

RESSALVA

Atendendo solicitação do autor, o texto completo desta tese será disponibilizado somente a partir de 04/09/2027.

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

**SAVANAS, FLORESTAS E ZONAS DE TRANSIÇÃO: UM OLHAR FUNCIONAL
SOBRE O CERRADO**

MARCO ANTONIO CHIMINAZZO

**Rio Claro – SP
2025**



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

**SAVANAS, FLORESTAS E ZONAS DE TRANSIÇÃO: UM OLHAR FUNCIONAL
SOBRE O CERRADO**

MARCO ANTONIO CHIMINAZZO

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

Orientadora: Dra. Alessandra Fidelis
Coorientadora: Dra. Aline Bertolosi Bombo
Coorientador: Dr. Tristan Charles-Dominique

**Rio Claro – SP
2025**

C538s Chiminazzo, Marco Antonio
Savanas, florestas e zonas de transição : um olhar funcional sobre o Cerrado / Marco Antonio Chiminazzo. -- Rio Claro, 2025
344 p. : il., tabs., fotos, mapas

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Rio Claro
Orientadora: Alessandra Fidelis
Coorientadora: Aline Bertolosi Bombo
Coorientador: Tristan Charles-Dominique

1. Ecologia do cerrado. 2. Plantas dos cerrados. 3. Ecologia das savanas. 4. Ecologia das florestas tropicais. 5. Fogo e ecologia. I. Título

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: **"Savanas, florestas e zonas de transição: um olhar funcional sobre o Cerrado"**

AUTOR: MARCO ANTONIO CHIMINAZZO

ORIENTADORA: ALESSANDRA TOMASELLI FIDELIS

COORIENTADOR: TRISTAN CHARLES-DOMINIQUE

COORIENTADORA: ALINE BERTOLOSI BOMBO

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Doutor em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal), área: Biologia Vegetal pela Comissão Examinadora:

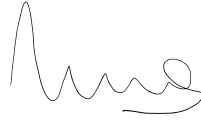
Prof.^a Dr.^a ALESSANDRA TOMASELLI FIDELIS (Participação Presencial)
Departamento de Biodiversidade / Unesp IB Rio Claro

Prof. Dr. WILLIAM ARTHUR HOFFMANN (Participação Virtual)
Department of Plant and Microbial Biology / North Carolina State University

Prof.^a Dr.^a VÂNIA REGINA PIVELLO (Participação Virtual)
Departamento de Ecologia / Universidade de São Paulo

Prof. Dr. MARCELO FRAGOMENI SIMON (Participação Virtual)
Núcleo Temático de Enriquecimento e Conservação da Diversidadee Biológica / Embrapa - Recursos Genéticos

Prof.^a Dr.^a IMMA OLIVERAS-MENOR (Participação Virtual)
Research Director - DISTEC - Disturbance and Ecology / Environmental Change Institute / Universidade de Oxford - AMAP / França



Rio Claro, 04 de setembro de 2025

AGRADECIMENTOS

Este trabalho foi desenvolvido ao longo de quatro anos, sendo dois destes conturbados pela pandemia de Covid-19. A finalização e contribuição desta Tese não seria possível sem o apoio e auxílio de diferentes pessoas e instituições. Aquilo que se encontra escrito neste documento é o resultado de uma série de etapas que envolveram excursões de campo, análises laboratoriais, discussões e inúmeras versões que pouco a pouco lapidaram o trabalho como um todo.

O desenvolvimento deste trabalho não seria possível sem o alicerce financeiro provido pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Processo 88887.598301/2021-00) e pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (Processos 2021/09269-9, 2023/09208-5, 2023/09725-0 e 2023/16620-0). Portanto, agradeço às instituições e às pessoas envolvidas nos processos por trás da concessão de bolsas de pesquisa e financiamento de projetos de pesquisa. Também agradeço à *International Association for Vegetation Science*, *Association For Tropical Biology and Conservation*, *American Society of Botany*, *British Ecological Society* e *IRD* pelos diferentes auxílios financeiros e profissionais providos ao longo do desenvolvimento deste trabalho. De forma complementar, também agradeço a todos envolvidos nos diferentes setores da Universidade Estadual Paulista (UNESP) e do Departamento de Biodiversidade da UNESP de Rio Claro pela assistência – direta ou indireta – para o desenvolvimento desta pesquisa.

Este trabalho é, de certa forma, a continuação de um outro trabalho iniciado em 2018, quando a Professora Alessandra Fidelis me revelou as belezas e incógnitas do Cerrado e – de forma cega, afinal não nos conhecíamos – confiou em mim o desenvolvimento de um projeto de Mestrado analisando as estratégias de espécies lenhosas contra o fogo. O desenvolvimento deste primeiro trabalho e os ensinamentos absorvidos culminaram nas questões exploradas nesta Tese, a qual também foi orientada pela Professora Fidelis. Sendo a pesquisa um trabalho conjunto, afirmo que a qualidade final deste trabalho estaria longe de ser a que é se não fosse o comprometimento, a supervisão, a orientação e as perspectivas práticas e intelectuais providas pela Professora Fidelis. Muito além de uma orientadora para o desenvolvimento deste projeto,

a Professora Fidelis foi administradora, diplomata, empreendedora, captadora de recursos e, tão importante quanto essas funções nem sempre evidentes em professores-pesquisadores, a Professora foi uma amiga. Por estes e muitos outros motivos, agradeço à Alê por todo o esforço direcionado ao projeto e ao meu desenvolvimento como pesquisador.

Ainda em 2018, via rede de colaborações da Professora Fidelis, tive o prazer de conhecer e ter tido a colaboração do Dr. Tristan Charles-Dominique, do laboratório AMAP da Universidade de Montpellier. O Dr. Charles-Dominique também foi crucial para o desenvolvimento deste projeto, atuando como coorientador e sendo o responsável pelo treinamento em análise de arquitetura de plantas, o qual tive o prazer de receber. Acredito que muito do que se traz nesta Tese de ocorrência conhecida, mas pouco estudada, deriva da aplicabilidade de processos ontogenéticos e modulares sintetizados pela arquitetura de plantas proveniente da Escola Francesa de Botânica. O Dr. Charles-Dominique, sempre solícito em sanar dúvidas e entusiasmado com (ousado dizer) qualquer coisa relacionada à botânica, também foi fundamental para o desenvolvimento deste projeto e minha formação como “arquiteto de plantas”, em especial durante o período em que me recebeu na Universidade de Montpellier. Portanto, por essas e outras, também agradeço ao Dr. Tristan Charles-Dominique pelas suas contribuições para minha formação e desenvolvimento deste trabalho.

Outro ponto que acredito ser importante desta Tese, mas raramente discutido em estudos de cunho ecológico, diz respeito à anatomia vegetal. A transformação de descrições ao nível de tecidos em quantificações que subsidiem análises ecológicas (como filtros ambientais, persistência, competição e regeneração) é, em minha opinião, de inestimável valor para nosso entendimento da complexa flora do Cerrado. Neste trabalho tentamos trazer um pouco da anatomia vegetal para análise de comunidades, e isto só foi possível dada a orientação da Dra. Aline Bertolosi Bombo e seu profundo entendimento acerca dos métodos e interpretação de processos anatômicos. A Dra. Bombo (ou Cuíca, no dia a dia), foi responsável por transmitir seus conhecimentos em anatomia e, muito pacientemente dada a quantidade de vezes que fiz as mesmas perguntas, supervisionar e obter insumos e equipamentos para as análises anatômicas.

Sou muito grato à Cuíca por todos estes anos (que também remontam a 2018 quando atuou como coorientadora junto à Professora Fidelis), e acredito que muito será contribuído pela anatomia vegetal para o entendimento da ecologia do Cerrado. Ainda no que diz respeito às análises anatômicas, também agradeço à Professora Dra. Alessandra Ike Coan (UNESP – Rio Claro) e à Professora Dra. Beatriz Appezzato-da-Glória (ESALQ – Piracicaba) por cederem espaço em seus laboratórios para análises laboratoriais.

Propondo integrar métodos – como botânicos e ecológicos – mas, também, escalas de análise, este trabalho se beneficiou das contribuições das Dras. Pamela K Diggle e Cynthia S Jones, da Universidade de Connecticut, Estados Unidos. Tive a honra de conhecer as Dras. Diggle e Jones durante um curso em organogênese vegetal ministrado por elas na Universidade de Harvard, também nos Estados Unidos. Foi durante este contato que conheci as perspectivas adotadas por elas em termos de plasticidade fenotípica, ontogenia e heteroblastia, noções que foram fundamentais para a interpretação e discussão em alguns capítulos. Durante o tempo em que passei na Universidade de Connecticut, as Dras. Diggle e Jones atuaram como supervisoras, amigas e colegas de trabalho auxiliando em diferentes análises ontogenéticas e anatômicas. Sou muito grato por suas contribuições como um todo. Ainda em relação ao meu tempo nos Estados Unidos, agradeço imensamente Stela Ross, Harper Sparklepaws e Dr. Eric Schultz por me receberem tão bem em sua casa.

Para a coleta de dados foram realizadas mais de dez excursões a campo, tanto no Sudeste quando na porção Central do Brasil. Realizar estas tarefas sozinho seria impossível, sendo o desenvolvimento do alicerce da Tese (coleta de dados) possível graças às gentis contribuições de tempo e esforço providos por Letícia Giacom, Felipe Alvarez, Renon Santos Andrade, Leonardo Pazzini Vieira, Juliano Zardetto, Vagner Zanzarini e Poliana Arantes. Também agradeço a todos os funcionários da Estação Ecológica de Itirapina, Estação Ecológica de Santa Bárbara e da Reserva Natural Serra do Tombador por todo auxílio prestado durante as excursões de campo. Também pela ajuda com análises de geoprocessamento, agradeço ao Dr. Daniel Borin Alves e ao M.Sc. Dhemerson Concciani.

Muito daquilo que se desenvolveu no âmbito profissional descrito nos parágrafos acima só foi possível dado o suporte no âmbito pessoal. Por isso, agradeço imensamente minha mãe, Ana Telles, por todo alicerce e entusiasmo com esta pesquisa (dona Ana leu todos os capítulos), meu pai, Edson Chiminazzo, pelo suporte e motivação, e meu irmão, Luis Chiminazzo, pela amizade e incentivo. Também agradeço aos amigos e colegas de banda, Marcel Trovatti e Henrique Zambuzi pelo companheirismo e paciência nos momentos que me ausentei de minha função como baixista. Se, porventura, você estiver lendo estes agradecimentos depois de fevereiro de 2026, procure por “Vismia” em sua plataforma de músicas favorita.

Finalmente, como parágrafo final que sustenta todos os anteriores, agradeço imensamente à minha companheira, M.Sc. Letícia Matui, por ser peça fundamental no meu desenvolvimento pessoal e profissional. Para a tristeza da Linguísta, muitos foram os textos, cartas e propostas que ela gentilmente leu durante o desenvolvimento deste trabalho, além de ajudar em análises laboratoriais – incluindo montagem de lâminas anatômicas. Infelizmente, nunca consegui levá-la como assistente de campo, mas não desisti desse objetivo. Junto ao nosso gatinho Milo Antonio, Letícia segurou a barra quando as coisas sobrecarregaram, comemorou quando conquistas vieram e consolou as muitas rejeições que encontrei pelo caminho. Tenho muita sorte de, além de companheira, ter Letícia como colega de profissão e melhor amiga. Por sua contribuição pessoal – e profissional – agradeço.

Enquanto trago agradecimentos específicos em cada capítulo, espero não ter esquecido nenhum agradecimento aqui, mas, caso o tenha, fica aqui meu imenso obrigado a todos que contribuíram com este trabalho.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001

O presente trabalho foi realizado com apoio da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), Brasil. Processos nº 2021/09269-9, 2023/09208-5, 2023/09725-0 e 2023/16620-0. As opiniões, hipóteses e conclusões ou recomendações expressas neste material são de responsabilidade do(s) autor(es) e não necessariamente refletem a visão da FAPESP.

Espancado pelas canículas, fustigado dos sóis, roído dos enxurros, torturado pelos ventos, o vegetal parece derrear-se aos embates desses elementos antagônicos e abroquelar-se daquele modo, invisível, no solo sobre que alevanta apenas os mais altos renovos da fronde majestosa.

- Euclides da Cunha, na seção “A Terra”, de Os Sertões

Resumo

O fogo é uma força determinante na evolução, estrutura e funcionamento dos ecossistemas tropicais, selecionando uma notável diversidade de estratégias de persistência entre as plantas lenhosas. No Cerrado, um dos biomas mais propensos ao fogo do mundo, essas estratégias compõem um contínuo entre resistência ao fogo e competição por luz, moldando a organização da vegetação desde savanas abertas até florestas densas. Esta tese discute, ao longo de oito capítulos, uma visão funcional e de desenvolvimento sobre como as plantas resistem, se recuperam e se adaptam a distúrbios causados pelo fogo, e como esses processos mediam a coexistência de biomas nos mosaicos savana–floresta. Em nível individual, as plantas lenhosas apresentam crescimento modular, com traços morfofisiológicos distintos que influenciam como cada módulo vivencia o fogo e contribui para a sobrevivência do organismo. Ritmos anuais de crescimento, frequentemente sincronizados com as chuvas e com o rebrotamento pós-fogo, sugerem que as espécies do Cerrado integram influências ambientais e o histórico de distúrbios em seus ciclos de desenvolvimento. A exposição ao fogo em fases iniciais pode redirecionar trajetórias ontogenéticas, levando a mudanças persistentes na forma de crescimento – como a transição de arquiteturas arbustiva para arbórea – que aumentam a resiliência por meio do rebrotamento. Essa plasticidade de desenvolvimento sustenta o difundido fenômeno do “arbustamento”, por meio do qual espécies generalistas ajustam a forma de crescimento e a alocação de recursos para persistir em ambientes contrastantes de luz e fogo. Análises baseadas em atributos funcionais revelam que as espécies combinam mecanismos de sobrevivência ao fogo acima e abaixo do solo – como casca espessa, proteção de gemas e órgãos subterrâneos especializados – em diferentes configurações, dependendo se a persistência se baseia no rebrotamento localizado ou na propagação lateral. Essas combinações evidenciam compensações entre o investimento em resistência ao fogo e em atributos que favorecem a competição por luz. Ao longo do gradiente savana–floresta, esse equilíbrio define um contínuo funcional entre duas estratégias: *Shield*, associada à proteção contra o fogo, e *Spear*, associada à interceptação de luz. As zonas de transição abrigam estratégias intermediárias, mesclando funções tanto de resistência ao fogo quanto interceptação de luz e sustentando a coexistência dos biomas. Análises comparativas entre continentes mostram ainda que um alto investimento em atributos de resistência ao fogo limita o potencial de interceptação de luz, explicando por que espécies adaptadas ao fogo raramente se estabelecem em ambientes sombreados. Sob regimes de fogo em transformação, impulsionados por atividades humanas e mudanças climáticas, essas compensações tendem a remodelar a estrutura da vegetação. Cenários de intensificação, redução ou alteração na frequência de incêndios – denominados *burning*, *hididing*, e *starving* – devem favorecer estratégias e formas de crescimento distintas, levando à formação de novos conjuntos ecológicos. Coletivamente, esses achados destacam que compreender a modularidade, a plasticidade de desenvolvimento e as compensações entre atributos das plantas é essencial para prever a dinâmica da vegetação em um mundo em que regimes de fogo estão em rápida mudança, conectando a ecologia funcional com perspectivas evolutivas e em escala de bioma.

Palavras-chave: atributos funcionais, Cerrado, floresta, fogo, formas de crescimento, ontogenia, órgãos subterrâneos, produção de casca, proteção de gemas, savana, sazonalidade, sombreamento, xilema.

Abstract

Fire has long shaped the evolution, structure, and functioning of tropical ecosystems, selecting for a remarkable diversity of persistence strategies among woody plants. In the Cerrado, one of the world's most fire-prone biomes, these strategies span a continuum between fire resistance and light competition, shaping vegetation organization from open savannas to closed forests. This thesis discusses, throughout eight chapters, the functional and developmental view of how plants withstand, recover from, and adapt to fire disturbances, and how these processes mediate biome coexistence across savanna–forest mosaics. At the individual level, woody plants exhibit modular growth, with distinct morpho-physiological traits influencing how each module experiences fire and contributes to survival. Annual growth rhythms, often synchronized with rainfall and post-fire resprouting, suggest that Cerrado species integrate environmental cues and disturbance history into their developmental cycles. Early-life fire exposure can redirect ontogenetic trajectories, leading to persistent shifts in growth form, such as the transition from single- to multi-stemmed architectures that enhance resilience through resprouting. This developmental plasticity underpins the widespread “shrubing out” phenomenon, through which generalist species adjust growth form and resource allocation to persist across contrasting light and fire environments. Trait-based analyses reveal that species combine above- and belowground fire-survival mechanisms – thick bark, bud protection, and specialized underground storage organs – in different configurations depending on whether persistence relies on on-spot resprouting or lateral spread. These combinations highlight trade-offs between investment in fire resistance and traits enhancing light competition. Across savanna–forest gradients, this trade-off defines a functional continuum between two strategies: the *Shield*, emphasizing fire protection, and the *Spear*, emphasizing light interception. Transition zones harbor intermediate strategies, blending functions of both realms and sustaining biome coexistence. Comparative analyses across continents further show that high investment in fire-resistance traits limits light capture potential, providing an explanation on why fire-adapted species rarely establish in shaded environments. Under changing fire regimes driven by human activities and climate change, these trade-offs will reshape vegetation structure. Scenarios of intensified, reduced, or altered fire frequency – termed the burning, hiding, and starving realms – are predicted to favor distinct structural strategies and growth forms, driving novel ecological assemblages. Collectively, these chapters highlight that understanding plant modularity, developmental plasticity, and trait trade-offs is essential to predict vegetation dynamics in a rapidly changing fire world, bridging functional ecology with evolutionary and biome-scale perspectives.

Keywords: Cerrado, bark production, belowground organs, bud protection, fire, functional traits, forest, growth forms, ontogeny, seasonality, shading, xylem.

Sumário

Introdução

<i>Um breve panorama sobre o Cerrado e estudos em suas savanas e florestas</i>	16
<i>O que faz da coexistência de savanas e florestas algo intrigante?</i>	26
<i>Estresses, distúrbios e as adaptações de espécies florestais, savânicas e generalistas</i>	35
<i>Objetivos e organização desta Tese</i>	50

Capítulo 1 - Why woody plant modularity through time and space must be integrated in fire research?

<i>Introduction</i>	65
<i>Modules are set in different environments</i>	68
<i>An example of fire impacting differently the growth modules in the Cerrado</i>	74
<i>References</i>	81

Capítulo 2 - Time since last fire reveals rhythmic and seasonal growth rates of Cerrado's woody plants

<i>Introduction</i>	97
<i>Materials and Methods</i>	101
<i>Results</i>	105
<i>Discussion</i>	110
<i>Literature Cited</i>	117

Capítulo 3 - Plant form and height across environmental gradients: a developmental perspective on plant intraspecific variability

<i>Introduction</i>	123
<i>Minding the gap: fire-resisting traits allow plant form to shift in between fire events</i>	127
<i>Can plants un-ring a bell? Surviving fire events during early life stages can induce irreversible growth responses in woody plants</i>	130
<i>Are the differences in plant form across fire-prone and fire-free ecosystems the result of plasticity?</i>	134
<i>Conclusions and further steps</i>	137
<i>References</i>	138

Capítulo 4 - Shrubby out: intraspecific variability and growth-form shift as a way for generalists to overcome shade and fire

<i>Introduction</i>	147
<i>Methods</i>	150
<i>Results</i>	157
<i>Discussion</i>	163
<i>References</i>	169

Capítulo 5 - To protect or to hide: why not both? An investigation of fire-related strategies in Cerrado woody species

<i>Introduction</i>	181
<i>Materials and methods</i>	185
<i>Results</i>	190
<i>Discussion</i>	194
<i>Conclusions</i>	197
<i>References</i>	197

Capítulo 6 - Shield vs. Spear? Functional strategies across savannas, forests and their transitioning zones in the Cerrado

<i>Introduction</i>	210
<i>Material and Methods</i>	212
<i>Results</i>	220
<i>Discussion</i>	226
<i>References</i>	234

Capítulo 7 - A double-edged corky sword: costs of fire resistance make trees unfit for shaded environments


<i>Intorduction</i>	253
<i>Materials and Methods</i>	263
<i>References</i>	268

Capítulo 8 - How do plants survive in the starving, burning, and hiding vegetation realms generated by novel fire regimes?

<i>Introduction</i>	275
<i>Materials and methods</i>	278
<i>Results</i>	285
<i>Discussion</i>	291
<i>Conclusion</i>	302
<i>References</i>	308

Considerações finais	321
---------------------------------------	------------

Referências gerais	352
-------------------------------------	------------



Introdução

1. Introdução

1.1. Um breve panorama sobre o Cerrado e estudos em suas savanas e florestas

O Cerrado é um domínio fitogeográfico localizado no coração da América do Sul. Com ampla extensão, ocupa uma área de aproximadamente dois milhões de quilômetros quadrados. Majoritariamente inserido em território brasileiro, mas com áreas que ultrapassam a fronteira e ocupam partes do Paraguai e da Bolívia, o Cerrado abriga mais de 12 mil espécies de plantas com sementes (BFG, 2022). Popularmente considerado um bioma, o Cerrado é mais bem definido pela combinação de diferentes biomas, os quais são representados por diferentes tipos de vegetação (Batalha, 2011; Coutinho, 2006). Dentre os diversos tipos de vegetação que compõem o Cerrado e cujas classificações variam dependendo da interpretação do observador, aquelas pertencentes aos biomas savânico e florestal se fazem maioria em seu território (Projeto MapBiomas, 2023).

Apesar de ser o segundo maior domínio fitogeográfico da América do Sul, menor apenas que a Amazônia, a extensão territorial do Cerrado (Figura 1), bem como sua importância para a Nação, é comumente menosprezada. Para fins comparativos, a área total do Cerrado em território nacional (198,45 milhões de hectares, Mha) equivale ao território da Ucrânia (60,4 Mha), França (55 Mha na Europa), Espanha (50,5 Mha) e Noruega (32,4Mha) combinados (Figura 1). No ano de 2021, biomas savânicos representavam 60,46 Mha da área do Cerrado (30,5% do território), enquanto biomas florestais ocupavam 28,02 Mha (14,1% do território). Atualmente, savanas e florestas ocupam cerca de 45% do território do Cerrado, em uma aparente interminável disputa por espaço com a agropecuária, que também ocupa cerca de 45% do território (até 2021, Projeto MapBiomas, 2023).

Mesmo não sendo formado exclusivamente por biomas savânicos, o Cerrado recebe o título de savana mais biodiversa do planeta – em termos de organismos vegetais, uma vez que as savanas Africanas são mais diversas em termos de organismos animais. Em virtude da alta pressão antrópica exercida pela mineração principalmente no século XIX (Fernandes; Pêsoa, 2011), da intensa expansão agropecuária em tempos

mais recentes (Dall’Agnol, 2016), e da extraordinária diversidade de organismos endêmicos – principalmente vegetais (BFG, 2022), o Cerrado foi estabelecido como prioridade (*hotspot*) para conservação (Myers et al., 2000).



Figura 1: Delimitação espacial do Cerrado em território brasileiro (em verde) e em relação à América do Sul. Segundo maior domínio fitogeográfico da porção sul da América e *hotspot* para conservação, o Cerrado ocupa cerca de dois milhões de quilômetros quadrados do território nacional.

Mesmo detendo os títulos de savana mais biodiversa do planeta e *hotspot* para conservação, aproximadamente metade (46,9%) do território do Cerrado já não abriga sua vegetação originária (Projeto MapBiomas, 2023). Vítima legitimada de uma visão que direciona atenção de forma desproporcional entre domínios fitogeográficos, fazendo com que domínios majoritariamente florestais recebam maior estímulo para preservação e recuperação (Silveira et al., 2022), o Cerrado deslança como um dos domínios em maior risco no País, perdendo apenas para a Mata Atlântica (outro *hotspot* nacional; IBGE, 2018). Dado o intenso interesse, principalmente internacional, pela preservação da

Amazônia, o Cerrado tem sido usado como “bioma-sacrifício” para o desenvolvimento econômico nacional (Jornal da Unesp, Geraque, 2023). Este fenômeno é refletido em suas savanas e florestas, cujas extensões foram reduzidas em 24,9% e 15,3% entre os anos de 1985 e 2021, totalizando uma perda de aproximadamente 25 Mha de vegetação nativa em apenas 36 anos e uma grande fragmentação da vegetação remanescente (Figura 2; Projeto MapBiomias, 2023).

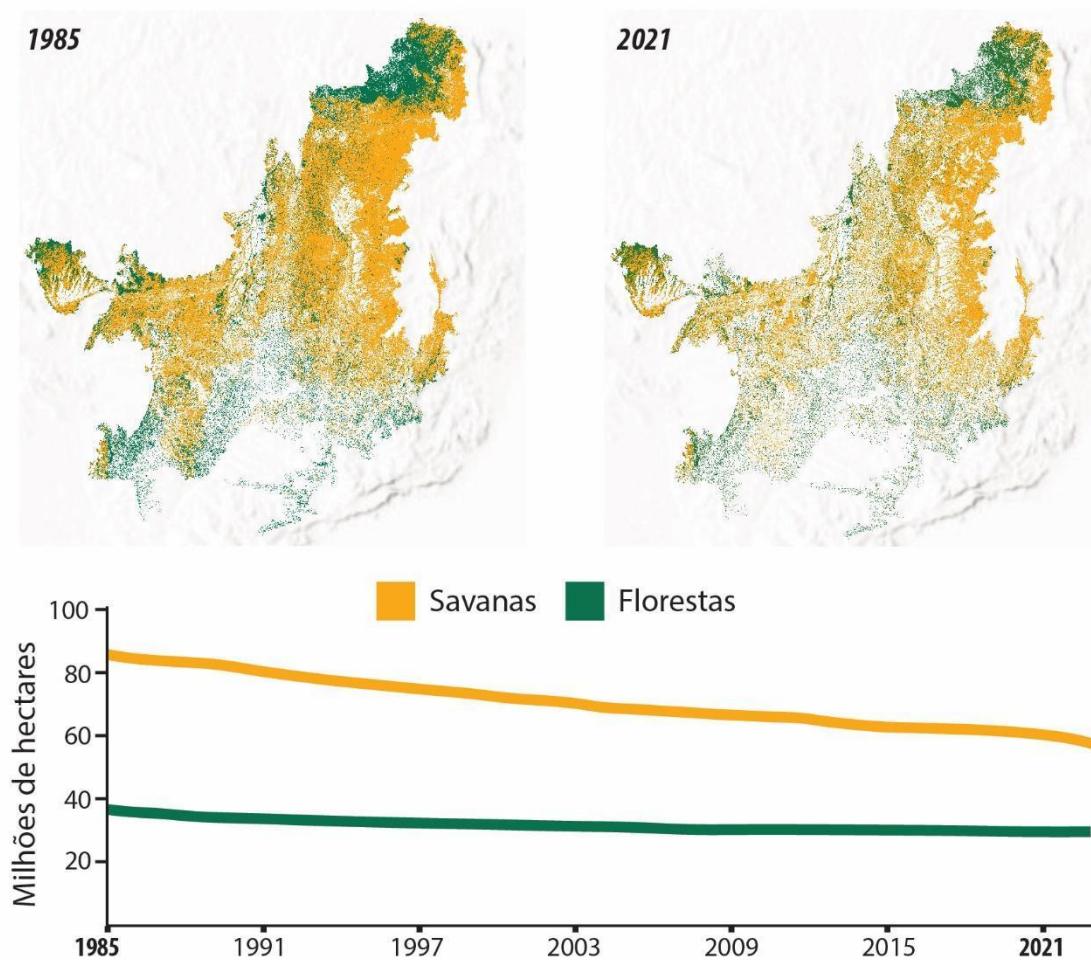


Figura 2: Diminuição e fragmentação na área ocupada por savanas e florestas no Cerrado entre os anos de 1985 e 2021. Áreas de savana foram as mais desmatadas, acarretando a perda de cerca de 25 milhões de hectares de vegetação nativa em menos de 40 anos. Elaboração do autor com dados da rede MapBiomias (2021).

A velocidade com que grandes extensões do Cerrado são convertidas em um questionável e imediatista desenvolvimento econômico muitas vezes ultrapassa nossa velocidade em compreender os padrões e processos responsáveis pelas peculiaridades de suas vegetações. Isso se dá, em parte, em função dos mistérios acerca do Cerrado serem proporcionais à sua grandeza, e do início dos estudos de forma mais intensiva em suas vegetações serem relativamente recentes. O primeiro estudo de cunho ecológico no Cerrado se deu entre os anos de 1863 e 1866, quando o botânico dinamarquês Johannes Eugenius Bülow Warming (3 de novembro 1841 – 2 de abril 1924†) realizou detalhadas observações e experimentos nas redondezas de Lagoa Santa, então um pequeno povoado no que viria a ser a região metropolitana de Belo Horizonte – MG na atualidade. É válido ressaltar que Warming não foi o primeiro naturalista a lançar curiosidade sobre a flora do Cerrado. Naturalistas que o precederam, como o francês Augustin Saint-Hilaire (4 de outubro de 1779 – 3 de setembro de 1853†) e os alemães Johann Baptist von Spix (9 de fevereiro de 1781 – 13 de março de 1826†), Johann Ehrenfried Pohl (12 de setembro de 1746 – 25 de outubro de 1800†), e Carl Friederich Philipp von Martius (17 de abril de 1794 – 13 de dezembro de 1868†) já haviam notado as peculiaridades da vegetação que, segundo Oliveira (2017), era capaz de despertar estranheza e admiração nestes naturalistas.

Contudo, apesar da inestimável contribuição botânica destes pioneiros naturalistas cujos estudos deram origem às obras responsáveis pelas fundações da botânica no país, como as *Reise in Brasilien* (Spix; Martius, 1823), *Histoire des plantes les plus remarquables du Brésil e du Paraguay* (Saint-Hilaire, 1824a), *Plantes usuelles des Brasiliens* (Saint-Hilaire, 1824b), *Flora Brasiliae Meridionalis* (Saint-Hilaire, 1825), *Plantarum Brasilidae Icones et Descriptiones hactenus ineditae* (Pohl, 1827, 1831) e *Flora Brasiliensis* (CRIA, 2005), a visão ecológica (no sentido de como o ambiente influencia os organismos em diferentes escalas) tinha apenas sua superfície arranhada. Isto se dá, em parte, pelo fato de naturalistas que precederam Eugene Warming adotarem o olhar principalmente difundido por Alexander von Humboldt (14 de setembro de 1769 – 6 de maio de 1859†), olhar que, nas palavras de Warming, provia “um valor apenas estético” no que dizia respeito à diversidade de formas exibidas por organismos vegetais

(Warming, 1908). Em outras palavras, a visão difundida até então se baseava majoritariamente na descrição, enquanto a visão de Warming descansava nas características das plantas e suas respostas ao ambiente (Eriksson, 2023), sendo o Cerrado, de certo, um grande influenciador no despertar desta nova visão ecológica. Publicado em 1892, o livro *Lagoa Santa: Et Bidrag til den biologiske Plantegeografi* traz uma descrição detalhada da vegetação do Cerrado mineiro estudada por Warming (1892), o qual destaca a relação entre a vegetação e as variáveis ambientais as quais eram expostas, como períodos de estiagem e eventos de fogo. Poucos anos depois, em 1895, o autor publica o primeiro livro de Ecologia Vegetal da história e é o primeiro a cunhar este termo (*Plantefund – Grundtræk af den Økologiske Plantegeografi*; Warming, 1895). Neste livro pioneiro, o Cerrado é mencionado em partes em que o autor discute a estrutura e funcionamento de restingas, a similaridade com *bush-forests* da África, as definições de savanas e as semelhanças com florestas de eucaliptos da Austrália. Portanto, e provavelmente de forma concomitante, a visão fundadora de Warming que o levou a cunhar o termo ecologia (*Økologiske*) em 1909 permitiu também a inaugural era dos estudos acerca da ecologia do Cerrado em 1895 (Figura 3).



Figura 3: Ilustração a lápis feita por Eugene Warming durante sua expedição aos Cerrados de Lagoa Santa, Minas Gerais, em agosto de 1865, registrando as peculiaridades de uma área de campo cerrado após um evento de fogo. Warming, algumas décadas depois, viria a publicar o primeiro livro de Ecologia, sendo esta vegetação mencionada cinco vezes ao decorrer do texto. Os números indicam a quais espécies os indivíduos desenhados pertencem, sendo: *Annona crassiflora* (1,6), *Qualea grandiflora* (2), *Qualea sp.* (sugerida como “*passiflora*” pelo autor) (4), *Kielmeyra coriacea* (5), *Erythroxylum suberosum* (7), *Tabebuia caraiba* (sinônimo de *Tabebuia aurea*) (8), e *Byrsonima sp.* (10). O autor não indica a quais espécies pertencem os indivíduos indicados pelos números 3 e 9, e afirma que alguns arbustos pertencem ao gênero *Salacia* ou à espécie *Sabicea cana*.

Os estudos acerca da ecologia da vegetação do Cerrado se tornaram mais frequentes no século XX, graças aos esforços de pesquisadores brasileiros e

estrangeiros lotados em recém-formadas instituições nacionais. Dentre eles, Mário Guimarães Ferri (7 de julho de 1918 – 15 de junho de 1985†), professor da Universidade de São Paulo (USP), realizou importantes contribuições no campo da ecologia do Cerrado. Junto ao alemão Felix Rawitscher (4 de janeiro de 1890 – 18 de dezembro de 1957†) – um dos organizadores do Departamento de Botânica da USP – e Mercedes Rachid Edwards (5 de julho de 1913 – 7 de agosto de 1999†) – também docente da instituição – Ferri compôs o primeiro estudo de teor ecológico-experimental no Cerrado, ao investigar a relação entre a profundidade do solo e os campos cerrados. Este estudo, de acordo com Silva (2019), lançou questionamento sobre a visão de que recursos hídricos seriam limitados nas áreas do campo cerrado, visão esta elaborada por Peter Wilhelm Lund (14 de junho de 1801 – 25 de maio de 1880†) e perpetuada por Warming. As contribuições de Ferri para a ecologia do Cerrado são diversas, incluindo estudos eco-fisiológicos sobre o uso da água por parte de plantas lenhosas e sobre a origem de sua vegetação (e.g., Ferri, 1955), além de influenciar diretamente o desenvolvimento da ecologia no país (Felippe, 1994)¹.

Durante a década de 1960, James Alexander Ratter (15 de fevereiro de 1934 – 3 de novembro de 2020†) iniciou trabalhos florísticos no Cerrado que resultaram em um importante compêndio da enigmática flora savânica e florestal. Jimmy, conforme é popularmente conhecido, foi responsável pela descrição de novas espécies e pelo mapeamento de padrões de distribuição e áreas críticas para a conservação do Cerrado (e.g., Ratter; Bridgewater; Ribeiro, 2003; Ratter; Dargie, 1992). *Scientific Officer* do Jardim Botânico Royal de Edimburgo, Ratter foi um dos principais responsáveis pela internacionalização do Cerrado, tendo contribuído com mais de 8.000 coletas de organismos vegetais distribuídas em diferentes coleções botânicas ao redor do mundo (Cubey, 2020; Mitchell, 2025).

¹ É válido ressaltar que, em alguns trabalhos iniciais acerca do Cerrado, o estudo ecológico foi utilizado como meio de se averiguar o potencial para expansão agropecuária. Trabalhos pioneiros de Ferri afirmam que “O cerrado vai permitir a expansão de nossa silvicultura, de nossa agricultura e de nossa pecuária de leite e de carne. E, o que é muito importante, vai proteger bastante a Amazônia, frágil, desconhecida e distante.” e que “50% do território brasileiro é coberto por vegetação pobre: campos, “campos cerrados” (a então chamada savana) e as “caatingas””. A visão acerca da conservação do Cerrado viria a ser consolidada anos depois.

A ecologia do Cerrado continuou a se desenvolver como disciplina e a atrair novos pesquisadores, principalmente a partir da década de 1970. George Eiten (23 de novembro de 1923 – 25 de setembro de 2012†), professor emérito da Universidade de Brasília e fundador do Departamento de Biologia Vegetal da instituição, debruçou-se, principalmente, sobre o complexo emaranhado de vegetações que compõem o Cerrado. Diversos trabalhos referiram-se ao “Cerrado” apenas quando analisando vegetações do tipo “campo cerrado” (uma das muitas que ocorrem dentro dos limites do Cerrado como domínio fitogeográfico), enquanto outros identificaram vegetações savânicas inseridas nos limites da Amazônia como “cerrado”.

O uso e definição das palavras Cerrado ou cerrado foram e talvez ainda sejam motivo de confusão, dado que seus usos variam entre escalas de análise e observadores (Eiten, 1992). Eiten foi um dos pioneiros no uso da visão ecológica para definir e refinar nosso entendimento sobre o que é (e aquilo que não deveria ser) considerado como Cerrado (Eiten, 1978). Em seus trabalhos publicados na década de 1970, Eiten esculpiu uma das primeiras e mais detalhadas sínteses acerca do Cerrado, diferenciando os diversos tipos vegetacionais e biomas que ocorrem dentro do domínio fitogeográfico e explicando como as vegetações tinham composição, estrutura e ecologia distintas (Gomes; Walter; Franco, 2012).

Ainda na década de 1970, a flora do Cerrado teve parte de seus mistérios elucidados por Leopoldo Magno Coutinho (12 de março de 1934 – 19 de fevereiro de 2016†), professor da USP e um dos idealizadores e fundadores do primeiro curso de ensino superior em Ecologia no país, consolidado na Universidade Estadual Paulista (UNESP, Rio Claro) em 1984. Assim como Eiten, Coutinho dedicou seu vasto conhecimento e observações acerca dos diferentes tipos de vegetação do Cerrado para contribuir com o entendimento de como estes, juntos, traduziam-se como parte de um domínio fitogeográfico mais amplo (Coutinho, 1978). Talvez uma das mais importantes contribuições de Coutinho para a nossa compreensão do Cerrado tenha sido sua visão pioneira sobre o efeito do fogo na vegetação (Coutinho, 1990; Pausas, 2017). O pesquisador foi o primeiro a importar técnicas de microscopia para o campo da botânica nacional (sendo esta utilizada na área zoológica e da saúde até então), permitindo uma

análise detalhista dos organismos vegetais que compõem a vegetação do Cerrado (Pivello, 2016). Ao unir observações empíricas e experimentos em campo às especificidades de diferentes espécies, Coutinho lançou luz sobre uma gama de adaptações que a flora do Cerrado possui para lidar com os efeitos adversos do fogo, flora esta que se revelou capaz de utilizar tamanho distúrbio ao seu favor. Germinação de sementes induzidas pelas altas temperaturas das chamas, rápida floração favorecida por queimadas, transformação de gemas vegetativas (estruturas que se desenvolvem em ramos e folhas) em gemas reprodutivas (estruturas que se desenvolvem em flores) e ciclagem de nutrientes são apenas algumas das muitas contribuições ecológicas que ocorreram no período (Coutinho, 1982) – sendo todas estas temáticas estudadas até hoje.

Muitos foram os pesquisadores responsáveis pelo nosso entendimento sobre as vegetações brasileiras e sua flora, incluindo o Cerrado, além dos aqui já mencionados. Pesquisadores como Aziz Ab'Saber (24 de outubro de 1924 – 16 de março de 2012†), Carlos Toledo Rizzini (18 de abril de 1921 – 3 de outubro de 1992†), Dora de Amarante Romariz (7 de janeiro de 1922 – 4 de agosto de 2017†), Graziela Maciel Barroso (11 de abril de 1912 – 5 de maio de 2003†) e tantos outros tiveram importantes contribuições para o estudo da ecologia e da flora do Cerrado. É necessário ressaltar que uma varredura mais detalhada da cronologia dos estudos do Cerrado se faz necessária; esta, contudo, fugiria do objetivo e espaço desta seção introdutória, que se dedicam em prover ao leitor um panorama do Cerrado em diferentes vertentes, incluindo sua jovem bibliografia científica.

Se por um lado os estudos acerca do Cerrado têm seu início em períodos recentes, por outro o volume de conhecimento gerado revela os legados que são mantidos por pesquisadores contemporâneos – muitos dos quais proveram conhecimentos que são alicerce para esta Tese. A enigmática ecologia do Cerrado tem ganhado atenção de forma exponencial com a consolidação de diversos grupos de pesquisa em virtualmente todos os cantos do País, assim como no exterior. Muitos destes grupos lançam esforços para entender uma das mais intrigantes – e talvez confusas – questões acerca da vegetação do Cerrado: o que faz a coexistência de savanas e florestas, dois biomas tão

representativos da vegetação do Cerrado, mas, ao mesmo tempo tão distintos, possível? É notável o incremento de publicações (e, portanto, interesse científico) em bases indexadas explorando esta questão (Figura 4), seja ao considerar os impactos de distúrbios como o fogo nas savanas e florestas, ou ao considerar o papel de estresses abióticos na coexistência destes biomas (estes dois pontos são explorados em detalhe na seção seguinte).

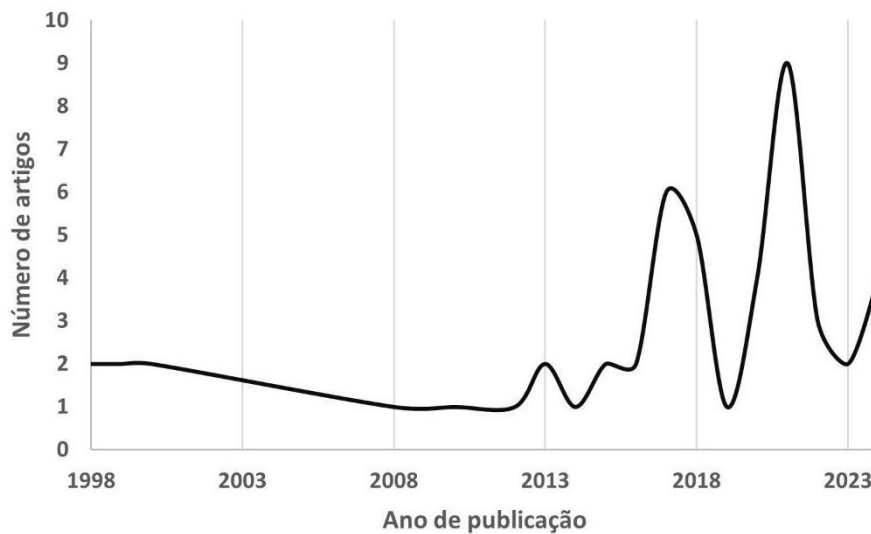


Figura 4: Incremento de publicações em periódicos indexados envolvendo distúrbios e estresses em savanas e/ou florestas do Cerrado entre os anos de 1998 e 2024.²

² Este gráfico ilustra o incremento no interesse em questões acerca de distúrbios e estresses no Cerrado, em suas savanas e suas florestas. A busca não tem caráter exaustivo, e foi realizada na Coleção Principal da base de dados Web of Science em 24 de novembro de 2024 considerando as seguintes palavras-chave: (Cerrado AND (fogo OR fire)) OR ("Neotropical savanna" AND (fogo OR fire)) OR ("Neotropical savanna" AND shade) OR ("Neotropical savanna" AND (stress OR estresse)) OR (Cerrado AND ("Alternative Stable States" OR "Estados alternativos")) OR (Cerrado AND (savanna AND fire)) OR (Cerrado AND (savana AND fogo)) OR (Cerrado AND (forest AND fire)) OR (Cerrado AND (floresta AND fogo)) OR (Cerrado AND (disturbance OR distúrbio)).

1.2. O que faz da coexistência de savanas e florestas algo intrigante?

Savanas e florestas são formadas por espécies vegetais que apresentam formas de crescimento, adaptações ao ambiente em que vivem, histórias evolutivas e fenologias distintas. As diferenças entre as espécies que compõem as savanas e florestas faz com que estes dois biomas apresentem estruturas distintas que influenciam o modo como diversos organismos impactam e são impactados pelo ambiente (Loidi; Navarro-Sánchez; Vynokurov, 2022; Mucina, 2019; Pausas; Bond, 2022).

Florestas apresentam cobertura arbórea contínua ou quase contínua, sendo representadas por diferentes estratos de plantas lenhosas em um gradiente vertical (Leuschner et al., 2023; Matsuo; Hiura; Onoda, 2022; Vinod et al., 2023). Estes gradientes apresentam comunidades diferentes, com espécies mais comumente encontradas formando o dossel florestal e outras mais comumente encontradas abaixo do dossel, crescendo à sombra de indivíduos com copas posicionadas em estratos mais altos (Chai et al., 2023; Valladares et al., 2016; Veldman; Mattingly; Brudvig, 2013). Ao passo que novos indivíduos arbóreos germinam no solo e começam a se desenvolver em busca de luz solar (Grubb, 1977), um cenário que tem sido interpretado pelas lentes da competição emerge (Beauchamp et al., 2025; Magal; Zhang, 2017; Pacala et al., 1996): devido à grande interceptação de luz por indivíduos de diferentes estratos, plantas jovens têm pouco acesso aos raios solares cruciais para os processos de fotossíntese e desenvolvimento. Consequentemente, espécies que são capazes de manter populações viáveis em florestas comumente apresentam estratégias para diminuir os efeitos negativos do sombreamento (Kunstler et al., 2011; Valladares et al., 2016), muitas vezes aumentando o potencial de competição por luz com plantas vizinhas (Charles-Dominique et al., 2018).

Em savanas, por outro lado, a competição por luz solar se faz menos acentuada em relação às florestas. Enquanto florestas apresentam um dossel contínuo capaz de sombrear plantas se desenvolvendo em estratos inferiores, savanas possuem pouco ou nenhum dossel contínuo (Coutinho, 1978; Eiten, 1972; Ribeiro; Walter, 2008; Trollope, 1982). Esta diferença estrutural faz com que espécies vegetais que demandam grande disponibilidade de luz solar se desenvolvam com mais facilidade, sendo este o caso de

espécies graminóides que apresentam metabolismo fotossintético C4 (Bond, 2021; Edwards et al., 2010; Keeley; Rundel, 2005; Strömberg; Staver, 2022). Este metabolismo, em comparação ao metabolismo C3 presente na vasta maioria de espécies lenhosas, permite maior crescimento e produção de biomassa (folhas, por exemplo) em condições de altas temperaturas (Sage, 2004), como aquelas encontradas em savanas. Um ponto interessante na diferença estrutural entre savanas e florestas é que há uma metaestabilidade entre a ausência de um dossel contínuo e a presença de espécies graminóides: a ausência de dossel é a consequência e, ao mesmo tempo, a causa da presença de espécies graminóides, uma vez que estas são incapazes de manter seu potencial fotossintético em florestas e restringem o estabelecimento e desenvolvimento de espécies arbóreas em savanas (Bond, 2008; Bond; Van Wilgen, 1996; Hoffmann et al., 2012; Scholes; Archer, 1997).

As diferenças estruturais entre savanas e florestas podem, portanto, ser interpretadas sob a ótica de um balanço entre estresses e distúrbios (Hoffmann et al., 2012; Oliveras; Malhi, 2016; Pausas; Bond, 2022). A baixa luminosidade encontrada em estratos mais baixos de florestas (estresse abiótico) faz com que espécies adaptadas à alta luminosidade das savanas não consigam se desenvolver, ou então que se desenvolvam em estado de estresse por déficit energético (Charles-Dominique et al., 2018; Flake et al., 2021). Em contrapartida, a presença de gramíneas com metabolismo C4 permite a ignição do fogo (distúrbio abiótico) dado o grande acúmulo de folhas secas que atuam como material combustível e que alimentam as chamas (e.g., De Castro; Kauffman, 1998; Kauffman; Cummings; Ward, 1994; Warming, 1895). A presença de eventos de fogo, por outro lado, limita o estabelecimento e desenvolvimento de plantas lenhosas não adaptadas a este distúrbio (Bond, 2008), como é o caso de espécies adaptadas às áreas florestais que não contam com eventos de fogo recorrentes (Figura 5).

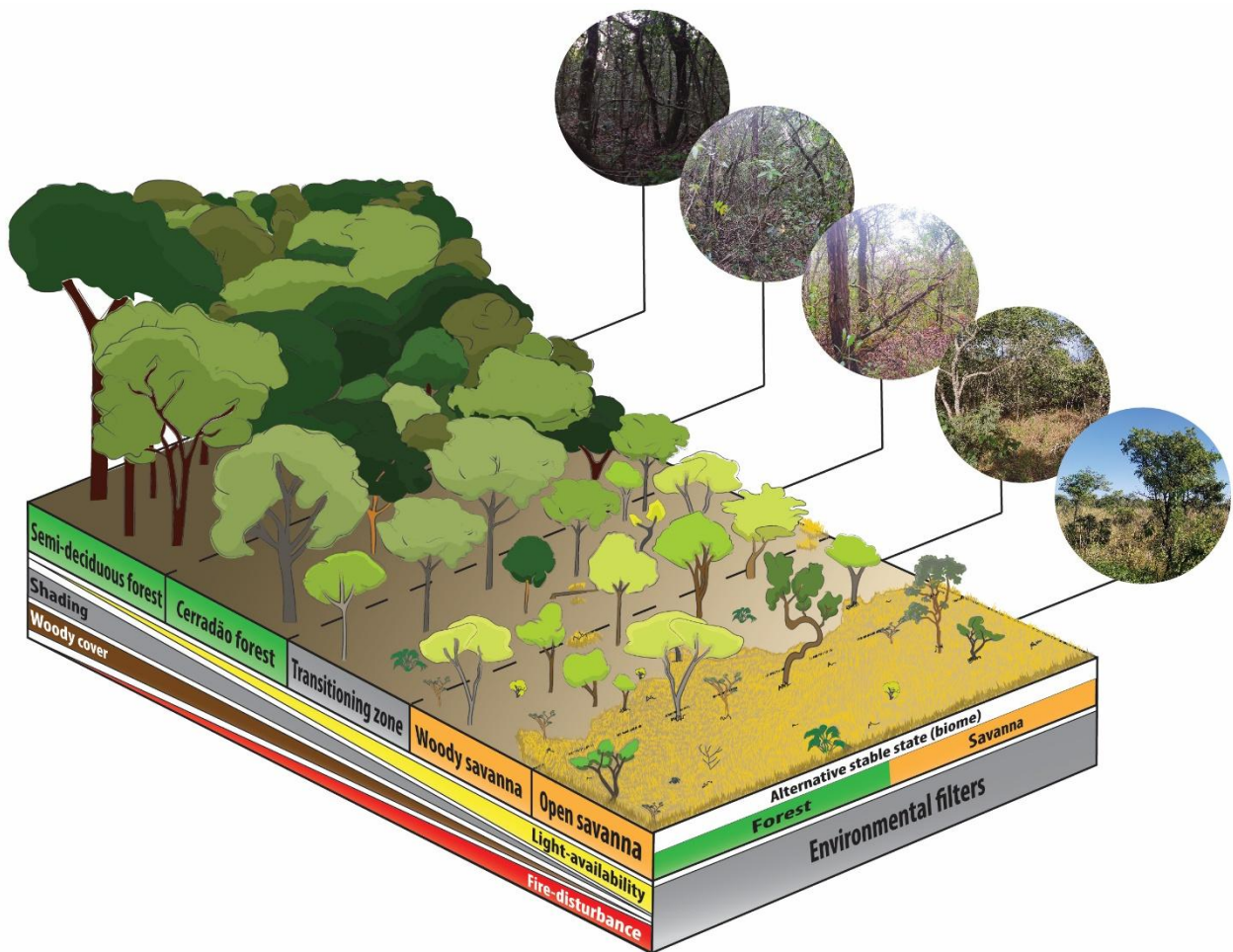


Figura 5 Exemplo da coexistência de savanas e florestas no Cerrado e o papel de estresses e distúrbios abióticos sobre a estrutura de diferentes tipos de vegetação. O esquema representa a coexistência do bioma savânico representado por vegetações mais abertas (como campo sujo e campo cerrado – *open savannas*) e mais adensadas (como o cerrado sentido restrito – *woody savannas*) coexistindo com o bioma florestal representado por vegetações com diferentes estratos e comunidades arbóreas, como o Cerradão (*Cerradão forests*) e a Floresta Estacional Semidecidual (*Semi-deciduous forests*). O esquema se baseia no gradiente encontrado na Estação Ecológica de Santa Bárbara, localizada no estado de São Paulo em um dos poucos remanescentes do Cerrado paulista. O gradiente em questão ocorre em uma linha de aproximadamente cinco quilômetros, ressaltando a coexistência de biomas savânicos e florestais no domínio do Cerrado. Áreas em que savanas estão em processo de transição para

florestas são representadas como *transitioning zones*. Note que, nem sempre, a coexistência de biomas florestais e savânicos é necessariamente em função de estados estáveis alternativos. Elaboração do autor.

Apesar das diferenças entre savanas e florestas, a coexistência destes dois biomas se faz presente em todos os continentes (representados por diferentes tipos de vegetação) exceto a Antártida, mas são mais frequentes nos trópicos através dos continentes Sul-Americano, Africano, Asiático e na Oceania (Bond, 2005; Lehmann et al., 2011; Staver; Archibald; Levin, 2011). Por décadas, a explicação para a distribuição de biomas florestais e savânicos se respaldou em uma visão determinística, a qual sugere que determinado clima (por exemplo, alta sazonalidade e altas temperaturas com pluviosidade média) determinariam a existência de um bioma ou outro (neste exemplo, savanas tropicais; Holdridge, 1947; Whittaker, 1975). Esta visão pôde ser parcialmente validada em diferentes partes do planeta, mas não foi suficiente para explicar a coexistência de savanas e florestas nos trópicos (Bond, 2005). Muitas vezes, os limites dos biomas florestais e savânicos ocorrem em regiões que apresentam as mesmas condições climáticas e topográficas/edáficas, sem uma variação em regimes de precipitação, temperatura e sazonalidades (variáveis determinísticas) capazes de explicar o porquê savanas e não florestas (e vice-versa) ocorrem ou deixam de ocorrer em determinado local (ou porque ambos os biomas ocorrem lado a lado, como exemplificado na Figura 5).

Além do clima, outras variáveis determinísticas respondem parte do mistério da coexistência de biomas savânicos e florestais. Por exemplo, determinados tipos de solo são incapazes de sustentar o desenvolvimento de vegetações florestais, seja em função da profundidade do lençol freático, da porosidade do solo que permite maior ou menor retenção hídrica, ou da presença de rochas como lateritos de minério ferro que impossibilitam o desenvolvimento de raízes e a ancoragem de espécies de grande porte (e.g., Amorim; Batalha, 2006; Cruz Ruggiero et al., 2002; Graeff, 2015; Rizzini, 1997). Em casos como este, é possível considerar que o tipo de solo determina o tipo de vegetação encontrada, como é o caso, por exemplo, de áreas de campos rupestres ou florestas

paludosas (e.g., Chiminazzo et al., 2021; Dos Santos; Pinto; Lenza, 2012, 2012; Teixeira, 2008). Entretanto, em outros casos, não existem diferenças nas variáveis determinísticas, o que levou ao surgimento de uma segunda visão complementar à determinística para explicar a promoção e coexistência de biomas savânicos e florestais.

Cunhada durante a década de 2000, uma interpretação baseada na interação entre a vegetação e os estresses abióticos e distúrbios bióticos (como herbivoria) e abiótico (como eventos de fogo) foi proposta para explicar a dinâmica da coexistência de biomas florestais e savânicos. A explicação se debruça na ideia de que, na ausência de fatores determinísticos como o clima e tipos de solo, savanas e florestas têm sua distribuição como estados estáveis alternativos, com cada estado (bioma savânico ou florestal) mantido pela presença ou ausência de estresses ou distúrbios (Henderson; Bauch; Anand, 2016; Higgins et al., 2024; Hoffmann et al., 2009, 2012; Pausas; Bond, 2020; Staver; Archibald; Levin, 2011). Por exemplo, na ausência de um filtro ambiental³ como eventos recorrentes de fogo, espécies florestais sensíveis ao distúrbio seriam capazes de se estabelecer em áreas de savana, gradualmente transformando a vegetação em um bioma florestal. Por outro lado, em cenários de aumento na frequência e na intensidade de eventos de fogo, espécies florestais próximas aos limites entre savanas e florestas seriam gradativamente substituídas por espécies adaptadas ao fogo e à maior disponibilidade luminosa (Figura 6).

³ Conceito emergente da década 1970/1980, o qual aplica a metáfora de que o ambiente “filtra” espécies adaptadas às condições que este apresenta. Ver Kraft et al. (2015) para revisão detalhada.

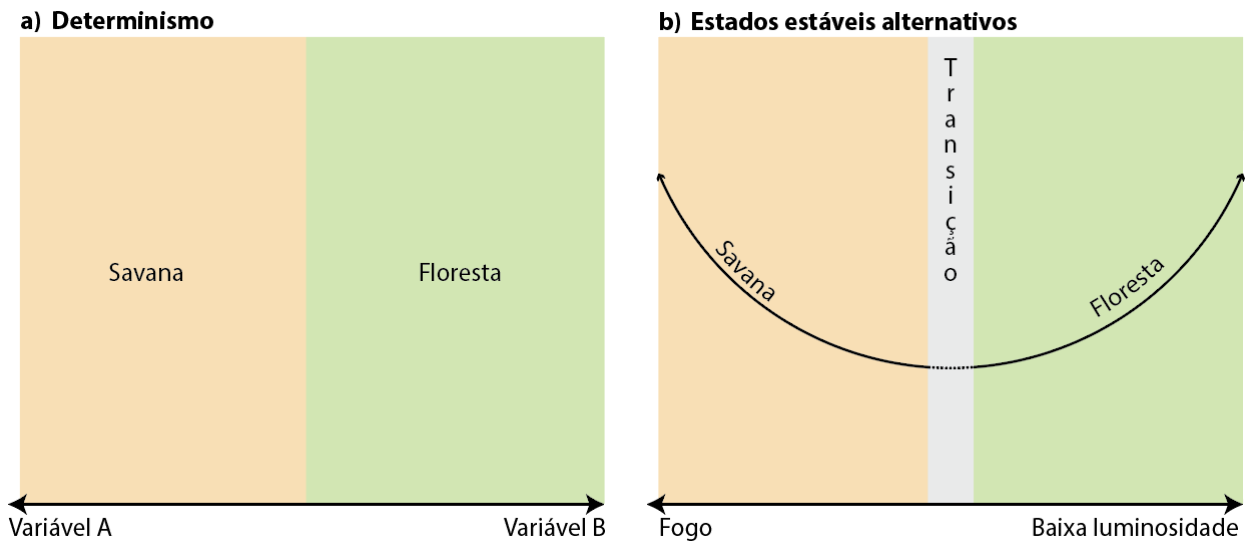


Figura 6 Representação gráfica das duas principais perspectivas desenvolvidas para explicar a ocorrência de savanas ou florestas. **A)** Perspectiva determinística, a qual sugere que a promoção de savanas ou florestas depende de características que mudam em grandes escalas de tempo, como o clima e as condições geológicas. **B)** Perspectiva dos estados estáveis alternativos, a qual sugere que a promoção de savanas ou florestas depende da interação da vegetação predominante com o ambiente, como distúrbios e estresses (na ausência de variáveis determinísticas). Os dois gráficos são simplificações visando a ilustração das duas perspectivas, uma vez que ambas são complementares e interagem em um espaço multidimensional. Elaboração do autor.

A visão dos estados estáveis alternativos sofreu, e ainda sofre, grande resistência por parte da comunidade científica que interpreta a distribuição de biomas exclusivamente através de lentes determinísticas. Contudo, a existência de processos capazes de gerar estados estáveis alternativos foi e vem sendo validada em diferentes regiões do planeta, apesar do contínuo debate sobre o quão extenso estes estados são na superfície terrestre. No Cerrado, áreas que há algumas décadas abrigavam savanas, agora abrigam Florestas Estacionais Semidecíduas e Cerradões em virtude da diminuição e supressão de eventos de fogo (Abreu et al., 2017; Durigan; Siqueira; Franco, 2007; Flake et al., 2021; Pinheiro; Durigan, 2009; Stevens et al., 2017). Na Amazônia, áreas que antes abrigavam vegetações florestais agora abrigam Savanas Amazônicas,

com estrutura comparável às savanas encontradas no Cerrado (Carvalho et al., 2025; Flores; Holmgren, 2021). Exemplos na mudança de estados também foram reportados para complexos de savanas e florestas na África, na Austrália, e na China, revelando a existência de um processo que pode ser extrapolado ao nível global capaz de gerar padrões de estados estáveis alternativos (Buitenwerf et al., 2012; Cheng et al., 2025; García Criado et al., 2020; Stevens et al., 2016; Yin et al., 2016).

As relações entre savanas e florestas e a dinâmica interação entre estes dois biomas na atualidade não são apenas fruto de distúrbios e estresses contemporâneos. A coexistência de diferentes biomas na América do Sul remonta a diferentes períodos geológicos, em especial após a transição e significativos processos de extinção entre os períodos Cretáceo e Paleogeno (Carvalho et al., 2021). Contudo, a ampla distribuição da coexistência de biomas savânicos e florestais tem sua emergência a partir do Neogeno, em um ainda confuso e enigmático momento em que florestas tropicais começaram a perder mais de 50% de seu território original para vegetações mais secas como savanas (Jaramillo, 2023). Em particular no Cerrado, o aparecimento maciço de espécies arbóreas capazes de lidar com a alta luminosidade e eventos de fogo ocorreu mais ao fim do período Neogeno, durante a época do Mioceno. De acordo com Simon e colaboradores (2009) e Simon e Pennington (2012), a promoção de adaptações capazes de conferir resistência a eventos de fogo ocorreu a partir da diversificação de espécies de linhagens provenientes de domínios florestais como a Amazônia e a Mata Atlântica. Este fenômeno é sustentado pelo fato de o Cerrado, majoritariamente composto por biomas savânicos, possuir pouquíssimos gêneros endêmicos, compartilhando espécies irmãs com biomas florestais (Simon et al., 2009) e, conseqüentemente, evidenciando a existência de uma dinâmica entre savanas e florestas também no âmbito evolutivo.

Apesar do fogo ser o distúrbio mais amplamente distribuído através de savanas tropicais, a presença de herbívoros de médio a grande porte também pode ser responsável pela promoção de ambientes savânicos, particularmente naqueles localizados no continente Africano (Charles-Dominique et al., 2016). Assim como o fogo, herbívoros consomem estruturas de plantas lenhosas localizadas acima do solo, como ramos e folhas, além de danificar ou remover completamente árvores do solo como fazem

elefantes (Bell, 1984). A presença de grandes herbívoros, portanto, também exerce função de filtro ambiental ao filtrar espécies adaptadas à herbivoria ao mesmo passo que remove espécies não-adaptadas (Charles-Dominique et al., 2017; Churski et al., 2024). Como consequência, não há a formação de um dossel arbóreo contínuo, permitindo que gramíneas C4 se estabeleçam e, junto às espécies lenhosas adaptadas aos ambientes abertos, componham vegetações savânicas (Archibald; Hempson; Lehmann, 2019; Asner; Levick, 2012; Midgley; Lawes; Chamillé-Jammes, 2010). Na América do Sul, grandes herbívoros foram extintos durante o Pleistoceno (Owen-Smith, 2013; Prates; Perez, 2021), fazendo com que as vegetações sul-americanas experimentem pouco ou nenhum evento de herbivoria por mega herbívoros por milhares de anos⁴. Consequentemente, o legado da megafauna do Pleistoceno nas vegetações atuais do Cerrado ainda é debatido (Dantas; Pausas, 2022), uma vez que, na atualidade, a ausência de animais de grande porte no Cerrado faz com que o distúrbio de herbivoria seja um fator menos relevante na manutenção da coexistência de savanas e florestas.

A relação de variáveis determinísticas com distúrbios faz com que um paradoxo de causa e consequência emerge. Seriam os distúrbios responsáveis pela existência de vegetações savânicas frente às florestais ou seria a existência de vegetações savânicas as responsáveis pela existência dos distúrbios? Enquanto estas questões ainda são combustíveis para um amplo debate científico (e.g., Hoffmann, 2023), compreender como diferentes espécies são capazes de lidar com as diferentes influências e impactos derivados tanto de variáveis determinísticas quanto de distúrbios se faz uma tarefa prioritária, em especial no contexto do ameaçado e cada vez mais degradado Cerrado. Uma emergente e promissora abordagem para fomentar tal compreensão descansa na área da Biogeografia Funcional (Violle et al., 2014), a qual considera as características de organismos e seus limites de distribuição como fatores para o entendimento acerca do funcionamento de ecossistemas – como, por exemplo, savanas e florestas. Para tanto,

⁴ É importante ressaltar que a cronologia da extinção da megafauna no Pleistoceno ainda é debatida. Recentemente, Faria et al. (2025) trouxeram evidências da existência de megafauna (em particular *Xenorhinotherium bahiense*) até 3.500 anos antes do presente (Holoceno), no Mato Grosso e no Ceará.

a intersecção entre botânica e ecologia é precisa, sendo esta explorada na seção seguinte.

1.3. Estresses, distúrbios e as adaptações de espécies florestais, savânicas e generalistas

Uma das premissas da natureza é a de que todo organismo possui uma distribuição definida, não existindo organismo capaz de habitar toda e qualquer porção do planeta. Esta, que pode ser considerada a máxima da Biogeografia (Brown; Lomolino, 1998), se estende à coexistência de savanas e florestas. Biomas florestais e savânicos são definidos através das espécies que os compõem, uma vez que estas são responsáveis por determinar a estrutura destes biomas e, portanto, guiar nosso reconhecimento sobre os diferentes padrões de vegetações encontrados nos trópicos (Mucina, 2019). Consequentemente, savanas e florestas são formadas por comunidades vegetais distintas e, salvo exceções, por organismos limitados à existência apenas em um bioma ou em outro (Charles-Dominique et al., 2015a; Chiminazzo et al., 2023; da Cruz Silva et al., 2025; Flake et al., 2021; Oliveira, 2017; Pavan Sabino et al., 2021).

Para além das diferenças que fazem da coexistência de savanas e florestas algo tão intrigante, conforme discutido na seção anterior, há também notáveis diferenças entre as espécies limitadas a se desenvolverem em savanas ou em florestas. A presença de distúrbios de fogo frequentes em savanas e raros em florestas, incube às espécies savânicas a mazela de, constantemente, protegerem-se contra as inevitáveis queimadas. Apesar do expressivo desafio, uma gama de espécies vegetais é capaz de superar os eventos de fogo (Lamont; He; Yan, 2019). Entre as estratégias mais comuns encontradas em savanas tropicais, a capacidade de rebrote – ou seja, do brotamento de novas estruturas após eventos de distúrbio (Bond; Midgley, 2001; Clarke et al., 2013) – é a mais amplamente apresentada por espécies savânicas (Figura 7; Charles-Dominique et al., 2015b; Chiminazzo et al., 2021b; Pilon et al., 2021; Souchie et al., 2017; Zupo et al., 2021). O rebrote é o resultado de uma série de processos dependentes de diferentes atributos funcionais⁵ e, para que este seja possível, é necessária a superação de diferentes efeitos negativos que o fogo exerce sobre organismos vegetais.

⁵ Um atributo funcional é toda e qualquer característica mensurável em um indivíduo (Violle et al., 2007).

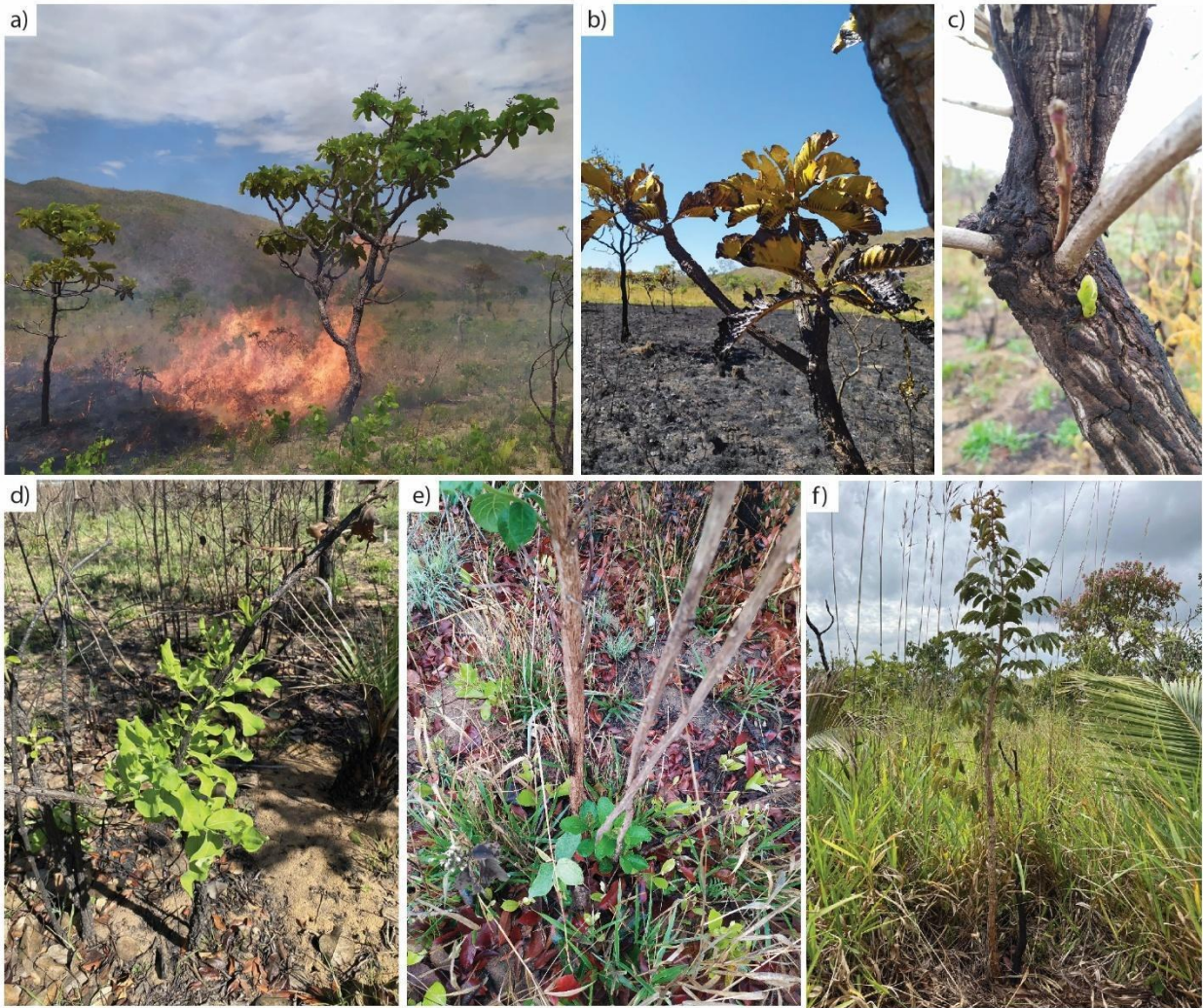


Figura 7 O rebrote é a principal estratégia de sobrevivência de espécies lenhosas nas savanas no Cerrado. **A)** Exemplificação da ação mecânica das chamas sobre dois indivíduos de *Salvertia convallariodora* (Vochysiaceae) durante queima prescrita. **B)** Detalhe dos efeitos de primeira ordem logo após o fogo em *Salvertia convallariodora*. **C)** *Annona crassiflora* exibindo rebrote aéreo após evento de fogo. **D)** *Erythroxylum suberosum* (Erythroxylaceae) também exibindo rebrote aéreo após evento de fogo. **E)** *Aegiphila integrifolia* (Lamiaceae) exibindo rebrote subterrâneo. **F)** *Connarus suberosus* (Connaraceae) exibindo um ramo queimado e estruturas rebrotadas quatro anos após evento de fogo. Fotos A-B: Reserva Natural Serra do Tombador (Cavalcante, Goiás). Fotos C-E: Estação Ecológica de Santa Bárbara (Águas de Santa Bárbara, São Paulo).

Foto F: Estação Ecológica e Experimental de Itirapina (Itirapina, São Paulo). Elaboração do autor.

No caso de organismos vegetais lenhosos, como árvores e arbustos, o rebrote depende, em um primeiro momento, da resistência mecânica às chamas durante os eventos de fogo. O êxito nesta etapa decorre, principalmente, de dois atributos. O primeiro deles, mais comum no caso de espécies arbóreas (que possuem parcela considerável de seus corpos acima do solo – como caules, ramos, folhas, flores e frutos), diz respeito à produção e retenção de grandes quantidades de casca (tecidos mortos localizados na porção externa do caule, comumente sendo do tipo súber, Figura 8; e.g. Charles-Dominique; Midgley; Bond, 2017; Chiminazzo et al., 2023; Hoffmann et al., 2009; Hoffmann; Franco, 2003; Lawes et al., 2011; Lawes; Midgley; Clarke, 2013; Pausas, 2015; Trollope, 1982; VanderWeide; Hartnett, 2011). A casca, quando comparada a outras estruturas como folhas, possui, em geral, menor teor de inflamabilidade e, portanto, auxilia na proteção mecânica do caule ao prover isolamento térmico aos tecidos vivos localizados na porção interior (como isolamento à feloderme, câmbios, parênquimas).

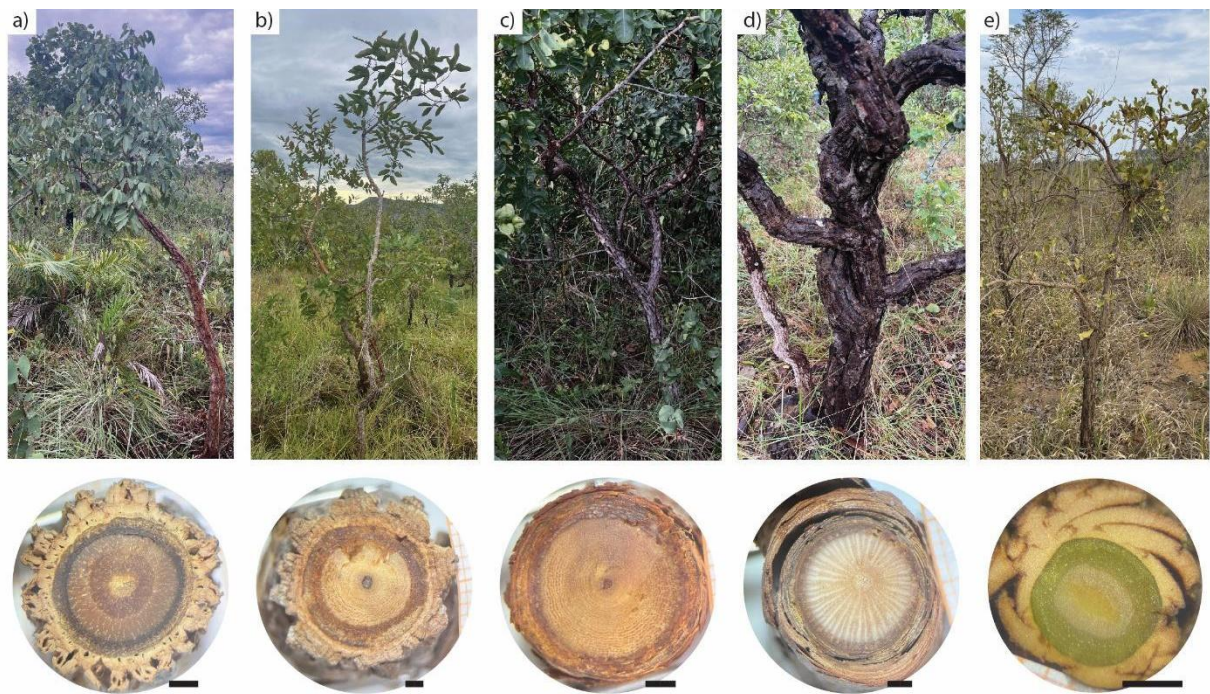


Figura 8 Exemplos de alta produção e retenção de casca em espécies de savanas do Cerrado. **A)** *Rourea induta* (Connaraceae), **B)** *Qualea parviflora* (Vochysiaceae), **C)** *Calisthene major* (Vochysiaceae), **D)** *Davilla elliptica* (Dileniaceae), **D)** *Erythroxylum suberosum* (Erythroxylaceae). Os cortes transversais foram feitos em caules primários com idade de três anos. Escala = 2 mm. Elaboração do autor.

O segundo atributo, mais comum em espécies arbustivas, diz respeito à presença e/ou desenvolvimento de órgãos localizados abaixo do solo (Figura 9). Estes órgãos, parte dos sistemas subterrâneos de plantas, permitem que reservas energéticas (como açúcares e amidos) subsidiem o rebrote após a passagem do fogo (Appezato-Da-Glória, 2015; Lindman, 1906; Pausas et al., 2018; Rizzini, 1936; Rizzini; Heringer, 1961; Warming, 1892). Uma vez que as chamas não atingem o subsolo e a temperatura é reduzida drasticamente (Coutinho, 1976; salvo em casos de fogos subterrâneos), estes órgãos resistem aos eventos de fogo por conta do isolamento térmico provido pelas camadas superficiais do solo. Estes órgãos podem ser geneticamente expressados pelas plantas desde o começo da ontogenia ou se desenvolverem por influência do ambiente,

sendo eventos de fogo um dos principais responsáveis pela promoção destes órgãos subterrâneos (Apezato-Da-Glória, 2015).



Figura 9 Exemplos de órgãos subterrâneos desenvolvidos por espécies de savanas do Cerrado. **A)** *Copaifera langsdorffii* (Fabaceae). **B)** *Psidium australe* (Myrtaceae). **C)** *Leptolobium elegans* (Fabaceae). **D)** *Miconia albicans* (Melastomataceae). **E)** *Pradosia brevipes* (Sapotaceae). **F)** *Stryphnodendron rotundifolium* (Fabaceae). **G)** *Annona coriacea* (Annonaceae). Fotos A,C,D,F: Estação Ecológica de Santa Bárbara (Águas de Santa Bárbara, São Paulo). Fotos B,E,G: Estação Ecológica e Experimental de Itirapina (Itirapina, São Paulo). Elaboração do autor.

Enquanto o primeiro estágio para o rebrote depende da resistência aos eventos de fogo, o segundo depende da sobrevivência das estruturas que se desenvolvem em

novos ramos (ou seja, que rebrotam), intituladas gemas (Figura 10). As gemas são estruturas majoritariamente encontradas nos entrenós de ramos aéreos (entre uma folha e outra, comumente nas axilas do pecíolo, salvo em casos de metatopia) e nos entrenós dos órgãos subterrâneos. Todas as espécies lenhosas produzem gemas, e estas podem ser divididas entre gemas pré-formadas e neo-formadas (Critchfield, 1960; Guédon et al., 2006; Hallé; Oldeman; Tomlinson, 1978; Kaplan, 2022; Puntieri et al., 2000; Spann; Beede; DeJong, 2007; Stecconi; Puntieri; Barthélémy, 2000). As gemas pré-formadas são aquelas que são produzidas durante o processo de crescimento sazonal, que são capazes de ficarem dormentes, mas viáveis, e que não se desenvolvem na mesma estação em que foram produzidas – como no caso das gemas neo-formadas (Barthélémy; Caraglio, 2007; Critchfield, 1960). Tão importante se faz a presença e a proteção destas estruturas em ambientes savânicos que diversas espécies apresentam um verdadeiro banco de gemas pré-formadas estocadas, prontas para rebrotar após eventos de distúrbios (Fidelis et al., 2014; Klimešová; Klimeš, 2007; Ott; Klimešová; Hartnett, 2019; Veski; Westoby, 2004). Além das gemas, traços epicórmicos (*epicormic strands*) também são encontrados em espécies savânicas adaptadas ao fogo. Na literatura, contudo, estas estruturas encontram-se documentadas apenas para espécies australianas, em particular naquelas pertencentes aos gêneros *Eucalyptus*, *Angophora* e *Lophostemon* (Burrows, 2002; Burrows et al., 2010).

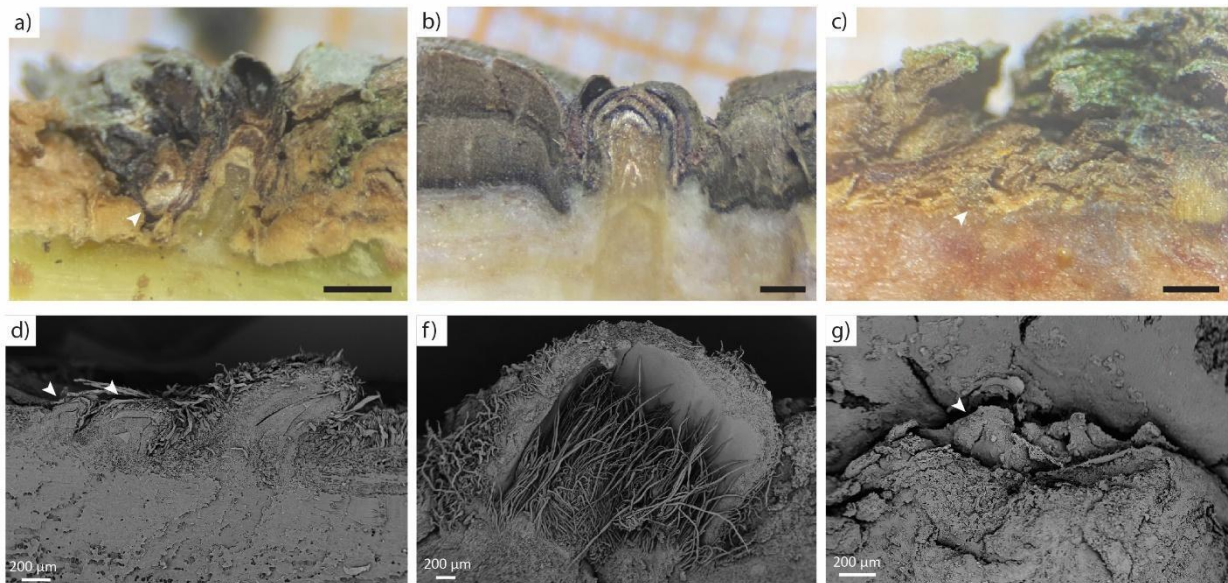


Figura 10 Exemplos de proteção às gemas aéreas encontradas em espécies do cerrado. **A)** Gema principal e acessória circundadas pela casa em *Erythroxylum suberosum* (Erythroxylaceae). **B)** Gema circundada pela casca e com meristema protegido por catafilos em *Diospyros lasiocalyx* (Ebenaceae). **C)** Gema completamente recoberta pela casca em *Kyelmeiera coriacea* (Calophyllaceae). Microscopias de varredura mostrando **D)** a presença de gemas acessórias e tricomas em *Moquiniastrum polymorphum* (Asteraceae), **F)** tricomas e catafilos em *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae) e **G)** localização de uma gema circundada pela casca no entrenó em *Hancornia speciosa* (Apocynaceae). Escalas A-C: 1 mm. Elaboração do autor.

Além da proteção exercida pela casca para as gemas aéreas, trabalhos recentes relatam outras estruturas que auxiliam na sobrevivência e desenvolvimento das gemas durante e após o fogo, respectivamente. Estruturas como catafilos (primórdios foliares pré-formados nas gemas) e tricomas foram reportadas como responsáveis pelo rebrote pós-fogo em espécies que possuem pouca ou nenhuma proteção exercida pela casca sobre suas gemas (Chiminazzo et al., 2021b). Além disso, a presença de mais de uma gema pré-formada por entrenó também foi relatada (Barthélémy; Caraglio, 2007; Chiminazzo et al., 2021b; Cremer, 1972; Meier; Saunders; Michler, 2012), evidenciando

a importância das gemas para espécies de savanas, assim como suas relações com os eventos de fogo.

A combinação de resistência durante e rebrote após o fogo é de grande valor para a sobrevivência de plantas em savanas, mas outras ameaças menos visíveis também colocam as plantas em risco. Durante o fogo, além das chamas que exercem danos mecânicos, o ar quente que emerge junto à pluma de fogo pode ser letal. Por conta do aquecimento do ar localizado acima das chamas, uma região de pressão negativa se forma fazendo com que a estabilidade entre a atmosfera e o corpo interno da planta seja rompida (West et al., 2016). Por conta do movimento do ar entre a área de maior pressão (parte interna da planta, mais especificamente nos vasos do xilema) para a área de menor pressão (atmosfera durante a passagem das chamas), bolhas de ar se instauram nas estruturas do xilema, rompendo o transporte de água entre as raízes e as folhas (embolismo por cavitação; Michaletz; Johnson, 2007; West et al., 2016). Como consequência, mesmo que a planta sobreviva ao evento de fogo e até mesmo rebrote, ela perece de forma gradual (Bär; Michaletz; Mayr, 2019). Em outras palavras, a planta morre de sede por um efeito secundário do fogo.

As estratégias para lidar com os efeitos primários do fogo (aqueles que ocorrem diretamente durante o evento de fogo, como o dano mecânico às estruturas aéreas; Bär; Michaletz; Mayr, 2019) foram mais amplamente estudadas em savanas tropicais quando comparadas às estratégias para lidar com os efeitos secundários. No caso das savanas do Cerrado, poucos são os estudos explorando o potencial das espécies em superarem efeitos secundários do fogo, em particular aos níveis de tecido (através da anatomia) e de funcionamento de processos vitais das plantas (através da fisiologia). Essa escassa literatura revela a necessidade de métodos que integrem as diferentes escalas de análise em organismos vegetais para a compreensão, principalmente aquelas partindo de indivíduos com foco na relação entre padrões e processos, acerca do funcionamento de savanas e a influência do distúrbio de fogo e/ou estresse luminoso sobre a vegetação.

Enquanto os atributos descritos acima são combinados em estratégias (ou síndromes de atributos) que promovem resistência e sobrevivência ao fogo, a expressão destes atributos também é capaz de diferenciar as espécies savânicas das florestais

(e.g., Bernardino et al., 2021; Charles-Dominique et al., 2015a; Chiminazzo et al., 2023, 2021b; Hoffmann; Franco, 2003; Rossatto; Hoffmann; Franco, 2009). Muito provavelmente por consequência da ausência de eventos de fogo frequentes e da íntima história evolutiva entre eventos de fogo e os atributos das espécies savânicas (Lamont; He, 2017; Lamont; He; Yan, 2019; Maurin et al., 2014; Simon et al., 2009; Simon; Pennington, 2012), os atributos expressados por espécies de savana são menos encontrados em espécies de floresta. Por exemplo, as gemas das espécies florestais são desprotegidas quando comparadas às de savana, a produção e retenção de casca também é inferior, gemas acessórias e tricomas são menos proeminentes e, conseqüentemente, a taxa de mortalidade de espécies florestais após o fogo é maior do que a taxa de mortalidade de espécies savânicas (Charles-Dominique et al., 2015b; Charles-Dominique; Midgley; Bond, 2017; Chiminazzo et al., 2023, 2021b). Isso se dá, em boa parte, por conta dos efeitos primários do fogo sobre as espécies florestais: há evidência que espécies florestais perecem ao fogo (não exclusivamente, mas, também) por danos causados ao floema (tecido responsável pelo transporte de solutos) que, no caso de espécies savânicas, encontra-se protegido por casca espessa (Kavanagh; Dickinson; Bova, 2010; Partelli-Feltrin et al., 2023; Vines, 1968). Neste caso, as plantas morrem de fome por não conseguirem transportar e utilizar os solutos através dos floemas danificados.

A baixa expressividade de atributos que conferem resistência ao fogo pode, portanto, explicar os limites impostos para espécies florestais e subsidiar o entendimento do padrão destas não se desenvolverem e manterem populações em áreas savânicas. As espécies florestais, por outro lado, têm de lidar com outros efeitos adversos do ambiente em que vivem. Em particular nas florestas, como discutido na seção anterior, a disponibilidade luminosa é extremamente baixa, salvo para os indivíduos mais velhos que formam o dossel e que interceptam a maior parte da luz solar antes que essa possa alcançar indivíduos mais jovens. Esse fenômeno cria um ambiente hostil para que organismos vegetais se desenvolvam, já que a luz solar é um componente fundamental para a sobrevivência destes. Portanto, enquanto espécies savânicas apresentam atributos e estratégias para lidar com distúrbios, as espécies florestais apresentam

atributos e estratégias para lidar com estresse imposto pela baixa luminosidade (e.g., Charles-Dominique et al., 2018; Hoffmann et al., 2012).

Talvez os atributos mais amplamente descritos e estudados em plantas com acesso limitado à luz solar sejam aqueles expressados em suas folhas. Isso se faz lógico, pois as folhas são as estruturas responsáveis pela interceptação e síntese da luz solar através do processo de fotossíntese. Para aumentar a área de interceptação foliar, espécies florestais apresentam folhas com superfície extensa, de pouca espessura, e produzidas em arranjos que promovem maior disposição espacial (Barthélémy; Caraglio, 2007; Charles-Dominique et al., 2018; De Haldat du Lys et al., 2023; Díaz et al., 2022; Hoffmann et al., 2005). Estes atributos são distintos daqueles expressados por espécies de savanas, já que a luz solar é praticamente ilimitada dada a ausência de dossel contínuo. Neste caso, as folhas de espécies de savana apresentam atributos antagônicos às folhas de espécies florestais (Hoffmann et al., 2005).

Outra estratégia apresentada por espécies florestais para superar o estresse luminoso diz respeito às suas alturas. Nas áreas florestais, o crescimento vertical é favorecido uma vez que este aumenta as chances de indivíduos alcançarem estratos mais altos do dossel e interceptarem maiores quantidades de raios solares. Esse crescimento, aliado à maior produção de estruturas que interceptam luz – como ramos laterais e pequenos galhos que abrigam diversas folhas (*short shots*) – aumenta a chance de indivíduos jovens superarem o estresse luminoso (Archibald; Bond, 2003; De Haldat du Lys et al., 2023; Guo et al., 2017; Matsuo; Hiura; Onoda, 2022; Trueba et al., 2016; Valladares et al., 2016). Portanto, as diferenças estruturais entre savanas e florestas apresentadas na seção anterior podem ser relacionadas às próprias características dos organismos vegetais que habitam estes biomas (por exemplo, dossel mais alto e contínuo em florestas dada à intensa competição por luz em contraponto aos dosséis baixos e descontínuos em savanas em virtude dos frequentes eventos de fogo; Figura 11).

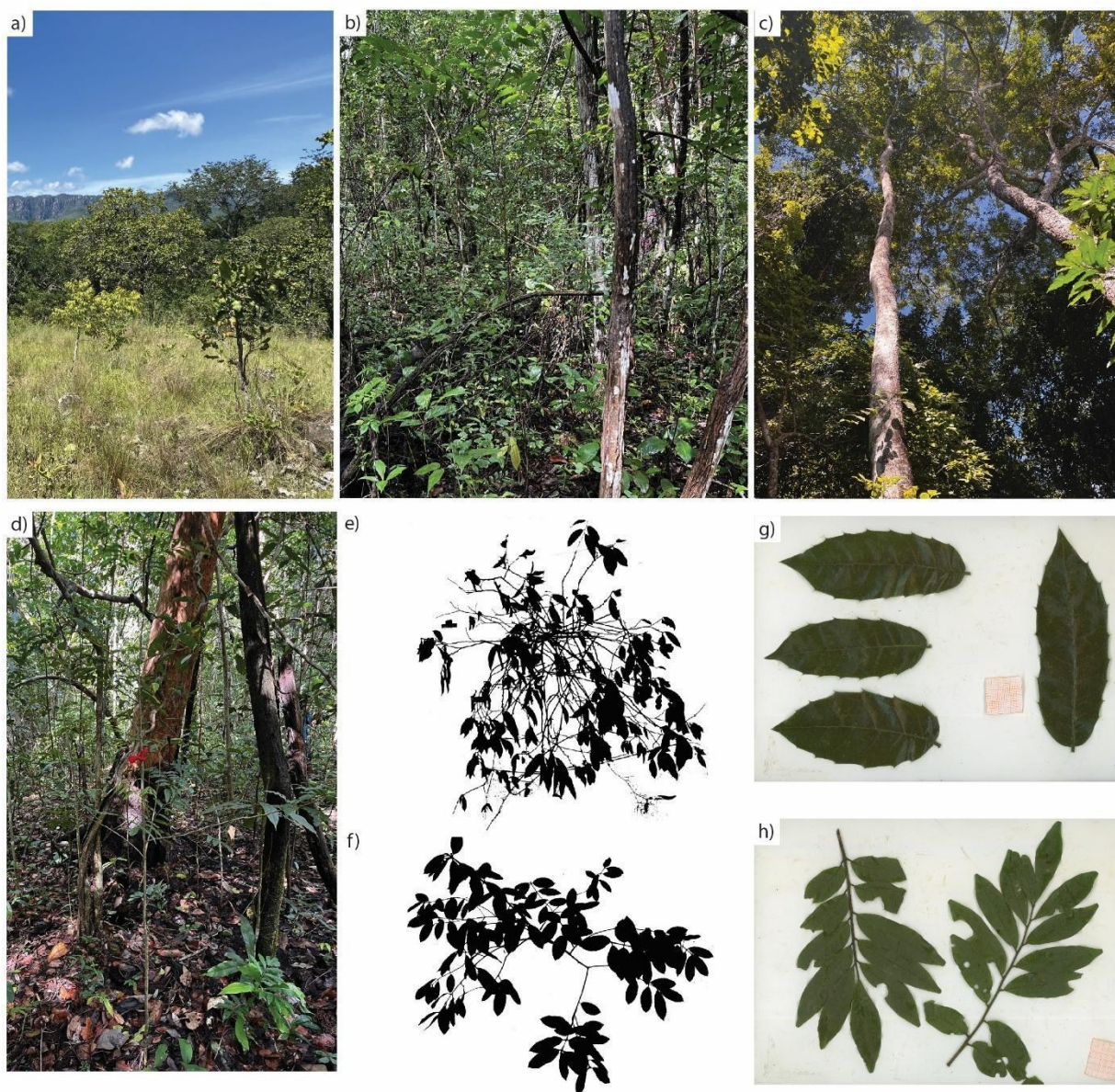


Figura 11 De forma antagônica às savanas, florestas possuem baixa disponibilidade luminosa e demandam atributos diferentes daqueles necessários para sobreviver a eventos de fogo. **A)** Exemplificação das diferentes alturas de dossel entre savana (primeiro plano) e floresta (segundo plano). **B)** Vista interna de uma área de mata. **C)** Exemplificação da interceptação de luz solar por indivíduos mais velhos que alcançaram o dossel. **D)** Um indivíduo de *Trichilia catigua* (Meliaceae), marcado em vermelho e com idade de cinco anos, demonstrando notável crescimento primário em busca de luz solar. **E)** Exemplo da alta ocupação espacial promovendo maior interceptação de luz solar por *Casearia gossypiosperma* (Salicaceae) e por **F)** *Mollinedia widgrenii* (Moniamiaceae) sob

uma ótica ortotrópica. **G)** Exemplos de folhas com alta superfície para interceptação de luz solar em *Sorocea bonplandii* (Moraceae) e em **H)** *Trichilia catigua*. Foto A: Tocantins, próximo ao Quilombo Correnteza. Foto B-D Reserva Natural Serra do Tombador (Cavalcante, Goiás). Elaboração do autor.

Um importante aspecto acerca das diferenças entre espécies de savanas e florestas, para além das suas relações com seus respectivos biomas, diz respeito aos limiares, nem sempre tão nítidos, que delimitam savanas e florestas e vice-versa (Hoffmann et al., 2012; Newberry et al., 2020; Oliveras; Malhi, 2016). Se espécies florestais são restritas às florestas e espécies savânicas às savanas, quais organismos habitam as áreas intermediárias entre savanas e florestas? Esta questão tem chamado a atenção de ecólogos e, recentemente, duas importantes observações foram constatadas. A primeira delas diz respeito ao grupo de organismos vegetais que abrigam essas zonas intermediárias. Em estudo conduzido na África do Sul, foi constatado que, nas áreas intermediárias entre savanas e florestas, uma comunidade vegetal distinta das comunidades savânicas e florestais existe (Cardoso et al., 2020). Essa comunidade é composta por indivíduos que são expostos tanto ao estresse luminoso quanto ao distúrbio de fogo, porém em doses menores. Nessas áreas, portanto, as estratégias que são favorecidas não são, possivelmente, as mesmas encontradas em savanas e florestas, já que as variáveis ambientais variam consideravelmente.

A segunda importante observação feita nas áreas intermediárias entre savanas e florestas é a de que, na ausência de eventos de fogo, espécies que são capazes de manter populações tanto em savanas quanto em florestas são as mais favorecidas (Flake et al., 2021). Apesar da maior parte das espécies ter distribuição restrita a savanas ou florestas, algumas espécies apresentam hábito generalista (Kirsch; Kaproth, 2022), sendo passíveis de habitarem ambos os biomas. Duas importantes questões derivam desse fenômeno. A primeira é a de que existem espécies capazes de lidar tanto com a alta luminosidade em savanas e a baixa luminosidade em florestas, além dos eventos de fogo em savanas, levantando a questão do porquê apenas algumas espécies possuem este potencial enquanto outras não o possuem. A segunda é a de que, uma vez que

atributos de espécies de savanas e de florestas são antagônicos, quais seriam os atributos expressados por espécies generalistas? Seriam os mesmos atributos, mas em diferentes graus de expressão, ou seriam atributos distintos, exclusivos destas espécies?

Apesar da existência de espécies generalistas ter sido descrita em 1965 por Bradshaw, a importância destes organismos na dinâmica entre savanas e florestas ainda tem sido pouquíssimo explorada. Por exemplo, Maracahipes e colaboradores (2018) exploraram essa questão, constatando que em savanas espécies generalistas apresentavam alguns atributos de folha distintos do que em florestas e que eram menores. Os autores, contudo, não encontraram diferenças para nenhum outro atributo analisado. Ao analisar a produção de casca de algumas espécies generalistas, Chiminazzo e colaboradores (2023) constaram que a produção de casca de espécies generalistas não aparenta ser estática. Quando amostradas em áreas florestais, essas espécies apresentaram produção de casca menor do que quando amostradas em áreas savânicas. Contudo, essas espécies se mostraram incapazes de equiparar à produção de casca de espécies de savana. Segundo os autores, as espécies generalistas aparentemente possuem 'estratégias intermediárias' que permitem que superem – ao menos até determinado limiar – tanto estresses luminosos quanto distúrbios de fogo (colocando-as no grupo de espécies com a estratégia '*jack-of-all traits master-of-none*'; Mozdzer; Magonigal, 2012). Ainda segundo os autores, uma possível explicação seria a plasticidade fenotípica, ou seja, a capacidade de um genótipo (e.g., genes responsáveis pela produção de casca) expressarem diferentes fenótipos (Forsman, 2015; neste caso maior ou menor produção de casca a depender do ambiente).

Contudo, tanto a existência de espécies generalistas quanto de áreas de transição nos limiares de savanas e florestas necessitam de mais estudos e visibilidade. Apesar da existência dos estudos exemplificados acima, pouco se tem elucidado sobre estes dois fenômenos. Isso se dá, ao menos em parte, pelo fato de os poucos estudos existentes focarem em atributos específicos (espessura de casca, folhas, altura da planta) e que não necessariamente podem ser os responsáveis pelo sucesso de espécies generalistas. É sabido que organismos vegetais não são estáticos e, embora não se movam, estes exploram o espaço vertical durante todo o seu desenvolvimento, desde a germinação no

solo até alcançarem altas porções do dossel (Barthélémy; Caraglio, 2007; Klimešová et al., 2019). Durante todo este processo de desenvolvimento (ontogenia), diferentes são os ambientes que os organismos experimentam e diferentes são as respostas que estes podem ter (Diggle, 2002). Logo, a análise das diferenças entre casca, folha e altura de indivíduos de savanas e florestas, apesar de evidenciar padrões, não capta, necessariamente, os processos por trás destes padrões observados.

Tomemos, como exemplo, as variações intraespecíficas de atributos de folhas de indivíduos de savanas e florestas encontradas por Maracahipes e colaboradores (2018) e Bedetti e colaboradores (2011). Estes estudos mostram que folhas produzidas em savanas ou em florestas variam, em especial em sua área específica foliar e no teor de alguns minerais, como fósforo ou nitrogênio. Enquanto essas diferenças de certo aumentam o *fitness* destes indivíduos nas savanas e florestas, seriam estas variações ou, então, estes atributos os responsáveis pelo sucesso dessas espécies generalistas? Até que ponto a variação intraespecífica nas folhas favorece indivíduos de savanas que são expostos ao fogo? Tomando outro exemplo, seria a diferença na altura de indivíduos de savana e florestas responsável pelos seus sucessos nestes ambientes, conforme sugerido (Maracahipes et al., 2018), ou seria a altura destes organismos o resultado do(s) processo(s) não captados apenas por este atributo? Ou seja, seria a *consequência*, e não a causa? Ainda na mesma linha de raciocínio, seria plasticidade fenotípica, no sentido estrito, a responsável pelas diferentes produções de casca entre indivíduos de savanas e florestas, conforme sugerido por Chiminazzo e colaboradores (2023), ou seria outro processo – tal como a história de vida desses indivíduos – responsável pelos diferentes valores destes atributos? Ou seja, não necessariamente dependente da expressão genotípica?

Apesar destas questões alimentarem a ciência básica, há certa urgência em entender as dinâmicas de savanas e florestas – em particular no Cerrado, mas também em outras áreas tropicais – e os mecanismos por trás do sucesso de espécies com diferentes graus de especialização (especialistas de savanas/florestas ou generalistas). Ainda que, conforme brevemente discutido na primeira seção, os estudos no Cerrado tenham tido início recente e que, conforme debatido na segunda seção, a comunidade

científica ainda esteja discutindo a influência das variáveis determinísticas e dos estados estáveis alternativos sobre a coexistência de savanas e florestas, mudanças nestas duas variáveis estão sendo reportadas e antecipadas para o futuro (Costa-Coutinho et al., 2022; Jones et al., 2022; Oliveras Menor et al., 2025; Puig-Gironès et al., 2025; Simler et al., 2018; Wu et al., 2022). O entendimento acerca da coexistência de savanas e florestas, assim como de suas espécies, se faz crucial neste contexto, pois apenas com o entendimento refinado acerca da biologia e ecologia destes organismos será possível o desenho e implementação de políticas e ações que minimizem os impactos negativos das mudanças ambientais antecipadas.

Logo, para melhor compreender a ecologia e a biologia de espécies savânicas e florestais e, portanto, as dinâmicas de savanas e florestas, estudos integrativos são necessários. O entendimento acerca da história de vida de organismos vegetais a depender de seus ambientes, como estes organismos respondem às variações ambientais, como as respostas individuais podem ser extrapoladas a níveis hierárquicos mais altos, a exemplo de populações, comunidades e biomas são, sob a ótica desta Tese, passos fundamentais para explicar a dinâmica atual de savanas e florestas e para subsidiar previsões acerca desta dinâmica no futuro.



Considerações finais

9. Considerações finais

Este trabalho discute e reflete sobre biomas savânicos e florestais sob as óticas da ecologia funcional, biogeografia, morfologia e anatomia. Utilizando-se principalmente do Cerrado (salvo no capítulo 7 no qual savanas e florestas Sul-Africanas também são analisadas), a Tese permeia a ecologia de indivíduos, populações e comunidades savânicas, florestais e de ecótonos (zonas de transição entre savanas e florestas). Dado que a introdução e que cada capítulo trazem uma discussão aplicada aos temas que exploram, esta sessão tem como objetivo uma discussão mais ampla e menos extensiva amparada nos principais resultados obtidos.

Talvez uma das principais novidades aplicadas pelo trabalho seja a análise de comunidades sob uma ótica funcional-temporal. O uso da ontogenia de indivíduos partindo de modelos de arquitetura e desenvolvimento permitem a análise de atributos funcionais de forma sincrônica, ou seja, sob a ótica de como os atributos apresentam diferentes valores através do tempo. Enquanto uma revisão profunda sobre como atributos são utilizados na ecologia funcional de forma geral se faz necessário, é seguro afirmar que a maioria dos estudos consideram atributos a partir da ótica diacrônica (um valor obtido em um momento/condição específica). Este método diacrônico é útil para revelar padrões através de diferentes ecossistemas a depender das perguntas e hipóteses levantadas, mas, talvez não seja o melhor candidato para explicar os processos por trás dos padrões.

Conforme discutido nos Capítulos 1, 2, e 3, organismos vegetais lenhosos são organismos modulares que, apesar de imóveis, constantemente se deparam com novos ambientes ao passo em que se desenvolvem. Logo, tanto gradientes verticais quanto temporais existem e impactam diretamente como estes organismos impactam e são impactados pelo ambiente. Por exemplo, conforme discutido nestes capítulos e na introdução, florestas apresentam um gradiente vertical de luminosidade. Como consequência, a disponibilidade luminosa em que cada módulo é produzido de forma subsequente varia durante a ontogenia do indivíduo. Portanto, o valor para determinado atributo amostrado em determinado estágio de desenvolvimento pode não ser o mesmo quando amostrado em outro estágio. Quando este é o caso, a relação processo-padrão

deve levar em consideração a variação do atributo através do tempo, pois permite a obtenção da amplitude de variação do atributo e a comparação com diferentes valores nas variáveis ambientais (como, por exemplo, gradientes luminosos). É importante notar que essa variação não é intraespecífica, mas sim intra-individual.

Enquanto o exemplo acima descansa nos gradientes verticais encontrados em florestas, gradientes verticais também são encontrados em savanas. De acordo com a discussão realizada no Capítulo 1, eventos de fogo criam um gradiente vertical de maior intensidade próximo ao solo (onde o estrato herbáceo atua com fonte de combustão) e menor intensidade em partes mais altas. Estes diferentes valores de intensidade acarretam um gradiente de severidade experimentado pelos organismos vegetais. Dada a natureza modular destes organismos, uma relação entre estágio de desenvolvimento do(s) módulo(s) e sua(s) posição(ões) em relação às chamas existe, sendo passível de subsidiar a explicação para mortalidade ou sobrevivência de organismos e/ou suas estruturas, conforme discutido nos Capítulos 1 e 4.

Isso ocorre pelo fato dos valores de atributos funcionais que conferem resistência ao fogo não serem imediatamente expressados pelo organismo, mas sim desenvolvidos pelo tempo através do desenvolvimento. Revela-se, portanto, outro importante achado desta Tese, o qual sugere que atributos podem apresentar diferentes valores através do tempo e impactar diretamente o *fitness* do organismo. Logo, ao menos no que diz respeito à sobrevivência ao fogo, mas, muito possivelmente também em relação a outras variáveis, a resposta de organismos ao ambiente pode não ser depender somente da espécie, mas sim do indivíduo e como este responde ao ambiente. Essas observações permitem a utilização de uma visão mecanística capaz de revelar relações entre processos e padrões: por exemplo, a relação ontogenia-proteção de gema-produção de casca explorada no Capítulo 1 e a relação ontogenia-sazonalidade explorada no Capítulo 2. Tais relações ilustram como o desenvolvimento individual pode modular estratégias ecológicas ao longo do tempo, conectando atributos funcionais e mecanismos fisiológicos a padrões de persistência e *fitness* diante de pressões ambientais específicas (como distúrbio de fogo e/ou estresses luminosos).

Se por um lado atributos podem variar através do tempo, por outro o quanto eles variam em escala de tempo pode diferir através de diferentes ecossistemas. Ao menos para as savanas Cerrado, conforme trazido no Capítulo 2 e para as florestas (amostradas sob a ótica temporal nos Capítulos 4, 6 e 7), é nítido que indivíduos apresentam crescimento rítmico anual relacionado às estações seca e chuvosa. Estes resultados têm ao menos uma importante implicação: a existência de ritmicidade no desenvolvimento de organismos de ecossistemas tropicais questiona a noção amplamente difundida de que os trópicos – por possuírem estações menos marcadas quando comparados às zonas temperadas – deveriam ser representados por espécies sem ritmicidade.

Portanto, outro importante ponto para discussão é trazido pela Tese. Além de gradientes espaciais (como os gradientes verticais em savanas e florestas), organismos também experimentam gradientes temporais que conversam diretamente com suas ontogenias e como se relacionam com o ambiente. No caso de savanas, não apenas a posição dos módulos em relação ao ambiente, mas, também, quando estes são produzidos se faz importante para compreender a dinâmica organismo-ambiente. Por exemplo, conforme discutido nos Capítulos 1, 2 e 8, existe uma relação ontogenia-sazonalidade-regime de fogo a qual espécies de savanas do Cerrado são expostas. Logo, variações temporais que modifiquem a sazonalidade (como estações secas mais longas) ou que interfiram nos regimes de fogo (como eventos mais frequentes) podem impactar diretamente organismos e populações – não por estes não possuírem a capacidade de proteção, mas sim pela dissociação temporal entre ambiente e desenvolvimento.

Logo, é preciso levar em consideração atributos que se relacionam com as variáveis de cada ambiente, mas, também, que se relacionam com o próprio indivíduo. Por exemplo, especialmente em savanas, atributos cruciais para sobrevivência de organismos lenhosos são pouco explorados – a exemplo dos diferentes tipos de órgãos subterrâneos, taxas de casca (interna e externa), proteção de gemas e padrões de arquitetura. No lugar destes, atributos como área específica foliar, altura do indivíduo e densidade do lenho são amplamente utilizados. Claro que estes atributos são importantes e passíveis de revelar padrões. Contudo, ao menos no que diz respeito à

identificação de processos, estes atributos são menos relacionados a um dos maiores filtros ambientais encontrados em savanas – o fogo. Essa questão fica evidente no Capítulo 4, onde atributos desfavoráveis durante eventos de fogo (como caules densos) foram mais associados a indivíduos de savana, não pela relação atributo-ambiente, mas sim pela relação atributo-desenvolvimento.

De forma complementar, conforme discutido no Capítulo 3, processos ontogenéticos são capazes de impactar os padrões observados. Tomemos como exemplo a altura de indivíduos (um dos atributos mais amplamente mensurados dada a facilidade de quantificação e alto poder de síntese). Quando comparando indivíduos habitando savanas ou florestas, variações intraespecíficas foram observadas. Tal variação poderia, como comumente é, ser interpretada sobre a ótica de atributos funcionais (com a altura sendo um “atributo”). Contudo, a altura dos indivíduos é a consequência final de uma série de processos ontogenéticos cujos resultados dependem diretamente da relação ontogenia/tempo-ambiente/espço. Logo, essas observações sugerem uma super-simplificação dos processos e padrões encontrados em savanas e florestas ao utilizar atributos com alto poder de síntese, sendo necessária a utilização de “atributos” que melhor captem a relação os processos aos quais organismos lenhosos são expostos.

Ainda nestas linhas, esta Tese revela a necessidade de se considerar o contexto em que os valores de atributos foram obtidos. Conforme discutido no Capítulo 4, há grande variação intraespecífica entre indivíduos habitando savanas ou florestas. Taxas de crescimento primário e secundário, densidade do caule, número de vasos no xilema, crescimento de casca interna e áreas específicas foliares apresentaram grande variação. Tal variação não seria passível de ser detectada obtendo as médias destes valores ao amostrar indivíduos *apenas* em savanas ou *apenas* em florestas, nem tampouco ao aplicar métodos clássicos de amostragem de indivíduos lenhosos (como inclusão de plantas com X diâmetro na altura do peito), já que em savanas todos os indivíduos amostrados apresentaram forma de crescimento arbustiva com altura reduzida.

Se faz preciso, portanto, reduzir a dicotomia de atributos a fim de se melhor compreender as complexidades de ambientes savânicos e florestais. Conforme discutido

no Capítulo 3, mais de 800 espécies do Cerrado apresentam formas de crescimento distintas (arbusto e árvores). Contudo, raros são os estudos que consideram este potencial de expressão de diferentes formas de crescimento – cada qual responsável por moldar nossa compreensão acerca dos diferentes tipos de vegetação encontrados no Cerrado. Na maioria das vezes, espécies recebem um valor único para o “atributo” forma de crescimento (arbusto *ou* árvore) ou, então, são agrupadas dentro de um grande grupo (arbustos + árvores). Como consequência, nosso poder preditivo é reduzido ao ignorar o potencial de resiliência em função da variação deste “atributo”. Portanto, outra importante consideração emerge desta Tese: formas de crescimento não são estáticas e devem ser analisadas como um espectro, e não como categorias.

Dada estas observações, talvez caiba nessa breve discussão uma perspectiva. Recentemente, Alvarez e colaboradores (2025) revelaram que o Cerrado é um domínio biogeográfico representado por hiperdominância de espécies “arbóreas”, sendo este resultado discutido, além de outros, sob a ótica de vegetações estarem em risco em casos de mudanças no ambiente (grande hiperdominância levando a maior chance de espécies perecerem localmente). Das 30 espécies mais dominantes no Cerrado, 18 foram amostradas nesta Tese, sendo 13 capazes de se desenvolverem como árvores e/ou arbustos, sub-arbustos e lianas. Essas observações levam a crer que, talvez, caiba um pouco de otimismo em relação à resiliência destas espécies. Mesmo hiperdominantes, tais espécies apresentam grande potencial de variação intraspecífica, incluindo a capacidade de mudar completamente suas formas de crescimento. Esse potencial é de certo benéfico em cenários de mudanças no ambiente (conforme discutido no Capítulo 8), e sugere que tais espécies são hiperdominantes justamente por terem potencial de lidar com uma variedade de condições ambientais.

Contudo, mesmo com o grande potencial de resiliência, existem limites que são impostos às espécies do Cerrado. O Capítulo 6 revela síndromes de atributos que são encontradas em espécies florestais, mas não em espécies savânicas e vice-versa. Ou seja, ao passo que espécies savânicas possuem potencial de apresentar grande variação em seus atributos (capazes de conferir grande potencial de resiliência em savanas), estas não expressam atributos necessários para o desenvolvimento em áreas

sombreadas. De acordo com o Capítulo 7, uma possível explicação para este fenômeno descansa no modo distinto em que recursos são utilizados por espécies florestais e savânicas. Para uma mesma quantidade de biomassa, espécies florestais apresentam maior desenvolvimento de estruturas responsáveis por captação de luz solar, enquanto espécies savânicas apresentam maior desenvolvimento de casca (tanto interna quanto externa). Portanto, é possível que o maior crescimento secundário (necessário para diminuir a inércia da temperatura sobre o xilema durante eventos de fogo) e a maior produção e retenção de casca (em particular a casca externa, necessária para a proteção dos tecidos vivos contra a ação mecânica das chamas), demandem excessivos recursos por parte de espécies savânicas, levando a inibição do desenvolvimento de estruturas necessárias para competição por luz solar.

As observações acima também se aplicam, de forma antagônica, às espécies florestais. Ao passo que espécies savânicas alocam poucos recursos para desenvolvimento de estruturas responsáveis por competição por luz solar, espécies florestais também alocam poucos recursos para o desenvolvimento de estruturas capazes de conferir resistência ao fogo. Uma observação que se faz interessante é a de que aparentemente existe uma síndrome geral relativa ao fogo: não apenas espécies florestais não desenvolvem casca espessa e elevado crescimento secundário, como também não apresentam suas gemas protegidas (dado que proteção de gemas aéreas não necessariamente depende de uma casca espessa, mas sim da posição da gema em relação ao caule). Portanto, o Capítulo 6 sugere ordenações de atributos que, juntos, traduzem em estratégias que conferem competição por luz (*Spear*) ou proteção contra o fogo (*Shield*).

Apesar da existência de duas síndromes de atributos bem definidas, existem espécies que desafiam – ao menos em parte – os limites impostos quando expressando uma estratégia ou outra. Este é o caso de espécies generalistas capazes de serem encontradas tanto em savanas quanto em florestas. Um achado interessante desta Tese é a de que existem evidências que espécies generalistas ocupam espaços intermediários, sendo capazes de expressar valores de atributos que se relacionam tanto com aqueles expressados por espécies florestais quanto savânicas. Esta observação é

particularmente importante no contexto atual-futuro. De acordo com Flake e colaboradores (2021), espécies generalistas são justamente aquelas responsáveis por alterar a estrutura de vegetações savânicas quando o fogo é suprimido. Logo, conforme discutido no Capítulo 6, uma possível explicação para o sucesso de espécies generalistas na ausência de fogo seja justamente o potencial destas adquirirem estratégias alternativas. Este potencial, em teoria, permite que estas se estabeleçam em savanas, mas que continuem a se desenvolver no espaço aéreo no caso de supressão de fogo. De forma análoga, tais espécies também conseguem se desenvolver em florestas (também como consequência do potencial de se desenvolverem bem no espaço aéreo) e poderiam persistir em caso de eventos de fogo.

Enquanto estas observações se fazem teóricas, há certa aplicabilidade prática no que diz respeito às mudanças observadas e antecipadas nos trópicos. Tanto em função das mudanças reportadas no clima, quanto pelas interferências antrópicas em biomas savânicos e florestais, há um consenso de que variáveis ambientais cruciais para a manutenção de savanas e florestas estão e vão continuar mudando. Mudanças no regime de fogo, na disponibilidade luminosa e na sazonalidade relacionada ao clima são algumas das mudanças previstas para o curto-médio prazo. Desta forma, o uso do esquema proposto no Capítulo 8 pode ser útil para tomadores de decisão direcionarem esforços aos indivíduos ou espécies que sejam mais prováveis de serem favorecidos ou perecerem em cenários de mudanças no ambiente.

Essas observações também dialogam com um outro interessante achado desta tese, o qual compete às zonas intermediárias (de transição) entre savanas e florestas. A existência dessas zonas intermediárias é possível de ser validada de forma visual, mas, também, sob as óticas funcionais e de composição. Conforme discutido no Capítulo 6, zonas de transição abrigam comunidades de organismos lenhosos diferentes daquelas encontradas em savanas ou florestas. Essa diferença também é refletida nos atributos expressados pelos indivíduos se desenvolvendo em áreas de transição, os quais apresentam valores de atributos intermediários (ou seja, valores de atributos que não se assemelham àqueles encontrados em florestas ou em savanas). Portanto, a existência de tais zonas com estrutura, composição e síndromes de atributos distintos acarreta mais

uma evidência acerca da dinâmica coexistência de savanas e florestas como estados alternativos, em contrapartida às visões estritamente determinísticas.

Finalmente, se faz importante ressaltar algumas limitações desta Tese. Comunidades de savanas e florestas, nos capítulos que dizem respeito à esta escala de análise, foram analisadas em um estrato específico (altura entre ~1.5 e 4 metros). Este método foi aplicado por permitir a análise de atributos em indivíduos passíveis de serem expostos a baixa luminosidade em florestas e às chamas durante eventos de fogo em savanas. Contudo, a repetição dos métodos aplicados e dos atributos amostrados para outros estratos é encorajada, pois podem auxiliar nosso entendimento acerca de indivíduos que já escaparam das chamas e que já alcançaram as áreas com grande disponibilidade luminosa no dossel. De forma complementar, a análise de atributos relativos à regeneração de indivíduos através de savanas, florestas e zonas de transição também são necessárias, visto que este trabalho teve como foco atributos de persistência.

Outro ponto que vale atenção é o de que mais espécies devem ser estudadas em detalhe para se compreender como espécies generalistas habitam savanas e florestas. Neste trabalho, as espécies *Handroanthus ochraceus* (Bignoniaceae) e *Miconia albicans* (Melastomataceae) foram utilizadas como espécies-modelo dada suas amplas distribuições na América do Sul. Contudo, a necessidade de análise de uma gama maior de espécies se faz necessário pois, na opinião do autor, é improvável que apenas uma combinação de atributos seja responsável pelo sucesso de espécies generalistas em diferentes ambientes. Por exemplo, enquanto o processo *shrubing out* proposto no Capítulo 5 auxilia na compreensão de como espécies generalistas habitam ambientes contrastantes, ele sozinho não é suficiente para explicar o padrão da ampla distribuição de espécies generalistas – uma vez que nem toda espécie generalista é capaz de mudar sua forma de crescimento.

Em conclusão, ainda há muito a ser descoberto sobre a flora do Cerrado, tanto em nível de indivíduo quanto em níveis hierárquicos superiores, como populações, comunidades, formações vegetais e biomas. Esta Tese demonstra como o uso mais aplicado da botânica, em interseção com fundamentos da ecologia, pode ser valioso para

revelar relações entre organismos e ambiente, além de subsidiar hipóteses acerca das conexões entre diferentes padrões e processos. Se, por um lado, estudos de larga escala são eficazes para identificar padrões, por outro, abordagens aplicadas e mais detalhadas permitem evidenciar os processos subjacentes a esses padrões. Portanto, é nesse diálogo entre escalas e enfoques que reside o maior potencial para compreender, conservar e manejar a complexa diversidade do Cerrado.

Referências gerais

1. ABREU, R. C. R. *et al.* The biodiversity cost of carbon sequestration in tropical savanna. **Science Advances**, v. 3, n. 8, p. e1701284, ago. 2017.
2. AMORIM, P. K.; BATALHA, M. A. Soil characteristics of a hyperseasonal cerrado compared to a seasonal cerrado and a floodplain grassland: implications for plant community structure. **Brazilian Journal of Biology**, v. 66, p. 661–670, maio 2006.
3. APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. **Morfologia de sistemas subterrâneos de plantas**. 1. ed. Belo Horizonte: 3i Editora, 2015.
4. ARCHIBALD, S.; HEMPSON, G. P.; LEHMANN, Caroline. A unified framework for plant life-history strategies shaped by fire and herbivory. **New Phytologist**, v. 224, n. 4, p. 1490–1503, 2019.
5. ARCHIBALD, S.; BOND, W.J. Growing tall vs growing wide: tree architecture and allometry of *Acacia karroo* in forest, savanna, and arid environments. **Oikos**, v. 102, n. 1, p. 3–14, 2003.
6. ASNER, G. P.; LEVICK, S. R. Landscape-scale effects of herbivores on treefall in African savannas. **Ecology Letters**, v. 15, n. 11, p. 1211–1217, 2012.
7. BÄR, A; MICHALETZ, S. T.; MAYR, Stefan. Fire effects on tree physiology. **New Phytologist**, v. 223, n. 4, p. 1728–1741, 2019.
8. BARTHÉLÉMY, D; CARAGLIO, Y. Plant Architecture: A Dynamic, Multilevel and Comprehensive Approach to Plant Form, Structure and Ontogeny. **Annals of Botany**, v. 99, n. 3, p. 375–407, 1 mar. 2007.
9. BATALHA, M. A. O cerrado não é um bioma. **Biota Neotropica**, v. 11, n. 1, p. 21–24, mar. 2011.
10. BEAUCHAMP, N *et al.* Light competition affects how tree growth and survival respond to climate. **Journal of Ecology**, v. 113, n. 3, p. 672–688, 2025.
11. BEDETTI, C S. *et al.* Abiotic factors modulate phenotypic plasticity in an apomictic shrub [*Miconia albicans* (SW.) Triana] along a soil fertility gradient in a Neotropical savanna. **Australian Journal of Botany**, v. 59, n. 3, p. 274–282, 9 maio 2011.
12. BELL, R. H. V. **Notes on elephant-woodland interactions**. Gland, Switzerland.: IUCN, 1984.
13. BERNARDINO, P N. *et al.* Savanna–Forest Coexistence Across a Fire Gradient. **Ecosystems**, 7 jun. 2021.

14. BOND, WJ. Large parts of the world are brown or black: A different view on the 'Green World' hypothesis. **Journal of Vegetation Science**, v. 16, n. 3, p. 261–266, jun. 2005.
15. BOND, WJ. What Limits Trees in C4 Grasslands and Savannas? **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 39, n. 1, p. 641–659, 2008.
16. BOND, WJ. Out of the shadows: ecology of open ecosystems. **Plant Ecology & Diversity**, v. 14, n. 5–6, p. 205–222, 2 nov. 2021.
17. BOND, WJ.; MIDGLEY, Jmy J. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 16, n. 1, p. 45–51, jan. 2001.
18. BOND, William J.; VAN WILGEN, B. W. **Fire and plants**. London, UK: Chapman & Hall, 1996.
19. BRADSHAW, A. D. Evolutionary Significance of Phenotypic Plasticity in Plants. *In: Advances in Genetics*. [S.l.]: Elsevier, 1965. v. 13 p. 115–155.
20. BROWN, J. H.; LOMOLINO, M. V. **Biogeography**. 2nd. ed. [S.l.]: Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland, MA., 1998.
21. BUITENWERF, R. *et al.* Increased tree densities in South African savannas: >50 years of data suggests CO₂ as a driver. **Global Change Biology**, v. 18, n. 2, p. 675–684, 2012.
22. BURROWS, G. E. Epicormic strand structure in *Angophora*, *Eucalyptus* and *Lophostemon* (Myrtaceae) - implications for fire resistance and recovery. **New Phytologist**, v. 153, n. 1, p. 111–131, 11 jan. 2002.
23. BURROWS, G. E. *et al.* A wide diversity of epicormic structures is present in Myrtaceae species in the northern Australian savanna biome - implications for adaptation to fire. **Australian Journal of Botany**, v. 58, n. 6, p. 493–507, 2010.
24. CARDOSO, Anabelle W. *et al.* A distinct ecotonal tree community exists at central African forest–savanna transitions. **Journal of Ecology**, v. 109, n. 3, p. 1170–1183, 2020.
25. CARVALHO, Mónica R. *et al.* Extinction at the end-Cretaceous and the origin of modern Neotropical rainforests. **Science**, v. 372, n. 6537, p. 63–68, 2 abr. 2021.
26. CARVALHO, William Douglas *et al.* Amazonian savannas are an integral part of Brazil's Amazon "biome": implications for environmental policies. **Discover Conservation**, v. 2, n. 1, p. 12, 27 mar. 2025.

27. CHAI, Pengtao *et al.* Community vertical stratification drives temporal taxonomic and phylogenetic beta diversity in a mixed broadleaf-conifer forest. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 11, 11 abr. 2023.
28. CHARLES-DOMINIQUE, T. *et al.* Functional differentiation of biomes in an African savanna/forest mosaic. **South African Journal of Botany**, v. 101, p. 82–90, nov. 2015a.
29. CHARLES-DOMINIQUE, Tristan *et al.* Bud protection: a key trait for species sorting in a forest-savanna mosaic. **New Phytologist**, v. 207, n. 4, p. 1052–1060, set. 2015b.
30. CHARLES-DOMINIQUE, Tristan *et al.* Spiny plants, mammal browsers, and the origin of African savannas. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 113, n. 38, p. E5572–E5579, 20 set. 2016.
31. CHARLES-DOMINIQUE, Tristan *et al.* The architectural design of trees protects them against large herbivores. **Functional Ecology**, v. 31, n. 9, p. 1710–1717, set. 2017.
32. CHARLES-DOMINIQUE, Tristan *et al.* Steal the light: shade vs fire adapted vegetation in forest-savanna mosaics. **New Phytologist**, v. 218, n. 4, p. 1419–1429, jun. 2018.
33. CHARLES-DOMINIQUE, Tristan; MIDGLEY, Guy F.; BOND, William J. Fire frequency filters species by bark traits in a savanna-forest mosaic. **Journal of Vegetation Science**, v. 28, n. 4, p. 728–735, jul. 2017.
34. CHENG, Linhai *et al.* Alternative biome states in Australian terrestrial ecosystems and the potential maintenance mechanism. **Ecological Frontiers**, v. 45, n. 3, p. 658–666, 1 jun. 2025.
35. CHIMINAZZO, M. A. *et al.* Bark production of generalist and specialist species across savannas and forests in the Cerrado. **Annals of Botany**, v. 131, n. 4, p. 613–621, 2023.
36. CHIMINAZZO, Marco Antonio *et al.* Swamp vegetations in Brazilian hotspots: Threats, phytogeographical patterns and influences of climate. **Aquatic Botany**, v. 168, p. 103293, jan. 2021a.
37. CHIMINAZZO, Marco Antonio *et al.* Your best buds are worth protecting: Variation in bud protection in a fire-prone cerrado system. **Functional Ecology**, v. 35, n. 11, p. 2424–2434, nov. 2021b.
38. CHURSKI, Marcin *et al.* Tree growth-forms reveal dominant browsers shaping the vegetation. **Functional Ecology**, v. 38, n. 9, p. 2027–2040, 2024.

39. CLARKE, P. J. *et al.* Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire. **New Phytologist**, v. 197, n. 1, p. 19–35, jan. 2013.
40. COSTA-COUTINHO, Joxleide M. Da *et al.* Climate change effects on marginal savannas from central-north Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 94, p. e20210191, 18 jul. 2022.
41. COUTINHO, L. M. **Contribuição ao conhecimento do papel ecológico das queimadas na floração das espécies do Cerrado**. São Paulo, Brasil: Tese (Livro Docência) Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, 1976.
42. COUTINHO, L. M. O conceito de cerrado. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 1, p. 17–23, 1978.
43. COUTINHO, L. M. Ecological Effects of Fire in Brazilian Cerrado. *In*: HUNTLEY, Brian J.; WALKER, Brian H. (Orgs.). **Ecology of Tropical Savannas**. Ecological Studies. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 1982. v. 42 p. 273–291.
44. COUTINHO, L. M. Fire in the Ecology of the Brazilian Cerrado. *In*: GOLDAMMER, Johann Georg (Org.). **Fire in the Tropical Biota**. Ecological Studies. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 1990. v. 84 p. 82–105.
45. COUTINHO, Leopoldo Magno. O conceito de bioma. **Acta Botanica Brasilica**, v. 20, n. 1, p. 13–23, mar. 2006.
46. CREMER, Kw. Morphology and development of the primary and accessory buds of *Eucalyptus regnans*. **Australian Journal of Botany**, v. 20, n. 2, p. 175–195, 1972.
47. CRIA. **Flora brasiliensis**, CRIA. Disponível em: <<https://florabrasiliensis.cria.org.br/project>>. Acesso em: 24 nov. 2024.
48. CRITCHFIELD, William B. Leaf Dimorphism in *Populus Trichocarpa*. **American Journal of Botany**, v. 47, n. 8, p. 699–711, 1960.
49. CRUZ RUGGIERO, Patricia Guidão *et al.* Soil-vegetation relationships in cerrado (Brazilian savanna) and semideciduous forest, Southeastern Brazil. **Plant Ecology**, v. 160, n. 1, p. 1–16, 1 maio 2002.
50. DA CRUZ SILVA, Arthur *et al.* Vegetation transition in the central Brazilian Cerrado is better explained by structure than tree composition differences. **Plant Ecology**, v. 226, n. 5, p. 563–572, 1 maio 2025.
51. DALL´AGNOL, Amélio. **A Embrapa Soja no contexto do desenvolvimento da soja no Brasil: histórico e contribuições**. [S.l.]: Embrapa, 2016.

52. DANTAS, Vinícius de L.; BATALHA, Marco A.; PAUSAS, Juli G. Fire drives functional thresholds on the savanna–forest transition. **Ecology**, v. 94, n. 11, p. 2454–2463, nov. 2013.
53. DANTAS, Vinicius L.; PAUSAS, Juli G. The legacy of the extinct Neotropical megafauna on plants and biomes. **Nature Communications**, v. 13, n. 1, p. 129, 10 jan. 2022.
54. DE CASTRO, Elmar Andrade; KAUFFMAN, J. Boone. Ecosystem structure in the Brazilian Cerrado: a vegetation gradient of aboveground biomass, root mass and consumption by fire. **Journal of Tropical Ecology**, v. 14, n. 3, p. 263–283, maio 1998.
55. DE HALDAT DU LYS, Alexandre *et al.* If self-shading is so bad, why is there so much? Short shoots reconcile costs and benefits. **New Phytologist**, v. 237, n. 5, p. 1684–1695, 2023.
56. DÍAZ, Sandra *et al.* The global spectrum of plant form and function: enhanced species-level trait dataset. **Scientific Data**, v. 9, n. 1, p. 755, 7 dez. 2022.
57. DIGGLE, Pamela K. A developmental morphologist’s perspective on plasticity. **Evolutionary Ecology**, v. 16, n. 3, p. 267–283, maio 2002.
58. DOS SANTOS, Tassiana Reis Rodrigues; PINTO, José Roberto Rodrigues; LENZA, Eddie. Floristic relationships of the woody component in rocky outcrops savanna areas in Central Brazil. **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 207, n. 7, p. 541–550, jul. 2012.
59. DURIGAN, G.; RATTER, J. A. Successional Changes in Cerrado and Cerrado/Forest Ecotonal Vegetation in Western São Paulo State, Brazil, 1962-2000. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 63, n. 1, p. 119–130, mar. 2006.
60. DURIGAN, Giselda; SIQUEIRA, Marinez Ferreira de; FRANCO, Geraldo Antonio Daher Correa. Threats to the Cerrado remnants of the state of São Paulo, Brazil. **Scientia Agricola**, v. 64, n. 4, p. 355–363, ago. 2007.
61. EDWARDS, Erika J. *et al.* The Origins of C4 Grasslands: Integrating Evolutionary and Ecosystem Science. **Science**, v. 328, n. 5978, p. 587–591, 30 abr. 2010.
62. EITEN, George. The Cerrado Vegetation of Brazil. **Botanical Review**, v. 38, n. 2, p. 201–341, 1972.
63. EITEN, George. Delimitation of the cerrado concept. **Vegetatio**, v. 36, n. 3, p. 169–178, mar. 1978.
64. EITEN, George. How names are used for vegetation. **Journal of Vegetation Science**, v. 3, n. 3, p. 419–424, jun. 1992.

65. ERIKSSON, Ove. The power of observation: Eugen Warming (1918) *Om Jordudløbere* ('Underground runners') and the ecology and evolution of clonal plants. **Nordic Journal of Botany**, v. 2023, n. 7, p. e04003, jul. 2023.
66. FARIA, Fábio Henrique Cortes *et al.* 3,500 years BP: The last survival of the mammal megafauna in the Americas. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 153, p. 105367, fev. 2025.
67. FELIPPE, G. M. Mário Guimarães Ferri: o botânico ecólogo. **Estudos Avançados**, v. 8, p. 263–267, dez. 1994.
68. FERNANDES, Paula Arruda; PÊSSOA, V. L. S. O CERRADO E SUAS ATIVIDADES IMPACTANTES: UMA LEITURA SOBRE O GARIMPO, A MINERAÇÃO E A AGRICULTURA MECANIZADA. **OBSERVATORIUM: Revista Eletrônica de Geografia**, v. 3, n. 7, p. 19–37, 2011.
69. FERRI, M. G. **Contribuição ao conhecimento da ecologia do Cerrado e da Caatinga: estudo comparativo d'água de sua vegetação**. [S.l.]: Bolm Fac. Fil. Ciênc. Letras USP, 1955.
70. FIDELIS, Alessandra *et al.* Does disturbance affect bud bank size and belowground structures diversity in Brazilian subtropical grasslands? **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 209, n. 2, p. 110–116, 1 fev. 2014.
71. FLAKE, Samuel W. *et al.* Savannas are not old fields: Functional trajectories of forest expansion in a fire-suppressed Brazilian savanna are driven by habitat generalists. **Functional Ecology**, v. 35, n. 8, p. 1797–1809, ago. 2021.
72. FLORES, Bernardo M.; HOLMGREN, Milena. White-Sand Savannas Expand at the Core of the Amazon After Forest Wildfires. **Ecosystems**, v. 24, n. 7, p. 1624–1637, 1 nov. 2021.
73. FORSMAN, A. Rethinking phenotypic plasticity and its consequences for individuals, populations and species. **Heredity**, v. 115, n. 4, p. 276–284, out. 2015.
74. GARCÍA CRIADO, Mariana *et al.* Woody plant encroachment intensifies under climate change across tundra and savanna biomes. **Global Ecology and Biogeography**, v. 29, n. 5, p. 925–943, maio 2020.
75. GERAQUE, E. O Cerrado em seu momento mais difícil. **Jornal da Unesp**, 26 out. 2023.
76. GOMES, Sueli Maria; WALTER, Bruno Machado Teles; FRANCO, Augusto César. George Eiten - 1923 - 2012. **Acta Botanica Brasilica**, v. 26, p. 725–726, dez. 2012.

77. GRAEFF, O. **Fitogeografia do Brasil: uma atualização de bases e conceitos**. 1. ed. Rio de Janeiro: NAU Editora, 2015.
78. GRUBB, P. J. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. **Biological Reviews**, v. 52, n. 1, p. 107–145, fev. 1977.
79. GUÉDON, YANN *et al.* Relative Extents of Preformation and Neof ormation in Tree Shoots: Analysis by a Deconvolution Method. **Annals of Botany**, v. 98, n. 4, p. 835–844, 1 out. 2006.
80. GUO, Qiang *et al.* Asymmetric competition for light varies across functional groups. **Journal of Plant Ecology**, v. 10, n. 1, p. 74–80, 1 fev. 2017.
81. HALLÉ, Francis; OLDEMAN, Roelof A. A.; TOMLINSON, Philip B. **Tropical Trees and Forests**. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 1978.
82. HENDERSON, Kirsten A.; BAUCH, Chris T.; ANAND, Madhur. Alternative stable states and the sustainability of forests, grasslands, and agriculture. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 113, n. 51, p. 14552–14559, 20 dez. 2016.
83. HIGGINS, S. I. *et al.* Reassessing the alternative ecosystem states proposition in the African savanna-forest domain. **New Phytologist**, v. In press, p. 1–10, 2024.
84. HOFFMANN, W. A. *et al.* Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. **Functional Ecology**, v. 19, n. 6, p. 932–940, 2005.
85. HOFFMANN, William A. *et al.* Tree topkill, not mortality, governs the dynamics of savanna–forest boundaries under frequent fire in central Brazil. **Ecology**, v. 90, n. 5, p. 1326–1337, maio 2009.
86. HOFFMANN, William A. *et al.* Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. **Ecology Letters**, v. 15, n. 7, p. 759–768, jul. 2012.
87. HOFFMANN, William A. Seasonal flooding shapes forest–savanna transitions. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 120, n. 36, p. e2312279120, 5 set. 2023.
88. HOFFMANN, William A.; FRANCO, Augusto C. Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. **Journal of Ecology**, v. 91, n. 3, p. 475–484, jun. 2003.
89. HOLDRIDGE, L. R. Determination of World Plant Formations From Simple Climatic Data. **Science**, v. 105, n. 2727, p. 367–368, 4 abr. 1947.

90. IBGE. **Contas de ecossistemas : o uso da terra nos biomas brasileiros: 2000-2018**. Rio de Janeiro: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística - IBGE, 2018.
91. JARAMILLO, Carlos. The evolution of extant South American tropical biomes. **New Phytologist**, v. 239, n. 2, p. 477–493, 2023.
92. JONES, Matthew W. *et al.* Global and Regional Trends and Drivers of Fire Under Climate Change. **Reviews of Geophysics**, v. 60, n. 3, p. e2020RG000726, 2022.
93. KAPLAN, Donald R. **Kaplan's Principles of Plant Morphology**. 1. ed. Boca Raton: CRC Press, 2022.
94. KAUFFMAN, J. Boone; CUMMINGS, D. L.; WARD, D. E. Relationships of Fire, Biomass and Nutrient Dynamics along a Vegetation Gradient in the Brazilian Cerrado. **The Journal of Ecology**, v. 82, n. 3, p. 519, set. 1994.
95. KAVANAGH, Kathleen L.; DICKINSON, Matthew B.; BOVA, Anthony S. A Way Forward for Fire-Caused Tree Mortality Prediction: Modeling A Physiological Consequence of Fire. **Fire Ecology**, v. 6, n. 1, p. 80–94, abr. 2010.
96. KEELEY, Jon E.; RUNDEL, Philip W. Fire and the Miocene expansion of C4 grasslands: Miocene C4 grassland expansion. **Ecology Letters**, v. 8, n. 7, p. 683–690, 28 abr. 2005.
97. KIRSCH, Alex; KAPROTH, Matthew A. Defining plant ecological specialists and generalists: Building a framework for identification and classification. **Ecology and Evolution**, v. 12, n. 11, p. e9527, nov. 2022.
98. KLIMEŠOVÁ, Jitka *et al.* Handbook of standardized protocols for collecting plant modularity traits. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 40, p. 125485, out. 2019.
99. KLIMEŠOVÁ, Jitka; KLIMEŠ, Leos. Bud banks and their role in vegetative regeneration – A literature review and proposal for simple classification and assessment. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 8, n. 3, p. 115–129, mar. 2007.
100. KRAFT, Nathan J. B. *et al.* Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. **Functional Ecology**, v. 29, n. 5, p. 592–599, maio 2015.
101. KUNSTLER, Georges *et al.* Effects of competition on tree radial-growth vary in importance but not in intensity along climatic gradients. **Journal of Ecology**, v. 99, n. 1, p. 300–312, 2011.
102. LAMONT, Byron B.; HE, Tianhua. Fire-Proneness as a Prerequisite for the Evolution of Fire-Adapted Traits. **Trends in Plant Science**, v. 22, n. 4, p. 278–288, abr. 2017.

103. LAMONT, Byron B.; HE, Tianhua; YAN, Zhaogui. Evolutionary history of fire-stimulated resprouting, flowering, seed release and germination. **Biological Reviews**, v. 94, n. 3, p. 903–928, jun. 2019.
104. LAWES, M. J. *et al.* Bark thickness determines fire resistance from fire-prone tropical savanna in north Australia. **Plant Ecology**, v. 212, p. 2057–2069, 2011.
105. LAWES, Michael J.; MIDGLEY, Jeremy J.; CLARKE, Peter J. Costs and benefits of relative bark thickness in relation to fire damage: a savanna/forest contrast. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 2, p. 517–524, mar. 2013.
106. LEHMANN, Caroline E. R. *et al.* Deciphering the distribution of the savanna biome. **The New Phytologist**, v. 191, n. 1, p. 197–209, jul. 2011.
107. LEUSCHNER, Christoph *et al.* Vertical temperature and air humidity gradients in beech and oak forests, and the forest interior climate created by beech. **Flora**, v. 305, p. 152317, 1 ago. 2023.
108. LINDMAN, C. A. M. **A vegetação do Rio Grande do Sul (Brasil Austral)**. Trad. Alberto Loefgren ed. Porto Alegre: Tipografia “Livraria Universal”, 1906.
109. LOIDI, Javier; NAVARRO-SÁNCHEZ, Gonzalo; VYNOKUROV, Denys. Climatic definitions of the world’s terrestrial biomes. **Vegetation Classification and Survey**, v. 3, p. 231–271, 19 dez. 2022.
110. LORAM-LOURENÇO, Lucas *et al.* A Structure Shaped by Fire, but Also Water: Ecological Consequences of the Variability in Bark Properties Across 31 Species From the Brazilian Cerrado. **Frontiers in Plant Science**, v. 10, p. 1718, 22 jan. 2020.
111. MAGAL, Pierre; ZHANG, Zhengyang. Competition for light in forest population dynamics: From computer simulator to mathematical model. **Journal of Theoretical Biology**, v. 419, p. 290–304, 21 abr. 2017.
112. MARACAHIPES, Leandro *et al.* How to live in contrasting habitats? Acquisitive and conservative strategies emerge at inter- and intraspecific levels in savanna and forest woody plants. p. 9, 2018.
113. MATSUO, Tomonari; HIURA, Tsutomu; ONODA, Yusuke. Vertical and horizontal light heterogeneity along gradients of secondary succession in cool- and warm-temperate forests. **Journal of Vegetation Science**, v. 33, n. 3, p. e13135, 2022.
114. MAURIN, Olivier *et al.* Savanna fire and the origins of the ‘underground forests’ of Africa. **New Phytologist**, v. 204, n. 1, p. 201–214, out. 2014.

115. MEIER, A. R.; SAUNDERS, M. R.; MICHLER, C. H. Epicormic buds in trees: a review of bud establishment, development and dormancy release. **Tree Physiology**, v. 32, n. 5, p. 565–584, 1 maio 2012.
116. MICHALETZ, S. T.; JOHNSON, E. A.; TYREE, M. T. Moving beyond the cambium necrosis hypothesis of post-fire tree mortality: cavitation and deformation of xylem in forest fires. **New Phytologist**, v. 194, p. 254–263, 2012.
117. MIDGLEY, Jeremy J.; LAWES, Michael J.; CHAMAILLÉ-JAMMES, Simon. Savanna woody plant dynamics: the role of fire and herbivory, separately and synergistically. **Australian Journal of Botany**, v. 58, n. 1, p. 1–11, 11 mar. 2010.
118. MOZDZER, Thomas J.; MEGONIGAL, J. Patrick. Jack-and-Master Trait Responses to Elevated CO₂ and N: A Comparison of Native and Introduced *Phragmites australis*. **PLoS ONE**, v. 7, n. 10, p. e42794, 31 out. 2012.
119. MUCINA, Ladislav. Biome: evolution of a crucial ecological and biogeographical concept. **New Phytologist**, v. 222, n. 1, p. 97–114, abr. 2019.
120. MYERS, Norman *et al.* Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853–858, fev. 2000.
121. NEWBERRY, Brooklynn M. *et al.* Flammability thresholds or flammability gradients? Determinants of fire across savanna–forest transitions. **New Phytologist**, v. 228, n. 3, p. 910–921, nov. 2020.
122. OLIVEIRA, Ana Marcela França de. A diversidade paisagística das savanas brasileiras nas iconografias de Florence e de Martius: alguns aspectos do Cerrado da primeira metade do século XIX. **História Revista**, v. 22, n. 2, p. 144–166, 24 dez. 2017.
123. OLIVEIRA, Rodrigo *et al.* Structure and tree species composition in different habitats of savanna used by indigenous people in the Northern Brazilian Amazon. **Biodiversity Data Journal**, v. 5, p. e20044, 28 set. 2017.
124. OLIVERAS, Immaculada; MALHI, Yadvinder. Many shades of green: the dynamic tropical forest–savannah transition zones. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 371, n. 1703, p. 20150308, 19 set. 2016.
125. OLIVERAS MENOR, I. *et al.* Integrated fire management as an adaptation and mitigation strategy to altered fire regimes. **Communications Earth & Environment**, v. 6, n. 1, p. 1–13, 15 mar. 2025.
126. OTT, Jacqueline P.; KLIMEŠOVÁ, Jitka; HARTNETT, David C. The ecology and significance of below-ground bud banks in plants. **Annals of Botany**, v. 123, n. 7, p. 1099–1118, 8 jul. 2019.

127. OWEN-SMITH, N. Contrasts in the large herbivore faunas of the southern continents in the late Pleistocene and the ecological implications for human origins. **Journal of Biogeography**, v. 40, p. 1215–1224, 2013.
128. PACALA, Stephen W. *et al.* Forest Models Defined by Field Measurements: Estimation, Error Analysis and Dynamics. **Ecological Monographs**, v. 66, n. 1, p. 1–43, 1996.
129. PARTELLI-FELTRIN, Raquel *et al.* Death from hunger or thirst? Phloem death, rather than xylem hydraulic failure, as a driver of fire-induced conifer mortality. **New Phytologist**, v. 237, n. 4, p. 1154–1163, 2023.
130. PAUSAS, Juli G. Bark thickness and fire regime. **Functional Ecology**, v. 29, n. 3, p. 315–327, mar. 2015.
131. PAUSAS, Juli G. Homage to L. M. Coutinho: fire adaptations in cerrado plants. **International Journal of Wildland Fire**, v. 26, n. 3, p. 249, 2017.
132. PAUSAS, Juli G. *et al.* Unearthing belowground bud banks in fire-prone ecosystems. **New Phytologist**, v. 217, n. 4, p. 1435–1448, mar. 2018.
133. PAUSAS, Juli G.; BOND, William J. Alternative Biome States in Terrestrial Ecosystems. **Trends in Plant Science**, v. 25, n. 3, p. 250–263, mar. 2020.
134. PAUSAS, Juli G.; BOND, William J. Feedbacks in ecology and evolution. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 37, n. 8, p. 637–644, ago. 2022.
135. PAVAN SABINO, Gabriel *et al.* Atlantic Forest meeting Cerrado: floristic, structure, and species distribution of an ecotonal tree community. **Nativa**, v. 9, n. 4, p. 471–480, 11 nov. 2021.
136. PILON, Natashi A. L. *et al.* The diversity of post-fire regeneration strategies in the cerrado ground layer. **Journal of Ecology**, p. 1365- 2745.13456, 24 jun. 2020.
137. PILON, Natashi A. L. *et al.* Shade alters savanna grass layer structure and function along a gradient of canopy cover. **Journal of Vegetation Science**, v. 32, n. 1, jan. 2021.
138. PIVELLO, Vania Regina. Professor Leopoldo Magno Coutinho: a visão de uma discípula. **Biodiversidade Brasileira**, v. 6, n. 2, p. 4–5, 27 dez. 2016.
139. POHL, J. E. **Plantarum Brasiliae icones et descriptiones hactenus ineditae: iussu et auspiciis Francisci Primi, imperatoris et regis augustissimi**. 1. ed. Vienna: Antonii Strauss, 1827. v. 1

140. POHL, J. E. **Plantarum Brasiliae icones et descriptiones hactenus ineditae: iussu et auspiciis Francisci Primi, imperatoris et regis augustissimi**. 1. ed. Vienna: Antonii Strauss, 1831. v. 2
141. PRATES, Luciano; PEREZ, S. Ivan. Late Pleistocene South American megafaunal extinctions associated with rise of Fishtail points and human population. **Nature Communications**, v. 12, n. 1, p. 2175, 12 abr. 2021.
142. PROJETO MAPBIOMAS. **Coleção 9 da Série Anual de Mapas de Cobertura e Uso da Terra do Brasil, asseded on May 3 2025** <<https://doi.org/10.58053/MapBiomias/7VJZWK>>. [S.l.: S.n.].
143. PUIG-GIRONÈS, Roger *et al.* The use of fire to preserve biodiversity under novel fire regimes. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 380, n. 1924, p. 20230449, abr. 2025.
144. PUNTIERI, Javier G. *et al.* Preformation, neoformation, and shoot structure in *Nothofagus dombeyi* (Nothofagaceae). v. 78, 2000.
145. RIBEIRO, J. F.; WALTER, B. M. T. As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. *In: Cerrado: ecologia e flora*. Embrapa Cerrados. Planaltina: [S.n.]. p. 151–212.
146. RIZZINI, C. T. O fator edáfico na formação do xilopódio de *Mimosa multipinna* Bemth. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 35, p. 75–77, 1936.
147. RIZZINI, C. T. **Tratado de fitogeografia do Brasil**. 2. ed. Rio de Janeiro: Âmbito Cultural, 1997.
148. RIZZINI, C. T.; HERINGER, E. P. Underground organs of plants from some southern Brazilian savannas, with special reference to the xylopodium. **Phyton**, v. 17, p. 105–124, 1961.
149. ROSSATTO, Davi Rodrigo; HOFFMANN, William Arthur; FRANCO, Augusto César. Differences in growth patterns between co-occurring forest and savanna trees affect the forest-savanna boundary. **Functional Ecology**, v. 23, n. 4, p. 689–698, ago. 2009.
150. SAGE, Rowan F. The evolution of C4 photosynthesis. **New Phytologist**, v. 161, n. 2, p. 341–370, 2004.
151. SAINT-HILAIRE, Auguste de. **Histoire de plantes les plus remarquables du Brésil et du Paraguay; comprenant leur description, et des dissertations sur leurs rapports, leurs usages, etc.** Paris: A. Belin, 1824a. p. 1–517
152. SAINT-HILAIRE, Auguste de. **Plantes usuelles des Brasiiliens: ouvrage dédié a S. M. l'Empereur du Bresil**. Paris: Grimbert, 1824b.

153. SAINT-HILAIRE, Auguste de. **Flora Brasiliae meridionalis**. Paris: Apud A. Belin, 1825. v. 1
154. SCHOLES, R. J.; ARCHER, S. R. Tree-grass interactions in savannas. **Annual Reviews**, p. 28, 1997.
155. SILVA, C. M. The barren side of Brazil: science, water resources, and the debate on the (in)fertile soils of the Brazilian cerrado, 1892-1942. **História, Ciências, Saúde – Manguinhos, Rio de Janeiro**, v. 26, n. 2, p. 375–378, 2019.
156. SILVEIRA, Fernando A. O. *et al.* Biome Awareness Disparity is BAD for tropical ecosystem conservation and restoration. **Journal of Applied Ecology**, v. 59, n. 8, p. 1967–1975, 2022.
157. SIMLER, Allison B. *et al.* Novel disturbance interactions between fire and an emerging disease impact survival and growth of resprouting trees. **Ecology**, v. 99, n. 10, p. 2217–2229, out. 2018.
158. SIMON, M. F. *et al.* Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. 48, p. 20359–20364, 1 dez. 2009.
159. SIMON, Marcelo F.; PENNINGTON, Toby. Evidence for Adaptation to Fire Regimes in the Tropical Savannas of the Brazilian Cerrado. **International Journal of Plant Sciences**, v. 173, n. 6, p. 711–723, jul. 2012.
160. SOUCHIE, Fabiane Furlaneto *et al.* Post-fire resprouting strategies of woody vegetation in the Brazilian savanna. **Acta Botanica Brasilica**, v. 31, n. 2, p. 260–266, jun. 2017.
161. SPANN, Timothy M.; BEEDE, Robert H.; DEJONG, Theodore M. Preformation in vegetative buds of pistachio (*Pistacia vera*): relationship to shoot morphology, crown structure and rootstock vigor. **Tree Physiology**, v. 27, n. 8, p. 1189–1196, 1 ago. 2007.
162. SPIX, Johann Baptist Von; MARTIUS, C. F. P. Von. **Reise in Brasilien: auf Befehl Sr. Majestät Maximilian Joseph I., Königs von Baiern, in den Jahren 1817 bis 1820 gemacht und beschrieben**. München: M. Lindauer, 1823. v. 1
163. STAVER, A. Carla; ARCHIBALD, Sally; LEVIN, Simon A. The Global Extent and Determinants of Savanna and Forest as Alternative Biome States. **Science**, v. 334, n. 6053, p. 230–232, 14 out. 2011.
164. STECCONI, Marina; PUNTIERI, Javier; BARTHÉLÉMY, Daniel. Annual shoot-growth in *Nothofagus antarctica* (G. Forster) Oersted (*Nothofagaceae*) from northern Patagonia. 2000.

165. STEVENS, Nicola *et al.* Woody encroachment over 70 years in South African savannahs: overgrazing, global change or extinction aftershock? **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 371, n. 1703, p. 20150437, 19 set. 2016.
166. STEVENS, Nicola *et al.* Savanna woody encroachment is widespread across three continents. **Global Change Biology**, v. 23, n. 1, p. 235–244, jan. 2017.
167. STRÖMBERG, Caroline A. E.; STAVER, A. Carla. The history and challenge of grassy biomes. **Science**, v. 377, n. 6606, p. 592–593, 5 ago. 2022.
168. TEIXEIRA, Aloysio de Pádua. **Composição florística e distribuição de espécies arbóreas em florestas paludosas interioranas do sudeste e centro-oeste do Brasil**. Doutor em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal)—Instituto de Bociências, Campus de Rio Claro: Universidade Estadual Paulista, 2008.
169. THE BRAZILIAN FLORA GROUP *et al.* Brazilian Flora 2020: Leveraging the power of a collaborative scientific network. **TAXON**, v. 71, n. 1, p. 178–198, 2022.
170. TROLLOPE, W. S. W. Ecological Effects of Fire in South African Savannas. *In*: HUNTLEY, Brian J.; WALKER, Brian H. (orgs.). : Ecological Studies. Berlin, Heidelberg: Springer, 1982.
171. TRUEBA, Santiago *et al.* Trait coordination, mechanical behaviour and growth form plasticity of *Amborella trichopoda* under variation in canopy openness. **AoB PLANTS**, v. 8, p. plw068, 1 jan. 2016.
172. VALLADARES, Fernando *et al.* Shedding light on shade: ecological perspectives of understorey plant life. **Plant Ecology & Diversity**, v. 9, n. 3, p. 237–251, 3 maio 2016.
173. VANDERWEIDE, Benjamin L.; HARTNETT, David C. Fire resistance of tree species explains historical gallery forest community composition. **Forest Ecology and Management**, v. 261, n. 9, p. 1530–1538, maio 2011.
174. VELDMAN, Joseph W.; MATTINGLY, W. Brett; BRUDVIG, Lars A. Understorey plant communities and the functional distinction between savanna trees, forest trees, and pines. **Ecology**, v. 94, n. 2, p. 424–434, 2013.
175. VESK, Peter A.; WESTOBY, Mark. Funding the bud bank: a review of the costs of buds. **Oikos**, v. 106, n. 1, p. 200–208, jul. 2004.
176. VINES, Rg. Heat transfer through bark, and the resistance of trees to fire. **Australian Journal of Botany**, v. 16, n. 3, p. 499, 1968.

177. VINOD, Nidhi *et al.* Thermal sensitivity across forest vertical profiles: patterns, mechanisms, and ecological implications. **New Phytologist**, v. 237, n. 1, p. 22–47, 2023.
178. VIOLLE, Cyrille *et al.* Let the concept of trait be functional! **Oikos**, v. 116, n. 5, p. 882–892, maio 2007.
179. VIOLLE, Cyrille *et al.* The emergence and promise of functional biogeography. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 111, n. 38, p. 13690–13696, 23 set. 2014.
180. WARMING, E. **Lagoa Santa: Et Bidrag til den biologiske Plantegeografi.** [S.l.]: Kongelige Danske videnskabernes Selskabs Skrifter, Naturvidenskabeli Mathematisk Afdeling, 1892. v. 3
181. WARMING, E. **Plantesamfund. Grundtræk af Den Økologiske Plantegeografi.** [S.l.]: P.G. Philipsens Forlag, in Danish, 1895.
182. WARMING, E. **Om planterigets livsformer. Festskrift udgivet af Københavns Universitet i anledning av Hans Majestæt Kongens Fødselsdag.** [S.l.]: Universitetsbogtrykkeriet, in Danish, 1908.
183. WEST, Adam G. *et al.* Experimental evidence for heat plume-induced cavitation and xylem deformation as a mechanism of rapid post-fire tree mortality. **New Phytologist**, p. 11, 2016.
184. WHITTATER, Robert H. **Communities and ecosystems. Advances in vegetation science.** 1975.
185. WU, Chao *et al.* Reduced global fire activity due to human demography slows global warming by enhanced land carbon uptake. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 119, n. 20, p. e2101186119, 17 maio 2022.
186. YIN, Yuanyuan *et al.* Risk and contributing factors of ecosystem shifts over naturally vegetated land under climate change in China. **Scientific Reports**, v. 6, n. 1, p. 20905, 12 fev. 2016.
187. ZUPO, Talita *et al.* Post-fire regeneration strategies in a frequently burned Cerrado community. **Journal of Vegetation Science**, v. 32, n. 1, jan. 2021.