



**ATRIBUTOS DE PROTEÇÃO ÀS GEMAS AXILARES
EM ESPÉCIES LENHOSAS DISTRIBUÍDAS NO
GRADIENTE LATITUDINAL DO CERRADO**

BRUNA HELENA DE CAMPOS

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biotecnologia, Campus de Botucatu,
UNESP, para obtenção do título de
Mestre no Programa de Pós-Graduação
em Ciências Biológicas (Botânica),
Área de concentração: Morfologia e
Diversidade Vegetal

**BOTUCATU – SP
2018**



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"Julio de Mesquita Filho"

INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS DE BOTUCATU

**ATRIBUTOS DE PROTEÇÃO ÀS GEMAS AXILARES
EM ESPÉCIES LENHOSAS DISTRIBUÍDAS NO
GRADIENTE LATITUDINAL DO CERRADO**

BRUNA HELENA DE CAMPOS

PROFA. DRA. ELZA MARIA GUIMARÃES SANTOS
ORIENTADORA

PROFA. DRA. SILVIA RODRIGUES MACHADO
COORIENTADORA

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biotecnologia, Campus de Botucatu,
UNESP, para obtenção do título de
Mestre no Programa de Pós-Graduação
em Ciências Biológicas (Botânica),
Área de concentração: Morfologia e
Diversidade Vegetal

BOTUCATU – SP
2018

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSANGELA APARECIDA LOBO-CRB 8/7500

Campos, Bruna Helena de.

Atributos de proteção às gemas axilares em espécies lenhosas distribuídas no gradiente latitudinal do Cerrado / Bruna Helena de Campos. - Botucatu, 2018

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de Botucatu

Orientador: Elza Guimarães

Coorientador: Silvia Rodrigues Machado

Capes: 20300000

1. Cerrados. 2. Botânica - Morfologia. 3. Biodiversidade.

Palavras-chave: cerrado; gemas; gradiente latitudinal.

*Dedico esse trabalho com todo amor e gratidão aos meus pais, **Benedito e Márcia**, por todo investimento e esforço para que eu seguisse meus sonhos.*

Agradecimentos

À **Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES)** pela bolsa de estudos concedida.

Ao **Programa de Pós Graduação em Ciências Biológicas (Botânica)** pela oportunidade de realização do Mestrado.

À Profa. Dra. **Elza Maria Guimarães Santos**, pela orientação, confiança e paciência durante a realização dessa dissertação. Por me incentivar a crescer profissionalmente, por despertar em mim o interesse pelo Cerrado e por me dar a oportunidade de realizar o campo em lugares que não imaginei conhecer.

À Profa. Dra. **Silvia Rodrigues Machado**, pelo apoio a pesquisa, atenção e prontidão com os compromissos como coorientadora.

Ao **Laboratório de Pesquisas em Anatomia Vegetal (LPAV)**, coordenado pelas professoras **Silvia Rodrigues Machado** e **Tatiane Maria Rodrigues**, pelo suporte e espaço cedido durante o processamento e análise do material de anatomia. Aos amigos do laboratório, pelos momentos descontraídos durante a famosa pausa para o chá-mate, pelas conversas e pelo auxílio nas dúvidas corriqueiras: **Daiane Maia, Diana Seixas, Fernanda Palermo, Juan Nicolai, Ricardo Tozin, Stefany Cristina, Tayeme Piva, Sérgio Adachi** e **Wand Vargas**.

À Dra. **Yve Canaveze**, pelo demasiado auxílio com o processamento das amostras para anatomia, por todos os ensinamentos, pelo apoio, pela amizade, principalmente pela paciência e prontidão em me ajudar durante todas as etapas do trabalho.

Ao **Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (Inpe)**, principalmente ao **João Arthur Pompeu**, pela dedicação e paciência em me ensinar sobre análises espaciais e por me receber tão bem durante o período em que estive no INPE.

Ao **Departamento de Física e Biofísica**, em especial ao **Laboratório de Física Aplicada** e ao **Edson Bruder**, pelo auxílio no processamento das amostras para queima no calorímetro e pelas discussões construtivas sobre flamabilidade.

Ao professor **Marco Batalha**, pelas contribuições que acrescentaram muito ao trabalho.

À **Estação Ecológica do Panga, Estação Ecológica de Águas Emendadas, ao Parque Estadual do Cerrado e a todos os funcionários**, pela autorização concedida para realização desse trabalho.

Ao **ICMBIO** pela autorização concedida para entrada no Parque Nacional da Chapada das Mesas, em especial ao **Paulo**, funcionário que nos auxiliou na procura das espécies no Parque.

Aos **professores, servidores e amigos de pós graduação do departamento de Botânica**.

Aos meus queridos amigos, alunos do **Laboratório de Ecologia e Evolução das Interações Planta-Animal, Adriano Valentin, Camila Vaz, Marília Quinalha e Priscila Tunes**, por me acolherem tão bem quando me tornei aluna do Lab. Eco, pelas divertidas idas a campo, pelas conversas “terapêuticas”, pelo companheirismo, apoio e por todos os momentos vividos dentro e fora do laboratório.

Às minhas amigas de república, **Amanda Ungari, Bárbara Figueira, Bianca Guerra, Camila Pergentino, Gabriela Ribeiro, Isabela Poscidônio, Laís Augusti, Laís Momesso, Ligia Abe, Natália Carvalho, Rafaela Kimura e Thaís Blazissa**, por todos esses anos de companheirismo, pelos ensinamentos gerados pela convivência coletiva na **Lactá**, pelas experiências trocadas que me ajudaram a crescer e me tornar quem eu sou hoje. Sem vocês Botucatu não teria graça!

Aos meus colegas de sala e melhores amigos, **Felipe Yamashita, Lidiane Coffacci e Tamires Frazon**, pelos momentos divertidos que tivemos e pelo apoio durante os momentos tristes. Sem a amizade e companheirismo de vocês a graduação teria sido muito mais difícil.

Aos meus amigos de Botucatu e de Holambra, **André Sartori, Danilo Hohne, Laura den Hartog, Amanda Eburneo, Elisa Costa e Yasmim Campos**, que de alguma forma sempre me apoiaram e estiveram presentes nos momentos bons e ruins.

Ao querido e amado, **João de Deus**, por todo o carinho, auxílio, companheirismo, amor, apoio, além da paciência e compreensão incondicionais fornecidas desde sempre.

Aos meus pais, **Benedito e Márcia**, pela educação, pelo amor, pelo apoio e suporte em todos os momentos da minha vida. Por terem me incentivado a escolher um curso de que eu gostasse e terem aceitado seguir o sonho da Biologia comigo. Por serem pais presentes, exemplos de ética, confiança, dedicação e por nunca me deixarem desistir no meio do caminho. Vocês foram essenciais para a realização desse trabalho e também dos meus objetivos de vida alcançados até agora. Amo vocês!

SUMÁRIO

1. Resumo.....	7
Abstract.....	8
2. Introdução.....	9
3. Material e métodos.....	11
4. Resultados.....	20
5. Discussão.....	32
6. Referências bibliográficas.....	39
7. Apêndices.....	48

**Este trabalho foi redigido na forma de artigo científico a ser submetido ao
periódico *Austral Ecology***

Atributos de proteção às gemas axilares em espécies lenhosas distribuídas no gradiente latitudinal do cerrado

1. Resumo

A variação em atributos de proteção, principalmente os foliares, pode ter importante papel no desempenho das espécies ao longo de um gradiente de condições ambientais ou em habitats heterogêneos. O domínio Cerrado está inserido em um gradiente climático e suas formações savânicas estão submetidas a queimadas recorrentes. Neste trabalho nós caracterizamos atributos de proteção às gemas em três espécies lenhosas, coocorrentes em fitofisionomias savânicas ao longo do gradiente latitudinal N-S do Cerrado e investigamos a ocorrência de fogo em uma escala espaço-temporal. Caracterizamos a posição das gemas nas plantas, morfologia e anatomia e indicadores de flamabilidade das mesmas. De modo geral, as plantas de diferentes localidades apresentaram diferenças quanto a altura das gemas na planta em relação ao nível do solo, sendo que plantas mais altas foram observadas nas latitudes menores e as mais baixas nas latitudes maiores, provavelmente devido a maior produtividade associada à proximidade da linha do Equador. Primórdios com maior área ocupada por idioblastos fenólicos foram observados nas duas localidades mais próximas à linha do Equador, possivelmente devido a alta intensidade de radiação. Além disso, registramos distintos regimes de queimada nas cinco localidades nos últimos 15 anos. Considerando a ampla distribuição geográfica das três espécies deste estudo, podemos concluir que suas gemas axilares toleram certa variação nos fatores climáticos como a amplitude de temperatura, radiação solar e pluviosidade. Além disso, essas espécies são capazes de persistir em ambientes com distintas frequências de fogo, sendo que a altura das gemas em relação ao nível do solo parece ser a característica mais determinante na manutenção dos rametas nessas localidades. A utilização de abordagens complementares, incluindo a caracterização do clima, frequência de fogo, características morfológicas e anatômicas das plantas, permitiu um conhecimento mais profundo sobre fatores abióticos potencialmente associados aos atributos de proteção às gemas e permitiu-nos inferir sobre as respostas interativas entre clima-planta-fogo em ecossistemas savânicos.

Palavras-chave: gemas; cerrado; gradiente latitudinal.

Abstract

The variation in protection traits, especially the foliar ones, can play an important role in species performance along a gradient of environmental conditions or in heterogeneous habitats. The Cerrado domain is inserted in a climatic gradient and its savannah formations are under recurrent burning. In this study, we characterized bud protection traits of three woody species that co-occur in savannah phytophysiognomys along the Cerrado latitudinal gradient and we investigated fire occurrence in a spatio-temporal scale. We characterized bud position in each plant species, its morphology, anatomy and flammability indicators. In general, plants of different locations showed differences in bud height in relation to soil level. Taller plants were observed at lower latitudes and the smallest ones at higher latitudes, probably due to the higher productivity associated to the proximity to Equator line. Primordia with a larger area occupied by phenolic idioblasts were observed in the two locations nearest to the Equator line, possibly due to high radiation intensity. Besides that, we registered different fire regimes at the five locations in the last 15 years. Considering the wide distribution of the three species of this study, we can conclude that their axillary buds tolerate some variation in climatic factors like temperature, solar radiation and pluviosity amplitude. Besides that, this species are capable of persisting in environments under different fire frequency. Additionally, bud height in relation to the soil level seems to be the most determinant factor related to ramet maintenance in these locations. The use of complementary approaches, including climate and fire frequency, plants morphologic and anatomic characteristics, provided us with a deeper knowledge about potentially abiotic factor associated to bud protection traits and allowed us to infer about the interactive climate-plants-fire responses in savannah ecosystems.

Keywords: buds; Cerrado; latitudinal gradient.

2. Introdução

A latitude representa um complexo gradiente ambiental associado à variação na quantidade de radiação solar, sendo que populações vegetais que ocorrem próximas à linha do Equador recebem mais energia solar do que aquelas que ocorrem em latitudes maiores em função do ângulo de incidência dos raios solares sobre a superfície do planeta (Gurevitch *et al.* 2009; Reboita *et al.* 2012; Ricklefs 2014). O tamanho das plantas (Moles *et al.* 2009) e atributos de proteção foliares, tais como o grau de desenvolvimento do indumento e a espessura da camada limite (Amada *et al.* 2017), além de acúmulo de compostos secundários (Verdaguer *et al.* 2018), podem variar ao longo de gradientes ambientais, devido às condições de radiação solar, temperatura do ar e pluviosidade, componentes primários do clima de uma região, que são determinados principalmente pela quantidade de energia radiante que a mesma recebe do Sol (Gurevitch *et al.* 2009).

Variações morfológicas, fenológicas, fisiológicas e em diversos caracteres relacionados à história de vida das plantas têm sido associadas a populações distribuídas ao longo de gradientes latitudinais (Chapin *et al.* 2002; Lambers *et al.* 2008; Gurevitch *et al.* 2009). A variação em atributos de proteção pode ter um importante papel no desempenho das espécies ao longo de um gradiente de condições ambientais ou em habitats altamente heterogêneos (Sandquist e Ehleringer 1997; Valladares *et al.* 2006, 2007). Neste sentido, esperamos que nas gemas, onde se localizam regiões meristemáticas essenciais ao crescimento e renovação das plantas (Bell 2008), os atributos de proteção desempenhem papel fundamental no sentido de manter sua integridade frente à heterogeneidade ambiental. Os atributos de proteção às gemas incluem escamas e catafilos, perfis, estípulas e bainhas foliares envolvendo o conjunto formado pelo meristema apical e primórdios foliares, bem como a presença de indumento denso e acúmulo de compostos secundários em órgãos foliares associados às gemas (Bell 2008; Verdaguer *et al.* 2018).

O domínio do Cerrado no Brasil estende-se por um amplo gradiente latitudinal, desde 5° N (em Roraima) até 25° S (no Paraná) (Durigan *et al.* 2003) e é composto por diversas formações vegetais, incluindo as formações de cerrado *sensu lato* e fisionomias savânicas (Batalha 2011). Embora a área nuclear do Cerrado se concentre na região Centro-Oeste, esse domínio pode apresentar extensões nas regiões Norte, Nordeste, Sudeste e Sul do Brasil, em áreas marginais ou disjuntas à área central (Eiten 1972;

Coutinho 2000; Ratter *et al.* 2003). O clima predominante da área nuclear do domínio do Cerrado é o tropical úmido-seco, caracterizado pela redução da pluviosidade e temperatura durante o inverno; no entanto, áreas marginais ao sul do domínio do Cerrado estão submetidas ao clima subtropical úmido, estando sujeitas a temperaturas abaixo de 0 °C durante o inverno e a um regime de chuvas bem distribuído ao longo do ano (Mendonça e Danni-Oliveira 2007).

Além de o domínio Cerrado estar inserido em um gradiente climático, suas formações savânicas estão submetidas a queimadas recorrentes. As estratégias de plantas lenhosas que rebrotam após o fogo são bem conhecidas e incluem a proteção de gemas pelo solo, quando estão localizadas em órgãos subterrâneos, ou pela casca espessa, quando estão localizadas nos órgãos aéreos, além da altura das gemas em relação ao solo, a qual está associada à intensidade de exposição às chamas (Clarke *et al.* 2013, Charles-Dominique *et al.* 2015). Estudos recentes têm mostrado que a localização da gema no caule, se totalmente exposta na superfície ou embutida em diferentes níveis no interior da casca espessa, determina diferentes níveis de proteção das gemas ao fogo (Charles-Dominique *et al.* 2015). No entanto, questionamentos têm sido feitos se gemas de espécies lenhosas que possuem casca fina, porém com excepcional sobrevivência após queimadas, são eficientemente protegidas do fogo (Charles-Dominique *et al.* 2015). As gemas dessas espécies devem apresentar outros atributos de proteção uma vez que os danos causados por eventos de fogo natural podem ser reduzidos, caso seus meristemas e primórdios foliares jovens estejam envoltos por escamas e catafilos (Strasburger 1983; Archibold 2012). Além disso, alguns compostos presentes nos tecidos da própria gema e nos tecidos circundantes como, por exemplo, terpenos, podem afetar sua inflamabilidade (Alessio *et al.* 2008; Bradshaw *et al.* 2011; Pausas *et al.* 2017).

Neste trabalho nós caracterizamos atributos de proteção às gemas em três espécies lenhosas, coocorrentes em fitofisionomias savânicas de cerrado, ao longo de um gradiente latitudinal. Investigamos também a ocorrência de fogo em uma escala espaço-temporal ao longo deste gradiente. Neste contexto, escolhemos atributos que pudessem variar em resposta às condições abióticas do gradiente latitudinal e à frequência de fogo. Além disso, avaliamos se os atributos apresentados são exclusivos de uma dada espécie ou se as espécies amostradas compartilham combinações de atributos associadas com variações ambientais.

3. Material e métodos

3.1 Áreas de estudo

Realizamos o estudo em cinco áreas de fisionomias savânicas de cerrado *sensu lato* (Tab. 1), distribuídas ao longo de uma transecção de cerca de 2200 km no gradiente latitudinal N-S do Cerrado, variando de 7° a 24° de latitude Sul e 46° a 48° de longitude Oeste (Fig. 1), aqui denominadas localidades 1 a 5.

Tabela 1. Caracterização das populações amostradas em um gradiente latitudinal no Domínio do Cerrado, Brasil.

Localidades	Latitude Longitude	Cidade Estado	Tipo vegetacional e localização dos indivíduos amostrada	Tipo de solo	Textura do solo
1	07°19' - 07°31' S 46°02' - 47°28' O	Carolina e Balsas MA	Fragmentos de campo cerrado e cerrado <i>sensu</i> stricto em propriedades privadas	Latossolo Amarelo/Podzóli co Vermelho- Amarelo ¹	média a muito argilosa/ arenosa ¹
2	10°17' - 10°42' S 48°07' - 48°24' O	Taquaruçu do Porto e Porto Nacional TO	Fragmentos de campo cerrado em propriedades privadas	Latossolo Vermelho- Amarelo ²	média a argilosa ²
3	15°31' - 15°35' S 47°32' - 47°37' O	Brasília DF	Campo cerrado na Estação Ecológica de Águas Emendadas	Latossolo Vermelho distrófico ³	argilosa ⁴
4	19°09' - 19°11' S 48°23' - 48°24' O	Uberlândia MG	Campo cerrado e cerrado <i>sensu</i> stricto na Estação Ecológica do Panga e arredores	Latossolo Vermelho- Amarelo ⁵	granular média ⁵
5	24°10' - 24°14' S 49°39' - 49°43' O	Jaguariaíva PR	Campo cerrado no Parque Estadual do Cerrado	Latossolo Vermelho ⁶	média a argilosa ⁶

¹ Jacomine 1972, ²Oliveira 2009, ³Martins *et al.* 2007, ⁴Lacerda e Barbosa 2012, ⁵Vasconcelos *et al.* 2014, ⁶Uhlmann *et al.* 1997.

Utilizamos médias mensais das temperaturas máxima, mínima e mínima absoluta, além das médias da pluviosidade mensal de estações meteorológicas das áreas de estudo ou das estações mais próximas, a longo do período de 1985-2015, provenientes do Banco de Dados Meteorológicos para Ensino e Pesquisa (BDMEP). Para o estado do Maranhão, a estação consultada foi a de Carolina (82765). Para o Tocantins, a estação foi a de Porto Nacional (83064). Para o Distrito Federal, utilizamos dados da estação de Brasília (83377). A estação de Uberaba (83577) foi fonte para os dados de Minas Gerais, e a estação de Castro (83813) para os do Paraná. Construímos um climadiagrama para cada área, seguindo o modelo proposto por Walter *et al.* (1975) em que as escalas de temperatura e pluviosidade obedecem à relação 1:2, possibilitando a identificação de períodos úmidos, superúmidos e secos. Utilizamos o pacote ‘*iki.dataclim*’ (Orlowsky 2014) disponível no programa R (versão 3.4.0, R Core Team 2014) para a construção dos climadiagramas (Fig. 1). Para caracterizar de forma mais completa as áreas de amostragem, obtivemos dados de radiação para cada ponto amostrado em todas as cinco localidades no Centro de Referência de Energia Solar e Eólica (CRESESB) e os valores indicados são médias diárias dos locais em kWh/m².dia. Os dados de altitude foram obtidos a partir do georreferenciamento de cada indivíduo amostrado e também correspondem à média dos 20 pontos para cada localidade.

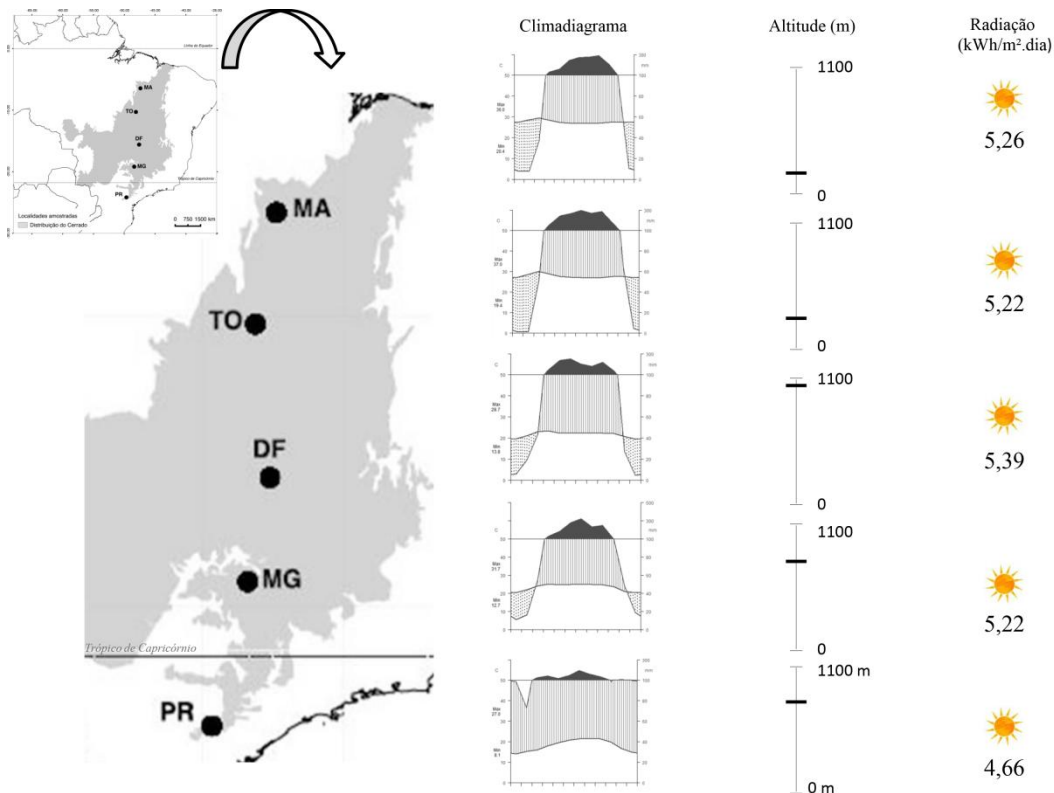


Figura 1. Localidades de amostragem distribuídas no gradiente latitudinal do Domínio Cerrado. Mapa adaptado de IBGE 2016. Os climadiagramas foram elaborados a partir de dados obtidos das estações meteorológicas das áreas de estudo ou das estações mais próximas entre os anos de 1985 a 2015, seguindo o modelo proposto por Walter *et al.* 1985. A área do gráfico em textura sólida preta representa o período superúmido; a área do gráfico hachurada acima da linha da temperatura representa o período úmido; a área preenchida por pontos abaixo da linha de temperatura representa o período seco. Maranhão (MA), Tocantins (TO), Distrito Federal (DF) e Minas Gerais (MG) estão sob o clima tropical úmido-seco e Paraná (PR) sob o clima subtropical úmido (Mendonça e Danni-Oliveira 2007). As altitudes das áreas estão indicadas por meio da barra transversal. Barra vertical inicia em 0 m a partir do nível do mar. A radiação foi obtida no Centro de Referência de Energia Solar e Eólica (CRESESB) e os valores indicados são médias diárias dos locais em kWh/m².dia.

3.2 Espécies estudadas

Comparamos levantamentos florísticos de diversas áreas (Araújo 2002; Linsingen *et al.* 2006; Medeiros 2013; Vasconcelos *et al.* 2014; Felfili *et al.* 2015) e selecionamos três espécies que ocorriam em todo o gradiente latitudinal amostrado. Selecionamos, em cada indivíduo amostrado, o ramo mais próximo do solo para coletar as gemas axilares para análises morfológicas, anatômicas e de indicadores de flamabilidade.

Miconia albicans (Sw.) Steud. (Melastomataceae) é um arbusto ou arvoreta com 0,7 - 3 m de altura; apresenta os ramos e a face abaxial das folhas densamente revestidos por tricomas aracnóides (Goldenberg 2004). É uma espécie típica de fisionomias savânicas, porém pode ser encontrada em fisionomias florestais (Hoffmann 1996). Seus ramos são sensíveis ao calor e podem ser destruídos mesmo por queimadas de menor intensidade, embora seu eixo caulinar principal, quando não destruído pelo fogo, possa permanecer no ambiente mesmo após uma queimada severa (Miyanishi e Kellmann 1986). Após o distúrbio, os indivíduos podem apresentar intensa rebrota (Hoffmann e Solbrig 2003; Dodonov *et al.* 2014), principalmente basal (Dodonov *et al.* 2014), porém também podem apresentar rebrota aérea (Medeiros e Miranda 2008; Dodonov *et al.* 2014).

Solanum lycocarpum A. St. Hil. (Solanaceae) é um arbusto ou arvoreta, com 1 - 5 m de altura, possui caule de ramos armados, recoberto por indumento de coloração esbranquiçada a amarelada e folhas densamente pilosas em ambas as faces, com tricomas tectores e glandulares (Elias *et al.* 2003). A espécie ocorre em fisionomias campestres e florestais de cerrado, bordas de fragmentos de formações savânicas e em áreas perturbadas (Oliveira-Filho e Oliveira 1988). Possui rápido crescimento e tolerância ao sol, além de suportar clima árido e períodos de seca prolongados, resistindo ainda a ciclos anuais de queimadas antrópicas (Campos 1994; Oliveira-Júnior *et al.* 2003).

Zeyheria montana Mart. (Bignoniaceae) é um subarbusto ou arbusto com 1 - 3 m de altura e pode, eventualmente, apresentar-se como arvoreta (Bittencourt e Semir 2004). Possui ramos jovens recobertos por tricomas estrelados (Gentry 1992). É uma espécie típica de fisionomias savânicas de cerrado podendo raramente ser encontrada em formações mais fechadas como cerradão (Hoffmann *et al.* 1996), visto que não é uma espécie que apresenta tolerância à sombra (Pilon e Durigan 2017) e seu

estabelecimento pode ser afetado nessas áreas (Hoffmann 2000). Esta espécie apresenta sistema subterrâneo bem desenvolvido, portador de gemas responsáveis por sua rebrota após injúrias às porções aéreas (Guimarães 2008).

Exsicatas das espécies estudadas em cada localidade encontram-se depositadas no Herbário Irina Delanova Gemtchujnicóv – BOTU do Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista, em Botucatu, SP, Brasil, sob os números 32838 a 32848.

3.3. Análise da frequência de fogo nas localidades amostradas

Registramos as coordenadas geográficas das 300 plantas amostradas por meio do sistema de posicionamento global americano (GPS), que serviram de base para análise da frequência de ocorrência de fogo. Para cada ponto registrado, atribuímos o valor específico de quantidade de área queimada naquele local, detectadas no período de 2001 a 2016 a partir de dados de sensoriamento remoto. Utilizamos os dados de área queimada do produto MCD64A1, versão 6, que combina imagens do sensor MODIS (*Moderate Resolution Imaging Spectrometer*), a bordo dos satélites Acqua e Terra. Este produto utiliza as imagens MODIS de reflectância de superfície e de observação de focos ativos de queimadas para gerar mapas mensais de área queimada em uma resolução espacial de 500 metros (Giglio *et al.* 2009). O período determinado foi de janeiro de 2001 a dezembro de 2016, cobrindo, portanto toda a série histórica disponibilizada pelo LPDAAC (*Land Processes Distributed Active Archive Center*). Integramos os mapas mensais no período analisado para calcular a quantidade de vezes que cada ponto foi queimado. Considerando a imprecisão do GPS e as incertezas do produto de sensoriamento remoto, também consideramos na soma os pontos referentes ao menor elemento da imagem (*pixel*) adjacentes a cada coordenada registrada.

Para quantificar a heterogeneidade dos padrões espaciais de ocorrência do fogo na escala regional do Cerrado, detectar padrões de autocorrelação espacial e identificar agrupamentos de frequência de fogo, realizamos uma análise exploratória dos dados obtidos a partir do produto MYD14A1, também disponibilizado pelo LPDAAC. Esse produto utiliza imagens diárias do sensor MODIS, a bordo do satélite Acqua, para identificar focos de queimadas com uma resolução espacial de 1 km. As imagens MODIS/Acqua são utilizadas como referência no Programa de Monitoramento de Queimadas do INPE (Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais) e os dados diários

foram integrados no período de 01/01/2007 a 31/12/2016, cobrindo uma década de análise. Submetemos o número de focos detectados em cada célula da grade a uma transformação de log para reduzir a disparidade dos dados originais e aumentar o desempenho do método de análise.

3.4 Caracterização da altura e da morfologia dos atributos de proteção às gemas

Coletamos amostras de 20 indivíduos de cada espécie em cada localidade nos meses de março e abril de 2016 e 2017. Realizamos a amostragem de forma assistemática utilizando transecções de cerca de 100 metros de comprimento e estabelecendo uma distância mínima de 2 metros entre os indivíduos amostrados. Em cada indivíduo amostrado, medimos a altura da gema mais próxima e da mais distante do nível do solo.

Fixamos as amostras em FAA 50 por 72 h e posteriormente as estocamos em etanol 70% (Johansen 1940). Analisamos essas amostras sob estereomicroscópio com câmera digital acoplada para medir a área do primórdio mais externo, contar o número de primórdios foliares, determinar a porcentagem da área do primórdio coberta por tricomas (20 indivíduos/ espécie/ área) e a espessura da camada de tricomas (camada limite) da face inferior dos primórdios (5 indivíduos/ espécie/ área). Para obter essas medidas, processamos as imagens no programa *Leica Application Suite 3.8*.

3.5 Caracterização anatômica dos atributos associados à proteção das gemas

Sorteamos seis indivíduos/ espécie/ área para esta etapa. Essas amostras foram fixadas em FAA 50 por 72 h (Johansen 1940), desidratadas em série etílica e incluídas em resina hidróxi-etil-metacrilato. Fizemos secções longitudinais da gema axilar (um indivíduo/ espécie/ área) e transversais do terço mediano do primórdio foliar (ou par de primórdios) mais externo (cinco indivíduos/ espécie/ área) em micrótomo rotativo (5-6 µm de espessura) e coramos os cortes com azul de toluidina, pH 4,7 (O'Brien *et al.* 1964). Análises preliminares mostraram a presença de idioblastos fenólicos (cloreto férrico; Johansen 1940), e cristalíferos em *M. albicans* e unicamente de idioblastos cristalíferos em *S. lycocarpum*. Em *Z. montana* não foi registrada presença de idioblastos. Assim, nas secções transversais do terço mediano do primórdio foliar mais externo, na região da nervura principal, mensuramos: 1) a área relativa ocupada por idioblastos fenólicos na região cortical em *M. albicans* e 2) a área relativa ocupada por idioblastos cristalíferos na região cortical em *M. albicans* e *S. lycocarpum*. Analisamos

as secções anatómicas em microscópio de luz com câmara digital acoplada e obtivemos as medidas com auxílio do programa *Leica Application Suite 3.8*.

3.6. Caracterização de indicadores de flamabilidade

Análise do poder calorífico superior (PCS): Mantivemos as porções dos ramos coletados em sacos de papel com sílica até a chegada ao laboratório. Após isso, os sacos de papel foram dispostos em estufa com circulação de ar a 70° C para desidratação dos tecidos até a estabilização do peso e obtenção do peso seco do material. Sorteamos de seis a sete indivíduos para obtenção das gemas para cada amostra (3 amostras/ espécie/ área). Trituramos as amostras para a confecção de pastilhas prensadas de 0,5 g, dispusemos as pastilhas em estufa a 102 °C até estabilização do peso e as submetemos à combustão em bomba calorimétrica. Medimos a variação da temperatura em função do tempo utilizando um termômetro de precisão e cronômetro. Medimos a temperatura no primeiro minuto após o início da combustão e a seguir a cada 30 segundos até estabilização da mesma. Após a combustão das pastilhas, seguimos a norma ABNT NBR-8633 (1984) para a determinação do poder calorífico superior de cada amostra utilizando a seguinte equação:

$$PCS = (K + MA) \times \Delta t / MS$$

Onde: K – constante do calorímetro, 489g; MA – massa de água utilizada no calorímetro, 2500g; Δt – diferença de temperatura (temperatura inicial - temperatura final °C); MS – massa seca da amostra.

Neste método, determinada quantidade de combustível é queimada em um sistema fechado, não havendo perda de calor na mudança de fase, pois mesmo se houver água no material combustível esta é evaporada e novamente condensada no sistema (Aroni 2005). Experimentos como este são classificados como de ‘flamabilidade seca’, que consiste na queima do material sob teor de umidade muito baixo (<5%) e são considerados confiáveis, pois se aproximam das condições naturais encontradas em ecossistemas sazonalmente secos (Varner *et al.* 2015).

Histolocalização de compostos potencialmente flamáveis: Adicionalmente, fizemos testes histoquímicos no terço mediano do primórdio mais externo para detecção de classes de substâncias que podem estar relacionadas com flamabilidade: lipídios totais (Sudan IV; Pearse 1972), terpenos e óleo-resinas (reagente de NADI; David e Carde 1964).

3.7 Análise dos dados

Análise exploratória da distribuição dos focos de queimada no gradiente latitudinal: Para avaliar a autocorrelação espacial da frequência de fogo no Cerrado, utilizamos as estatísticas exploratórias espaciais global e local de Moran. A análise global de Moran mede a autocorrelação espacial e é avaliada por um teste de hipótese nula de localização aleatória, sem associação espacial (Anselin 1995; Anselin *et al.* 2007). No entanto, a estatística global fornece a medida do conjunto geral dos agrupamentos e não revela a localização dos mesmos e dos pontos discrepantes ou o tipo de correlação espacial que pode existir entre os dados. Para superar essas limitações, utilizamos indicadores locais de autocorrelação espacial (LISA), bem como o índice local de Moran. O LISA é um indicador de padrões espaciais e fornece um diagnóstico de instabilidade local, ex. áreas onde os padrões locais não estão alinhados com a indicação global. Assim, o LISA permite identificarmos as regiões em que uma determinada célula da grade, bem como se seus vizinhos adjacentes apresentam valores significativamente altos ou baixos de frequência de fogo, com relação à média global, formando agrupamentos classificados como alto-alto ou baixo-baixo, respectivamente. Esse agrupamento é um indicador das regiões que mais queimam (alto-alto) e que menos queimam (baixo-baixo), com significância de 0,05.

Caracterização da altura e da morfologia dos atributos de proteção às gemas: Nós utilizamos a análise de variância multivariada de permutação (Permanova; Anderson 2001) para estabelecer se os indivíduos de distintas localidades poderiam ser diferenciados por uma combinação de atributos. Nesta análise foram incluídas variáveis morfológicas que pudessem responder tanto ao gradiente ambiental, quanto à frequência de fogo, incluindo altura mínima e máxima das gemas em relação ao nível do solo, área do primórdio foliar mais externo e número de primórdios. A porcentagem da área dos primórdios coberta por tricomas foi retirada da análise porque todas as espécies apresentaram 100% de cobertura em todas as localidades amostradas. Quando os valores de p da Permanova foram significativos, aplicamos a comparação par-a-par para verificar entre quais localidades estavam as diferenças. Posteriormente utilizamos a Análise de Componentes Principais (ACP) para interpretar os resultados da Permanova e determinar se as plantas das diferentes localidades estariam associadas a atributos particulares. Para a ACP, utilizamos a distância euclidiana e matriz de correlação. Realizamos a análise no ambiente R 3.3.3 utilizando a função “prcomp” proveniente do

pacote “stats”. Realizamos uma Anova para as variáveis que definiram o primeiro e o segundo componente da ACP de cada espécie quando os dados apresentaram distribuição normal.

Análise anatômica dos atributos associados à proteção das gemas: Para compararmos a área relativa ocupada por idioblastos fenólicos, cristalíferos e a espessura da camada limite do primórdio foliar mais externo utilizamos análise não paramétrica devido ao pequeno número de repetições de cada área e à distribuição não-normal dos dados (Zar 2010). Os dados foram submetidos à análise de Kruskal-Wallis e quando a diferença foi significativa, utilizamos o teste de comparações múltiplas para amostras independentes de Nemenyi com o intuito de verificar as diferenças entre as localidades. Os testes foram realizados em ambiente R 3.3.3 utilizando a função “posthoc.kruskal.nemenyi.test” proveniente do pacote “PMCMRplus”.

Análise dos indicadores de flamabilidade: Utilizamos a análise de variância (Anova) para verificar se havia diferenças no poder calorífico superior entre as áreas. Aplicamos, previamente, testes de normalidade (Shapiro-Wilk) e homogeneidade.

4. Resultados

4.1 Frequência de fogo nas localidades amostradas ao longo do gradiente latitudinal

A frequência dos focos ativos em um período de 10 anos (2007-2016) derivado dos dados do MODIS foi utilizada para gerar um mapa para toda a área do Cerrado (Fig. 2a). O máximo de focos ativos para determinado ponto foi de 44 dias durante os 10 anos, sendo a média de 4,4 dias/ano e a média geral de $0,084 \pm 0,138$. A regularidade em termos da frequência do regime de fogo em cada área é evidente. É possível observar ‘hotspots’ onde os focos são mais frequentes (queimados de 0,9 – 1,2 vezes) e os pontos frios (queimados de 0-0,6 vezes). Os focos ativos de fogo apresentam uma tendência a estarem autocorrelacionados espacialmente (Índice de Moran: 0,76, $p=0,05$). Essa autocorrelação espacial também pode ser observada no mapa do LISA (Fig. 2b). Essa análise possibilita a desagregação dos pontos do MODIS naqueles que queimaram muito (alto-alto), aqueles que queimaram menos (baixo-baixo) e aqueles que não foram estatisticamente significativos no padrão espaço-temporal de ocorrência de fogo. O LISA indica um padrão espacial – pontos que queimam muito tendem a estar em áreas mais ao norte da distribuição do Cerrado e áreas que queimam menos, mais ao sul.

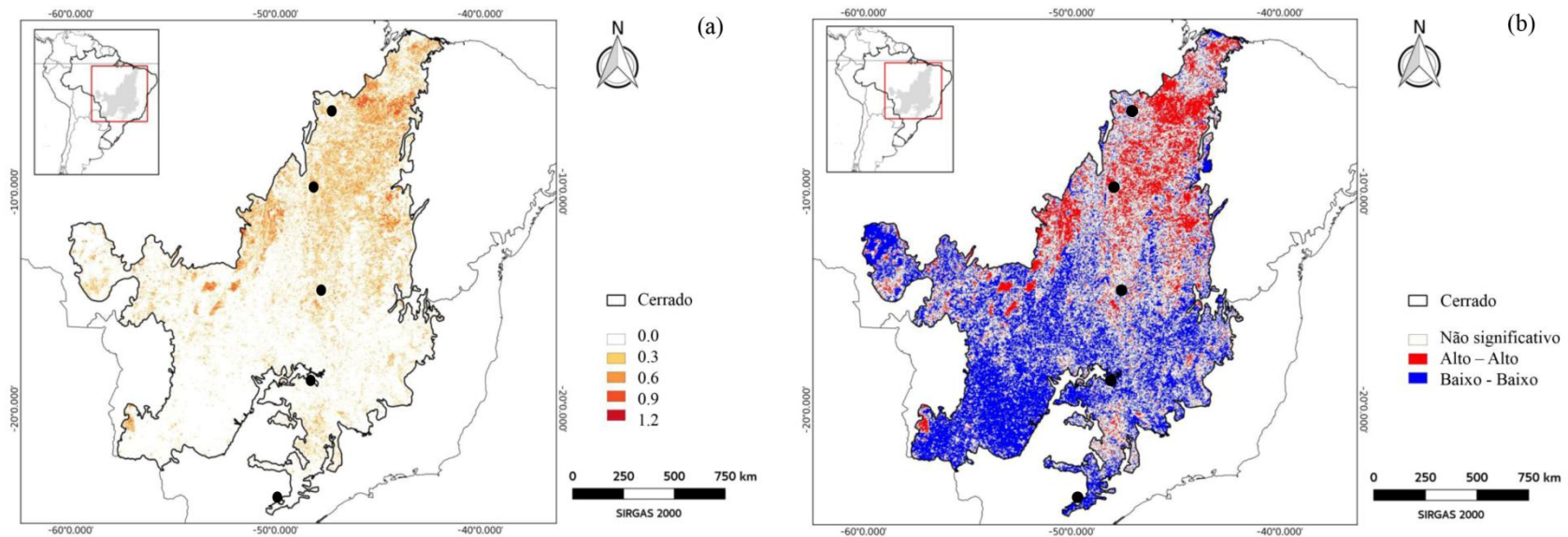


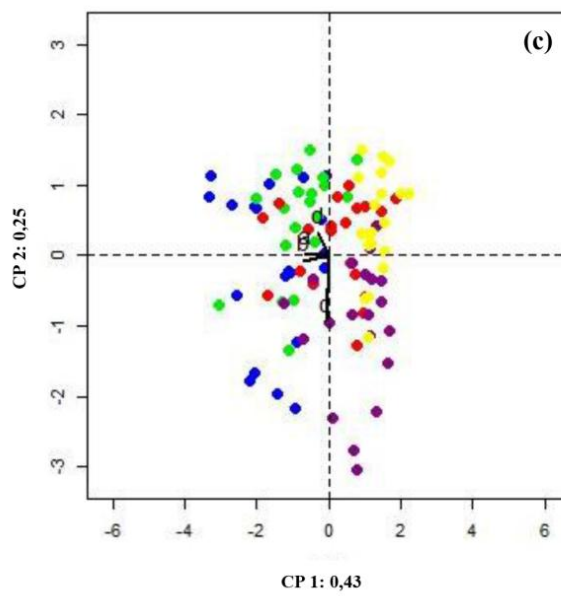
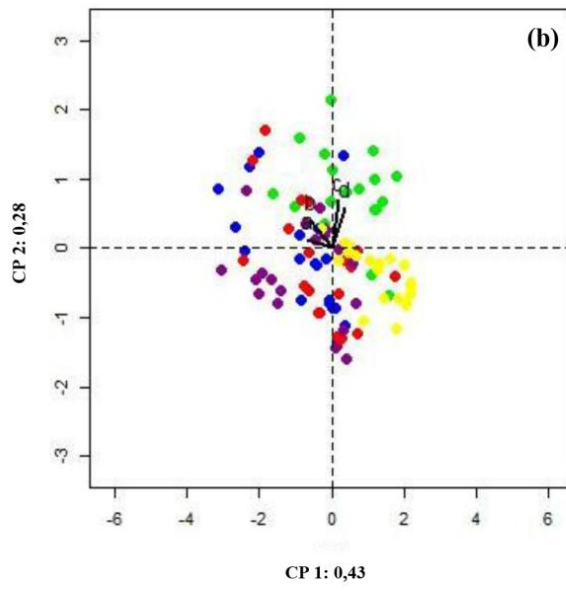
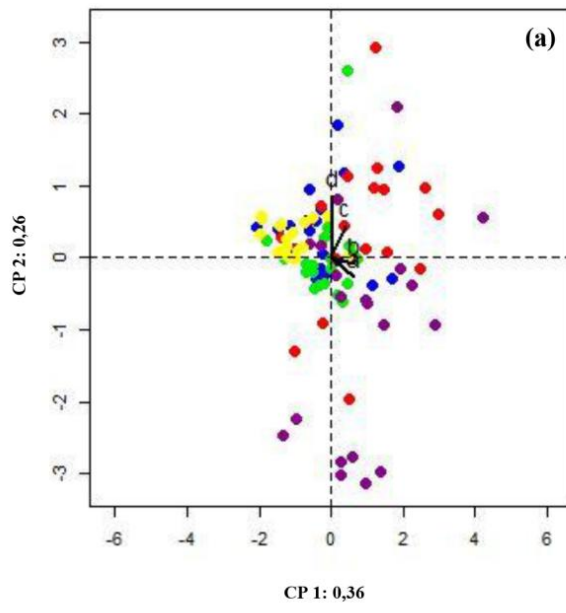
Figura 2. a) Frequência de ocorrência de queimadas nos últimos 10 anos (2007-2016) em toda a extensão do Cerrado gerado por focos ativos de fogo através do MODIS. b) Resultado do LISA para os focos ativos na extensão do Cerrado durante o período de 2007-2016. Essa análise possibilita a desagregação dos pontos do Modis naqueles que queimaram muito (alto-alto), aqueles que queimaram menos (baixo-baixo) e aqueles que não foram estatisticamente significativos no padrão espaço-temporal de ocorrência de fogo.

4.2. Altura das gemas e morfologia dos atributos de proteção

De modo geral, as três espécies apresentaram diferenças entre as localidades (Tab. 1 – Apêndice), sendo que em *M. albicans* a localidade 4 e 5 diferiram entre si e entre o restante (Permanova - Tab. 2 - Apêndice). Observamos após a ACP que o primeiro e o segundo eixo explicaram, respectivamente, 0,36 e 0,26 da variação encontrada nos quatro atributos avaliados (Fig. 3). O primeiro componente foi definido majoritariamente pela altura máxima das gemas nos indivíduos e o segundo pelo número de primórdios envolvendo o meristema apical (Tab. 3 – Apêndice). De fato, detectamos uma diferença entre as localidades quanto à altura máxima das gemas em relação ao nível do solo ($F_{4,96}$: 24,18; $p < 0,05$), sendo que a localidade 4 diferiu de todas as outras e a localidade 5 diferiu da 2, 3 e 4.

Em *S. lycocarpum* a localidade 5 diferiu das demais e a localidade 2 foi diferente da 4 (Permanova - Tab. 2 - Apêndice). O primeiro e o segundo eixo da ACP explicaram, respectivamente, 0,43 e 0,28 da variação encontrada nos quatro atributos avaliados em *S. lycocarpum* (Fig. 3b). O primeiro componente foi definido principalmente pela altura máxima das gemas no indivíduo em relação ao nível do solo e o segundo componente pela área dos primórdios mais externos das gemas axilares (Tab. 4 – Apêndice). De fato, a altura máxima das gemas nas plantas variou entre as localidades ($F_{4,96}$: 12,75; $p < 0,05$) sendo que a localidade 2 diferiu da 4 e a localidade 5 diferiu da 1, 3 e 4. Além disso, apesar de a área do primórdio mais externo ter definido o segundo componente da ACP, não observamos diferenças significativas entre as localidades ($F_{4,96}$: 2,02; $p = 0,09$).

Todas as localidades diferiram da 5 em *Z. montana*. Além disso, as localidades 1 e 2 diferiram da 4 (Permanova - Tab. 2 - Apêndice). Em *Z. montana*, o primeiro e o segundo eixos da ACP explicaram, respectivamente, 0,43 e 0,25 da variação encontrada nos quatro atributos (Fig. 3c). O primeiro componente foi definido pela altura mínima das gemas na planta em relação ao nível do solo e o segundo pela área dos primórdios mais externos das gemas axilares (Tab. 5 – Apêndice). A altura mínima diferiu entre as localidades ($F_{4,96}$: 33,05; $p < 0,05$) sendo que a localidade 5 diferiu de todas as outras e as localidades 1 e 2 diferiram da 3 e 4. Além da altura mínima, a área do primórdio mais externo também foi diferente entre as localidades ($F_{4,96}$: 3,90; $p < 0,05$), a localidade 2 e 4 diferiram da localidade 5.



- Localidade 1
- Localidade 2
- Localidade 3
- Localidade 4
- Localidade 5

Figura 3. Populações de *M. albicans* (a), *Solanum lycocarpum* (b) e *Zeyheria montana* (c) projetadas no plano definidas pelos eixos dos componentes principais 1 e 2. As variáveis são: altura máxima (a) e mínima (b) das gemas nas plantas, área do primórdio foliar mais externo (c), número de primórdios foliares (d).

4.3 Organização das gemas e caracterização anatômica dos atributos de proteção

As gemas axilares nas três espécies estudadas apresentaram primórdios foliares envolvendo o meristema apical, sendo que em *M. albicans* (Fig. 4a-b) e *Z. montana* (Fig. 4e-f) os primórdios eram opostos e em *S. lycocarpum* (Fig. 4c-d), alternos. Os primórdios foliares mais externos de *M. albicans* apresentaram extensão lateral, a qual formará a lâmina foliar, mais desenvolvida (Fig. 5a) quando comparados às outras duas espécies (*S. lycocarpum* – Fig. 5b, *Z. montana* – Fig. 5c). Esses primórdios foliares apresentaram epiderme unisseriada recoberta por cutícula delgada (Fig. 5d-f). Além das células comuns da epiderme, observamos tricomas tectores e glandulares na face abaxial de *M. albicans* (Fig. 5a, d). Os primórdios de *Z. montana* (Fig. 5c, f) apresentaram tricomas tectores em ambas as faces e glandulares apenas na face abaxial, enquanto *S. lycocarpum* apresentou tricomas tectores (Fig. 5b, e) formando um espesso indumento em ambas as faces. Os tricomas tectores eram multicelulares, estrelados com pedúnculo de comprimento variável formado por células com paredes lignificadas, sendo unisseriado em *M. albicans* (Fig. 5d) e em *Z. montana* (Fig. 5f) e bisseriado em *S. lycocarpum* (Fig. 5e) e cabeça multicelular. Os tricomas glandulares em *M. albicans* possuíam uma célula basal, uma célula peduncular curta e cabeça secretora formada por 2-4 células (Fig. 5g); em *Z. montana*, a cabeça secretora era multicelular e possuía espaços subcuticulares amplos e repletos de secreção (Fig. 5h). O córtex dos primórdios foliares em *M. albicans* era composto de 8 a 12 camadas de células parenquimáticas e apresentaram idioblastos fenólicos e drusíferos dispersos (Fig. 5a, i). Em *S. lycocarpum*, o córtex era composto por 6 a 11 camadas de células parenquimáticas e continha idioblastos de areia cristalina agrupados (Fig. 5b, j). O córtex em *Z. montana* apresentou de 5 a 9 camadas de células parenquimáticas (Fig. 5c, k).

Os primórdios foliares mais externos apresentaram aspectos de senescência nas três espécies estudadas (Fig. 5l-n). As células dos primórdios senescentes apresentaram lignificação generalizada e inclusões fenólicas no protoplasto (Fig. 5l-o). A senescência era basípeta (Fig. 4d), i.e. ocorre do ápice para base do primórdio. Em alguns casos, foi possível observar a formação de uma zona de abscisão (detalhe Fig. 4d). Aspectos de senescência

foram observados em 8% dos primórdios em *M. albicans* e em *S. lycocarpum* e 76% dos primórdios em *Z. montana*. Detectamos compostos fenólicos no protoplasto das células comuns da epiderme, nas células parenquimáticas e nas células da cabeça nos tricomas glandulares em *M. albicans*; nas células da cabeça dos tricomas tectores em *S. lycocarpum*; nas células da cabeça e do pedúnculo dos tricomas tectores e no protoplasto das células da cabeça e nos espaços subcuticulares dos tricomas glandulares de *Z. montana*.

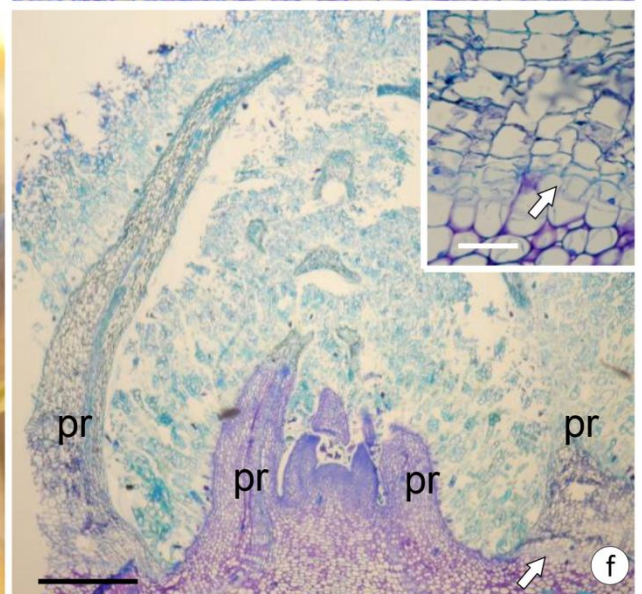
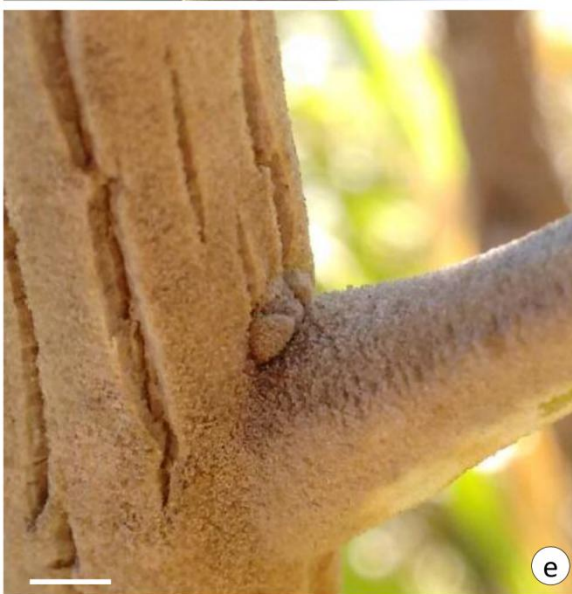
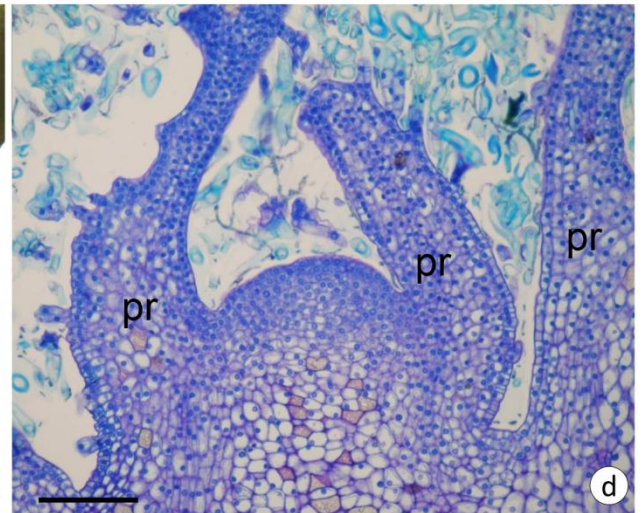
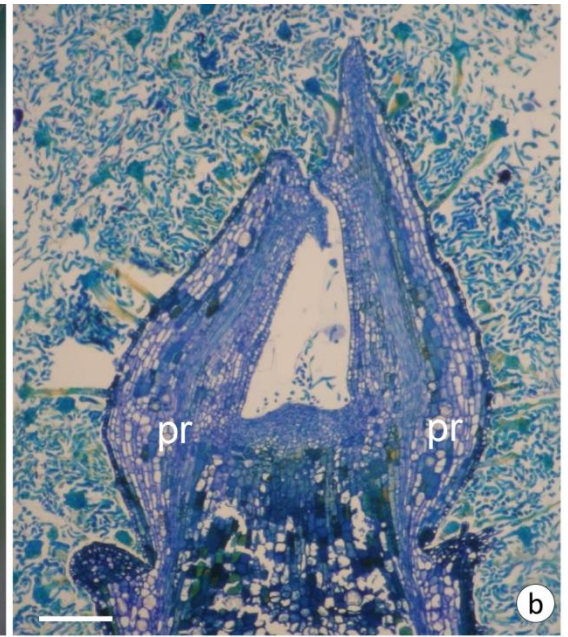


Figura 4. Aspectos gerais de gemas axilares em *Miconia albicans* (a, b), *Solanum lycocarpum* (c, d) e *Zeyheria montana* (e, f) em áreas savânicas no Brasil. (a, c, e) Ramos caulinares contendo gemas axilares. (b, d, f) Secções anatômicas longitudinais em microscopia de luz. b) Gema axilar de *M. albicans* com um par de primórdios (pr) recobertos por indumento denso envolvendo o meristema apical. d) Gema axilar de *S. lycocarpum* com ápice envolvido pelos primórdios (pr) alternos e densamente revestidos por indumento. f) Gema axilar de *Z. montana* com meristema apical envolvido por pares de primórdios (pr) densamente revestidos por indumento. Note senescência basípeta dos primórdios foliares e presença de zona de abscisão (seta) nos primórdios mais externos. Detalhe da zona de abscisão mostrando camada de separação com células colapsadas e camada de proteção contendo células com paredes impregnadas por substâncias lipídicas. Escala: a, c, e. 5 mm; b, f. 150 µm; d. 100 µm.

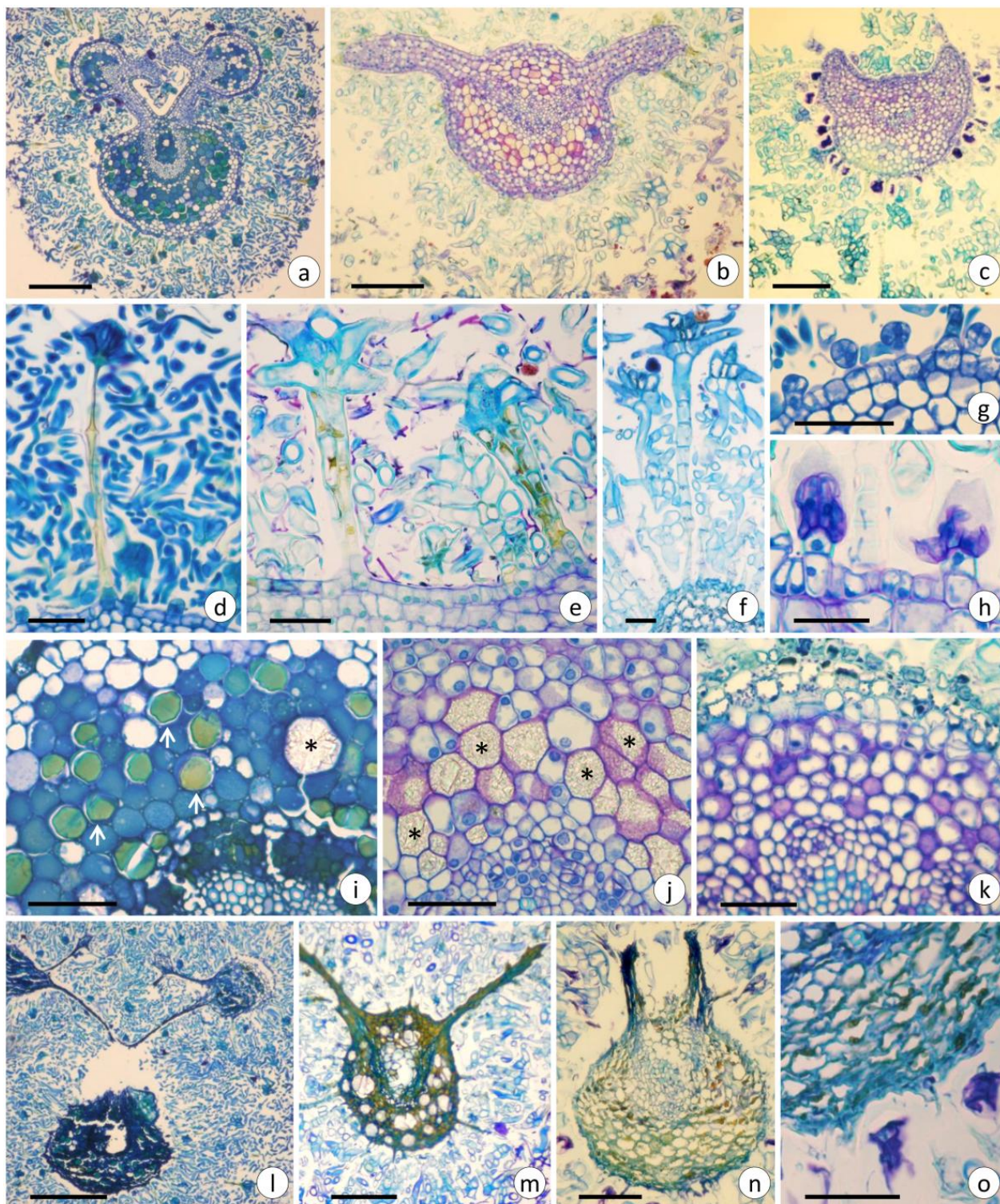


Figura 5. Secções anatômicas transversais do terço mediano do primórdio foliar mais externo da gema axilar em *Miconia albicans* (a, d, g, i, l), *Solanum lycocarpum* (b, e, j, m), *Zeyheria montana* (c, f, h, k, n, o) em áreas savânicas no Brasil. a-c) Aspecto geral dos primórdios foliares com extensão lateral, envolvidos por espessa camada de tricomas. a) Idioblastos fenólicos na região cortical das nervuras em *M. albicans*. b) Idioblastos de areia cristalina

agrupados no córtex da nervura em *S. lycocarpum*. c) Primórdio foliar de *Z. montana* em início de extensão lateral. Note indumento formado por tricomas tectores e glandulares. d) Tricoma tector estrelado com pedúnculo unisseriado e paredes lignificadas em *M. albicans*. e) Tricomas tectores estrelados com pedúnculo bisseriado e paredes lignificadas em *S. lycocarpum*. f) Tricomas tectores estrelados de tamanhos variados, com pedúnculo unisseriado e paredes lignificadas em *Z. montana*. g) Tricomas glandulares em *M. albicans*. h) Tricomas glandulares em *Z. montana*. Note paredes lignificadas das células do pedúnculo e amplo espaço subcuticular repleto de secreção. i) Idioblastos drusíferos e fenólicos na região cortical da nervura em *M. albicans*. j) Idioblastos de areia cristalina agrupados no córtex da nervura em *S. lycocarpum*. k) Células parenquimáticas compondo o córtex da nervura em *Z. montana*. l-n) Primórdio senescente de *M. albicans* (l), *S. lycocarpum* (m) e *Z. montana* (n, o). o) Células dos primórdios senescentes contendo lignificação generalizada e inclusões fenólicas no protoplasto em *Z. montana*. Escala: a, c. 150 μm ; b. 100 μm ; d, f. 25 μm ; e, h. 20 μm ; i-o. 50 μm .

Nós observamos diferença significativa ($H=14,49$; g.l.= 4; $p < 0,01$) entre as populações amostradas de *M. albicans* em relação à área relativa ocupada por idioblastos fenólicos no primórdio foliar (Fig. 6a). As plantas das localidades 1 e 2 apresentaram a maior área relativa de idioblastos fenólicos, diferindo das outras populações. Não encontramos diferenças ($H=2,75$; g.l.= 4; $p > 0,05$) quanto à área relativa ocupada por idioblastos cristalíferos nos primórdios foliares de *M. albicans* (Fig. 6b), nem em *S. lycocarpum* (Fig. 6c) ($H=4,03$; g.l.= 4; $p > 0,05$).

A espessura da camada de tricomas (camada limite) nos primórdios foliares em *M. albicans* diferiu entre as localidades ($H=15,13$; g.l.= 4, $p < 0,01$), sendo que as plantas das localidades 1 e 2 apresentaram menor espessura da camada limite do que as plantas das outras localidades (Fig. 7a). Também observamos diferenças em relação à camada limite em *S. lycocarpum* ($H=11,63$; g.l.= 4; $p < 0,03$), sendo que as plantas das localidades 1, 2 e 5 apresentaram maior espessura da camada limite do que as plantas das outras localidades (Fig. 7b). A camada limite em *Z. montana* não diferiu (Fig. 7c) entre as localidades ($H=5,21$; g.l.= 4; $p > 0,05$).

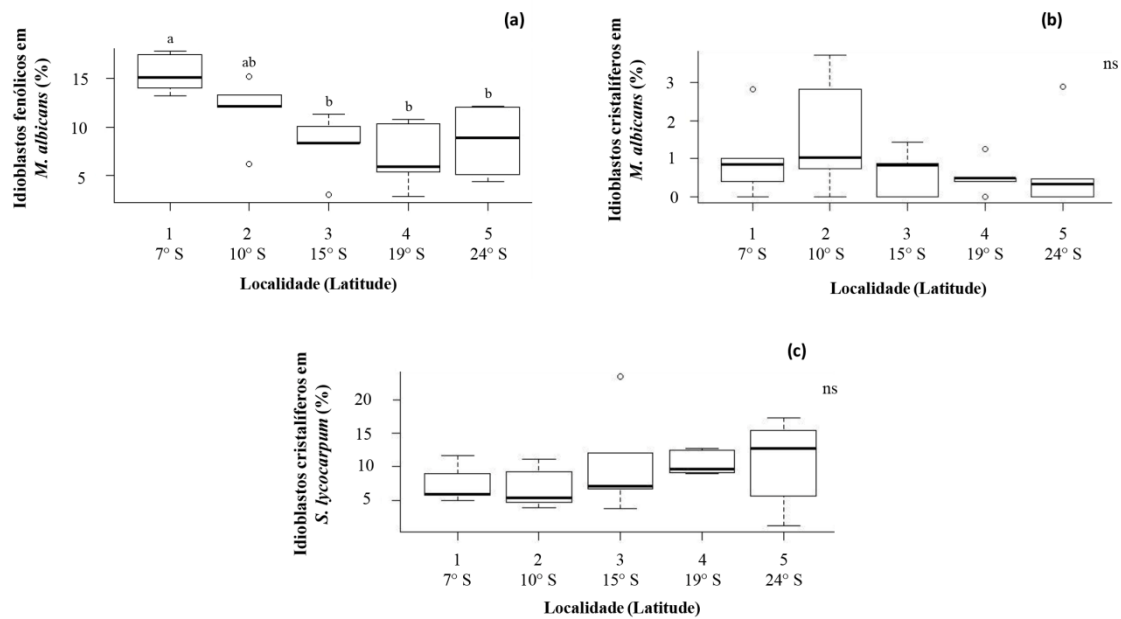


Figura 6. Área relativa ocupada por idioblastos fenólicos ou cristalíferos na região da nervura principal de primórdios foliares em indivíduos de *Miconia albicans* (Melastomataceae) e *Solanum lycocarpum* (Solanaceae), ($n= 5$ plantas/ espécie). a) Área relativa ocupada por idioblastos fenólicos em *M. albicans*. b) Área relativa ocupada por idioblastos cristalíferos em *M. albicans*. c) Área relativa ocupada por idioblastos cristalíferos em *S. lycocarpum*. Boxplots seguidos pelas mesmas letras não diferem significativamente entre si, de acordo com o Teste de Nemenyi ($p < 0,05$). (ns): não significativo.

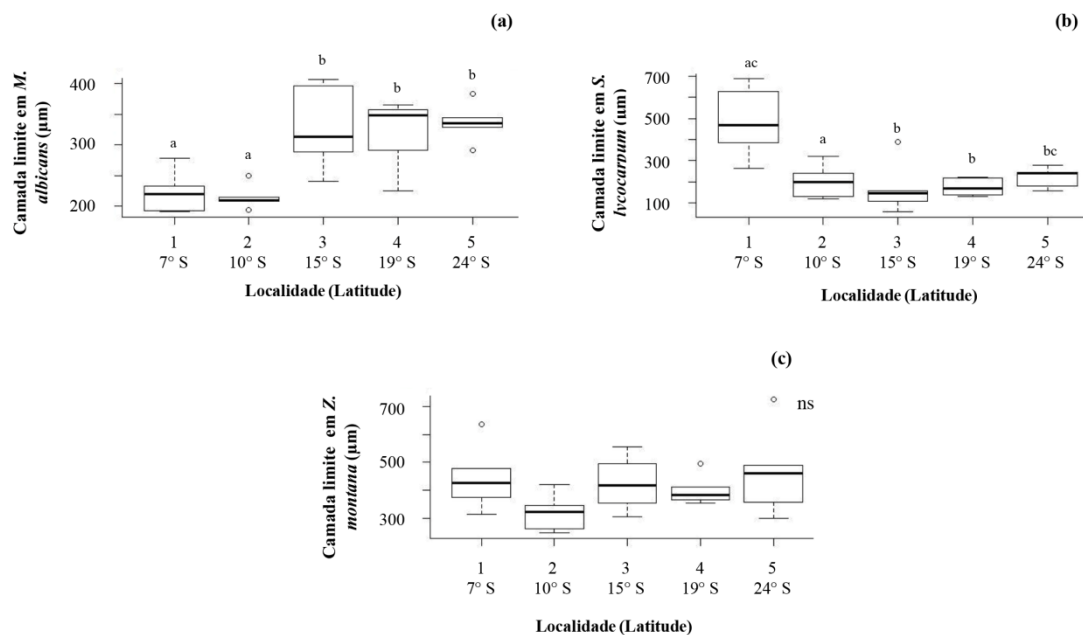


Figura 7. Espessura da camada limite de tricomas na região da nervura principal de primórdios foliares em indivíduos de *Miconia albicans*, *Solanum lycocarpum* e *Zeyheria*

montana (n= 5). a) Camada limite em *M. albicans*. b) Camada limite em *S. lycocarpum*. c) Camada limite em *Z. montana*. Boxplots seguidos pelas mesmas letras não diferem significativamente entre si de acordo com o Teste de Nemenyi ($p < 0,05$).

4.4. Indicadores de flamabilidade

As amostras das três espécies avaliadas não apresentaram diferenças entre as localidades quanto ao poder calorífico superior (*M. albicans*: F: 0,14; $p = 0,84$; *S. lycocarpum*: F: 2,64; $p = 0,09$; *Z. montana*: F: 0,34; $p = 0,96$). Além disso, o tempo necessário para completa combustão das pastilhas foi similar entre as localidades e entre as espécies. Todas as amostras atingiram os picos de temperatura 90 segundos após o início da combustão, com uma variação entre 0,28° C e 0,5° C.

Todas as espécies apresentaram terpenos e lipídios totais na epiderme e/ou nos apêndices epidérmicos, enquanto apenas *M. albicans* apresentou lipídios totais no protoplasto do córtex. O reagente de NADI revelou apenas presença de terpenos (coloração azul), não tendo sido observado indicativo de óleo-resina. Detalhes da localização de cada classe de composto nos tecidos analisados estão descritos na Tabela 2.

Tabela 2. Caracterização histoquímica da parede e do conteúdo celular dos primórdios foliares em *Miconia albicans* (*M. a.*), *Solanum lycocarpum* (*S. l.*) e *Zeyheria montana* (*Z. m.*). Pc = parede celular; Pt = protoplasto; Es = espaço subcuticular; - = ausente; na = não se aplica.

Reagente	Composto alvo	Epiderme									Córtex			
		Células comuns			Tricomas tectores			Tricomas glandulares			<i>M. a.</i>	<i>S. l.</i>	<i>Z. m.</i>	
		<i>M. a.</i>	<i>S. l.</i>	<i>Z. m.</i>	<i>M. a.</i>	<i>S. l.</i>	<i>Z. m.</i>	<i>M. a.</i>	<i>S. l.</i>	<i>Z. m.</i>				
Sudan IV	Lipídios totais	Pt	-	-	-	Pt	-	-	Es	na	Pc	Pt	-	-
Nadi	Terpenos e óleo-resinas	-	-	-	Pc	Pc	-	Pt	na	Pc	-	-	-	-

5. Discussão

Nesse estudo nós avaliamos atributos de proteção às gemas em populações de *Miconia albicans*, *Solanum lycocarpum* e *Zeyheria montana*, coocorrentes em fitofisionomias

savânicas de cerrado, distribuídas em cinco localidades ao longo do gradiente latitudinal de Cerrado. Essas três espécies compartilharam a maioria dos atributos analisados, exceto a ocorrência de idioblastos fenólicos, que foi registrada unicamente em *M. albicans* e de idioblastos cristalíferos presentes exclusivamente em *M. albicans* e *S. lycocarpum*. Os atributos foram comparados entre as localidades levando-se em consideração altitude, temperatura, pluviosidade e radiação solar em cada área. Com base em dados de sensoriamento remoto determinamos a frequência de fogo em todos os pontos de amostragem de cada localidade e houveram diferenças marcantes no gradiente latitudinal N-S. Conforme o esperado, a altura máxima e mínima das gemas em relação ao nível do solo, área e número de primórdios foliares, área relativa de idioblastos fenólicos e espessura da camada de tricomas diferiram ao longo do gradiente. Atributos como, área relativa ocupada por idioblastos cristalíferos na nervura principal do primórdio e os indicadores de flamabilidade (poder calorífico superior e presença de compostos secundários) não diferiram ao longo do gradiente.

5.1. Frequência de fogo nas localidades amostradas ao longo do gradiente latitudinal

Pudemos observar que há certa tendência na diminuição da frequência de queimadas com o aumento da latitude. A localidade 5, situada no limite Sul do domínio do Cerrado no Brasil, está sob clima subtropical úmido caracterizado por temperaturas médias mais baixas e homogeneidade no regime de chuvas ao longo do ano. O clima, as condições atmosféricas e o tipo de vegetação disponível como combustível têm forte influência no controle dos regimes de fogo (Pausas *et al.* 2004; Krawchuk e Moritz 2011). Em locais onde as taxas de pluviosidade se mantêm contínuas, como a localidade 5, o material combustível permanece úmido, impedindo a queima imediata (Bradstock 2010). De fato, verificamos a inexistência de focos de fogo nos pontos amostrados nesta localidade. Por outro lado, as localidades 1-4 apresentam clima tropical-úmido seco, caracterizado por temperaturas médias mais elevadas e período de seca pronunciado no inverno. Essas condições climáticas tendem a aumentar a atividade de fogo em ecossistemas que não são limitados pelo material combustível (Nogueira *et al.* 2017), o que explicaria a ocorrência de queimadas mais frequentes nas localidades 1-4.

5.2. Altura das gemas e atributos morfológicos de proteção às gemas no gradiente

De modo geral, a altura máxima das gemas em relação ao nível do solo representou aproximadamente a altura das plantas amostradas. Os indivíduos das três espécies na

localidade 5, onde o clima é subtropical úmido, apresentaram-se mais baixos do que nas outras localidades. Nessa latitude, apesar da regularidade da pluviosidade e ausência de período seco, as temperaturas médias são menos elevadas e assim essas áreas tendem a apresentar menor produtividade do que as latitudes mais próximas à linha do Equador (Gurevitch *et al.* 2009, Ricklefs 2014). Assim, é possível que o clima dessa localidade não favoreça o crescimento das plantas de modo que, as gemas das três espécies permaneceram dentro do intervalo de 0-60 cm, onde ocorre a zona crítica de temperatura durante o fogo (Miranda *et al.* 1993). Adicionalmente, indivíduos com menos de 2 m de altura têm suas copas expostas às temperaturas mais críticas (Fiedler *et al.* 2002). Entretanto, para as plantas dessa localidade esta pode não ser uma característica determinante para sua sobrevivência, já que não registramos nenhum evento de fogo nos 60 pontos amostrados durante os últimos 15 anos.

Por outro lado, as outras quatro localidades (1-4) estão situadas em regiões influenciadas pelo clima tropical úmido-seco, que além de alta radiação solar e temperaturas médias mais elevadas, apresentam período de seca bem definido durante o inverno. Apesar do período de seca, há a ocorrência de chuvas durante os outros meses, o que, em conjunto com as temperaturas mais elevadas, torna esses ambientes mais produtivos (Moles *et al.* 2009). De modo geral, os indivíduos das três espécies foram mais altos nessas localidades, porém cada uma delas apresentou diferentes respostas quando considerada a frequência de fogo como fator determinante de sua sobrevivência e manutenção.

O conjunto dos nossos resultados indica que *M. albicans* e *S. lycocarpum* são espécies sensíveis aos efeitos do fogo. Os indivíduos mais altos de ambas as espécies foram encontrados na localidade 4, que embora tenha o mesmo tipo de clima, apresenta menor frequência de fogo quando comparada às localidades 1-3. Nessa localidade os indivíduos apresentaram alturas maiores que 2,5 m e, portanto, nos poucos eventos de fogo registrados, as gemas das copas desses indivíduos estariam protegidas das maiores temperaturas (Fiedler *et al.* 2002). Apesar de o clima favorecer a produtividade primária, a maior frequência de fogo especialmente na localidade 2 pode estar interferindo diretamente no crescimento e manutenção dos ramos aéreos de *M. albicans* (Myianishi e Kellmann 1986) e na sobrevivência dos indivíduos de *S. lycocarpum* (Fiedler *et al.* 2004). A principal resposta de *M. albicans* ao fogo é a rebrota basal (Hoffmann e Solbrig 2003 e Dodonov *et al.* 2014). Os indivíduos de *S. lycocarpum* nessa localidade apresentaram maior número de primórdios. Segundo Archibold (2012) os primórdios foliares podem funcionar como barreira física protegendo os meristemas de espécies localizadas em áreas com alta frequência de fogo.

Além disso, embora não tenhamos encontrado registros de rebrota pós-fogo em *S. lycocarpum*, a germinação de suas sementes é estimulada por temperaturas similares às que ocorrem durante a passagem de fogo no nível do solo (Salazar e Goldstein 2014), o que poderia garantir sua manutenção em áreas sujeitas a queimadas frequentes. Nós sugerimos que o tamanho dos indivíduos nessas localidades (1-4) seria uma consequência da frequência do fogo, mais do que do clima. Assim, indivíduos mais baixos de ambas as espécies poderiam representar rametas mais novas (*M. albicans*) ou genetas mais jovens (*S. lycocarpum*) nas áreas com alta frequência de fogo, enquanto plantas mais altas poderiam representar rametas ou genetas estabelecidos há mais tempo, nas áreas com baixa frequência de fogo.

Os indivíduos de *Z. montana* nas duas localidades mais próximas à linha do Equador foram os mais altos, podendo chegar a mais de 6 metros de altura, apresentando-se como arvoretas, com cascas espessas, caules e copas bem desenvolvidos (observações pessoais), indicando que os mesmos estavam presentes na área há algum tempo persistindo às queimadas recorrentes. Dessa forma, é possível que o clima nessa localidade favoreça o crescimento desses indivíduos, possibilitando o escape de suas gemas axilares ao intervalo de maior intensidade de fogo. Mesmo as gemas axilares mais próximas do solo (altura mínima 1,20 – 1,50 m) dos indivíduos dessas localidades, encontram-se fora da zona mais crítica do fogo (Miranda *et al.* 1993). De fato, o tamanho pode determinar, entre outros fatores, a sobrevivência dos indivíduos sob certas condições adversas (Weiner 2004; Crosby e Latta 2013). Fatores abióticos de perturbação como o fogo, podem estimular uma resposta no aumento de tamanho dos indivíduos caso eles tenham a capacidade de regeneração e de adquirir mais biomassa do que possuíam antes. Estes indivíduos se tornariam progressivamente maiores e, eventualmente, atingiriam um tamanho que permitisse que suas gemas escapassem do calor intenso, tornando esses indivíduos resistentes ao fogo (Higgins *et al.* 2000; Bond 2008; Grady e Hoffmann 2012). Além da proteção relacionada à localização das gemas na planta, os indivíduos amostrados na localidade 2 apresentaram maior número de primórdios foliares com indumento denso envolvendo o meristema apical, os quais podem funcionar como barreiras físicas, auxiliando na proteção contra o fogo (Archibold 2012).

5.3. Organização das gemas e caracterização anatômica dos atributos de proteção

Ao emitir folhas novas e estruturalmente modificadas, as plantas podem responder a mudanças relacionadas à radiação e à qualidade do espectro de luz (Bedetti *et al.* 2011). Assim, considerando que gemas são responsáveis por processos de produção e renovação de

órgãos caulinares, características diferenciadas de proteção aos seus meristemas e primórdios em desenvolvimento são essenciais para garantir sua integridade, especialmente contra os efeitos deletérios da radiação ultravioleta. A radiação ultravioleta (UV) também varia no gradiente latitudinal e tem efeitos diretos e indiretos sobre as plantas incluindo danos ao DNA, às proteínas e às membranas, alterações na transpiração e fotossíntese, além de mudanças no crescimento, desenvolvimento e morfologia dos indivíduos (Lambers *et al.* 2008; Suchar e Robberecht 2017; Verdaguer *et al.* 2018). Tanto a adaptação, quanto a aclimatação ao UV ocorre via produção de compostos fenólicos (Burchard *et al.* 2000; Mazza *et al.* 2000), cuja biossíntese pode ser induzida pela própria radiação UV-B (Searles *et al.* 2001).

De fato, as plantas da localidade 1 apresentaram maior área relativa de idioblastos fenólicos, o que pode representar um atributo de proteção contra a radiação solar, uma vez que a mesma se localiza a 7° S. Compostos fenólicos estão associados com múltiplas funções protetoras em plantas, podendo atuar na triagem do ultravioleta (UV), ou como antioxidantes em resposta ao UV (Agati e Tattini 2010). Esses compostos secundários podem ser acumulados nos vacúolos das células epidérmicas e atenuar a penetração dos raios UV (Middleton and Teramura 1993), ou podem se apresentar no interior de idioblastos (Castro e Machado 2003), como verificamos em *M. albicans* neste estudo. Assim, a maior área relativa de idioblastos fenólicos na localidade 1 pode estar associada ao fato de estas plantas estarem próximas à linha do Equador, onde a alta intensidade da radiação pode estimular sua produção.

Além disso, considerando que áreas de formação de idioblastos fenólicos podem variar entre folhas, apresentando plasticidade fenotípica (Hara *et al.* 2015), esperávamos encontrar variação nos primórdios associada tanto ao gradiente latitudinal, quanto ao altitudinal. O aumento da altitude implica também em maior intensidade de radiação, visto que os raios solares atravessam um menor caminho pela atmosfera e são menos dispersados e absorvidos (Blumthaler e Ellinger 1997). Dessa forma, esperávamos que os indivíduos da localidade 3, que corresponde à maior altitude registrada neste estudo, também apresentassem maior área relativa ocupada pelos idioblastos fenólicos, porém essa relação não foi observada. Entretanto, os efeitos da latitude combinados aos da altitude resultaram em intensidades de radiação bastante semelhantes entre as localidades de 1 a 4, pois as localidades situadas nas maiores latitudes, também estão nas maiores altitudes. Embora a localidade 5 esteja na maior latitude (24° S) e submetida à menor intensidade de radiação, ela não apresentou menor quantidade de idioblastos fenólicos, como era esperado. Isso pode ser devido ao fato de os

indivíduos dessa localidade encontram-se em uma área com altitude de cerca de 1000 metros e apesar da intensidade de radiação ser menor, talvez os níveis de UV-B sejam suficientemente altos para desencadear resposta similar à das outras áreas.

Não houve diferença em relação à área relativa ocupada por idioblastos cristalíferos em *M. albicans* e *S. lycocarpum* quando comparadas todas as localidades. Esses cristais são constituídos de oxalato de cálcio e possuem propriedades físicas que refratam a luz entre as células do mesofilo atuando na proteção contra radiação, além de outras funções, como a regulação de cálcio, balanço de íons e rigidez dos tecidos (Franceschi e Nakata 2005). Esperávamos que a área relativa ocupada por esses cristais fosse variar entre localidades com diferentes intensidades de radiação. Entretanto, é possível que devido às outras funções que desempenham nas plantas, as características desses cristais permaneçam conservadas inclusive em ambientes onde a radiação é menos intensa.

Múltiplas funções têm sido atribuídas aos tricomas foliares dependendo das condições ambientais, incluindo redução da transpiração, absorção de água, manutenção da umidade e temperatura na superfície da folha, reflexão da luz solar, sendo a tolerância à seca considerada uma das principais funções dos tricomas foliares em ambientes sujeitos a períodos de seca pronunciada (Wagner *et al.* 2004, Amada *et al.* 2017). Considerando esses papéis, esperávamos encontrar camada limite mais espessa nas populações que estão expostas a períodos pronunciados de seca, altas temperaturas e elevada radiação solar, como na localidade 1. De fato nesta localidade, em *S. lycocarpum* pudemos observar essa relação, porém o mesmo não se confirmou para *M. albicans*. Assim, podemos inferir que *M. albicans* pode apresentar outros tipos de proteção à radiação e à perda de água, como a abundância de compostos fenólicos nos primórdios foliares. Plantas que vivem próximas à linha do Equador, em ambientes com clima estacional, podem ativar uma série de mecanismos de resposta associados à tolerância e à sobrevivência a altos níveis de UV em combinação com redução estacional na disponibilidade de água (Mittler 2006), como mostra a Figura 1. Além disso, grande quantidade de conteúdo fenólico acumulada nos idioblastos de *M. albicans* pode adicionalmente conferir maior resistência das plantas à seca (Bussotti *et al.* 2013; Selmar e Kleinwächter 2013) e garantir a manutenção do arcabouço celular e a integridade dos tecidos vegetais (Larcher 2000).

5.4. Indicadores de flamabilidade

As espécies foram semelhantes quanto aos indicadores de potencial de flamabilidade. O poder calorífico superior, o intervalo de tempo necessário para completa combustão das pastilhas e os testes histoquímicos foram similares entre as espécies. Há evidências de que o poder calorífico superior varia minimamente entre as espécies (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013), assim os valores obtidos para nossas amostras são relativamente similares à outras espécies submetidas aos experimentos de flamabilidade “seca”: *Eucalyptus* spp: 4600 kcal/kg (Brito 2008); *Bambusa vulgaris*: 4200 kcal/kg (Vale *et al.* 2017); *Myracrodruon urundeuva*: 4700 kcal/kg (Silva *et al.* 2017); *Leucaena leucocephala*: 5000 kcal/kg (Silva *et al.* 2017).

5.5. Conclusões

Considerando a ampla distribuição geográfica das três espécies deste estudo, podemos concluir que suas gemas axilares toleram certa variação nos fatores climáticos como a amplitude da temperatura variando de -5 °C nas maiores latitudes, com geadas de baixa intensidade, até 41 °C nas localidades mais próximas à linha do Equador. Além disso, as três espécies ocorrem tanto em ambientes com elevada radiação solar e períodos prolongados de seca (até cinco meses), quanto em ambientes com ocorrência regulares de chuva. A elevada radiação solar parece estar associada ao aumento espessura da camada limite e/ou a presença de fenólicos nos primórdios foliares das gemas axilares. Além disso, essas espécies são capazes de persistir em ambientes com distintas frequências de fogo, sendo que a altura das gemas em relação ao nível do solo parece ser a característica mais determinante na manutenção dos rametas nessas localidades. Assim, neste estudo utilizamos abordagens complementares, incluindo a caracterização do clima, da frequência de fogo, características morfológicas, anatômicas e indicadores de flamabilidade das plantas, e isto permitiu um conhecimento mais profundo sobre os atributos de proteção às gemas relacionados às condições abióticas do gradiente latitudinal e à frequência de fogo; conseqüentemente, permitiu-nos inferir sobre as respostas interativas entre clima-planta-fogo em ecossistemas savânicos.

6. Referências bibliográficas

- Associação Brasileira de Normas Técnicas. (1997) NBR 8693, Rio de Janeiro.
- Agati G., Tattini M. (2010) Multiple functional roles of flavonoids in photoprotection. *New Phytol.* **186**, 786–793.
- Alessio G., Penuelas J., De Lillis M., & Llusia J. (2008) Implications of foliar terpene content and hydration on leaf flammability of *Quercus ilex* and *Pinus halepensis*. *Plant Biol.* **10**(1), 123-128.
- Amada G., Onoda Y., Ichie T. & Kitayama K. (2017) Influence of leaf trichomes on boundary layer conductance and gas-exchange characteristics in *Metrosideros polymorpha* (Myrtaceae). *Biotropica* **49**, 482–492.
- Anderson M. J. (2001) A new method for non parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol.* **26**, 32–46.
- Anselin L. (1995) Local Indicators of Spatial Association—LISA. *Geogr. Anal.* **27**, 93–115.
- Anselin L., Sridharan S. & Gholston S. (2007) Using exploratory spatial data analysis to leverage social indicator databases: The discovery of interesting patterns. *Soc. Indic. Res.* **82**, 287–309.
- Araújo G. M., Barbosa A., Arantes A. A., & Amaral A. F. (2002) Composição florística de veredas no Município de Uberlândia, MG. *Rev. Bras. Bot.* **25**(4), 475-493.
- Archibold, O. W. (2012) *Ecology of world vegetation*, Springer Science & Business Media, p.80.
- Aroni, A. S. (2005) Avaliação comparativa de biomassa híbrido *Pinus tecunumanni* x *Pinus caribea* var. *hondurensis* com espécie pura do *Pinus caribea* var. *hondurensis*. 2005. 148f. Tese (Doutorado em Energia na Agricultura) - Faculdade de Ciências Agrônômicas, Universidade Estadual Paulista, Botucatu.
- Batalha M. A. (2011) O cerrado não é um bioma. *Biota Neotrop.* **11**, 21–24.
- Bedetti C. S., Aguiar D. B., Jannuzzi M. C., Moura M. Z. D. & Silveira F. A. O. (2011) Abiotic factors modulate phenotypic plasticity in an apomictic shrub [*Miconia*

- albicans* (SW.) Triana] along a soil fertility gradient in a Neotropical savanna. *Aust. J. Bot.* **59**, 274–282.
- Bell, A. D. (2008) *Plant form: an illustrated guide to flowering plant morphology*, Timber Press.
- Bittencourt Jr N., & Semir J. (2004) Pollination biology and breeding system of *Zeyheria montana* (Bignoniaceae). *Plant Sys. Evol.* **247**(3), 241-254.
- Blumthaler M., Ambach W. & Ellinger R. (1997) Increase in solar UV radiation with altitude. *J. Photochem. Photobiol. B Biol.* **39**, 130–134.
- Bond W. J. (2008) What Limits Trees in C 4 Grasslands and Savannas? *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **39**, 641–659.
- Bradshaw S. D., Dixon K. W., Hopper S. D., Lambers H., & Turner, S. R. (2011) Little evidence for fire-adapted plant traits in Mediterranean climate regions. *Trends in Plant Sci.* **16**(2), 69-76.
- Bradstock R. A. (2010) A biogeographic model of fire regimes in Australia: Current and future implications. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **19**, 145–158.
- Brito J. O. (2008) Agricultura tropical: quatro décadas de inovação tecnológica, institucionais e políticas: Poder calorífico de madeira usadas em reflorestamento no Brasil. In: Albuquerque A. C. S., Silva A. G. (Ed.) Agricultura tropical: quatro décadas de inovação tecnológicas, institucionais e políticas. Brasília: Embrapa Informações Tecnológicas. v. 1, p. 748.
- Burchard P., Bilger W. & Weissenböck G. (2000) Contribution of hydroxycinnamates and flavonoids to, epidermal shielding of UV-A and UV-B radiation in developing rye primary leaves as assessed by ultraviolet-induced chlorophyll fluorescence measurements. *Plant, Cell Environ.* **23**, 1373–1380.
- Bussotti F., Ferrini F., Pollastrini M. & Fini A. (2013) The challenge of Mediterranean sclerophyllous vegetation under climate change: From acclimation to adaptation. *Environ. Exp. Bot.* **103**, 80-98.
- Campos J. (1994) O eterno plantio: um reencontro com a natureza. São Paulo: Pensamento, 250.

- Castro M. M. & Machado S. R. (2003) Células e tecidos secretores. *In: Appezato- Da- Glória, B. & Carmello-Guerreiro, S. M. (Ed.). Anatomia vegetal. Viçosa, MG: UFV, 2003. p. 186.*
- Chapin, F.S., Matson, P.A. and Mooney, H.A. (2002) *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. New York: Springer.
- Charles-Dominique T., Beckett H., Midgley G. F. & Bond W. J. (2015) Bud protection: A key trait for species sorting in a forest-savanna mosaic. *New Phytol.* **207**, 1052–1060.
- Clarke P. J., Lawes M. J., Midgley J. J. *et al.* (2013) Resprouting as a key functional trait: How buds, protection and resources drive persistence after fire. *New Phytol.* **197**, 19–35.
- Coutinho L. M. (2000) O bioma do cerrado. *Eugene Warming e o cerrado brasileiro* (AL Klein, ed.), 77-92.
- Crosby K. & Latta R. G. (2013) A test of the reproductive economy hypothesis in plants: More offspring per capita come from large (not small) parents in *Avena barbata*. *Evol. Ecol.* **27**, 193–203.
- David R., & Carde J. (1964) Histochemie-coloration differentielle des inclusions lipidiques et terpeniques des pseudophylles du pin maritime au moyen du reactif nadi. *comptes rendus hebdomadaires des seances de l academie des sciences*, **258**(4), 1338-1340.
- Dodonov P., Xavier R. de O., Tiberio F. C. dos S., Lucena I. C. de, Zanelli C. B. & Silva Matos D. M. da (2014) Driving factors of small-scale variability in a savanna plant population after a fire. *Acta Oecol.* **56**, 47-55.
- Durigan G., Ratter J. A., Bridgewater S., Siqueira M. F. & Corrêa Franco G. A. D. (2003) Padrões fitogeográficos do cerrado paulista sob uma perspectiva regional. *Hoehnea.* **30**, 39–51.
- Eiten G. (1972) The cerrado vegetation of Brazil. *Bot. Rev.* **38**(2), 201-341.

- Elias S. R. M., Assis R. M., Stacciarini-Seraphin E. & Rezende M. H. (2003) Anatomia foliar em plantas jovens de *Solanum lycocarpum* A.St.-Hil. (Solanaceae). *Rev. Bras. Botânica*. **26**, 169–174.
- Felfili J. M., da Silva Júnior M. C., Mendonça R. C., Fagg C. W., Filgueiras T., & Mecnas V. (2015) Composição florística da estação ecológica de Águas Emendadas no Distrito Federal. *Heringeriana*, **1**(2), 25-85.
- Fiedler N. C., Nuno I., Azevedo C. De, Medeiros M. B. De & Venturoil F. (2002) Effect of Fire Onthe Structure and Floristic Composition of a Cerrado Sensu Stricto Area in Fazenda Água Limpa-Df. *Rev. Árvore*. **28**, 129–138.
- Franceschi V. R. & Nakata P. A. (2005) Calcium oxalate in plants: Formation and Function. *Annu. Rev. Plant Biol.* **56**, 41–71.
- Gentry A. H. (1992) Bignoniaceae: Part II (Tribe Tecomeae). *Flora Neotrop.* 1-370
- Giglio L., Loboda T., Roy D. P., Quayle B. & Justice C. O. (2009) An active-fire based burned area mapping algorithm for the MODIS sensor. *Remote Sens. Environ.* **113**, 408–420.
- Goldenberg R. (2004) O gênero *Miconia* (Melastomataceae) no Estado do Paraná, Brasil. *Acta Bot. Brasilica*. **18**, 927–947.
- Grady J. M. & Hoffmann W. A. (2012) Caught in a fire trap: Recurring fire creates stable size equilibria in woody resprouters. *Ecology*. **93**, 2052–2060.
- Guimarães, E., 2008, Biologia reprodutiva de *Jacaranda oxyphylla* Cham. e *Zeyheria montana* Mart. (Bignoniaceae). Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho. Botucatu, SP, Brasil. Tese de doutorado.
- Gurevitch J., Scheiner S.M. & Fox G.A. (2009) *Ecologia Vegetal* (2ª Ed.), Artmed, ISBN 978- 853-6319-18-6, Porto Alegre, Brazil.
- Hara T., Kobayashi E., Ohtsubo K. et al. (2015) Organ-level analysis of idioblast patterning in egeria densa planch. Leaves. *PLoS One* **10**, 1–18.
- Higgins S. I., Bond W. J. & Trollope W. S. W. (2000) Fire, resprouting and variability: A recipe for grass-tree coexistence in savanna. *J. Ecol.* **88**, 213–229.

- Hoffmann W. A. (1996) The effects of fire and cover on seedling establishment in a neotropical savanna. *J. Ecol.* 383-393.
- Hoffmann W. (2000) Post-Establishment Seedling Success in the Brazilian Cerrado: A Comparison of Savanna and Forest Species. *Biotropica*. **32** , 62–69.
- Hoffmann W. A. & Solbrig O. T. (2003) The role of topkill in the differential response of savanna woody species to fire. *For. Ecol. Manage.* **180**, 273–286.
- Jacomine P. K. T. (1972) Levantamento exploratório – reconhecimento do solo do estado do Maranhão. Embrapa Solos-Séries anteriores (INFOTECA-E).
- Johansen D. A. (1940) *Plant microtechnique: McGraw-Hill Book Company, Inc:* London; 530p.
- Krawchuk M. A. & Moritz M. A. (2011) Constraints on global fire activity vary across a resource gradient. *Ecology*. **92** , 121–132.
- Lacerda M. P. C. & Barbosa I. O. (2012) Relações Pedomorfogeológicas e Distribuição de Pedoformas na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal. *Rev. Bras. Cienc. do Solo* **36**, 709–721.
- Lambers H, Chapin F, Pons T (2008) *Plant physiological ecology*. Springer, New York.
- Larcher, W. (2000). *Ecofisiologia Vegetal*. São Carlos–SP RiMa.
- Linsingen L. Von, Sonehara J. d. S., Uhlmann A. & Cervi A. (2006) Composição florística do parque estadual do Cerrado de Jaguariaíva, Paraná, Brasil. *Acta Biol. Par.* **35** (3-4): 197-232.
- Martins C. R., Hay J., Valls J. F., Leite L. L., & Henriques R. P. B. (2007) Levantamento das gramíneas exóticas do Parque Nacional de Brasília, Distrito Federal, Brasil. *Natureza & Conservação* **5**(2), 23-30.
- Mazza C. A., Boccalandro H. E., Giordano C. V., Battista D., Scopel A. L. & Ballaré C. L. (2000) Functional Significance and Induction by Solar Radiation of Ultraviolet-Absorbing Sunscreens in Field-Grown Soybean Crops. *Plant Physiol.* **122**, 117–126.

- Medeiros T. C. C. (2013) Padrões de Campo Sujo Seco na paisagem da bacia hidrográfica do ribeirão Taquaruçu Grande no município de Palmas-TO. Universidade de São Paulo.
- Medeiros M. B. & Miranda H. S. (2008) Post-fire resprouting and mortality in Cerrado woody plant species over a three-year period. *Edinburgh J. Bot.* **65**, 53–68.
- Mendonça F., & Danni-Oliveira I. M. (2007). *Climatologia: noções básicas e climas do Brasil*. Oficina de textos. São Paulo.
- Middleton E. M. & Teramura a. H. (1993) The Role of Flavonol Glycosides and Carotenoids in Protecting Soybean from Ultraviolet-B Damage. *Plant Physiol.* **103**, 741–752.
- Miranda A. C., Miranda H. S., De Fátima Oliveira Dias I. & De Souza Dias B. F. (1993) Soil and air temperatures during prescribed cerrado fires in Central Brazil. *J. Trop. Ecol.* **9**, 313–320.
- Mittler R. (2006) Abiotic stress, the field environment and stress combination. *Trends Plant Sci.* **11**, 15–19.
- Miyanishi K. & Kellman M. (1986) The role of root nutrient reserves in regrowth of two savanna shrubs. *Can. J. Bot.* **64**, 1244–1248.
- Moles A. T., Warton D. I., Warman L. et al. (2009) Global patterns in plant height. *J. Ecol.* **97**, 923–932.
- Nogueira J., Rambal S., Barbosa J. & Mouillot F. (2017) Spatial Pattern of the Seasonal Drought/Burned Area Relationship across Brazilian Biomes: Sensitivity to Drought Metrics and Global Remote-Sensing Fire Products. *Climate* **5**, 42.
- O'Brien T., Feder N., & McCully M. E. (1964). Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma*, **59**(2), 368-373.
- Oliveira S. D. S. (2009) Porto Nacional: De Porto Real a Espaço Periférico de Palmas (TO). Universidade Federal de Goiás.

- Oliveira-Filho A. D., & Oliveira L. D. A. (1988). Biologia floral de uma população de *Solanum lycocarpum* St. Hil.(Solanaceae) em Lavras, MG. *Rev. Bras. Bot.* **11**(1), 23-32.
- Oliveira Junior E. N. de, Santos C. D. dos, Abreu C. M. P. de, Corrêa A. D. & Santos J. Z. L. (2003) Análise nutricional da fruta-de-lobo (*Solanum lycocarpum* St. Hil.) durante o amadurecimento. *Ciênc. Agrotec.* **27** , 846–851.
- Orlowsky B. (2014). iki.dataclim: Consistency, Homogeneity and Summary Statistics of Climatological Data. R package version 1.0. In.
- Pausas J. G., Bradstock R. A., Keith D. A. *et al.* (2004) Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. *Ecology* **85**, 1085–1100.
- Pausas J. G., Keeley J. E. & Schwilk D. W. (2017) Flammability as an ecological and evolutionary driver. *J. Ecol.* **105**, 289–297.
- Pearse A. G. E. (1972). *Histochemistry: theoretical and applied*. Vol. 2' 4^a ed. Churchill Livingston, Edinburgh.
- Pérez-Harguindeguy N., Diaz S., Garnier E. *et al.* (2013) New Handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* **61**, 167–234.
- Pilon N. A. L. & Durigan G. (2017) Growing faster and colonizing first: Evolutionary and ecological advantages of the tallest individuals within a cohort. *Austral Ecol.* **42**, 611–616.
- R Core Team (2014). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- 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. *Edin. J. Bot.* **60**(1), 57-109.
- Reboita M. S., Krusche N., Ambrizzi T., & Rocha R. P. d. (2012) Entendendo o Tempo e o Clima na América do Sul. *Terrae Didat.* **8**, 34-50.
- Ricklefs R. E. (2014). *A economia da natureza*. Guanabara Koogan.

- Salazar A. & Goldstein G. (2014) Effects of fire on seedling diversity and plant reproduction (sexual vs. vegetative) in neotropical savannas differing in tree density. *Biotropica*. **46**, 139–147.
- Sandquist D. R. & Ehleringer J. R. (1997) Intraspecific variation of leaf pubescence and drought response in *Encelia farinosa* associated with contrasting desert environments. *New Phytol.* **135**, 635–644.
- Searles P. S., Flint S. D. & Caldwell M. M. (2001) A meta-analysis of plant field studies simulating stratospheric ozone depletion. *Oecologia* **127**, 1–10.
- Selmar D. & Kleinwächter M. (2013) Stress enhances the synthesis of secondary plant products: The impact of stress-related over-reduction on the accumulation of natural products. *Plant Cell Physiol.* **54**, 817–826.
- Silva L. L. H., Oliveira E., Calegari L., Pimenta M. C., Kevia M. & Dantas L. (2017) Características dendrométricas, físicas e químicas da *Myracrodruon urundeuva* e da *Leucaena leucocephala*. *Flor. Ambient.*, **24**, 1-8.
- Strasburguer E., Noll F., Schenck H., Schimper A. F. W. (1983) Tratado de Botânica. Stuttgart, Nueva York.
- Suchar V. A., Robberecht R. (2017) Integration and scaling of UV-B radiation effects on plants: the relative sensitivity of growth forms and interspecies interactions. *J. Plant Ecol.* 1-15.
- Uhlmann A., Curcio G., Galvao F., & Silva S. (1997) Relationships between distribution of vegetation physiognomic types and geomorphic and pedological patterns in a savanna area (Cerrado) in southern Brazil. *Arquivos de Biologia e Tecnologia.*
- Vale A. T., Moreira A. C. O., Martins I. S. (2017) Avaliação do potencial energético de *Bambusa vulgaris* em função da idade. *Flor. Ambient.* **24**, 1-9.
- Valladares F., Gianoli E. & Gómez J. M. (2007) Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytol.* **176**, 749–763.

- Valladares F., Sanchez-Gomez D. & Zavala M. A. (2006) Quantitative estimation of phenotypic plasticity: Bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *J. Ecol.* **94**, 1103–1116.
- Varner J. M., Kane J. M., Kreye J. K. & Engber E. (2015) The Flammability of Forest and Woodland Litter: a Synthesis. *Curr. For. Reports* **1**, 91–99.
- Vasconcelos H. L., Araújo G. M. & Gonzaga E. A. R. (2014) Plano de Manejo: RPPN Reserva Ecológica do Panga.
- Verdaguer D., Díaz-Guerra L., Font J., González J. A. & Llorens L. (2018) Contrasting seasonal morphological and physio-biochemical responses to UV radiation and reduced rainfall of two mature naturally growing Mediterranean shrubs in the context of climate change. *Environ. Exp. Bot.* **147**, 189–201.
- Wagner G. J., Wang E. & Shepherd R. W. (2004) New approaches for studying and exploiting an old protuberance, the plant trichome. *Ann. Bot.* **93**, 3–11.
- Walter H., Harnickell E., & Mueller-Dombois D. (1975) *Climate diagram maps. Supplement to Vegetation Monographs*. Springer-Verlag, New York, 36.
- Weiner J. (2004) Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* **6**, 207–215.
- Zar J.H. (2010) *Biostatistical analysis*. 5th ed. New Jersey: Prentice Hall, p. 239-241.

7. Apêndices

Tabela 1: Médias e desvios-padrão de medidas da localização das gemas nas plantas, dos atributos morfológicos e anatômicos e dos indicadores de flamabilidade dos indivíduos de *Miconia albicans*, *Solanum lycocarpum* e *Zeyheria montana* coletados em fitofisionomias savânicas de cerrado no gradiente N-S do domínio Cerrado no Brasil. Altura máxima das gemas na planta em relação ao nível do solo (Alt. máx.; cm), altura mínima das gemas na planta em relação ao nível do solo (Alt. mín.; m), área do primórdio mais externo (Área prim. cm²), número de primórdios envolvendo o meristema apical (n° prim.), porcentagem de área coberta por tricomas no primórdio mais externo (% cob), espessura da camada limite (Cam. lim.; µm), área relativa ocupada por idioblastos fenólicos (Id. fen.), área relativa ocupada por idioblastos cristalíferos (Id. cris.), poder calorífico superior (PCS; kcal/kg) presença de terpenos (Terp.) e presença de lipídios (Lip.)

Localidade	Espécie	Alt. máx	Alt. mín	Área prim.	N° prim.	% cob	Cam. lim.	Id. fen.	Id. cris	Flam	Terp	Lip
1	<i>M. albicans</i>	139 ± 38	73 ± 41	0,58 ± 0,36	4 ± 0	100	222,81 ± 35,5	15,47 ± 2,03	1,01 ± 1,08	4992,04 ± 241,84	+	+
	<i>S. lycocarpum</i>	205 ± 89	99 ± 45	0,37 ± 0,20	2,35 ± 0,67	100	486,50 ± 174,25		7,43 ± 2,83	4722,32 ± 157,63	+	+
	<i>Z. montana</i>	315 ± 120	143 ± 36	0,39 ± 0,22	4,2 ± 0,61	100	445,26 ± 122,32			4837,8 ± 253,7	+	+
2	<i>M. albicans</i>	171 ± 40	81 ± 29	0,34 ± 0,18	4,1 ± 0,44	100	214,85 ± 20,54	11,73 ± 3,36	1,67 ± 1,55	4984,77 ± 366,41	+	+
	<i>S. lycocarpum</i>	145 ± 47	91 ± 44	0,24 ± 0,14	4,85 ± 0,81	100	202,40 ± 82,63		6,85 ± 3,15	5060,36 ± 323,88	+	+
	<i>Z. montana</i>	245 ± 79	121 ± 32	0,31 ± 0,17	4,6 ± 1,14	100	319,72 ± 68,87			4853,01 ± 740,84	+	+
3	<i>M. albicans</i>	173 ± 50	96 ± 37	0,33 ± 0,13	3,9 ± 0,71	100	329,40 ± 71,24	8,22 ± 3,16	0,62 ± 0,61	4791,57 ± 175,54	+	+
	<i>S. lycocarpum</i>	198 ± 81	81 ± 49	0,19 ± 0,12	2,95 ± 1,00	100	171,8 ± 126,34		10,63 ± 7,77	4756,48 ± 84,16	+	+
	<i>Z. montana</i>	191 ± 66	83 ± 50	0,33 ± 0,13	4 ± 0	100	425,22 ± 101,56			4984,5 ± 80,90	+	+
4	<i>M. albicans</i>	284 ± 99	79 ± 48	0,51 ± 0,30	3,4 ± 1,14	100	317,44 ± 59,54	6,92 ± 3,45	0,55 ± 0,44	4890,14 ± 244,97	+	+
	<i>S. lycocarpum</i>	253 ± 93	78 ± 36	0,16 ± 0,07	2,9 ± 0,96	100	175,09 ± 42,8		10,6 ± 1,87	5171,54 ± 95,8	+	+
	<i>Z. montana</i>	159 ± 43	83 ± 36	0,42 ± 0,21	2,75 ± 0,96	100	401,82 ± 57,42			4801,89 ± 213,37	+	+
5	<i>M. albicans</i>	117 ± 40	42 ± 21	0,43 ± 0,14	4 ± 0	100	336,96 ± 33,23	8,47 ± 3,67	0,74 ± 1,22	4724,64 ± 563,83	+	+
	<i>S. lycocarpum</i>	101 ± 57	32 ± 29	0,18 ± 0,09	3,9 ± 0,3	100	220,77 ± 50,68		10,46 ± 6,81	4697,1 ± 353,6	+	+
	<i>Z. montana</i>	138 ± 51	24 ± 11	0,29 ± 0,14	4 ± 0	100	465,97 ± 164,55			4961,74 ± 158,16	+	+

Tabela 2: Comparação par-a-par das localidades 1-5 de medidas da localização das gemas nas plantas em relação ao nível do solo (Alt. máx e mín), área do primórdio mais externo e número de primórdios envolvendo o meristema apical em *M. albicans*, *S. lycocarpum* e *Z. montana*. São exibidos apenas os pares que diferiram significativamente.

<i>M. albicans</i>		<i>S. lycocarpum</i>		<i>Z. montana</i>	
Localidades	Valor de p	Localidades	Valor de p	Localidades	Valor de p
1 - 4	<0,01	1 - 5	<0,01	1 - 3	<0,01
2 - 4	<0,01	2 - 4	<0,01	1 - 4	<0,01
3 - 4	<0,01	2 - 5	<0,01	1 - 5	<0,01
2 - 5	<0,01	3 - 5	<0,01	2 - 4	<0,01
3 - 5	<0,01	4 - 5	<0,01	2 - 5	<0,01
4 - 5	<0,01			3 - 5	<0,01
				4 - 5	<0,01

Tabela 3. Resultado da análise de componentes principais (ACP) dos dados de localização e morfologia das gemas de *Miconia albicans*. Os coeficientes de correlação dos dois primeiros componentes da análise, juntos, correspondem a 63% da variação. Alt. máx. e Alt. mín.: Altura máxima e mínima das gemas nas plantas em relação ao nível do solo. Área: área do primórdio mais externo das gemas axilares. N° prim.: Número de primórdios envolvendo o meristema apical nas gemas.

Atributos <i>M. albicans</i>	PC1	PC2	PC3	PC4
Alt. máx	0,64	-0,26	-0,07	0,71
Alt. mín	0,63	-0,08	-0,39	-0,65
Área primórdio	0,41	0,44	0,78	-0,12
N° de primórdios	0,05	0,85	-0,47	0,22

Tabela 4. Resultado da análise de componentes principais (ACP) dos dados de localização e morfologia das gemas de *Solanum lycocarpum*. Os coeficientes de correlação dos dois primeiros componentes da análise, juntos, correspondem a 72% da variação. Alt. máx., Alt. mín.: Altura máxima e mínima das gemas nas plantas em relação ao nível do solo. Área: área do primórdio mais externo das gemas axilares. N° prim.: Número de primórdios envolvendo o meristema apical nas gemas.

Atributos <i>S. lycocarpum</i>	PC1	PC2	PC3	PC4
Alt. máx	-0,68	0,12	0,06	-0,71
Alt. mín	-0,60	0,40	-0,25	0,63
Área primórdio	0,18	0,68	0,70	0,01
N° de primórdios	0,35	0,58	-0,66	-0,30

Tabela 5. Resultado da análise de componentes principais (ACP) dos dados de localização e morfologia das gemas de *Zeyheria montana*. Os coeficientes de correlação dos dois primeiros componentes da análise, juntos, correspondem a 69% da variação. Alt. máx., Alt. mín.: Altura máxima e mínima das gemas nas plantas em relação ao nível do solo. Área: área do primórdio mais externo das gemas axilares. N° prim.: Número de primórdios envolvendo o meristema apical nas gemas.

Atributos <i>Z. montana</i>	PC1	PC2	PC3	PC4
Alt. máx	-0,67	0,03	-0,25	-0,69
Alt. mín	-0,68	-0,07	-0,14	0,71
Área primórdio	-0,06	-0,94	0,31	-0,09
N° de primórdios	-0,28	0,32	0,90	-0,04