

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 04/03/2017.

LUIZ FELIPE SOUZA PINHEIRO

**DIVERSIDADE FLORÍSTICA E MORFOANATÔMICA DE
COMUNIDADES NÃO ARBÓREAS DE CERRADO *sensu stricto*
FRENTE AO ADENSAMENTO VEGETACIONAL NA AUSÊNCIA DE
FOGO**

**ASSIS
2016**

LUIZ FELIPE SOUZA PINHEIRO

**DIVERSIDADE FLORÍSTICA E MORFOANATÔMICA DE
COMUNIDADES NÃO ARBÓREAS DE CERRADO *sensu stricto*
FRENTE AO ADENSAMENTO VEGETACIONAL NA AUSÊNCIA DE
FOGO**

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: Dra. Rosana Marta Kolb

Co-orientador: Dr. Davi Rodrigo Rossatto

ASSIS
2016

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Biblioteca da F.C.L. – Assis – Unesp

P654d Pinheiro, Luiz Felipe Souza
Diversidade florística e morfoanatômica de comunidades não
arbóreas de cerrado *sensu stricto* frente ao adensamento vegetacional
na ausência de fogo / Luiz Felipe Souza Pinheiro. Assis, 2016.
87 f. : il.

Dissertação de Mestrado – Faculdade de Ciências e Letras de
Assis – Universidade Estadual Paulista.
Orientador: Dr^a Rosana Marta Kolb
Co-orientador: Dr Davi Rodrigo Rossatto

1. Anatomia vegetal. 2. Savanas brasileiras. 3. Comunidades ve-
getais. 4. Ervas. 5. Ecologia vegetal. I. Título.

CDD 581.9

Dedico a Deus.

Ofereço à minha mãe.

Com amor.

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer quem me abriu as portas para o mundo da pesquisa científica, Dra. Rosana Kolb. Obrigado pela confiança e pela dedicação na orientação deste trabalho.

Agradeço ao Dr. Davi Rossatto por todas as oportunidades de aprendizado e por apostar em mim ao me dar a oportunidade de trabalhar contigo.

Como passei muito tempo no laboratório, não poderia deixar de agradecer aos meus colegas Carina, Graciele, Jonathan, Lucas, Milena, Suellen e Thaís. Obrigado pelos momentos de descontração, risadas, lágrimas, despedidas e, principalmente, pela cooperação e reciprocidade.

Agradeço às Dras. Nádia Somavilla e Renata Udulutsch pelas críticas e sugestões feitas durante a defesa.

Aos Drs. Ciro Branco e Fernando Silveira pelas contribuições durante o Exame de Qualificação.

Às Dras. Giselda Durigan e Renata Udulutsch pelo auxílio na identificação de espécies.

Às funcionárias Raquel, Giselli e Eliana pelo apoio técnico e disponibilidade em ajudar, sempre que necessário.

Aos alunos do Prof. Davi: Guilherme, Júlio, Lara, Natália e Paola pela imensa ajuda no trabalho de campo e também pela boa convivência e companheirismo.

Ao meu amigo Matheus e aos meus queridos amigos da graduação: Abner, Henrique e Thiago pela amizade sincera, apoio e torcida.

Por fim, agradeço imensamente aos meus familiares, especialmente ao meu pai pelo incentivo à minha formação e à minha mãe pelo amor e apoio incondicionais.

PINHEIRO, Luiz Felipe Souza. **Diversidade florística e morfoanatômica de comunidades não arbóreas de cerrado *sensu stricto* frente ao adensamento vegetal na ausência de fogo**. 2016. 87f. Dissertação (Mestrado em Biociências). – Faculdade de Ciências e Letras, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Assis, 2016.

RESUMO

As espécies não arbóreas são de extrema importância no bioma Cerrado (savana brasileira), constituindo o estrato inferior da vegetação e possuindo riqueza de espécies bem maior que a do componente arbóreo. No entanto, pouco se sabe a respeito das alterações que o avanço de vegetações florestais em ambiente de savana, especialmente em regimes de supressão de fogo, provoca na comunidade não arbórea. Do mesmo modo, são desconhecidas as respostas das espécies desta comunidade frente às mudanças ambientais causadas pelo adensamento da vegetação. Assim, este estudo objetivou investigar as mudanças florísticas, fitossociológicas e de diversidade de comunidades não arbóreas em um gradiente cerrado *sensu stricto* (ou típico) - cerrado florestado, além de avaliar as características morfoanatômicas foliares dessas espécies frente ao gradiente de adensamento. Para tanto, foi feita uma amostragem do estrato inferior da vegetação visando avaliar sua riqueza florística e sua densidade e frequência em três condições de adensamento: cerrado típico, cerrado denso e cerrado florestado. Parâmetros ambientais destas três condições foram tomados a fim de estimar sua influência sobre os padrões de diversidade. Por fim, foi analisada a morfoanatomia foliar de espécies representativas de cada condição. O adensamento alterou a condição luminosa da vegetação, com as fisionomias mais fechadas apresentando maior índice de área foliar, com menor incidência de radiação fotossinteticamente ativa no estrato inferior. As fisionomias mais fechadas também apresentaram maior umidade e quantidade de fósforo no solo. O cerrado típico apresentou maior diversidade e riqueza de espécies em relação às fisionomias mais adensadas. Assim, os ambientes mais densos e fechados apresentaram um estrato inferior menos rico e dominado por poucas espécies, sendo a luz o principal fator que influenciou a redução da riqueza. Isto se refletiu nos parâmetros morfoanatômicos, já que espécies de cerrado típico apresentaram características foliares com tendência ao xeromorfismo, relacionadas à maior incidência de luz neste ambiente. Deste modo, pode-se esperar que as espécies de cerrado florestado, que apresentaram características mais mesomorfas, sejam favorecidas pelo avanço da floresta sobre a savana em detrimento das espécies típicas de cerrado *sensu stricto*. Os resultados permitem concluir que a comunidade vegetal do estrato inferior de cerrado típico está sendo severamente prejudicada pelo sombreamento e pelo avanço florestal, na ausência de fogo.

Palavras-chave: Anatomia foliar. Cerradão. Cerrado *sensu stricto*. Estrato herbáceo-arbustivo. Fitossociologia. Folhas de sombra. Luz. Savana neotropical.

PINHEIRO, Luiz Felipe Souza. **Floristic and morphoanatomical diversity of cerrado *sensu stricto* non-arboreal communities front the tree encroachment in the absence of fire**. 2016. 87p. Dissertation (Master's degree in Biosciences). – Faculdade de Ciências e Letras, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Assis, 2016.

ABSTRACT

Non-arboreal species are highly important in the Cerrado biome (Brazilian savanna), constituting the lower layer of the Cerrado vegetation and possessing species richness much larger than the tree component. However, little is known about the changes that the advance of forest vegetation into savanna environments, especially under fire suppression, causes in non-arboreal community. Similarly, the responses of the species of this community to the environmental changes caused by tree encroachment are unknown. Thus, this study aimed to investigate the floristic, phytosociological and diversity changes of non-arboreal community in a cerrado *sensu stricto* (or typical cerrado) - forested cerrado gradient, and to evaluate the leaf morphoanatomical traits of these species along the crowding gradient. To this end, we made a sampling of the lower layer of the vegetation to evaluate its floristic richness and its density and frequency in three crowding conditions: typical cerrado, dense cerrado and forested cerrado. Environmental parameters of these three conditions were taken in order to estimate their influence on diversity patterns. Finally, the leaf anatomy of representative species in each condition was analyzed. Tree encroachment alters the vegetation light condition, with more closed physiognomies showing higher leaf area index and lower incidence of photosynthetically active radiation in the lower layer. Also, more closed physiognomies showed higher soil humidity and phosphorus content. The typical cerrado showed higher species diversity and richness than the more closed physiognomies. Thus, these environments showed a lower layer less rich and dominated by few species, with light being the main factor influencing richness reduction. This was reflected in morphoanatomical parameters, as typical cerrado species showed foliar traits with a tendency to xeromorfism, related to higher incidence of light in this environment. Thus, it is expected that the forested savanna species, which had more mesomorphic traits, would be favored by forest advance into the savanna instead of the typical species of the cerrado *sensu stricto*. Our results indicate that typical cerrado lower layer community is being severely impaired by shading and forest advance in the absence of fire.

Keywords: Cerradão. Cerrado *sensu stricto*. Foliar anatomy. Herb-shrub layer. Light. Phytosociology. Neotropical savanna. Shade leaves.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	10
REFERÊNCIAS.....	18
CAPÍTULO 1. Efeito do adensamento sobre a composição e estrutura da comunidade não arbórea de cerrado <i>sensu stricto</i>	24
Resumo.....	25
Abstract.....	26
Introdução	27
Material e Métodos.....	29
Resultados	34
Discussão.....	39
Agradecimentos	42
Referências.....	42
Material Suplementar	47
CAPÍTULO 2. O adensamento da vegetação influencia as características morfológicas foliares de espécies da comunidade não arbórea de cerrado <i>sensu stricto</i>?	50
Resumo.....	51
Abstract.....	52
Introdução	53
Material e Métodos.....	55
Resultados	59
Discussão.....	67
Agradecimentos	69
Referências.....	69
Material Suplementar	75
CONCLUSÃO GERAL.....	79
ANEXO.....	80

INTRODUÇÃO GERAL

1 - O Cerrado brasileiro e seu componente não arbóreo

Na última década, o Brasil teve grandes avanços nas políticas conservacionistas de ambientes florestais, especialmente em relação aos ambientes da Amazônia, onde as políticas implementadas para sua conservação resultaram na queda do desflorestamento ao longo dos últimos anos (NEPSTAD et al., 2014). No entanto, a conservação de ecossistemas não florestais tem sido negligenciada, a despeito da maioria destes possuírem alta riqueza de espécies, cobrirem grandes extensões do território nacional e de fornecerem importantes serviços ecossistêmicos (OVERBECK et al., 2015; VELDMAN et al., 2015).

Entre esses ecossistemas não florestais estão às savanas, caracterizadas pela presença de um estrato herbáceo-graminoso contínuo, interrompido por um estrato arbóreo, que pode ter diferentes graus de densidade (WOODWARD, 2009). O Cerrado (savana brasileira) é considerado um dos seis biomas do Brasil e possui notável riqueza de espécies e grande importância para o país, contribuindo grandemente para o abastecimento de água, pois rios de grande importância se originam neste bioma (LIMA; SILVA, 2008).

O Cerrado apresenta grande extensão territorial, ocupando cerca de 22% do território nacional, sendo o segundo maior bioma brasileiro em extensão (RATTER; RIBEIRO; BRIDGEWATER, 1997). Os fatores determinantes de sua distribuição são a precipitação sazonal, a fertilidade do solo, a drenagem e os regimes de fogo (FURLEY, 1999; RATTER, 1992). Por abranger uma vasta área, este bioma está submetido a diferenças de solo, relevo e clima, o que resulta em uma grande variedade de formações vegetacionais ao longo de sua distribuição (OLIVEIRA FILHO; RATTER, 2002).

A vegetação do Cerrado é rica em espécies de plantas, sendo registradas mais de 12.000 espécies de fanerógamas, ficando atrás apenas da Mata Atlântica que apresenta cerca de 15.000 espécies (BFG, 2015). Devido a essa grande riqueza e às fortes pressões antrópicas a que vem sendo submetido, o Cerrado foi listado entre as 25 áreas mundiais de prioridade para a conservação (MYERS et al., 2000). Apesar disso, ainda são necessários esforços para a conservação deste bioma, que incluem a criação de unidades de conservação, especialmente áreas de proteção integral (CARRANZA et al., 2014; FRANÇOSO et al., 2015) e o manejo de fogo (DURIGAN; RATTER, 2016).

Conforme o modelo de fisionomias proposto por Ribeiro & Walter (2008), o Cerrado é composto de formações campestres, caracterizadas principalmente pela dominância de espécies herbáceas e de gramíneas e ausência de árvores; formações savânicas, onde há um estrato não arbóreo contínuo (ou estrato inferior) composto por ervas, trepadeiras, subarbustos e arbustos, interrompido pelo estrato superior composto por árvores; e formações florestais, onde o componente arbóreo é predominante e bem desenvolvido. Entretanto, segundo Batalha (2011) o chamado bioma Cerrado seria, na verdade, um mosaico de biomas, onde as formações campestres, savânicas e florestais compreenderiam os biomas campo tropical, savana e floresta estacional, respectivamente.

Entre as formações savânicas do Cerrado destaca-se a fisionomia de cerrado *sensu stricto* (chamada também de cerrado típico), que é o tipo vegetacional mais dominante e comumente encontrado ao longo da distribuição do bioma (GOTTSBERGER; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, 2006). Nesta fisionomia, o estrato inferior é muito diversificado, tanto em número de espécies como em suas formas de crescimento (EITEN, 1972; GOTTSBERGER; SILBERBAUER-

GOTTSBERGER, 2006; WALTER, 2006), sendo que a proporção de espécies não arbóreas para as espécies arbóreas é de 7:1 (BFG, 2015).

Essa diversidade de espécies é associada a uma variedade de estratégias funcionais relacionadas às condições e recursos disponíveis neste ambiente (ROSSATTO, 2011; SARMIENTO, 1984), uma vez que as espécies do estrato inferior são submetidas a fortes condições limitantes (sazonalidade hídrica, presença do fogo, baixa disponibilidade nutricional do solo e altas irradiâncias), assim como as espécies arbóreas do cerrado *sensu stricto* (FRANCO, 2002).

2 - A expansão florestal em direção as savanas

No mundo inteiro, as florestas estão se expandindo sobre as savanas (MURPHY; BOWMAN, 2012; SILVA, 2014). Isto está ocorrendo também no Cerrado, principalmente nas vegetações de cerrado *sensu stricto* em regimes de supressão de fogo. Nesta condição, a vegetação se torna cada vez mais densa e fechada, especialmente nas regiões mais periféricas da distribuição do bioma (DURIGAN; RATTER, 2006; PINHEIRO; AZEVEDO; MONTEIRO, 2010; PINHEIRO; DURIGAN, 2009). Este fato está relacionado à capacidade de estabelecimento, na ausência de fogo, de espécies tipicamente florestais em ambiente savânico (HOFFMANN et al., 2009; SILVA et al., 2008), uma vez que grande parte das regiões de Cerrado estão em contato com ambientes florestais (COLE, 1992). O recrutamento das espécies florestais, especialmente arbóreas, oriundas de áreas adjacentes, contribui para o fechamento do dossel (HOFFMANN et al., 2012a). Isto, por sua vez, leva a vegetação a uma situação de menor propensão a incêndios, pois a maior cobertura arbórea leva ao sombreamento do estrato herbáceo-graminoso, que apresenta muitas espécies que parecem ser intolerantes a esta condição. Assim, a redução da

biomassa deste estrato, associada às mudanças do microclima provocam diminuição da flamabilidade da vegetação, sendo as gramíneas a maior fonte para a combustão nas savanas (HOFFMANN et al., 2012a;b).

A vegetação de Cerrado no Estado de São Paulo dentro de unidades de conservação está há muitos anos livre de ocorrência de fogo (DURIGAN et al., 1999; DURIGAN; RATTER, 2006; PINHEIRO; DURIGAN, 2009), o que tem causado o adensamento da vegetação, com avanço de espécies típicas da floresta estacional semidecidual e de outras florestas associadas sobre o cerrado *sensu stricto* (DURIGAN; RATTER, 2006; PINHEIRO; DURIGAN, 2009). Esta situação parece estar colocando a comunidade do estrato inferior em uma situação preocupante devido ao gradual desaparecimento deste componente das fisionomias de Cerrado, o que pode acarretar em riscos de extinção e perda de diversidade local (PINHEIRO; DURIGAN, 2009; PINHEIRO; DURIGAN, 2012; ROSSATTO; TONIATO; DURIGAN, 2008). Contudo, até o momento não foram mensurados os reais efeitos do adensamento no desaparecimento e substituição de espécies nestas comunidades.

A Estação Ecológica de Assis (EEA) foi criada em 1992 com o propósito de proteção integral dos recursos naturais e é um dos maiores remanescentes de Cerrado do Estado de São Paulo (PINHEIRO; DURIGAN, 2009; SÃO PAULO, 1997). Desde que a área passou a ser propriedade do Estado, em 1959, ela veio a ser protegida de atividades antrópicas e de queimadas (PINHEIRO; DURIGAN, 2009).

O adensamento da vegetação na EEA e seus efeitos sobre a comunidade arbórea e nas propriedades edáficas já têm sido constatados em alguns estudos. Pinheiro e Durigan (2009), por meio de aerofotos e imagens “QuickBird”, estimaram a área ocupada pelas diversas fisionomias de Cerrado no período de 1962 a 2006 e

constataram a expansão generalizada do cerrado florestado (cerradão) na área. A florística e a fitossociologia comparativa de árvores no gradiente cerrado *sensu stricto*-cerrado florestado revelaram que o número e a diversidade de espécies são maiores no cerrado florestado, devido à contribuição das espécies florestais que avançaram no cerrado *sensu stricto*; entretanto, a comunidade arbórea de cerrado típico e cerrado florestado são muito diferentes, sendo que muitas espécies típicas de cerrado *sensu stricto* não são encontradas na fisionomia mais adensada (PINHEIRO; DURIGAN, 2012). As comunidades ao longo deste gradiente se diferenciam também em termos de área basal, altura, densidade de árvores e cobertura de copas, sendo registrados valores mais altos para a fisionomia de cerrado florestado (PINHEIRO; DURIGAN, 2012). Além das modificações vegetacionais, fatores ambientais também sofrem alterações ao longo do gradiente. Rossatto e Rigobelo (2016) encontraram maiores quantidades de serapilheira, matéria orgânica e fósforo, e valores mais altos de atividade microbiana em solos superficiais de cerrado florestado (onde originalmente era um cerrado *sensu stricto*) em relação aos solos onde a fisionomia ainda era aberta, mostrando os efeitos deste adensamento para o componente edáfico.

Apesar de todo o esforço em pesquisas nos âmbitos nacional e internacional, que tem como objetivo compreender os diversos aspectos da dinâmica floresta-savana, e de o componente não arbóreo ser dominante, tanto floristicamente como estruturalmente, em fisionomias de cerrado *sensu stricto* (DURIGAN et al., 2004; MENDONÇA et al., 2008; WALTER, 2006), pouco é conhecido sobre a sua diversidade, composição e estruturação, principalmente frente ao adensamento da vegetação causada pelo avanço florestal. Estudos que tratam dos aspectos florísticos e fitossociológicos do componente não arbóreo de maneira isolada,

geralmente abordam fisionomias totalmente campestres (TANNUS; ASSIS, 2004; MUNHOZ; FELFILI, 2006a;b, 2007, 2008). Assim, se faz necessária uma compreensão maior de quanto o adensamento da vegetação do estrato superior afeta a comunidade não arbórea e quais fatores ambientais estariam envolvidos na possível redução da riqueza e diversidade destas comunidades, uma vez que a maior cobertura arbórea pode alterar o microclima do sub-bosque e das regiões mais inferiores da vegetação, como demonstrado por Hoffmann et al. (2012b) em estudo relatando as transições entre os ambientes de floresta e de savana.

3 - Estratégias morfofuncionais foliares

As respostas das plantas às características específicas do ambiente de Cerrado são muitas, no entanto, há uma lacuna no que diz respeito ao conhecimento dos aspectos morfológicos e funcionais da comunidade não arbórea frente às variações ambientais (ROSSATTO, 2011), principalmente frente a condições de adensamento vegetal. Para espécies lenhosas, sabe-se que algumas são plásticas o suficiente para ajustar seus atributos estruturais/funcionais foliares em gradientes fisionômicos de Cerrado (BEDETTI et al., 2011; SCHOLZ et al., 2008), mantendo-se assim na vegetação mesmo quando esta passou por processos de adensamento (GEIGER et al., 2011).

O estudo das folhas é imprescindível no que diz respeito à compreensão dos processos adaptativos das espécies a seus ambientes, pois são os principais órgãos que influenciam o crescimento e a reprodução das plantas (NIKLAS et al., 2007). Além disso, as folhas são os órgãos vegetais que mais apresentam variações morfológicas, sendo relacionadas como respostas a ambientes específicos (FAHN, 1986). Apesar do pouco conhecimento dos parâmetros morfoanatômicos das plantas

não arbóreas de cerrado *sensu stricto*, sabe-se que estas espécies possuem características anatômicas foliares mais mesomorfas quando comparadas com espécies arbóreas (ROSSATTO; KOLB; FRANCO, 2015). Contudo, mesmo em termos de anatomia foliar descritiva, pouco é conhecido sobre as espécies não arbóreas, especialmente as herbáceas (ROSSATTO, 2011; ROSSATTO; KOLB; FRANCO, 2015), sendo os estudos nesta área mais concentrados para as espécies lenhosas (BIERAS; SAJO, 2009; FERREIRA et al., 2015; MORRETES, 1967; MORRETES; FERRI, 1959). A descrição de características foliares qualitativas pode ser útil para verificação de padrões anatômicos relacionados às respostas das plantas ao ambiente, por exemplo: presença de epiderme e cutícula espessas, com presença de tricomas tectores para dissipação do excesso de energia luminosa e proteção contra perda de água, presença de compostos fenólicos e cristais de cálcio para proteção contra herbivoria e presença de mucilagem para retenção e armazenamento de água (BIERAS; SAJO, 2009; SOMAVILLA; KOLB; ROSSATTO, 2014).

REFERÊNCIAS

- BATALHA, M.A. O cerrado não é um bioma. **Biota Neotropica**, v.11, p. 21-24, 2011.
- BEDETTI, C.S. et al. 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.
- BIERAS, A.C.; SAJO, M.G. Leaf structure of the cerrado (Brazilian savanna) woody plants. **Trees**, v. 23, p. 451-471, 2009.
- BRAZIL FLORA GROUP. Growing knowledge: an overview of Seed Plant diversity in Brazil. **Rodriguésia**, v. 66, p. 1085-1113, 2015.
- CARRANZA, T. et al. Protected area effectiveness in reducing conversion in a rapidly vanishing ecosystem: the Brazilian Cerrado. **Conservation Letters**, v. 7, p. 216-223, 2014.
- COLE, M.M. Influence of physical factor on the nature and dynamics of forest-savanna boundaries. In: FURLEY, P.A.; PROCTOR, J.; RATTER, J.A. (Eds.). **Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries**. London: Chapman and Hall, 1992. p. 63-75
- 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, p. 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. et al. Inventário florístico do cerrado na Estação Ecológica de Assis, SP. **Hoehnea**, v. 26, p. 149-172, 1999.
- DURIGAN, G. et al. **Plantas do cerrado paulista**: imagens de uma paisagem ameaçada. São Paulo: Páginas e Letras Editora e Gráfica, 2004.

EITEN, G. The cerrado vegetation of Brazil. **Botanical Review**, v. 38, p. 201-349, 1972.

FAHN, A. Structural and functional properties of trichomes of xeromorphic leaves. **Annals of Botany**, v. 57, p. 631-637, 1986.

FERREIRA, C.S. et al. Anatomia da lâmina foliar de onze espécies lenhosas dominantes nas savanas de Roraima. **Acta Amazonica**, v. 45, p. 337-346, 2015.

FRANCO, A.C. Ecophysiology of woody plants. In: OLIVEIRA, P.S.; MARQUIS, R.J. (Eds.). **The cerrados of Brazil**. New York: Columbia University Press, 2002. p. 178-197.

FRANÇOSO, R.D. et al. Habitat loss and the effectiveness of protected areas in the Cerrado biodiversity hotspot. **Natureza & Conservação**, v. 13, p. 35-40, 2015.

FURLEY, P.A. The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrado. **Global Ecology Biogeography**, v. 8, p. 223-241, 1999.

GEIGER, E.L. et al. Distinct roles of savanna and forest tree species in regeneration following fire suppression in a Brazilian savanna. **Journal of Vegetation Science**, v. 22, p. 312-321, 2011.

GOTTSBERGER, G.; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. **Life in the cerrado: a South American tropical seasonal ecosystem**. Vol. I Origin, Structure, Dynamics and Plant use. Ulm: Reta Verlag, 2006.

HOFFMANN, W.A. et al. Tree topkill, not mortality, governs the dynamics of alternate stable states at savanna-forest boundaries under frequent fire in central Brazil. **Ecology**, v. 90, p. 1326-1337, 2009.

HOFFMANN, W.A. et al. 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, 2012a.

HOFFMANN, W.A. et al. Fuels or microclimate? Understanding the drivers of fire feedbacks at savanna-forest boundaries. **Austral Ecology**, v. 37, p. 634-643, 2012b.

LIMA, J.E.F.W.; SILVA, E.M. Recursos hídricos do bioma Cerrado: importância e situação. In: SANO, S.M.; ALMEIDA, S.P.; RIBEIRO, J.F. (Eds.). **Cerrado: ecologia e flora**. Vol. 1. Brasília: Embrapa Cerrados/Embrapa Informação Tecnológica, 2008. p. 151-199.

MENDONÇA, R.C. et al. Flora Vascular do Cerrado. In: SANO, S.M.; ALMEIDA, S.P.; RIBEIRO, J.F. (Eds.). **Cerrado: ecologia e flora**. Vol. 1. Brasília: Embrapa Cerrados/Embrapa Informação Tecnológica, 2008. p. 289-556.

MORRETES, B.L. Contribuição ao estudo da anatomia das folhas de plantas do cerrado II. **Boletim de Botânica (USP)**, v. 22, p. 209-244, 1967.

MORRETES, B.L.; FERRI, M.G. Contribuição ao estudo da anatomia das folhas de plantas do cerrado. **Boletim de Botânica (USP)**, v. 16, p. 7-70, 1959.

MUNHOZ, C.B.R; FELFILI, J.M. Fitossociologia do estrato herbáceo-subarbusivo de uma área de campo sujo no Distrito Federal, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 20, p. 671-685, 2006a.

MUNHOZ, C.B.R; FELFILI, J.M. Floristics of the herbaceous and subshrub layer of a moist grassland in the Cerrado Biosphere Reserve (Alto Paraíso de Goiás), Brazil. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 63, p. 343-354, 2006b.

MUNHOZ, C.B.R; FELFILI, J.M. Florística do estrato herbáceo-subarbusivo de um campo limpo úmido em Brasília, Brasil. **Biota Neotropica**, v. 7, p. 205-215, 2007.

MUNHOZ, C.B.R; FELFILI, J.M. Fitossociologia do estrato herbáceo-subarbustivo em campo limpo úmido no Brasil Central. **Acta Botânica Brasilica**, v. 22, p. 905-913, 2008.

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

MYERS, N. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, p. 853-858, 2000.

NEPSTAD, D. et al. Slowing Amazon deforestation through public policy and interventions in beef and soy supply chains. **Science**, v. 344, p. 1118-1123, 2014.

NIKLAS, K.J. et al. “Diminishing returns” in the scaling of functional leaf traits across and within species groups. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, p. 8891-8896, 2007.

OLIVEIRA FILHO, A.T; RATTER, J.A. Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado biome. In: OLIVEIRA, P.S; MARQUIS, R.J. (Eds.). **The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna**. New York: Columbia University Press, 2002. p. 91-120.

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

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, M.H.O.; AZEVEDO, T.S.D.; MONTEIRO, R. Spatial-temporal distribution of fire-protected savanna physiognomies in Southeastern Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 82, p. 379-395, 2010.

RATTER, J.A. Transitions between cerrado and Forest vegetation in Brazil. In: FURLEY, P.A.; PROCTOR, A.; RATTER, J.A. (Eds.). **Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries**. London: Chapman and Hall, 1992. p. 417-429.

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. As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. In: SANO, S.M.; ALMEIDA, S.P.; RIBEIRO, J.F. (Eds.). **Cerrado: ecologia e flora**. Vol. 1. Brasília: Embrapa Cerrados/Embrapa Informação Tecnológica, 2008. p. 151-199.

ROSSATTO, D.R. **Grupos funcionais em plantas do cerrado *sensu stricto***: utilização de recursos hídricos, variabilidade e efeito filogenético em parâmetros funcionais e estruturais foliares. 2011. 137 f. Tese (Doutorado em Ecologia) – Departamento de Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, Brasília, 2011.

ROSSATTO, D.R.; RIGOBELLO, E.C. Tree encroachment into savannas alters soil microbiological and chemical properties facilitating forest expansion. **Journal of Forestry Research** (no prelo), 2016. doi: 10.1007/s11676-016-0219-0.

ROSSATTO, D.R.; TONIATO, M.T.Z.; DURIGAN, G. Flora fanerogâmica não-arbórea do cerrado na Estação Ecológica de Assis, Estado de São Paulo. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 31, p. 409-424, 2008.

ROSSATTO, D.R.; KOLB, R.M.; FRANCO, A.C. Leaf anatomy is associated with the type of growth form in Neotropical savanna plants. **Botany**, v. 93, p. 507-518, 2015.

SÃO PAULO (Estado). Secretaria de Estado do Meio Ambiente. **Cerrado**: bases para a conservação e uso sustentável das áreas de cerrado do Estado de São Paulo. São Paulo: Série Probio/SP, 1997.

SARMIENTO, G. **The Ecology of Neotropical Savannas**. Cambridge: Harvard University Press, 1984.

SCHOLZ, F.G. et al. Plant- and standlevel variation in biophysical and physiological traits along tree density gradients in the Cerrado. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 20, p. 217-232, 2008.

SILVA, L.C.R. Importance of climate-driven forest–savanna biome shifts in anthropological and ecological research. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 111, p. E3831-E3832, 2014.

SILVA, L.C.R. et al. Expansion of gallery forests into central Brazilian savannas. **Global Change Biology**, v. 14, p. 2108-2118, 2008.

SOMAVILLA, N.S.; KOLB, R.M.; ROSSATTO, D.R. Leaf anatomical traits corroborate the leaf economic spectrum: a case study with deciduous forest tree species. **Brazilian Journal of Botany**, v. 37, p. 69-82, 2014.

TANNUS, J.L.S.; ASSIS, M.A. Composição de espécies vasculares de campo sujo e campo úmido em área de cerrado, Itirapina - SP, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 27, p. 489-509, 2004.

VELDMAN, J.W. et al. Toward an old-growth concept for grasslands, savannas, and woodlands. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 13, p. 154-162, 2015.

WALTER, B.M.T. **Fitofisionomias do bioma Cerrado**: síntese terminológica e relações florísticas. 2006. 389 f. Tese (Doutorado em Ecologia) – Departamento de Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, Brasília, 2006.

WOODWARD, S.L. **Introduction to biomes**. Westport: Greenwood Press, 2009.

CONCLUSÃO GERAL

Este estudo mostra que o adensamento da vegetação, na ausência do fogo, leva a mudanças nas características abióticas do ambiente, as quais afetam a comunidade vegetal do estrato inferior do cerrado *sensu stricto*. Também revelou que estas alterações selecionam estratégias morfoanatômicas, que são diferentes entre os distintos graus de adensamento. Em termos mais específicos pode-se dizer que:

- (A) O adensamento da vegetação altera as condições abióticas dos ambientes mais fechados, que apresentam menores valores de radiação fotossinteticamente ativa e maiores quantidades de fósforo e umidade no solo.
- (B) O ambiente de cerrado típico apresenta maior número de espécies e de diversidade quando comparado aos ambientes mais fechados. Portanto, o adensamento provoca queda na diversidade de espécies não arbóreas.
- (C) A radiação fotossinteticamente ativa é o principal fator que influencia a redução dos parâmetros de diversidade e riqueza na comunidade não arbórea do cerrado florestado. A luz juntamente com as características edáficas selecionam estratégias morfoanatômicas foliares, com espécies mais mesomorfas na condição florestada.

Como existe a perspectiva de expansão florestal em savanas, principalmente em regiões mais periféricas do bioma Cerrado, onde o fogo tem sido suprimido, novas estratégias de conservação que envolvam o manejo de fogo se fazem necessárias, possibilitando a manutenção de fisionomias abertas de Cerrado e a preservação de seu componente não arbóreo.