

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).

OBJETIVOS

Diante dos fatos mencionados, este estudo objetivou verificar a possível diferenciação na composição florística e estruturação das comunidades de espécies não arbóreas de cerrado *sensu stricto* ocorrentes ao longo de um gradiente de adensamento cerrado típico - cerrado florestado, relacionando-a com os fatores ambientais, bem como estudar as respostas morfoanatômicas de espécies representativas frente ao adensamento da vegetação de cerrado *sensu stricto*.

HIPÓTESES

As hipóteses que foram testadas são: a) haverá diferenciação na diversidade, composição e estruturação da comunidade não arbórea, de modo que os ambientes mais adensados apresentarão menor riqueza e diversidade de espécies não arbóreas, principalmente aquelas típicas de cerrado *sensu stricto*; as quais, muito possivelmente, não são beneficiadas com a diminuição da luminosidade e b) devido às mudanças esperadas nas condições ambientais do cerrado florestado, haverá uma seleção para atributos morfoanatômicos mesomórficos como resposta a baixa luminosidade neste ambiente, de forma que as espécies não arbóreas apresentarão diferentes estratégias morfofuncionais ao longo do gradiente de adensamento.

Esta dissertação conta com dois capítulos que investigam estas questões. Cada um deles está organizado na forma de um artigo científico. Foram utilizadas as normas para formatação de manuscritos do periódico *Acta Botanica Brasílica* (Anexo 1). Entretanto, nem todas as recomendações do periódico foram atendidas, pois este documento também segue instrução normativa do Programa de Pós-Graduação em Biociências/Faculdade de Ciências e Letras de Assis/UNESP.

O primeiro capítulo trata do estudo de florística e fitossociologia do estrato inferior em três condições distintas de adensamento (cerrado *sensu stricto*, cerrado denso e cerrado florestado), procurando identificar as diferenças nos padrões de diversidade das espécies e como elas se relacionam com os fatores ambientais. No segundo capítulo são apresentados resultados da anatomia comparativa foliar de espécies representativas de cada fisionomia.

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.

CAPÍTULO 1

**Efeito do adensamento sobre a composição e estrutura da comunidade não arbórea de
*cerrado sensu stricto***

RESUMO

O fogo é um fator que dificulta a expansão florestal em áreas savânicas. Em algumas áreas de Cerrado (savana brasileira) a supressão de fogo está fazendo com que áreas de cerrado *sensu stricto* (s.s.) se tornem cerrado florestado. Neste processo, muitas espécies não arbóreas podem estar sendo prejudicadas pelo sombreamento causado pelo fechamento do dossel. Assim, este estudo objetivou avaliar o efeito do adensamento vegetacional sobre parâmetros florísticos e fitossociológicos da comunidade não arbórea, relacionando as mudanças encontradas com parâmetros ambientais (luz e propriedades edáficas) na Estação Ecológica de Assis, SP. Houve menor radiação fotossinteticamente ativa (RFA), maior índice de área foliar, umidade e quantidade de fósforo no solo nas fisionomias mais fechadas. A vegetação do estrato inferior do cerrado s.s. apresentou alta riqueza de espécies, sendo grande parte delas exclusiva desta fisionomia. As regiões mais fechadas foram dominadas por poucas espécies. O cerrado s.s. apresentou maiores valores de diversidade e riqueza de espécies, os quais foram associados com a RFA. Em conclusão, o adensamento da vegetação altera as condições ambientais e diminui a diversidade e riqueza do estrato inferior, com a luz desempenhando um importante papel na sobrevivência das espécies não arbóreas típicas de cerrado s.s.

Palavras-chave: estrato herbáceo-arbustivo, fechamento de dossel, florística, fitossociologia, savana neotropical, supressão de fogo.

ABSTRACT

Fire is a factor that hinders the forest expansion into savanna areas. In some Cerrado areas (Brazilian savanna), the fire suppression has led the cerrado *sensu stricto* to turn into forested cerrado. In this process, many non-arboreal species may have been impaired by shading caused by canopy closure. Thus, this study aimed to evaluate the tree encroachment effect on floristic and phytosociological parameters of non-arboreal community, relating the changes found with environmental parameters (light and edaphic properties) in the Estação Ecológica de Assis, São Paulo, Brazil. There was lower photosynthetically active radiation (PAR), higher leaf area index and soil humidity and phosphorous content in more closed physiognomies. The lower layer vegetation of the cerrado s.s. presented high species richness, being most of them unique to this physiognomy. Most closed regions were dominated by few species. Cerrado s.s. showed higher diversity and richness species, which were related with PAR. In conclusion, tree encroachment affects environmental conditions and decreases the diversity and richness of the vegetation lower layer; light seems to play an important role in the survival of the typical non-arboreal species of cerrado s.s.

Keywords: canopy closure, fire suppression, herb-shrub layer, floristics, neotropical savanna, phytosociology.

Introdução

O Cerrado é o segundo maior bioma brasileiro em extensão territorial, contando com uma das floras mais diversas e ricas do mundo (Ratter *et al.* 1997; Ratter *et al.* 2006). Uma série de fatores determina sua distribuição ao longo do espaço: a precipitação sazonal, a fertilidade do solo, a drenagem e os regimes de fogo (Ratter 1992; Furley 1999). Tais fatores promovem uma ampla variação espacial criando uma variedade de formações vegetacionais, contemplando desde formações campestres até florestais (*sensu* Ribeiro & Walter 2008).

A comunidade não arbórea é um importante constituinte da vegetação do cerrado *sensu stricto* (cerrado típico), o tipo vegetacional savânico mais dominante em termos de cobertura e comumente encontrado ao longo da distribuição do bioma (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006). Esse tipo vegetacional é caracterizado pela presença de um estrato arbóreo (superior) esparso e um estrato não arbóreo ou herbáceo-arbustivo (inferior) contínuo (Ribeiro & Walter 2008). O estrato inferior é dominante tanto floristicamente como estruturalmente (Durigan *et al.* 2004; Walter 2006; Mendonça *et al.* 2008) e é altamente diverso em número de espécies e formas de crescimento (Eiten 1972; Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006; Walter 2006).

Apesar do pequeno porte, as espécies não arbóreas são sujeitas quase a mesma condição luminosa que as espécies arbóreas do cerrado *sensu stricto*. Isto se deve ao fato do estrato arbóreo ser esparso, acarretando em um baixo nível de sombreamento. Assim, apesar da mesomorfia foliar já relatada para espécies não arbóreas de cerrado *sensu stricto* (Rossatto *et al.* 2015), boa parte destas plantas pode ser intolerante a um sombreamento mais pronunciado (Franco 2002).

Em regimes de supressão de fogo, a vegetação de cerrado *sensu stricto* se torna cada vez mais densa e fechada (Durigan & Ratter 2006; Pinheiro & Durigan 2009). Este fato está relacionado com a capacidade de espécies arbóreas tipicamente florestais estabelecerem-se

em ambiente savânico na ausência do fogo (Silva *et al.* 2008; Hoffmann *et al.* 2009), uma vez que muitas áreas de cerrado *sensu stricto* estão em contato com ambientes florestais, como as matas de galeria e cerradões (Cole 1992). O recrutamento de espécies florestais e o crescimento das espécies arbóreas típicas de savana, já presentes no local, contribuem para o fechamento do dossel (Hoffmann *et al.* 2012a). Assim, é provável que o sombreamento causado pelo fechamento do dossel possa afetar o microclima e a vegetação do estrato inferior, prejudicando a sobrevivência de espécies heliófitas de pequeno porte (Rossatto *et al.* 2008; Hoffmann *et al.* 2012b), o que poderia afetar a composição e a estruturação de espécies.

As transformações causadas pelo adensamento já foram documentadas em áreas da região sudeste do Brasil em termos fisionômicos, de composição e estruturação de espécies arbóreas e de propriedades do solo (Pinheiro & Durigan 2009; Pinheiro *et al.* 2010; Pinheiro & Durigan 2012; Rossatto & Rigobelo 2016). No entanto, não existem estudos sobre as respostas da comunidade do estrato inferior frente ao sombreamento causado pelo fechamento do dossel. Há apenas relatos baseados em observações de campo que sugerem o desaparecimento de espécies herbáceas, com possível redução da riqueza e diversidade das mesmas em áreas de cerrado típico que tem passado por adensamento causado pela invasão de espécies florestais (Rossatto *et al.* 2008; Pinheiro & Durigan 2012). O entendimento de como os fatores ambientais influenciam as mudanças destas comunidades vegetais é igualmente escasso. Nesse contexto, existem alguns estudos relatando mudanças na composição e estruturação de espécies arbóreas frente ao adensamento (Pinheiro & Monteiro 2006; Pinheiro *et al.* 2010; Pinheiro & Durigan 2012; Almeida *et al.* 2014), mas que, entretanto, não relacionam essas mudanças com aspectos ambientais.

Frente a necessidade da conservação de ecossistemas não florestais no Brasil (Overbeck *et al.* 2015) e a grande representatividade do componente não arbóreo para o cerrado *sensu stricto*, este estudo objetivou avaliar a riqueza florística e a densidade e

frequência de espécies do estrato inferior em um gradiente de adensamento cerrado *sensu stricto* - cerrado florestado. Espera-se que o sombreamento ocasionado pelo fechamento do dossel altere a comunidade de plantas, de modo que as fisionomias de Cerrado mais fechadas apresentem menor riqueza e diversidade de espécies do estrato inferior, principalmente aquelas típicas de cerrado *sensu stricto*, as quais, muito possivelmente, não são beneficiadas com a diminuição da luminosidade. Propõe-se também avaliar se ocorrem mudanças nos fatores ambientais frente ao adensamento da vegetação e se esses fatores estão relacionados com as possíveis mudanças na riqueza da comunidade não arbórea.

Material e Métodos

Área de estudo

Este estudo foi realizado na Estação Ecológica de Assis (EEA), situada a 12 km da cidade de Assis, região sudoeste do Estado de São Paulo (22°33'20''S e 50°21'27''O). A elevação desta área é de aproximadamente 600 m acima do nível do mar. A média anual de temperatura é de 22°C; de acordo com a classificação de Köppen o clima nesta área é uma transição de Cwa e Cfa e a média de precipitação anual é cerca de 1.400 mm, com acentuada estação seca entre junho e setembro. Os solos são geralmente Latossolos arenosos, ácidos e nutricionalmente pobres (Juhász *et al.* 2006).

Na EEA são encontradas formações de Cerrado com fisionomias savânicas (cerrado *sensu stricto*) e florestais (cerrado florestado e mata de galeria), além de regiões ecotonais entre cerrado *sensu stricto* e floresta estacional (Durigan *et al.* 1999). A vegetação de Cerrado da EEA está há mais de 50 anos livre de fogo (Durigan *et al.* 1999; Durigan & Ratter 2006; Pinheiro & Durigan 2009), o que tem causado o adensamento da vegetação devido ao avanço de espécies típicas de floresta estacional e outras vegetações florestais associadas em áreas de cerrado *sensu stricto* (Durigan & Ratter 2006; Pinheiro & Durigan 2009). Este manejo tem

transformado regiões de cerrado típico (cerrado *sensu stricto*) em cerrado denso e cerrado florestado, sendo possível encontrar gradientes de adensamento partindo de cerrado *sensu stricto*, passando pelo cerrado denso até chegar ao cerrado florestado (Pinheiro & Durigan 2009; Pinheiro & Durigan 2012).

Método de amostragem

Foi adotado o método de parcelas visando à obtenção de parâmetros ambientais e de parâmetros de riqueza e de estruturação de espécies do estrato inferior (Munhoz & Araújo 2013). Foram selecionados três transectos (Fig. 1) que representam gradientes de adensamento com três fisionomias distintas: a) cerrado típico (CT): cerrado *sensu stricto*, caracterizado pela presença de um estrato lenhoso esparso e um estrato herbáceo-arbustivo contínuo; b) cerrado denso (CD): originalmente cerrado típico, com estrato arbóreo descontínuo, porém, em maior densidade, e com espécies herbáceas; c) cerrado florestado (CF): estrato arbóreo contínuo, originalmente cerrado típico, mas agora florestado, com menos espécies herbáceas (Pinheiro & Durigan 2012). Juntando os três transectos, em cada uma das fisionomias foram implantadas cinco parcelas de 2 x 10 m, resultando em uma área total de amostragem de 100 m² (5 réplicas de 20 m²) para cada fisionomia.

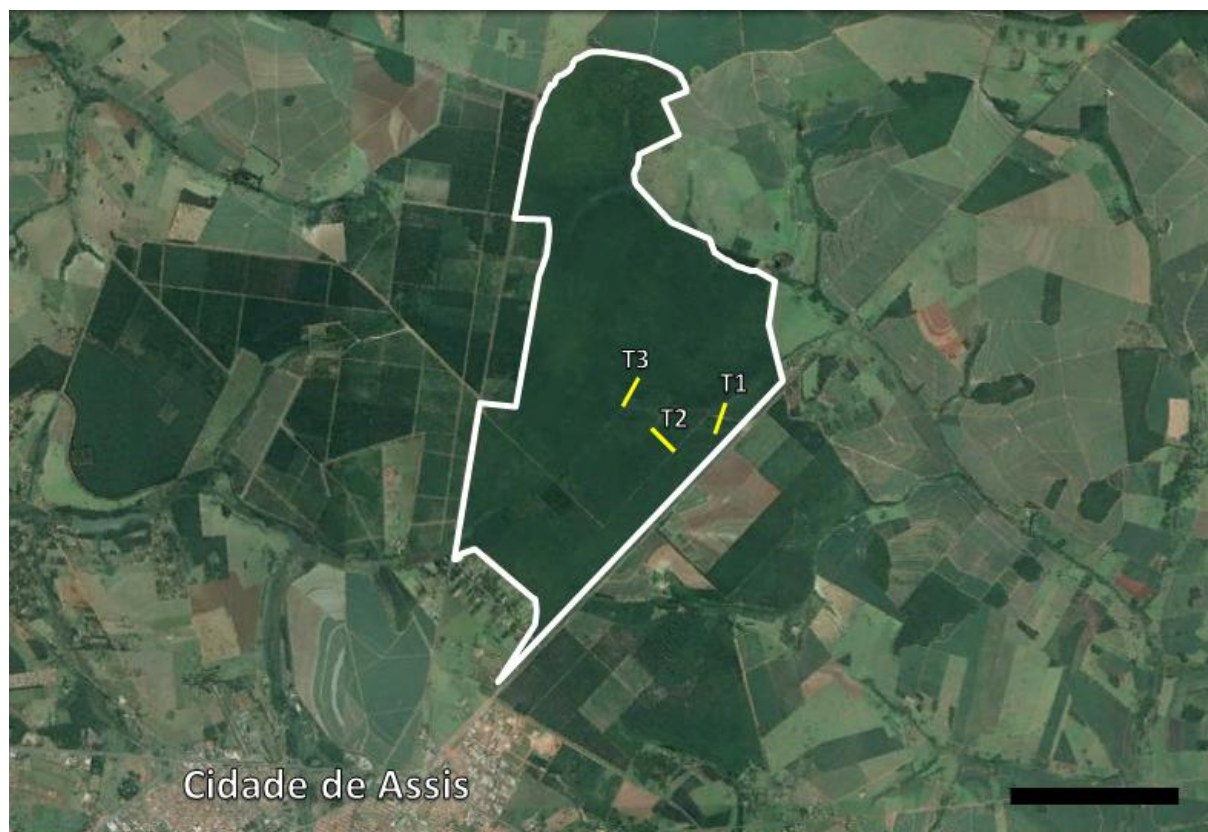


Figura 1. Delimitação da Estação Ecológica de Assis (linha branca). As linhas amarelas (T1, T2 e T3) representam os transectos que compreendem gradientes vegetacionais, partindo do cerrado *sensu stricto* chegando ao cerrado florestado. Escala: 2 km.

Parâmetros ambientais

Para a caracterização do ambiente luminoso, em cada parcela estudada, foram tomadas cinco medidas do índice de área foliar (IAF) e da radiação fotossinteticamente ativa (RFA) incidente nas plantas nas regiões estudadas. As medidas do IAF e de RFA foram tomadas com o auxílio de um analisador de cobertura de copa com sensores de radiação fotossinteticamente ativa acoplados (CI-110-24P-ID, CID Bioscience Inc., Camas, WA, USA).

Para a análise do solo superficial (0-20 cm de profundidade) foram retiradas quatro subamostras a partir de cada parcela; após a coleta, as subamostras foram misturadas em sacos plásticos, que foram rapidamente selados e levados ao laboratório. O pH foi determinado em CaCl_2 e a concentração de fósforo determinada por espectrofotometria após extração por

resina de troca aniônica (Raij *et al.* 1987). Os elementos potássio, cálcio e magnésio foram determinados por espectrofotometria de emissão de chama (Allen *et al.* 1974). A saturação de bases foi calculada pela soma de potássio, cálcio e magnésio (Embrapa 1997) e a matéria orgânica foi determinada após adição de ácido dicromato-sulfúrico (Sims & Harby 1971). A umidade do solo foi medida com instrumento volumétrico de umidade do solo (TRIME-PICO IPG, Imko micromoduletechnik, GMBH).

Florística e fitossociologia

O levantamento das espécies não arbóreas foi realizado na estação chuvosa, mais precisamente em outubro de 2014. Todos os indivíduos do estrato inferior (pequenos arbustos, subarbustos, ervas e trepadeiras) com mais de 10 cm de altura foram identificados e contados em cada parcela. Amostras de material vegetal de todas as espécies foram herborizadas seguindo os procedimentos usuais. As espécies foram agrupadas nas famílias reconhecidas pelo *Angiosperm Phylogeny Group* (APG III 2009). Para espécies que não puderam ser identificadas em campo foram consultados especialistas. Os nomes das espécies foram checados quanto à validade e sinonímia nos sites *The Plant List* (<http://www.theplantlist.org/>) e *Flora do Brasil* (<http://www.floradobrasil.jbrj.gov.br/>). A classificação das espécies quanto às formas de crescimento foi feita levando em consideração Durigan *et al.* (1999; 2004) e Rossatto *et al.* (2008).

Foram utilizadas a densidade e frequência (absolutas e relativas) para representar a importância das espécies em cada fisionomia (Munhoz & Araújo 2013). Para descrever os aspectos da diversidade das comunidades vegetais foram calculados os índices de diversidade (Simpson), uniformidade (Pielou) e riqueza (Margalef) de espécies utilizando o software PAST 2.0, além da riqueza expressa em número de táxons. Esta última foi obtida após análise de rarefação (Magurran 2004), utilizando o software EcoSim7.00 (Gotelli & Entsminger

2004), a fim de comparar a riqueza de espécies entre os três diferentes graus de adensamento vegetacional.

Análise dos dados

Para comparação dos parâmetros de luz, de solo e de diversidade das parcelas de diferentes locais (CT, CD e CF) foi utilizada uma ANOVA simples seguida de teste de Fisher ($\alpha = 0,05$); os dados apresentaram normalidade (teste de Shapiro-Wilk, $P > 0,05$) e homogeneidade de variâncias (teste de Levene, $P > 0,05$). Para verificar se o IAF influencia na quantidade de RFA que chega às plantas do estrato inferior foi ajustada uma função exponencial para estes dados.

Foi realizada uma análise de escalonamento não métrico multidimensional (do inglês *nonmetric multidimensional scaling*, NMDS) para identificar grupos de parcelas similares em composição e abundância de espécies. Como as espécies variaram bastante na abundância, foi feita transformação adicionando 1 para todas as observações (dada a presença de 0), e aplicando $\log_{10}$ antes da análise. A NMDS foi feita no software PAST 2.0 (Hammer *et al.* 2001) usando a medida de similaridade de Morisita-Horn.

Também foi feita uma regressão múltipla por passos para determinar quais variáveis ambientais influenciam na riqueza de espécies. Dados os fatores limitantes do Cerrado, foi escolhida uma variável luminosa (PAR), uma edáfica (concentração de fósforo) e uma hídrica (umidade do solo) para esta análise.

Resultados

Parâmetros ambientais

Foram encontradas diferenças significativas com relação ao ambiente luminoso entre as três condições estudadas. O cerrado típico apresentou menor IAF ($F_{2,12} = 77,47$; $P < 0,001$; Fig. 2A) e uma maior quantidade de RFA que chega ao estrato inferior ($F_{2,12} = 142,80$; $P < 0,001$; Fig. 2B). Houve uma relação forte e inversamente proporcional entre o IAF e a RFA incidente nas plantas do estrato inferior ($R^2 = 0,85$; $P < 0,001$) (Fig. 2C).

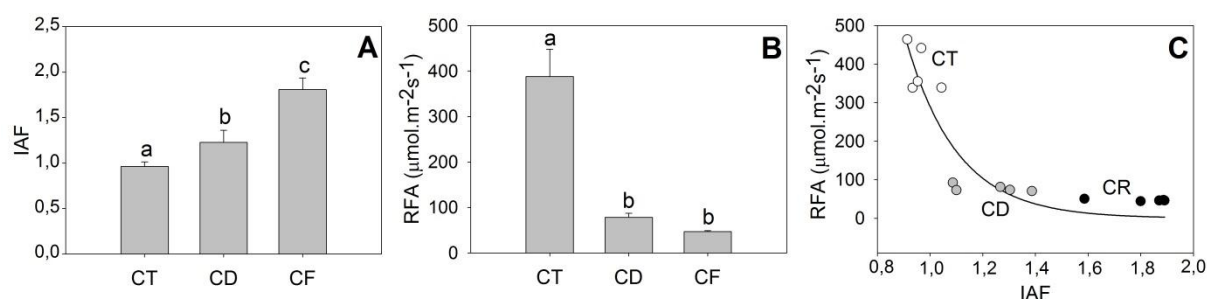


Figura 2. Variações no índice de área foliar (IAF) (A) e radiação fotossinteticamente ativa (RFA) (B) e relação entre IAF e RFA que chega ao estrato inferior (C). CT - cerrado típico, CD - cerrado denso e CF - cerrado florestado. Letras diferentes indicam diferenças estatísticas significativas de acordo com o teste de Fisher ($\alpha = 0,05$).

O solo de cerrado típico apresentou menor porcentagem de umidade e menor concentração de fósforo em relação aos solos das formações mais fechadas. Já a matéria orgânica e os demais parâmetros do solo não diferiram estatisticamente entre os ambientes (Tab. 1).

Tabela 1. Propriedades do solo superficial (0-20 cm de profundidade) ao longo de diferentes condições de adensamento na Estação Ecológica de Assis. Letras diferentes nas linhas indicam diferenças estatísticas significativas de acordo com o teste de Fisher ($\alpha = 0,05$). BS: saturação de bases; M.O.: matéria orgânica.

Propriedades edáficas	Cerrado típico	Cerrado denso	Cerrado florestado	F_{2,12}	P
Umidade (%)	7,11 ± 0,82 a	9,17 ± 1,73 b	10,22 ± 0,88 b	8,45	0,005
M.O. (mg.dm ⁻³)	14,00 ± 3,16 a	24,40 ± 10,14 b	21,40 ± 4,72 ab	3,18	0,078
pH	3,80 ± 0,08 a	3,72 ± 0,08 a	3,74 ± 0,05 a	2,60	0,115
P (g.dm ⁻³)	3,00 ± 0,01 a	3,80 ± 0,48 b	4,60 ± 0,20 c	4,80	0,029
K (mmol _c .dm ⁻³)	0,66 ± 0,41 a	0,54 ± 0,5 a	0,70 ± 0,12 a	0,53	0,601
Ca (mmol _c .dm ⁻³)	3,20 ± 0,44 a	3,20 ± 0,57 a	2,60 ± 0,54 a	2,57	0,117
Mg (mmol _c .dm ⁻³)	1,01 ± 0,22 a	1,20 ± 0,44 a	1,00 ± 0,15 a	1,00	0,396
BS (mmol _c .dm ⁻³)	4,86 ± 0,86 a	4,94 ± 0,92 a	4,30 ± 0,51 a	0,97	0,406

Florística e fitossociologia

Um total de 50 espécies distribuídas em 39 gêneros e 22 famílias foi registrado nos três graus de adensamento (Tab. S1). As famílias mais representativas foram Myrtaceae (6 espécies), Poaceae (6), Fabaceae (4) e Rubiaceae (4). As curvas de rarefação (Fig. S1) demonstraram haver diferenças na riqueza de espécies entre as comunidades estudadas: o CT registrou o maior número de espécies (33), seguido do CD (26) e CF (19), considerando um mesmo número de indivíduos (500). Em relação à abundância, o CT conteve o maior número de indivíduos (774), seguido do CF (640) e CD (527). Dentre todas as espécies, 36% ocorreram exclusivamente no CT, 8% no CD e 12% no CF. Nove espécies foram comuns entre CT e CD, seis entre CD e CF e sete espécies tiveram pelo menos uma ocorrência em cada uma das fisionomias (Tab. S1).

A análise de NMDS foi robusta, o coeficiente de determinação no eixo 1 foi de 0,853 e o valor de “stress” foi baixo (0,078). A NMDS separou as parcelas de CT, CD e CF; as parcelas de CT apareceram no lado esquerdo do eixo 1, enquanto CD e CF apareceram no lado direito (Fig. 3). A distância entre as parcelas de CD e CF foi menor em comparação com

as de CT (Fig. 3), sugerindo uma maior variabilidade na composição florística nas parcelas de CT.

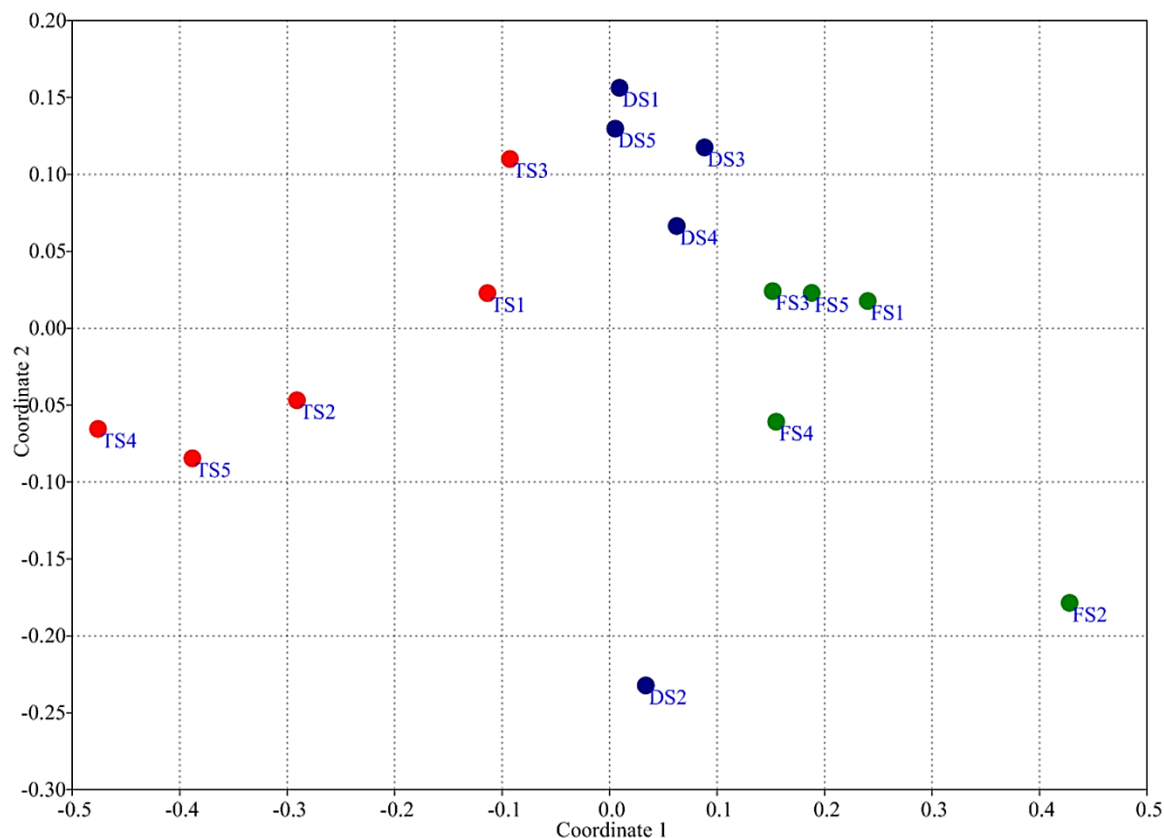


Figura 3. Ordenação das parcelas de cada fisionomia do gradiente de adensamento na Estação Ecológica de Assis: cerrado típico (TS), cerrado denso (DS) e cerrado florestado (FS).

Houve poucas espécies de hábito herbáceo no CF, por exemplo, *Coccocypselum lanceolatum*. O CT apresentou um grande número de espécies herbáceas e de subarbustos, enquanto espécies arbustivas foram presentes em número similar nas três condições de adensamento. Houve maior número de espécies e de indivíduos de trepadeiras nas formações mais fechadas, com destaque para *Serjania lethalis* (Tab. S1).

Considerando as 10 espécies com maior densidade por ambiente, apenas três são comuns ao CT e CD. Em relação às outras sete espécies do CT, nenhuma delas ocorreu no CF e três são exclusivas do CT, com destaque para a gramínea *Axonopus pressus* que apareceu em alta densidade nesta formação (Fig. 4). Já entre CD e CF, a correspondência entre espécies foi de 50%. *Rynchospora albiceps* e *S. lethalis* figuraram entre as espécies de maior densidade nas três fisionomias, tais espécies junto com *Psychotria hoffmannseggiana*, *Bromelia balansae* e *Palicourea marcgravii* praticamente dominaram as fisionomias mais fechadas. A ciperácea *R. albiceps* ocorreu em todas as fisionomias, em alta densidade e quase homogeneamente, especialmente no CD (Fig. 4).

Uma grande parte das 10 espécies mais frequentes é listada também entre as de maior densidade: oito espécies para o CT e CF e sete para o CD. Nesse sentido, *Eugenia anomala* é uma exceção, pois é bem distribuída em todas as fisionomias, porém, em nenhuma delas é listada entre as espécies de grande densidade. Além de *E. anomala*, *R. albiceps* e *S. lethalis* figuraram nas três fisionomias entre as mais frequentes (Fig. 4).

Padrões de diversidade

Foram encontradas diferenças significativas nos padrões de diversidade das comunidades, sendo que o CT apresentou valores maiores de diversidade de Simpson, riqueza de Margalef e riqueza em número de táxons, enquanto que para a uniformidade e abundância não foram encontradas diferenças estatísticas (Tab. 2). De acordo com a regressão múltipla os fatores ambientais foram relacionados com a riqueza rarefeita expressa em número de táxons ($R^2 = 0,61$; $F_{1,13} = 20,74$; $P < 0,001$), sendo a RFA o único fator ambiental que explicou a mudança na riqueza ($P < 0,001$).

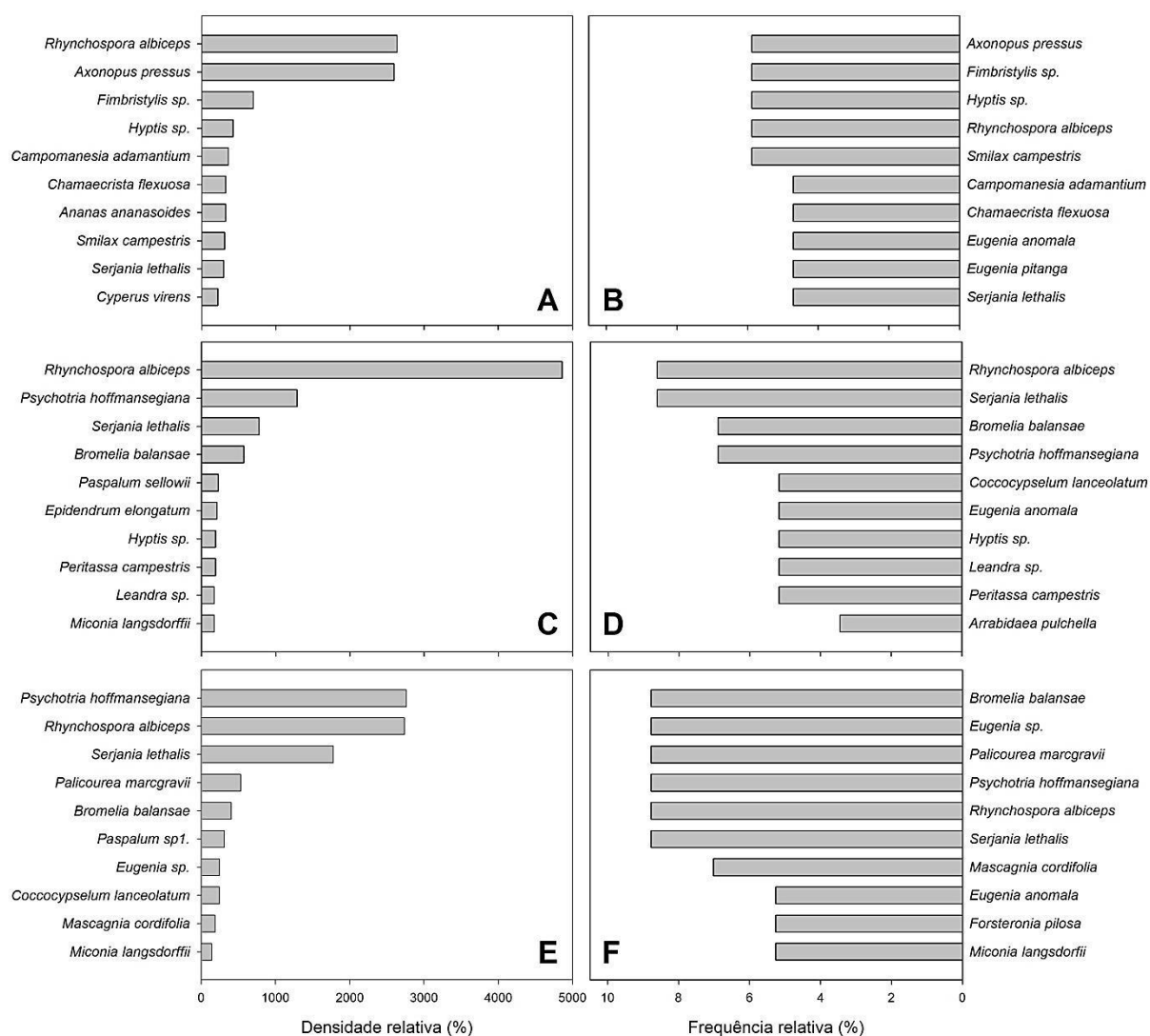


Figura 4. Densidade relativa e frequência relativa das 10 espécies com maiores valores para estes parâmetros por condição de adensamento em região de Cerrado da Estação Ecológica de Assis: cerrado típico (A-B); cerrado denso (C-D); cerrado florestado (E-F).

Tabela 2. Índices de diversidade de Simpson (D), uniformidade de Pielou (J), riqueza de Margalef (d), riqueza rarefeita expressa em número de táxons e abundância ao longo de diferentes condições de adensamento em região de Cerrado da Estação Ecológica de Assis. Letras diferentes nas linhas indicam diferenças estatísticas significativas de acordo com o teste de Fisher ($\alpha = 0,05$).

Parâmetro	Cerrado típico	Cerrado denso	Cerrado florestado	F _{2,12}	P
Simpson (D)	0,83 ± 0,05 a	0,69 ± 0,07 b	0,71 ± 0,03 b	10,23	<0,01
Pielou (J)	0,52 ± 0,06 a	0,49 ± 0,10 a	0,57 ± 0,08 a	1,44	0,28
Margalef (d)	3,21 ± 0,45 a	2,30 ± 0,46 b	2,17 ± 0,29 b	9,80	0,003
Riqueza rarefeita	15,00 ± 1,87 a	10,80 ± 1,64 b	9,80 ± 1,30 b	14,46	<0,001
Abundância média	154,80 ± 47,22 a	105,40 ± 23,39 a	128,00 ± 42,96 a	1,98	0,18

Discussão

Frente as marcantes diferenças nas condições ambientais, composição e estrutura da comunidade vegetal do estrato inferior, pode-se constatar o efeito do sombreamento causado pelo fechamento do dossel em áreas de cerrado *sensu stricto*, o que prejudica a comunidade vegetal do estrato inferior. As fisionomias em diferentes condições de adensamento possuem diferentes condições de luminosidade incidente no estrato inferior, uma vez que se nota aumento do IAF em direção às fisionomias mais fechadas enquanto a RFA diminui.

A concentração de fósforo e a umidade do solo também foram diferentes nas distintas condições de adensamento vegetacional. A maior quantidade de fósforo no solo de cerrado florestado possivelmente é consequência da colonização do ambiente por espécies florestais (Rossatto & Rigobelo 2016), pois tais espécies possuem maiores concentrações de nutrientes foliares, especialmente de fósforo, quando comparadas com espécies típicas de cerrado *sensu stricto* (Hoffmann *et al.* 2005; Silva *et al.* 2013), gerando uma serapilheira mais rica em nutrientes. A maior quantidade deste macronutriente pode favorecer o adensamento da vegetação (Silva *et al.* 2013; Paiva *et al.* 2015) e pode estar relacionada positivamente com a

área basal da vegetação arbórea de Cerrado (Neri *et al.* 2012). Já o aumento da umidade do solo no cerrado florestado provavelmente está relacionado com a maior cobertura arbórea e a maior deposição de serapilheira neste ambiente (Villalobos-Vega *et al.* 2011; Rossatto & Rigobelo 2016).

A perda de diversidade, riqueza e número de espécies nos ambientes mais adensados, com desaparecimento de espécies típicas de cerrado *sensu stricto*, demonstra o efeito negativo do adensamento sobre a comunidade não arbórea, sendo, de acordo com a regressão múltipla, a redução da luz incidente nestas plantas (RFA) o fator que mais influenciou o decréscimo no número de espécies. Ao longo de 10 anos de observações, Durigan *et al.* (1999) já haviam chamado a atenção para a baixa riqueza de herbáceas na EEA, e nesta mesma área, Rossatto *et al.* (2008) relataram não encontrar 97 espécies não arbóreas listadas por Durigan *et al.* (1999). Também existem efeitos do adensamento para a comunidade de espécies de porte arbóreo, e embora sua diversidade aumente em ambientes mais adensados, as árvores mais importantes do cerrado florestado são muito diferentes daquelas do cerrado *sensu stricto*, sendo que muitas das espécies típicas deste ambiente não são encontradas nas fisionomias mais adensadas (Pinheiro & Durigan 2012).

A grande abundância de *R. albiceps*, *P. hoffmannseggiana*, *S. lethalis*, *B. balansae* e *P. marcgravii* nas fisionomias mais fechadas pode contribuir para o desaparecimento de espécies tipicamente herbáceas, tornando o ambiente mais homogêneo, especialmente a espécie *B. balansae*, devido ao seu grande tamanho e padrão de distribuição agregado (Durigan *et al.* 2002). Apesar de não amostrada no levantamento, foram observadas algumas densas manchas de *Merostachys skvortzovii* (família Poaceae; subfamília Bambusoideae) em regiões de cerrado florestado. Essas plantas também podem competir com as herbáceas neste ambiente, pois se estabelecem em altas densidades e possuem rápido crescimento e reprodução (Santos *et al.* 2012). Nos ambientes mais fechados destaca-se também a maior

presença de trepadeiras; esta forma de crescimento é frequentemente associada a florestas tropicais, sendo um importante componente em diversidade, biomassa e aspectos funcionais nestes ambientes (Schnitzer & Bongers 2011). No entanto, as trepadeiras podem ocasionalmente ser encontradas em áreas de cerrado *sensu stricto* (Mendonça *et al.* 2008).

Ao contrário do cerrado florestado, que apresenta uma comunidade não arbórea mais homogênea, o cerrado típico abriga grande número de espécies exclusivas e de espécies compartilhadas apenas com o cerrado denso, estas espécies juntas somam 54% do total das espécies amostradas. De maneira geral, espécies típicas de cerrado *sensu stricto* possuem características foliares ligadas à proteção contra altas irradiâncias, quando comparadas com as espécies provenientes de fisionomias mais fechadas (ver Capítulo 2). Assim, espécies de fisionomias mais fechadas possivelmente são beneficiadas com o avanço da floresta, enquanto aquelas típicas de cerrado *sensu stricto* podem sofrer com o sombreamento mais intenso (ver Capítulo 2). Isto pode ser um dos fatores intrínsecos às espécies que explicam a ausência de tão grande porcentagem de espécies no cerrado florestado. No entanto, há a necessidade de pesquisas de cunho fisiológico para esclarecer a resposta das plantas frente à diminuição de recursos luminosos.

Pode-se concluir que a comunidade vegetal do estrato inferior está sendo prejudicada pela expansão florestal na ausência de fogo, pois houve menor diversidade nestes ambientes e composição diferente de espécies. Quanto às formas de crescimento, herbáceas e subarbustos são comuns em áreas não adensadas, enquanto pequenos arbustos e trepadeiras são mais comuns nas fisionomias mais fechadas. O processo de adensamento da vegetação de cerrado típico na ausência de fogo se retroalimenta, de modo que quanto mais denso é o ambiente, menos propensa a queimadas é a vegetação (Hoffmann *et al.* 2012a). Assim, o estrato inferior está ameaçado devido à perspectiva de expansão florestal nas savanas em regimes de supressão de fogo. Neste sentido, tornam-se necessários esforços de manejo e conservação

que possibilitem a manutenção deste valioso componente das fisionomias savânicas do Cerrado.

Agradecimentos

Às Dras. Giselda Durigan e Renata Udulutsch pelo auxílio na identificação de espécies. Este estudo foi realizado com apoio financeiro da FAPESP (Processo 2013/18049-6 e 2015/19771-2).

Referências

- Allen SW, Grimshaw HM, Parkinson JA, Quarmby C. 1974. Chemical analysis of ecological materials. Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- Almeida RF, Fagg CW, Oliveira MC, Munhoz CBR, Lima AS, Oliveira LSB. 2014. Mudanças florísticas e estruturais no cerrado *sensu stricto* ao longo de 27 anos (1985-2012) na Fazenda Água Limpa, Brasília, DF. Rodriguésia 65: 1-19.
- APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. Botanical Journal of Linnean Society 161: 105-121.
- Cole MM .1992. Influence of physical factor on the nature and dynamics of forest-savanna boundaries. In: Furley PA, Proctor J, Ratter JA. (eds.) Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries. London, Chapman and Hall. p. 63-75
- Durigan G, Ratter JA. 2006. Successional changes in cerrado and cerrado/forest ecotonal vegetation in western São Paulo State, Brazil, 1962-2000. Edinburgh Journal of Botany 63: 119-130.
- Durigan G, Bacic MC, Franco GADC, Siqueira MF. 1999. Inventário florístico do cerrado na Estação Ecológica de Assis, SP. Hoehnea 26: 149-172.

- Durigan G, Nishikawa DLL, Rocha E, *et al.* 2002. Caracterização de dois estratos da vegetação em uma área de cerrado no município de Brotas, SP, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 16: 251-262.
- Durigan G, Baitello JB, Franco GADC, Siqueira MF. 2004. Plantas do cerrado paulista: imagens de uma paisagem ameaçada. São Paulo, Páginas e Letras Editora e Gráfica.
- Eiten G. 1972. The cerrado vegetation of Brazil. *Botanical Review* 38: 201-349.
- Embrapa. 1997. Manual de métodos de análise de solo. 2nd. edn. Rio de Janeiro, Centro Nacional de Pesquisa do Solo.
- Franco AC. 2002. Ecophysiology of woody plants. In: Oliveira PS, Marquis RJ. (eds) *The cerrados of Brazil*. New York, Columbia University Press.
- Furley PA. 1999. The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrado. *Global Ecology Biogeography* 8: 223-241.
- Gotelli NJ, Entsminger GL. 2004. EcoSim: Null models software for ecology. Version 7. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. Jericho.
- Gottsberger G, Silberbauer-Gottsberger I. 2006. Life in the cerrado: a South American tropical seasonal ecosystem. Vol. I Origin, Structure, Dynamics and Plant use. Reta Verlag.
- Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 9.
- Hoffmann WA, Franco AC, Moreira MZ, Haridasan M. 2005. Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. *Functional Ecology* 19: 932-940.
- Hoffmann WA, Adasme R, Haridasan M, *et al.* 2009. Tree topkill, not mortality, governs the dynamics of alternate stable states at savanna-forest boundaries under frequent fire in central Brazil. *Ecology* 90: 1326-1337.

- Hoffmann WA, Geiger EL, Gotsch SG, *et al.* 2012a. Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecology Letters* 15: 759-768.
- Hoffmann WA, Jaconis SY, McKinley KL, Geiger EL, Gotsch SG, Franco AC. 2012b. Fuels or microclimate? Understanding the drivers of fire feedbacks at savanna-forest boundaries. *Austral Ecology* 37: 634-643.
- Juhász CEP, Cursi PR, Cooper M, Oliveira TC, Rodrigues RR. 2006. Soil water dynamics in a toposequence under Savanna Woodland (Cerradão) in Assis, SP, Brazil. *Revista Brasileira de Ciências do Solo* 30: 401-412.
- Magurran A. 2004. Measuring biological diversity. Blackwell Publishing.
- Mendonça RC, Felfili JM, Walter BTM, *et al.* 2008. Flora Vascular do Cerrado. In: Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF. (eds.) Cerrado: ambiente e flora. Vol. 1. Brasília, Embrapa Cerrados/Embrapa Informação Tecnológica. p. 289-556.
- Munhoz CBR, Araújo GM. 2013. Métodos de amostragem do estrato herbáceo-subarbustivo. In: Felfili JM, Eisenlohr PV, Melo MMRF, Andrade LA, Meira-Neto JA. (eds) Fitossociologia no Brasil: Métodos e estudo de caso. Vol. 1. Viçosa, Editora UFV. p. 213-230.
- Neri AV, Schaefer CEGR, Silva AF, Souza AL, Ferreira-Junior WG, Meira-Neto JAA. 2012. The influence of soils on the floristic composition and community structure of an area of Brazilian Cerrado vegetation. *Edinburgh Journal of Botany* 69: 1-27.
- Overbeck GE, Velez-Martin E, Scarano FR, *et al.* 2015. Conservation in Brazil needs to include non-forest ecosystems. *Diversity and Distributions* 21: 1455-1460.
- Paiva AO, Silva LCR, Haridasan M. 2015. Productivity-efficiency tradeoffs in tropical gallery forest-savanna transitions: linking plant and soil processes through litter input and composition. *Plant Ecology* 216: 775-787.

- Pinheiro ES, Durigan G. 2009. Dinâmica espaço-temporal (1962-2006) das fitofisionomias em unidade de conservação do cerrado no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 32: 441-454.
- Pinheiro ES, Durigan G. 2012. Diferenças florísticas e estruturais entre fitofisionomias do Cerrado em Assis, SP, Brasil. *Revista Árvore* 36: 181-193.
- Pinheiro MHO, Monteiro R. 2006. Contribution of forest species to the floristic composition of a forested savanna in southeastern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49: 763-774.
- Pinheiro MHO, Azevedo TSD, Monteiro R. 2010. Spatial-temporal distribution of fire-protected savanna physiognomies in Southeastern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 82: 379-395.
- Raij B, Quaggio JA, Cantarella H, Ferreira ME, Lopes AS, Bataglia OC. 1987. Análise química de solo para fins de fertilidade. Campinas, Fundação Cargill.
- Ratter JA. 1992. Transitions between cerrado and Forest vegetation in Brazil. In: Furley PA, Proctor A, Ratter JA. (eds.) *Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries*. London, Chapman and Hall. p. 417-429.
- Ratter JA, Ribeiro JF, Bridgewater S. 1997. The brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany* 80: 223-230.
- Ratter JA, Bridgewater S, Ribeiro J F. 2006. Biodiversity patterns of the woody vegetation of the Brazilian Cerrado. In: Pennington RT, Lewis GP, Ratter JA. (eds.) *Neotropical savannas and seasonally dry forests: plant diversity, biogeography and conservation*. London, Taylor e Francis. p. 31-66.
- Ribeiro JF, Walter BMT. 2008. As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF. (eds.) *Cerrado: ecologia e flora*. Vol. 1. Brasília, Embrapa Cerrados/Embrapa Informação Tecnológica. p. 151-199.

- Rossatto DR, Rigobelo EC. 2016. Tree encroachment into savannas alters soil microbiological and chemical properties facilitating forest expansion. *Journal of Forestry Research* (no prelo). doi: 10.1007/s11676-016-0219-0.
- Rossatto DR, Toniato MTZ, Durigan G. 2008. Flora fanerogâmica não-arbórea do cerrado na Estação Ecológica de Assis, Estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* 31: 409-424.
- Rossatto DR, Kolb RM, Franco AC. 2015. Leaf anatomy is associated with the type of growth form in Neotropical savanna plants. *Botany* 93: 507-518.
- Santos SC, Budke JC, Muller A. 2012. Regeneração de espécies arbóreas sob a influência de *Merostachys multiramea* Hack. (Poaceae) em uma floresta subtropical. *Acta Botanica Brasilica* 26: 218-229.
- Schnitzer SA, Bongers F. 2011. Increasing liana abundance and biomass in tropical forests: emerging patterns and putative mechanisms. *Ecology Letters* 14: 397-406.
- Silva LCR, Sternberg L, Haridasan M, Hoffmann WA, Miralles-Wilhelm F, Franco AC. 2008. Expansion of gallery forests into central Brazilian savannas. *Global Change Biology* 14: 2108–2118.
- Silva LCR, Hoffmann WA, Rossatto DR, Haridasan M, Franco AC, Horwath WR. 2013. Can savannas become forests? A coupled analysis of nutrient stocks and fire thresholds in central Brazil. *Plant Soil* 373: 829–842.
- Sims J, Harby VA. 1971. Simplified colorimetric determination of soil organic matter. *Soil Science* 112: 137–141.
- Villalobos-Vega R, Goldstein G, Haridasan M, Franco AC, Miralles-Wilhelm F, Scholz FG, Bucci SJ. 2011. Leaf litter manipulations alter soil physicochemical properties and tree growth in a Neotropical savanna. *Plant and Soil* 346: 385–397.
- Walter BMT. 2006. Fitofisionomias do bioma Cerrado: síntese terminológica e relações florísticas. Tese de Doutorado, Universidade de Brasília, Brasília.

Material Suplementar

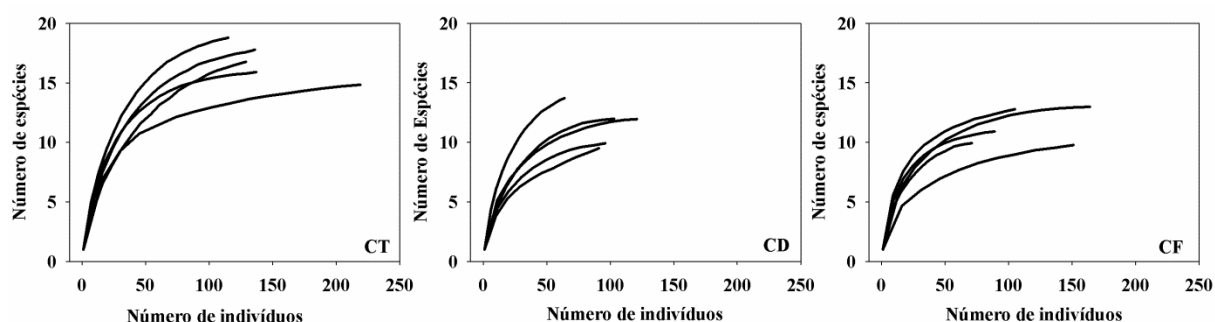


Figura S1. Curvas de rarefação das parcelas de cada fisionomia do gradiente de adensamento de cerrado *sensu stricto* na Estação Ecológica de Assis: CT = cerrado típico, CD = cerrado denso e CF = cerrado florestado.

Tabela S1. Lista de espécies do estrato herbáceo-arbustivo amostradas num gradiente de adensamento na Estação Ecológica de Assis, Assis, SP.

Família/Espécie	Hábito	Ocorrência		
		Cerrado típico	Cerrado denso	Cerrado florestado
Anacardiaceae				
<i>Anacardium humile</i> A. St.-Hil.	subarbusto	5	-	-
Annonaceae				
<i>Annona coriacea</i> Mart.	arbusto	7	-	-
Apocynaceae				
<i>Forsteronia pilosa</i> (Vell.) Müll.Arg.	trepadeira	-	-	5
<i>Temnadenia violacea</i> (Vell.) Miers	trepadeira	-	-	2
Asteraceae				
<i>Ageratum conyzoides</i> L.	erva	12	-	-
<i>Lepidaploa aurea</i> (Mart. ex DC.) H. Rob.	subarbusto	3	-	-
<i>Lepidaploa chamissonis</i> (Less.) H. Rob.	arbusto	5	-	-
Bignoniaceae				
<i>Arrabidaea pulchella</i> (Cham.) Bureau	trepadeira	5	5	10
Bromeliaceae				
<i>Ananas ananasoides</i> (Baker) L.B. Sm.	erva	25	8	-
<i>Bromelia balansae</i> Mez	erva	-	30	26

continua

continuação

Celastraceae				
<i>Peritassa campestris</i> (Cambess.) A.C. Sm.	subarbusto	5	10	-
<i>Tontelea micrantha</i> (Mart. ex Schult.) A.C. Sm.	subarbusto	2	-	-
Convolvulaceae				
<i>Merremia macrocalyx</i> (Ruiz & Pav.) O'Donnell	trepadeira	-	-	4
Cyperaceae				
<i>Cyperus virens</i> Michx.	erva	17	-	-
<i>Fimbristylis</i> sp.	erva	54	5	-
<i>Rhynchospora albiceps</i> Kunth	erva	204	256	175
Fabaceae				
<i>Andira humilis</i> Mart. ex Benth.	subarbusto	5	-	-
<i>Chamaecrista desvauxii</i> (Collad.) Killip	subarbusto	2	1	-
<i>Chamaecrista flexuosa</i> (L.) Greene	subarbusto	25	3	-
<i>Mimosa xanthocentra</i> Mart.	subarbusto	7	-	-
Lamiaceae				
<i>Hyptis</i> sp.	erva	33	10	-
Malpighiaceae				
<i>Mascagnia cordifolia</i> (A. Juss.) Griseb.	trepadeira	-	3	12
Melastomataceae				
<i>Leandra</i> sp.	arbusto	1	9	4
<i>Miconia fallax</i> DC.	arbusto	5	-	-
<i>Miconia paucidens</i> DC.	arbusto	-	9	9
Menispermaceae				
<i>Cissampelos ovalifolia</i> DC.	erva	6	2	-
Myrtaceae				
<i>Campomanesia adamantium</i> (Cambess.) O.Berg	arbusto	28	-	-
<i>Eugenia anomala</i> D.Legrand	subarbusto	13	6	6
<i>Eugenia pitanga</i> (O. Berg) Nied.	subarbusto	13	-	-
<i>Eugenia</i> sp.	subarbusto	-	5	16
<i>Psidium grandifolium</i> Mart. ex DC.	arbusto	3	-	-
<i>Psidium laruotteanum</i> Cambess.	subarbusto	3	-	-
Orchidaceae				
<i>Epidendrum elongatum</i> Jacq.	erva	13	11	-
Poaceae				
<i>Axonopus pressus</i> (Nees ex Steud.) Parodi	erva	201	-	-

continua

continuação

<i>Gymnopogon foliosus</i> (Willd.) Nees	erva	-	8	-
<i>Panicum sellowii</i> Nees	erva	-	12	-
<i>Paspalum</i> sp1.	erva	-	-	20
indeterminada sp1.	erva	-	3	-
indeterminada sp2.	erva	13	-	-
Rubiaceae				
<i>Coccocypselum lanceolatum</i> (Ruiz & Pav.) Pers.	erva	1	7	16
<i>Cordia concolor</i> (Cham.) Kuntze	arbusto	-	-	9
<i>Psychotria hoffmannseggiana</i> (Willd. ex Schult.) Müll.Arg.	subarbusto	2	68	177
<i>Palicourea marcgravii</i> A. St.-Hil.	arbusto	-	4	34
Sapindaceae				
<i>Serjania confertiflora</i> Radlk.	trepadeira	-	1	-
<i>Serjania lethalis</i> A. St.-Hil.	trepadeira	23	41	114
Sapotaceae				
<i>Pradosia brevipes</i> (Pierre) T.D. Penn.	subarbusto	8	-	-
Smilacaceae				
<i>Smilax campestris</i> Griseb.	trepadeira	24	7	-
<i>Smilax fluminensis</i> Steud.	trepadeira	-	3	1
Verbenaceae				
<i>Lippia balansae</i> Briq.	arbusto	1	-	-
Total		774	527	640

CAPÍTULO 2

O adensamento da vegetação influencia as características morfológicas foliares de espécies da comunidade não arbórea de cerrado *sensu stricto*?

RESUMO

Em algumas áreas de Cerrado (savana brasileira) a supressão de fogo tem transformando áreas de cerrado *sensu stricto* (cerrado típico) em cerrado florestado. Nesta condição, o estrato inferior (não arbóreo) passa a receber menos luz, devido ao fechamento do dossel. Assim, este estudo visou avaliar as estratégias morfoanatômicas foliares de espécies não arbóreas representativas em gradiente de adensamento vegetacional na Estação Ecológica de Assis, São Paulo, partindo do cerrado típico (CT) até o cerrado florestado (CF). Para tanto, foram avaliados a espessura dos tecidos foliares, parâmetros estomáticos e área foliar específica (AFE) destas espécies. As folhas de espécies de CT apresentaram caracteres relacionados à maior luminosidade: epiderme e mesofilo mais espessos, menor AFE e folhas mais espessas. Em contrapartida, espécies de CF apresentaram folhas mais mesomorfas: finas, com altos valores de AFE. Assim, espécies não arbóreas com atributos mesomorfos devem ser favorecidas em ambientes com vegetação mais adensada em detrimento das espécies típicas do cerrado *sensu stricto*.

Palavras-chave: anatomia foliar, área foliar específica, estrato herbáceo-arbustivo, fechamento de dossel, luz, savana neotropical, supressão de fogo.

ABSTRACT

In some Cerrado (Brazilian savanna) areas fire suppression has transformed cerrado *sensu stricto* (typical savanna) areas in forested savanna. In this condition, the lower layer (non-arboreal) starts to receive less light due to canopy closure. Thus, the present study aimed to evaluate foliar morfoanatomical strategies of representative non-arboreal species in vegetation crowding gradient at Estação Ecológica de Assis, São Paulo state, Brazil, from typical savanna (TS) to forested savanna (FS). To this end, we evaluated the thickness of leaf tissues, stomatal parameters and specific leaf area (SLA) of these species. Leaves of TS species showed traits related to high luminosity: thick epidermis and mesophyll, lower SLA and thicker leaves. In contrast, FS species had more mesomorphic leaves: thinner with high values of SLA. Thus, non-arboreal species with mesomorphic traits should be favored in environments with dense vegetation instead of typical cerrado *sensu stricto* species.

Keywords: canopy closure, fire suppression, foliar anatomy, herb-shrub layer, light, neotropical savanna, specific leaf area.

Introdução

As savanas abrigam grande biodiversidade vegetal mantida por distúrbios e fatores ambientais limitantes (Veldman *et al.* 2015). A distribuição deste bioma pelo mundo é muito vasta, perfazendo cerca de um quinto da superfície terrestre (Sankaran *et al.* 2005). Os fatores ecológicos que determinam sua distribuição, composição de espécies e estratégias adaptativas são: precipitação sazonal, regimes de fogo, herbivoria e fatores edáficos (Ratter 1992; Furley 1999; Sankaran *et al.* 2005). Esses fatores influenciam na estrutura vegetacional deste bioma e podem exercer diferentes influências, dependendo da região do mundo onde as savanas estão presentes (Lehmann *et al.* 2014).

O Cerrado (savana brasileira) é uma das savanas mais ricas em biodiversidade do mundo (Myers 2000), grande parte dessa diversidade se deve a comunidade não arbórea, que é diversa tanto em termos florísticos quanto em formas de crescimento e estratégias funcionais (Eiten 1972; Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006; Walter 2006; Rossatto 2011). A grande abrangência do Cerrado no território brasileiro (Ratter *et al.* 1997) faz com que os fatores que determinam sua distribuição se modifiquem ao longo do espaço, permitindo que este bioma apresente um mosaico de formações vegetacionais; este mosaico contempla desde formações campestres até florestais (*sensu* Ribeiro & Walter 2008). Nesse contexto, o tipo vegetacional mais dominante em cobertura no Cerrado é o cerrado *sensu stricto*, uma formação que apresenta características típicas de savana, isto é, a presença de um estrato arbóreo (ou superior) esparsos e um estrato não arbóreo (ou inferior) contínuo, de natureza herbáceo-arbustiva (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006; Ribeiro & Walter 2008).

No entanto, em regimes de supressão de fogo, a vegetação de cerrado *sensu stricto* pode sofrer transformações e se tornar mais densa ou até mesmo adquirir características florestais, principalmente nos limites mais periféricos da distribuição do bioma Cerrado

(Durigan & Ratter 2006; Pinheiro & Durigan 2009). Isto é possível, pois algumas espécies tipicamente florestais podem se estabelecer em cerrado *sensu stricto* se não houver fogo (Silva *et al.* 2008; Hoffmann *et al.* 2009). Nestas condições a colonização por estas espécies é ainda mais facilitada pelo fato de muitas regiões de Cerrado estarem em contato com ambientes florestais (Cole 1992). O recrutamento das espécies florestais e o crescimento de espécies típicas de Cerrado, existentes no local, contribuem para o fechamento do dossel (Hoffmann *et al.* 2012a). Assim, ocorre diminuição da incidência luminosa que chega ao estrato inferior e muitas espécies deste podem ter sua sobrevivência comprometida pelo sombreamento (ver Capítulo 1). Com a redução na biomassa deste estrato, a vegetação se torna menos propensa a eventos de fogo, pois suas espécies (principalmente as gramíneas) são a maior fonte de biomassa para a combustão nas savanas (Hoffmann *et al.* 2012a).

As espécies não arbóreas, especialmente as herbáceas, de cerrado *sensu stricto* possuem caracteres anatômicos foliares mesomorfos quando comparadas às espécies arbóreas (Rossatto *et al.* 2015). Mesmo assim, boa parte destas plantas pode ser intolerante a um sombreamento mais efetivo causado pelo adensamento da vegetação (Franco 2002), uma vez que o estrato arbóreo de cerrado *sensu stricto* é bastante esparsos (Ribeiro & Walter 2008).

Os fatores ambientais podem modular a diversidade de estratégias morfofuncionais de comunidades vegetais de cerrado *sensu stricto* (Silva *et al.* 2013). Nesse sentido, nada se conhece a respeito das respostas morfoanatômicas foliares da comunidade não arbórea frente às variações ambientais, especialmente às modificações de micro-habitat nos estratos inferiores ocasionadas pelo adensamento da vegetação (Hoffmann *et al.* 2012b). O estudo destas possíveis variações foliares é de grande relevância para o entendimento das estratégias destas espécies para lidar com as condições ambientais específicas, uma vez que as folhas 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 das plantas a ambientes específicos (Fahn 1986). A anatomia foliar, mesmo em termos descritivos, é pouco conhecida para as espécies não arbóreas de Cerrado, sendo os estudos nesta área mais concentrados para as espécies lenhosas (Morretes & Ferri 1959; Morretes 1967; Bieras & Sajo 2009; Ferreira *et al.* 2015).

Assim, o objetivo deste trabalho foi estudar as respostas morfoanatômicas (qualitativamente e quantitativamente) de espécies não arbóreas de cerrado *sensu stricto* frente ao adensamento da vegetação causado pelo avanço florestal na ausência de fogo. Devido às mudanças esperadas nas condições ambientais do cerrado florestado, espera-se que haverá uma seleção para atributos morfoanatômicos mesomórficos como resposta a baixa luminosidade neste ambiente, de modo que as espécies não arbóreas apresentarão diferentes estratégias morfofuncionais ao longo do gradiente de adensamento.

Material e Métodos

Área de estudo e seleção de espécies

Este estudo foi conduzido na Estação Ecológica de Assis (EEA), localizada a 12 km da cidade de Assis, na região sudoeste do estado de São Paulo (22°33'20''S e 50°21'27''O), a uma elevação de aproximadamente 600 m acima do nível do mar. A média anual de temperatura na área de estudo é de 22°C, e de acordo com a classificação de Köppen, o clima nesta área é uma transição entre Cwa e Cfa. A média de precipitação anual é cerca de 1.400 mm, com forte sazonalidade, apresentando invernos secos e verões chuvosos. Os solos são geralmente Latossolos arenosos, ácidos e pobres em nutrientes (Juhász *et al.* 2006).

A vegetação de Cerrado da EEA está há mais de 50 anos livre 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 de floresta estacional e de outras vegetações florestais associadas, sobre a área de cerrado *sensu stricto* (Durigan & Ratter 2006; Pinheiro

& Durigan 2009). O adensamento nesta região tem transformado regiões de cerrado típico (cerrado *sensu stricto*) em cerrado florestado, logo, é possível encontrar gradientes de adensamento com três fisionomias distintas: a) cerrado típico (CT): cerrado *sensu stricto*, caracterizado pela presença de um estrato lenhoso esparso e um estrato herbáceo-arbustivo contínuo; b) cerrado denso (CD): originalmente cerrado típico, com estrato arbóreo descontínuo, porém, em maior densidade, e com espécies herbáceas; c) cerrado florestado (CF): estrato arbóreo contínuo, originalmente cerrado típico, mas agora florestado, com menos espécies herbáceas (Pinheiro & Durigan 2012).

Foram selecionadas espécies representativas de cada fisionomia do gradiente de adensamento (CT, CD e CF), de acordo com levantamentos realizados na área de estudo (Durigan *et al.* 1999; Rossatto *et al.* 2008) e com a disponibilidade das mesmas nas parcelas na época da coleta (Tab. 1). As amostras foram coletadas a partir de folhas totalmente expandidas e sem sinais de doença, de no mínimo três ou preferencialmente seis indivíduos por espécie (n = 3-6).

Tabela 1. Espécies não arbóreas selecionadas para estudo da anatomia foliar ao longo do gradiente de adensamento da vegetação na Estação Ecológica de Assis. *De acordo com Durigan *et al.* (1999; 2004) e Rossatto *et al.* (2008).

Espécie/Família	Fisionomia			Hábito*
	CT	CD	CF	
<i>Axonopus pressus</i> (Nees ex Steud.) Parodi (Poaceae)	x			Erva
<i>Coccocypselum lanceolatum</i> (Ruiz & Pav.) Pers. (Rubiaceae)		x		Erva
<i>Croton</i> sp. (Euphorbiaceae)	x			Erva
<i>Eugenia</i> sp. (Myrtaceae)			x	Subarbusto
<i>Hyptis</i> sp. (Lamiaceae)	x			Erva
<i>Leandra</i> sp. (Melastomataceae)		x		Arbusto
<i>Merostachys skvortzovii</i> Send. (Poaceae)			x	Erva
<i>Miconia fallax</i> DC. (Melastomataceae)	x	x		Arbusto
<i>Miconia paucidens</i> DC. (Melastomataceae)			x	Arbusto

continua

continuação

<i>Psychotria hoffmannseggiana</i> (Willd. ex Schult.) (Rubiaceae)	x	x	x	Subarbusto
<i>Rynchospora albiceps</i> Kunth (Cyperaceae)	x	x	x	Erva
<i>Salacia</i> sp. (Celastraceae)	x			Arbusto
<i>Serjania lethalis</i> A. St.-Hil. (Sapindaceae)		x	x	Trepadeira
<i>Smilax campestris</i> Griseb. (Smilacaceae)	x			Trepadeira

Para avaliar possíveis efeitos filogenéticos nos atributos das espécies estudadas, foi realizada análise para comparar se a estrutura filogenética das espécies de cada um dos ambientes estudados era semelhante. Para este fim utilizamos o Software Phylocom 4.2 (Webb *et al.* 2008), através de seu módulo COMDIST, que analisa se a estrutura filogenética de comunidades são parecidas ou não através do MPD (mean phylogenetic distances). As árvores filogenéticas (Fig. S1, S2 e S3) foram obtidas digitando-se os nomes das espécies e famílias no Phylomatic (<http://phylodiversity.net/phylomatic/pmws>) utilizando-se a árvore zanne2014.

Morfoanatomia foliar

Para análise dos tecidos foliares foram realizadas seções transversais de regiões medianas das folhas, incluindo a nervura central. Os terços médios das folhas coletadas foram fixados em FAA 70 por 48 horas, sendo posteriormente desidratados em série etílica e incluídos em parafina (Johansen 1940). A espessura das seções transversais foi de 8 µm. A coloração das seções obtidas foi feita com azul de Astra e fucsina básica, tendo entellan como meio de montagem. Essa dupla coloração permite a visualização de paredes celulares celulósicas e lignificadas (Kraus *et al.* 1998), além da visualização de mucopolissacarídeos ácidos e solúveis (Johansen 1940) e de prováveis compostos fenólicos intracelulares. Medidas de espessura da cutícula e dos tecidos foliares (espessura das faces da epiderme e parênquimas) foram obtidas através de mensurações tomadas em lentes objetivas de 10x, com

um total de 10 medidas por indivíduo, para cada tecido analisado, utilizando-se um microscópio óptico modelo primostar Zeiss com sistema de captura de imagens acoplado (AxioCam ERc5s).

Para obtenção das seções paradérmicas, de cada folha coletada, uma amostra ao redor de 1cm^2 foi retirada entre a margem e a nervura principal da lâmina foliar, em sua porção mediana. A dissociação das epidermes foliares foi realizada com uma solução 1:1 de ácido acético glacial e peróxido de hidrogênio, a 60°C por 12 horas, ou pelo tempo necessário para a total dissociação das epidermes (modificado de Franklin 1945). Após este processo, as epidermes foram lavadas com água destilada, colocadas sobre lâminas e coradas com safranina. A glicerina foi utilizada como meio de montagem. Foram analisados a densidade estomática, o comprimento das células-guarda e o diâmetro equatorial dos estômatos (largura das células-guarda). As contagens e medidas dos estômatos foram feitas em três campos (definidos aleatoriamente) por indivíduo amostrado, na lente objetiva de 10x. O tamanho dos estômatos foi medido em 20 estômatos por campo ($n=60$), com a lente objetiva de 10x.

A área foliar específica (AFE, cm^2g^{-1}) foi obtida pela razão entre a área da folha digitalizada com scanner e medida com software ImageJ e a massa seca obtida após secagem das folhas em estufa a 70°C por 3 dias.

Análise estatística

Os dados foram inicialmente testados quanto às premissas de normalidade (teste de Kolmogorov-Smirnov) e homogeneidade de variâncias (teste de Cochran e Barlett), e quando necessário, foram transformados utilizando-se $\log_{10}$. Para comparar as estratégias morfoanatômicas entre as diferentes fisionomias, foi realizada uma ANOVA fatorial considerando dois fatores, onde foi testado o efeito da espécie (efeito aninhado) e do sítio de

estudo (cerrado típico, cerrado denso e cerrado florestado), seguida por teste de Tukey ($\alpha = 0,05$).

Resultados

Análise filogenética

Em termos filogenéticos, as três condições estudadas (cerrado típico MPD = $308,08 \pm 28,19$; cerrado denso MPD = $286,92 \pm 25,79$ e cerrado florestado MPD = $300,38 \pm 26,66$) possuem as mesmas distâncias filogenéticas ($P = 0,1655$) entre os táxons, portanto, são semelhantes filogeneticamente, o que implica num controle de possíveis efeitos filogenéticos em nossos dados.

Análise qualitativa

Todas as espécies apresentaram epiderme unisseriada (Fig. 1-2) e folhas hipoestomáticas, com estômatos situados no mesmo nível das demais células epidérmicas. A presença de tricomas tectores foi marcante para todos os tipos fisionômicos, sendo encontrados principalmente na face abaxial da epiderme (Tab. 2; Fig. 3A-D). Tricomas glandulares ocorreram em apenas duas espécies (Tab. 2; Fig. 3E-F). A espécie *Psychotria hoffmannseggiana* apresentou a face adaxial da epiderme papilosa (Fig. 1H). A cutícula foi delgada na maioria das espécies (Tab. 2).

O mesofilo foi dorsiventral para todas as espécies, com exceção das monocotiledôneas *Axonopus pressus*, *Smilax campestris*, *Merostachys skvortzovii* e *Rynchospora albiceps* que apresentaram mesofilo homogêneo (Fig. 1A-B, 2E), sendo que as espécies *M. skvortzovii* e *R. albiceps* apresentaram lacunas distribuídas regularmente no mesofilo (Fig. 2E). Para as espécies com mesofilo dorsiventral, o parênquima paliçádico apresentou uma a duas camadas de células (Fig. 1D-E); o investimento neste tecido foi alto ($\geq 50\%$) independentemente da

condição de adensamento vegetal. Apenas *Salacia* sp. apresentou hipoderme (Fig. 1D). Cristais de cálcio ocorreram em algumas espécies (Fig. 2A e 2F) bem como prováveis compostos fenólicos em células do mesofilo e epiderme (Fig. 1C-F, 2D). A presença destas substâncias ergásticas ocorreu independentemente do ambiente de ocorrência das espécies. *Serjania lethalis* foi a única espécie em que foi verificada a presença de mucilagem (Fig. 2C) (Tab. 2).

Células esclerenquimáticas ocorreram associadas aos feixes vasculares em algumas espécies (Tab. 2). Nas espécies *A. pressus* e *R. albiceps* ocorreu a presença de extensões das bainhas dos feixes vasculares, as quais foram formadas apenas por células esclerenquimáticas (Fig. 1B-C).

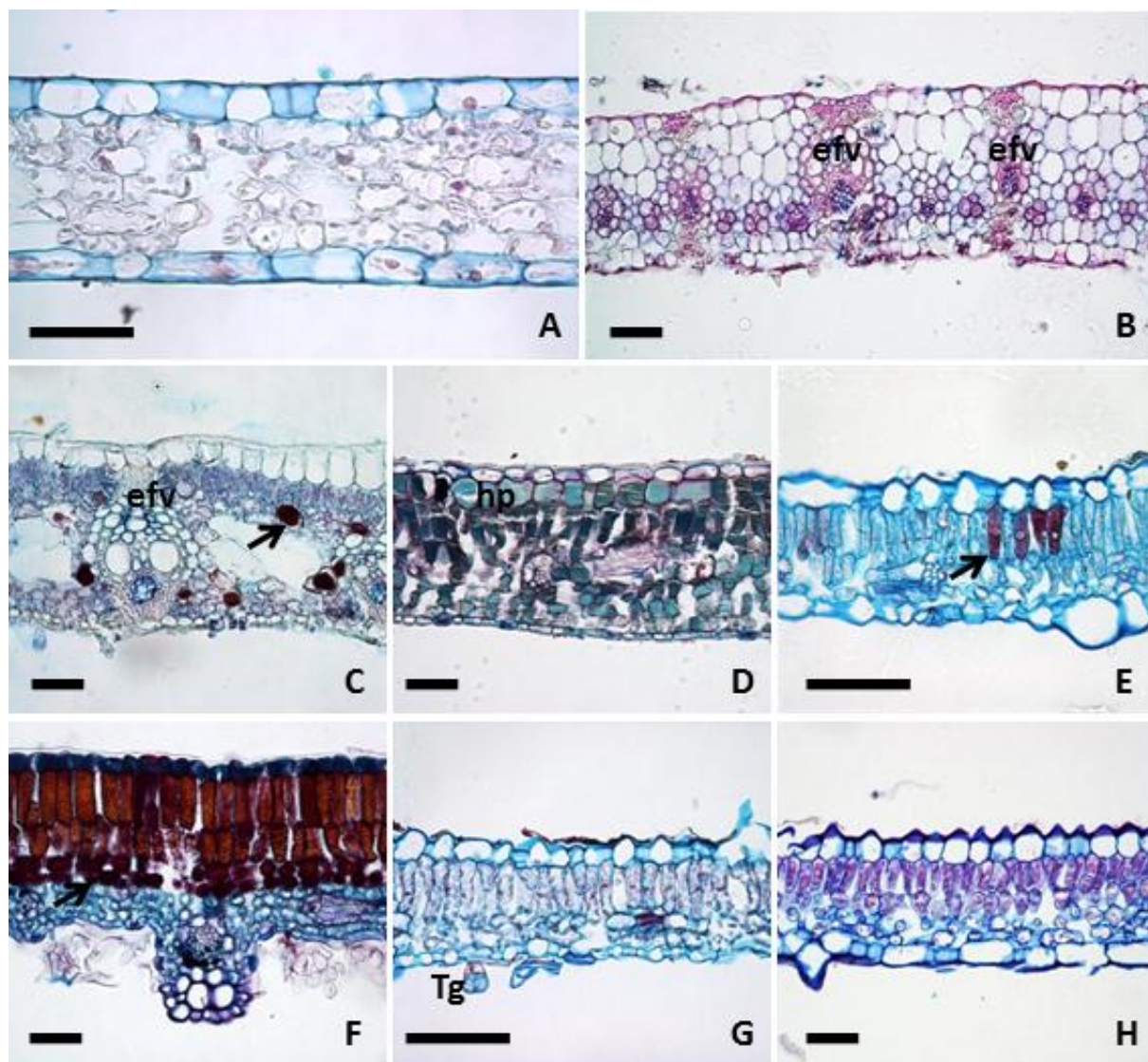


Figura 1. Seções transversais de espécies não arbóreas da Estação Ecológica de Assis. A. *Smilax campestris*; B. *Axonopus pressus*; C. *Rynchospora albiceps*; D. *Salacia* sp.; E. *Croton* sp.; F. *Miconia fallax*; G. *Hyptis* sp. H. *Psychotria hoffmannseggiana*. Legenda: efv = extensão da bainha do feixe vascular; hp = hipoderme; setas = compostos fenólicos; Tg = tricoma glandular. Escalas: 50μm.

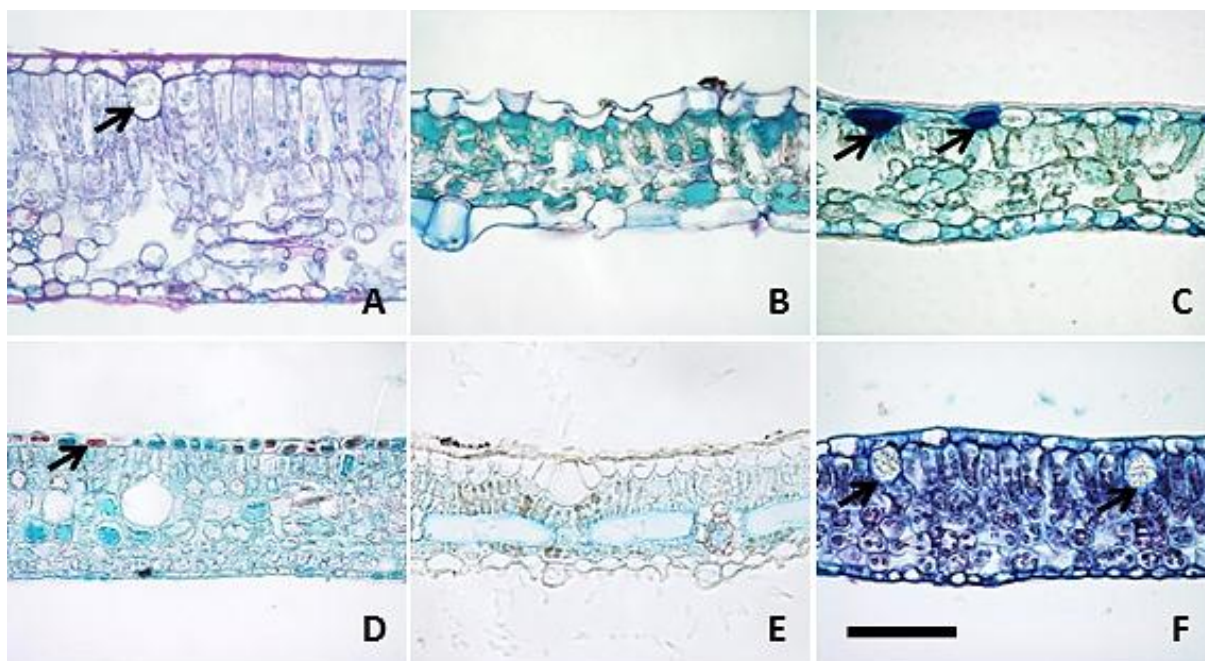


Figura 2. Seções transversais de espécies não arbóreas da Estação Ecológica de Assis. A. *Leandra* sp.; B. *Coccocypselum lanceolatum*; C. *Serjania lethalis*; D. *Eugenia* sp.; E. *Merostachys skvortzovii*; F. *Miconia paucidens*. Legenda: asteriscos = mucilagem; setas = cristais de cálcio. Escala: 50 μ m.

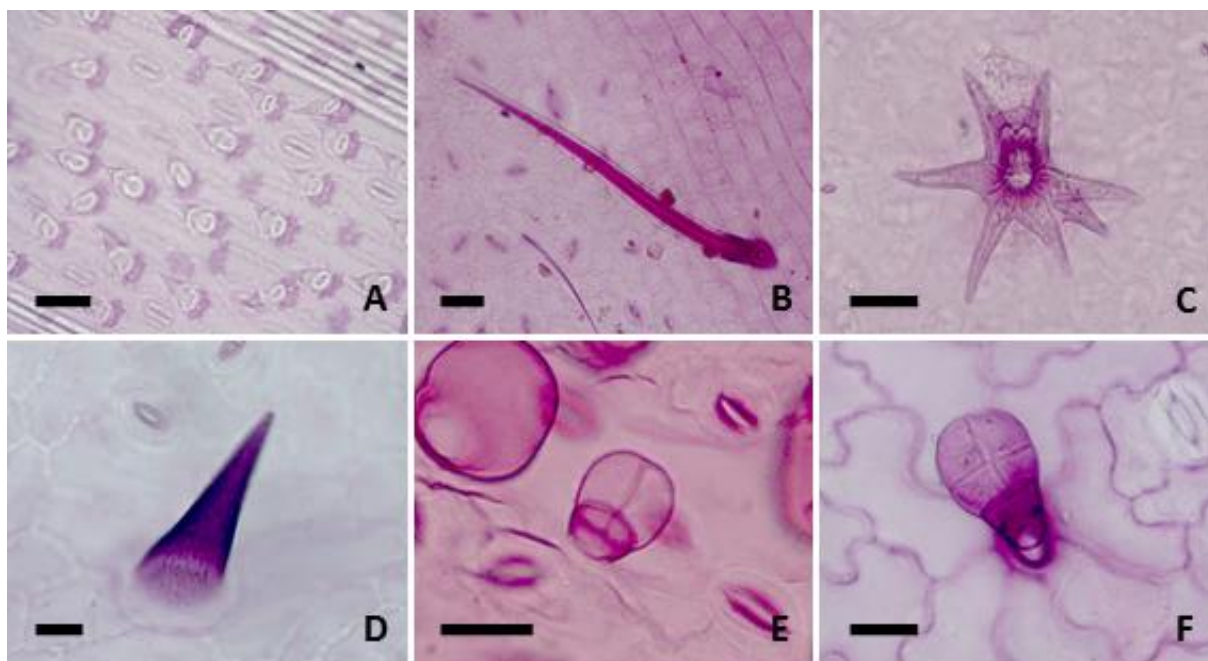


Figura 3. Seções paradérmicas mostrando tricomas de espécies não arbóreas da Estação Ecológica de Assis. A-D. Tricomas tectores. A. *Axonopus pressus*; B. *Eugenia* sp.; C. *Miconia paucidens*; D. *Psychotria hoffmannseggiana*. E-F. Tricomas glandulares. E. *Hyptis* sp.; F. *Serjania lethalis*. Escala: 20 μ m.

Tabela 2. Descrição dos caracteres anatômicos foliares de espécies não arbóreas do gradiente de adensamento cerrado típico - cerrado florestado na Estação Ecológica de Assis. AB - epiderme na face abaxial; AD - epiderme na face adaxial; Cris. - cristais de cálcio; EFV - extensão da bainha do feixe vascular; Fen. - compostos fenólicos; Fv - feixe vascular; Muc. – mucilagem; * em relação ao mesofilo.

Espécie	Cutícula espessa	Parênquima lacunoso	Substâncias ergásticas	Tricomas tectores	Tricomas glandulares	Esclerênquima	% Parênquima paliçádico*
<u>Cerrado típico</u>							
<i>Axonopus pressus</i>	-	-	-	AB	-	EFV	-
<i>Croton</i> sp.	-	Compacto	Fen./Cris.	AD/AB	-	-	>50
<i>Hyptis</i> sp.	-	Frouxo	-	AD/AB	AD/AB	-	>50
<i>Miconia fallax</i>	AD	Compacto	Fen./Cris.	AB	-	-	>50
<i>Psychotria hoffmannseggiana</i>	-	Frouxo	Cris.	AB	-	-	>50
<i>Rynchospora albiceps</i>	-	-	Fen.	AB	-	EFV	-
<i>Salacia</i> sp.	AD/AB	Frouxo	Fen./Cris.	AB	-	Fv.	50
<i>Smilax campestris</i>	-	-	-	-	-	Fv.	-
<u>Cerrado denso</u>							
<i>Coccocypselum lanceolatum</i>	-	Frouxo	Fen.	AD/AB	-	-	>50
<i>Leandra</i> sp.	-	Frouxo	Cris.	AB	-	-	>50
<i>Miconia fallax</i>	AD	Compacto	Fen.	AB	-	-	50
<i>Psychotria hoffmannseggiana</i>	-	Frouxo	Cris.	AB	-	-	>50
<i>Rynchospora albiceps</i>	-	-	Fen.	AB	-	EFV	-
<i>Serjania lethalis</i>	AD/AB	Frouxo	Muc.	-	AD/AB	Fv.	50
<u>Cerrado florestado</u>							
<i>Eugenia</i> sp.	-	Compacto	Fen./Cris.	AB	-	Fv.	50
<i>Merostachys skvortzovii</i>	-	-	-	AB	-	EFV	-
<i>Miconia paucidens</i>	-	Compacto	Cris.	AB	-	-	>50
<i>Psychotria hoffmannseggiana</i>	-	Frouxo	Cris.	AB	-	-	>50
<i>Rynchospora albiceps</i>	-	-	Fen.	AB	-	EFV	-
<i>Serjania lethalis</i>	AD/AB	Frouxo	Muc.	-	AD/AB	Fv.	50

Diferenças quantitativas das comunidades não arbóreas

Foram encontradas diferenças significativas tanto para o efeito da espécie quanto para o efeito do ambiente nos parâmetros foliares morfoanatômicos (Tab. 4). Para descrição mais detalhada das diferenças entre espécies, consultar material suplementar (Tab. S1 e S2). Entre ambientes, em geral, a comunidade de cerrado típico apresentou maiores valores de espessura para ambas as faces da epiderme foliar, de mesofilo, espessura total, largura e comprimento dos estômatos, quando comparada as comunidades mais adensadas (Fig. 4A-D, G e H). Os valores de AFE foram significativamente menores para as espécies de cerrado típico em comparação aos valores obtidos para as demais espécies (Fig. 4E).

Tabela 4. Valores de F e de significância (*P*) da ANOVA de efeito aninhado para os efeitos de espécie (aninhado) e do ambiente nos parâmetros morfoanatômicos de espécies não arbóreas provenientes do cerrado típico, cerrado denso e cerrado florestado da Estação Ecológica de Assis. AFE - área foliar específica.

Parâmetros	Espécie (ambiente)		Ambiente	
	F	P	F	P
Epiderme (face adaxial)	27,358	< 0,0001	41,233	< 0,0001
Mesofilo	13,305	< 0,0001	5,511	< 0,01
Epiderme (face abaxial)	15,933	< 0,0001	11,550	< 0,0001
Espessura foliar	15,035	< 0,0001	10,088	< 0,001
AFE	9,077	< 0,0001	16,995	< 0,0001
Densidade estomática	62,688	< 0,0001	6,685	< 0,01
Comprimento estomático	17,525	< 0,0001	30,703	< 0,0001
Largura estomática	58,35	< 0,0001	70,48	< 0,0001

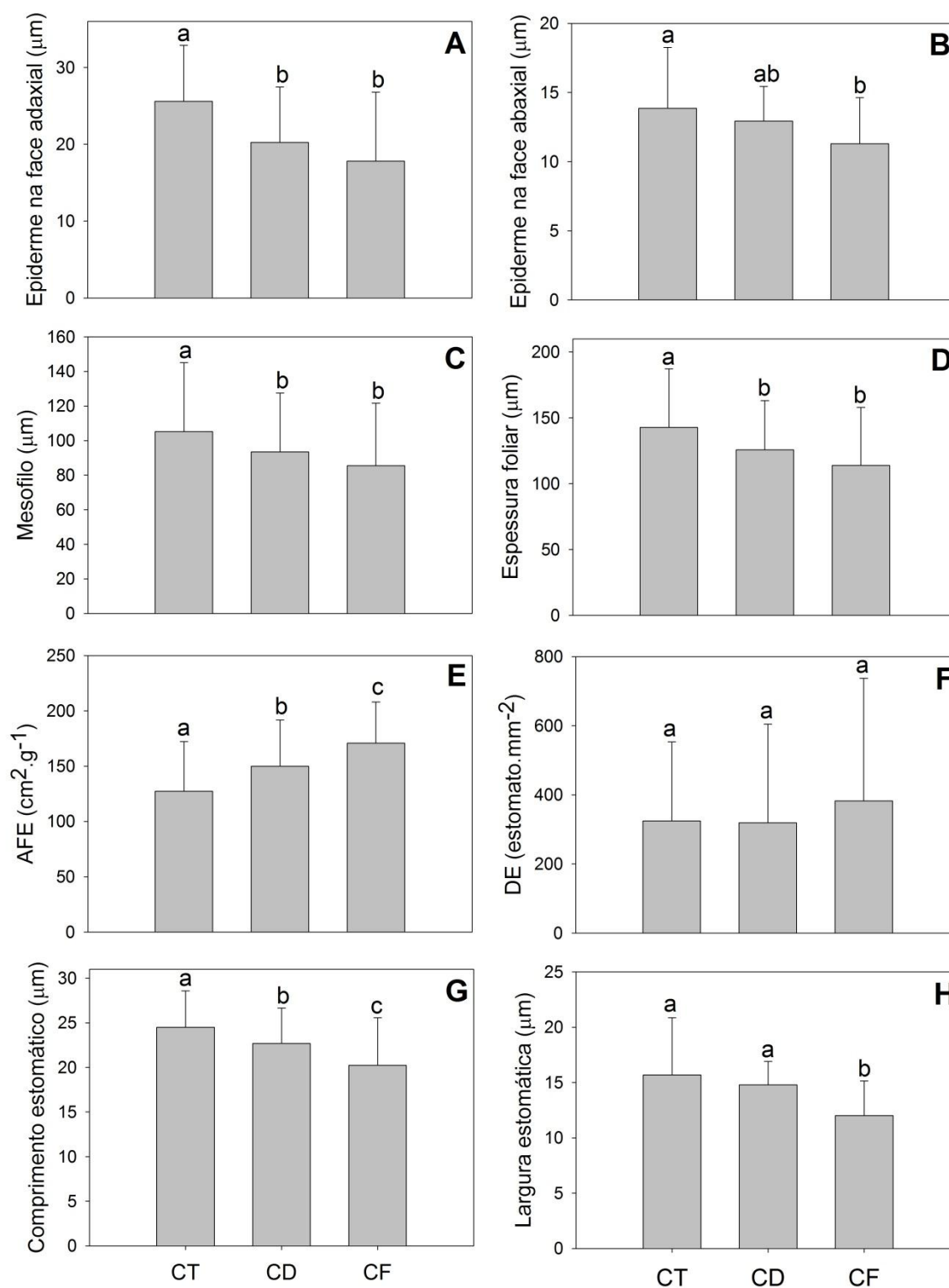


Figura 4. Parâmetros foliares morfoanatômicos de espécies não arbóreas de cerrado típico (CT), cerrado denso (CD) e cerrado florestado (CF). Letras diferentes entre os ambientes indicam diferenças significativas de acordo com o teste de Tukey ($\alpha = 0,05$). AFE - área foliar específica; DE - densidade estomática.

Discussão

De modo geral, as espécies avaliadas apresentaram folhas pouco espessas, com cutícula fina e epiderme unisseriada, corroborando estudo anterior que mostrou que ervas e subarbustos de cerrado *sensu stricto* possuem atributos anatômicos foliares mesomorfos (Rossatto *et al.* 2015). Entretanto, as folhas de espécies não arbóreas de cerrado típico apresentaram uma tendência ao xeromorfismo, apresentando maior espessura de epiderme (em ambas as faces) e de mesofilo, tendo folhas com maior espessura total e baixos valores de AFE, quando comparadas às espécies de cerrado florestado. Essas características são comumente relatadas como possíveis adaptações das plantas para economia de água e para proteção contra altas irradiâncias (Fahn & Cutler 1992, Voguelmann 1993), principalmente para espécies arbóreas de Cerrado (Bieras & Sajo 2009; Ferreira *et al.* 2015). Vale destacar, contudo, que o investimento em tecidos de proteção das plantas aqui avaliadas, ocorre em um grau bem menor ao encontrado para as espécies arbóreas ocorrentes no Cerrado (Bieras & Sajo 2009; Rossatto *et al.* 2015).

Já o escleromorfismo em plantas tem sido relacionado às condições nutricionais do solo (Medina *et al.* 1990; Haridasan 2008, Chen *et al.* 2010). Assim, as características foliares observadas para as espécies não arbóreas de cerrado típico podem também estar relacionadas à oligotrofia de seus solos (Haridasan 2008, Rossatto & Rigobelo 2016).

Por outro lado, o mesomorfismo das plantas não arbóreas das fisionomias mais adensadas pode estar relacionado tanto com a menor disponibilidade de luz no ambiente como com a maior fertilidade do solo do cerrado florestado (Rossatto & Rigobelo 2016).

Em relação à anatomia da epiderme foliar, a ocorrência de tricomas tectores foi marcante para as espécies das três fisionomias, sugerindo que sua presença não esteja diretamente relacionada aos fatores ambientais, e sim ligada a fatores filogenéticos, a exemplo das gramíneas e ciperáceas, onde a ocorrência dos mesmos é algo característico destas

famílias (Metcalf 1960). Já os parâmetros estomáticos diferiram entre as comunidades, sendo os estômatos maiores nas espécies de cerrado típico. Normalmente, estômatos pequenos são mais responsivos a mudanças ambientais, sendo associados a um maior controle estomático, minimizando perdas de água em plantas de ambientes mais secos e com alta incidência luminosa (Shields 1950), fatores estes presentes no cerrado *sensu stricto*. Contudo, em estudo com pares congêneros de espécies arbóreas de cerrado *sensu stricto* e mata de galeria também foram encontrados estômatos maiores para a savana em detrimento do ambiente florestal (Rossatto *et al.* 2009). Já no ambiente florestado, estômatos menores poderiam estar associados a respostas mais rápidas para melhor uso dos breves aumentos de irradiância solar no estrato inferior (“sunflecks”), conferindo maior absorção de CO₂ para plantas no sub-bosque (Rossatto & Kolb 2013), contudo, não se sabe se estes eventos são tão frequentes em cerrados florestados.

A AFE e a espessura dos tecidos foliares também diferiram entre as espécies avaliadas. Os valores de AFE foram mais baixos para as espécies de cerrado típico; decréscimos neste parâmetro podem estar associados com a maior espessura das folhas e seus tecidos, o que de fato foi observado para o componente não arbóreo do cerrado típico. O investimento em mesófilos espessos é característico de plantas de cerrado *sensu stricto* independente da forma de crescimento (Bieras & Sajo 2009; Rossatto *et al.* 2015), este investimento alto tem sido relacionado às altas incidências de luz neste ambiente (Bedetti *et al.* 2011; Rossatto & Kolb 2010; Ramos *et al.* 2015). Nesse contexto, o alto investimento específico em parênquima paliádico no mesófilo tem sido relacionado a uma maior eficiência no aproveitamento da luz em ambientes com alta irradiância (Voguelmann 1993, Bieras & Sajo 2009), contudo, neste estudo, o investimento neste tecido foi alto independente do ambiente de ocorrência das espécies. Em relação à epiderme foliar, uma maior espessura neste tecido pode auxiliar na diminuição da perda de água por evaporação e ajudar na

dissipação da energia luminosa que poderia chegar em excesso ao mesófilo das plantas do cerrado típico (Fahn & Cutler 1992, Voguelmann 1993).

Concluindo, os resultados obtidos corroboram a hipótese inicial de estudo, de que o conjunto de espécies de cada fisionomia do gradiente de adensamento apresenta diferentes estratégias anatômicas foliares em termos estomáticos e de espessura de tecidos foliares. As espécies de cerrado típico apresentam características anatômicas foliares com tendência ao xeromorfismo; tais características devem estar relacionadas à maior luminosidade e a menor disponibilidade hídrica dos ambientes menos adensados. Por outro lado, as espécies de ambientes mais fechados possuem caracteres ligados à mesomorfia. Portanto, pode-se esperar que tais espécies mais mesomorfas sejam favorecidas pelo avanço da floresta sobre a savana em detrimento das espécies típicas de cerrado *sensu stricto*.

Agradecimentos

Este estudo foi realizado com apoio financeiro da FAPESP (Processo 2013/18049-6 e 2015/19771-2).

Referências

- Bedetti CS, Aguiar DB, Jannuzzi MC, Moura MZD, Silveira, FAO. 2011. 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* 59: 274-282.
- Bieras AC, Sajo MG. 2009. Leaf structure of the cerrado (Brazilian savanna) woody plants. *Trees*: 23: 451-471.
- Chen FS, Zeng DH, Fahey TJ, Yao CY, Yu ZY. 2010. Response of leaf anatomy of *Chenopodium acuminatum* to soil resource availability in a semi-arid grassland. *Plant Ecology* 209: 375-382.

- Cole MM .1992. Influence of physical factor on the nature and dynamics of forest-savanna boundaries. In: Furley PA, Proctor J, Ratter JA. (eds.) *Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries*. London, Chapman and Hall. p. 63-75.
- Durigan G, Ratter JA. 2006. Successional changes in cerrado and cerrado/forest ecotonal vegetation in western São Paulo State, Brazil, 1962-2000. *Edinburgh Journal of Botany* 63: 119-130.
- Durigan G, Bacic MC, Franco GADC, Siqueira MF. 1999. Inventário florístico do cerrado na Estação Ecológica de Assis, SP. *Hoehnea* 26: 149-172.
- Durigan G, Baitello JB, Franco GADC, Siqueira MF. 2004. *Plantas do cerrado paulista: imagens de uma paisagem ameaçada*. São Paulo, Páginas e Letras Editora e Gráfica.
- Eiten G. 1972. The cerrado vegetation of Brazil. *Botanical Review* 38: 201-349.
- Fahn A. 1986. Structural and functional properties of trichomes of xeromorphic leaves. *Annals of Botany* 57: 631-637.
- Fahn A, Cutler DF. 1992. *Xerophytes*. Berlin, Gebrüder Borntraeger.
- Ferreira CS, Carmo WS, Graciano-Ribeiro D, Oliveira JMF, Melo RB, Franco AC. 2015. Anatomia da lâmina foliar de onze espécies lenhosas dominantes nas savanas de Roraima. *Acta Amazonica* 45: 337-346.
- Franco AC. 2002. Ecophysiology of woody plants. In: Oliveira PS, Marquis RJ. (eds) *The cerrados of Brazil*. New York, Columbia University Press.
- Franklin GL. 1945. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resin composites, and a new macerating method for wood. *Nature* 155: 51.
- Furley PA. 1999. The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrado. *Global Ecology Biogeography* 8: 223-241.

- Geiger EL, Gotsch SG, Damasco G, Haridasan M, Franco AC, Hoffmann WA. 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.
- Gottsberger G, Silberbauer-Gottsberger I. 2006. Life in the cerrado: a South American tropical seasonal ecosystem. Vol. I Origin, Structure, Dynamics and Plant use. Ulm, Reta Verlag.
- Haridasan M. 2008. Nutritional adaptations of native plants of the cerrado biome in acid soils. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 20: 183-195.
- Hoffmann WA, Adasme R, Haridasan M, *et al.* 2009. Tree topkill, not mortality, governs the dynamics of alternate stable states at savanna-forest boundaries under frequent fire in central Brazil. *Ecology* 90: 1326-1337.
- Hoffmann WA, Geiger EL, Gotsch SG, *et al.* 2012a. Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecology Letters* 15: 759-768.
- Hoffmann WA, Jaconis SY, McKinley KL, Geiger EL, Gotsch SG, Franco AC. 2012b. Fuels or microclimate? Understanding the drivers of fire feedbacks at savanna-forest boundaries. *Austral Ecology* 37: 634-643.
- Johansen, D.A. 1940. Plant microtechnique. New York, McGraw-Hill.
- Juhász CEP, Cursi PR, Cooper M, Oliveira TC, Rodrigues RR. 2006. Soil water dynamics in a toposequence under Savanna Woodland (Cerradão) in Assis, SP, Brazil. *Revista Brasileira de Ciências do Solo* 30: 401-412.
- Kraus JE, Sousa HC, Rezende MH, Castro NM, Vecchi C, Luque R. 1998. Astra blue and basic fuchsin double staining of plant materials. *Biotechnic & histochemistry* 73: 235-243.
- Lehmann CE, Anderson TM, Sankaran M, *et al.* 2014. Savanna vegetation-fire-climate relationships differ among continents. *Science* 343: 548-552.

- Medina E, Garcia V, Cuevas E. 1990. Sclerophylly and oligotrophic environments: relationships between leaf structure, mineral nutrition content, and drought resistance in tropical rain forests of the upper Rio Negro region. *Biotropica* 22: 51-64.
- Metcalf CR. 1960. *Anatomy of the Monocotyledons*. Oxford, Clarendon Press.
- Morretes BL. 1967. Contribuição ao estudo da anatomia das folhas de plantas do cerrado II. *Boletim de Botânica (USP)* 22: 209-244.
- Morretes, BL, Ferri MG. 1959. Contribuição ao estudo da anatomia das folhas de plantas do cerrado. *Boletim de Botânica (USP)* 16: 7-70.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fonseca GA, Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Niklas KJ, Cobb ED, Niinemets Ü, *et al.* 2007. “Diminishing returns” in the scaling of functional leaf traits across and within species groups. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 8891-8896.
- Pinheiro ES, Durigan G. 2009. Dinâmica espaço-temporal (1962-2006) das fitofisionomias em unidade de conservação do cerrado no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 32: 441-454.
- Pinheiro ES, Durigan G. 2012. Diferenças florísticas e estruturais entre fitofisionomias do Cerrado em Assis, SP, Brasil. *Revista Árvore* 36: 181-193.
- Ramos BH, Silva KLF, Coimbra RR, Chagas DB, Ferreira WDM. 2015. Anatomy and micromorphometry of *Caryocar brasiliense* leaves. *Rodriguésia* 66: 87-94.
- Ratter JA. 1992. Transitions between cerrado and Forest vegetation in Brazil. In: Furley PA, Proctor A, Ratter JA. (eds.) *Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries*. London, Chapman and Hall. p. 417-429.
- Ratter JA, Ribeiro JF, Bridgewater S. 1997. The brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany* 80: 223-230.

- Ribeiro JF, Walter BMT. 2008. As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF. (eds.) Cerrado: ecologia e flora. Vol. 1. Brasília, Embrapa Cerrados/Embrapa Informação Tecnológica. p. 151-199.
- Rossatto DR. 2011. Grupos funcionais em plantas do cerrado sensu stricto: utilização de recursos hídricos, variabilidade e efeito filogenético em parâmetros funcionais e estruturais foliares. Tese de Doutorado, Universidade de Brasília, Brasília.
- Rossatto DR, Kolb RM. 2010. *Gochnatia polymorpha* (Less.) Cabrera (Asteraceae) changes in leaf structure due to differences in light and edaphic conditions. *Acta Botanica Brasilica* 24: 605-612.
- Rossatto DR, Kolb RM. 2013. Leaf anatomical traits are correlated with tree dominance in a Neotropical deciduous forest. *New Zealand Journal of Botany* 51: 242-251.
- Rossatto DR, Rigobelo EC. 2016. Tree encroachment into savannas alters soil microbiological and chemical properties facilitating forest expansion. *Journal of Forestry Research* (no prelo). doi: 10.1007/s11676-016-0219-0.
- Rossatto DR, Hoffmann WA, Franco AC. 2009. Características estomáticas de pares congêneros de cerrado e mata de galeria crescendo numa região transicional no Brasil Central. *Acta Botanica Brasilica* 23: 499-508.
- Rossatto DR, Kolb RM, Franco AC. 2015. Leaf anatomy is associated with the type of growth form in Neotropical savanna plants. *Botany* 93: 507-518.
- Sankaran M, Hanan NP, Scholes RJ, *et al.* 2005. Determinants of woody cover in African savannas. *Nature* 438: 846-849.
- Shields LM. 1950. Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. *Botanical Review* 19: 399-447.

Scholz FG, Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, Franco AC, Salazar A. 2008. Plant-and stand-level variation in biophysical and physiological traits along tree density gradients in the Cerrado. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 20: 217-232.

Silva LCR, Sternberg L, Haridasan M, Hoffmann WA, Miralles-Wilhelm F, Franco AC. 2008. Expansion of gallery forests into central Brazilian savannas. *Global Change Biology* 14: 2108-2118.

Silva DM, Batalha MA, Cianciaruso MV. 2013. Influence of fire history and soil properties on plant species richness and functional diversity in a neotropical savanna. *Acta Botanica Brasilica* 27: 490-497.

Veldman JW, Buisson E, Durigan G, *et al.* 2015. Toward an old-growth concept for grasslands, savannas, and woodlands. *Frontiers in Ecology and the Environment* 13: 154-162.

Vogelmann TC. 1993. Plant tissue optics. *Annual review of plant biology* 44: 231-251.

Walter BMT. 2006. Fitofisionomias do bioma Cerrado: síntese terminológica e relações florísticas. Tese de Doutorado, Universidade de Brasília, Brasília.

Webb CO, Ackerly DD, Kembel SW. 2008. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and character evolution. *Bioinformatics* 24: 2098-2100.

Material Suplementar

Tabela S1. Espessura das faces das epidermes foliares, mesofilo e espessura total foliar (μm) e área foliar específica (AFE, $\text{cm}^2.\text{g}^{-1}$) de espécies não arbóreas representativas de três condições de adensamento vegetal na Estação Ecológica de Assis. Letras diferentes significam diferenças estatísticas significativas de acordo com o teste de Tukey ($\alpha = 0,05$).

Espécie	Epiderme (face adaxial)	Mesofilo	Epiderme (face abaxial)	Espessura foliar	AFE
<u>Cerrado típico</u>					
<i>Axonopus pressus</i>	28,24 $\pm$ 4,26 bc	139,33 $\pm$ 35,63 abc	18,09 $\pm$ 3,25 a	177,53 $\pm$ 37,34 abc	104,59 $\pm$ 14,50 abc
<i>Croton</i> sp.	24,39 $\pm$ 4,58 cd	57,06 $\pm$ 9,68 f	16,57 $\pm$ 2,32 abc	96,02 $\pm$ 13,14 ef	116,32 $\pm$ 46,48 abce
<i>Hyptis</i> sp.	15,48 $\pm$ 2,47 efg	54,00 $\pm$ 13,67 f	7,58 $\pm$ 1,74 g	75,58 $\pm$ 17,46 f	134,53 $\pm$ 35,46 abcdefgh
<i>Miconia fallax</i>	19,22 $\pm$ 0,41 cdefg	150,75 $\pm$ 8,45 ab	9,08 $\pm$ 1,07 fg	180,81 $\pm$ 9,94 abc	71,15 $\pm$ 6,08 a
<i>Psychotria hoffmannseggiana</i>	23,95 $\pm$ 5,56 cde	77,04 $\pm$ 3,78 cdef	18,73 $\pm$ 0,53 ab	115,41 $\pm$ 7,96 cdef	207,02 $\pm$ 9,90 fgh
<i>Rynchospora albiceps</i>	36,46 $\pm$ 4,64 a	139,68 $\pm$ 32,19 abc	15,73 $\pm$ 1,44 abc	188,78 $\pm$ 35,60 ab	134,43 $\pm$ 30,81 abcdefh
<i>Salacia</i> sp.	34,95 $\pm$ 1,33 ab	133,02 $\pm$ 11,05 abcde	9,54 $\pm$ 1,09 efg	180,00 $\pm$ 11,28 abc	81,44 $\pm$ 15,53 ab
<i>Smilax campestris</i>	22,09 $\pm$ 2,96 cdef	90,19 $\pm$ 22,25 bcdef	15,51 $\pm$ 0,91 abcd	128,43 $\pm$ 21,07 bcdef	169,61 $\pm$ 17,71 cdefgh
<u>Cerrado denso</u>					
<i>Coccocypselum lanceolatum</i>	17,85 $\pm$ 1,18 defg	56,82 $\pm$ 4,77 f	14,62 $\pm$ 1,83 abcde	86,34 $\pm$ 4,36 f	168,84 $\pm$ 21,63 cdefgh
<i>Leandra</i> sp.	15,25 $\pm$ 0,62 defg	107,98 $\pm$ 28,35 abcdef	11,71 $\pm$ 1,74 cdefg	133,61 $\pm$ 29,53 abcdef	108,62 $\pm$ 32,32 abcd
<i>Miconia fallax</i>	19,35 $\pm$ 1,21 cdefg	131,16 $\pm$ 10,38 abcde	9,65 $\pm$ 0,42 efg	164,08 $\pm$ 10,92 abcde	106,76 $\pm$ 6,47 abcd
<i>Psychotria hoffmannseggiana</i>	20,54 $\pm$ 3,98 defg	63,32 $\pm$ 9,69 f	16,52 $\pm$ 2,90 abc	98,12 $\pm$ 15,37 ef	196,99 $\pm$ 21,01 fgh
<i>Rynchospora albiceps</i>	34,18 $\pm$ 2,96 ab	130,86 $\pm$ 23,40 abce	13,83 $\pm$ 0,84 acdef	174,20 $\pm$ 22,93 abcd	123,48 $\pm$ 10,79 abcde
<i>Serjania lethalis</i>	14,25 $\pm$ 2,82 fg	70,67 $\pm$ 7,28 def	11,28 $\pm$ 2,30 cdefg	97,83 $\pm$ 10,42 ef	194,43 $\pm$ 42,39 efgh

continua

continuação

Cerrado florestado					
<i>Eugenia</i> sp.	10,72 ± 1,62 fg	80,64 ± 0,62 abcdef	6,79 ± 0,61 g	99,32 ± 0,88 cdef	131,50 ± 8,39 abcdefgh
<i>Merostachys skvortzovii</i>	15,15 ± 0,24 defg	51,27 ± 3,19 f	11,28 ± 0,32 cdefg	75,25 ± 3,45 f	213,68 ± 15,27 gh
<i>Miconia paucidens</i>	12,07 ± 0,89 g	85,31 ± 12,29 cdef	8,55 ± 1,51 fg	106,26 ± 13,99 def	156,63 ± 17,20 bcdefgh
<i>Psychotria hoffmannseggiana</i>	19,84 ± 1,73 defg	60,70 ± 6,42 f	15,31 ± 2,28 abc	92,64 ± 6,46 f	207,68 ± 19,99 g
<i>Rynchospora albiceps</i>	34,98 ± 3,29 ab	154,10 ± 37,64 a	14,70 ± 1,31 abcde	200,30 ± 40,12 a	129,96 ± 14,13 abcdef
<i>Serjania lethalis</i>	14,07 ± 2,39 fg	80,94 ± 13,01 df	11,16 ± 0,77 defg	109,00 ± 16,28 ef	186,06 ± 62,36 dfgh

Tabela S2. Densidade estomática (estômato.mm⁻¹), comprimento e largura de estômatos (µm) de espécies não arbóreas representativas de três condições de adensamento na Estação Ecológica de Assis. Letras diferentes significam diferenças estatísticas significativas de acordo com o teste de Tukey ($\alpha = 0,05$).

Espécies	Densidade estomática	Comprimento do estômato	Largura do estômato
Cerrado típico			
<i>Axonopus pressus</i>	189,31 ± 39,88 fghi	25,34 ± 2,04 abcd	6,98 ± 0,79 h
<i>Croton</i> sp.	242,67 ± 27,12 fgh	23,30 ± 1,71 bcde	16,16 ± 0,84 cd
<i>Hyptis</i> sp.	437,78 ± 118,43 cde	21,26 ± 1,92 def	16,24 ± 1,24 cd
<i>Miconia fallax</i>	830,00 ± 31,80 ab	17,07 ± 0,18 fg	12,42 ± 0,50 efg
<i>Psychotria hoffmannseggiana</i>	111,11 ± 9,22 ghi	28,69 ± 2,24 ab	20,10 ± 0,99 b
<i>Rynchospora albiceps</i>	317,33 ± 38,69 def	23,54 ± 2,26 bcde	12,18 ± 0,55 fg
<i>Salacia</i> sp.	306,67 ± 79,02 def	28,73 ± 3,99 a	23,71 ± 3,13 a
<i>Smilax campestris</i>	158,96 ± 33,01 fghi	28,00 ± 1,05 abc	17,77 ± 0,72 bc

continua

continuação

<u>Cerrado denso</u>			
<i>Coccocypselum lanceolatum</i>	96,94 ± 7,52 ghi	26,15 ± 0,53 abcd	16,02 ± 0,20 cd
<i>Leandra</i> sp.	493,33 ± 143,45cd	18,46 ± 1,20 efg	13,63 ± 0,95 def
<i>Miconia fallax</i>	813,33 ± 113,48 b	17,08 ± 0,49 fg	13,14 ± 0,41 defg
<i>Psychotria hoffmannseggiana</i>	94,58 ± 9,49 hi	23,49 ± 1,30 bcde	16,02 ± 0,44 cd
<i>Rynchospora albiceps</i>	270,00 ± 47,42 efg	24,96 ± 2,61 abcd	12,18 ± 0,80 fg
<i>Serjania lethalis</i>	146,39 ± 18,49 fghi	26,04 ± 2,05 abcd	17,74 ± 0,92 bc
<u>Cerrado florestado</u>			
<i>Eugenia</i> sp.	1046,67 ± 179,13 a	13,77 ± 0,29 g	10,48 ± 0,32 fgh
<i>Merostachys skvortzovii</i>	211,94 ± 15,95 fghi	25,44 ± 0,54 abcd	7,92 ± 0,69 h
<i>Miconia paucidens</i>	507,78 ± 32,38 c	13,20 ± 0,25 g	10,17 ± 0,12 gh
<i>Psychotria hoffmannseggiana</i>	74,31 ± 4,52 i	21,96 ± 1,14 def	15,60 ± 0,71 cde
<i>Rynchospora albiceps</i>	230,00 ± 59,81 fghi	24,07 ± 0,90 abcde	12,20 ± 1,20 fg
<i>Serjania lethalis</i>	226,11 ± 98,45 fghi	22,91 ± 2,43 cde	15,76 ± 1,53 cd

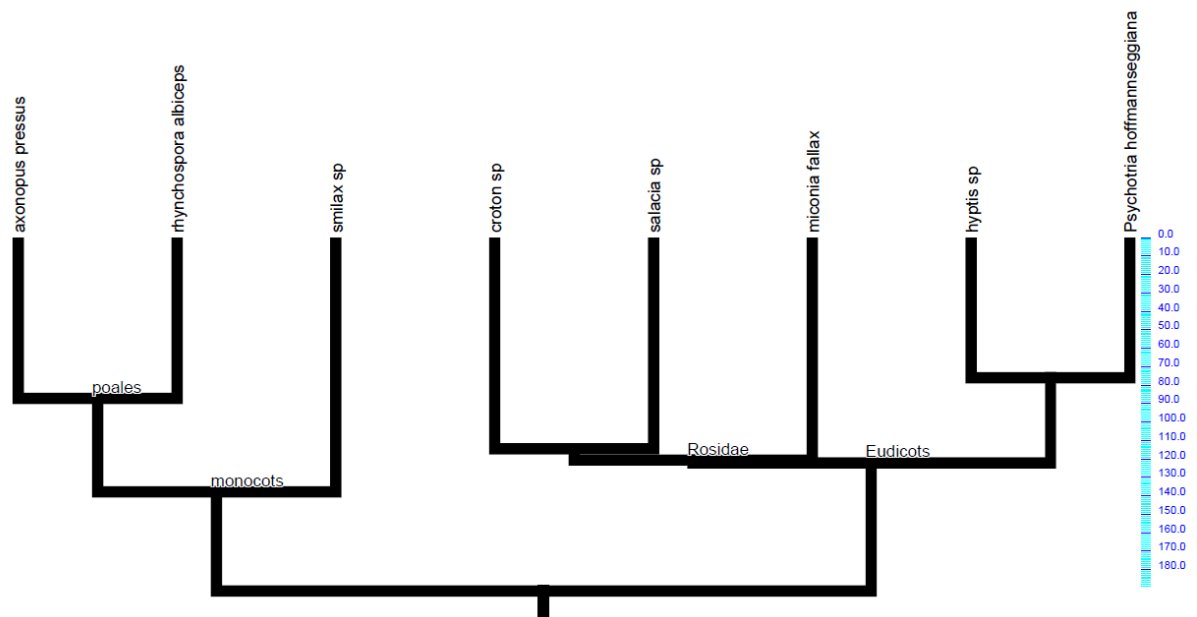


Figura S1. Distâncias filogenéticas entre as espécies não arbóreas amostradas no cerrado típico da Estação Ecológica de Assis.

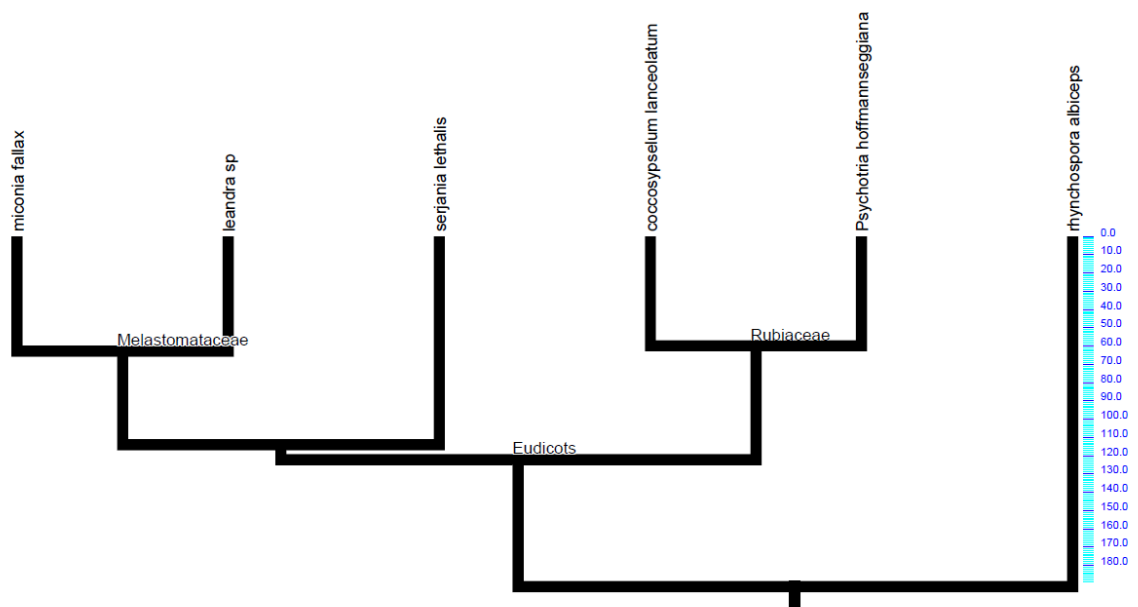


Figura S2. Distâncias filogenéticas entre as espécies não arbóreas amostradas no cerrado denso da Estação Ecológica de Assis.

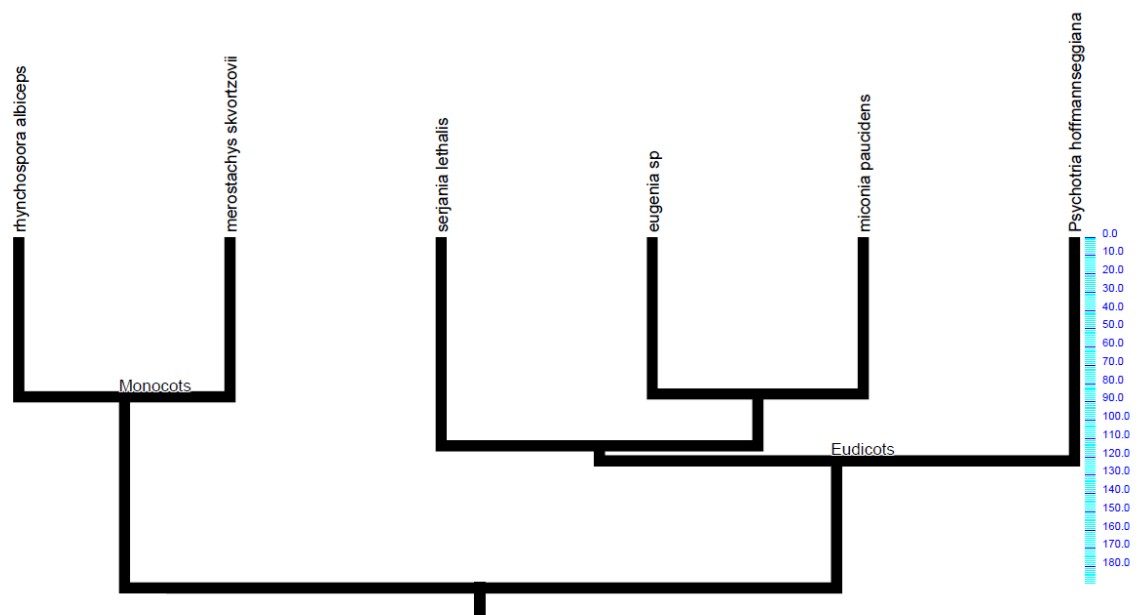


Figura S3. Distâncias filogenéticas entre as espécies não arbóreas amostradas no cerrado florestado da Estação Ecológica de Assis.

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.

ANEXO

Normas para preparação de manuscrito (*Acta Botanica Brasilica*, ISSN 0102-3306).

Preparing the article file

(Please consult a last issue of **Acta Botanica Brasilica** for layout and style)

All manuscripts must follow these guidelines: the text should be in Times New Roman font, size 12, double-spaced throughout and with 25 mm margins; the paper size should be set to A4 (210 x 297 mm). All pages should be numbered sequentially. Each line of the text should also be numbered, with the top line of each page being line 1. For text files .doc, .docx and .rtf are the only acceptable formats. Files in Adobe® PDF format (.pdf files) will not be accepted. When appropriate, the article file should include a list of figure legends and table heads at the end. This article file should not include any illustrations or tables, all of which should be submitted in separate files.

The **first page** should state the type of article (Original Article, Review, Viewpoint, Method or Short communication) and provide a concise and informative full title followed by the names of all authors. Where necessary, each name should be followed by an identifying superscript number (1, 2, 3 etc.) associated with the appropriate institutional address to be entered further down the page. Only one corresponding author should be indicated with an asterisk and should always be the submitting author. The institutional address(es) of each author should be listed next, each address being preceded by the superscript number where appropriate. The address must be synthetic, just enough to send a letter. Titles and positions should not be mentioned. This information is followed by the e-mail address of the corresponding author

The **second page** should contain a structured **Abstract** not exceeding 200 words in a single paragraph without references. The Abstract should outline the essential content of the manuscript, especially the results and discussion, highlighting the relevance of main findings.

The Abstract should be followed by between five and ten **Key words**. Note that essential words in the title should be repeated in the key words.

Original articles should be divided into sections presented in the following order: **Title page, Abstract, Introduction, Materials and Methods, Results, Discussion, Acknowledgements, References, Tables and Figure legends, Supplementary Data** (if applicable).

Material and Methods and **Results** should be clear and concise. The **Discussion** section should avoid extensive repetition of the results and must finish with some conclusions. This section can be combined with results (**Results and Discussion**), however, we recommend authors consult the Editorial Board for a previous evaluation.

Plant names must be written out in full in the abstract and again in the main text for every organism at first mention but the genus is only needed for the first species in a list within the same genus (e.g. *Hymenaea stigonocarpa* e *H. stilbocarpa*). The authority (e.g., L., Mill., Benth.) is required only in Material and Methods section. Use The International Plant Names Index (www.ipni.org) for correct plants names. Cultivars or varieties should be added to the scientific name (e.g. *Solanum lycopersicum* 'Jumbo'). Authors must include in Material and Methods a reference to voucher specimen(s) and voucher number(s) of the plants or other material examined.

Abbreviations must be avoided except for usual cases (see recent issues) and all terms must be written out in full when used to start a sentence. Non-conventional abbreviations should be spelled out at first mention.

Units of Measurement. *Acta bot. bras.* adopts the *Système International d'Unités* (SI). For volume, use the cubic metre (e.g. $1 \times 10^{-5} \text{ m}^3$) or the litre (e.g. 5 μL , 5 mL, 5 L). For concentrations, use μM , $\mu\text{mol L}^{-1}$ or mg L^{-1} . For size and distance use meters (cm, mm, μm , etc) and be consistent in the manuscript.

Numbers up to nine should be written out unless they are measurements. All numbers above ten should be in numerals unless they are starting sentences.

Citations in the text should take the form of Silva (2012) or Ribeiro & Furr (1975) or (Mayer & Wu 1987a; b; Gonzalez 2014; Sirano 2014) and be ordered chronologically. Papers by three or more authors, even on first mention, should be abbreviated to the name of the first author followed by *et al.* (e.g. Simmons *et al.* 2014). If two different authors have the same last name, and the article have the same year of publication, give their initials (e.g. JS Santos 2003). Only refer to papers as 'in press' if they have been accepted for publication in a named journal, otherwise use the terms 'unpubl. res.', giving the initials and last name of the person concerned (e.g., RA Santos unpubl. res.).

References should be arranged alphabetically based on the surname of the author(s). Where the same author(s) has two or more papers listed, these papers should be grouped in year order. Letters 'a', 'b', 'c', etc., should be added to the date of papers with the same citation in the text. Please provide DOI of 'in press' papers whenever possible.

For papers with **six** authors or fewer, please give the names of *all* the authors. For papers with **seven** authors or more, please give the names of the *first three* authors only, followed by *et al.*

Please follow the styles:

Books

Smith GM. 1938. Cryptogamic botany. Vol. II Bryophytes and Pteridophytes. 2nd. edn. New York, McGraw-Hill Book Company.

Chapters in books

Schupp EW, Feener DH. 1991. Phylogeny, lifeform, and habitat dependence of ant-defended plants in a Panamanian forest. In: Huxley CR, Cutler DC. (eds.) Ant-plant interactions. Oxford, Oxford University Press. p. 175-197.

Research papers

Alves MF, Duarte MO, Oliveira PEAM, Sampaio DS. 2013. Self-sterility in the hexaploid *Handroanthus serratifolius* (Bignoniaceae), the national flower of Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 27: 714-722.

Papers in press (ahead of print)

Alves JJ, Sampaio MTY. 2015. Structure and evolution of flowers. *Acta Botanica Brasilica* (in press). doi: 10.1590/0102-33062015abb3339.

Online-only journals

Wolkovich EM, Cleland EE. 2014. Phenological niches and the future of invaded ecosystems with climate change. *AoB Plants* 6: plu013 doi:10.1093/aobpla/plu013

Thesis (citation should be avoided)

Souza D. 2014. Plant growth regulators. PhD Thesis, University of Brazil, Brazil.

Websites and other sources (citation should be avoided)

Anonymous. 2011. Title of booklet, leaflet, report, etc. City, Publisher or other source, Country.

References to websites should be structured as: author(s) name author(s) initial(s). year. Full title of article. Full URL. 21 Oct. 2014 (Date of last successful access).

Acknowledgements should be preferably in fewer than 80 words. Be concise: “we thank...” is preferable to “The present authors would like to express their thanks to...”. Funding information should be included in this section.

The following example should be followed:

We acknowledge the Center of Microscopy (UFMG) for providing the equipment and technical support for experiments involving electron microscopy. We also thank J.S. Santos for assistance with the statistical analyses. This work was supported through a research grant from the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq (ID number).

For **SHORT COMMUNICATIONS** note that the editorial guidelines applying to original papers must also applying here. In general, the difference between original papers and short communications is the lack of subsections in the text and limited space for illustrations in the latter. Figures and tables can be present, assuming that the overall size of the manuscript does not exceed the five printed page limit (supplementary material can be added). The abstract (as described for original articles) must be followed by a “running text” (a single section, without subheadings), followed by the acknowledgments and references.

Preparing Figures, Tables and Supplementary material

All figures (photographs, maps, drawings, graphs, diagrams, etc.) and tables must be cited in the text, in ascending order. Citations of figures in the text should appear in an abbreviated, capitalized form (e.g., Fig. 1, Fig. 2A-D, Fig. 3A, Figs. 3A, 4C, Tab.1). The maximum dimensions of individual figures should be 170 × 240 mm. The width of an individual component can be 170 mm or 85 mm, without exception, whereas the height can be ≤ 240 mm. For continuous tone images (e.g., photographs), please supply TIFF files at 300 dpi. More complex drawings, such as detailed botanical illustrations will not be redrawn and should be supplied as 600 dpi TIFF files.

Grouping of related graphics or images into a **single figure** (a plate) is strongly encouraged. When a block of illustrative material consists of several parts, each part should be labelled with sequential capital letters, in the order of their citation in the text (A, B, C, etc.). The letters that identify individual images should be inserted within white circles in the lower right-hand corner. For separate the grouped images, authors should insert white bars (1mm thickness).

Individual images (not grouped as a plate) should be identified with sequential Arabic numerals, in the order of their citation in the text (Fig. 1, Fig. 2, Fig. 3, etc.), presented in the same manner as the letters identifying individual images (described above).

The number that identifies a grouped figure (e.g., Fig. 2) should not be inserted into the plate but should rather be referenced only in the figure caption and the text (e.g., Fig. 2A-C).

Scale bars, when required, should be positioned in the lower right-hand corner of the figure. The scale bar units should be given either at the end of the figure caption or, when a figure contains multiple scale bars with different units, above each bar.

Details within a figure can be indicated with arrows, letters or symbols, as appropriate.

Tables should be preceded by titles, indicated with sequential Arabic numerals (Table 1, 2, 3, etc.; do not abbreviate). Tables should be created using the Table function of Microsoft Word™. Columns and rows should be visible, although no dark lines should be used to separate them. Horizontal rules should be used only at the top (below the title) and bottom (below the final row) of the table. Do not use fills, shading or colors in the tables.

When appropriate, excess (but important) data can be submitted as Supplementary Files, which will be published online and will be made available as links. This might include additional figures, tables, or other materials that are necessary to fully document the research contained in the paper or to facilitate the readers' ability to understand the work.

Supplementary Materials are generally not peer refereed. When a paper is published, the Supplementary Materials are linked from the main article webpage. They can be cited using the same DOI as the paper.

Supplementary Materials should be presented in appropriate .doc or .pdf file format. These archives should contain inside all supplementary tables and files and any additional text. The full title of the paper and author names should be included in the header. All supplementary figures and tables should be referred in the manuscript body as “Table S1” and/or “Figure S1”.

Acta bot. bras. intends to maintain archives of Supplementary Materials but does not guarantee their permanent availability. *Acta bot. bras.* reserves the right to remove Supplementary Materials from a published article in the future.