



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA



**Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de
Recursos Naturais**

O processo de nucleação em ambiente savânico do Cerrado

Carolina de Silvério Arantes

2016

Carolina de Silvério Arantes

O processo de nucleação em ambiente savânico do Cerrado

Tese apresentada à Universidade Federal de
Uberlândia, como parte das exigências para
obtenção do título de Doutor em Ecologia e
Conservação de Recursos Naturais.

Orientador:

Prof. Dr. Ivan Schiavini (UFU)

Uberlândia

Fevereiro - 2016

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema de Bibliotecas da UFU, MG, Brasil.

A662p
2016 Arantes, Carolina de Silvério, 1987
 O processo de nucleação em ambiente savânico do Cerrado /
 Carolina de Silvério Arantes. - 2016.
 102 f. : il.

 Orientador: Ivan Schiavini.
 Tese (doutorado) - Universidade Federal de Uberlândia, Programa
de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.
 Inclui bibliografia.

 1. Ecologia - Teses. 2. Ecologia vegetal - Teses. 3. Fogo e ecologia -
Teses. I. Schiavini, Ivan. II. Universidade Federal de Uberlândia.
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos
Naturais. III. Título.

CDU: 574

Dedicatória

À todos que se dedicam aos estudos em ecologia, especialmente no Cerrado,

À minha avó, Laudelina, que me inspirou nos caminhos da educação

Dedico!

Agradecimentos

O encerramento de mais esta etapa me levou a muitas reflexões sobre todos os caminhos que me trouxeram até aqui! Por estes caminhos passaram pessoas que foram importantíssimas para que esta etapa se cumprisse da melhor forma possível. Palavra me falta para tamanha gratidão a tantas pessoas que compartilharam comigo estes caminhos!

Agradeço...

À Deus, por me permitir cumprir mais um desafio em minha vida e por ter colocado todas essas pessoas que me acolheram e me ampararam neste caminho!

Ao meu orientador, Prof. Dr. Ivan Schiavini, por todo apoio e dedicação destes anos, sempre confiante em minha capacidade, mesmo nos momentos em que eu mesma não confiava, sempre solicito nas dúvidas teóricas e invenções de campo, sempre ensinando as complexidades da ecologia vegetal e as simplicidades do dia-a-dia!

À FAPEMIG – Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais, pelo apoio financeiro a esta pesquisa.

Aos professores e funcionários do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais pelo apoio técnico e logístico.

À Maria Angélica, pela ajuda nas questões burocráticas, sempre paciente e tentando descomplicar os processos.

Aos queridos amigos do LEVe, dos mais antigos aos mais incipientes, que estiveram comigo em longos trechos desta caminhada, sempre buscando contribuir de alguma forma. A convivência com todos vocês no laboratório foi, com certeza, um dos maiores ganhos que tive em minha formação na Pós-graduação. Agradeço a acolhida nos momentos de desespero, as risadas nos momentos de descontração, as tantas pausas para o cafezinho que ajudavam a clarear as ideias e divagar sobre assuntos que ultrapassavam as barreiras ecológicas e o companheirismo sempre presente, cada um ao seu modo, mas sempre presente. O LEVe foi muito mais que um local de trabalho para mim esses anos, daqui levo ótimas experiências e amigos para a vida toda!

A todos que ajudaram nas coletas de campo!

À minha família... meu pai, Joaquim, minha mãe, Silésia, meus irmãos Felipe e Mariana, que sempre me apoiam em todas as minhas empreitadas e que me deram força para seguir em frente nos momentos em que esta caminhada parecia impossível! Agradeço a compreensão nos momentos de surtos e estresse extremos e os carinhos e

minimos nestes mesmos momentos para que eu me sentisse melhor! Impossível descrever em poucas linhas o papel de vocês nesta conquista! Vocês viveram de perto as dores e delícias da vida de uma pós-graduanda e sabem o quanto o apoio e carinho de vocês foi essencial nestes momentos! Gratidão e muito amor por vocês!

À minha cunhada Luciana, que compartilhou comigo sentimentos que só um doutorando pode conhecer! Aos meus sobrinhos caninos e felinos (Bella, Toddynho, Cacau, Linda e Luna) e às minhas florezinhas (Lulu e Lala) que me trouxeram alegria em momentos tensos e me faziam lembrar sempre que tudo podia ser mais fácil!

A todos da minha família, tios, tias, primos e primas e amigos que me apoiaram e me compreenderam neste momento, em especial: Tia Tê pelo carinho, acolhida, conselhos, apoio e pela companhia nas viagens que me encheram de energia para cumprir cada etapa deste caminho; Fran pela ajuda nas correções e disponibilidade em ouvir minhas lamúrias; Japa pelas cias nas horas do cafezinho, pelas longas conversas sobre a vida acadêmica e pela ajuda nos scripts do R; Fernandinha, prima-amiga-irmã, pelo carinho, preocupação, apoio, por estar sempre por perto para ajudar como for, por entender meus momentos de ausência, por enxugar tantas lágrimas e por compartilhar tantos sorrisos, sem você tudo seria mais difícil!

A todos que de alguma forma compartilharam comigo esta jornada!

Obrigada!

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	viii
LISTA DE TABELAS.....	viii
LISTA DE ANEXOS	x
RESUMO.....	xi
ABSTRACT	xii
Introdução Geral	1
Referências bibliográficas	2
Capítulo 1 - Influências de árvores isoladas no cerrado sentido restrito no processo de nucleação	3
Resumo	3
Abstract.....	3
Introdução	4
Material e Métodos	6
Área de estudo	6
Delineamento amostral.....	7
Amostras de solo e índice de área foliar (LAI).....	8
Análises estatísticas	9
Resultados.....	10
Discussão	12
Considerações finais	16
Referências bibliográficas	17

Capítulo 2. Resposta ao fogo da comunidade colonizadora de núcleos em ambientes savânicos.....	32
Resumo	32
Abstract.....	32
Introdução	33
Material e Métodos	36
Área de estudo	36
Delineamento amostral.....	38
Análises estatísticas	39
Resultados.....	40
Discussão	42
Considerações finais	46
Referências bibliográficas	47
Capítulo 3 - A influência da espécie nucleadora na estrutura, composição e respostas ao fogo da comunidade colonizadora dos núcleos.	59
Resumo	59
Abstract:.....	59
Introdução	60
Material e Métodos	62
Área de estudo	62
Delineamento amostral.....	63
Amostras de solo e índice de área foliar (LAI).....	64
Análises estatísticas	65
Resultados.....	67
Discussão	74
Considerações finais	77
Referências Bibliográficas.....	78
Considerações Finais Gerais.....	89

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 1

Figura 1. Localização da área de estudo no cerrado sentido restrito da Estação Ecológica do Panga e esquema metodológico de coleta de dados. D1 = distância entre as extremidades da copa na direção norte e sul; D2 = distância entre duas exterminadas da copa na direção leste e oeste. (Adaptado de Schiavini 1992)..... 7

Capítulo 2

Figura 1. Localização da área de estudo e dos núcleos analisados no ambiente savânico da Estação Ecológica do Panga. (Adaptado de Schiavini 1992). 37

LISTA DE TABELAS

Capítulo 1

Tabela 1. Mediana das variáveis ambientais e parâmetros estruturais e composição da comunidade colonizadora dos núcleos e das parcelas na área de cerrado sentido restrito da Estação Ecológica do Panga. % = proporção. NI = número de indivíduos. SP = espécies. * estatisticamente significativo. 11

Tabela 2. Melhores modelos obtidos pelas regressões múltiplas entre os parâmetros de estrutura e composição da comunidade colonizadora dos núcleos e os parâmetros do indivíduo nucleador. % = proporção. NI = número de indivíduos. SP = espécies. AC = área da copa do núcleo. CC = comprimento da copa do núcleo. DIST = menor distância entre o núcleo e a borda da formação florestal. AIC = *Akaike Information Criteria* (critério de informação de Akaike). β = coeficiente de regressão. * estatisticamente significativo. 12

Capítulo 2

Tabela 1. Média e erro padrão dos parâmetros estruturais, funcionais e de resiliência das comunidades colonizadoras dos núcleos antes do fogo (AF) e após o fogo (PF). FD *Richness* = diversidade funcional baseada na riqueza. FD *Evenness* = diversidade funcional baseado na equitabilidade. FD *Divergence* = diversidade funcional baseada na divergência. CWM = média ponderada dos traços funcionais. SLA = área foliar específica. DM = densidade de madeira. RB = rebrota. TK = *topkill*. 41

Tabela 2. Média e erro padrão dos parâmetros populacionais e de resiliência entre as espécies típicas de ambiente savânico e florestal. TM = taxa de mortalidade. TR = taxa de recrutamento. RB = porcentagem de rebrota. TK = porcentagem de *topkill*. 42

Tabela 3. Modelos de regressão múltipla entre os traços funcionais de área foliar específica (SLA) e densidade de madeira (DM) e os parâmetros populacionais (mortalidade e recrutamento) e de resiliência (%*topkill* e % rebrota). β = coeficiente de correlação..... 42

Capítulo 3

Tabela 1. Média e erro padrão das características físicas e ambientais registradas para as três espécies nucleadoras em ambiente savânico e resultados dos testes de ANOVA para um fator comparando estes parâmetros entre as três espécies, antes da ocorrência do fogo. n = tamanho da amostra; F = fator da ANOVA; p = probabilidade.* resultado estatisticamente significativo.^a Sem diferença significativa entre as médias. 69

Tabela 2. Média e erro padrão dos parâmetros de estrutura, composição e diversidade funcional das comunidades colonizadoras das três espécies nucleadoras antes da ocorrência de fogo e resultados do teste de ANOVA para um fator destes parâmetros entre as três espécies nucleadoras. n = tamanho da amostra; F = fator da ANOVA; p = probabilidade. SP = espécie; % porcentagem; NI = nº de indivíduos; FD *Richness* = diversidade funcional baseada na riqueza. FD *Eveness* = diversidade funcional baseado na equitabilidade. FD *Divergence* = diversidade funcional baseada na divergência. CWM = média ponderada dos traços funcionais. SLA = área foliar específica. DM = densidade de madeira. * resultado estatisticamente significativo.^a Sem diferença significativa entre as médias..... 70

Tabela 3. Média e erro padrão da estrutura, composição e características funcionais, populacionais e de resiliência das comunidades colonizadoras das três espécies nucleadoras após a ocorrência de fogo e resultados dos testes de ANOVA para um fator destes parâmetros entre as três espécies nucleadoras. n = tamanho da amostra; F = fator da ANOVA; p = probabilidade. SP = espécie; % porcentagem; NI = nº de indivíduos; FD *Richness* = diversidade funcional baseada na riqueza. FD *Eveness* = diversidade funcional baseado na equitabilidade. FD *Divergence* = diversidade funcional baseada na divergência. CWM = média ponderada dos traços funcionais. SLA = área foliar específica. DM = densidade de madeira. * resultado estatisticamente significativo.^a Sem diferença significativa entre as médias. 71

LISTA DE ANEXOS

Capítulo 1

Anexo 1. Características físicas e ambientais dos núcleos e parcelas analisados no cerrado sentido restrito da Estação Ecológica do Panga. LAI – *Leaf Area Index*. 22

Anexo 2. Parâmetros de estrutura e composição das comunidades colonizadoras dos núcleos e parcelas analisados no cerrado sentido restrito da Estação Ecológica do Panga. NI = nº de indivíduos; De = densidade de indivíduos/área; NSP = nº de espécies; H' = Índice de diversidade de Shannon. 25

Anexo 3. Parâmetros fitossociológicos e classificação quanto ao ambiente e síndrome de dispersão de todas as espécies registradas nos núcleos e parcelas no cerrado sentido restrito da Estação Ecológica do Panga. NI = nº de indivíduos; De = densidade de indivíduos/área; Fre = nº de ocorrência nos núcleos/árceas. 28

Capítulo 2

Anexo 1. Parâmetros estruturais e características funcionais das espécies que compõem as comunidades colonizadoras dos núcleos em ambiente savânico na Estação Ecológica do Panga. NI = nº de indivíduos; Fre = frequência de ocorrência da espécie nos núcleos; SLA – *Specific Leaf Area*; DM = densidade de madeira 55

Capítulo 3

Anexo 1. Características das comunidades colonizadoras dos núcleos das três espécies nucleadoras na área savânica da Estação Ecológica do Panga antes (AF) e após (PF) a ocorrência do fogo. 85

RESUMO

Arantes, C. S. (2016). O processo de nucleação em ambiente savânico do Cerrado. Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais – UFU.

A nucleação ocorre de forma natural nas áreas savânicas a partir das modificações promovidas pelos indivíduos arbóreos que facilitam a colonização do ambiente abaixo da copa por novos indivíduos e espécies, incluindo espécies típicas de ambiente florestal. Este processo pode ser influenciado por vários fatores como, as características físicas do indivíduo nucleador, a espécie nucleadora e a resposta dos indivíduos nucleadores e colonizadores ao fogo. O objetivo deste estudo foi descrever o processo de nucleação em ambiente savânico do Cerrado, a partir da: descrição das modificações ambientais promovidas pelos indivíduos nucleadores na área da copa e a influência destas modificações, bem como dos parâmetros físicos dos núcleos (área da copa e distância até a formação florestal), na estrutura e composição da comunidade colonizadora dos núcleos (Capítulo 1); análise da influência do fogo na estrutura, composição, diversidade funcional e resiliência da comunidade colonizadora dos núcleos (Capítulo 2); e descrição da influência da diferença das espécies nucleadoras na estrutura, composição, diversidade funcional e resposta ao fogo das comunidades colonizadoras das três espécies nucleadoras. Os indivíduos arbóreos do cerrado sentido restrito atuam como nucleadores favorecendo a colonização da área da copa por uma maior densidade e diversidade de espécies, especialmente aquelas típicas de ambiente florestal. A ocorrência de fogo altera a estrutura e composição desta comunidade colonizadora dos núcleos, que se apresenta menos densa e com maior riqueza que a comunidade colonizadora deste ambiente antes do fogo, além de aumentando a diversidade funcional baseada na riqueza e a ocorrência de rebrota entre os indivíduos que compõem a comunidade após o fogo. Quanto maior for a capacidade do indivíduo nucleador, independente da espécie, de gerar maior sombreamento, maior umidade e maior disponibilidade de nutrientes, mais densa e mais diversa será a comunidade colonizadora deste núcleo.

Palavras-chave: expansão florestal, facilitação, área da copa, diversidade funcional, fogo.

ABSTRACT

Arantes, C. S. (2016). Nucleation process at savanna environment of Cerrado. Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais – UFU.

Nucleation process occurs naturally at savannic areas as of the changes promoted by scattered trees that facilitate the colonization of crown area by new individuals and species, including species typical of forest environment. This process can be influenced by several factors such as the physical characteristics of the nuclei, the species of nucleus and the response of nuclei and colonizers to fire. The aim of this study was to describe the nucleation process in savannic environment of Cerrado, from: the description of the environmental changes promoted by nuclei at crown area and the influence of these changes, as well as the physical parameters (crown area and distance from forest formation) of nuclei, in the structure and composition of the community colonizing nuclei (Chapter 1); the analysis of the influence of fire on the structure, composition, functional diversity and resilience of the community colonizing nuclei (Chapter 2); and the description of the influence of the difference in the species of nucleator in the structure, composition, functional diversity and response to fire of communities colonizing the three species of nuclei. Scattered trees at savannic environments of Cerrado act as nucleating, favoring the crown area colonization by a denser and more diverse community, especially by those species typical of forest environment. The fire alters the structure and composition of the community colonizing the nuclei, which has become less dense and more diverse than the community colonizing this environment before the fire, as well as increasing functional diversity based on richness and the occurrence of resprout among individuals colonizing the community after the fire. The larger the capacity of the nucleator, regardless of species, of generating greater shading, higher humidity and higher nutrient availability, denser and more diverse the community colonizing the nuclei will be.

Keywords: forest expansion, facilitation, crown area, functional diversity, fire.

Introdução Geral

A nucleação é um processo natural ou induzido de sucessão ecológica, por meio do qual uma área passa a ser colonizada por espécies que não a colonizariam naturalmente. O termo nucleação refere-se ao mecanismo no qual uma espécie é capaz de promover mudanças no ambiente sob a copa, que aumentam a probabilidade de colonização por novas espécies na área do núcleo (Yarranton & Morrison 1974). Para que o processo de colonização ocorra, algumas barreiras devem ser transpostas, principalmente aquelas relacionadas às limitações ambientais e à dispersão de sementes (Belyea & Lancaster 1999). Este processo de colonização pode ser acelerado por meio da modificação de filtros ambientais, como o efeito da presença de árvores isoladas na paisagem (Guevara et al. 1986, Reis et al. 2003, Manning et al. 2006).

As árvores isoladas em paisagens perturbadas são exemplos de indivíduos nucleadores que influenciam processos ecológicos pelo aumento da conectividade na paisagem, alteração do microclima local e aumento da ciclagem de nutrientes e produção primária (Guevara et al. 1986; Manning et al. 2006). A presença de indivíduos arbóreos isolados em áreas de cerrado sentido restrito da Estação Ecológica do Panga e a constante proteção desta área contra impactos antrópicos, como os eventos de fogo, tornam este ambiente propício para a colonização por espécies características de ambientes florestais, especialmente de cerradão, além do adensamento de espécies típicas de cerrado sentido restrito (Ribeiro & Walter 2008, Manning et al. 2006). Entretanto, a forma como cada indivíduo nucleador influencia o meio pode variar de acordo com a espécie, idade, tamanho e arquitetura da copa (Guevara et al. 1986; Guevara et al. 1992).

Considerando a importância do processo de nucleação e as adaptações dos indivíduos e espécies que participam deste processo, os dados deste estudo foram divididos em três capítulos. O primeiro descreve e caracteriza o processo de nucleação por indivíduos isolados na paisagem de cerrado sentido restrito. O segundo descreve o efeito do fogo no processo de nucleação. O terceiro compara a influência de diferentes espécies nucleadoras no processo de nucleação.

Referências bibliográficas¹

Belyea, L. R. & Lancaster, J. 1999. Assembly rules within a contingent ecology. **Oikos** 86 (3): 402-416.

Guevara, S.; Purata, S. E. & Van der Maarel, E. 1986. The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. **Vegetatio** 66: 77-84.

Guevara, S.; Meave, J.; Moreno-Casasola, P. & Laborde, J. 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in Neotropical pastures. **Journal of Vegetation Science** 3: 655-664.

Manning, A.; Fischer, J. & Lindenmayer, D. B. 2006. Scattered trees are keystone structures – Implications for conservation. **Biological Conservation** 132: 311-321.

Reis, A.; Bechara, F. C.; Espíndola, M. B.; Vieira, N. K. & Souza, L. L. 2003. Restauração de áreas degradadas: a nucleação como base para incrementar os processos sucessionais. **Natureza & Conservação** 1: 28-36.

Ribeiro, J. F. & Walter, B. M. T. 2008. As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. Pp. 151-212. In: Sano, S. M.; Almeida, S. P. & Ribeiro, J. F. (Eds.). **Cerrado Ecologia e Flora**. Brasília, Embrapa.

Yarranton, G. A. & Morrison, R. G. 1974. Spatial Dynamics of a Primary Succession: Nucleation. **Journal of Ecology** 62: 417-428.

¹ Referência padronizadas segundo as normas de revista científica Brazilian Journal of Botany.

Capítulo 1 - Influências de árvores isoladas no cerrado sentido restrito no processo de nucleação

Resumo

A nucleação é um processo de facilitação no qual um indivíduo promove modificações no ambiente permitindo a colonização deste local por novos indivíduos e espécies. Além das modificações ambientais, as características físicas dos núcleos, bem como distância com a fonte de propágulos influenciam a composição e estrutura da comunidade colonizadora. O objetivo deste estudo foi descrever o processo de nucleação em área de cerrado sentido restrito respondendo as seguintes hipóteses: (1) indivíduos isolados no cerrado sentido restrito atuam como nucleadores; (2) o tamanho da área da copa dos núcleos e a distância deste à fonte de propágulo mais próxima direcionam a estrutura e a composição da comunidade colonizadora dos núcleos. Os dados foram coletados em 30 indivíduos nucleadores e 30 parcelas em área de cerrado sentido restrito. Foram comparados os parâmetros físicos, ambientais e estruturais entre núcleos e parcelas para detectar diferenças nos dois ambientes. Foram testadas ainda a influência da área da copa e da distância à formação florestal na estrutura e composição da comunidade colonizadora. As características ambientais diferem entre núcleos e parcelas, sendo mais favoráveis para a colonização no ambiente dos núcleos. A estrutura e composição nos núcleos é mais densa e diversa, com alta representatividade de indivíduos de espécies típicas de ambiente florestal e/ou ornitocóricas. Núcleos com maior área e mais próximos à formação florestal são mais densos e possuem maior representatividade de espécies típicas de ambiente florestal. Os indivíduos arbóreos do cerrado sentido restrito atuam como nucleadores favorecendo a colonização da área da copa por uma maior densidade e diversidade de espécies, especialmente aquelas típicas de ambiente florestal.

Palavras-chave: Facilitação; expansão florestal; área da copa

Abstract

Nucleation is a facilitation process in which an individual promotes changes in the environment allowing the colonization of the site by new individuals and species. In addition to the environmental changes, the physical characteristics of nuclei, as well as distance to the forest (seeds source) may influence the composition and structure of the

community colonizing the site. The objective of this study was to describe the nucleation process in a savannic area by answering the following hypothesis: (1) scattered trees at savanna formation act as nucleating; (2) the size of the nuclei (crown area) and the distance from the nearest source of propagules direct the structure and composition of the community colonizing the nuclei. We collected the data on 30 nuclei and 30 plots in a savannic formation. We have compared the physical, environmental and structural parameters between nuclei and plots to detect differences in both environments. We also tested the influence of the crown area and distance to the forest formation in the structure and composition of the community colonizing the nuclei. The environmental characteristics have differed between nuclei and plots being more favorable for colonization in the nuclei environment. The structure and composition of the community colonizing the nuclei was denser and more diverse, with high representation of species typical of forest environment and / or ornithocoric. Nuclei with higher crown area and closer to the forest formations were denser and have greater representation of species typical of forest environment. Scattered trees at savannic formation of Cerrado act as nucleators favoring the colonization of crown area by a greater density and diversity of species, especially those typical of forest environment.

Keyword: Facilitation, forest expansion, crown area

Introdução

O termo nucleação refere-se ao mecanismo no qual um indivíduo é capaz de promover mudanças no ambiente ao entorno, que aumentam a probabilidade de colonização de novas espécies na área do núcleo (Yarranton & Morrison 1974). A colonização envolve o recrutamento de novos indivíduos em um determinado local e pode ser acelerada por meio da modificação de filtros ambientais, como efeito da presença de árvores isoladas na paisagem (Guevara et al. 1986; McClanahan 1986; Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993; Reis et al. 2003; Manning et al. 2006; Holl et al. 2010).

Em escala local, uma árvore isolada modifica seu entorno pela redução da temperatura e aumentando a umidade abaixo da copa, ambos como consequência da redução da incidência direta de luz no solo e pela interceptação da água da chuva (Callaway 1995; Manning et al. 2006; Peterson et al. 2014). Os indivíduos nucleadores podem, ainda, modificar o solo abaixo da copa, aumentando a umidade e enriquecendo-

o nutricionalmente pelo acúmulo de serapilheira, fezes animais e por agentes presentes nas raízes, como os fungos micorrízicos (Dean et al. 1999; Eldridge & Freudenberger 2005; Holdo et al. 2012). O aumento da quantidade de matéria orgânica na área abaixo da copa do indivíduo nucleador, em comparação com áreas abertas, aumenta a ciclagem de nutrientes no local, influenciando, principalmente, na maior disponibilidade de nutrientes, como P e N (Zinke 1962; Boettcher & Kalisz 1990; Holdo et al. 2012), bem como no aumento do pH, devido às alterações químicas geradas pela decomposição (Yan et al. 1996; Wilson 2002; Holdo et al. 2012). Além das modificações ambientais, o tamanho da área abaixo da copa também influencia na composição e densidade das comunidades colonizadoras (Corbin & Holl 2012). Assim, núcleos com menor área de copa são menos atrativos para agentes dispersores (Fink et al. 2009), menos eficientes quanto à melhora do microclima local (umidade e sombreamento) (Holl 2002; Zahawi & Augspurger 2006) e, em casos extremos, alteram os padrões e processos de dinâmica e competição, devido ao número reduzido de indivíduos (Holl et al. 2010).

Em escala maior, as árvores isoladas aumentam a cobertura vegetal e promovem conectividade entre fragmentos, servindo como ponto de pouso e busca por alimento para agentes dispersores (Medellin & Gaona 1999; Galindo-González et al. 2000; Manning et al. 2006). Entretanto, quanto mais distantes os núcleos se apresentam em relação à fonte de propágulos mais próxima, menor é a visitação por agentes dispersores, o que influencia na composição dos núcleos (McClanahan & Wolfe 1987; Guevara et al. 1992; Rivest et al. 2013). Assim, árvores isoladas são consideradas nucleadoras, pois facilitam o recrutamento de novas espécies, acelerando o processo sucessional (Yarranton & Morrison 1974; Franks 2003; Schlawn & Zahawi 2008).

O cerrado sentido restrito, formação savânica presente no Cerrado, é caracterizado por apresentar árvores de menor porte (5-8 m), comparadas às formações florestais deste bioma, e não formam dossel fechado, devido ao espaçamento dos indivíduos na paisagem (Ribeiro & Walter 2008). Um dos principais fatores responsáveis pela diferenciação de formações florestais, como o cerradão, e das savânicas, como o cerrado sentido restrito, são as características do solo (Frost et al. 1986; Ruggiero et al. 2002; Baudena et al. 2015). Os solos, tanto de cerradão, como de cerrado sentido restrito, possuem baixa concentração de nutrientes disponíveis e são classificados como ácidos e distróficos (Costa & Araújo 2001). Entretanto, no cerradão, as camadas superficiais do solo (0 a 10 cm) possuem maior disponibilidade de nutrientes do que em áreas savânicas, evidenciando a dependência dessas formações

florestais da ciclagem de nutrientes na superfície (Moreno et al. 2008). Portanto, as espécies isoladas naturalmente no cerrado sentido restrito, ao promoverem mudanças nas camadas superficiais do solo (aumento da umidade e ciclagem de nutrientes), podem atuar como nucleadoras, facilitando a colonização desses núcleos por espécies florestais (Arantes et al 2014).

Assim, o objetivo central deste estudo foi descrever o processo de nucleação em área de cerrado sentido restrito. Para isso foram levantadas as seguintes hipóteses:

1. Os indivíduos isolados no cerrado sentido restrito atuam como nucleadores, promovendo mudanças em macro escala na paisagem (aumento da conectividade – poleiros para agentes dispersores) e no micro ambiente abaixo da copa (aumento do sombreamento, da umidade e fertilidade do solo) que tornam este ambiente mais favorável para a colonização por uma maior densidade de indivíduos e maior diversidade de espécies.

2. O tamanho da área da copa dos núcleos e a distância deste à fonte de propágulo mais próxima direcionam a estrutura e a composição da comunidade colonizadora dos núcleos, com núcleos maiores e mais próximos da borda do formação florestal compostos por uma comunidade mais densa e diversa que núcleos menores e mais distantes.

Material e Métodos

Área de estudo

Os dados foram coletados na Estação Ecológica do Panga (EEP), unidade de conservação pertencente à Universidade Federal de Uberlândia (19°10'S, 48°23'W), com 409 ha de um mosaico de fitofisionomias do Cerrado, que abrangem desde formações campestres até formações florestais em altitudes que variam entre 740 e 830 m (Figura 1) (Schiavini & Araújo 1989; Cardoso et al. 2009). Este mosaico fitofisionômico do Cerrado é favorável para que o processo de nucleação ocorra devido à proximidade entre áreas abertas, como o cerrado sentido restrito, e as formações florestais. O clima regional é classificado como subtropical úmido (Cwa), com duas estações bem definidas: inverno seco (média mensal de precipitação de 33 mm e de temperatura de 19.4 entre os meses de abril e setembro) e verão quente e chuvoso (média mensal de precipitação de 221 mm e de temperatura de 22.5°C entre os meses de

outubro a março) (Alvares et al. 2013). O solo predominante é o Latossolo vermelho-amarelo (Lima & Bernardino 1992).

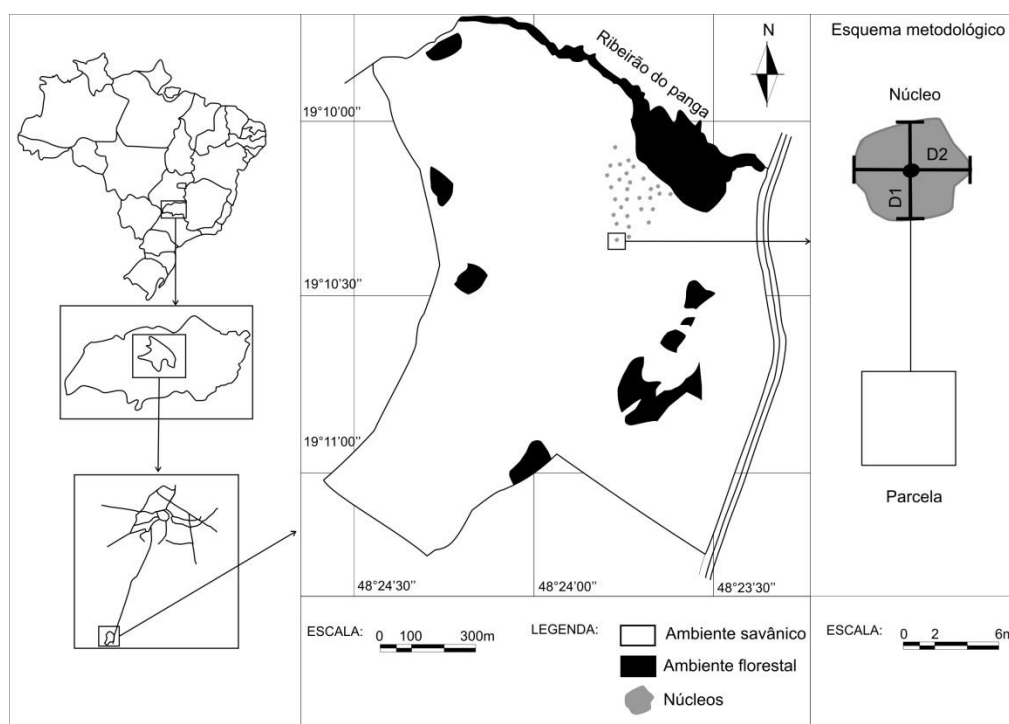


Figura 1. Localização da área de estudo no cerrado sentido restrito da Estação Ecológica do Panga e esquema metodológico de coleta de dados. D1 = distância entre as extremidades da copa na direção norte e sul; D2 = distância entre duas extremidades da copa na direção leste e oeste. (Adaptado de Schiavini 1992).

Delineamento amostral

Foram selecionados 30 indivíduos nucleadores com altura de pelo menos cinco metros e diâmetro à altura do peito (DAP) ≥ 10 cm (isolados na paisagem ou conjunto de indivíduos arbóreos, desde que o indivíduo central mais alto e com maior área de copa atendesse às características de corte – altura ≥ 5 m e DAP ≥ 10 cm) (Toh et al. 1999; Rivest et al. 2013; Peterson et al. 2014). Em cada núcleo foram medidas as distâncias entre as duas extremidades da copa nas direções norte-sul (D1) e leste-oeste (D2) (Figura 1), altura total (clinômetro eletrônico Haglöf Sweden), circunferência à altura do peito (CAP, convertido para DAP) do indivíduo nucleador e foram obtidas as coordenadas geográficas do indivíduo nucleador. A fim de comparar a estrutura vegetal da área abaixo da copa com as áreas de cerrado sentido restrito adjacentes (sem influência de um indivíduo nucleador) foi alocada, na direção sul de cada núcleo, a pelo menos 10 metros da extremidade da copa, uma parcela de 6 x 6 m (Figura 1), cuja área

representa a média de áreas de copas para indivíduos nucleadores no cerrado sentido restrito (Arantes et al, 2014). As parcelas foram georreferenciadas no centro.

Para a definição da composição e estrutura das comunidades vegetais colonizadoras dos núcleos e parcelas, todos os indivíduos de espécies arbóreas foram quantificados e identificados quanto à espécie, a partir da classificação do Grupo Filogenético de Angiospermas III (APG, 2009). Para a caracterização ecológica das espécies que compõem as comunidades vegetais foi feita uma classificação da espécie quanto ao ambiente que ocorrem com mais frequência (cerrado sentido restrito ou floresta) (Oliveira-Filho et al. 2001; Ratter et al. 2003) e quanto à síndrome de dispersão (ornitocóricas – dispersas por aves – e não ornitocóricas) (Van der Pijl 1982), segundo as características morfológicas e consulta na bibliografia.

Amostras de solo e índice de área foliar (LAI)

As variáveis ambientais de solo foram coletadas no mês de junho de 2014, na estação seca, em 15 núcleos e 15 parcelas, a uma profundidade de 0-5 cm, excluindo a serapilheira. Esta profundidade corresponde à camada de maior influência para indivíduos regenerantes no início da colonização (Dalling et al. 1994). Para a análise dos parâmetros físico-químicos as amostras de solo coletadas, compostas por três subamostras, foram peneiradas em peneira de dois mm, para remover as raízes e galhos e colocadas para secar ao ar livre por 24 horas. As análises destes parâmetros foram feitas pelo Laboratório de Análises de Solo da UFU para as seguintes variáveis: pH, P, K⁺, Ca²⁺, Mg²⁺, t – capacidade de troca catiônica efetiva – e matéria orgânica.

Para a comparação da umidade do solo entre núcleos e parcelas foram coletadas, no mês de junho de 2014 (seca), amostras em 15 núcleos e 15 parcelas, a uma profundidade de 0-5 cm, excluindo a serapilheira. Estas amostras foram acondicionadas em recipiente de alumínio de massa conhecida, que foram pesados após a coleta, colocados em estufa a 100° C por 24 horas e pesados novamente. A umidade do solo correspondeu à diferença da massa da amostragem no momento da coleta e após a secagem, com valor representado em porcentagem de umidade total.

O índice de área foliar foi medido no mês de junho de 2014, no período de seca, entre sete e 10 horas da manhã nos mesmos 15 núcleos e parcelas utilizados para coleta de solo. Esta medida foi feita com o equipamento LAI 2200, que calcula o índice de área foliar em um determinado local por meio de imagens capturadas pelo sensor óptico

tipo “olho de peixe” do aparelho (LI-COR® 2012). Nos núcleos foram obtidas quatro medidas, com um campo de visão de 180°, recomendado para árvores isoladas para impedir a mensuração da área do tronco, com o equipamento posicionado a dois metros do solo e no fuste do indivíduo nucleador (LI-COR® 2012). Nas parcelas as quatro medidas foram obtidas no centro, com os mesmos padrões utilizados para as medidas no núcleo.

Para os parâmetros de umidade de solo e índice de área foliar foi realizada apenas uma medida no período de seca devido à ocorrência de fogo na área de estudo em setembro de 2014 que poderia alterar os resultados das medidas a serem realizadas na estação chuvosa.

Análises estatísticas

Para comparar o microambiente abaixo da copa com o microambiente das parcelas, foi aplicado o teste Wilcoxon de comparação de medianas, considerando os parâmetros de solo (pH, P, K⁺, Ca²⁺, Mg²⁺, t – índice de troca catiônica, matéria orgânica e umidade) e o índice de cobertura foliar (LAI – *Leaf Area Index*), utilizando 15 amostras para cada microambiente (abaixo da copa e nas parcelas).

Para comparar a comunidade colonizadora dos núcleos em relação àquela presente nas parcelas, foram calculados os parâmetros fitossociológicos de densidade, riqueza (curva de rarefação), índice de diversidade de Shannon, porcentagem de indivíduos e espécies típicas de ambiente florestal e porcentagem de indivíduos ornitocóricos, nos 30 núcleos e nas 30 parcelas. Foi aplicado um teste t de Hutcheson, no software PAST 2.17b (Hammer et al. 2001), a fim de testar diferenças na diversidade entre as comunidades colonizadoras dos núcleos e das parcelas. Para a comparação dos demais parâmetros (densidade, riqueza – rarefação, porcentagem de indivíduos e espécies típicas de ambiente florestal e porcentagem de indivíduos ornitocóricos) foi aplicado um teste Wilcoxon para comparação de medianas entre núcleos e parcelas.

Para testar o efeito da área da copa e da distância do núcleo à formação florestal mais próximo, inicialmente, para cada núcleo (30 núcleos), foram calculados: a área da copa, utilizando a fórmula $AC=0.25 \times \pi \times D1 \times D2$ (Poorter et al. 2006) (D1 = distância entre as extremidades norte e sul da copa e D2 = distância entre as extremidades leste e oeste da copa); o comprimento de copa, utilizando a fórmula $CC=H-FH$ (Poorter et al. 2006) (H = altura total do indivíduo nucleador e FH = altura da primeira ramificação) e

a menor distância de cada núcleo à borda da formação florestal mais próxima, a partir dos dados de georreferenciamento, pelo programa Google Earth Pro 7.1.2.2019. Posteriormente foi aplicada a análise de regressão múltipla linear com efeito randômico, a partir do modelo misto, utilizando os parâmetros área da copa, distância da formação florestal, densidade, riqueza (rarefação), índice de diversidade de Shannon, porcentagem de indivíduos de floresta e porcentagem de indivíduos ornitocóricos. Para cada parâmetro foi selecionado o modelo de regressão com menor valor de AIC (*Akaike Information Index* – índice de informação de Akaike que seleciona o modelo que mais se aproxima da realidade). Modelos com AIC abaixo de dois foram considerados igualmente suportados (Burnham & Anderson 2002). Quando houve mais de um modelo suportado, foi selecionado aquele com menor AIC e com menos variáveis. Para esta análise todos os dados foram transformados em log10 para normalização dos dados.

Resultados

As variáveis ambientais de solo (pH, P, K⁺, Ca²⁺, Mg²⁺, t – índice de troca catiônica, matéria orgânica e umidade do solo) e o índice de cobertura foliar (LAI – *Leaf Area Index*) apresentaram diferença significativa entre os núcleos e as parcelas, com medianas destes parâmetros maiores nos núcleos (Tabela 1; Anexo 1). Estas mudanças micro ambientais abaixo da copa dos indivíduos nucleadores influenciam na comunidade colonizadora destes ambientes (Anexo 2). Na análise da estrutura destas comunidades, foram registrados 3682 indivíduos (2906 nos núcleos e 776 nas parcelas), de 101 espécies (97 nos núcleos e 73 nas parcelas), pertencentes a 40 famílias (40 nos núcleos e 33 nas parcelas) (Anexo 3). Comparando os dois ambientes (núcleos e parcelas) houve diferença significativa para os parâmetros estruturais de densidade, riqueza (rarefação), índice de Shannon, % de indivíduos e espécies de floresta e % de indivíduos ornitocóricos, com as medianas destes parâmetros maiores nos núcleos (Tabela 1).

Além das modificações micro ambientais e na paisagem, a característica da copa do indivíduo nucleador (área e comprimento de copa) e distância da formação florestal também influenciaram na composição e estrutura da comunidade que coloniza os núcleos. A área da copa (AC) apareceu nos melhores modelos para os parâmetros de diversidade (índice de Shannon), % de indivíduos de ambiente florestal e % de indivíduos ornitocóricos (Tabela 2), indicando que quanto maior a área da copa do

indivíduo nucleador, maior a diversidade da comunidade colonizadora, com maior porcentagem de indivíduos pertencentes a espécies típicas de ambiente florestal e dispersas por aves. O comprimento de copa não foi significativo para nenhum modelo apresentado em nenhum dos parâmetros analisados. A distância foi considerada nos melhores modelos para os parâmetros de densidade, % de indivíduos e espécies de ambiente florestal e % de indivíduos ornitocóricos (Tabela 2). Assim, núcleos mais distantes da formação florestal apresentam menor densidade de indivíduos colonizadores, bem como menor proporção de indivíduos e espécies típicas de ambiente florestal e menor proporção de indivíduos dispersos por aves.

Tabela 1. Mediana das variáveis ambientais, parâmetros estruturais e composição da comunidade colonizadora dos núcleos e das parcelas na área de cerrado sentido restrito da Estação Ecológica do Panga. % = proporção. NI = número de indivíduos. SP = espécies. * estatisticamente significativo.

	Núcleo	Parcela	p
<i>Variáveis ambientais</i>			
pH	5.20	4.90	<0.01*
P (mg dm ⁻³)	1.40	1.20	<0.05*
K ⁺ (mg dm ⁻³)	56.00	37.00	<0.01*
Ca ²⁺ (cmolc dm ⁻³)	0.50	0.40	<0.01*
Mg ²⁺ (cmolc dm ⁻³)	0.30	0.20	<0.05*
t (Capacidade de troca catiônica efetiva)	1.64	1.40	<0.01*
Matéria orgânica (dag kg ⁻¹)	3.40	2.60	<0.05*
Umidade (%)	0.05	0.04	<0.01*
LAI (<i>leaf area index</i>)	1.60	0.70	<0.01*
<i>Estrutura e composição</i>			
Densidade	2.34	0.78	<0.01*
Rarefação	19.98	17.59	<0.05*
Shannon-Wiener (H')	2.76	2.22	<0,01*
% NI de Floresta	0.46	0.12	<0.01*
% SP Floresta	0.45	0.15	<0,01*
% Ornitocoria	0.76	0,53	<0,01*

Tabela 2. Melhores modelos obtidos pelas regressões múltiplas entre os parâmetros de estrutura e composição da comunidade colonizadora dos núcleos e os parâmetros do indivíduo nucleador. % = proporção. NI = número de indivíduos. SP = espécies. AC = área da copa do núcleo. CC = comprimento da copa do núcleo. DIST = menor distância entre o núcleo e a borda da formação florestal. AIC = *Akaike Information Criteria* (critério de informação de Akaike). β = coeficiente de regressão. * estatisticamente significativo.

	AC		CC	DIST		AIC	R ²
	β	p	p	β	p		
<i>Estrutura e composição</i>							
Densidade	-	>0.05	>0.05	-0.45	<0.01*	74.7	0.22
Riqueza (rarefação)	-	>0.05	>0.05	-	>0.05	-	-
Diversidade (Shannon-Wiener)	0.48	<0.01*	>0.05	-	-	82.5	0.21
% NI floresta	0.31	<0.05*	>0.05	-0.34	<0.05*	78.3	0.15
% SP floresta	-	>0.05	>0.05	-0.33	<0.05*	80.9	0.11
% ornitocoria	0.43	<0.01*	>0.05	-0.25	<0.05*	78.5	0.23

Discussão

O processo de nucleação em áreas de cerrado sentido restrito foi testado pela existência de diferenças entre características ambientais (solo - pH, P, K⁺, Ca²⁺, Mg²⁺, t – capacidade de troca catiônica efetiva, matéria orgânica e umidade do solo e índice de cobertura foliar - LAI) e a estrutura e composição da comunidade colonizadora nos núcleos e parcelas. Os resultados mostraram que os indivíduos nucleadores modificam a área abaixo da copa, tornando este ambiente favorável para a colonização por uma maior quantidade e diversidade de espécies, sobretudo espécies típicas de ambiente florestal. Além disso, buscou-se avaliar o efeito das características dos núcleos (área da copa, comprimento de copa e distância até a borda da formação florestal), mostrando que existe relação entre a morfologia da copa e a posição dos indivíduos nucleadores com a estrutura e composição da comunidade colonizadora dos núcleos.

Indivíduos isolados no cerrado sentido restrito promovem nucleação

Foi testada a hipótese de que os indivíduos isolados no cerrado sentido restrito atuam como nucleadores, promovendo mudanças em macro escala na paisagem (aumento da conectividade – poleiros para agentes dispersores) e no micro ambiente

abaixo da copa (aumento do sombreamento, da umidade e fertilidade do solo) que tornam este ambiente mais favorável para a colonização por uma maior densidade de indivíduos e espécies, especialmente aquelas típicas de ambiente florestal.

As variáveis ambientais de solo (pH, P, K⁺, Ca²⁺, Mg²⁺, t – capacidade de troca catiônica efetiva, matéria orgânica e umidade do solo) e de índice de cobertura foliar (LAI) nos núcleos apresentaram valores estatisticamente diferentes daquele registrados para as parcelas, demonstrando que o indivíduo nucleador promove mudanças no ambiente abaixo da copa, em relação aos ambientes abertos do cerrado sentido restrito. O solo do ambiente abaixo da copa apresenta-se menos ácido e com maior disponibilidade de nutrientes e umidade, em relação ao solo das parcelas.

Nos ambientes savânicos, como o cerrado sentido restrito, a germinação de espécies é limitada, principalmente, pela disponibilidade de nutrientes e água no solo, já que estes ambientes dispõem, naturalmente, de uma menor quantidade de nutrientes e são submetidos a períodos de déficit hídrico (Eiten 1972; Motta et al. 2002; Oliveira-Filho & Ratter 2002). A barreira da germinação é minimizada pela presença indivíduos nucleadores pelas modificações provocadas por esses indivíduos no microambiente abaixo da copa, tais como, redução da incidência de luz no solo e aumento de umidade e disponibilidade de nutrientes no solo (Yarranton & Morrison 1974; Rubio-Casal et al. 2001; Franks 2003; Zahawi & Augspurger 2006; Corbin & Holl 2012). Essas alterações pontuais promovidas pelos indivíduos nucleadores, reduz a competição por nutrientes e água na área abaixo da copa (Moreno et al. 2007; Rivest et al. 2013; Sandor & Chazdon 2014). Além disso, a área abaixo da copa é mais sombreada que a área da parcela (área aberta de cerrado sentido restrito), o que reduz a evapotranspiração e a incidência direta de luz neste ambiente, aumentando a disponibilidade de nicho neste local e alterando a estrutura e composição da comunidade vegetal com potencial de colonização deste ambiente (Eiten 1972; Oliveira-Filho & Ratter 2002). Portanto, estas mudanças no micro ambiente aumentam a disponibilidade de nichos na área da copa dos indivíduos nucleadores em comparação com as áreas das parcelas, facilitando a colonização deste local (germinação e estabelecimento) por uma comunidade vegetal mais densa e diversa que aquela encontrada nas áreas abertas de cerrado sentido restrito (Yarranton & Morrison 1974; Rubio-Casal et al. 2001; Franks 2003; Zahawi & Augspurger 2006; Corbin & Holl 2012)

A comparação da diversidade das comunidades presentes nos núcleos e nas parcelas corroborou esta hipótese, mostrando que as comunidades colonizadoras dos

núcleos, além de apresentar maior densidade, são mais diversas e apresentam uma alta proporção de indivíduos de espécies típicas de ambiente florestal e com síndrome ornitocórica.

Muitos estudos demonstram os efeitos positivos de indivíduos isolados na paisagem para a colonização de áreas abertas por novas espécies (Yarranton & Morrison 1974; Archer et al. 1988; Castellanos et al. 1994; Franks 2003; Corbin & Holl 2012). Os indivíduos nucleadores modificam os efeitos de dois filtros importantes para a colonização: a germinação, pelas modificações micro ambientais promovidas pelos núcleos (discutidas anteriormente) e a dispersão, pelo aumento da conexão entre formações vegetais que facilita a movimentação de animais, especialmente aves, importantes agentes dispersores e (Yarranton & Morrison 1974; Pausas et al. 2006; Schlawn & Zahawi 2008; Corbin & Holl 2012). O potencial de atuação de árvores isoladas como poleiros explica a maior quantidade de indivíduos ornitocóricos nos núcleos em relação às parcelas, mostrando que, nesses locais, há uma maior dispersão de sementes por aves em comparação às áreas abertas do cerrado sentido restrito (Garwood 1989; Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993; Holl 2002). Além disso, a síndrome de dispersão zoocórica, em especial a ornitocoria, é mais frequente e comum nos ambientes florestais do Cerrado. Assim, a possibilidade de utilização destes indivíduos nucleadores como poleiros por agentes dispersores é um dos fatores que favorecem a expansão de espécies florestais para os ambientes abertos do cerrado sentido restrito (Holl 2002; Guevara et al. 2004; Sandor & Chazdon 2014).

As espécies características de ambientes florestais do Cerrado necessitam de maior sombreamento e disponibilidade de nutrientes no solo em relação às espécies de cerrado sentido restrito (Eiten 1972; Oliveira-Filho & Ratter 2002). As principais diferenças nos solos entre ambientes florestais, especialmente o cerradão, e ambientes savânicos (cerrado sentido restrito) estão nas primeiras camadas do solo, que no cerradão acumulam maior quantidade de matéria orgânica e umidade (Frost et al. 1986; Ruggiero et al. 2002; Moreno et al. 2008). Sendo assim, pequenas mudanças nas camadas superficiais do solo, promovidas pela presença dos indivíduos nucleadores, como mostram os resultados, são capazes de tornar este ambiente favorável à germinação e estabelecimento de espécies florestais. Apesar disso, os ambientes savânicos do Cerrado (cerrado sentido restrito), em condições naturais e sem intervenções antrópicas, não apresentam estruturas florestais, principalmente devido à ocorrência de fatores limitantes para a sobrevivência de espécies florestais nestes

ambientes, além da composição do solo, como a ocorrência natural de fogo (Eiten 1972; Miranda et al. 2002).

O fogo é o principal fator determinante da densidade de árvores e composição de espécies em formações savânicas. Portanto, em condições normais de eventos de fogo, com intervalos de três a 10 anos, mesmo com a proximidade entre as características do solo de ambientes florestais e savânicos, e com a facilitação de espécies nucleadoras, as espécies florestais que eventualmente iniciassem um processo de colonização em formações savânicas seriam suprimidas após o primeiro evento de queimada (Eiten 1975; Eiten & Goodland 1979; Frost et al. 1986; Rolhauser & Batista 2014). Portanto, a presença deste fator deve ser determinante no processo de nucleação e será discutida no próximo capítulo.

As características morfológicas e a posição dos núcleos alteram a estrutura e composição da comunidade colonizadora.

A hipótese de que a área da copa e a distância à borda da formação florestal influenciam na estrutura e composição da comunidade colonizadora dos núcleos (densidade, riqueza – rarefação, diversidade – Shannon e porcentagem de indivíduos e espécies típicas de ambiente florestal e de indivíduos ornitocóricos) foi corroborada. Assim, núcleos com áreas de copa maiores possuem comunidades colonizadoras mais diversas (maior índice de Shannon) e com maior proporção de indivíduos de espécies típicas de ambiente florestal e indivíduos dispersos por aves. Estudos sobre o processo de nucleação em florestas tropicais registraram maior dispersão, germinação e sobrevivência de plântulas abaixo de arbustos (Holl 2002) e ilhas de árvores (Zahawi & Augspurger 2006) com maior área de influência de copa. Portanto, quanto maior a área de influência da copa do indivíduo nucleador, maior será a disponibilidade de micro ambientes favoráveis abaixo da copa e, conseqüentemente, maior a probabilidade de colonização do local (Guevara et al. 1992, Zahawi & Augspurger 2006).

A distância do núcleo à borda da formação florestal mais próxima teve influência negativa nos parâmetros de densidade e porcentagem de indivíduos e espécies típicas de ambiente florestal e indivíduos dispersos por aves. Estudos do processo de nucleação em áreas de pastagem em região de florestas tropicais mostram que a proximidade do núcleo com a fonte de propágulo aumenta a probabilidade de dispersão de sementes nestas áreas por diferentes agentes dispersores, que aumenta o

pool de espécies potencialmente colonizadoras deste ambiente e acelera o processo de sucessão na área (Hughes & Fahey 1988; McClanahan & Wolfe 1993; Cubiña & Aide 2001; Silva et al. 2013). Muitos estudos nestes ambientes tropicais apontam ainda a dependência direta da dispersão por animais voadores com a distância da fonte de propágulos, sendo a probabilidade de dispersão por aves tão menor quanto mais distante estiver o ponto da formação florestal mais próxima (McClanahan 1986; Guevara & Laborde 1993; Cubiña & Aide 2001; Silva et al. 2013). Para os ambientes abertos do cerrado sentido restrito esta influência é ainda mais importante, pois demonstra a dependência deste tipo de facilitação para a colonização das áreas savânicas por espécies típicas de ambiente florestal, em virtude das restrições de dispersão entre os ambientes florestais e savânicos do Cerrado. Assim, não apenas a presença de indivíduos isolados em áreas savânicas, como também as características destes indivíduos influenciam e direcionam os processos sucessionais nestas áreas, facilitando a expansão de espécies e modificando a composição das comunidades que colonizam estes ambientes.

Considerações finais

Indivíduos isolados no cerrado sentido restrito atuam como nucleadores, promovendo mudanças macro e micro ambientais que facilitam a colonização da área da copa por uma comunidade vegetal mais densa e diversa que aquela tipicamente encontrada em áreas abertas do Cerrado. Além disso, a facilitação por indivíduos nucleadores tem possibilitado a colonização de áreas savânicas por indivíduos típicos de ambiente florestal, sendo grandes agentes na expansão de ambientes florestais em ambientes savânicos.

A nucleação é um processo que vem sendo amplamente estudado para aplicação em projetos de recuperação de áreas degradadas. A compreensão do processo natural de nucleação contribui para o aprimoramento das técnicas de recuperação de áreas degradadas e permite compreender padrões nos processos de colonização, que são importantes para a conservação de áreas já protegidas. Assim, os resultados deste trabalho demonstram a importância de indivíduos isolados no ambiente savânico para o processo de colonização, bem como a influência deles na expansão de formações florestais no ambiente savânico.

Referências bibliográficas¹

Alavares, C. A.; Stape, J. L.; Sentelhas, P. C.; Gonçalves, J. L. M. & Sparovek, G. 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift** **22** (6): 711-728.

APG – Angiosperm Phylogeny Group. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the order and families of flowering plants: APG III. **Botanical Journal of the Linnean Society** **161**: 105-121.

Arantes, C. S.; Vale, V. S.; Oliveira, A. P.; Prado Júnior, J. A. P.; Lopes, S. F. & Schiavini, I. 2014. Forest species colonizing cerrado open areas: distance and area effects on the nucleation process. **Brazilian Journal of Botany** **37** (2): 143-150.

Archer, S.; Scifres, C.; Bassham, C. R. & Maggio, R. 1988. Autogenic succession in a subtropical savanna: conservation of grassland to thorn woodland. **Ecological monographs** **58** (2): 11-127.

Baudena, M.; Dekker, S. C.; van Bodegom, P. M. Cuesta, B.; Higgins, S. I.; Lehsten, V.; Reick, C. H.; Rietkerk, M.; Scheiter, S. Yin, Z. Zavala, M. A. & Brovkin, V. 2015. Forest, savannas, and grasslands: bridging the knowledge gap between ecology and dynamic global vegetation models. **Biogeosciences** **12**: 1833-1848.

Boettcher, S. E. & Kalisz, P. J. 1990. Single-tree influence on soil properties in the mountains of eastern Kentucky. **Ecological Society of America** **71** (4): 1365-1372.

Burnham, K. P. & David R. A. 2002. **Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach**. New York: Springer Science & Business Media. 488p.

Cardoso, E.; Moreno, M. I. C.; Bruna, E. M. & Vasconcelos, H. L. 2009. Mudanças fitofisionômicas no Cerrado: 18 anos de sucessão ecológica na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia-MG. **Caminhos de Geografia** **10**: 254-268.

Castellanos, E. M.; Figueroa, M. E. & Davy, A. J. 1994. Nucleation and facilitation in Saltmarsh succession: interactions between *Spartina Maritima* and *Arthrocnemum Perenne*. **Journal of Ecology** **82** (2): 239-248.

Corbin, J. D. & Holl K. D. 2012. Applied nucleation as a forest restoration strategy. **Forest Ecology and Management** **265**: 37-46.

Costa, A. A. & Araujo, G. M. 2001. Comparação da vegetação arbórea de cerradão e de cerrado sentido restrito na reserva do Panga, Uberlândia, Minas Gerais. **Acta Botanica Brasilica** **15** (1): 63-72.

Cubiña, A. & Aide, T. M. 2001. The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. **Biotropica** **33** (2): 260-267.

Dalling, J. W.; Swaine, M. D. & Garwoods. 1994. Effect of soil depth on seedling emergence in tropical soil seed-bank investigations. **Functional Ecology** **9**: 119-121.

Dean, W. R. J.; Miltonw, S. J. & Jeltsch, F. 1999. Large trees, fertile islands, and birds in arid Savanna. **Journal of Arid Environments** **41**: 61-78.

¹ Referências padronizadas segundo as normas de revista científica Brazilian Journal of Botany.

- Eiten, G. 1972. The cerrado vegetation of Brazil. **The Botanical Review** **38** (2): 201-341.
- Eldridge, D. J. & Freudenberger, D. 2005. Ecosystem wicks: Woodland trees enhance water infiltration in a fragmented agricultural landscape in eastern Australia. **Austral Ecology** **30**: 336-347.
- Fink, R. D.; Lindell, C. A.; Morrison, E. B.; Zahawi, R. A & Holl, K. D. 2009. Patch size and tree species influence the number and duration of bird visits in forest restoration plots in southern Costa Rica. **Restoration Ecology** **17** (4): 479-486.
- Franks, S. J. 2003. Facilitation in multiple life-history stages: evidence for nucleated succession in coastal dunes. **Plant Ecology** **168**: 1-11.
- Frost, P.; Medina, E.; Menaut, J. C.; Solbrig, O.; Swift, M. & Walker, B., 1986. Responses of savannas to stress and disturbance. **Biology International (special issue)** **10**: 1-82.
- Galindo-González, J.; Guevara, S. & Sosa, V. 2000. Bat and bird generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rain forest. **Conservation Biology** **14** (6): 1693-1703.
- Garwood, N. C. 1989. Tropical soil seed banks: a review. pp. 149-209. In: Leck, M. A.; Parker, V. T. & Simpson, R. L. (Eds). **Ecology of soil seed banks**. San Diego: Academic Press.
- Guevara, S. & Labore, J. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. **Vegetatio** **107/108**: 319-338.
- Guevara, S.; Labore, J. & Sánchez-Rios, G. 2004. Rain forest regeneration beneath the canopy of fig trees isolated in pastures of Los Tuxtlas, Mexico. **Biotropica** **36**(1): 99-108.
- Guevara, S.; Meave, J.; Moreno-Casasola, P. & Laborde, J. 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in Neotropical pastures. **Journal of Vegetation Science** **3**: 655-664.
- Guevara, S.; Purata, S. E. & Van der Maarel, E. 1986. The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. **Vegetatio** **66**: 77-84.
- Hammer, Ø.; Harper, D. A. T. & Ryan, P. D. 2001. **PAST-Palaeontological statistics**. <www.uv.es/~pardomv/pe/2001_1/past/pastprog/past.pdf> acessado em 11.01.2016.
- Holdo, R. M.; Mack, M. C. & Arnold, S. G. 2012. Tree canopies explain fire effects on soil nitrogen, phosphorus and carbon in a savanna ecosystem. **Journal of Vegetation Science** **23**: 352-360.
- Holl, K. D. 2002. Effect of shrubs on tree seedling establishment in an abandoned tropical pasture. **Journal of Ecology** **90**(1): 179-187.
- Holl, K. D.; Zahawi, R. A.; Cole, R. J.; Ostertag, R. & Cordell, S. 2010. Planting seedling in tree islands versus plantations as large-scale tropical forest restoration strategy. **Restoration Ecology** **19** (4): 470-479.
- Hughes, J. W. & Fahey, T. J. 1988. Seed dispersal and colonization in a disturbed northern hardwood forest. **Bulletin of the Torrey Botanical Club** **115** (2): 89-99.

LI-COR[®]. 2012. LAI 2200 Plant canopy analyzer instruction manual. Lincoln: LI-COR Inc. 220p.

Lima, S. C. & Bernadino, A. F. 1992. Mapeamento dos solos da Bacia do Ribeirão Panga. **Sociedade & Natureza** 4 (7/8): 85-98.

Manning, A.; Fischer, J. & Lindenmayer, D. B. 2006. Scattered trees are keystone structures – Implications for conservation. **Biological Conservation** 132: 311-321.

McClanahan, T. R. & Wolfe R. W. 1987. Dispersal of ornithochorous seeds from forest edges in central Florida. **Vegetatio** 71:107-112.

McClanahan, T. R. & Wolfe, R. W. 1993. Accelerating forest succession in a fragmented landscape: the role of birds and perches. **Conservation Biology** 7 (2): 279-288.

McClanahan, T. R. 1986. The Effect of a Seed Source on Primary Succession in a Forest Ecosystem. **Vegetatio** 65 (2): 175-178.

Medellin, R. A. & Gaona, O. 1999. Seed Dispersal by Bats and Birds in Forest and Disturbed Habitats of Chiapas, Mexico. **Biotropica** 31 (3): 478-485.

Miranda, H.S.; Bustamante, M. & Miranda, A.C. 2002. The fire factor. 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.51-68.

Moreno, G.; Obrador, J. & Garcia, A. 2007. Impact of evergreen oaks on soil fertility and crop production in intercropped dehesas. **Agriculture, Ecosystems and Environment** 119: 270–280.

Moreno, M. I. C.; Schiavini, I. & Haridasan, M. 2008. Fatores edáficos influenciando na estrutura de fitofisionomias do Cerrado. **Caminhos de Geografia** 9 (25): 173-194.

Motta, P. E. F.; Curi, N. & Franzmeier, D. P. 2002. Relation of soils and geomorphic surfaces in the Brazilian Cerrado. 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. 13-32.

Oliveira-Filho, A. T. & Ratter, J. A. 2002. 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. 91-120.

Oliveira-Filho, A. T.; Curi, N.; Vilela, E. A. & Carvalho, D. A. 2001. Variation in tree community composition and structure with changes in soil properties within a fragment of semideciduous forest in south-eastern. **Edinburgh Journal of Botany** 58(1): 139-158.

Pausas, J. G.; Bonet, A.; Maestre, F. T. & Climent, A. 2006. The role of the perch effect on the nucleation process in Mediterranean semi-arid old fields. **Acta Oecologica** 29(3): 346-352.

Peterson, C. J.; Dosch, J. J. & Carson, W. P. 2014. Pasture succession in the Neotropics: extending the nucleation hypothesis into a matrix discontinuity hypothesis. **Oecologia** 175(4): 1325-1335

- Poorter L, Bongers L, Bongers F. 2006. Architecture of 54 Moist-Forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. **Ecology** **87**: 1289-1301.
- Ratter, J. A.; Bridgewater, S. & Ribeiro, J. F. 2003. Analysis of the floristic composition of the Brazilian Cerrado vegetation III: comparison of the woody vegetation of 376 areas. **Edinburgh Journal of Botany** **60(1)**: 57-109.
- Reis, A.; Bechara, F. C.; Espíndola, M. B.; Vieira, N. K. & Souza, L. L. 2003. Restauração de áreas degradadas: a nucleação como base para incrementar os processos sucessionais. **Natureza & Conservação** **1**: 28-36.
- Ribeiro, J. F. & Walter, B. M. T. 2008. As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. Pp. 151-212. In: Sano, S. M.; Almeida, S. P. & Ribeiro, J. F. (Eds.). **Cerrado Ecologia e Flora**. Brasília, Embrapa.
- Rivest, D.; Paquette, A.; Moreno, G. & Messier, C. 2013. A meta-analysis reveals mostly neutral influence of scattered trees on pasture yield along with some contrasted effects depending on functional groups and rainfall conditions. **Agriculture, Ecosystems and Environment** **165**: 74-79.
- Rolhauser, A. G. & Batista, W. B. 2014. From pattern to process: estimating expansion rates of a forest tree species in a protected palm savanna. **Landscape Ecology** **29**: 919-931.
- Rubio-Casal, A. E.; Castillo, J. M.; Luque, C. J. & Figueroa, M. E. 2001. Nucleation and facilitation in salt pans in Mediterranean salt marshes. **Journal of Vegetation Science** **12(6)**: 761-770.
- Ruggiero, P. G. C.; Batalha, M. A.; Pivello, V. R. & Meirelles, S. T. 2002. Soil vegetation relationships in Cerrado (Brazilian savanna) and semideciduous forest, southeastern Brazil. **Plant Ecology** **160** (1): 1-16.
- Sandor, M. E. & Chazdon, R. L. 2014. Remnant trees affect species composition but not structure of tropical second-growth forest. **Plos One** **9(1)**: 1-7.
- Schiavini, I. & Araújo, G.M. 1989. Considerações sobre a vegetação da Reserva Ecológica do Panga (Uberlândia). **Sociedade & Natureza** **1**: 61-66.
- Schiavini, I. 1992. **Estrutura das comunidades arbóreas de mata de galeria da Estação Ecológica do Panga (Uberlândia, MG)**. 139p. Tese de Doutorado. Tese (Doutorado em Ciência — Ecologia) – Universidade de Campinas, Campinas.
- Schlawin, J. R. & Zahawi, R. A. 2008. ‘Nucleating’ succession in recovering Neotropical wet forests: The legacy of remnant trees. **Journal of Vegetation** **19**: 485-492.
- Silva, L. C. R.; Hoffmann, W. A.; Rossatto, D. R.; Haridasan, M.; Franco, A. C. & Horwath, W. R. 2013. Can savannas become forests? A coupled analysis of nutrient stocks and fire thresholds in central Brazil. **Plant Soil** **373**: 829-842.
- Toh, I.; Gillespie, M. & Lamb, D. 1999. The role of isolated trees in facilitating tree seedling recruitment at a degraded sub-tropical rainforest site. **Restoration Ecology** **7(3)**: 288-297.
- Van der Pijl, L. 1982. **Principles of dispersal**. Berlin: Springer-Verlag.
- Vázquez-Yanes, C. & Orozco-Segovia, A. 1993. Patterns of Seed Longevity and Germination in the Tropical Rainforest. **Annual Review of Ecology and Systematics** **24**: 69-87.

Wilson, B. 2002. Influence of scattered paddock trees on surface soil properties: a study of the northern tablelands of NSW. **Ecological Management & Restoration** **3** (3): 211-219.

Yan F.; Schubert S. & Mengel K. 1996. Soil pH increase due to biological decarboxylation of organic ions. **Soil Biology and Biochemistry** 28: 617–624.

Yarranton, G. A. & Morrison, R. G. 1974. Spatial Dynamics of a Primary Succession: Nucleation. **Journal of Ecology** **62**: 417-428.

Zahawi, R. A. & Augspurger, C. K. 2006. Tropical forest restoration: tree islands as recruitment foci in degraded lands of Honduras. **Ecological Applications** **16**(2): 464-478.

Zinke, P. J. 1962. The pattern of influence of individual forest trees on soil properties. **Ecology** **43** (1): 130-133.

Anexo 1. Características físicas e ambientais dos núcleos e parcelas analisados no cerrado sentido restrito da Estação Ecológica do Panga. LAI – *Leaf Area Index*.

	Características físicas				Características ambientais							
	Área da copa m ²	Comprimento da copa m	Distância m	LAI	SOLO							
					pH	P	K ⁺	Ca ²⁺	Mg ²⁺	t	Matéria orgânica	Umidade (%)
Núcleo												
1	27.99	4.50	63	1.9	5.40	2.10	56	0.60	0.40	1.64	3.10	6.66
2	52.84	5.34	54									
3	20.19	4.13	78									
4	30.89	2.50	122	1.87	5.10	1.50	77	0.50	0.40	1.70	4.10	6.72
5	36.78	5.90	182									
6	75.04	6.40	217									
7	36.01	4.40	240	1.63	5.80	1.80	47	1.20	0.50	1.82	3.60	4.70
8	38.73	7.50	134	1.48	5.00	1.30	66	0.60	0.30	1.67	3.70	6.17
9	22.05	8.70	114	2.97	4.90	1.40	74	0.60	0.30	1.79	3.80	8.91
10	35.74	4.20	195									
11	79.17	7.30	255	0.675	5.20	1.60	48	0.12	0.30	1.42	3.20	4.21
12	60.32	7.70	256	1.56	5.20	1.50	56	0.14	0.40	1.54	4.60	5.01
13	34.47	6.20	271	1.7	4.80	1.40	65	0.50	0.30	1.87	3.40	8.98
14	48.66	6.70	38									
15	22.02	3.80	100									
16	23.11	8.80	111									
17	21.37	2.90	47									
18	25.65	3.90	103	1.84	5.10	1.10	40	0.50	0.20	1.60	2.60	4.99
19	35.63	7.50	141	3.22	4.90	1.20	53	0.50	0.20	1.64	3.70	5.65
20	16.96	3.80	91									
21	34.73	4.00	134									
22	16.08	4.20	139	1.7	5.40	2.60	63	0.70	0.30	1.66	3.10	5.24

23	11.40	4.10	161	1.04	5.70	1.50	69	0.80	0.40	1.38	2.60	3.87
24	23.23	5.90	253	0.804	5.00	1.30	46	0.30	0.20	1.52	3.30	3.45
25	24.76	3.50	284	1.45	5.20	1.10	34	0.50	0.20	1.69	3.90	5.32
26	44.11	5.50	350									
27	36.76	9.20	35									
28	18.73	6.20	23									
29	23.95	6.90	20	1.19	5.30	1.40	48	0.40	0.30	1.62	2.90	6.51
30	13.07	3.95	37									
Parcela												
1	36		77	0.00	4.90	3.60	39	0.40	0.20	1.40	3.80	0.03
2	36		63									
3	36		91									
4	36		131	0.78	5.20	1.20	43	0.40	0.20	1.31	2.80	0.04
5	36		183									
6	36		219									
7	36		254	0.71	5.00	1.10	33	0.40	0.20	1.18	2.90	0.03
8	36		142	0.60	4.90	0.90	31	0.40	0.20	1.08	1.80	0.03
9	36		131	0.68	4.90	1.10	37	0.30	0.20	1.29	2.60	0.05
10	36		211									
11	36		276	0.00	5.00	1.30	35	0.40	0.20	1.49	2.10	0.04
12	36		268	0.00	4.90	1.30	30	0.40	0.20	1.28	1.70	0.04
13	36		275	0.00	5.10	1.00	40	0.40	0.30	1.40	2.20	0.04
14	36		41									
15	36		110									
16	36		125									
17	36		60									
18	36		112	0.87	4.90	1.20	49	0.50	0.30	1.63	4.40	0.06
19	36		152	0.00	5.00	1.20	36	0.40	0.20	1.19	2.10	0.05

20	36	91										
21	36	161										
22	36	156	0.80	5.10	1.40	47	0.50	0.30	1.42	2.60	0.02	
23	36	168	0.91	5.30	1.60	65	0.60	0.40	1.67	2.90	0.04	
24	36	259	0.00	4.90	1.10	36	0.40	0.20	1.59	3.40	0.02	
25	36	283	0.87	4.90	1.20	38	0.30	0.20	1.40	2.40	0.04	
26	36	357										
27	36	43										
28	36	15										
29	36	22	0.66	4.90	1.30	33	0.30	0.20	1.28	2.00	0.03	
30	36	31										

Anexo 2. Parâmetros de estrutura e composição das comunidades colonizadoras dos núcleos e parcelas analisados no cerrado sentido restrito da Estação Ecológica do Panga. NI = nº de indivíduos; De = densidade de indivíduos/área; NSP = nº de espécies; H' = Índice de diversidade de Shannon.

	NI	De	NSP	Rarefação	H'	NI Savânico%	NSP Savânico%	NI Florestal%	NSP Florestal %	Não Ornito %	Ornito %
Núcleo											
1	29	1.04	12	21.32	2.16	65.52	0.67	34.48	0.33	0.38	0.62
2	110	2.08	30	21.45	2.86	38.18	0.63	61.82	0.37	0.22	0.78
3	40	1.98	12	21.58	1.97	72.50	0.50	27.50	0.50	0.55	0.45
4	75	2.43	26	21.70	2.97	38.67	0.50	61.33	0.50	0.25	0.75
5	90	2.45	27	21.83	3.03	53.33	0.52	46.67	0.48	0.22	0.78
6	79	1.05	26	21.95	2.84	34.18	0.54	65.82	0.46	0.08	0.92
7	40	1.11	17	22.08	2.53	52.50	0.53	47.50	0.47	0.35	0.65
8	72	1.86	23	22.20	2.78	41.67	0.52	58.33	0.48	0.10	0.90
9	107	4.85	25	22.32	2.69	19.63	0.44	80.37	0.56	0.07	0.93
10	48	1.34	23	22.44	2.95	70.83	0.74	29.17	0.26	0.29	0.71
11	109	1.38	34	22.56	3.28	74.31	0.68	25.69	0.32	0.22	0.78
12	97	1.61	36	22.68	3.12	60.82	0.67	39.18	0.33	0.28	0.72
13	78	2.26	28	22.80	2.95	42.31	0.54	57.69	0.46	0.21	0.79
14	398	8.18	35	22.92	2.61	12.31	0.31	87.69	0.69	0.08	0.92
15	138	6.27	24	23.04	2.60	9.42	0.25	90.58	0.75	0.04	0.96
16	133	5.75	24	23.15	2.59	17.29	0.33	82.71	0.67	0.05	0.95
17	171	8.00	32	23.27	3.03	35.67	0.53	64.33	0.47	0.22	0.78
18	70	2.73	21	23.38	2.57	60.00	0.48	40.00	0.52	0.23	0.77
19	275	7.72	34	23.49	2.84	32.73	0.50	67.27	0.50	0.03	0.97
20	54	3.18	22	23.62	2.83	50.00	0.55	50.00	0.45	0.28	0.72
21	71	2.04	19	23.72	2.41	80.28	0.74	19.72	0.26	0.68	0.32
22	13	0.81	8	23.83	1.74	84.62	0.75	15.38	0.25	0.77	0.23

23	16	1.40	12	23.94	2.43	75.00	0.75	25.00	0.25	0.81	0.19
24	33	1.42	15	24.05	2.55	84.85	0.80	15.15	0.20	0.30	0.70
25	77	3.11	27	24.16	2.78	62.34	0.67	37.66	0.33	0.38	0.62
26	110	2.49	29	24.27	2.80	78.18	0.66	21.82	0.34	0.34	0.66
27	151	4.11	30	24.37	2.74	36.42	0.60	63.58	0.40	0.13	0.87
28	78	4.16	28	24.48	3.04	53.85	0.57	46.15	0.43	0.15	0.85
29	120	5.01	27	24.58	2.61	54.17	0.52	45.83	0.48	0.35	0.65
30	24	1.84	13	24.69	2.37	75.00	0.69	25.00	0.31	0.50	0.50
Parcela											
1	10	0.28	7	7	1.83	0.90	0.86	0.10	0.14	0.60	0.40
2	30	0.83	9	5.42	1.83	0.67	0.67	0.33	0.33	0.47	0.53
3	21	0.58	11	7.17	2.24	0.86	0.91	0.14	0.09	0.76	0.24
4	30	0.83	12	6.48	2.18	0.63	0.92	0.37	0.17	0.60	0.40
5	11	0.31	8	7.36	1.89	0.64	0.88	0.36	0.13	0.91	0.09
6	17	0.47	10	7.31	2.18	0.88	0.90	0.12	0.10	0.53	0.47
7	18	0.50	12	7.94	2.37	0.78	0.83	0.22	0.17	0.78	0.22
8	16	0.44	9	6.25	1.84	0.94	0.89	0.06	0.11	0.31	0.69
9	11	0.31	5	4.64	1.16	0.91	0.80	0.09	0.20	0.18	0.82
10	3	0.08	3	6.92	1.10	1.00	1.00	0.00	0.00	1.00	0.00
11	23	0.64	13	7.54	2.38	0.70	0.85	0.30	0.15	0.57	0.43
12	32	0.89	14	7.16	2.39	0.94	0.93	0.06	0.07	0.41	0.59
13	19	0.53	13	8.07	2.43	0.89	0.92	0.11	0.15	0.47	0.53
14	30	0.83	16	7.91	2.61	0.90	0.81	0.10	0.19	0.40	0.60
15	23	0.64	13	7.86	2.45	0.83	0.85	0.17	0.15	0.35	0.65
16	20	0.56	11	6.73	2.12	0.95	0.91	0.05	0.09	0.45	0.55
17	16	0.44	11	7.97	2.31	0.88	0.82	0.13	0.18	0.69	0.31
18	44	1.22	23	8.32	2.93	0.59	0.65	0.41	0.35	0.34	0.66
19	51	1.42	19	5.14	1.90	0.90	0.79	0.10	0.21	0.24	0.76

20	34	0.94	12	5.52	1.90	0.88	0.83	0.12	0.17	0.12	0.88
21	41	1.14	12	6.43	2.21	0.88	0.92	0.12	0.08	0.83	0.17
22	31	0.86	12	5.96	2.06	0.87	0.83	0.13	0.25	0.84	0.16
23	28	0.78	9	5.73	1.93	0.96	0.89	0.04	0.11	0.96	0.04
24	24	0.67	13	7.53	2.40	0.88	0.85	0.13	0.15	0.42	0.58
25	35	0.97	16	6.61	2.30	0.91	0.88	0.09	0.13	0.37	0.63
26	35	0.97	16	7.89	2.63	0.83	0.81	0.17	0.19	0.46	0.54
27	28	0.78	13	6.55	2.19	0.89	0.85	0.11	0.15	0.46	0.54
28	34	0.94	14	7.58	2.51	0.82	0.86	0.18	0.21	0.47	0.53
29	30	0.83	15	7.28	2.44	0.90	0.87	0.10	0.13	0.47	0.53
30	31	0.86	15	7.44	2.48	0.71	0.73	0.29	0.27	0.52	0.48

Anexo 3. Parâmetros fitossociológicos e classificação quanto ao ambiente e síndrome de dispersão de todas as espécies registradas nos núcleos e parcelas no cerrado sentido restrito da Estação Ecológica do Panga. NI = nº de indivíduos; De = densidade de indivíduos/área; Fre = nº de ocorrência nos núcleos/parcelas.

Espécie	Família	Núcleo				Parcela				Ambiente		Síndrome de dispersão	
		NI	De	Fre	Fre%	NI	De	Fre	Fre%	Savânico	Florestal	Ornito	Não Ornito
<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Triana	Melastomateaceae	277	0.28	28	93.3	125	0.12	18	60.0	x		x	
<i>Ocotea minarum</i> (Nees & Mart.) Mez	Lauraceae	250	0.25	20	66.7	1	0.00	1	3.3		x	x	
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	Fabaceae.	216	0.22	16	53.3	2	0.00	2	6.7		x	x	
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	Myrtaceae	185	0.19	23	76.7	13	0.01	6	20.0		x	x	
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	Anacardiaceae	154	0.16	20	66.7	3	0.00	3	10.0		x	x	
<i>Rudgea viburnoides</i> (Cham.) Benth.	Rubiaceae	142	0.14	17	56.7	0	0.00	0	0.0	x		x	
<i>Styrax camporum</i> Pohl	Styracaceae	107	0.11	23	76.7	4	0.00	3	10.0		x	x	
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	Salicaceae	89	0.09	25	83.3	34	0.03	15	50.0		x	x	
<i>Cardiopetalum calophyllum</i> Schltldl.	Annonaceae	98	0.10	20	66.7	4	0.00	1	3.3		x	x	
<i>Symplocos pubescens</i> Klotzsch ex Benth.	Symplocaceae	90	0.09	14	46.7	1	0.00	1	3.3		x	x	
<i>Piptocarpha rotundifolia</i> (Less.) Baker	Asteraceae	65	0.07	17	56.7	47	0.04	20	66.7	x			x
<i>Ocotea corymbosa</i> (Meisn.) Mez	Lauraceae	70	0.07	15	50.0	1	0.00	1	3.3		x	x	
<i>Caryocar brasiliense</i> Cambess.	Caryocaraceae	60	0.06	17	56.7	17	0.02	8	26.7	x		x	
<i>Styrax ferrugineus</i> Nees & Mart.	Styracaceae	54	0.05	17	56.7	13	0.01	11	36.7	x		x	
<i>Myrcia variabilis</i> DC.	Myrtaceae	49	0.05	18	60.0	22	0.02	11	36.7	x			x
<i>Byrsonima coccolobifolia</i> Kunth	Malpighiaceae	39	0.04	20	66.7	25	0.02	10	33.3	x		x	
<i>Brosimum gaudichaudii</i> Trécul	Moraceae	51	0.05	12	40.0	12	0.01	8	26.7	x		x	
<i>Roupala montana</i> Aubl.	Proteaceae	30	0.03	14	46.7	25	0.02	8	26.7	x			x
<i>Qualea parviflora</i> Mart.	vochysiaceae	53	0.05	8	26.7	11	0.01	7	23.3	x			x
<i>Dimorphandra mollis</i> Benth.	Fabaceae	20	0.02	16	53.3	21	0.02	13	43.3	x			x
<i>Neea theifera</i> Oerst.	Nyctaginaceae	44	0.04	10	33.3	20	0.02	9	30.0	x		x	
<i>Leptolobium elegans</i> Vogel	Fabaceae	39	0.04	11	36.7	14	0.01	9	30.0	x			x
<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.	Annonaceae	30	0.03	13	43.3	9	0.01	5	16.7		x	x	

<i>Bauhinia holophylla</i> (Bong.) Steud.	Fabaceae	34	0.03	12	40.0	51	0.05	13	43.3	x			x
<i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos	Bignoniaceae	41	0.04	10	33.3	24	0.02	11	36.7	x			x
<i>Matayba guianensis</i> Aubl.	Sapindaceae	26	0.03	11	36.7	5	0.00	4	13.3		x	x	
<i>Guapira graciliflora</i> (Mart. ex Schmidt) Lundell	Nyctaginaceae	25	0.03	11	36.7	2	0.00	1	3.3	x		x	
<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R.Br. ex Roem. & Schult.	Primulaceae	36	0.04	8	26.7	0	0.00	0	0.0		x	x	
<i>Erythroxylum suberosum</i> A.St.-Hil.	Erythroxylaceae	26	0.03	10	33.3	11	0.01	11	36.7	x		x	
<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	Vochysiaceae	25	0.03	10	33.3	28	0.03	12	40.0	x			x
<i>Guettarda viburnoides</i> Cham. & Schltdl.	Rubiaceae	22	0.02	10	33.3	0	0.00	0	0.0		x	x	
<i>Machaerium opacum</i> Vogel	Fabaceae	22	0.02	9	30.0	19	0.02	12	40.0	x			x
<i>Vochysia rufa</i> Mart.	Vochysiaceae	16	0.02	9	30.0	6	0.01	3	10.0	x			x
<i>Guapira noxia</i> (Netto) Lundell	Nyctaginaceae	16	0.02	8	26.7	10	0.01	7	23.3	x		x	
<i>Diospyros hispida</i> A.DC.	Ebenaceae	11	0.01	9	30.0	3	0.00	3	10.0	x		x	
<i>Schefflera macrocarpa</i> (Cham. & Schltdl.) Frodin	Araliaceae	15	0.02	8	26.7	0	0.00	0	0.0	x		x	
<i>Vochysia tucanorum</i> Mart.	Vochysiaceae	27	0.03	5	16.7	1	0.00	1	3.3		x		x
<i>Erythroxylum deciduum</i> A.St.-Hil.	Erythroxylaceae	10	0.01	9	30.0	7	0.01	6	20.0	x		x	
<i>Bauhinia rufa</i> (Bong.) Steud.	Fabaceae	22	0.02	6	20.0	28	0.03	8	26.7		x		x
<i>Annona crassiflora</i> Mart.	Annonaceae	13	0.01	8	26.7	9	0.01	6	20.0	x		x	
<i>Kielmeyera coriacea</i> Mart. & Zucc.	Calophyllaceae	12	0.01	8	26.7	25	0.02	15	50.0	x			x
<i>Ouratea spectabilis</i> (Mart.) Engl.	Ochnaceae	12	0.01	8	26.7	1	0.00	1	3.3	x		x	
<i>Coussarea hydrangeifolia</i> (Benth.) Müll.Arg.	Rubiaceae	15	0.02	6	20.0	5	0.00	1	3.3		x	x	
<i>Tocoyena formosa</i> (Cham. & Schltdl.) K.Schum.	Rubiaceae	15	0.02	6	20.0	7	0.01	5	16.7	x			x
<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	Primulaceae	18	0.02	5	16.7	1	0.00	1	3.3		x	x	
<i>Eriotheca gracilipes</i> (K.Schum.) A.Robyns	Malvaceae.	9	0.01	7	23.3	6	0.01	4	13.3	x			x
<i>Stryphnodendron polyphyllum</i> Mart.	Fabaceae	9	0.01	7	23.3	11	0.01	7	23.3	x			x
<i>Platypodium elegans</i> Vogel	Fabaceae	8	0.01	7	23.3	4	0.00	2	6.7		x		x
<i>Byrsonima verbascifolia</i> (L.) DC.	Malpighiaceae	10	0.01	6	20.0	13	0.01	6	20.0	x		x	
<i>Myrcia tomentosa</i> (Aubl.) DC.	Myrtaceae	11	0.01	5	16.7	0	0.00	0	0.0		x	x	
<i>Connarus suberosus</i> Planch.	Connaraceae	15	0.02	4	13.3	1	0.00	1	3.3	x		x	

<i>Erythroxylum tortuosum</i> Mart.	Erythroxylaceae	10	0.01	5	16.7	5	0.00	5	16.7	x		x	
<i>Aspidosperma tomentosum</i> Mart.	Apocynaceae	9	0.01	5	16.7	4	0.00	4	13.3	x			x
<i>Symplocos nitens</i> (Pohl) Benth.	Symplocaceae	9	0.01	5	16.7	0	0.00	0	0.0		x	x	
<i>Leptolobium dasycarpum</i> Vogel	Fabaceae	8	0.01	5	16.7	3	0.00	2	6.7	x			x
<i>Virola sebifera</i> Aubl.	Myristicaceae	8	0.01	5	16.7	4	0.00	1	3.3		x	x	
<i>Lacistema aggregatum</i> (P.J.Bergius) Rusby	Lacistemataceae	12	0.01	4	13.3	0	0.00	0	0.0		x	x	
<i>Byrsonima intermedia</i> A.Juss.	Malpighiaceae	6	0.01	5	16.7	0	0.00	0	0.0	x		x	
<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	Fabaceae	6	0.01	5	16.7	0	0.00	0	0.0	x			x
<i>Eugenia punicifolia</i> (Kunth) DC.	Myrtaceae	9	0.01	4	13.3	4	0.00	3	10.0	x		x	
<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth	Fabaceae	4	0.00	4	13.3	0	0.00	0	0.0	x			x
<i>Dalbergia miscolobium</i> Benth.	Fabaceae	4	0.00	4	13.3	3	0.00	2	6.7	x			x
<i>Palicourea rigida</i> Kunth	Rubiaceae	4	0.00	4	13.3	2	0.00	2	6.7	x		x	
<i>Cordia sessilis</i> (Vell.) Kuntze	Rubiaceae	3	0.00	3	10.0	0	0.00	0	0.0		x	x	
<i>Curatella americana</i> L.	Dilleniaceae	7	0.01	2	6.7	1	0.00	1	3.3	x		x	
<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	Sapindaceae	9	0.01	1	3.3	0	0.00	0	0.0		x	x	
<i>Pouteria gardneri</i> (Mart. & Miq.) Baehni	Sapotaceae	9	0.01	1	3.3	0	0.00	0	0.0		x		x
<i>Byrsonima basiloba</i> A.Juss.	Malpighiaceae	4	0.00	2	6.7	0	0.00	0	0.0	x		x	
<i>Casearia gossypiosperma</i> Briq.	Salicaceae	3	0.00	2	6.7	0	0.00	0	0.0		x		x
<i>Heisteria ovata</i> Benth.	Olacaceae	3	0.00	2	6.7	0	0.00	0	0.0		x	x	
<i>Agonandra brasiliensis</i> Miers ex Benth. & Hook.f.	Opiliaceae	2	0.00	2	6.7	2	0.00	1	3.3	x		x	
<i>Aspidosperma cylindrocarpon</i> Müll.Arg.	Apocynaceae	2	0.00	2	6.7	0	0.00	0	0.0		x		x
<i>Machaerium brasiliense</i> Vogel	Fabaceae	2	0.00	2	6.7	1	0.00	1	3.3		x		x
<i>Plenckia populnea</i> Reissek	Celastraceae	2	0.00	2	6.7	0	0.00	0	0.0	x			x
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	Burseraceae	2	0.00	2	6.7	1	0.00	1	3.3		x	x	
<i>Stryphnodendron adstringens</i> (Mart.) Coville	Fabaceae	2	0.00	2	6.7	5	0.00	4	13.3	x			x
<i>Tachigali vulgaris</i> L.G.Silva & H.C.Lima	Fabaceae	2	0.00	2	6.7	1	0.00	1	3.3	x			x
<i>Terminalia argentea</i> Mart.	Combretaceae	2	0.00	2	6.7	3	0.00	1	3.3	x			x
<i>Eugenia involucrata</i> DC.	Myrtaceae	6	0.01	1	3.3	1	0.00	1	3.3		x	x	

<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth	Malpighiaceae	3	0.00	1	3.3	0	0.00	0	0.0	x		x	
<i>Duguetia furfuracea</i> (A.St.-Hil.) Saff.	Annonaceae	2	0.00	1	3.3	1	0.00	1	3.3	x			x
<i>Hancornia speciosa</i> Gomes	Apocynaceae	2	0.00	1	3.3	5	0.00	5	16.7	x			x
<i>Himatanthus obovatus</i> (Müll.Arg.) Woodson	Apocynaceae	2	0.00	1	3.3	1	0.00	1	3.3	x			x
<i>Pouteria torta</i> (Mart.) Radlk.	Sapotaceae	2	0.00	1	3.3	0	0.00	0	0.0		x		x
<i>Andira paniculata</i> Benth	Fabaceae	1	0.00	1	3.3	0	0.00	0	0.0	x		x	
<i>Bauhinia unguolata</i> L.	Fabaceae	1	0.00	1	3.3	0	0.00	0	0.0		x		x
<i>Cybistax antisyphilitica</i> (Mart.) Mart.	Bignoniaceae	1	0.00	1	3.3	2	0.00	1	3.3	x			x
<i>Enterolobium gummiferum</i> (Mart.) J.F.Macbr.	Fabaceae	1	0.00	1	3.3	2	0.00	2	6.7	x			x
<i>Hymenaea courbaril</i> L.	Fabaceae	1	0.00	1	3.3	0	0.00	0	0.0		x		x
<i>Maprounea guianensis</i> Aubl.	Euphorbiaceae	1	0.00	1	3.3	0	0.00	0	0.0	x		x	
<i>Miconia fallax</i> DC.	Melastomateaceae	1	0.00	1	3.3	8	0.01	3	10.0	x		x	
<i>Ocotea spixiana</i> (Nees) Mez	Lauraceae	1	0.00	1	3.3	0	0.00	0	0.0		x	x	
<i>Ouratea castaneifolia</i> (DC.) Engl.	Ochnaceae	1	0.00	1	3.3	0	0.00	0	0.0		x	x	
<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong	Euphorbiaceae	1	0.00	1	3.3	0	0.00	0	0.0		x		x
<i>Siparuna guianensis</i> Aubl.	Siparunaceae	1	0.00	1	3.3	0	0.00	0	0.0		x	x	
<i>Strychnos pseudoquina</i> A.St.-Hil.	Loganiaceae	1	0.00	1	3.3	6	0.01	5	16.7	x		x	
<i>Terminalia glabrescens</i> Mart.	Combretaceae	1	0.00	1	3.3	4	0.00	3	10.0		x		x
<i>Byrsonima pachyphylla</i> A.Juss.	Malpighiaceae	0	0.00	0	0.0	1	0.00	1	3.3	x		x	
<i>Hymenaea stigonocarpa</i> Mart. ex Hayne	Fabaceae	0	0.00	0	0.0	2	0.00	1	3.3	x			x
<i>Rourea induta</i> Planch.	Connaraceae	0	0.00	0	0.0	1	0.00	1	3.3	x		x	
<i>Senna silvestris</i> (Vell.) H.S.Irwin & Barneby	Fabaceae	0	0.00	0	0.0	1	0.00	1	3.3		x		x

Capítulo 2. Resposta ao fogo da comunidade colonizadora de núcleos em ambientes savânicos

Resumo

A nucleação ocorre de forma natural nas áreas savânicas a partir das modificações promovidas pelos indivíduos arbóreos que facilitam a colonização do ambiente abaixo da copa por novos indivíduos e espécies, incluindo espécies típicas de ambiente florestal. O fogo, evento natural em áreas savânicas, altera a estrutura das comunidades vegetais, especialmente para indivíduos não adaptados à sobrevivência à este evento, como as espécies típicas de ambiente florestal. Este estudo teve como objetivo determinar estas mudanças na comunidade colonizadora dos núcleos em áreas savânicas após a ocorrência de fogo, segundo as seguintes hipóteses: (1) fogo afetará a estrutura florística da comunidade colonizadora dos núcleos, reduzindo a densidade de indivíduos (principalmente de espécies florestais), a diversidade e a riqueza; (2) a ocorrência de fogo promove a seleção de características funcionais que conferem maior sobrevivência (menores SLA e suscetibilidade ao *topkill* e maiores densidade de madeira e capacidade de rebrota), ou maior mortalidade (maiores SLA e suscetibilidade ao *topkill* e menores densidade de madeira e capacidade de rebrota) ou maior recrutamento (menores SLA, densidade de madeira e suscetibilidade ao *topkill* e maior capacidade de rebrota). A ocorrência de fogo altera a estrutura e composição desta comunidade colonizadora dos núcleos, que se apresenta menos densa e com maior riqueza que a comunidade colonizadora deste ambiente antes do fogo. O fogo direciona, ainda a diversidade funcional desta comunidade, aumentando a diversidade funcional baseada na riqueza e a ocorrência de rebrota entre os indivíduos que compõem a comunidade após o fogo.

Palavras-chave: Nucleação, SLA- área foliar específica, diversidade funcional.

Abstract

Nucleation process occurs naturally in savannic areas as of the changes promoted by scattered trees that facilitate the colonization at crown area by new individuals and species, including species typical of forest environment. The fire, a natural event in savannic areas, modifies the structure of plant communities, especially for those individuals not adapted to survival after fire, such as forest species. This study aimed to

determine these changes in the community colonizing the nuclei at savannic areas after fire, according to the following hypothesis: (1) fire will affect the floristic structure of the community colonizing nuclei, reducing the density of individuals (especially those of forest species), the diversity and richness; (2) the fire promotes the selection of functional traits that increases the survival (lower SLA and susceptibility to topkill and higher wood density and resprout capacity) or increases mortality (higher SLA and susceptibility to topkill and lower wood density and resprout capacity) or increases recruitment (lower SLA, wood density and susceptibility to topkill and higher resprout capacity). The fire changes the structure and composition of the community colonizing the nuclei, which has become less dense and more diverse comparing to the community colonizing this environment before the fire. The fire also directs community functional diversity, increasing functional diversity based on richness and the occurrence of resprout among the individuals in the community after the fire.

Keywords: Nucleation, SLA- specific leaf area, functional diversity

Introdução

A ocorrência de ambientes savânicos (áreas abertas, sem dossel contínuo) e florestais é determinada por diferenças climáticas (escala global), pelas propriedades do solo, pela hidrologia ou pela presença e intensidade de herbivoria e ocorrência de fogo (escala local) (Eiten 1972; Tinley 1982; Ruggiero et al. 2002; Good & Caylor 2011; Hoffman et al. 2012a; Rolhauser & Batista 2014). Dos múltiplos fatores envolvidos nesta distribuição, o fogo é um dos mais determinantes quanto à estrutura das savanas, limitando a ocorrência e densidade de indivíduos arbóreos e evitando a formação de dossel contínuo (Bond 2008; Staver et al. 2011). O ambiente savânico apresenta alta densidade de espécies herbáceas e arbustivas, devido à maior incidência de luz pela não formação dossel fechado, que confere à este ambiente alto potencial de flamabilidade (Hoffman et al. 2012a). A ocorrência natural de fogo nestes ambientes levou à evolução de características morfológicas, fisiológicas e ecológicas que conferem resiliência às espécies que compõem estes ambientes savânicos (Hoffman et al. 2012a, Dantas et al. 2013). Já os ambientes florestais possuem estrutura arbórea mais densa e formam dossel fechado, que impede ou limita o desenvolvimento de espécies herbáceas e arbustivas e aumentam a umidade e sombreamento no sub-bosque, reduzindo o potencial de flamabilidade destes ambientes (Biddulph & Kellman 1998; Hoffmann et al. 2012a;

Hoffman et al. 2012b; Dantas et al. 2013). A menor suscetibilidade dos ambientes florestais ao fogo permite que a composição de espécies destes ambientes apresentem características morfológicas, fisiológicas e ecológicas, diferentes das espécies presentes nas savanas, não havendo destaque para características que confirmam resiliência ao fogo (Biddulph & Kellman 1998; Favier et al. 2004; Hoffmann et al. 2009; Ratnam et al. 2011; Hoffman et al. 2012a).

Em áreas savânicas com características de solo semelhantes às de ambientes florestais (especialmente cerradão), a supressão do fogo tem levado à expansão de espécies florestais tanto na borda dos fragmentos florestais (Favier et al. 2004; Baudena et al. 2015; Rodrigues-Souza et al. 2015), quanto em pontos isolados no ambiente aberto, por meio da nucleação (Guevara et al. 1986; Guevara et al. 1992; Arantes et al. 2014). A presença de indivíduos arbóreos isolados na paisagem, formando núcleos de ambientes favoráveis à colonização promove esta expansão florestal por meio da nucleação, facilitando a colonização destes ambientes por espécies florestais pela amenização dos filtros ambientais (sombreamento e umidade) dos ambientes savânicos (Guevara et al. 1992; Holl et al. 2012a; Arantes et al. 2014). Apesar da capacidade destas espécies florestais em colonizar áreas abertas do cerrado por meio da facilitação por núcleos arbóreos espalhados na paisagem, estas espécies não apresentam características que confirmam resiliência ao fogo e seriam, portanto, eliminadas caso este evento ocorresse nestas áreas (Bowman et al. 2001; Hoffmann et al. 2009; Ratnam et al. 2011; Gotsch et al. 2010; Hoffman et al. 2012a). Assim, nas áreas savânicas com supressão de fogo por longos períodos e onde ocorre o processo natural de nucleação, com expansão de espécies florestais para os ambientes abertos, a ocorrência de fogo promove mudanças na estrutura florística e funcional desta comunidade colonizadora dos núcleos.

O efeito do fogo na estrutura florística da comunidade compreende a redução da densidade de indivíduos arbóreos, já que a passagem do fogo provoca a perda da parte aérea (*topkill*) da maior parte dos indivíduos, especialmente aqueles mais sensíveis ao fogo (menores classes de tamanho – diâmetro e altura) (Elmqvist et al. 2001; Hoffman et al. 2012a; Enright et al. 2014). A alteração do ambiente após o fogo interfere na riqueza de espécies que irá compor a nova comunidade, uma vez que torna este ambiente mais limitante (a redução na densidade promove aumento da incidência de luz e redução da umidade do solo) tanto para a sobrevivência quanto para a colonização nos núcleos (Hoffmann et al. 2012b; Dantas et al. 2013). A composição florística da

comunidade após o fogo reflete, portanto, a capacidade das espécies em sobreviver ou responder de forma positiva à este evento, por meio de recrutamento ou rebrota (Hoffmann et al. 2012b; Torres et al. 2014).

Esta capacidade de resposta das espécies após um distúrbio reflete as características funcionais mais favoráveis para a comunidade em um dado momento (Ames et al. 2015; Charles-Dominique et al. 2015). Os traços funcionais relacionados à resposta ao fogo são os traços foliares (área foliar, massa seca e área foliar específica), a densidade de madeira, a suscetibilidade de perda da parte aérea (*topkill*) e a capacidade de rebrota da espécie (Hoffmann et al. 2009; Brando et al. 2012; Clarke et al. 2012; Dantas et al. 2013; Torres et al. 2014). Apesar da lacuna de informação existente quanto a relação direta da área foliar específica (*Specific Leaf Area* - SLA) e a ocorrência de fogo, estudos de SLA mostram a relação deste parâmetro com o potencial de crescimento e com a eficiência fotossintética do indivíduo (Cornelissen et al. 2003; Grootemaat et al. 2015). Assim, baixos valores de SLA estão relacionados com altos investimentos em estruturas de defesas e em estrutura fotossintética por área, como nos ambientes savânicos (folhas grossas e duras) enquanto altos valores de SLA estão associados ambientes com alta disponibilidade de nutrientes e baixa disponibilidade de luz, como os ambientes florestais (Cornelissen et al. 2003; Dantas et al. 2013). A densidade de madeira está relacionada com crescimento, capacidade de suporte estrutural e defesa do indivíduo contra danos físicos e apresenta relação com a sobrevivência do indivíduo ao fogo, conferindo maior sobrevivência àqueles com maiores densidade de madeira (Archibald & Bond 2003; Cornelissen et al. 2003; Brando et al. 2012; Dantas et al. 2013). Após a ocorrência de fogo, o novo ambiente será colonizado por espécies com capacidade de rápido crescimento, com maior recrutamento de indivíduos com menores densidades de madeira (Cianciaruso et al. 2012; Dantas et al. 2013). Outro traço funcional importante para a sobrevivência ao fogo é a capacidade de resistência ao *topkill* (perda da parte aérea). O fogo acarreta danos nas estruturas aéreas dos indivíduos, especialmente mais jovens. Entretanto, a presença de estruturas de proteção, como cortiça e a baixa flamabilidade das folhas, conferem resistência aos indivíduos ao *topkill* (Dantas et al. 2013; Grootemaat et al. 2015). Indivíduos que apresentam *tokill* após a ocorrência de fogo podem, ainda, responder de forma positiva ao distúrbio por meio de rebrota. A rebrota é um traço funcional que reflete a resiliência do indivíduo ao distúrbio, conferindo aos indivíduos

com rápida rebrota, maior probabilidade de sobrevivência na área após o distúrbio, como o fogo (Clarke et al. 2013).

Portanto, a ocorrência de fogo nas áreas savânicas com processo natural de nucleação acarretará em mudanças na estrutura florística e funcional da comunidade vegetal colonizadora destes núcleos. Assim, este estudo teve como principal objetivo determinar estas mudanças na comunidade colonizadora dos núcleos em áreas savânicas após a ocorrência de fogo. A análise deste objetivo foi direcionada na confirmação das seguintes hipóteses:

1. O fogo afetará a estrutura florística da comunidade colonizadora dos núcleos, reduzindo a densidade de indivíduos (principalmente de espécies florestais), a diversidade e a riqueza, como reflexo das altas taxas de mortalidade para espécies florestais e o favorecimento da ocupação do novo ambiente por espécies de cerrado (maior resiliência).

2. A ocorrência de fogo promove a seleção de características funcionais que conferem maior sobrevivência (menores SLA e suscetibilidade ao *topkill* e maiores densidade de madeira e capacidade de rebrota), ou maior mortalidade (maiores SLA e suscetibilidade ao *topkill* e menores densidade de madeira e capacidade de rebrota) ou maior recrutamento (menores SLA, densidade de madeira e suscetibilidade ao *topkill* e maior capacidade de rebrota), aumentando a diversidade funcional na comunidade após o fogo pela disponibilização de novos nichos ecológicos a serem ocupados.

Material e Métodos

Área de estudo

Os dados foram coletados na Estação Ecológica do Panga (EEP), unidade de conservação pertencente à Universidade Federal de Uberlândia (19°10'S, 48°23'W), com 409 ha de um mosaico de fitofisionomias do Cerrado, que abrangem desde formações campestres até formações florestais em altitudes que variam entre 740 e 830 m (Figura 1) (Schiavini & Araújo 1989; Cardoso et al. 2009). Este mosaico fitofisionômico é favorável para que o processo de nucleação ocorra devido à proximidade entre áreas abertas, como o cerrado sentido restrito, e as formações florestais. Até 1984 a área da EEP era explorada com atividades agropecuárias e,

embora a unidade de conservação não apresente muitos trechos com evidência de uso intensivo, neste período a área era mantida como pastagem aberta por meio da ação do fogo (Araújo et al. 2002; Cardoso & Schiavini 2002; Lopes & Schiavini 2007; Arantes et al. 2014). A partir da criação da reserva a área vem sendo protegida contra eventos de fogo, com ocorrências registradas em 1992, 2003, 2006 e 2007, porém em pequena área associada à proximidade com a estrada. Assim, a área de estudo está protegida do fogo há pelo menos 30 anos.

O clima regional é classificado como subtropical úmido (Cwa), com duas estações bem definidas, inverno seco (média mensal de precipitação de 33 mm e de temperatura de 19,4 entre os meses de abril e setembro) e verão quente e chuvoso (média mensal de precipitação de 221 mm e de temperatura de 22,5°C entre os meses de outubro a março) (Alvares et al. 2013). O solo predominante é o Latossolo vermelho-amarelo (Lima & Bernardino 1992).

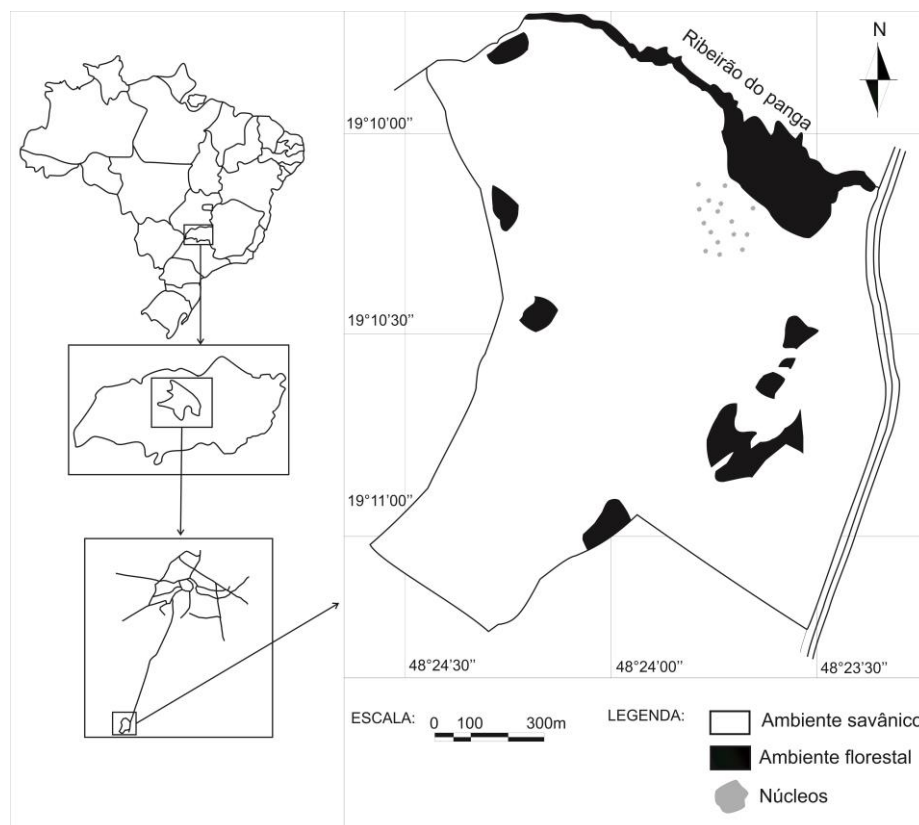


Figura 1. Localização da área de estudo e dos núcleos analisados no ambiente savânico da Estação Ecológica do Panga. (Adaptado de Schiavini 1992).

Delineamento amostral

O estudo foi baseado em dois levantamentos que ocorreram em um momento antes da ocorrência de fogo (AF) e cinco meses após a ocorrência do fogo (PF), quando havia estruturas suficientes para a identificação da espécie. O levantamento antes do fogo foi realizado em 15 indivíduos nucleadores (indivíduos isolados na paisagem ou conjunto de indivíduos arbóreos, com indivíduo central mais alto e com maior área de copa atendendo às características de corte), com altura de pelo menos cinco metros e diâmetro à altura do peito (DAP) ≥ 10 cm (Toh et al. 1999; Rivest et al. 2013; Peterson et al. 2014). Para definição da composição da estrutura das comunidades vegetais nos núcleos antes da ocorrência de fogo, todos os indivíduos de espécies arbóreas foram quantificados e identificados quanto à espécie, a partir da classificação do Grupo Filogenético de Angiospermas III (APG 2009). Para cada indivíduo amostrado foi estabelecida a posição geográfica (x,y em metros) a partir da medida deste indivíduo em relação à fita métrica estendida na direção oeste-leste (0 a X) norte-sul (0 a Y).

Para a definição da composição e estrutura da comunidade vegetal após a ocorrência de fogo, os indivíduos registrados nos mesmos 15 núcleos do levantamento AF foram relocados a partir das posições x,y estabelecidas no levantamento AF. Foram registrados os indivíduos sobreviventes (presentes na comunidade, mesmo que por meio de rebrota basal), indivíduos mortos (não presentes na posição x,y do levantamento AF ou presentes porém sem indícios de rebrotas basal e aérea) e indivíduos recrutados (com posição não correspondente à qualquer posição x,y registrada no levantamento AF). Para todos os indivíduos amostrados no levantamento PF foram anotados os dados de presença ou ausência de parte aérea sobrevivente (*topkill*) e presença ou ausência de rebrota a partir da base do indivíduo (rebrota basal) (Clarke et al. 2012).

Para a caracterização ecológica e de traços funcionais das espécies que compõem as comunidades vegetais foi feita uma classificação da espécie quanto ao ambiente que ocorrem com mais frequência (cerrado sentido restrito ou floresta) (Oliveira-Filho et al. 2001; Ratter et al. 2003), quanto à área foliar específica (*specific leaf area* - SLA) (Batalha et al. 2011; Silva & Batalha 2011; Cianciaruso et al. 2012; Dantas et al. 2013) e densidade de madeira (DM) (*Global wood density database* –

Zanne et al. 2009, disponível *online*) segundo as características morfológicas e consulta na bibliografia.

Análises estatísticas

Para comparar a comunidade colonizadora dos núcleos antes do fogo (AF) e após o fogo (PF) foram calculados os parâmetros fitossociológicos de densidade, riqueza (curva de rarefação), índice de diversidade de Shannon e porcentagem de indivíduos de espécies típicas de ambiente florestal. Para a caracterização dos parâmetros populacionais foram calculadas as taxas de mortalidade (TM – nº de indivíduos não encontrados ou encontrados mortos após o fogo/nº de indivíduos antes do fogo) e taxa de recrutamento (TR – nº de indivíduos novos registrados após o fogo que foram não registrados antes do fogo), para cada espécie e para cada núcleo. Para a caracterização da resposta das espécies após o fogo foram calculadas as porcentagem de perda de parte aérea (*topkill*) e de rebrota de base (RB) por espécie e para cada núcleo.

Em cada núcleo foi calculada a área da copa, utilizando a fórmula $Ac=0.25\times\pi\times D1\times D2$ (Poorter et al. 2006), tanto para as análises da comunidade quanto para as regressões. Além disso, para cada núcleo, nos dois tempos de medida (AF e PF), foram calculadas a média ponderada dos traços funcionais da comunidade (*Community weighted mean* – CWM) e a diversidade funcional (DF), utilizando os parâmetros de SLA, DM, *topkill* (morte da parte aérea) e presença/ausência de rebrota basal das espécies com maior representatividade da comunidade, ou seja, com 10 ou mais indivíduos (30 espécies) na comunidade antes do fogo. A diversidade funcional foi estabelecida a partir do cálculo de três índices complementares: riqueza funcional (DFr), que representa a distribuição dos traços funcionais na comunidade preenchidos pelas espécies; equitabilidade funcional (DFe) que representa a uniformidade da distribuição dos traços funcionais preenchidos pelas espécies na comunidade; e divergência funcional (DFd) que o quanto os traços funcionais preenchidos pelas espécies divergem da distribuição central destes traços. Como são índices de diversidade ortogonais, não há dependência entre eles (Mason et al. 2005). Tanto o CWM quanto os índices de diversidade foram calculados pelo programa R, utilizando o pacote “FD” para cálculos de diversidade funcional (Laliberté & Legendre 2010).

As diversidades nas comunidades AF e PF foram comparadas por meio do teste t de Hutcheson no software PAST 2.17b (Hammer et al. 2001). Para a comparação dos demais parâmetros (densidade, riqueza – rarefação, porcentagem de indivíduos de floresta, TM, TR, *topkill*, RB, DFr, DFe, DFd, CWMsls e CWMdm) foi aplicado um teste t pareado para comparação de médias entre parâmetros nos núcleos AF e PF.

Posteriormente, foi aplicada a análise de regressão múltipla linear a partir do modelo misto, utilizando os parâmetros TM, TR, *topkill* e RB e os traços funcionais SLA e DM. Para cada parâmetro foi selecionado o modelo de regressão com menor valor de AIC (*Akaike Information Index* – índice de informação de Akaike que seleciona o modelo que mais se aproxima da realidade). Modelos com AIC abaixo de dois foram considerados igualmente suportados (Burnham & Anderson 2002). Quando houve mais de um modelo suportado, foi selecionado aquele com menor AIC e com menos variáveis. Para esta análise todos os dados foram transformados em log10 para normalização dos dados.

Resultados

A ocorrência de fogo influenciou na estrutura e composição da comunidade colonizadora dos núcleos, reduzindo a densidade e a porcentagem de indivíduos de espécies típicas de ambiente florestal e aumentando a riqueza de espécies no local (Tabela 1). A diversidade da comunidade colonizadora dos núcleos após a ocorrência de fogo não diferiu daquele presente na área da copa dos núcleos antes da ocorrência do fogo (Teste t de Hutcheson - $t=0,92$; $df=2197,7$ e $p>0,05$). Para os parâmetros funcionais (Diversidade funcional baseada em riqueza, equitabilidade e divergência e média ponderada dos traços funcionais de SLA, densidade de madeira e porcentagem de *topkill* e rebrota), a comunidade após o fogo apresentou maior diversidade funcional baseada na riqueza e maior média de indivíduos com capacidade de rebrota (Tabela 1).

A resposta das espécies à passagem do fogo diferiu de acordo com o ambiente de ocorrência das espécies (savânico e florestal). As espécies típicas de ambiente florestal apresentaram maiores taxas de mortalidade e maior porcentagem de *topkill* (Tabela 2). Entretanto, não houve diferença significativa para as taxas de recrutamento e porcentagem de rebrota. Assim, mesmo espécies florestais apresentaram respostas no pós-fogo para recrutamento e rebrota, evidenciando uma possível adaptação destas espécies ao fator limitante fogo.

A resposta da comunidade colonizadora dos núcleos à ocorrência de fogo (taxa de mortalidade, taxa de recrutamento e porcentagem de *topkill* e rebrota) está, ainda, relacionada com as características funcionais da espécie (SLA e densidade de madeira). A SLA teve grande influência nas respostas do pós-fogo, apresentando relação positiva com a taxa de mortalidade e porcentagem de *topkill* e negativa com a taxa de recrutamento (Tabela 3). Assim, quanto maior a SLA da espécie, maior a probabilidade de perda da parte aérea e mortalidade com a passagem do fogo e menor a capacidade de recrutamento após este evento. A característica de densidade de madeira não apresentou relação com a resposta da comunidade colonizadora dos núcleos à ocorrência de fogo (Tabela 3 e Anexo 1).

Tabela 1. Média e erro padrão dos parâmetros estruturais, funcionais e de resiliência das comunidades colonizadoras dos núcleos antes do fogo (AF) e após o fogo (PF). *FD Richness* = diversidade funcional baseada na riqueza. *FD Eveness* = diversidade funcional baseado na equitabilidade. *FD Divergence* = diversidade funcional baseada na divergência. CWM = média ponderada dos traços funcionais. SLA = área foliar específica. DM = densidade de madeira. RB = rebrota. TK = *topkill*.

	AF	PF	p
<i>Estrutura e composição</i>			
Diversidade	3.67(0.04)	3.71(0.03)	>0.05
Densidade	2.63(0.40)	1.98(0.18)	<0.05*
Riqueza (Rarefação)	18.94(0.89)	20.75(0.74)	<0.05*
% Florestal	38.66(5.61)	33.47(4.43)	<0.05*
<i>Traços funcionais e de resiliência</i>			
<i>FD Richness</i>	0.45(0.04)	0.75(0.05)	<0.05*
<i>FD Eveness</i>	0.73(0.01)	0.76(0.01)	>0.05
<i>FD Divergence</i>	0.75(0.02)	0.72(0.02)	>0.05
CWM SLA	8.96(0.39)	8.87(0.33)	>0.05
CWM DM	0.56(0.00)	0.56(0.00)	>0.05
CWM RB	0.93(0.00)	0.94(0.00)	<0.05*
CWM TK	94.92(0.36)	94.93(0.43)	>0.05

Tabela 2. Média e erro padrão dos parâmetros populacionais e de resiliência entre as espécies típicas de ambiente savânico e florestal. TM = taxa de mortalidade. TR = taxa de recrutamento. RB = porcentagem de rebrota. TK = porcentagem de *topkill*.

	Savana	Floresta	p
<i>Parâmetros populacionais</i>			
TM	37.67(2.43)	48.99(4.40)	<0.05*
TR	34.52(6.20)	29.23(7.74)	>0.05
RB	90.13(2.51)	94.46(1.82)	>0.05
TK	90.23(2.51)	96.79(1.22)	<0.05*

Tabela 3. Modelos de regressão múltipla entre os traços funcionais de área foliar específica (SLA) e densidade de madeira (DM) e os parâmetros populacionais (mortalidade e recrutamento) e de resiliência (%*topkill* e % rebrota). β = coeficiente de correlação.

	SLA		DM	
	β	p	β	p
Taxa de mortalidade	0.53	<0.05*	0.12	>0.05
Taxa de recrutamento	-0.43	<0.05*	-0.05	>0.05
% <i>topkill</i>	0.44	<0.05*	0.16	>0.05
% rebrota	0.24	>0.05	0.09	>0.05

Discussão

O fogo altera a estrutura florística da comunidade colonizadora dos núcleos, reduzindo a densidade de indivíduos (principalmente de espécies florestais) e aumentando a riqueza (rarefação) da comunidade após o fogo. Porém, o fogo não altera a diversidade da comunidade colonizadora dos núcleos. Estudos apontam para um padrão de redução tanto da diversidade quanto da riqueza em comunidades submetidas ao fogo, como reflexo da redução no número de indivíduos, principalmente de espécies não resistentes a este distúrbio (Castro & Kauffman 1998; Medeiros & Fiedler, 2004; Rolhauser & Batista 2014). Entretanto, a presença de processos de facilitação (nucleação) nas comunidades após um distúrbio (fogo) promove diversificação das

comunidades colonizadoras do ambiente pela ampliação da disponibilidade de nichos nestes ambientes (Bruno et al. 2003; Stachowicz 2012; Bulleri et al. 2015). Assim, as mudanças estruturais que ocorrem na comunidade após o fogo que geram mudanças ecológicas e ambientais (aumento da incidência de luz e redução da competição – redução da densidade de indivíduos) que, junto à facilitação promovida pelos indivíduos nucleadores (redução da incidência de luz, aumento da umidade e promoção de condições para dispersão - poleiros), aumentam a disponibilidade de nichos a serem ocupados no ambiente e, conseqüentemente promovem mudanças no pool de espécies com habilidade de colonização destes locais (Bruno et al. 2003; Higgins et al. 2012; Stachowicz 2012; Arantes et al. 2014; Bulleri et al. 2015).

A redução na densidade de indivíduos nas comunidades vegetais após a ocorrência de fogo é bem relatada na literatura, como consequência da perda total ou parcial da parte aérea da maior parte dos indivíduos e mortalidade dos indivíduos sensíveis ao fogo (Williams et al. 1999; Elmqvist et al. 2002; Hoffmann & Solbrig 2003; Holdo 2005; Higgins et al. 2012). O efeito do fogo varia de acordo com o hábito e estágio de vida do indivíduo, com maior efeito negativo (mortalidade e redução de densidade) em indivíduos herbáceos e arbustivos e indivíduos em estágios iniciais de desenvolvimento (plântulas e jovens) (Favier et al. 2004). Nas áreas savânicas, onde o fogo é um evento frequente e natural, os indivíduos de maior porte (maior altura e, principalmente, diâmetro) apresentam menor suscetibilidade ao fogo e maior resiliência após a ocorrência deste evento (Favier et al. 2004).

A resposta dos indivíduos à ocorrência de fogo está relacionada, ainda, ao ambiente ao qual as espécies são mais comuns (ambiente savânico ou ambiente florestal). Espécies de ambientes savânicos possuem adaptações que conferem maior sobrevivência ao fogo (Hopkins 1992; Hoffmann et al. 2003; Overbeck et al. 2015). Assim, após a ocorrência de fogo, estas espécies típicas de ambiente savânico apresentam menor mortalidade (Sato & Miranda 1996; Ribeiro et al. 2012; Gomes et al. 2015) e respondem rapidamente, a partir de rebrota e germinação, apresentando alta resiliência, que permite a ocupação da área atingida pelo fogo (Bond & Midgley 2001; Pausas et al. 2004; Torres et al. 2014). Esta alta sobrevivência e rápida resposta após a ocorrência de fogo não é uma característica comum em indivíduos de espécies típicas de ambiente florestal. Portanto, para estas espécies (não adaptadas ao fogo) o efeito do fogo é mais intenso, promovendo maior porcentagem de perda de parte aérea (*topkill*) e mortalidade (Hoffmann et al. 2003; Murphy & Bowman 2012; Pausas et al. 2014).

Apesar deste padrão esperado de resposta ao fogo mais rápida e favorável às espécies típicas de ambiente savânico, neste estudo a resiliência dos indivíduos após o fogo não foi diferente quanto ao ambiente de ocorrência, com indivíduos tanto de espécies típicas de ambiente savânico quanto de ambiente florestal apresentando altas taxas de recrutamento e porcentagem de rebrota. Em ambientes savânicos onde há a supressão de fogo ou onde a ocorrência deste evento é pouco frequente, algumas espécies típicas de ambiente florestal passam a colonizar as áreas abertas do ambiente savânico, promovendo a expansão florestal (Hopkins 1992; Hoffmann et al. 2003; Bowman et al. 2014).

Algumas espécies típicas de ambiente florestal podem apresentar resposta positiva após o fogo, a partir do recrutamento (por meio do banco de sementes ou dispersão) e da rebrota de base, mesmo após perda total da parte aérea, o que reflete a resiliência destas espécies ao distúrbio (fogo) (Bond & Midgley 2001; Hoffmann et al. 2009; Brando et al. 2012). Apesar da capacidade de resposta positiva de algumas espécies típicas de ambiente florestal após o fogo, estudos em diferentes intervalos de ocorrência de fogo mostram que o aumento da frequência de fogo tende a reduzir essa capacidade de resposta positiva das espécies típicas de ambiente florestal, limitando a permanência destas espécies nestes locais (Fensham et al. 2003; Westerling et al. 2011; Higgins et al. 2012; Enright et al. 2014). Assim, a permanência destes indivíduos florestais na comunidade adulta colonizadora dos núcleos está condicionada a um intervalo maior entre a resposta positiva da espécie (rebrota) e uma nova ocorrência de fogo para que as estruturas de rebrota atinjam tamanho suficiente para conferir resistência e resiliência ao fogo (Hoffmann 1999; Higgins et al. 2000; Bond & Midgley 2001).

A capacidade de resposta dos indivíduos ao fogo reflete mudanças na diversidade funcional da comunidade colonizadora dos núcleos após o distúrbio, favorecendo a sobrevivência e colonização por indivíduos com características morfológicas, fisiológicas e ecológicas capazes de responder à nova condição ambiental (Favier et al. 2004; Medeiros e Miranda, 2008; Enright et al. 2014). O aumento da disponibilidade de nichos no ambiente após o fogo (Bulleri et al. 2015) reflete o aumento da diversidade funcional, baseada na riqueza da comunidade colonizadora dos núcleos após o distúrbio. Quanto aos parâmetros funcionais, a ocorrência de fogo favorece indivíduos com baixos valores de SLA, promovendo altas taxas de recrutamento de indivíduos com estas características após o fogo, porém gera resposta

negativa em indivíduos com altos valores de SLA, que apresentaram alta porcentagem de *topkill* e mortalidade.

As folhas são as principais estruturas determinantes da flamabilidade do indivíduo, já que são as primeiras estruturas queimadas após o início do fogo (Higgins et al. 2000; Ripley et al. 2010; Hoffmann et al. 2012a). Apesar da lacuna de informações sobre a relação entre a SLA e o fogo, uma vez que esta relação é raramente quantificada na literatura, estudos tem demonstrado que folhas com altos valores de SLA pegam fogo com maior facilidade, ou seja, são mais suscetíveis a danos decorrentes deste tipo de perturbação quando comparadas às folhas com menores valores de SLA (Murray et al. 2013; Grootemaat et al. 2015). A suscetibilidade da folha ao fogo está relacionada com o tamanho e menor a umidade das folhas, sendo tão mais suscetíveis ao fogo quanto maior a área da folha e a umidade contida nela (Haridasan 1992; Hoffmann et al. 2012a; Murray et al. 2013). Nesse sentido, folhas de espécies adaptadas a ambientes secos, como os ambientes savânicos, desenvolvem estruturas de proteção contra a perda de água (cutícula), conservando maior umidade nas folhas mesmo em altas temperaturas que confere menor flamabilidade a estas estruturas (Jordan et al. 1998; Murray et al. 2013). A capacidade de retenção de umidade pelo investimento em estruturas de proteção associado ao baixo investimento das espécies savânicas em área foliar (devido a alta disponibilidade de luz nos ambientes savânicos) conferem a estas espécies alta resistência ao fogo e estão relacionadas à baixos valores de SLA (razão entre área foliar e massa seca) destas espécies (Murray et al. 2013; Grootemaat et al. 2015). A SLA está também relacionada à capacidade fotossintética da espécie, sendo esta tão mais eficiente quanto maior for a distribuição de estruturas fotossintéticas por unidade de área (Cornelissen et al. 2003; Dantas et al. 2013; Murray et al. 2013; Grootemaat et al. 2015). Desta forma, o sucesso na ocupação da área após o fogo (maior recrutamento) foi maior para indivíduos com menor SLA, uma vez que estes indivíduos são capazes de investir em estruturas que conferem maior eficiência fotossintética em menores áreas, gerando menor custo para a produção de novas folhas após o distúrbio (Cornelissen et al. 2003; Saura-Mas & Lloret, 2007; Saura-Mas et al. 2009; Ames et al. 2015).

Além das diferenças nos traços foliares entre as espécies típicas de ambiente savânico e ambiente florestal, a densidade de madeira também difere entre os dois ambientes, com altos valores de densidade de madeira associados aos ambientes savânico e baixos valores associados ao ambiente florestal (Plas et al. 2012). Esta

diferença na característica de densidade de madeira está relacionada, principalmente, à disponibilidade de nutrientes e água no solo, sendo as comunidades das áreas com maior disponibilidade de nutrientes e água dominadas por indivíduos e espécies com baixos valores de densidade de madeira (Hacke et al. 2001; Westoby et al. 2002; Plas et al. 2012). Em ambientes savânicos, o fogo, com ocorrência frequente, direciona resposta da comunidade vegetal para a redução da densidade de madeira dos indivíduos e espécies que compõem estas comunidades, devido à necessidade de maior investimento em crescimento no período após o fogo (*tradeoff* – baixa densidade de madeira x alta taxa de crescimento) (Plas et al. 2012; Dantas et al. 2013). Neste estudo a densidade de madeira não apresentou resposta à ocorrência de fogo, já que este evento é raro na área de estudo (ausente por aproximadamente 20 anos). Neste caso as características de proteção contra o fogo (presença de cortiça) e capacidade de resposta após este evento (rebrotar e germinação) são estratégias mais eficientes para a comunidade vegetal colonizadora da área após o fogo. Outros fatores como a presença de banco de sementes bem formado, a manutenção dos processos de dispersão e o efeito facilitador dos indivíduos nucleadores devem desempenhar maior influência na seleção de espécies que colonizam a área após o fogo (Guevara et al. 1992; Arantes et al. 2014). Porém, se o intervalo de ocorrência de fogo diminuir na área, o traço funcional de densidade de madeira deve passar a responder no sentido da redução dos valores desta característica na comunidade vegetal colonizadora da área.

Considerações finais

A ocorrência de fogo modifica a comunidade colonizadora do núcleo, alterando a estrutura e composição desta comunidade, que se apresenta menos densa que a comunidade colonizadora deste ambiente antes do fogo e com maior riqueza. O fogo direciona, ainda a diversidade funcional desta comunidade, aumentando a diversidade funcional baseada na riqueza e a ocorrência de rebrotar entre os indivíduos que compõem a comunidade após o fogo. O maior impacto do fogo ocorre nos indivíduos pertencentes a espécies típicas de ambiente florestal e/ou nos indivíduos com maiores valores de SLA, que apresentam maiores taxas de mortalidade e maior porcentagem de *topkill*. Indivíduos com menores valores de SLA são favorecidos após a ocorrência de fogo, apresentando altas taxas de recrutamento.

Assim, os resultados deste estudo mostram que a ausência do fogo é um dos principais fatores que permitem a expansão florestal em áreas savânicas (em áreas onde o solo comporte uma vegetação florestal), já que, na presença deste evento as espécies típicas de ambiente florestal sofrem grandes impactos (mortalidade e *topkill*) e não possuem alta capacidade de resiliência. As altas taxas de rebrota registradas para espécies típicas de ambiente florestal na área de estudo estão relacionadas ao grande período de ausência de fogo na área. Assim, ocorrências frequentes de fogo na área devem eliminar estas espécies da comunidade, modificando as características estruturais e funcionais da comunidade.

Referências bibliográficas¹

Alavares, C. A.; Stape, J. L.; Sentelhas, P. C.; Gonçalves, J. L. M. & Sparovek, G. 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift** 22 (6): 711-728.

Ames, G. M.; Anderson, S. M. & Wright, J. P. 2015. Multiple environmental drivers structure plant traits at the community level in a pyrogenic ecosystem. **Functional Ecology**. doi:10.1111/1365-2435.12536

APG – Angiosperm Phylogeny Group. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the order and families of flowering plants: APG III. **Botanical Journal of the Linnean Society** 161: 105-121.

Arantes, C. S.; Vale, V. S.; Oliveira, A. P.; Prado Júnior, J. A. P.; Lopes, S. F. & Schiavini, I. 2014. Forest species colonizing cerrado open areas: distance and area effects on the nucleation process. **Brazilian Journal of Botany** 37 (2): 143-150.

Araújo, G. M.; Barbosa, A. A. A.; Arantes, A. A. & Amaral, A. F. 2002. Composição florística de veredas no Município de Uberlândia, MG. **Revista Brasileira de Botânica** 25 (4): 475-493.

Archibald, S. & Bond, W. J. 2003. Growing tall vs growing wide: tree architecture and allometry of *Acacia karroo* in forest, savanna, and arid environments. **Oikos** 102(1): 3-14.

Batalha, M. A.; Silva, I. A.; Cianciaruso, M. V.; Franca, H. & de Carvalho, G. H. 2011. Phylogeny, traits, environment, and space in cerrado plant communities at Emas National Park (Brazil). **Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants** 206(11): 949-956.

Baudena, M.; Dekker, S. C.; van Bodegom, P. M. Cuesta, B.; Higgins, S. I.; Lehsten, V.; Reick, C. H.; Rietkerk, M.; Scheiter, S. Yin, Z. Zavala, M. A. & Brovkin,

¹ Referências padronizadas segundo as normas de revista científica Brazilian Journal of Botany.

V. 2015. Forest, savannas, and grasslands: bridging the knowledge gap between ecology and dynamic global vegetation models. **Biogeosciences** **12**: 1833-1848.

Biddulph, J. & Kellman, M. 1998. Fuels and fire at savanna-gallery forest boundaries in southeastern Venezuela. **Journal of Tropical Ecology** **14**(04): 445-461.

Bond, W. J. & Midgley, J. J. (2001). Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. **Trends Ecology and Evolution** **16**: 45–51.

Bond, W. J. 2008. What limits trees in C₄ grasslands and savannas? **Annual Reviews of Ecology, Evolution, and Systematics** **39**: 641-659.

Bowman, D. M. J. S.; Walsh, A. & Milne, D. J. 2001. Forest expansion and grassland contraction within a Eucalyptus savanna matrix between 1941 and 1994 at Litchfield National Park in the Australian monsoon tropics. **Global Ecology and Biogeography** **10**(5): 535-548.

Bowman, D. M.; MacDermott, H. J.; Nichols, S. C. & Murphy, B. P. 2014. A grass–fire cycle eliminates an obligate-seeding tree in a tropical savanna. **Ecology and evolution** **4**(21): 4185-4194.

Brando, P. M.; Nepstad, D. C.; Balch, J. K.; Bolker, B.; Christman, M. C.; Coe, M. & Putz, F. E. 2012. Fire-induced tree mortality in a Neotropical forest: the roles of bark traits, tree size, wood density and fire behavior. **Global Change Biology** **18**(2): 630-641

Brando, P. M.; Nepstad, D. C.; Balch, J. K.; Bolker, B.; Christman, M. C.; Coe, M. & Putz, F. E. 2012. Fire-induced tree mortality in a Neotropical forest: the roles of bark traits, tree size, wood density and fire behavior. **Global Change Biology** **18**(2): 630-641.

Bruno, J.F.; Stachowicz, J.J. & Bertness, M.D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. **Trends in Ecology & Evolution** **18**: 119–125.

Bulleri, F.; Bruno, J. F.; Silliman, B. R. & Stachowicz, J. J. 2015. Facilitation and the niche: implications for coexistence, range shifts and ecosystem functioning. **Functional Ecology**. doi: 10.1111/1365-2435.12528

Burnham, K. P. & David R. A. 2002. **Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach**. New York: Springer Science & Business Media. 488p.

Cardoso, E. & Schiavini, I. 2002. Relação entre distribuição de espécies arbóreas e topografia em um gradiente florestal na Estação Ecológica do Panga (Uberlândia, MG). **Revista Brasileira de Botânica** **25** (3): 277-289.

Cardoso, E.; Moreno, M. I. C.; Bruna, E. M. & Vasconcelos, H. L. 2009. Mudanças fitofisionômicas no Cerrado: 18 anos de sucessão ecológica na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia-MG. **Caminhos de Geografia** **10**: 254-268.

Castro, E. A. & Kauffman, B. 1998. Ecosystem structure in the Brazilian Cerrado: a vegetation gradient of aboveground biomass, root mass and consumption by fire. **Journal of Tropical Ecology** 14(3): 263-283.

Charles-Dominique, T.; Staver, A. C.; Midgley, G. F. & Bond, W. J. 2015. Functional differentiation of biomes in an African savanna/forest mosaic. **South African Journal of Botany** 101: 82-90.

Ciencialuso, M. V.; Silva, I. A.; Batalha, M. A.; Gaston, K. J. & Petchey, O. L. 2012. The influence of fire on phylogenetic and functional structure of woody savannas: Moving from species to individuals. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics** 14(3): 205-216.

Clarke, P. J.; Lawes, M. J.; Midgley, J. J.; Lamont, B. B.; Ojeda, F.; Burrows, G. E.; Enright, N. J. & Knox, K. J. E. 2013. Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire. **New Phytologist** 197(1): 19-35.

Cornelissen, J. H. C.; Lavorel, S.; Garnier, E.; Diaz, S.; Buchmann, N.; Gurvich, D. E.; Reich, P. B.; ter Steege, H.; Morgan, H. D.; van der Heijden; Pausas, J. G. & Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian journal of Botany** 51(4): 335-380.

Dantas, V. I.; Batalha, M. A. & Pausas, J. L. 2013. Fire drives functional thresholds on the savanna-forest transition. **Ecology** 94: 2454-2463.

Eiten, G. 1972. The cerrado vegetation of Brazil. **The Botanical Review** 38 (2): 201-341.

Elmqvist, T.; Wall, M.; Berggren, A. L.; Blix, L.; Fritioff, A. & Rinman, U. 2002. Tropical forest reorganization after cyclone and fire disturbance in Samoa: remnant trees as biological legacies. **Conservation Ecology** 5(2): 10.

Enright, N. J.; Fontaine, J. B.; Lamont, B. B.; Miller, B. P. & Westcott, V. C. 2014. Resistance and resilience to changing climate and fire regime depend on plant functional traits. **Journal of Ecology** 102(6): 1572-1581.

Favier, C.; Chave, J.; Fabing, A.; Schwartz, D. & Dubois, M. A. 2004. Modelling forest-savanna mosaic dynamics in man-influenced environments: effects of fire, climate and soil heterogeneity. **Ecological Modeling** 171: 85-102.

Fensham, R. J.; Fairfax, R. J.; Butler, D. W. & Bowman, D. M. J. S. 2003. Effects of fire and drought in a tropical eucalypt savanna colonized by rain forest. **Journal of Biogeography** 30(9): 1405-1414.

Gomes, L.; Maracahipes, L.; Marimon, B. S.; Reis, S. M.; Elias, F.; Maracahipes-Santos, L.; Marimon-Junior. & Lenza, E. 2014. Post-fire recovery of savanna vegetation from rocky outcrops. **Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants** 209(3): 201-208.

Good, S. P. & Caylor, K. K. 2011. Climatological determinants of woody cover in Africa. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 108(12): 4902-4907.

Gotsch, S.G.; Geiger, E.L.; Franco, A.C.; Goldstein, G.; Meinzer, F.C. & Hoffmann, W.A. 2010. Allocation to leaf area and sapwood area affects water relations of co-occurring savanna and forest trees. **Oecologia** 163: 291–301.

Grootemaat, S.; Wright, I. J.; Bodegom, P. M.; Cornelissen, J. H. & Cornwell, W. K. 2015. Burn or rot: leaf traits explain why flammability and decomposability are decoupled across species. **Functional Ecology**. doi: 10.1111/1365-2435.12449

Guevara, S.; Meave, J.; Moreno-Casasola, P. & Laborde, J. 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in neotropical pastures. **Journal of Vegetation Science** 3: 655-664.

Guevara, S.; Purata, S. E. & Van der Maarel, E. 1986. The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. **Vegetatio** 66: 77-84.

Hammer, Ø.; Harper, D. A. T. & Ryan, P. D. 2001. **PAST-Palaeontological statistics**. <www.uv.es/~pardomv/pe/2001_1/past/pastprog/past.pdf> acessado em 11.01.2016.

Haridasan, M. 1992. Observations on soils, foliar nutrient concentrations and floristic composition of cerrado sensu stricto and cerradão communities in central Brazil. In: Furley, P. A. & Ratter, J. A. (Eds). **Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries**. London: Chapman & Hall. 171-184.

Higgins, S. I.; Bond, W. J.; Combrink, H.; Craine, J. M.; February, E. C.; Govender, N.; Lannas, K.; Moncreiff, G. & Trollope, W. S. 2012. Which traits determine shifts in the abundance of tree species in a fire-prone savanna?. **Journal of Ecology** 100(6): 1400-1410.

Higgins, S.I.; Bond, W.J. & Trollope, W.S.W. 2000. Fire, resprouting and variability: a recipe for grass-tree coexistence in savanna. **Journal of Ecology** 88: 213–229.

Hoffmann, W. A. & Solbrig, O. T. 2003. The role of topkill in the differential response of savanna woody species to fire. **Forest Ecology and Management** 180: 273-286.

Hoffmann, W. A.; Geiger, E. L.; Gotsch, S. G.; Rossatto, D. R.; Silva, L. C.; Lau, O. L.; Haridasan, M. & Franco, A. C. 2012a. Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant trait, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. **Ecology Letters** 15: 759-768.

Hoffmann, W.A. 1999. Fire frequency and population dynamics of woody plants in a neotropical savanna. **Ecology** 80: 1354–1369.

Hoffmann, W.A.; Adasme, R.; Haridasan, M.; Carvalho, M.; Geiger, E.L.; Pereira, M.A.B.; Gotsch, S. G. & Franco, A. 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, W.A.; Jaconis, S.Y.; McKinley, K.L.; Geiger, E.L.; Gotsch, S.G. & Franco, A.C. 2012b. Fuels or microclimate? Understanding the drivers of fire feedbacks at savanna-forest boundaries. **Austral Ecology** 37(6): 634-643.

Holdo, R.M. 2005. Stem mortality following fire in Kalahari sand vegetation: effects of frost, prior damage, and tree neighborhoods. **Plant Ecology** 108: 77-86.

Hopkins, A. 1992. Ecological processes at the forest-savanna boundary. In Furley et al. (Eds.) **Nature and Dynamics of Forest Savanna Boundaries**. London : Chapman & Hall. 21-34.

Jordan, G. J.; Dillon, R. A. & Weston, P. H. 1998. Solar radiation as a factor in the evolution of scleromorphic leaf anatomy in Proteaceae. **American Journal of Botany** 92: 789-796.

Laliberté, E. & Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. **Ecology** 91(1): 299-305.

Lima, S. C. & Bernadino, A. F. 1992. Mapeamento dos solos da Bacia do Ribeirão Panga. **Sociedade & Natureza** 4 (7/8): 85-98.

Lopes, S. F & Schiavini, I. 2007. Dinâmica da comunidade arbórea de mata de galeria da Estação Ecológica do Panga, Minas Gerais, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** 21 (2): 249-261.

Mason, N. W.; Mouillot, D.; Lee, W. G. & Wilson, J. B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. **Oikos** 111(1): 112-118.

Medeiros, M. B. & Fiedler, N. C. 2004. Incêndios florestais no parque nacional da Serra da Canastra: desafios para a conservação da biodiversidade. **Ciência Florestal** 14(2): 157-168.

Medeiros, M. B. & Miranda, H. S. 2008. Post-fire resprouting and mortality in cerrado woody plant species over a three-year period. **Edinburgh Journal of Botany** 65(01): 53-68.

Murphy, B. P. & Bowman, D. M. 2012. What controls the distribution of tropical forest and savanna?. **Ecology letters** 15(7): 748-758.

Murray, B. R.; Hardstaff, L. K. & Phillips, M. L. 2013. Differences in leaf flammability, leaf traits and flammability-trait relationships between native and exotic plant species of dry sclerophyll forest. **Plos One** 8(11): 1-8.

Oliveira-Filho, A. T.; Curi, N.; Vilela, E. A. & Carvalho, D. A. 2001. Variation in tree community composition and structure with changes in soil properties within a fragment of semideciduous forest in south-eastern. **Edinburgh Journal of Botany** 58(1): 139-158.

Overbeck, G. E.; Vélez-Martin, E.; Scarano, F. R.; Lewinsohn, T. M.; Fonseca, C. R.; Meyer, S. T.; Müller, S. C.; Ceotto, P.; Dadalt, L.; Durigan, G.; Ganade, G.; Gossner, M. M.; Guadagnin, D. L.; Lorezen, K.; Jacobi, C. M.; Weisser, W. W. &

Pillar, V. D. 2015. Conservation in Brazil needs to include non-forest ecosystems. **Diversity and Distributions** 21(12): 1455-1460.

Pausas J. G.; Bradstock R. A.; Keith D. A.; Keeley J. E. & the GCTE (Global Change of Terrestrial Ecosystems) Fire Network. 2004. Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. **Ecology** 85: 1085–100.

Pausas, J. G. & Keeley, J. E. 2014. Evolutionary ecology of resprouting and seeding in fire-prone ecosystems. **New Phytologist** 204(1): 55-65.

Peterson, C. J.; Dosch, J. J. & Carson, W. P. 2014. Pasture succession in the Neotropics: extending the nucleation hypothesis into a matrix discontinuity hypothesis. **Oecologia** 175(4): 1325-1335

Plas, F.; Howison, R.; Reinders, J.; Fokkema, W. & Olf, H. 2013. Functional traits of trees on and off termite mounds: understanding the origin of biotically-driven heterogeneity in savannas. **Journal of Vegetation Science** 24(2): 227-238.

Poorter L, Bongers L, Bongers F. 2006. Architecture of 54 Moist-Forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. **Ecology** 87: 1289-1301.

Ratnam, J.; Bond, W. J.; Fensham, R. J.; Hoffmann, W. A.; Archibald, S.; Lehmann, C. E.; Anderson, M. T.; Higgins, S. I. & Sankaran, M. 2011. When is a 'forest' a savanna, and why does it matter?. **Global Ecology and Biogeography** 20(5): 653-660.

Ratter, J. A.; Bridgewater, S. & Ribeiro, J. F. 2003. Analysis of the floristic composition of the Brazilian Cerrado vegetation III: comparison of the woody vegetation of 376 areas. **Edinburgh Journal of Botany** 60(1): 57-109.

Ribeiro, M. N.; Sanchez, M.; Pedroni, F. & Peixoto, K. S. 2012. Fogo e dinâmica da comunidade lenhosa em cerrado sentido restrito, Barra do Garças, Mato Grosso. **Acta Botanica Brasilica** 26(1): 203-217.

Ripley, B.; Donald, G.; Osborne, C. P.; Abraham, T. & Martin, T. 2010. Experimental investigation of fire ecology in the C3 and C4 subspecies of *Alloteropsis semialata*. **Journal of Ecology** 98(5): 1196-1203.

Rivest, D.; Paquette, A.; Moreno, G. & Messier, C. 2013. A meta-analysis reveals mostly neutral influence of scattered trees on pasture yield along with some contrasted effects depending on functional groups and rainfall conditions. **Agriculture, Ecosystems and Environment** 165: 74-79.

Rodrigues-Souza, J.; Prado Júnior, J. A.; Vale, V. S.; Schiavini, I.; Oliveira, A. P. & Arantes, C. S. 2015. Secondary forest expansion over a savanna domain at an ecological reserve in the Southeastern Brazil after 15 years of monitoring. **Brazilian Journal of Botany** 38(2): 311-322.

Rolhauser, A. & Batista, W. B. 2014. From pattern to process: estimating expansion rates of a forest tree species in a protected palm savanna. **Landscape Ecology** 29: 919-931.

Ruggiero, P. G. C.; Batalha, M. A.; Pivello, V. R. & Meirelles, S. T. 2002. Soil vegetation relationships in Cerrado (Brazilian savanna) and semideciduous forest, southeastern Brazil. **Plant Ecology** 160 (1): 1-16.

Sato, M. N. & Miranda, H. S. 1996. Mortalidade de plantas lenhosas do cerrado sensu stricto submetidos a diferentes regimes de queima. In: Miranda, H. S.; Saito, C. H. & Dias B. F. D. S. (Eds.). **Impactos de Queimadas Em Áreas de Cerrado E Restinga**. Brasília: Universidade de Brasília. 102–111.

Saura-Mas, S. & Lloret, F. 2007. Leaf and shoot water content and leaf dry matter content of Mediterranean woody species with different post-fire regenerative strategies. **Annals of Botany** 99(3): 545-554.

Saura-Mas, S.; Shipley, B. & Lloret, F. 2009. Relationship between post-fire regeneration and leaf economics spectrum in Mediterranean woody species. **Functional Ecology** 23(1): 103-110.

Schiavini, I. & Araújo, G.M. 1989. Considerações sobre a vegetação da Reserva Ecológica do Panga (Uberlândia). **Sociedade & Natureza** 1: 61-66.

Silva, D. M. & Batalha, M. A. 2011. Defense syndromes against herbivory in a cerrado plant community. **Plant ecology** 212(2): 181-193.

Stachowicz, J.J. 2012. Niche expansion by positive interactions: realizing the fundamentals. A comment on Rodriguez-Cabal et al. 2012. **Ideas in Ecology and Evolution** 5: 42–43.

Staver, A.C.; Archibald, S. & Levin, S.A. 2011. The global extent and determinants of savanna and forest as alternative biome states. **Science** 334: 230–232.

Tinley, K. L. 1982. The influence of soil moisture balance on ecosystem patterns in Southern Africa. **Ecology of Tropical Savannas** 42: 175-192.

Toh, I.; Gillespie, M. & Lamb, D. 1999. The role of isolated trees in facilitating tree seedling recruitment at a degraded sub-tropical rainforest site. **Restoration Ecology** 7(3): 288-297.

Torres, R. C.; Giorgis, M. A.; Trillo, C.; Volkmann, L.; Demaio, P.; Heredia, J.; & Renison, D. 2014. Post-fire recovery occurs overwhelmingly by resprouting in the Chaco Serrano forest of Central Argentina. **Austral Ecology** 39(3): 346-354.

Westerling, A.L.; Turner, M.G.; Smithwick, E.A.H.; Romme, W.H. & Ryan, M.G. 2011. Continued warming could transform Greater Yellowstone fire regimes by mid-21st century. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 108: 13165–13170.

Westoby, M.; Falster, D. S.; Moles, A. T.; Vesk, P. A. & Wright, I. J. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics** 33:125–159.

Williams, R.J.; Cook, G.D.; Gill, A.M. & Moore, P.H.R. 1999. Fire regime, fire intensity and tree survival in a tropical savanna in northern Australia. **Australian Journal of Ecology** 24: 50–59.

Zanne, A. E.; Lopez-Gonzalez G.; Coomes D. A.; Ilic J.; Jansen S.; Lewis S. L.; Miller R. B.; Swenson, N. G.; Wiemann, M. C. & Chave, J. 2009 . **Global wood density database** [online]. <<http://hdl.handle.net/10255/dryad.235>>, acesso em 12/01/2016.

Anexo 1. Parâmetros estruturais e características funcionais das espécies que compõem as comunidades colonizadoras dos núcleos em ambiente savânico na Estação Ecológica do Panga. NI = nº de indivíduos; Fre = frequência de ocorrência da espécie nos núcleos; SLA – *Specific Leaf Area*; DM = densidade de madeira

Espécie	Antes do fogo			Após o fogo			Ambiente		Características Funcionais		Resiliência	
	NI	Fre	Fre %	NI	Fre	Fre %	Savânico	Florestal	SLA	DM	Topkill %	Rebrota
<i>Agonandra brasiliensis</i>	2	2	13.33	2	2	13.33		x	SI	0.82	100.00	100.00
<i>Annona crassiflora</i>	5	3	20.00	4	3	20.00	x		11.70	0.56	40.00	50.00
<i>Aspidosperma tomentosum</i>	5	3	20.00	3	3	20.00	x		7.23	SI	100.00	66.67
<i>Bauhinia holophylla</i>	20	4	26.67	17	4	26.67	x		SI	0.64	100.00	100.00
<i>Bauhinia rufa</i>	23	9	60.00	24	9	60.00		x	6.70	0.64	95.65	100.00
<i>Bauhinia unguolata</i>	1	1	6.67	0	1	6.67		x	35.70	0.64	100.00	0.00
<i>Bowdichia virgilioides</i>	2	2	13.33	2	2	13.33	x		9.24	0.91	50.00	50.00
<i>Brosimum gaudichaudii</i>	8	6	40.00	17	6	40.00	x		SI	0.64	100.00	100.00
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	17	12	80.00	11	12	80.00	x		8.80	0.44	94.12	90.00
<i>Byrsonima crassifolia</i>	3	1	6.67	1	1	6.67	x		SI	0.58	66.67	100.00
<i>Byrsonima intermedia</i>	4	3	20.00	3	3	20.00	x		SI	SI	50.00	100.00
<i>Byrsonima verbacifolia</i>	3	5	33.33	11	5	33.33	x		7.62	0.46	100.00	66.67
<i>Cardiopetalum calophyllum</i>	36	10	66.67	10	10	66.67		x	13.50	0.65	100.00	87.50
<i>Caryocar brasiliense</i>	25	10	66.67	24	10	66.67	x		9.08	0.53	96.00	94.74
<i>Casearia gossypiosperma</i>	1	1	6.67	1	1	6.67		x	18.40	0.67	100.00	100.00
<i>Casearia sylvestris</i>	54	14	93.33	54	14	93.33	x		8.67	0.48	100.00	100.00
<i>Connarus suberosus</i>	13	4	26.67	19	4	26.67	x		5.97	0.45	92.31	100.00
<i>Copaifera langsdorffii</i>	57	8	53.33	25	8	53.33		x	11.10	0.48	100.00	95.45
<i>Cordia sessilis</i>	2	2	13.33	2	2	13.33		x	12.00	0.88	100.00	100.00
<i>Coussarea hydrangeifolia</i>	2	2	13.33	3	2	13.33		x	SI	0.65	50.00	100.00
<i>Dalbergia miscolobium</i>	2	2	13.33	2	2	13.33	x		7.60	SI	100.00	50.00
<i>Dimorphandra mollis</i>	8	7	46.67	5	7	46.67	x		8.50	0.44	100.00	100.00
<i>Diospyros hispida</i>	8	6	40.00	6	6	40.00	x		4.68	0.62	62.50	40.00
<i>Duguetia furfuracea</i>	2	1	6.67	1	1	6.67	x		SI	SI	50.00	100.00

<i>Enterolobium gummiferum</i>	1	1	6.67	0	1	6.67	x		SI	0.61	0.00	0.00
<i>Eriotheca gracilipes</i>	5	4	26.67	2	4	26.67	x		4.51	0.36	100.00	0.00
<i>Erythroxylum deciduum</i>	7	6	40.00	3	6	40.00	x		SI	0.81	85.71	100.00
<i>Erythroxylum suberosum</i>	20	7	46.67	16	7	46.67	x		8.16	0.53	100.00	93.33
<i>Erythroxylum tortuosum</i>	7	2	13.33	2	2	13.33	x		6.20	0.49	100.00	50.00
<i>Eugenia punicifolia</i>	8	5	33.33	11	5	33.33	x		10.18	0.55	100.00	100.00
<i>Guapira graciliflora</i>	16	7	46.67	10	7	46.67	x		SI	0.44	100.00	100.00
<i>Guapira noxia</i>	8	9	60.00	18	9	60.00	x		10.52	0.44	100.00	100.00
<i>Guettarda viburnoides</i>	4	4	26.67	3	4	26.67		x	16.60	0.66	100.00	100.00
<i>Handroanthus ochraceus</i>	11	6	40.00	13	6	40.00	x		5.49	0.44	100.00	71.43
<i>Heisteria ovata</i>	2	2	13.33	1	2	13.33		x	9.70	SI	100.00	0.00
<i>Himatanthus obovatus</i>	2	1	6.67	2	1	6.67	x		SI	0.73	50.00	100.00
<i>Kielmeyera coriacea</i>	6	5	33.33	5	5	33.33	x		5.90	0.28	83.33	100.00
<i>Lacistema aggregatum</i>	2	1	6.67	2	1	6.67		x	15.70	0.51	50.00	100.00
<i>Leptolobium dasycarpum</i>	7	5	33.33	6	5	33.33	x		6.98	0.44	85.71	100.00
<i>Leptolobium elegans</i>	22	4	26.67	14	4	26.67	x		6.97	0.59	90.91	92.86
<i>Machaerium acutifolium</i>	3	2	13.33	2	2	13.33	x		7.28	SI	100.00	100.00
<i>Machaerium brasiliense</i>	1	1	6.67	0	1	6.67		x	15.00	0.66	100.00	0.00
<i>Machaerium opacum</i>	16	6	40.00	12	6	40.00	x		SI	0.68	100.00	100.00
<i>Maprounea guianensis</i>	1	1	6.67	1	1	6.67	x		SI	0.59	100.00	100.00
<i>Matayba guianensis</i>	5	6	40.00	5	6	40.00		x	11.90	0.82	60.00	100.00
<i>Miconia albicans</i>	122	15	100.00	75	15	100.00	x		4.92	0.61	92.62	93.65
<i>Miconia fallax</i>	1	1	6.67	1	1	6.67	x		SI	SI	100.00	100.00
<i>Myrcia splendens</i>	87	13	86.67	56	13	86.67		x	14.60	0.68	93.10	95.65
<i>Myrcia tomentosa</i>	1	1	6.67	0	1	6.67		x	8.70	0.82	100.00	0.00
<i>Myrcia variabilis</i>	21	12	80.00	30	12	80.00	x		SI	0.55	95.24	90.91
<i>Myrsine coriacea</i>	31	4	26.67	18	4	26.67		x	12.60	0.65	96.77	100.00
<i>Myrsine umbellata</i>	12	4	26.67	2	4	26.67		x	11.30	0.59	100.00	50.00

<i>Neea theifera</i>	19	7	46.67	24	7	46.67	x		SI	0.59	100.00	100.00
<i>Ocotea corymbosa</i>	30	9	60.00	17	9	60.00		x	10.20	0.53	96.67	93.75
<i>Ocotea minarum</i>	73	12	80.00	79	12	80.00		x	11.60	0.76	98.63	100.00
<i>Ouratea spectabilis</i>	10	9	60.00	7	9	60.00	x		5.02	0.50	100.00	75.00
<i>Palicourea rigida</i>	2	3	20.00	2	3	20.00	x		5.20	0.23	50.00	100.00
<i>Piptocarpha rotundifolia</i>	51	12	80.00	49	12	80.00	x		5.89	0.51	88.24	91.18
<i>Platypodium elegans</i>	4	4	26.67	6	4	26.67		x	12.30	0.81	100.00	50.00
<i>Pouteria gardneri</i>	9	1	6.67	2	1	6.67		x	12.80	SI	100.00	100.00
<i>Protium heptaphyllum</i>	2	2	13.33	1	2	13.33		x	11.50	0.63	100.00	100.00
<i>Qualea grandiflora</i>	11	7	46.67	17	7	46.67	x		6.55	0.40	63.64	100.00
<i>Qualea parviflora</i>	23	4	26.67	8	4	26.67	x		12.13	0.40	95.65	75.00
<i>Roupala montana</i>	10	8	53.33	12	8	53.33	x		4.58	0.54	90.00	66.67
<i>Rudgea viburnoides</i>	59	9	60.00	47	9	60.00	x		8.90	0.57	93.22	91.67
<i>Schefflera macrocarpa</i>	5	4	26.67	5	4	26.67	x		5.20	SI	60.00	100.00
<i>Siparuna guianensis</i>	1	1	6.67	1	1	6.67		x	18.30	0.65	100.00	100.00
<i>Stricnos pseudoquina</i>	1	2	13.33	2	2	13.33	x		SI	SI	100.00	100.00
<i>Stryphnodendron adstringens</i>	1	1	6.67	1	1	6.67	x		7.17	SI	100.00	100.00
<i>Stryphnodendron polyphyllum</i>	6	4	26.67	7	4	26.67	x		SI	SI	100.00	83.33
<i>Styrax camporum</i>	45	13	86.67	30	13	86.67		x	12.50	0.43	88.89	85.00
<i>Styrax ferrugineus</i>	22	9	60.00	31	9	60.00	x		5.19	0.48	95.45	94.44
<i>Symplocos nitens</i>	1	2	13.33	2	2	13.33		x	SI	SI	100.00	100.00
<i>Symplocos pubescens</i>	38	9	60.00	25	9	60.00		x	14.40	0.49	100.00	100.00
<i>Tabebuia aurea</i>	4	1	6.67	5	1	6.67	x		SI	0.76	100.00	75.00
<i>Tapirira guianensis</i>	79	9	60.00	28	9	60.00		x	9.80	0.46	97.47	85.71
<i>Terminalia argentea</i>	1	1	6.67	0	1	6.67	x		SI	0.81	100.00	0.00
<i>Tocoyena formosa</i>	4	1	6.67	0	1	6.67	x		8.60	SI	100.00	0.00
<i>Virola sebifera</i>	4	3	20.00	3	3	20.00		x	9.50	0.45	50.00	100.00
<i>Vochysia rufa</i>	10	7	46.67	7	7	46.67	x		SI	0.49	80.00	83.33

<i>Vochysia tucanorum</i>	3	2	13.33	4	2	13.33		x	10.70	0.48	66.67	66.67
<i>Xylopia aromatica</i>	10	5	33.33	10	5	33.33	x		9.30	0.56	80.00	100.00
<i>Zeyeria montana</i>	0	4	26.67	5	4	26.67	x		SI	SI	0.00	0.00

Capítulo 3 - A influência da espécie nucleadora na estrutura, composição e respostas ao fogo da comunidade colonizadora dos núcleos.

Resumo

Diferentes espécies nucleadoras influenciam de formas distintas o ambiente ao entorno o que influencia na estrutura e composição da comunidade colonizadora dos núcleos, bem como na resposta desta comunidade ao fogo. Este estudo teve como objetivo descrever a influência da espécie nucleadora no processo de nucleação, a partir do teste das seguintes hipóteses: (1) as comunidades colonizadoras dos núcleos formados por espécies que promove maior sombreamento, maior disponibilidade de nutrientes e maior umidade do solo será composta por maior densidade e diversidade, principalmente de indivíduos de espécies típicas de ambiente florestal; (2) após a ocorrência de fogo as comunidade presentes nos núcleos que promovem melhores condições para a colonização por espécies típicas de ambiente florestal apresentarão maior mortalidade e menor resiliência. Quanto maior for a capacidade do indivíduo nucleador, independente da espécie, de gerar maior sombreamento, maior umidade e maior disponibilidade de nutrientes, mais densa e mais diversa será a comunidade colonizadora deste núcleo. Porém, mediante eventos extremos, como a ocorrência de fogo, espécies nucleadoras que geram condições mais características de áreas savânicas tendem a ter maior representatividade de espécies de cerrado e, por isso, respondem mais rápido após eventos de fogo.

Palavras-chave: Nucleação, resiliência, ambiente savânico

Abstract:

Different nucleator species affect the surrounding environment in different ways which have influence in the structure and composition of the community colonizing the nuclei, as well as the response of the community to the fire. This study aimed to describe the influence of nucleator species in the nucleation process, from the test of the following hypothesis: (1) the communities colonizing nuclei formed by species that promotes greater shading, increased availability of nutrients and increased soil moisture will consisting of higher density and diversity vegetation, mainly by individuals of species typical of forest environment; (2) after fire, community colonizing nuclei which

promote better conditions for colonization by species typical of forest environment will present higher mortality and lower resilience. The larger the capacity of the nucleator, regardless of species, of generating greater shading, higher soil humidity and higher nutrient availability, denser and more diverse the community colonizing nuclei will be. However, under extreme events, such as the occurrence of fire, nucleator species that generate conditions more similar to savannic environment tend to have greater representation of species typical of this environment and, therefore, respond more quickly after the fire event.

Keywords: Nucleation, resilience, savannic environment

Introdução

Algumas espécies são capazes de modificar o ambiente ao entorno, especialmente em locais onde a luz e a umidade são fatores limitantes, tornando-o mais favorável para a ocupação por novas espécies e indivíduos (Yarranton & Morrison 1974; Callaway 1995; Padilla & Pugnaire 2006; Peterson et al. 2014). Este processo de facilitação pode variar de acordo com a forma com que cada espécie/indivíduo promove estas alterações no meio ao entorno. Muitos estudos consideram as funções de síndrome de dispersão e deciduidade como importantes fatores que direcionam a colonização abaixo da copa do núcleo (Guevara et al. 1986; Vettas 1992; Zahawi & Augspurger 2006). Assim, espécies nucleadoras que possuem síndrome de dispersão do tipo zoocórica, especialmente aquele realizado por aves (ornitocoria), tem maior diversidade de espécies que colonizam a área dos núcleos, devido à atração de agentes dispersores para estes locais para forrageamento, tanto para alimentação quanto para estabelecimento de ninho, eliminando uma importante barreira à colonização que é a dispersão (Guevara et al. 1986; Zahawi & Augspurger 1999; Zahawi & Augspurger 2006; Zahawi et al. 2013). Já a deciduidade está relacionada com a ciclagem de nutrientes no solo, havendo maior ciclagem de nutrientes quando há perda de folhas, o que favorece a germinação e o crescimento de plântulas devido à alta disponibilidade de nutrientes (Kellman 1979; Aide & Cavelier 1994; Araújo & Haridasan 2007; Passos et al. 2014). Estes estudos, porém, se referem a áreas tropicais e ao processo secundário de sucessão, considerando o processo de nucleação em áreas perturbadas de floresta tropical.

Nos ambientes savânicos, a maior parte dos indivíduos com potencial de nucleação (indivíduos mais altos e isolados na paisagem) não possuem síndrome de dispersão do tipo zoocóricas, especialmente ornitocoria, e possuem fenologia foliar marcada pela deciduidade, como forma de resistência aos longos períodos de seca (Kellman 1979; Frost et al. 1986; Franco 2002; Dalmolin et al. 2015). Portanto, nas áreas savânicas, onde a nucleação ocorre de forma natural, promovendo, muitas vezes, a expansão de espécies florestais para os ambientes savânicos, outras características funcionais da espécie nucleadora, como a capacidade de promover sombreamento, aumentar a umidade e reduzir a competição com gramíneas, devem ser mais importantes (Holl 2002; Guevara et al. 2004; Arantes et al. 2014). Indivíduos arbóreos de ambientes savânicos reduzem de 45 a 60% a incidência de luz na área abaixo da copa (Belsky et al. 1989; Vetaas 1992; Ludwig et al. 2004; Dohn et al. 2013). Esta redução na incidência direta de luz no solo acarreta na redução da temperatura abaixo da copa do indivíduo o que reduz a evaporação da água do solo e, conseqüentemente, aumenta a disponibilidade de água no ambiente abaixo da copa em comparação ao ambiente externo (Belsky et al. 1989; Vetaas 1992; Padilla & Pugnaire 2006; Colgan et al. 2015). Além disso, a alta densidade de gramínea presente naturalmente nas áreas savânicas dificulta a germinação e sobrevivência de espécies, principalmente aquelas típicas de ambiente florestal (Vetaas 1992; Oliveira & Marquis 2002; Silva et al. 2013). O sombreamento, porém, reduz e pode até eliminar a ocorrência de gramíneas na área da copa, aumentando a probabilidade de germinação das sementes dispersas na área ou presentes no banco de sementes, especialmente sementes de espécies típicas de ambiente florestal (Vetaas 1992; Zahawi & Augspurger 1999; Padilla & Pugnaire 2006; Veldman et al. 2015).

Outro fator limitante para a germinação e sobrevivência de espécies vegetais nas áreas savânicas é a ocorrência de fogo (Eiten 1972; Williams et al. 1999; Medeiros & Miranda 2008; Pausas & Keeley 2014). Por ocorrer de forma natural nas áreas savânicas, o fogo afeta de formas distintas as espécies típicas de ambiente florestal, que não possuem adaptação para sobrevivência e resiliência ao fogo, e espécies típicas de ambientes savânicos, que desenvolveram ao longo da evolução estruturas e estratégias para sobrevivência e rápida resposta aos eventos de fogo (Eiten 1972; Medeiros & Miranda 2008; Torres et al. 2014). Alguns estudos mostram a redução da flamabilidade destas áreas abaixo da copa de indivíduos arbóreos em áreas savânicas devido ao aumento da umidade e redução de material combustível, pela redução da densidade de

gramíneas na área (Vetaas 1992; Higgins et al. 2000; Hoffmann et al. 2012; Barnes et al. 2015). Assim, a presença destes indivíduos arbóreos nas áreas savânicas ameniza os efeitos do fogo na área abaixo da copa do indivíduo, sendo este efeito tão menor na comunidade colonizadora quanto maior for a influência deste indivíduo no processo de facilitação.

Considerando a ocorrência natural do processo de nucleação em ambiente savânico, como o cerrado sentido restrito, a partir da facilitação promovida por indivíduos arbóreos presentes nestes ambientes, este estudo tem como principal objetivo descrever a influência da espécie nucleadora na estrutura e composição da comunidade colonizadora dos núcleos, bem como na resposta destas comunidades ao fogo, a partir do teste das seguintes hipóteses:

1. As comunidades colonizadoras dos núcleos formados por espécies que promovam maior sombreamento, maior disponibilidade de nutrientes e maior umidade do solo será composta por maior densidade e diversidade, principalmente de indivíduos de espécies típicas de ambiente florestal.

2. Após a ocorrência de fogo as comunidades presentes nos núcleos que promovem melhores condições para a colonização por espécies típicas de ambiente florestal apresentarão maior mortalidade e menor resiliência (recrutamento e porcentagem de rebrota), já que estas comunidades serão mais impactadas pelo fogo em relação às comunidades compostas majoritariamente por espécies típicas de ambiente savânico, que são mais resilientes.

Material e Métodos

Área de estudo

Os dados foram coletados na Estação Ecológica do Panga (EEP), unidade de conservação pertencente à Universidade Federal de Uberlândia (19°10'S, 48°23'W), com 409 ha de um mosaico de fitofisionomias do Cerrado, que abrangem desde formações campestres até formações florestais em altitudes que variam entre 740 e 830 m (Figura 1, Capítulo 1) (Schiavini & Araújo 1989; Cardoso et al. 2009). Este mosaico fitofisionômico é favorável para que o processo de nucleação ocorra devido à proximidade entre áreas abertas, como o cerrado sentido restrito, e as formações

florestais. Até 1984 a área da EEP era explorada com atividades agropecuárias e, embora a unidade de conservação não apresente muitos trechos com evidência de uso intensivo, neste período a área era mantida como pastagem aberta por meio da ação do fogo (Araújo et al. 2002; Cardoso & Schiavini 2002; Lopes & Schiavini 2007; Arantes et al. 2014). A partir da criação da reserva a área vem sendo protegida contra eventos de fogo, com ocorrências registradas em 1992, 2003, 2006 e 2007, porém em pequena área associada à proximidade com a estrada. Assim, a área de estudo está protegida do fogo há pelo menos 30 anos.

O clima regional é classificado como subtropical úmido (Cwa), com duas estações bem definidas: inverno seco (média mensal de precipitação de 33 mm e de temperatura de 19.4 entre os meses de abril e setembro) e verão quente e chuvoso (média mensal de precipitação de 221 mm e de temperatura de 22.5°C entre os meses de outubro a março) (Alvares et al. 2013). O solo predominante é o Latossolo vermelho-amarelo (Lima & Bernardino 1992).

Delineamento amostral

Foram selecionados 30 indivíduos nucleadores com altura de pelo menos cinco metros e diâmetro à altura do peito (DAP) ≥ 10 cm (isolados na paisagem ou conjunto de indivíduos arbóreos, desde que o indivíduo central mais alto e com maior área de copa atendesse às características de corte – altura ≥ 5 m e DAP ≥ 10 cm) (Toh et al. 1999; Rivest et al. 2013; Peterson et al. 2014), sendo 10 indivíduos de *Bowdichia virgilioides*, 10 indivíduos de *Caryocar brasiliense* e 10 indivíduos de *Qualea parviflora*. Em cada núcleo foram medidas as distâncias entre as duas extremidades da copa nas direções norte-sul (D1) e leste-oeste (D2) (Figura 1, Capítulo 1), altura total (clinômetro eletrônico Haglöf Sweden), circunferência à altura do peito (CAP) do indivíduo nucleador e foram obtidas as coordenadas geográficas do indivíduo nucleador. Para a definição da composição e estrutura das comunidades vegetais colonizadoras dos núcleos, todos os indivíduos de espécies arbóreas foram quantificados e identificados quanto à espécie, a partir da classificação do Grupo Filogenético de Angiospermas III (APG, 2009). Para cada indivíduo amostrado foi estabelecida a posição geográfica (x,y em metros) a partir da medida deste indivíduo em relação à fita métrica estendida na direção oeste-leste (0 a X) norte-sul (0 a Y). Esta primeira coleta ocorreu nos anos de 2012 e 2013. Para a caracterização ecológica das

espécies que compõem as comunidades vegetais foi feita uma classificação da espécie quanto ao ambiente que ocorrem com mais frequência (cerrado sentido restrito ou floresta) (Oliveira-Filho et al. 2001; Ratter et al. 2003) e quanto à síndrome de dispersão (ornitocóricas – dispersas por aves – e não ornitocóricas) (Van der Pijl 1982), segundo as características morfológicas e consulta na bibliografia.

Em 2013 foi registrada a ocorrência de fogo na área de estudo que afetou todos os núcleos selecionados na primeira coleta de dados. Cinco meses após o fogo foram selecionados 15 dos 30 núcleos nos quais seriam feitas novos registros de composição, sendo cinco núcleos de *B. virgilioides*, cinco de *C. brasiliense* e cinco de *Q. parviflora*. Nestes 15 núcleos os indivíduos arbóreos foram relocados a partir da posição x,y estabelecida no levantamento anterior. Foram registrados os indivíduos sobreviventes (presentes na comunidade, mesmo que por meio de rebrota basal), indivíduos mortos (não presentes na posição x,y do levantamento antes do fogo ou presentes porém sem indícios de rebrotas basal e aérea) e indivíduos recrutados (com posição não correspondente à qualquer posição x,y registrada no levantamento antes do fogo). Para todos os indivíduos amostrados no levantamento após o fogo foram anotados os dados de presença ou ausência de parte aérea sobrevivente (*topkill*) e presença ou ausência de rebrota a partir da base do indivíduo (rebrota basal) (Clarke et al. 2012).

Para a caracterização ecológica e de traços funcionais das espécies que compõem as comunidades vegetais foi feita uma classificação da espécie quanto ao ambiente que ocorrem com mais frequência (ambiente savânico – cerrado sentido restrito ou ambiente florestal) (Oliveira-Filho et al. 2001; Ratter et al. 2003), quanto à área foliar específica (*specific leaf area* - SLA) (Batalha et al. 2011; Silva & Batalha 2011; Cianciaruso et al. 2012; Dantas et al. 2013) e densidade de madeira (DM) (*Global wood density database* – Zanne et al. 2009, disponível *online*) segundo as características morfológicas e consulta na bibliografia.

Amostras de solo e índice de área foliar (LAI)

As variáveis ambientais de solo foram coletadas no mês de junho de 2014, na estação seca, em 15 núcleos e 15 parcelas, a uma profundidade de 0-5 cm, excluindo a serapilheira. Esta profundidade corresponde à camada de maior influência para indivíduos regenerantes no início da colonização (Dalling et al. 1994). Para a análise dos parâmetros físico-químicos as amostras de solo coletadas, compostas por três

subamostras, foram peneiradas em peneira de dois mm, para remover as raízes e galhos e colocadas para secar ao ar livre por 24 horas. As análises destes parâmetros foram feitas pelo Laboratório de Análises de Solo da UFU para as seguintes variáveis: pH, P, K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Al^{3+} , T – capacidade de troca catiônica a pH 7.0 – e matéria orgânica.

Para a comparação da umidade do solo entre núcleos e parcelas foram coletadas, no mês de junho de 2014 (seca), amostras em 15 núcleos e 15 parcelas, a uma profundidade de 0-5 cm, excluindo a serapilheira. Estas amostras foram acondicionadas em recipiente de alumínio de massa conhecida, que foram pesados após a coleta, colocados em estufa a 100° C por 24 horas e pesados novamente. A umidade do solo correspondeu à diferença da massa da amostragem no momento da coleta e após a secagem, com valor representado em porcentagem de umidade total.

O índice de área foliar foi medido no mês de junho de 2014, no período de seca, entre sete e 10 horas da manhã nos mesmos 15 núcleos e parcelas utilizados para coleta de solo. Esta medida foi feita a partir do equipamento LAI 2200, que calcula o índice de área foliar em um determinado local por meio de imagens capturadas pelo sensor óptico tipo “olho de peixe” do aparelho (LI-COR@ 2012). Nos núcleos foram obtidas quatro medidas, com um campo de visão de 180°, recomendado para árvores isoladas para impedir a mensuração da área do tronco, com o equipamento posicionado a dois metros do solo e no fuste do indivíduo nucleador (LI-COR@ 2012). Nas parcelas as quatro medidas foram obtidas no centro, com os mesmos padrões utilizados para as medidas no núcleo.

Para estes parâmetros (umidade de solo e índice de área foliar) foi realizada apenas uma medida no período de seca devido à ocorrência de fogo na área de estudo em setembro de 2014 que poderia alterar os resultados das medidas a serem realizadas na estação chuvosa.

Análises estatísticas

Para comparar as características físicas dos núcleos (altura, área da copa e área basal) e as características ambientais (índice de área foliar – LAI e solo – pH, P, K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Al^{3+} , T – capacidade de troca catiônica a pH 7.0, matéria orgânica e umidade), inicialmente foram calculadas as áreas da copa dos 15 núcleos, utilizando a fórmula $AC=0.25 \times \pi \times D1 \times D2$ (Poorter et al. 2006) ($D1$ = distancia entre as extremidades norte e sul da copa e $D2$ = distância entre as extremidades leste e oeste da copa).

Posteriormente foi aplicada uma ANOVA para um fator, comparando as características físicas e ambientais entre as três espécies nucleadoras (*B. virgilioides*, *C. brasiliense* e *Q. parviflora*). Os dados que não atenderam à normalidade foram transformados (logaritimização).

Para comparar a comunidade colonizadora dos núcleos entre as espécies nucleadoras (*B. virgilioides*, *C. brasiliense* e *Q. parviflora*), foram calculados os parâmetros fitossociológicos de densidade, riqueza (curva de rarefação), índice de diversidade de Shannon, densidade de indivíduos e porcentagem de espécies de ambiente savânico/florestal e porcentagem de indivíduos ornitocóricos, nos 15 núcleos. Além disso, para cada núcleo, nos dois tempos de medida (antes do fogo e após o fogo), foram calculadas a média ponderada dos traços funcionais da comunidade (*Community weighted mean* – CWM) e a diversidade funcional (DF), utilizando os parâmetros de SLA, DM, *topkill* (morte da parte aérea) e presença de rebrota basal das espécies com maior representatividade da comunidade, ou seja, com 10 ou mais indivíduos (30 espécies) na comunidade antes do fogo. A diversidade funcional foi estabelecida a partir do cálculo de três índices complementares: riqueza funcional (DFr), que representa a distribuição dos traços funcionais na comunidade preenchidos pelas espécies; equitabilidade funcional (DFe) que representa a uniformidade da distribuição dos traços funcionais preenchidos pelas espécies na comunidade; e divergência funcional (DFd) que o quanto os traços funcionais preenchidos pelas espécies divergem da distribuição central destes traços. Como são índices de diversidade ortogonais, não há dependência entre eles (Mason et al. 2005). Tanto o CWM quanto os índices de diversidade foram calculados pelo programa R, utilizando o pacote “FD” para cálculos de diversidade funcional (Laliberté & Legendre 2010).

Posteriormente foi aplicada ANOVA para um fator comparando os parâmetros fitossociológicos (densidade, riqueza - baseada na rarefação, diversidade - Shannon, densidade de indivíduos e porcentagem de espécies típicas de ambiente savânico/florestal e porcentagem de indivíduos com síndrome de dispersão ornitocórica) e funcionais (diversidade funcional baseada na riqueza, na equitabilidade e na divergência e CWM dos parâmetros de SLA e densidade de madeira) entre as três espécies nucleadoras (*B. virgilioides*, *C. brasiliense* e *Q. parviflora*). Os dados que não atenderam à normalidade foram transformados (logaritimização)

Para a caracterização dos parâmetros populacionais foram calculadas as taxas de mortalidade (TM – nº de indivíduos não encontrados ou encontrados mortos após o

fogo/nº de indivíduos antes do fogo) e taxa de recrutamento (TR – nº de indivíduos novos registrados após o fogo que foram não registrados antes do fogo), para cada espécie e para cada núcleo. Para a caracterização da resposta das espécies após o fogo foram calculadas as porcentagens de perda de parte aérea (*topkill*) e de rebrota de base (RB) por espécie e para cada núcleo.

Para a análise da influência da espécie nucleadora na resposta ao fogo foi aplicada uma ANOVA para um fator para as características da comunidade colonizadora dos núcleos após a ocorrência de fogo, considerando os parâmetros fitossociológicos (densidade, riqueza - baseada na rarefação, diversidade - Shannon, densidade de indivíduos e porcentagem de espécies típicas de ambiente savânico/florestal e porcentagem de indivíduos com síndrome de dispersão do tipo ornitocóricas), funcionais (diversidade funcional baseada na riqueza, na equitabilidade e na divergência e CWM para SLA e densidade de madeira), populacionais (taxas de mortalidade e recrutamento) e característica de resiliência (porcentagem de rebrota) entre as três espécies nucleadoras (*B. virgilioides*, *C. brasiliense* e *Q. parviflora*). Os dados que não atenderam à normalidade foram transformados (logaritimização)

Resultados

As características físicas (altura, área basal, área da copa e comprimento de copa) apresentaram diferença entre as três espécies nucleadoras, sendo os núcleos de *Caryocar brasiliense* mais baixos e com menores valores de comprimento de copa (Tabela 1). As três espécies nucleadoras também apresentaram diferenças nas características ambientais (índice de área foliar – LAI e solo - pH, P, K⁺, Ca²⁺, Mg²⁺, Al³⁺, T – capacidade de troca catiônica a pH 7.0, matéria orgânica e umidade), com os núcleos de *Bowdichia virgilioides* apresentando os maiores índices de cobertura foliar (LAI), maior concentração de K⁺, maior capacidade de troca catiônica a pH 7.0 – T e maior umidade (Tabela 1). Além disso, os núcleos desta espécie apresentaram junto com os núcleos de *Qualea parviflora*, maiores valores de Ca²⁺, Al³⁺ e matéria orgânica. Os núcleos de *Caryocar brasiliense* apresentaram os maiores valores de pH (Tabela 1).

A comunidade colonizadora dos núcleos, antes da ocorrência de fogo difere entre as espécies nucleadoras quanto à estrutura e composição (densidade, riqueza – baseada na rarefação, diversidade – Shannon, densidade e porcentagem de indivíduos e espécies típicas de ambiente savânico/florestal e porcentagem de indivíduos com

síndrome de dispersão do tipo ornitocórica/não ornitocórica) e quanto à diversidade funcional (baseada na riqueza, baseada na equitabilidade, baseada na divergência e CWM para SLA e densidade de madeira) (Tabela 2, Anexo 1). Os núcleos de *B. virgilioides* apresentaram maiores densidades de indivíduos dos dois ambientes, maior densidade de indivíduos de espécies típicas de ambiente florestal e maiores porcentagens de indivíduos e espécies típicas de ambiente florestal (Tabela 2). Estes núcleos apresentaram ainda, junto aos núcleos de *Q. parviflora* maiores valores de diversidade (Shannon) e maior porcentagem de indivíduos com síndrome de dispersão do tipo ornitocórica (Tabela 2). A diversidade funcional não diferiu entre os núcleos, porém os núcleos de *B. virgilioides* apresentaram os maiores valores de CWM para o parâmetro de SLA, contendo, portanto, uma comunidade formada por indivíduos com maiores valores de área foliar específica (Tabela 2).

As comunidades colonizadoras dos núcleos após a ocorrência do fogo apresentaram diferença entre as três espécies colonizadoras apenas para os parâmetros de estrutura e composição (densidade, riqueza – baseada na rarefação, diversidade – Shannon, densidade e porcentagem de indivíduos e espécies típicas de ambiente savânico/florestal e porcentagem de indivíduos com síndrome de dispersão do tipo ornitocórica/não ornitocórica), com os núcleos de *B. virgilioides* apresentando maiores porcentagens de indivíduos e espécies típicas de ambiente florestal e menores porcentagens de indivíduos e espécies típicas de ambiente savânico (Tabela 3). Os núcleos de *C. brasiliense* apresentaram maiores porcentagens de indivíduos com síndrome de dispersão do tipo não ornitocórica, sendo a dispersão ornitocórica mais representativa nos núcleos de *B. virgilioides* e *Q. parviflora* (Tabela 3). Os parâmetros funcionais das comunidade colonizadoras dos núcleos após o fogo não diferiram entre as três espécies nucleadoras.

A ocorrência do fogo afetou de forma diferente os parâmetros populacionais (taxa de mortalidade e recrutamento) nas comunidades colonizadoras dos núcleos entre as três espécies nucleadoras. Nos núcleos de *C. brasiliense* houve maiores taxas de recrutamento de indivíduos pertencente a espécies dos dois tipos de ambiente (savânico/florestal), maiores taxas de recrutamento de indivíduos de espécies típicas de ambiente florestal e menores taxas de mortalidade de indivíduos de espécies típicas de ambiente florestal (Tabela 3). Os parâmetros de resposta ao fogo (porcentagem de rebrota e *topkill*) não diferiram entre nas comunidades colonizadoras dos núcleos entre três espécies nucleadoras (Tabela 3).

Tabela 1. Média e erro padrão das características físicas e ambientais registradas para as três espécies nucleadoras em ambiente savânico e resultados dos testes de ANOVA para um fator comparando estes parâmetros entre as três espécies, antes da ocorrência do fogo. n = tamanho da amostra; F = fator da ANOVA; p = probabilidade.* resultado estatisticamente significativo.^a Sem diferença significativa entre as médias.

	<i>Bowdichia virgilioides</i>	<i>Caryocar brasiliense</i>	<i>Qualea parviflora</i>	n	F	p
<i>Características físicas</i>						
Altura (m)	8.27(0.55) ^a	5.29(0.24) ^b	7.19(0.42) ^a	30	12.81	<0.05*
Área basal (cm ²)	583.12(78.64)	377.72(64.80)	668.64(153.69)	30	1.97	>0.05
Área da copa (m ²)	31.37(2.98)	27.76(3.93)	39.91(7.57)	30	1.44	>0.05
Comprimento de copa (m ²)	6.05(0.72) ^a	4.26(0.14) ^b	6.26(0.54) ^a	30	4.38	<0.05*
<i>Características ambientais</i>						
LAI (<i>Leaf Area Index</i>)	2.26(0.35) ^a	1.30(0.24) ^b	1.37(0.11) ^b	15	4.53	<0.05*
Solo:						
pH	4.94(0.05) ^a	5.48(0.12) ^b	5.18(0.05) ^a	15	10.77	<0.05*
P (mg dm ⁻³)	1.36(0.05)	1.82(0.25)	1.38(0.08)	15	2.69	>0.05
K ⁺ (mg dm ⁻³)	67.00(4.18) ^a	55.00(5.24) ^b	46.40(3.54) ^b	15	5.58	<0.05*
Ca ²⁺ (cmolc dm ⁻³)	0.54(0.02) ^a	0.76(0.12) ^b	0.38(0.03) ^a	15	6.58	<0.05*
Mg ²⁺ (cmolc dm ⁻³)	0.30(0.03)	0.36(0.05)	0.24(0.02)	15	2.71	>0.05
Al (cmolc dm ⁻³)	0.72(0.06) ^a	0.36(0.15) ^b	0.82(0.04) ^a	15	4.78	<0.05*
T (Capacidade de troca catiônica a pH 7.0)	4.73(0.24) ^a	4.10(0.18) ^b	3.82(0.34) ^b	15	4.59	<0.05*
Matéria orgânica	3.74(0.26) ^a	3.00(0.10) ^b	3.58(0.14) ^a	15	4.42	<0.05*
Umidade	7.28(0.69) ^a	4.89(0.52) ^b	5.09(0.45) ^b	15	5.46	<0.05*

Tabela 2. Média e erro padrão dos parâmetros de estrutura, composição e diversidade funcional das comunidades colonizadoras das três espécies nucleadoras antes da ocorrência de fogo e resultados do teste de ANOVA para um fator destes parâmetros entre as três espécies nucleadoras. n = tamanho da amostra; F = fator da ANOVA; p = probabilidade. SP = espécie; % porcentagem; NI = nº de indivíduos; FD *Richness* = diversidade funcional baseada na riqueza. FD *Eveness* = diversidade funcional baseado na equitabilidade. FD *Divergence* = diversidade funcional baseada na divergência. CWM = média ponderada dos traços funcionais. SLA = área foliar específica. DM = densidade de madeira. * resultado estatisticamente significativo. ^a Sem diferença significativa entre as médias.

	<i>Bowdichia virgilioides</i>	<i>Caryocar brasiliense</i>	<i>Qualea parviflora</i>	n	F	p
<i>Estrutura e composição</i>						
Densidade	4.98(0.81) ^a	1.77(0.24) ^b	2.62(0.44) ^b	30	9.06	<0.05*
Nº SP	27.80(1.38) ^a	17.60(2.11) ^b	26.50(2.31) ^a	30	7.88	<0.05*
Rarefação	18.11(1.15)	16.46(1.35)	17.66(0.74)	30	0.59	>0.05
Shannon-Wiener (H')	2.81(0.05) ^a	2.44(0.12) ^b	2.81(0.08) ^a	30	5.08	<0.05*
%NI Savânico	30.30(4.66) ^a	64.94(4.64) ^b	61.41(5.43) ^b	30	15.00	<0.05*
Densidade NI Savânico	1.29(0.24)	1.10(0.13)	1.53(0.21)	30	1.08	>0.05
% SP Savânico	44.4(3.34) ^a	63.27(3.51) ^b	63.86(2.63) ^b	30	11.99	<0.05*
% NI Florestal	69.70(4.65) ^a	35.05(4.65) ^b	38.58(5.43) ^b	30	15.00	<0.05*
Densidade NI Florestal	3.69(0.71) ^a	0.67(0.15) ^b	1.09(0.27) ^b	30	13.27	<0.05*
% SP Florestal	55.55(3.34) ^a	36.72(3.51) ^b	36.14(2.63) ^b	30	11.99	<0.05*
% Não ornitocórico	12.63(2.79) ^a	45.53(7.20) ^b	27.26(4.06) ^a	30	10.69	<0.05*
% Ornitocórico	87.36(2.79) ^a	54.46(7.20) ^b	72.73(4.06) ^a	30	10.69	<0.05*

Características funcionais

FD <i>Richness</i>	0.44(0.09)	0.29(0.06)	0.52(0.13)	15	1.35	>0.05
FD <i>Eveness</i>	0.73(0.02)	0.73(0.03)	0.74(0.02)	15	0.04	>0.05
FD <i>Divergence</i>	0.77(0.06)	0.74(0.04)	0.75(0.02)	15	0.07	>0.05
CWM SLA	10.28(0.39) ^a	7.79(0.60) ^b	8.82(0.53) ^b	15	5.85	<0.05*
CWM DM	0.56(0.01)	0.56(0.01)	0.54(0.01)	15	0.96	>0.05

Tabela 3. Média e erro padrão da estrutura, composição e características funcionais, populacionais e de resiliência das comunidade colonizadoras das três espécies nucleadoras após a ocorrência de fogo e resultados dos testes de ANOVA para um fator destes parâmetros entre as três espécies nucleadoras. n = tamanho da amostra; F = fator da ANOVA; p = probabilidade. SP = espécie; % porcentagem; NI = nº de indivíduos; FD *Richness* = diversidade funcional baseada na riqueza. FD *Eveness* = diversidade funcional baseado na equitabilidade. FD *Divergence* = diversidade funcional baseada na divergência. CWM = média ponderada dos traços funcionais. SLA = área foliar específica. DM = densidade de madeira. * resultado estatisticamente significativo. ^a Sem diferença significativa entre as médias.

	<i>Bowdichia virgilioides</i>	<i>Caryocar brasiliense</i>	<i>Qualea parviflora</i>	n	F	p
<i>Estrutura e composição</i>						
Densidade	2.32(0.46)	1.74(0.16)	2.70(0.77)	15	0.71	>0.05
Nº SP	16.00(0.89)	17.00(2.74)	16.80(2.99)	15	0.05	>0.05
Rarefação	21.54(1.10)	19.63(1.58)	21.08(1.21)	15	0.57	>0.05
Shannon-Wiener (H')	2.87(0.03)	2.67(0.12)	2.85(0.16)	15	0.85	>0.05
%NI Savânico	50.16(4.71) ^a	72.33(5.71) ^b	77.10(6.96) ^b	15	6.01	<0.05*

Densidade NI Savânico	1.10(0.14)	1.24(0.12)	1.44(0.27)	15	0.81	>0.05
% SP Savânico	50.16(4.70) ^a	72.33(5.71) ^b	77.10(6.96) ^b	15	6.00	<0.05*
% NI Florestal	49.84(4.70) ^a	27.67(5.71) ^b	22.90(6.96) ^b	15	6.01	<0.05*
Densidade NI Florestal	1.22(0.34)	0.50(0.13)	0.47(0.19)	15	3.29	>0.05
% SP Florestal	49.84(4.70) ^a	27.26(5.96) ^b	22.70(6.82) ^b	15	6.10	<0.05*
% Não ornitocórico	20.72(4.40) ^a	44.99(7.92) ^b	29.23(2.41) ^a	15	5.17	<0.05*
% Ornitocórico	79.27(4.40) ^a	55.01(7.93) ^b	70.77(2.41) ^a	15	5.17	<0.05*
<i>Características funcionais</i>						
FD Richness	0.74(0.02)	0.78(0.07)	0.83(0.11)	15	0.30	>0.05
FD Eveness	0.78(0.03)	0.76(0.02)	0.75(0.02)	15	0.32	>0.05
FD Divergence	0.80(0.04)	0.81(0.02)	0.70(0.03)	15	3.54	>0.05
CWM SLA	9.91(0.35)	8.26(0.54)	8.44(0.59)	15	3.17	>0.05
CWM DM	0.56(0.01)	0.55(0.01)	0.56(0.01)	15	0.22	>0.05
<i>Características populacionais</i>						
Taxa de mortalidade	45.21(3.34)	37.61(3.19)	47.96(5.30)	15	1.75	>0.05
Taxa de mortalidade Savânico	35.14(2.86)	36.78(4.96)	41.07(4.98)	15	0.49	>0.05
Taxa de mortalidade Florestal	51.47(2.94) ^a	33.50(6.59) ^b	62.00(6.85) ^a	15	6.29	<0.05*
Taxa de recrutamento	14.59(4.62) ^a	50.21(11.99) ^b	26.50(4.09) ^a	15	5.42	<0.05*
Taxa de recrutamento Savânico	23.72(4.27)	52.50(15.30)	27.33(5.36)	15	2.63	>0.05
Taxa de recrutamento Florestal	9.70(5.34) ^a	59.17(14.85) ^b	18.84(5.92) ^a	15	7.32	<0.05*

Características de resiliência

Rebrota (%)	70.58(4.59)	55.44(5.25)	60.75(2.66)	15	3.31	>0.05
Rebrota Savânico (%)	85.74(6.29)	94.08(1.79)	90.58(3.86)	15	0.91	>0.05
Rebrota Florestal (%)	90.33(3.22)	99.44(0.55)	93.62(3.68)	15	2.64	>0.05
Topkill (%)	91.27(4.10)	92.48(3.18)	94.71(1.91)	15	1.99	>0.05
Topkill Savânico (%)	87.31(6.44)	90.54(3.86)	92.86(2.45)	15	0.37	>0.05
Topkill Florestal (%)	94.07(2.87)	97.67(1.94)	98.64(0.83)	15	1.37	>0.05

Discussão

A espécie nucleadora influencia no processo de nucleação pela diferença nas características físicas e ambientais da área da copa de cada espécie nucleadora, especialmente sombreamento (LAI) e características do solo (pH, disponibilidade de nutrientes, capacidade de troca catiônica, quantidade de matéria orgânica e umidade), que acarreta em diferenças na estrutura e composição das comunidades vegetais que colonizam este ambiente, bem como diferenças funcionais e nas respostas da comunidade à ocorrência do fogo. Assim, os resultados mostram que as espécies nucleadoras que geram maior sombreamento, maior disponibilidade nutricional e maior umidade do solo possuem comunidade colonizadora mais densa, mais diversa, com maior proporção de indivíduos e espécies típicas de ambiente florestal, maior porcentagem de indivíduos com síndrome de dispersão do tipo ornitocórica e maior frequência de indivíduos com maiores valores de SLA.

Indivíduos nucleadores alteram as condições ambientais na área abaixo da copa, gerando, principalmente, sombreamento, que reduz a evapotranspiração do solo e o déficit hídrico (maior umidade) e promovem enriquecimento do solo, a partir da decomposição de folhas e galhos provenientes dos núcleos, gerando ciclagem de nutrientes (Belsky 1994; Ludwig et al. 2001; Ludwig et al. 2004; Rivest et al. 2013). Estas características promovidas pelos núcleos reduzem a competição dos indivíduos que compõem a comunidade vegetal colonizadora da área da copa por fatores limitantes, como água e nutrientes e gera condições adequadas para a germinação da maioria das espécies por aumentar o sombreamento, aumentando o potencial de colonização deste ambiente por um maior número de indivíduos (Anderson et al. 2001; Ludwig et al. 2004; Rivest et al. 2013).

A diferença na estrutura e composição da comunidade colonizadora dos núcleos de *B. virgilioides*, que apresentou maiores valores de densidade de indivíduos de espécies dos dois ambientes, especialmente de espécies típicas de ambiente florestal, pode ser explicada pelas diferenças nas características ambientais que estes núcleos apresentam. Estes núcleos promovem maior sombreamento (maiores valores de índice de cobertura foliar – LAI) e conferem melhores condições do solo (maior disponibilidade de nutrientes – K^+ e capacidade de troca catiônica a pH 7.0, e maior umidade), características favoráveis para a colonização, especialmente por indivíduos de espécies típicas de ambiente florestal.

A estrutura da copa de um indivíduo (especialmente a densidade, que reflete o índice de área foliar) interfere na incidência de luz na área abaixo da copa do indivíduo, alterando a composição e estrutura da comunidade que se estabelece neste local (Jennings et al. 1999; Aubin et al. 2000; Augusto et al. 2002; Barbier et al. 2008; Corbin & Holl 2012). Diferentes espécies podem gerar diferentes níveis de sombreamento, afetando de forma distinta a composição e estrutura da comunidade colonizadora do núcleo (germinação e sobrevivência) (Bolstad et al. 1990; Binkley 1995; Barbier et al. 2008; Peterson & Reich 2008; Corbin & Holl 2012). Estudos demonstrando o efeito da área da copa na composição da comunidade colonizadora dos núcleos mostram que, núcleos maiores têm maior disponibilidade de nichos a serem ocupados e, por isso, apresentam maior diversidade (Blundon et al. 1993; Zahawi & Augspurger 2006; Fink et al. 2009; Cole et al. 2010). Entretanto, quando são analisadas diferentes espécies nucleadoras esta relação não é detectada, demonstrando que, neste caso, não apenas a área da copa, mas o nível de sombreamento influencia na colonização dos núcleos (Blundon et al. 1993; Zahawi & Augspurger 2006). As espécies típicas de ambiente florestal do Cerrado são mais exigentes quanto à nutrição do solo comparadas às espécies típicas de ambiente savânico (Eiten 1972; Motta et al. 2002; Carvalho et al. 2014). Portanto, quanto maior a disponibilidade de nutrientes no solo (representada pela concentração isolada dos nutrientes e pela capacidade de troca catiônica) maior a probabilidade de sobrevivências de espécies típicas de ambiente florestal em ambientes savânicos (Weltzin & Coughenour 1990; Motta et al. 2002; Bulleri et al. 2015).

Assim, os núcleos de *Bowdichia virgilioides*, por proporcionarem um ambiente mais sombreado, com maior disponibilidade de nutrientes e maior umidade do solo na área abaixo da copa, apresentam melhores condições micro ambientais para a germinação e sobrevivência de uma maior densidade e diversidade de espécies, especialmente de espécies típicas de ambiente florestal. Estas alterações micro ambientais que interferem na composição e estrutura da comunidade colonizadora dos núcleos de *B. virgilioides* também interferem nas características funcionais desta comunidade, tornando o ambiente mais propício para a colonização por indivíduos que apresentam maiores valores de SLA. A área foliar específica (*Specific Leaf Area* – SLA) é um traço funcional que representa a eficiência fotossintética do indivíduo, sendo ela tão mais eficiente quanto maior for a distribuição de estruturas fotossintéticas por unidade de área (Shipley et al. 2006; Ames et al. 2015). Assim, espécies típicas de ambiente florestal, que estão mais sombreadas, possuem altos valores de SLA, uma vez

que a luz nestes ambientes é um fator limitante e a eficiência fotossintética dependerá da capacidade do indivíduo em captar a luz que incide no ambiente para realização da fotossíntese (maior área e maior distribuição das estruturas fotossintéticas) (Cornelissen et al. 2003; Valladares & Niinemets 2008; Rossatto et al. 2013). Além da disponibilidade de luz, a SLA está também relacionada com maior disponibilidade de nutrientes, menor temperatura e maior disponibilidade hídrica do solo (Reich et al. 2003; Ordoñez et al. 2009; Wright & Sutton-Grier 2012; Ames et al. 2015). Portanto, nos núcleos de *B. virgilioides* que geram maior sombreamento, maior umidade e maior disponibilidade de nutrientes, a comunidade colonizadora apresenta maiores valores de SLA.

A ocorrência de fogo gerou maior impacto na estrutura e composição dos núcleos de *B. virgilioides* e *Q. parviflora*, que apresentaram padrão populacional de maior mortalidade de indivíduos pertencentes a espécies típicas de ambiente florestal e maior e menor recrutamento de indivíduo de espécies típicas dos dois ambientes (savânico/florestal). O fogo altera a composição e estrutura das comunidades vegetais, afetando de forma diferente as diferentes formas de vida (Medeiros & Fiedler 2004; Favier et al. 2004; Blanco et al. 2014). Estudos apontam que algumas espécies típicas de ambiente florestal podem apresentar capacidade de resposta positiva após a ocorrência de fogo por meio da rebrota de estruturas subterrâneas (Bond & Midgley 2001; Hoffmann et al. 2009; Balch et al. 2011). Entretanto, a maioria das espécies típicas de ambiente florestal não possui capacidade de sobrevivência e/ou resiliência ao fogo, sendo eliminadas da comunidade após a ocorrência deste evento (Fensham et al. 2003; Bond & Keeley 2005; Enright et al. 2014). Nos núcleos de *B. virgilioides* e *Q. parviflora* a comunidade colonizadora antes da ocorrência do fogo apresentava maior porcentagem de indivíduos e espécies típicas de ambiente florestal, que são mais sensíveis ao fogo, gerando maiores alterações nas comunidades colonizadoras destas espécies nucleadoras após o fogo.

O maior recrutamento nos núcleos de *C. brasiliense* reflete a maior resiliência das espécies típicas de ambiente savânico à ocorrência do fogo (Gignoux et al. 1997; Higgins et al. 2000; Brando et al. 2012; O'Donnell et al. 2015). A resposta das espécies típicas de ambiente savânico ao fogo envolve a capacidade de rebrota destas espécies, a partir de estrutura subterrâneas e aéreas, bem como a capacidade de germinação de indivíduos presentes no banco de sementes (Williams et al. 1999; Higgins et al. 2000; Pausas & Keeley 2014; O'Donnell et al. 2015). Assim, as comunidades colonizadoras

dos núcleos de *C. brasiliense*, compostas principalmente por espécies típicas de ambiente savânico, sofrem menos impacto com a ocorrência de fogo, perdendo menos indivíduos e possuem rápida resposta ao fogo, principalmente por meio de rebrota. Esta resposta positiva à ocorrência do fogo deve gerar um ambiente mais sombreado (alta densidade de rebrota) e alterar outras características ambientais nestes núcleos, o que os torna mais favoráveis ao recrutamento de novos indivíduos pertencentes tanto à espécies típicas de ambiente florestal como savânico, quando comparados aos núcleos de *B. virgilioides* e *Q. parviflora*, como demonstrado no estudo.

Considerações finais

A espécie nucleadora exerce influencia na composição e estrutura da comunidade colonizadora dos núcleos, desde que haja diferença na forma como cada espécie interfere no meio ao entorno. Assim, núcleos com características que proporcionem maior sombreamento, maior umidade e maior disponibilidade de nutriente tendem a apresentar maior densidade e diversidade de colonização, especialmente de espécies florestais.

Entretanto, mais importante que a espécie que compõem o núcleo é a função que ela desempenha no processo de nucleação. Ou seja, quanto maior for a capacidade do indivíduo nucleador, independente da espécie, de gerar maior sombreamento, maior umidade e maior disponibilidade de nutrientes, mais densa e mais diversa será a comunidade colonizadora deste núcleo.

Estas alterações serão positivas para a colonização de uma maior densidade e diversidade de espécies considerando um ambiente sem perturbações. Porém, mediante eventos extremos, como a ocorrência de fogo, outras características devem ser mais importantes para a sobrevivência e recrutamento na comunidade abaixo da copa dos indivíduos nucleadores. Sendo assim, espécies nucleadoras que geram condições mais características de áreas savânicas tendem a ter maior representatividade de espécies de cerrado e, por isso, respondem mais rápido após eventos de fogo. Já as espécies que proporcionam condições adequadas ao desenvolvimento de espécies típicas de floresta sofrem maior impacto com a passagem do fogo e tendem a se recuperar de forma mais lenta mediante a ocorrência deste evento.

Referências Bibliográficas¹

- Aide, T. M. & Cavelier, J. 1994. Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. **Restoration Ecology** 2(4): 219-229.
- Alvares, C. A.; Stape, J. L.; Sentelhas, P. C.; Gonçalves, J. L. M. & Sparovek, G. 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift** 22 (6): 711-728.
- Ames, G. M.; Anderson, S. M. & Wright, J. P. 2015. Multiple environmental drivers structure plant traits at the community level in a pyrogenic ecosystem. **Functional Ecology**. doi:10.1111/1365-2435.12536
- Anderson, L. J.; Brumbaugh, M. S. & Jackson, R. B. 2001. Water and tree-understory interactions: a natural experiment in a savanna with oak wilt. **Ecology** 82: 33-49.
- APG – Angiosperm Phylogeny Group. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the order and families of flowering plants: APG III. **Botanical Journal of the Linnean Society** 161: 105-121.
- Arantes, C. S.; Vale, V. S.; Oliveira, A. P.; Prado Júnior, J. A. P.; Lopes, S. F. & Schiavini, I. 2014. Forest species colonizing cerrado open areas: distance and area effects on the nucleation process. **Brazilian Journal of Botany** 37 (2): 143-150.
- Araújo, J. D. & Haridasan, M. 2007. Relação entre deciduidade e concentrações foliares de nutrientes em espécies lenhosas do cerrado. **Revista Brasileira de Botânica** 30(3): 533-542.
- Araújo, G. M.; Barbosa, A. A. A.; Arantes, A. A. & Amaral, A. F. 2002. Composição florística de veredas no Município de Uberlândia, MG. **Revista Brasileira de Botânica** 25 (4): 475-493.
- Aubin, I.; Beaudet, M. & Messier, C. 2000. Light extinction coefficients specific to the understory vegetation of the southern boreal forest, Quebec. **Canadian Journal of Forest Restoration** 30: 168-177.
- Augusto, L.; Dupouey, J. & Ranger, J. 2003. Effects of tree species on understory vegetation and environmental conditions in temperate forests. **Annual Forest Science** 60: 823-831.
- Augusto, L.; Ranger, J.; Binkley, D., & Rothe, A. 2002. Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. **Annual Forest Science** 59: 233-253.
- Balch, J. K.; Nepstad, D. C.; Curran, L. M.; Brando, P. M.; Portela, O.; Guilherme, P.; Reuning-Scherer, J. D. & Carvalho Jr., O. 2011. Size, species, and fire behavior predict tree and liana mortality from experimental burns in the Brazilian Amazon. **Forest Ecology and Management** 261(1): 68-77.
- Barbier, S.; Gosselin, F. & Balandier, P. 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved—a critical review for temperate and boreal forests. **Forest Ecology and Management** 254(1): 1-15.
- Barnes, P.; Wilson, B. R.; Reid, N.; Bayerlein, L.; Koen, T. B. & Olupot, G. 2015. Examining the impact of shade on above-ground biomass and normalized

¹ Referências padronizadas segundo as normas de revista científica Brazilian Journal of Botany.

difference vegetation index of C3 and C4 grass species in North-Western NSW, Australia. **Grass and Forage Science** 70(2): 324-334.

Batalha, M. A.; Silva, I. A.; Cianciaruso, M. V.; Franca, H. & de Carvalho, G. H. 2011. Phylogeny, traits, environment, and space in cerrado plant communities at Emas National Park (Brazil). **Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants** 206(11): 949-956.

Belsky, A. J.; Amundson, R. G.; Duxbury, J. M.; Riha, S. J.; Ali, A. R. & Mwonga, S. M. 1989. The effects of trees on their physical, chemical and biological environments in a semi-arid savanna in Kenya. **Journal of Applied Ecology** 26(3): 1005-1024.

Belsky, J. 1994. Influences of trees on savanna productivity: tests of shade, nutrients, and tree-grass competition. **Ecology** 75: 922-932.

Binkley, D. 1995. The influence of tree species on forest soils: processes and patterns. In: Mead, D. J. & Cornforth, I. S. (Eds.). **Trees and Soil Workshop**. Canterbury : Lincoln University Press, 1-33.

Blanco, C. C.; Scheiter, S.; Sosinski, E.; Fidelis, A.; Anand, M. & Pillar, V. D. 2014. Feedbacks between vegetation and disturbance processes promote long-term persistence of forest-grassland mosaics in south Brazil. **Ecological Modelling** 291: 224-232.

Blundon, D. J.; MacIsaac, D. A. & Dale, M. R. T. 1993. Nucleation during primary succession in the Canadian Rockies. **Canadian Journal of Botany** 71(8): 1093-1096.

Bolstad, P. V.; Gower, S. T.; Isebrands, J. G.; Dickson, R. E. & Ceulemans, R. 1990. Estimation of leaf area index in fourteen southern Wisconsin forest stands using a portable radiometer. **Tree Physiology** 7: 115-124.

Bond, W. J. & Midgley, J. J. (2001). Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. **Trends Ecology and Evolution** 16: 45-51.

Bond, W. J. & Keeley, J. E. 2005. Fire as a global herbivore: the ecology and evolution of flammable ecosystems. **Trends in Ecology & Evolution** 20: 387-394.

Brando, P. M.; Nepstad, D. C.; Balch, J. K.; Bolker, B.; Christman, M. C.; Coe, M. & Putz, F. E. 2012. Fire-induced tree mortality in a neotropical forest: the roles of bark traits, tree size, wood density and fire behavior. **Global Change Biology** 18(2): 630-641.

Bulleri, F.; Bruno, J. F.; Silliman, B. R. & Stachowicz, J. J. 2015. Facilitation and the niche: implications for coexistence, range shifts and ecosystem functioning. **Functional Ecology**. doi: 10.1111/1365-2435.12528

Callaway, R. M. 1995. Positive Interactions among Plants. **Botanical Review** 61 (4): 306-349.

Cardoso, E. & Schiavini, I. 2002. Relação entre distribuição de espécies arbóreas e topografia em um gradiente florestal na Estação Ecológica do Panga (Uberlândia, MG). **Revista Brasileira de Botânica** 25 (3): 277-289.

Cardoso, E.; Moreno, M. I. C.; Bruna, E. M. & Vasconcelos, H. L. 2009. Mudanças fitofisionômicas no Cerrado: 18 anos de sucessão ecológica na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia-MG. **Caminhos de Geografia** 10: 254-268.

- Carvalho, G. H.; Batalha, M. A.; Silva, I. A.; Cianciaruso, M. V. & Petchey, O. L. 2014. Are fire, soil fertility and toxicity, water availability, plant functional diversity, and litter decomposition related in a Neotropical savanna?. **Oecologia** 175(3): 923-935.
- Cianciaruso, M. V.; Silva, I. A.; Batalha, M. A.; Gaston, K. J. & Petchey, O. L. 2012. The influence of fire on phylogenetic and functional structure of woody savannas: Moving from species to individuals. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics** 14(3): 205-216.
- Clarke, P. J.; Lawes, M. J.; Midgley, J. J.; Lamont, B. B.; Ojeda, F.; Burrows, G. E.; Enright, N. J. & Knox, K. J. E. 2013. Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire. **New Phytologist** 197(1): 19-35.
- Colgan, M. S.; Martin, R. E.; Baldeck, C. A. & Asner, G. P. 2015. Tree Foliar Chemistry in an African Savanna and Its Relation to Life History Strategies and Environmental Filters. **Plos One**: DOI: 10.1371/journal.pone.0124078
- Corbin, J. D. & Holl, K. D. (2012). Applied nucleation as a forest restoration strategy. **Forest Ecology and Management** 265: 37-46.
- Cornelissen, J. H. C.; Lavorel, S.; Garnier, E.; Diaz, S.; Buchmann, N.; Gurvich, D. E.; Reich, P. B.; ter Steege, H.; Morgan, H. D.; van der Heijden; Pausas, J. G. & Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian journal of Botany** 51(4): 335-380.
- Dalling, J. W.; Swaine, M. D. & Garwoods. 1994. Effect of soil depth on seedling emergence in tropical soil seed-bank investigations. **Functional Ecology** 9: 119-121.
- Dalmolin, Â. C.; de Almeida Lobo, F.; Vourlitis, G.; Silva, P. R.; Dalmagro, H. J.; Antunes Jr, M. Z. & Ortíz, C. E. R. 2015. Is the dry season an important driver of phenology and growth for two Brazilian savanna tree species with contrasting leaf habits?. **Plant Ecology** 216(3): 407-417.
- Dantas, V. I.; Batalha, M. A. & Pausas, J. L. 2013. Fire drives functional thresholds on the savanna-forest transition. **Ecology** 94: 2454-2463.
- Dohn, J.; Dembélé, F.; Karembé, M.; Moustakas, A.; Amévor, K. A. & Hanan, N. P. 2013. Tree effects on grass growth in savannas: competition, facilitation and the stress-gradient hypothesis. **Journal of Ecology** 101(1): 202-209.
- Eiten, G. 1972. The cerrado vegetation of Brazil. **The Botanical Review** 38 (2): 201-341.
- Enright, N. J.; Fontaine, J. B.; Lamont, B. B.; Miller, B. P. & Westcott, V. C. 2014. Resistance and resilience to changing climate and fire regime depend on plant functional traits. **Journal of Ecology** 102(6): 1572-1581.
- Favier, C.; Chave, J.; Fabing, A.; Schwartz, D. & Dubois, M. A. 2004. Modelling forest-savanna mosaic dynamics in man-influenced environments: effects of fire, climate and soil heterogeneity. **Ecological Modeling** 171: 85-102.
- Fensham, R. J.; Fairfax, R. J.; Butler, D. W. & Bowman, D. M. J. S. 2003. Effects of fire and drought in a tropical eucalypt savanna colonized by rain forest. **Journal of Biogeography** 30(9): 1405-1414.

- Fink, R. D.; Lindell, C. A.; Morrison, E. B.; Zahawi, R. A. & Holl, K. D. 2009. Patch size and tree species influence the number and duration of bird visits in forest restoration plots in southern Costa Rica. **Restoration Ecology** 17: 479–486.
- Frost, P.; Medina, E.; Menaut, J. C.; Solbrig, O.; Swift, M. & Walker, B., 1986. Responses of savannas to stress and disturbance. **Biology International (special issue)** 10: 1–82.
- Gignoux, J.; Clobert, J. & Menaut, J. C. 1997. Alternative fire resistance strategies in savanna trees. **Oecologia** 110: 576–583.
- Guevara, S.; Purata, S. E. & Van der Maarel, E. 1986. The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. **Vegetatio** 66: 77–84.
- Guevara, S.; Labore, J. & Sánchez-Rios, G. 2004. Rain forest regeneration beneath the canopy of fig trees isolated in pastures of Los Tuxtlas, Mexico. **Biotropica** 36(1): 99–108.
- Higgins, S. I.; Bond, W. J. & Trollope, W. S. W. 2000. Fire, resprouting and variability: a recipe for grass-tree coexistence in savanna. **Journal of Ecology** 88: 213–229.
- Hoffmann, W.A.; Adasme, R.; Haridasan, M.; Carvalho, M.; Geiger, E.L.; Pereira, M.A.B.; Gotsch, S. G. & Franco, A. 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, W. A.; Geiger, E. L.; Gotsch, S. G.; Rossatto, D. R.; Silva, L. C.; Lau, O. L.; Haridasan, M. & Franco, A. C. 2012. Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant trait, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. **Ecology Letters** 15: 759–768.
- Holl, K. D. 2002. Effect of shrubs on tree seedling establishment in an abandoned tropical pasture. **Journal of Ecology** 90(1): 179–187.
- Jennings, S. B.; Brown, N. D. & Sheil, D. 1999. Assessing forest canopies and understory illumination: canopy closure, canopy cover and other measures. **Forestry** 72: 59–73.
- Kellman, M. 1979. Soil enrichment by neotropical savanna trees. **The Journal of Ecology** 67(2): 565–577.
- Laliberté, E. & Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. **Ecology** 91(1): 299–305.
- LI-COR®. 2012. LAI 2200 Plant canopy analyzer instruction manual. Lincoln: LI-COR Inc. 220p.
- Lima, S. C. & Bernadino, A. F. 1992. Mapeamento dos solos da Bacia do Ribeirão Panga. **Sociedade & Natureza** 4 (7/8): 85–98.
- Lopes, S. F & Schiavini, I. 2007. Dinâmica da comunidade arbórea de mata de galeria da Estação Ecológica do Panga, Minas Gerais, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** 21 (2): 249–261.
- Ludwig, F.; de Kroon, H.; Prins, H. H. T. & Berendse, F. 2001. Effects of nutrients and shade on tree-grass interactions in an East African savanna. **Journal of Vegetation Science** 12: 579–588.

Ludwig, F.; de Kroon, H.; Berendse, F. & Prins, H. H. T. 2004. The influence of savanna trees on nutrient, water and light availability and the understory vegetation. **Plant Ecology** 170: 93–105.

Mason, N. W.; Mouillot, D.; Lee, W. G. & Wilson, J. B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. **Oikos** 111(1): 112-118.

Medeiros, M. B. & Fiedler, N. C. 2004. Incêndios florestais no parque nacional da Serra da Canastra: desafios para a conservação da biodiversidade. **Ciência Florestal** 14(2): 157-168.

Medeiros, M. B. & Miranda, H. S. 2008. Post-fire resprouting and mortality in cerrado woody plant species over a three-year period. **Edinburgh Journal of Botany** 65(01): 53-68.

Motta, P. E. F.; Curi, N. & Franzmeier, D. P. 2002. Relation of soils and geomorphic surfaces in the Brazilian Cerrado. 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. 13-32.

O'Donnell, F. C.; Caylor, K. K.; Bhattachan, A.; Dintwe, K.; D'Odorico, P. & Okin, G. S. 2015. A quantitative description of the interspecies diversity of belowground structure in savanna woody plants. **Ecosphere** 6(9): 1-15.

Oliveira, P. S. & Marquis, R. J. 2002. Introduction: development of research in the Cerrados. 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. 1-10.

Oliveira-Filho, A. T.; Curi, N.; Vilela, E. A. & Carvalho, D. A. 2001. Variation in tree community composition and structure with changes in soil properties within a fragment of semideciduous forest in south-eastern. **Edinburgh Journal of Botany** 58(1): 139-158.

Ordoñez, J. C.; van Bodegom, P. M.; Witte, J. P. M.; Wright, I. J.; Reich, P. B. & Aerts, R. 2009. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. **Global Ecology & Biogeography** 18: 137–149.

Padilla, F. M. & Pugnaire, F. I. 2006. The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. **Frontiers in Ecology and the Environment** 4(4): 196-202.

Passos, F. B.; de Mesquita Lopes, C.; de Gois Aquino, F. & Ribeiro, J. F. 2014. Nurse plant effect of *Solanum lycocarpum* A. St.-Hil. in area of Brazilian Savanna undergoing a process of restoration. **Brazilian Journal of Botany** 37(3): 251-259.

Pausas, J. G. & Keeley, J. E. 2014. Evolutionary ecology of resprouting and seeding in fire-prone ecosystems. **New Phytologist** 204(1): 55-65.

Peterson, D.W. & Reich, P.B. 2008. Fire frequency and tree canopy structure influence plant species diversity in a forest-grassland ecotone. **Plant Ecology** 194: 5–16.

Peterson, C. J.; Dosch, J. J. & Carson, W. P. 2014. Pasture succession in the Neotropics: extending the nucleation hypothesis into a matrix discontinuity hypothesis. **Oecologia** 175(4): 1325-1335

- Poorter L, Bongers L, Bongers F. 2006. Architecture of 54 Moist-Forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. **Ecology** **87**: 1289-1301.
- Ratter, J. A.; Bridgewater, S. & Ribeiro, J. F. 2003. Analysis of the floristic composition of the Brazilian Cerrado vegetation III: comparison of the woody vegetation of 376 areas. **Edinburgh Journal of Botany** **60**(1): 57-109.
- Reich, P. B.; Buschena, C.; Tjoelker, M. G.; Wragg, K.; Knops, J.; Tilman, D. & Machado, J. L. 2003. Variation in growth rate and ecophysiology among 34 grassland and savanna species under contrasting N supply: a test of functional group differences. **New Phytologist** **157**(3): 617-631.
- Rivest, D.; Paquette, A.; Moreno, G. & Messier, C. 2013. A meta-analysis reveals mostly neutral influence of scattered trees on pasture yield along with some contrasted effects depending on functional groups and rainfall conditions. **Agriculture, Ecosystems and Environment** **165**: 74-79.
- Rossatto, D. R.; Hoffmann, W. A.; Silva, L. D. C. R.; Haridasan, M.; Sternberg, L. S. & Franco, A. C. 2013. Seasonal variation in leaf traits between congeneric savanna and forest trees in Central Brazil: implications for forest expansion into savanna. **Trees** **27**(4): 1139-1150.
- Schiavini, I. & Araújo, G.M. 1989. Considerações sobre a vegetação da Reserva Ecológica do Panga (Uberlândia). **Sociedade & Natureza** **1**: 61-66.
- Shipley, B.; Lechowicz, M. J.; Wright, I. & Reich, P.B. 2006. Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. **Ecology** **87**: 535-541.
- Silva, D. M. & Batalha, M. A. 2011. Defense syndromes against herbivory in a cerrado plant community. **Plant ecology** **212**(2): 181-193.
- Silva, L. C. R.; Hoffmann, W. A.; Rossatto, D. R.; Haridasan, M.; Franco, A. C. & Horwath, W. R. 2013. Can savannas become forests? A coupled analysis of nutrient stocks and fire thresholds in central Brazil. **Plant Soil** **373**: 829-842.
- Toh, I.; Gillespie, M. & Lamb, D. 1999. The role of isolated trees in facilitating tree seedling recruitment at a degraded sub-tropical rainforest site. **Restoration Ecology** **7**(3): 288-297.
- Torres, R. C.; Giorgis, M. A.; Trillo, C.; Volkmann, L.; Demaio, P.; Heredia, J.; & Renison, D. 2014. Post-fire recovery occurs overwhelmingly by resprouting in the Chaco Serrano forest of Central Argentina. **Austral Ecology** **39**(3): 346-354.
- Valladares, F. & Niinemets, Ü. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics** **39**: 237-257.
- Van der Pijl, L. 1982. **Principles of dispersal**. Berlin: Springer-Verlag.
- Veldman, J. W.; Overbeck, G. E.; Negreiros, D.; Mahy, G. Le Stradic, S.; Fernandes, G. W.; Durigan, G.; Buisson, E.; Putz, F. e. & Bond, W. J. 2015. Tyranny of trees in grassy biomes. **Science** **347**(6221): 484-485.
- Vetaas, O. R. 1992. Micro-site effects of trees and shrubs in dry savannas. **Journal of vegetation science** **3**(3): 337-344.
- Weltzin, J. F. & Coughenour, M. B. 1990. Savanna tree influence on understory vegetation and soil nutrients in northwestern Kenya. **Journal of Vegetation Science** **1**(3): 325-332.

Williams, R.J.; Cook, G.D.; Gill, A.M. & Moore, P.H.R. 1999. Fire regime, fire intensity and tree survival in a tropical savanna in northern Australia. **Australian Journal of Ecology** 24: 50–59.

Wright, J. P. & Sutton-Grier, A. 2012. Does the leaf economic spectrum hold within local species pools across varying environmental conditions? **Functional Ecology** 26: 1390–1398.

Yarranton, G. A. & Morrison, R. G. 1974. Spatial Dynamics of a Primary Succession: Nucleation. **Journal of Ecology** 62: 417-428.

Zahawi, R. & Augspurger, C. K. 1999. Early plant succession in abandoned pastures in Ecuador. **Biotropica** 31(4): 540-552.

Zahawi, R. A. & Augspurger, C. K. 2006. Tropical forest restoration: tree islands as recruitment foci in degraded lands of Honduras. **Ecological Applications** 16(2): 464-478.

Zahawi, R. A.; Holl, K. D.; Cole, R. J., & Reid, J. L. 2013. Testing applied nucleation as a strategy to facilitate tropical forest recovery. **Journal of Applied Ecology** 50(1): 88-96.

Zanne, A. E.; Lopez-Gonzalez G.; Coomes D. A.; Ilic J.; Jansen S.; Lewis S. L.; Miller R. B.; Swenson, N. G.; Wiemann, M. C. & Chave, J. 2009 . **Global wood density database** [online]. <<http://hdl.handle.net/10255/dryad.235>>, acesso em 12/01/2016.

Anexo 1. Características das comunidades colonizadoras dos núcleos das três espécies nucleadoras na área savânica da Estação Ecológica do Panga antes (AF) e após (PF) a ocorrência do fogo.

Espécies	<i>Bowdichia virgilioides</i>					<i>Caryocar brasiliense</i>					<i>Qualea parviflora</i>				
	AF	Sobreviventes	Mortos	PF	Recrutas	AF	Sobreviventes	Mortos	PF	Recrutas	AF	Sobreviventes	Mortos	PF	Recrutas
<i>Agonandra brasiliensis</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0
<i>Annona crassiflora</i>	2	2	0	2	0	0	0	0	0	0	3	2	1	2	0
<i>Aspidosperma tomentosum</i>	1	1	0	1	0	4	2	2	2	0	0	0	0	0	0
<i>Bauhinia holophylla</i>	0	0	0	0	0	10	5	5	11	6	10	3	7	6	3
<i>Bauhinia rufa</i>	4	2	2	2	0	19	10	9	19	9	0	0	0	3	3
<i>Bauhinia unguolata</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bowdichia virgilioides</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Brosimum gaudichaudii</i>	2	1	1	8	7	3	3	0	7	4	3	0	3	2	2
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	5	3	2	3	0	3	3	0	4	1	9	4	5	4	0
<i>Byrsonima crassifolia</i>	3	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Byrsonima intermedia</i>	3	3	0	3	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0
<i>Byrsonima verbacifolia</i>	1	1	0	2	1	1	1	0	2	1	1	1	0	7	6
<i>Cardiopetalum calophyllum</i>	25	2	23	3	1	2	2	0	2	0	9	4	5	5	1
<i>Caryocar brasiliense</i>	5	3	2	5	2	10	8	2	10	2	10	8	2	9	1
<i>Casearia gossypiosperma</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Casearia sylvestris</i>	10	4	6	6	2	28	18	10	28	10	16	12	4	20	8
<i>Connarus suberosus</i>	0	0	0	0	0	3	1	2	9	8	10	6	4	10	4
<i>Copaifera langsdorffii</i>	45	16	29	17	1	0	0	0	0	0	12	6	6	8	2
<i>Cordia sessilis</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Coussarea hydrangeifolia</i>	2	2	0	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dalbergia miscolobium</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Dimorphandra mollis</i>	2	2	0	2	0	2	2	0	2	0	4	0	4	1	1
<i>Diospyros hispida</i>	6	4	2	5	1	0	0	0	0	0	2	1	1	1	0

<i>Duguetia furfuracea</i>	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Enterolobium gummiferum</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eriotheca gracilipes</i>	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	3	0	3	0	0
<i>Erythroxyllum deciduum</i>	2	0	2	0	0	2	0	2	1	1	3	2	1	2	0
<i>Erythroxyllum suberosum</i>	5	4	1	4	0	1	1	0	1	0	14	10	4	11	1
<i>Erythroxyllum tortuosum</i>	0	0	0	0	0	4	0	4	0	0	3	2	1	2	0
<i>Eugenia punicifolia</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	2	2	7	7	0	8	1
<i>Guapira graciliflora</i>	2	2	0	3	1	6	3	3	3	0	8	3	5	4	1
<i>Guapira noxia</i>	0	0	0	2	2	1	1	0	7	6	7	7	0	9	2
<i>Guettarda viburnoides</i>	3	2	1	2	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1
<i>Handroanthus ochraceus</i>	0	0	0	1	1	2	0	2	4	4	9	7	2	8	1
<i>Heisteria ovata</i>	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Himatanthus obovatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	2	0
<i>Kielmeyera coriacea</i>	2	1	1	1	0	1	0	1	0	0	3	1	2	4	3
<i>Lacistema aggregatum</i>	2	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leptolobium dasycarpum</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	6	3	3	6	3
<i>Leptolobium elegans</i>	3	1	2	1	0	19	13	6	13	0	0	0	0	0	0
<i>Machaerium acutifolium</i>	2	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Machaerium brasiliense</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Machaerium opacum</i>	3	2	1	3	1	5	4	1	4	0	8	4	4	5	1
<i>Maprounea guianensis</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Matayba guianensis</i>	2	2	0	3	1	1	1	0	1	0	2	1	1	1	0
<i>Miconia albicans</i>	34	21	13	24	3	26	13	13	17	4	62	29	33	34	5
<i>Miconia fallax</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Myrcia splendens</i>	44	25	19	27	2	7	7	0	11	4	36	14	22	18	4
<i>Myrcia tomentosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0
<i>Myrcia variabilis</i>	7	5	2	7	2	8	4	4	9	5	6	2	4	14	12
<i>Myrsine coriacea</i>	1	0	1	0	0	28	17	11	18	1	2	0	2	0	0

<i>Myrsine umbellata</i>	10	1	9	1	0	0	0	0	0	0	2	1	1	1	0
<i>Neea theifera</i>	1	1	0	2	1	5	4	1	8	4	13	9	4	14	5
<i>Ocotea corymbosa</i>	25	12	13	12	0	1	1	0	2	1	4	3	1	3	0
<i>Ocotea minarum</i>	36	17	19	28	11	10	9	1	19	10	27	7	20	32	25
<i>Ouratea spectabilis</i>	3	1	2	1	0	5	1	4	2	1	2	2	0	4	2
<i>Palicourea rigida</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	2	1
<i>Piptocarpha rotundifolia</i>	10	5	5	10	5	34	24	10	33	9	7	5	2	6	1
<i>Platypodium elegans</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	3	3	0	5	2
<i>Pouteria gardneri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	2	7	2	0
<i>Protium heptaphyllum</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0
<i>Qualea grandiflora</i>	2	2	0	4	2	1	1	0	6	5	8	7	1	7	0
<i>Qualea parviflora</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	23	4	19	8	4
<i>Roupala montana</i>	4	4	0	4	0	2	2	0	2	0	4	3	1	6	3
<i>Rudgea viburnoides</i>	30	19	11	26	7	1	1	0	1	0	28	16	12	20	4
<i>Schefflera macrocarpa</i>	2	2	0	2	0	0	0	0	1	1	3	2	1	2	0
<i>Siparuna guianensis</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Stricnos pseudoquina</i>	1	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stryphnodendron adstringens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Stryphnodendron polyphyllum</i>	0	0	0	0	0	2	2	0	2	0	4	4	0	5	1
<i>Styrax camporum</i>	21	11	10	11	0	1	0	1	10	10	23	9	14	9	0
<i>Styrax ferrugineus</i>	6	5	1	7	2	2	2	0	4	2	14	11	3	20	9
<i>Symplocos nitens</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Symplocos pubescens</i>	31	13	18	19	6	1	0	1	1	1	6	4	2	5	1
<i>Tabebuia aurea</i>	4	4	0	5	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tapirira guianensis</i>	35	22	13	22	0	13	4	9	4	0	31	2	29	2	0
<i>Terminalia argentea</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tocoyena formosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	4	0	0
<i>Virola sebifera</i>	3	2	1	2	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0

<i>Vochysia rufa</i>	3	1	2	1	0	0	0	0	1	1	7	5	2	5	0
<i>Vochysia tucanorum</i>	1	1	0	2	1	2	2	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Xylopia aromatica</i>	2	1	1	1	0	2	1	1	1	0	6	6	0	8	2
<i>Zeyeria montana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	4	4	0	0	0	1	1

Considerações Finais Gerais

Indivíduos isolados no cerrado sentido restrito atuam como nucleadores, promovendo mudanças macro e micro ambientais que facilitam a colonização da área da copa por uma comunidade vegetal mais densa e diversa que aquela tipicamente encontrada em áreas abertas do Cerrado. Além disso, a facilitação por indivíduos nucleadores tem possibilitado a colonização de áreas savânicas por indivíduos típicos de ambientes florestais, sendo grandes agentes na expansão de ambientes florestais em ambientes savânicos.

A ocorrência de fogo modifica a comunidade colonizadora do núcleo, alterando a estrutura e composição desta comunidade, que se apresenta menos densa que a comunidade colonizadora deste ambiente antes do fogo e com maior riqueza. O fogo direciona, ainda a diversidade funcional desta comunidade, aumentando a diversidade funcional baseada na riqueza e a ocorrência de rebrota entre os indivíduos que compõem a comunidade após o fogo. Assim, os resultados deste estudo mostram que a ausência do fogo é um dos principais fatores que permitem a expansão florestal em áreas savânicas (em áreas onde o solo comporte uma vegetação florestal), já que, na presença deste evento as espécies típicas de ambiente florestal sofrem grandes impactos (mortalidade e *topkill*) e não possuem alta capacidade de resiliência.

A espécie nucleadora exerce influencia na composição e estrutura da comunidade colonizadora dos núcleos, desde que haja diferença na forma como cada espécie interfere no meio ao entorno. Assim, núcleos com características que proporcionem maior sombreamento, maior umidade e maior disponibilidade de nutriente tendem a apresentar maior densidade e diversidade de colonização, especialmente de espécies florestais. Entretanto, mais importante que a espécie que compõem o núcleo é a função que ela desempenha no processo de nucleação. Ou seja, quanto maior for a capacidade do indivíduo nucleador, independente da espécie, de gerar maior sombreamento, maior umidade e maior disponibilidade de nutrientes, mais densa e mais diversa será a comunidade colonizadora deste núcleo.

O processo de nucleação vem sendo amplamente estudado para aplicação em projetos de recuperação de áreas degradadas. A compreensão do processo natural de nucleação contribui para o aprimoramento das técnicas de recuperação de áreas degradadas e permite compreender padrões nos processos de colonização, que são importantes para a conservação de áreas já protegidas.

