

RESSALVA

Atendendo solicitação do autor,
o texto completo desta tese será
disponibilizado somente a partir
de 15/06/2022.



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

**A COMUNIDADE HERBÁCEO-ARBUSTIVA DE CERRADO *SENSU STRICTO*
FRENTE ÀS ALTERAÇÕES DE LUMINOSIDADE E DE SERAPILHEIRA EM
CONDIÇÃO DE ADENSAMENTO: DINÂMICA DE ESPÉCIES, GERMINAÇÃO E
RESPOSTAS FUNCIONAIS**

LUIZ FELIPE SOUZA PINHEIRO

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

**Rio Claro
Dezembro/2020**



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

**A COMUNIDADE HERBÁCEO-ARBUSTIVA DE CERRADO *SENSU STRICTO* FRENTE
ÀS ALTERAÇÕES DE LUMINOSIDADE E DE SERAPILHEIRA EM CONDIÇÃO DE
ADENSAMENTO: DINÂMICA DE ESPÉCIES, GERMINAÇÃO E RESPOSTAS
FUNCIONAIS**

LUIZ FELIPE SOUZA PINHEIRO

Orientadora: Profa. Dra. Rosana Marta Kolb

Coorientador: Prof. Dr. Davi Rodrigo Rossatto

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

P654c

Pinheiro, Luiz Felipe Souza

A comunidade herbáceo-arbustiva de cerrado sensu stricto frente às alterações de luminosidade e de serapilheira em condição de adensamento : dinâmica de espécies, germinação e respostas funcionais / Luiz Felipe Souza Pinheiro. -- Rio Claro, 2020
110 f. : il., tabs.

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências, Rio Claro

Orientadora: Rosana Marta Kolb

Coorientador: Davi Rodrigo Rossatto

1. Ecofisiologia vegetal. 2. Ecologia dos cerrados. 3. Fotossíntese. 4. Germinação. 5. Biodiversidade - Conservação. I. Título.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: A COMUNIDADE HERBÁCEO-ARBUSTIVA DE CERRADO SENSU STRICTO FRENTE ÀS ALTERAÇÕES DE LUMINOSIDADE E DE SERAPILHEIRA EM CONDIÇÃO DE ADENSAMENTO: DINÂMICA DE ESPÉCIES, GERMINAÇÃO E RESPOSTAS FUNCIONAIS

AUTOR: LUIZ FELIPE SOUZA PINHEIRO

ORIENTADORA: ROSANA MARTA KOLB

COORIENTADOR: DAVI RODRIGO ROSSATTO

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

Rosana Marta Kolb

Profa. Dra. ROSANA MARTA KOLB (Participação Virtual)
Departamento de Ciências Biológicas / UNESP/FCL-Assis

Profa. Dra. ALESSANDRA TOMASELLI FIDELIS (Participação Virtual) *Alessandra Tomaselli Fidelis*
Departamento de Biodiversidade / UNESP - Instituto de Biociências de Rio Claro - SP

Prof. Dr. AUGUSTO CESAR FRANCO (Participação Virtual) *Augusto Cesar Franco*
Departamento de Biologia Vegetal / Universidade de Brasília

Pesquisadora Dr.^a NATASHI APARECIDA LIMA PILON (Participação Virtual) *Natashi A. L. Pilon*
Universidade Estadual de Campinas

Prof.^a Dr.^a ANA PAULA DE OLIVEIRA (Participação Virtual) *Ana Paula de Oliveira*
IESA - Instituto de Estudos Socioambientais / Universidade Federal de Goiás

Rio Claro, 15 de dezembro de 2020

AGRADECIMENTOS

À Dra. Rosana Kolb por todo zelo e dedicação dispendidos na orientação deste trabalho. Agradeço também por todos esses anos de boa convivência, respeito e confiança.

Ao Dr. Davi Rossatto pela parceria e generosidade em compartilhar seus conhecimentos comigo.

À Dra. Natashi Pilon pelo enorme auxílio na identificação das plantas e na utilização das ferramentas estatísticas empregadas neste trabalho.

À Dra. Renata Udulutsch pelo auxílio na identificação das espécies lianescentes.

Aos membros da banca examinadora Drs. Alessandra Fidelis, Augusto Franco, Natashi Pilon e Ana Paula de Oliveira pelas valiosas contribuições feitas durante a defesa desta tese.

Aos colegas Daniel, Gabriel, Guilherme, Jonathan, Letícia, Pedro, Rafael, Ramon e Thaís pela amizade, boa convivência e, especialmente, por todo auxílio nas expedições a campo e nos procedimentos laboratoriais.

Ao departamento de Ciências Biológicas da UNESP de Assis e ao Laboratório de Anatomia e Fisiologia Ecológica de Plantas pela disponibilização da infraestrutura necessária para a realização da pesquisa.

Às Dras. Catarina dos Santos e Ivanise Branco por terem permitido o uso do Laboratório de Química para a realização das mensurações dos teores de pigmentos foliares.

Aos funcionários Giselli e Allan pelo apoio técnico.

Ao Instituto Florestal pela permissão de realização da pesquisa nas dependências da Estação Ecológica de Assis e da Estação Ecológica de Santa Bárbara.

Aos queridos familiares e amigos pelo apoio de sempre. Em especial à minha mãe, a maior incentivadora dos meus estudos, e que durante esses anos pôs até a mão na massa, tendo me auxiliado diversas vezes em campo.

Este trabalho contou com financiamento FAPESP e CNPq, a saber: processo nº 2017/03450-8, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) e processo nº 152904/2016-6, Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

Por fim, agradeço a todos quantos direta ou indiretamente contribuíram para a realização deste trabalho.

Muito obrigado!

RESUMO

O adensamento vegetal consiste no aumento da densidade e da cobertura de espécies lenhosas em vegetações com um expressivo estrato graminoso. Este processo vem acontecendo em ritmo acelerado nas savanas da América do Sul. Particularmente no Brasil, muitas áreas de cerrado *stricto sensu* (CSS) vêm apresentando perda de espécies herbáceo-arbustivas típicas de áreas abertas em áreas adensadas. Assim, as mudanças microambientais causadas pelo adensamento podem estar filtrando essas espécies. Tais mudanças envolvem, por exemplo, a diminuição da luminosidade incidente no sub-bosque e o aumento na espessura da camada de serapilheira; juntos esses dois fatores podem causar redução na flutuação de temperatura no solo superficial e diminuição na razão de vermelho e vermelho-extremo (V:VE). Por meio de experimentação em campo, este estudo objetivou investigar o papel da redução da luminosidade e do aumento da camada de serapilheira causados pelo adensamento sobre a diversidade, estrutura e fisiologia da comunidade herbáceo-arbustiva de CSS. Além disso, foram estudados aspectos da regeneração por sementes de espécies de CSS relacionados às alterações no regime de temperatura, na razão de V:VE e espessura da camada de serapilheira. Os efeitos da serapilheira sobre a estrutura e a diversidade florística e funcional da comunidade herbáceo-arbustiva foram discretos, assim como para os parâmetros foliares funcionais. Entretanto, a presença de uma camada de serapilheira diminuiu drasticamente a emergência de plântulas de espécies herbáceo-arbustivas. Por outro lado, o sombreamento foi um fator de grande importância na estrutura e florística da comunidade do estrato rasteiro, causando redução nas riquezas florística e funcional desse estrato, assim como na densidade, cobertura e biomassa de partes aéreas ao longo do tempo. Dentre as formas de crescimento, as plantas herbáceas foram as mais forte e rapidamente impactadas pelo sombreamento. Ainda, com o sombreamento imposto, as espécies herbáceo-arbustivas foram capazes de apresentar alguns ajustes relacionados à melhora da captura luminosa, tais como o aumento na área foliar específica e nos teores de clorofilas e carotenoides. Estes ajustes, no entanto, não foram suficientes para a manutenção do desempenho fotoquímico e da assimilação de carbono destas espécies. Com relação aos aspectos da regeneração por sementes, além dos amplos efeitos da serapilheira mencionados anteriormente, a diminuição da razão de V:VE e do regime de amplitude térmica também afetaram negativamente a germinação de algumas espécies. Os resultados indicam que as alterações ambientais causadas pelo adensamento representam fortes filtros ambientais, moldando a montagem da comunidade herbáceo-arbustiva. Essas alterações atuam limitando tanto a sobrevivência como a regeneração de espécies herbáceo-arbustivas típicas de CSS em condições adensadas.

Palavras-chave: atributos funcionais, filtros ambientais, fotossíntese, germinação, luz, savana.

ABSTRACT

Woody plant encroachment refers to the increase in density and cover of woody species in vegetation with an expressive herbaceous-grassy layer. This process is going rapidly in South America savannas, where many Brazilian savanna areas have undergone losses of herbaceous-shrubby species in encroached sites. Thus, environmental changes caused by woody encroachment may be filtering these species. Such changes comprise understory light reduction and higher litter deposition in encroached sites; these two factors combined can induce narrowing of the soil surface temperature alternation and red and far-red ratio (R:FR) decrease. By means of field manipulation, this study investigated the role of light reduction and litter layer increase caused by woody encroachment in diversity, structure and physiology of savanna ground layer community. Furthermore, seed regeneration aspects of savanna ground layer species were evaluated according to alterations in temperature alternation, R:FR ratio and litter layer thickness. We found that the litter had only small effects in floristic and functional diversity of savanna ground layer community as well as structural and functional parameters. However, litter layer presence drastically reduced seedling emergence of savanna ground layer species. In the other hand, shading was an important factor for savanna ground layer structure and floristic. Shading caused significant reductions in floristic and functional richness as well as in density, cover and aboveground biomass over time. Among growth forms, herbaceous plants were most strongly and rapidly affected by shading. Moreover, savanna ground layer species were capable of some adjusts related to light capture improvement in shaded conditions, such as higher leaf specific area values and chlorophyll and carotenoid content. However, these adjustments were not enough to allow the photochemical and carbon assimilation performance maintenance. Regarding seed regeneration aspects, besides the large litter effects mentioned before, reductions in R:FR and temperature alternation regime also negatively affected some species. In conclusion, results indicate that environmental changes caused by woody encroachment represent strong environmental filters shaping ground layer community assembly. These changes act limiting both survival and regeneration of savanna ground layer species in encroached situations.

Keywords: environmental filters, functional traits, germination, photosynthesis, light, savanna.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	9
REFERÊNCIAS	15
 CAPÍTULO 1. Woody plant encroachment consequences for Cerrado ground layer: an experimental approach.....	22
Abstract	23
Introduction	24
Methods	25
Results	29
Discussion.....	38
Acknowledgments.....	41
References	41
Supplementary material	46
 CAPÍTULO 2. Aclimação de espécies herbáceo-arbustivas de cerrado <i>sensu stricto</i> à redução da luminosidade e ao aumento da serapilheira impostos pelo adensamento	62
Resumo	63
Introdução.....	64
Métodos.....	66
Resultados.....	69
Discussão	75
Agradecimentos	78
Referências	78
Material Suplementar	82
 CAPÍTULO 3. Woody plant encroachment constrains seed germination of ground layer species in a Neotropical savanna	89
Abstract	90
Introduction	91
Methods	93
Results	97
Discussion.....	101
Acknowledgments.....	104
References	104
 CONSIDERAÇÕES FINAIS	109

INTRODUÇÃO GERAL

O adensamento das savanas

Savanas e florestas são os tipos vegetacionais mais dominantes nas regiões tropicais. Fatores climáticos como a precipitação e a duração da estação seca, edáficos como a disponibilidade nutricional e a profundidade dos solos, e os distúrbios como o fogo e a herbivoria são os principais aspectos que governam a dinâmica savana-floresta (MURPHY; BOWMAN, 2012). Curiosamente, regiões com condições edafo-climáticas semelhantes podem apresentar vegetação savânica ou florestal a depender dos regimes de distúrbio, especialmente o fogo; assim, savana e floresta podem ser considerados estágios alternativos estáveis (MURPHY; BOWMAN, 2012; STAYER; ARCHIBALD; LEVIN, 2011).

De fato, as savanas tropicais têm apresentado uma tendência de aumento na sua biomassa lenhosa, sendo cada vez mais dominadas por árvores e arbustos, tanto em termos de densidade como de cobertura (STEVENS et al., 2017). Entre os fatores que contribuem para este adensamento da vegetação estão as mudanças climáticas – ligadas aos aumentos na concentração de CO₂ e alteração nos regimes de precipitação – e especialmente a supressão dos distúrbios, como o fogo (GARCIA-CRIADO et al., 2020; ROSAN et al., 2019; STEVENS et al., 2017). Embora o adensamento em regiões de savanas tropicais possa ser visto como uma oportunidade de sequestro de carbono, isso se dá ao custo da biodiversidade encontrada nestes ambientes (ABREU et al., 2017). Tal fato é especialmente verdadeiro para as savanas brasileiras, as quais possuem um estrato rasteiro herbáceo-arbustivo composto por diversas formas de crescimento, com alta diversidade florística e funcional (BUSTAMANTE et al., 2012; GOTTSBERGER; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, 2006; MENDONÇA et al., 2008; ROSSATTO et al., 2014; ROSSATTO; FRANCO, 2017; ROSSATTO; KOLB; FRANCO, 2015; ROSSATTO; TONIATO; DURIGAN, 2008; WALTER, 2006). Comparativamente ao estrato arbóreo, o estrato herbáceo-arbustivo tem se mostrado mais negativamente afetado pelo adensamento, apresentando perda de espécies e de funções, possivelmente devido às mudanças nos filtros ambientais (ABREU et al., 2017; PILON et al., 2020; PINHEIRO; KOLB; ROSSATTO, 2016).

A supressão do fogo tem sido determinante para o adensamento lenhoso no Cerrado (DURIGAN; RATTER, 2016; ROSAN et al., 2019; STEVENS et al., 2017). Nesta condição, o cerrado *sensu stricto* – fisionomia savânica mais comum e amplamente distribuída do Cerrado – pode ficar mais denso ou até mesmo adquirir características florestais, principalmente nos limites mais periféricos da distribuição do bioma (DURIGAN; RATTER,

2006; PINHEIRO; DURIGAN, 2009). Isto é possível porque algumas espécies tipicamente florestais podem se estabelecer nestes locais na ausência de fogo (HOFFMANN et al., 2009; SILVA et al., 2008). O recrutamento das espécies florestais juntamente com aumentos na densidade e cobertura de algumas espécies lenhosas próprias do Cerrado contribuem para o fechamento do dossel (HOFFMANN et al., 2012), que leva à diminuição da luminosidade que chega ao sub-bosque, e ao aumento da camada de serapilheira (PAIVA; SILVA; HARIDASAN, et al. 2015; PINHEIRO; KOLB; ROSSATTO, 2016; ROSSATTO; RIGOBELLO, 2016). Estas transformações estão colocando a vegetação em uma situação de menor propensão a eventos de fogo, pela redução da biomassa do estrato rasteiro, principalmente das gramíneas, que são a maior fonte de combustão em savanas (HOFFMANN et al., 2012; NEWBERRY et al., 2020).

Efeitos do adensamento sobre a vegetação herbáceo-arbustiva

Filtros ambientais expressam a capacidade dos habitats selecionarem um certo conjunto de atributos adequados para a sobrevivência naquele determinado ambiente, selecionando assim um conjunto de espécies dentre o *pool* local (*sensu* KEEDY, 1992). Deste modo, as modificações nos filtros ambientais causadas pela maior cobertura de dossel (redução de luz que chega ao solo e maior deposição de serapilheira) parecem ser responsáveis por filtrar as espécies do estrato rasteiro típicas de cerrado *stricto sensu* (PINHEIRO; KOLB; ROSSATTO, 2016), afetando a sobrevivência e a capacidade de estabelecimento destas espécies nos locais mais adensados. Em outras palavras, as alterações nos filtros ambientais causadas pelo adensamento podem tornar o ambiente original inadequado aos requerimentos dos nichos de habitat e de regeneração dessas espécies do estrato herbáceo-arbustivo, afetando assim a montagem desta comunidade (GRUBB, 1987; KEEDY, 1992).

Como evidência disso, temos a redução da diversidade e riqueza de espécies herbáceo-arbustivas em regiões que adensaram para um cerradão em comparação com áreas ainda abertas de cerrado *sensu stricto* (PINHEIRO; KOLB; ROSSATTO, 2016). Além disso, o adensamento acarreta uma série de alterações estruturais para a comunidade herbáceo-arbustiva. Em um curto período de apenas quatro anos de acompanhamento da comunidade herbáceo-arbustiva, em um cenário de supressão do fogo, Pilon (2019) encontrou incrementos na riqueza e na densidade dos regenerantes de espécies arbóreas e lianescetes, assim como de espécies generalistas. Além disso, houve reduções na densidade e cobertura de elementos típicos de savana associadas a habitats com maior cobertura de copas (PILON, 2019).

Especificamente, a cobertura de gramíneas foi severamente reduzida em áreas com maior sombreamento (PILON, 2019; PILON et al., 2020). Tudo isso ressalta que os efeitos causados pelo adensamento lenhoso sobre a diversidade e a estrutura do estrato herbáceo-arbustivo bem como para o funcionamento ecossistêmico não podem ser menosprezados, principalmente em razão das evidências em relação ao curto espaço de tempo em que eles se impõem (ABREU et al., 2017; DURIGAN; RATTER, 2006).

As características morfofuncionais das espécies herbáceo-arbustivas típicas de cerrado *stricto sensu* podem estar relacionadas com a provável falta de capacidade de se ajustar e sobreviver em ambientes mais sombreados. Estudos apontam que, no geral, tais espécies apresentam folhas com baixos valores de área foliar específica e altas taxas de transpiração, condutância estomática e assimilação de carbono (CARLOS; ROSSATTO, 2018; ROSSATTO et al., 2018; ROSSATTO; FRANCO, 2017); características consideradas típicas de plantas de sol e não relacionadas com a tolerância ao sombreamento (VALLADARES; NIINEMETS, 2008). Somado a isso, há evidência de que plantas típicas de ambientes com grande incidência luminosa e com solos distróficos apresentem menos plasticidade frente às variantes ambientais, sendo assim mais conservativas nos seus atributos foliares (POWER et al. 2019; VALLADARES et al., 2000).

Mesmo assim, é possível que estas plantas do estrato rasteiro apresentem algum grau de plasticidade fenotípica nos atributos morfofuncionais frente ao sombreamento imposto pelo adensamento, contribuindo para a permanência destas espécies (MARRONI, 2019). Alterações nas estruturas e funcionamento foliares que poderiam favorecer as plantas típicas de cerrado *sensu stricto* a lidar com o sombreamento envolvem a diminuição na espessura dos tecidos foliares, levando a maiores valores de área foliar específica, bem como alterações na distribuição dos cloroplastos e aumentos nos teores de clorofila, especialmente clorofila *b*, que podem aumentar a capacidade de absorção de luz, e manter assim, a eficiência da fotossíntese (BARROS et al., 2012; MOREIRA et al., 2013; VALLADARES; NIINEMETS, 2008).

Algumas espécies arbóreas, por exemplo, são generalistas, apresentando uma amplitude em seus nichos de germinação, além de possuírem uma capacidade de plasticidade morfofuncional que as permite prosperar tanto em ambientes de floresta como de savana (BARROS et al., 2012; MENDONÇA et al., 2020; RIBEIRO; KOLB, 2016; ROSSATTO; KOLB, 2012). Além disso, há evidência de algumas espécies herbáceo-arbustivas capazes de produzir novas folhas com alterações morfológicas e funcionais para lidar com a menor disponibilidade de luz (BEDETTI et al., 2011; MARRONI, 2019). Marroni (2019) estudando

a aclimação de três espécies herbáceo-arbustivas ao sombreamento encontrou que folhas aclimatadas destas espécies são capazes de atingir os seus pontos de compensação luminosa em condições de disponibilidade luminosa semelhante à de áreas adensadas, porém sem atingir a saturação da fotossíntese. Assim, o ganho de carbono nestas espécies pode não ser o suficiente para a sua persistência em condições adensadas, ainda mais considerando as sucessivas rebrotas que essas espécies apresentaram, possivelmente, na tentativa de encontrar condições ambientais mais favoráveis à fotossíntese (MARRONI, 2019).

Isto aliado com a ausência de muitas das espécies herbáceo-arbustivas típicas de cerrado *sensu stricto* em fisionomias que passaram por adensamento a mais de 30 anos (PINHEIRO; ROSSATTO; KOLB, 2016), leva a crer que tais espécies não apresentam plasticidade à luz suficiente para tolerar o sombreamento em longo prazo. Além do sombreamento por si só, a homogeneização do ambiente luminoso encontrada no cerradão (PINHEIRO; ROSSATTO; KOLB, 2016), pode reduzir os nichos necessários para a ocorrência das características morfofuncionais diversificadas presentes em espécies herbáceo-arbustivas de cerrado *sensu stricto* (PINHEIRO; ROSSATTO; KOLB, 2018; ROSSATTO; FRANCO, 2017; ROSSATTO; KOLB; FRANCO, 2015).

Em relação à serapilheira, constatou-se que sua presença influencia a diversidade e a produtividade em vegetações do mundo inteiro (XIONG; NILSSON, 1999). A camada de serapilheira pode dificultar o estabelecimento de plântulas e a rebrota (CARSON; PETERSON, 1990; FACELLI; PICKETT, 1991; SALAZAR et al., 2012). Adicionalmente, um maior acúmulo de matéria vegetal morta sobre o solo pode levar a alterações na disponibilidade hídrica e nutricional (ROSSATTO; RIGOBELLO, 2016; VILLALOBOS-VEGA et al., 2011), as quais poderiam favorecer espécies de crescimento rápido, em detrimento de espécies savânicas adaptadas à baixa disponibilidade nutricional (BOBBINK et al., 2010; BUSTAMANTE et al., 2012). Assim, espera-se que o aumento da camada de serapilheira ocasionada pelo adensamento lenhoso também influencie a diversidade e a produtividade das espécies herbáceo-arbustivas típicas do cerrado *sensu stricto*.

O adensamento e os nichos de germinação

O adensamento pode afetar a comunidade do estrato herbáceo-arbustivo de cerrado *sensu stricto* não somente com relação às plantas já estabelecidas – podendo afetar a fisiologia e sobrevivência – mas também em relação às chances de propágulos dos elementos típicos de savana dispersarem e se estabelecerem em áreas adensadas. Assim, o conhecimento sobre as respostas germinativas das espécies herbáceo-arbustivas frente às condições ambientais

impostas pelo adensamento poderia fornecer informações importantes para o entendimento da dinâmica deste componente frente a esta situação (JIMÉNEZ-ALFARO et al., 2016) uma vez que a germinação e o estabelecimento de muitas espécies de Cerrado são fortemente influenciados pelas condições luminosas (MARQUES et al., 2014; PEREIRA et al., 2020; ZAIDAN; CARREIRA, 2008).

Além das mudanças na quantidade disponível de luz (PINHEIRO; ROSSATTO; KOLB, 2016), o adensamento altera sua composição espectral, de modo que a maior cobertura de copas diminui a razão dos comprimentos de onda vermelho/vermelho extremo (V:VE) presentes na radiação luminosa que chega ao sub-bosque (SALAZAR et al., 2012). Esta alteração na composição espectral da luz influencia a germinação, por estar envolvida na fotoconversão dos fitocromos (SMITH, 2000). Desta forma, a radiação com alta razão de V:VE favorece a conversão dos fitocromos para sua forma ativa, promovendo a germinação em muitas espécies (SMITH, 2000).

Muitas espécies herbáceo-arbustivas de Cerrado requerem luz para germinar, sendo classificadas como fotoblásticas positivas (ZAIDAN; CARREIRA, 2008). E, em sendo dependentes de luz, estas espécies podem também ser sensíveis às alterações na composição espectral luminosa, requerendo altas razões de V:VE para germinar (CASAL; SÁNCHEZ, 1998). Além das condições luminosas, a alternância de temperaturas também pode favorecer a germinação de espécies herbáceas e de gramíneas de Cerrado (DAIREL; FIDELIS, 2020; MUSSO et al., 2015; KOLB; PILON; DURIGAN, 2016). Deste modo, o sombreamento causado pelo dossel fechado e/ou pela maior espessura da camada de serapilheira no cerradão pode tornar a temperatura do solo superficial mais estável, dificultando a germinação de espécies que precisam de flutuações na temperatura para quebrar a dormência (KOLB; PILON; DURIGAN, 2016).

Além disso, a serapilheira também pode atuar como barreira mecânica para o estabelecimento das plântulas, por impedir a chegada da raiz de sementes germinadas ao solo ou, então, por impedir que a parte aérea das plântulas atinja a superfície, nos casos em que a semente germine sob a camada de serapilheira (FACELLI; PICKETT, 1991; VÁZQUEZ-YANES; OROZCO-SEGOVIA, 1993). Salazar et al. (2012), por exemplo, verificaram experimentalmente que maiores quantidades de serapilheira diminuem a emergência de plântulas de espécies lenhosas de cerrado *sensu stricto*.

Quando se trata de questões relacionadas ao adensamento da vegetação em áreas de Cerrado, ou mesmo da ecologia da transição cerrado-floresta, grande parte dos trabalhos é direcionada para espécies lenhosas, seja no âmbito da florística e da estruturação das comunidades (PINHEIRO; AZEVEDO; MONTEIRO, 2010; PINHEIRO; DURIGAN, 2012; ROITMAN; FEFILI; REZENDE, 2008), da ecofisiologia (BARROS et al., 2012; HABERMANN et al., 2011; HOFFMANN et al., 2005; TOLENTINO et al., 2020), ou de aspectos germinativos e estabelecimento de plântulas (HOFFMANN; ORTHEN; FRANCO, 2004; GEIGER et al., 2011; SALAZAR et al., 2012; RIBEIRO; BORGHETTI, 2014). Pode-se dizer ainda, que o estudo do componente rasteiro herbáceo-arbustivo tem sido relegado a segundo plano num contexto mais geral, tanto no Cerrado como em outras savanas mundiais (DURIGAN et al., 2018; ROSSATTO, 2011; SARMIENTO, 1984; SIMIONI et al., 2004), apesar da sua alta importância florística e para o funcionamento destes ecossistemas.

Atualmente, maior atenção tem sido despendida ao entendimento de como o adensamento lenhoso em áreas de savana afeta negativamente a comunidade vegetal do estrato herbáceo-arbustivo, tanto em termos florísticos como funcionais (MARRONI, 2019; PILON, 2019; PINHEIRO, 2016; ROSSATTO et al., 2018; UTAILE et al., 2020). Entretanto, os efeitos das mudanças nos filtros ambientais causadas pelo adensamento nunca foram empiricamente testados para as espécies herbáceo-arbustivas, tendo os estudos anteriormente citados se utilizado de variações naturais ocorrentes na paisagem. Assim, ainda não está claro como a luminosidade e/ou a serapilheira alteram a dinâmica das espécies do estrato rasteiro e se estas plantas possuem ajustes morfofisiológicos frente às mudanças nestes fatores. Adicionalmente, pouco se sabe a respeito dos nichos de regeneração das espécies herbáceo-arbustivas, especialmente, se estas espécies possuem condições de germinar e de se estabelecer no cerradão. Deste modo, este estudo certamente irá trazer relevante contribuição a respeito das adaptações funcionais e da conservação da comunidade herbáceo-arbustiva de cerrado *sensu stricto*; ainda mais levando em consideração a importância dos regimes de fogo para a manutenção das fisionomias abertas de Cerrado, e que o uso do manejo de fogo ainda é incipiente no Brasil na conservação destes ambientes (SCHMIDT; ELOY, 2020).

Estrutura geral da tese e apresentação dos capítulos

Ao longo dos três capítulos desta tese, nós nos propusemos a experimentalmente investigar os efeitos de mudanças em importantes filtros ambientais (luz e serapilheira) causadas pelo adensamento lenhoso sobre a dinâmica de espécies e respostas funcionais e

germinativas da comunidade herbáceo-arbustiva do cerrado *sensu stricto*. Os capítulos apresentados são os seguintes:

- Capítulo 1. Woody plant encroachment consequences for Cerrado ground layer: an experimental approach

Nesse capítulo foram avaliados os efeitos do sombreamento e da presença da camada de serapilheira sobre a diversidade florística e funcional, estruturação e biomassa aérea da comunidade do estrato herbáceo-arbustivo do cerrado *sensu stricto*. Para tanto, foi realizado um experimento com manipulação do sombreamento e adição de serapilheira, simulando condições ambientais encontradas em áreas adensadas sobre a comunidade do estrato herbáceo-arbustivo.

- Capítulo 2. Aclimação de espécies herbáceo-arbustivas de cerrado *sensu stricto* à redução da luminosidade e ao aumento da serapilheira impostos pelo adensamento

Nesse capítulo foi verificado se espécies típicas da comunidade herbáceo-arbustiva de cerrado *sensu stricto* são capazes de apresentar plasticidade em suas respostas fisiológicas foliares, essencialmente a etapa fotoquímica da fotossíntese, as concentrações de pigmentos foliares e área foliar específica, para sobreviver sob o sombreamento e a maior deposição de serapilheira. Essas avaliações fisiológicas foram realizadas em plantas utilizando o procedimento experimental do Capítulo 1.

- Capítulo 3. Woody plant encroachment constrains seed regeneration of ground layer species in a Neotropical savanna

Neste capítulo, buscou-se responder se espécies herbáceo-arbustivas comuns e exclusivas ao cerrado *sensu stricto* possuem capacidade de regeneração em condições ambientais de áreas adensadas. Foram avaliados os efeitos da qualidade da luz e da variação de temperatura sobre a germinação destas espécies, além da avaliação da influência de camada de serapilheira no processo de emergência de plântulas.

REFERÊNCIAS

ABREU, R.C.R. et al. The biodiversity cost of carbon sequestration in tropical savanna. *Science Advances*, v. 3, p. e1701284, 2017.

- BARROS, F.V. et al. Phenotypic plasticity to light of two congeneric trees from contrasting habitats: Brazilian Atlantic Forest versus cerrado (savanna). Plant Biology, v. 14, p. 208-215, 2012.
- 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.
- BOBBINK, R. et al. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. Ecological Applications, v. 20, p. 30-59, 2010.
- BUSTAMANTE, M.M. et al. Effects of nutrient additions on plant biomass and diversity of the herbaceous-subshrub layer of a Brazilian savanna (Cerrado). Plant Ecology, v. 213, p. 795-808, 2012. *Plant Ecology* 213: 795-808.
- CARLOS, N.A.; ROSSATTO, D.R. Leaf traits combinations may explain the occurrence of savanna herbaceous species along a gradient of tree encroachment. Theoretical and Experimental Plant Physiology, v. 29, p. 155-163, 2017.
- CASAL, J.J.; SÁNCHEZ, R.A. Phytochromes and seed germination. Seed Science Research, v. 8, p. 317-329, 1998.
- DAIREL, M; FIDELIS, A. How does fire affect germination of grasses in the Cerrado? Seed Science Research, (no prelo), 2020.
- 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. Plantas pequenas do Cerrado: biodiversidade negligenciada. São Paulo: Secretaria do Meio Ambiente, 2018.
- FACELLI, J.M.; PICKETT, S.T. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. Botanical Review, v. 57, 1-32, 1991.
- GARCÍA-CRIADO, M. et al. Woody plant encroachment intensifies under climate change across tundra and savanna biomes. Global Ecology and Biogeography, v. 29, p. 925-943, 2020.
- GEIGER, E.L. et al. Distinct roles of savanna and forest tree species in regeneration under 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.

GRUBB, P.J. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biological Reviews, v. 52, p. 107-145, 1977.

HABERMANN G. et al. Comparative gas exchange performance during the wet season of three Brazilian *Styrax* species under habitat conditions of cerrado vegetation types differing in soil water availability and crown density. Flora, v. 206, p. 351-359, 2011.

HOFFMANN, W.A.; ORTHEN, B.; FRANCO, A.C. Constraints to seedling success of savanna and forest trees across the savanna-forest boundary. Oecologia, v. 140, p. 252-260, 2004.

HOFFMANN, W.A. et al. Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. Functional Ecology, v. 19, p. 932-940, 2005.

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, 2012.

JIMÉNEZ-ALFARO, B. et al. Seed germination traits can contribute better to plant community ecology. Journal of Vegetation Science, v. 27, p. 637-645, 2016.

KEDDY, P.A. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. Journal of Vegetation Science, v. 3, p. 157-164, 1992.

KOLB, R.M.; PILON, N.A.L.; DURIGAN, G. Factors influencing seed germination in Cerrado grasses. Acta Botanica Brasilica, v. 30, p. 87-92, 2016.

MARQUES, A.R. et al. Are seed germination and ecological breadth associated? Testing the regeneration niche hypothesis with bromeliads in a heterogeneous neotropical montane vegetation. Plant Ecology, v. 215, p. 517-529, 2014.

MARRONI, G.M. 2019. Efeito do sombreamento sobre a fotossíntese e mortalidade em espécies não arbóreas do cerrado stricto sensu. 2019. 52 f. Dissertação (Mestrado em Biociências) - Faculdade de Ciências e Letras, Universidade Estadual Paulista, Assis, 2019.

MENDONÇA, A.M.C. et al. Anatomical, physiological and allometric contrasts of the Cerrado tree *Dalbergia miscolobium* in full sun and shade environments. Southern Forests, (no prelo), 2020.

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

MOREIRA, A.S.F.P. et al. Do leaf traits in two *Dalbergia* species present differential plasticity in relation to light according to their habitat of origin? Australian Journal of Botany, v. 61, p. 592-599, 2013.

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

MUSSO, C. et al. Simulated post-fire temperature affects germination of native and invasive grasses in cerrado (Brazilian savanna). Plant Ecology & Diversity, v. 8, p. 219-227, 2015.

NEWBERRY, B.M. et al. Flammability thresholds or flammability gradients? Determinants of fire across savanna-forest transitions. New Phytologist, v. 228, p. 910-921, 2020.

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

PEREIRA, C.M. et al. Light affects the germination and normal seedling development of Neotropical savanna grasses. Seed Science Research, (no prelo), 2020.

PILON, N.A.L. Efeitos de distúrbios naturais e da supressão do fogo na diversidade e estrutura do estrato herbáceo-arbustivo do cerrado. 2019. 166 f. Tese (Doutorado em Ecologia) - Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2019.

PILON, N.A.L. et al. Shade alters savanna grass layer structure and function along a gradient of canopy cover. Journal of Vegetation Science, (no prelo), 2020.

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

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

PINHEIRO, L.F.S. 2016. Diversidade florística e morfoanatômica de comunidades não arbóreas de cerrado sensu stricto frente ao adensamento vegetacional na ausência de fogo. 2016. 87 f. Dissertação (Mestrado em Biociências) - Faculdade de Ciências e Letras, Universidade Estadual Paulista, Assis, 2016.

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

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

PINHEIRO, 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.

POWER, S.C. et al. Does a tradeoff between trait plasticity and resource conservatism contribute to the maintenance of alternative stable states? New Phytologist, v. 223, p. 1809-1819, 2019.

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: ambiente e flora. Vol. 1. Brasília: Embrapa Cerrados/Embrapa Informação Tecnológica, 2008. p. 289-556.

RIBEIRO, J.W.F.; KOLB, R.M. Distinct germination responses may contribute to the distribution pattern of two *Moquiniastrum* species in different phytophysiognomies from the Brazilian savanna. Flora, v. 223, p. 159-166, 2016.

RIBEIRO, L.C.; BORGHETTI, F. Comparative effects of desiccation, heat shock and high temperatures on seed germination of savanna and forest tree species. Austral Ecology, v. 39, p. 267-278, 2014.

ROSAN, T.M. et al. Extensive twenty-first century woody encroachment in South America's savanna. Geophysical Research Letters, v. 46, p. 6594-6603, 2019.

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) - Universidade de Brasília, Brasília, 2011.

ROSSATTO, D.R. et al. Do woody and herbaceous species compete for soil water across topographic gradients? Evidence for niche partitioning in a Neotropical savanna. South African Journal of Botany, v. 91, 14-18, 2014.

ROSSATTO, D.R. et al. Photosynthetic responses of understory savanna plants: Implications for plant persistence in savannas under tree encroachment. Flora, v. 240, p. 34-39, 2018.

ROSSATTO, D.R.; FRANCO, A. C. Expanding our understanding of leaf functional syndromes in savanna systems: the role of plant growth form. Oecologia, v. 183, p. 953-962, 2017.

ROSSATTO, D.R.; KOLB, R.M. Structural and functional leaf traits of two *Gochnatia* species from distinct growth forms in a sclerophyll forest site in Southeastern Brazil. Acta Botanica Brasilica, 26: 849-856, 2012.

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.

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

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.

- SALAZAR, A. et al. Differential seedling establishment of woody plants along a tree density gradient in Neotropical savannas. Journal of Ecology, v. 100, p. 1411-1421, 2012.
- SARMIENTO, G. The ecology of Neotropical savannas. Cambridge: Harvard University Press, 1984.
- STAVES, A.C.; ARCHIBALD, S.; LEVIN, S. A. The global extent and determinants of savanna and forest as alternative biome states. Science, v. 334, p. 230-232, 2011.
- SCHMIDT, I. B.; ELOY, L. Fire regime in the Brazilian savanna: recent changes, policy and management. Flora, 151613, 2020.
- SILVA, L.C.R. et al. Can savannas become forests? A coupled analysis of nutrient stocks and fire thresholds in central Brazil. Plant Soil, v. 373, p. 829-842, 2013.
- SIMIONI, G. Leaf gas exchange characteristics and water- and nitrogen-use efficiencies of dominant grass and tree species in a West African savanna. Plant Ecology, v. 173, p. 233-246, 2004.
- SMITH, H. Phytochromes and light signal perception by plants – an emerging synthesis. Nature, v. 407, p. 585-591, 2000.
- TOLENTINO, G.S. et al. Groups of species responding to soil and light in the cerrado. BioRxiv, 2020. doi: <https://doi.org/10.1101/2020.02.20.955955>
- UTAILE, Y.U. et al. Effect of *Dichrostachys cinerea* encroachment on plant species diversity, functional traits and litter decomposition in an East-African savannah ecosystem. Journal of Vegetation Science (no prelo), 2020.
- VALLADARES, F. et al. Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy? New Phytologist, v. 148, p. 79-91, 2000.
- VALLADARES, F.; NIINEMETS, Ü. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, v. 39, p. 237-257, 2008.
- VÁZQUEZ-YANES, C.; OROZCO-SEGOVIA, A. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, v. 24, p. 69-87, 1993.
- VILLALOBOS-VEGA, R. et al. Leaf litter manipulations alter soil physicochemical properties and tree growth in a Neotropical savanna. Plant and Soil, v. 346, p. 385-397, 2011.
- WALTER, B.M.T. Fitofisionomias do bioma Cerrado: síntese terminológica e relações florísticas. 2006. 373 f. Tese (Doutorado em Ecologia) - Universidade de Brasília, Brasília, 2006.
- XIONG, S.; NILSSON, C. The effects of plant litter accumulation on vegetation: a meta-analysis. Journal of Ecology, v. 87, p. 984-994, 1999.

ZAIDAN, L.B.; CARREIRA, R.C. Seed germination in Cerrado species. Brazilian Journal of Plant Physiology, v. 20, p. 167-181, 2008.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Ao testar experimentalmente os efeitos do adensamento lenhoso da savana sobre a comunidade herbáceo-arbustiva de cerrado *sensu stricto*, nós pudemos comprovar empiricamente o quanto este componente da vegetação é sensível frente ao distúrbio que a supressão do fogo representa para as savanas. Em especial, pudemos verificar o sombreamento como principal fator causando o desaparecimento de espécies, ao menos em termos de suas partes aéreas. Já o efeito do adensamento no que diz respeito aos sistemas subterrâneos é uma questão que merece ser melhor explorada em estudos futuros, tendo em vista a importância da estratégia de rebrota via banco de gemas na resiliência das plantas de Cerrado.

O conhecimento gerado por esta tese também nos permite compreender melhor os meandros das perdas das partes aéreas de espécies da comunidade herbáceo-arbustiva com o avanço do processo do adensamento lenhoso. Isso envolve tanto a incapacidade de um ajuste fisiológico de espécies de cerrado *sensu stricto* às condições de sombreamento, como a dificuldade na germinação e, possivelmente, na regeneração frente às alterações ambientais causadas pelo adensamento. Abaixo pontuo alguns dos principais achados deste estudo:

- o sombreamento foi o principal fator afetando negativamente a diversidade e a estrutura da comunidade herbáceo-arbustiva de cerrado *sensu stricto*. Além disso, a riqueza funcional também foi reduzida em condição de sombreamento;
- o sombreamento também foi o principal fator afetando a fisiologia foliar das plantas herbáceo-arbustivas, sendo que estas espécies apresentam limitada capacidade de se ajustar a baixa disponibilidade de luz;
- o adensamento lenhoso também faz com que as condições ambientais fiquem inadequadas ao nicho de germinação de várias espécies de cerrado *sensu stricto*. Em contraposição ao que foi encontrado para a dinâmica e a fisiologia do componente herbáceo-arbustivo, a presença de uma camada mais espessa de serapilheira impactou severamente a emergência de todas as espécies estudadas, possivelmente afetando a capacidade de regeneração destas em áreas adensadas.

É até irônico pensar que a supressão de um distúrbio, no caso o fogo, representa outro distúrbio que, em longo prazo, é deletério para o ecossistema como um todo. Explico: o fogo é amplamente reconhecido como um distúrbio natural para as savanas ao redor do mundo, fazendo parte da ecologia deste ecossistema. Muitas são as formas que as plantas de savana lidam com a influência do fogo e há, inclusive, evidência de que estas estratégias representam adaptações à presença dos regimes de fogo e, deste modo, as plantas de savana teriam evoluído sob a pressão deste distúrbio. Deste modo, a supressão dos regimes de fogo representa um distúrbio - antrópico, neste caso - para essas plantas adaptadas a este fator. Os achados deste trabalho quanto ao estrato herbáceo-arbustivo corroboram esta hipótese, sobretudo quanto ao efeito indireto da ausência de fogo, via adensamento lenhoso.

Considerando a rapidez que o processo de adensamento lenhoso vem acontecendo nas savanas, principalmente na América do Sul, é imprescindível que estratégias de manejo levem em consideração a manutenção ou o restabelecimento das condições ambientais necessárias para o pleno funcionamento do ecossistema, mantendo assim a diversidade de espécies. Assim, o manejo de fogo torna-se imprescindível para as áreas de Cerrado que ainda não passaram por adensamento lenhoso contribuindo, assim, para a manutenção das fisionomias abertas, com alta heterogeneidade ambiental e com as condições microambientais adequadas para a prosperidade da comunidade herbáceo-arbustiva. Por outro lado, estudos ainda são necessários em áreas já adensadas para se compreender a possibilidade de restauração destas áreas tanto em termos de estrutura, como de diversidade e funcionamento ecossistêmico.