.
- Furley, P.A., Ratter, J.A. (1988). Soil resources and plant communities of the central Brazilian cerrado and their development. *Journal of Biogeography*, 15, 97–108.

- Geiger, E.L., Gotsch, S.G., Damasco, G., Haridasan, M., Franco, A.C., Hoffmann, W.A. (2011). Distinct roles of savanna and forest tree species in regeneration under fire suppression in a Brazilian savanna. *Journal of Vegetation Science*, 22, 312–321.
- Hirota, M., Holmgren, M., Van New, E.H., Scheffer, M. (2011). Global resilience of tropical forest and savanna to critical transitions. *Science*, 334, 232–235.
- 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., Franco, A.C. (2003). Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. *Journal of Ecology*, 91, 475–484.
- Hoffmann, W.A., Franco, A.C. (2008). The importance of evolutionary history in studies of plant physiological ecology: examples from cerrados and forests of central Brazil. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 20, 247–256.
- Hoffmann, W.A., Adasme, R., Haridasan, M., Carvalho, M.T., Geiger, E.L., Pereira, M.A.B., Gotsch, S.G., Franco, A.C. (2009). Tree topkill, not mortality, governs the dynamics of savanna–forest boundaries under frequent fire in central Brazil. *Ecology*, 90, 1326–1337.
- Hoffmann, W.A., Geiger, E.L., Gotsch, S.G., Rossatto, D.R., Silva, L.C.R., Lau, 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. *Ecology Letters*, 15, 759–768.
- Honda, E.A., Durigan, G. (2016). Woody encroachment and its consequences on hydrological processes in the savannah. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 371, 20150313. doi.org/10.1098/rstb.2015.0313
- Hopkins, B. (1992). Ecological processes at the forest-savanna boundary. In: *Nature and Dynamics of the Forest-Savanna Boundaries* (eds Furley, P.A., Procter, J., Ratter, J.A.). Chapman and Hall, London, pp. 21–33.
- Kolb, R.M., Joly, C.A. (2009). Flooding tolerance of *Tabebuia cassinoides*: Metabolic, morphological and growth responses. *Flora*, 204, 528–535.
- Kolb, R.M., Joly, C.A. (2010). Germination and anaerobic metabolism of seeds of *Tabebuia cassinoides* (Lam.) DC subjected to flooding and anoxia. *Flora*, 205, 112–117.
- Kolb, R.M., Medri, M.E., Bianchini, E., Pimenta, J.A., Giloni, P.C., Correa, G.T. (1998). Anatomia ecológica de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs (Euphorbiaceae) submetida ao alagamento. *Brazilian Journal of Botany*, 21, 305–312.
- Kolb, R.M., Rawyler, A., Braendle R. (2002). Parameters affecting the early seedling development of four neotropical trees under oxygen deprivation stress. *Annals of Botany*, 89, 551–558.

- Kozlowski, T.T. (1997). Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiology*, 17, 490–490.
- Leite, M.B., Xavier, R.O., Oliveira, P.T.S., Silva, F.K.G., Matos, D.M.S. (2018). Groundwater depth as a constraint on the woody cover in a Neotropical Savanna. *Plant Soil*, 426, 1–15.
- Marimon-Júnior, B.H., Haridasan, M. (2005). Comparação da vegetação arbórea e características edáficas de um cerradão e um cerrado *sensu stricto* em áreas adjacentes sobre solo distrófico no leste do Mato Grosso, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 19, 913–926.
- Medeiros, M.B., Miranda, H.S. (2005). Mortalidade pós-fogo em espécies lenhosas de campo sujo submetido a três queimadas prescritas anuais. *Acta Botanica Brasilica*, 19, 493–500.
- Meirelles, M.L., Oliveira, R.C., Vivaldi, L.J., Santos, A.R., Correia, J.R. (2002). Espécies do estrato herbáceo e profundidade do lençol freático em áreas úmidas do Cerrado. Planaltina, DF: Embrapa Cerrados, 19p.
- Mendes, M.R.A., Munhoz, C.B.R., Silva Júnior, M.C., Castro, A.A.J.F. (2012). Relação entre a vegetação e as propriedades do solo em áreas de campo limpo úmido no Parque Nacional de Sete Cidades, Piauí, Brasil. *Rodriguésia*, 63, 971–984.
- Miranda, H.S., Bustamante, M.M.C., Miranda, M.C. (2002) The fire factor. In: *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna* (eds Oliveira, P.S., Marquis, R.J.). Columbia University Press, New York, pp. 51–69.
- Munhoz, C.B.R., Felfili, J.M. (2007). Florística do estrato herbáceo-subarbustivo de um campo limpo úmido em Brasília, Brasil. *Biota Neotropica*, 7, 205–215.
- Munhoz, C.B.R., Felfili, J.M., Rodrigues, C. (2008). Species-environment relationship in the herb-subshrub layer of a moist Savanna site, Federal District, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 68, 25–35.
- Oliveira, A.S., Ferreira, C.S., Graciano-Ribeiro, D., Franco, A.C. (2015). Anatomical and morphological modifications in response to flooding by six Cerrado tree species. *Acta botanica Brasilica*, 29, 478–488.
- Oliveira-Filho, A.T., Ratter, J.A. (2002). Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado biome. In: *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna* (eds Oliveira, P.S., Marquis, R.J.). Columbia University Press, New York, pp. 91–120.
- Overbeck, G.E., Velez-Martin, E., Scarano, F.R., Lewinsohn, T.M., Fonseca, C.R., Meyer, S.T., Müller, S.C., Ceotto, P., Dadalt, L., Durigan, G., Ganade, G., Gossner, M.M., Guadagnin, D.L. *et al.* (2015). Conservation in Brazil needs to include non-forest ecosystems. *Diversity and Distributions*, 21, 1455–1460.
- Parr, C.L., Lehmann, C.E., Bond, W.J., Hoffmann, W.A., Andersen, A.N. (2014). Tropical grassy biomes: misunderstood, neglected, and under threat. *Trends in Ecology & Evolution*, 29, 205–213.

- Pimentel, P., Almada, R.D., Salvatierra, A., Toro, G., Arismendi, M.J., Pino, M.T., Sagredo, B., Pinto, M. (2014). Physiological and morphological responses of *Prunus* species with different degree of tolerance to long-term root hypoxia. *Scientia Horticulturae*, 180, 14–23.
- Ratter, J.A., Ribeiro, J.F., Bridgewater, S. (1997). The Brazilian Cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany*, 80, 223–230.
- Ribeiro, J.F., Walter, B.M.T. (2008). As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Cerrado: Ecologia e Flora (eds Sano, S.M., Almeida, S.P., Ribeiro, J.F.). Embrapa, Brasília, pp. 151–199.
- Rossatto, D.R., Hoffmann, W.A., Franco, A.C. (2009). Differences in growth patterns between co-occurring forest and savanna trees affect the forest-savanna boundary. *Functional Ecology*, 23, 689–698.
- Rossatto, D.R., Silva, L.C.R., Villalobos-Vega, R., Sternberg, L.S.L., Franco, A.C. (2012). Depth of water uptake in woody plants relates to groundwater level and vegetation structure along a topographic gradient in a neotropical savanna. *Environmental and Experimental Botany*, 77, 259–266.
- Rossi, M., Mattos, I.F.A., Coelho, R.M., Menk, J.R.F., Rocha, F.T., Pfeifer, R.M., De Maria, I.C. (2005). Relação solos/vegetação em área natural no Parque Estadual de Porto Ferreira, São Paulo. *Revista do Instituto Florestal*, 17, 45–61.
- Ruggiero, P.G.C., Batalha, M.A., Pivello, V.R., Meiralles, S.T. (2002). Soil-vegetation relationships in cerrado (Brazilian savanna) and semideciduous forest, Southeastern Brazil. *Plant Ecology*, 160, 1–16.
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J.A., Folke, C., Walker, B. (2001). Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413, 591–596.
- Silva, L.C.R. (2015). Seasonal variation in groundwater depth does not explain structure and diversity of tropical savannas. *Journal of Vegetation Science*, 26, 404–406.
- Silva, L.C.R., Haridasan, M., Sternberg, L.S.L., Franco, A.C., Hoffmann, W.A. (2010). Not all forests are expanding over central Brazilian savannas. *Plant Soil*, 333, 431–442.
- Silva, L.C.R., Sternberg, L., Haridasan, M., Hoffmann, W.A., Miralles-Wilhelm, F., Franco, A.C. (2008). Expansion of gallery forests into central Brazilian savannas. *Global Change Biology*, 14, 2108–2118.
- Staver, A.C., Archibald, S., Levin, S.A. (2011). The global extent and determinants of savanna and forest as alternative biome states. *Science*, 334, 230–232.
- Tannus, J.L.S., Assis, M.A. (2004). Composição de espécies vasculares de campo sujo e campo úmido em área de cerrado, Itirapina – SP, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 27, 489–506.

Tannus, J.L.S. (2007). Estudo da vegetação dos campos úmidos de Cerrado: aspectos florísticos e ecológicos. Tese de doutorado. Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Instituto de Biociências de Rio Claro, 136f.

Valente, C.R., Latrubesse, E.M., Ferreira, L.G. (2013). Relationships among vegetation, geomorphology and hydrology in the Bananal Island tropical wetlands, Araguaia River basin, Central Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 46, 150–160.

Veldman, J.W., Buisson, E., Durigan, G., Fernandes, G.W., Le Stradic, S., Mahy, G., Negreiros, D., Overback, G.E., Veldman, R., Zaloumis, N.P., Putz, N.P., Bond, W.J. (2015). Toward an old-growth concept for grasslands, savannas, and woodlands. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 13, 154-162.

Villalobos-Vega, R., Salazar, A., Miralles-Wilhelm, F., Haridasan, M., Franco, A.C., Goldstein, G. (2014). Do groundwater dynamics drive spatial patterns of tree density and diversity in Neotropical savannas? *Journal of Vegetation Science*, 25, 1465–1473.

Xavier, R.O., Leite, M.B., Dexter, K., Matos, D.M.S. (2019). Differential effects of soil waterlogging on herbaceous and woody plant communities in a Neotropical savanna. *Oecologia*, 190, 471–483.

Warman, L., Moles, A.T. (2009). Alternative stable states in Australia's Wet Tropics: A theoretical framework for the field data and a field-case for the theory. *Landscape Ecology*, 24, 1–13.

CONCLUSÕES GERAIS

O presente estudo indica que as respostas germinativas às variações edáficas do campo úmido diferem entre espécies funcionalmente distintas do Cerrado. Espécies típicas da floresta de galeria e espécies generalistas tendem a apresentar maior tolerância ao alagamento em suas sementes, sendo essas capazes de manter a capacidade germinativa após submersas na água por períodos variáveis. Entretanto, o nível de tolerância e a capacidade de germinar em condições de alagamento dependem da espécie e do tempo de exposição ao estresse.

Também as respostas morfofisiológicas de plantas em solos alagados do campo úmido diferem entre espécies funcionalmente distintas de árvores. Os resultados obtidos em casa de vegetação demonstraram que o alagamento (lâmina d'água acima do solo) não interferiu nos parâmetros fisiológicos avaliados para a espécie exclusiva da floresta de galeria (*C. brasiliense*), e, além disso, esta espécie apresentou maior acúmulo de biomassa em solos com elevada saturação hídrica (solos encharcados), evidenciando não apenas tolerância ao alagamento como também preferência por solos mais úmidos. Para a espécie generalista (*T. guianensis*) o encharcamento do solo reduziu a condutância estomática (g_s), mas sem consequências para a taxa de assimilação de carbono (A), sendo que ambos os parâmetros foram reduzidos pelo alagamento do solo, porém, sem prejuízos para o acúmulo de biomassa das plantas. A espécie savânica (*H. stigonocarpa*) apresentou acentuada redução de g_s e A em ambos os tratamentos, com solo encharcado e alagado, e a condição de alagamento provocou redução da taxa máxima de transporte de elétrons (ETR_{max}), rendimento quântico máximo do fotossistema II (F_v/F_m) e massa das raízes. O desenvolvimento de estruturas relacionadas ao melhor arejamento de tecidos submersos, como hipertrofia de lenticelas e raízes adventícias na base do caule foi observado apenas em plantas das espécies *C. brasiliense* e *T. guianensis*, o que explica, em parte, o melhor desempenho fisiológico dessas espécies nas condições de saturação hídrica do solo avaliadas.

Os resultados obtidos em campo, indicam que espécies arbóreas que ocorrem na floresta de galeria (*C. brasiliense* e *T. guianensis*) apresentam maior capacidade de estabelecimento de plantas sobre os campos úmidos. Essas espécies exibiram maiores taxas de estabelecimento de plântulas (*C. brasiliense*) e maiores taxas de crescimento e sobrevivência de mudas (*T. guianensis*), quando comparadas à espécie de savana (*H. stigonocarpa*). Essa vantagem das espécies que ocorrem na mata de galeria é devida à maior capacidade de manter taxas de assimilação de carbono suficientes para o crescimento, bem como melhor regulação do status hídrico das plantas sob condição de alagamento dos solos. Portanto, os dados

sugerem que espécies arbóreas são capazes de se estabelecer em áreas de campos úmidos, especialmente no caso de espécies cujas sementes apresentam alta tolerância ao alagamento, como é o caso de *C. brasiliense*. O alagamento do solo gerado pelo lençol freático superficial foi o principal fator edáfico limitante para a assimilação de carbono e balanço hídrico de plantas arbóreas no campo úmido, impondo, portanto, restrições ao crescimento e estabelecimento das plantas. Entretanto, essas limitações parecem ser mais pronunciadas em espécies da savana. Dessa forma, é provável que o alagamento dos solos não seja o único fator limitante para o estabelecimento de espécies arbóreas provenientes da floresta de galeria, especialmente quando se trata de espécies tolerantes ao alagamento. Neste caso, acreditamos que distúrbios são importantes fatores ecológicos, desempenhando papel fundamental e complementar para restringir o estabelecimento de espécies tolerantes ao alagamento em campos úmidos. Distúrbios como fogo, pastoreio e geadas, por exemplo, são fatores importantes para a manutenção e resiliência de fisionomias abertas do Cerrado.

Os resultados obtidos na presente tese têm importantes implicações para a conservação e manejo de campos úmidos no Cerrado. A princípio, o lençol freático superficial, que gera condições de alta saturação hídrica e alagamento dos solos, atua como um importante filtro ecológico para espécies arbóreas presentes no “pool” local de espécies. O encharcamento do solo reduz as chances de estabelecimento de árvores através de limitações impostas primeiramente à germinação de sementes e emergência de plântulas, seguida de limitações ao desenvolvimento das plantas por restrições aos processos fotossintéticos, provocadas pela deficiência de oxigênio no solo para as raízes. Portanto, qualquer fator que interfira na dinâmica do lençol freático, tornando os solos mais secos, pode facilitar o processo de estabelecimento e a invasão de campos úmidos por espécies arbóreas.

A redução do regime de chuvas e secas intensas em decorrência de mudanças climáticas, por exemplo, podem alterar os padrões hidrológicos dos campos úmidos, tornando-os mais secos, uma vez que o lençol freático nestas áreas depende da infiltração de água pluvial no relevo adjacente. Nesse sentido, o adensamento e aumento da biomassa lenhosa de fitofisionomias adjacentes aos campos – como as vegetações savânicas – também pode alterar o regime hídrico dos campos úmidos, pois o adensamento arbóreo das vegetações abertas reduz a quantidade de água da chuva que chega até o solo.