

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a)
autor(a), o texto completo desta
relatório de pós-doc será
disponibilizado somente a partir de
08/08/2027.

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E
VETERINÁRIAS DE JABOTICABAL**

**EFEITOS DA QUEIMA PRESCRITA SOBRE A SOBREVIVÊNCIA E RECUPERAÇÃO
DE ESPÉCIES ARBÓREAS INTRODUZIDAS NO CAMPO ÚMIDO**

JONATHAN WESLEY FERREIRA RIBEIRO

Relatório de Pós-doutorado realizado na
Universidade Estadual Paulista (UNESP),
Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias,
Departamento de Biologia.

Supervisor: Dr. Davi Rodrigo Rossatto
Co-supervisora: Dra. Rosana Marta Kolb
Colaboração: Dra. Giselda Durigan e
Dra. Natashi Aparecida Lima Pilon

Pró-Reitoria de Pesquisa da UNESP
Processo 979/2024-FCAV

Jaboticabal
2025

RESUMO

Florestas, savanas e campos são estados alternativos do ecossistema em muitas regiões tropicais no mundo, e o conhecimento sobre os fatores que determinam cada tipo de vegetação sob um mesmo regime climático ainda é incipiente. No Cerrado, matas de galeria e campos úmidos compartilham áreas úmidas, formando frequentemente mosaicos vegetacionais. Neste estudo, nós investigamos como o fogo pode limitar o estabelecimento de árvores sobre os campos úmidos em áreas de transição com matas de galeria. Para isso, introduzimos mudas de três espécies arbóreas em uma área de campo úmido, sendo uma espécie exclusiva da mata de galeria, uma espécie exclusiva da savana e uma espécie generalista, adaptada a ambos os ambientes. Uma queima prescrita foi aplicada no campo úmido durante a estação seca. Medimos e contamos as plantas vivas antes e após a queima, e calculamos a redução relativa da parte aérea, o incremento em altura após a queima, e o tempo estimado para recuperar a altura inicial. A espécie de mata de galeria apresentou maior mortalidade após o distúrbio. O fogo atrasou o desenvolvimento das espécies arbóreas no campo úmido, reduzindo em cerca de 98% a altura das plantas. O incremento em altura foi menor para a espécie de savana, provavelmente em razão de sua baixa tolerância ao estresse por anoxia radicular, condição comum em áreas úmidas. No entanto, o tempo estimado para recuperação da altura inicial não variou significativamente entre as espécies, sendo relativamente curto, entre 10 e 13 meses. Esses resultados sugerem que regimes de fogo frequentes podem limitar o desenvolvimento e estabelecimento de árvores no campo úmido, contribuindo para manter a vegetação aberta em paisagens onde matas de galeria e campos úmidos representam estados alternativos. A exclusão completa do fogo pode favorecer o desenvolvimento de espécies típicas da mata de galeria e generalistas, promovendo, a longo prazo, uma mudança na estrutura da vegetação, em detrimento dos ecossistemas campestres.

INTRODUÇÃO

Na região tropical, climas com elevados índices de pluviosidade geralmente favorecem o estabelecimento de florestas densas, enquanto climas com baixos níveis pluviométricos favorecem a ocorrência de ecossistemas abertos como os campos e as savanas (Hirota et al. 2011). Entretanto, em áreas com níveis intermediários de pluviosidade, florestas e ecossistemas abertos coexistem, seguindo padrões que não podem ser explicados apenas pelo clima (Lehmann et al. 2011; 2014; Mattos et al. 2023). Nesses casos, outros fatores como as propriedades do solo, pastoreio, fogo e regimes hidrológicos exercem um papel crucial sobre a densidade arbórea, consequentemente afetando a estrutura das vegetações (Bond 2008; Lehmann et al. 2014; Xavier et al. 2019). Entre esses fatores, o fogo é um dos principais moduladores da estrutura e diversidade de vegetações campestres e savânicas ao redor do mundo (Bond et al. 2005). No entanto, o conhecimento sobre o papel do fogo para a resiliência de ecossistemas tropicais abertos ainda é incipiente, dada a elevada heterogeneidade ambiental típica da região tropical, especialmente quando se trata da transição entre campos e florestas que coexistem em áreas úmidas (Ribeiro et al. 2021a).

O Cerrado abriga uma ampla variedade de áreas úmidas, que variam de ecossistemas abertos como os campos úmidos, campos de murundus e veredas, até ecossistemas com alta densidade arbórea como as matas de galeria inundáveis (Durigan et al. 2022). Em muitas regiões, campos úmidos e matas de galeria formam mosaicos de vegetação ao longo de zonas úmidas, e nessas condições, as duas formas distintas de vegetação podem ser consideradas como estados alternativos do ecossistema (Ribeiro et al. 2021a). No campo úmido, o lençol freático superficial limita a distribuição de árvores intolerantes ao alagamento (Leite et al. 2018; Xavier et al. 2019), mas algumas espécies tolerantes podem germinar, crescer e colonizar os campos (Ribeiro et al. 2021a; b). Isso

pode indicar que os limites entre campos úmidos e matas de galeria não são estáveis, e talvez o mosaico floresta-campo seja mantido por distúrbios naturais do ambiente, como o fogo (Hoffmann et al. 2012).

Incêndios naturais são amplamente reconhecidos como um fator que reduz a dominância de árvores sobre campos e savanas tropicais em diferentes regiões do planeta (Bond et al. 2005). Nesse tipo de vegetação, o estrato herbáceo, composto principalmente por gramíneas, é o combustível para a propagação do fogo, e a queima repetida reduz a cobertura arbórea, favorecendo o estrato herbáceo e mantendo a flamabilidade do ecossistema (Higgins et al. 2000; Sankaran et al. 2005). O fogo pode reduzir o recrutamento de novas árvores através da morte de plantas jovens e pequenas (Hoffmann 2000; Bond 2008; Botha et al. 2020). Pode ainda impedir que árvores jovens atinjam um tamanho em que a planta é capaz de resistir a morte completa da biomassa aérea, obrigando a planta a rebrotar inúmeras vezes sob regimes de incêndios frequentes (Higgins et al. 2000; Hoffmann et al. 2009; 2012). Espécies arbóreas podem apresentar diferentes estratégias de sobrevivência ao fogo, podendo ser classificadas em resistentes ou tolerantes ao distúrbio. Espécies resistentes são capazes de sobreviver através da rebrota das estruturas aéreas, enquanto espécies tolerantes podem manter suas estruturas aéreas vivas mesmo após um incêndio (Botha et al. 2020).

A capacidade de sobrevivência ao fogo está geralmente associada a características funcionais das plantas, como a capacidade de rebrotar, maior investimento em casca, e maior nível de proteção de gemas de crescimento (Hoffmann 2009; Charles-Dominique et al. 2015; Botha et al. 2020; Chiminazzo et al. 2023). No Cerrado, árvores com origem em habitats florestais geralmente apresentam maiores taxas de mortalidade após incêndios quando comparadas às árvores da savana (Hoffmann 2000; Hoffmann et al. 2009). Árvores de savana podem produzir cerca de três vezes mais casca e acumular até sete vezes mais

carboidratos de reserva em suas raízes que espécies presentes em áreas de floresta (Hoffmann et al. 2004; Chiminazzo et al. 2023). Essas características proporcionam maior tolerância ou resistência ao fogo em espécies de savana comparadas às espécies da floresta (Hoffmann 2000). Entretanto, o lençol freático superficial dos campos úmidos induz condições de hipoxia ou anoxia nas raízes das plantas, e nessas condições, a tolerância ao fogo pode ser reduzida (Ribeiro et al. 2021a). Portanto, a resposta ao fogo de árvores que colonizam os campos úmidos provavelmente é influenciada por características funcionais de cada espécie de árvore (Hoffmann et al. 2012).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, de Moraes Gonçalves JL, Sparovek G (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22: 711–728.
- Archibald S, Roy DP, van Wilgen BW, Scholes RJ (2009) What limits fire? An examination of drivers of burnt area in Southern Africa. *Global Change Biology*, 15: 613–630.
- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67: 1–48.
- Bond W (2008) What limits trees in C₄ grasslands and savannas? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39: 641–659.

- Bond WJ, Woodward FI, Midgley GF (2005) The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phytologist*, 165: 525–538.
- Botha M, Archibald S, Greve M (2020) What drives grassland-forest boundaries? Assessing fire and frost effects on tree seedling survival and architecture. *Ecology and Evolution* 10(19): 10719–10734.
- Charles-Dominique T, Beckett H, Midgley GF, Bond WJ (2015) Bud protection: a key trait for species sorting in a forest–savanna mosaic. *New Phytologist*, 207(04): 1052–1060.
- Clemente AS, Rego FC, Correia OA (2005) Growth, water relations and photosynthesis of seedlings and resprouts after fire. *Acta Oecologica*, 27: 233–243.
- Chiminazzo MA, Bombo AB, Charles-Dominique T, Fidelis A (2023) Bark production of generalist and specialist species across savannas and forests in the Cerrado. *Annals of Botany*, 131: 613–621.
- Durigan G, Bacic MC, Franco GADC, Siqueira MF (1999) Inven-
tário florístico do Cerrado na Estação Ecológica de Assis, SP. *Hoehnea*, 26: 149–172.
- Durigan G, Munhoz CB, Zakia MJB, Oliveira RS, Pilon NAL, Valle RST, Walter BMT, Honda EA, Pott A (2022) Cerrado wetlands: Multiple ecosystems deserving legal protection as a unique and irreplaceable treasure. *Perspective in Ecology and Conservation*, 20: 185–196.
- Fleck I, Hogan KP, Llorens L, Abadía A, Aranda X (1998) Photosynthesis and photoprotection in *Quercus ilex* resprouts after fire. *Tree Physiology*, 18:607–614.
- Gignoux J, Lahoreau G, Julliard R, Barot S (2009). Establishment and early persistence of tree seedlings in an annually burned savanna. *Journal of Ecology*, 97:484–495.
- Graves S, Piepho H-P, Selzer L, Dorai-Raj S (2019) Visualizations of paired comparisons: Package ‘multcompView’. Disponível em: <https://cran.r-project.org/web/packages/multcompView/index.html>

- Higgins SI, Bond WJ, Trollope WSW (2000) Fire, resprouting and variability: A recipe for grass-tree coexistence in savanna. *Journal of Ecology*, 88: 213–229
- Hirota M, Holmgren M, Van New EH, Scheffer M (2011) Global resilience of tropical forest and savanna to critical transitions. *Science*, 334: 232–235.
- Hoffmann WA (2000). Post-establishment seedling success in the Brazilian Cerrado: a comparison of savanna and forest species. *Biotropica*, 32: 62–69.
- Hoffmann WA, Adasme R, Haridasan M, Carvalho MT, Geiger EL, Pereira MAB, Gotsch SG, Franco AC (2009) Tree topkill, not mortality, governs the dynamics of alternate stable states at savanna–forest boundaries under frequent fire in central Brazil. *Ecology*, 90: 1326–1337.
- Hoffmann WA, Geiger EL, Gotsch SG, Rossatto DR, Silva LCR, Lau OL, Haridasan M, Franco AC (2012a) Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecology Letters*, 15: 759–768.
- Hoffmann WA, Jaconis SY, Mckinley KL, Geiger EL, Gotsch SG, Franco AC (2012b) Fuels or microclimate? Understanding the drivers of fire feedbacks at savanna–forest boundaries. *Austral Ecology*, 37: 634–643.
- Hoffmann WA, Orthen B. Franco AC (2004) Constraints to seedling success of savanna and forest trees across the savanna-forest boundary. *Oecologia*, 140: 252–260.
- Kotze D (2013) The effects of fire on wetland structure and functioning. *African Journal of Aquatic Science*, 38: 237–247.
- Lehmann CER, Anderson TM, Sankaran M, Higgins SI, Archibald S, Hoffmann WA, Hanan NP, Williams RJ, Fensham RJ, Felfili J, Hutley LB, Ratnam J, San Jose J, Montes R, Franklin D, Russell-Smith J, Ryan CM, Durigan G, Hiernaux P, Haidar R, Bowman

- DMJS, Bond WJ (2014) Savanna vegetation-fire-climate relationships differ among continents. *Science*, 343: 548–552.
- Lehmann CER, Archibald SA, Hoffmann WA, Bond WJ (2011) Deciphering the distribution of the savanna biome. *New Phytologist*, 191: 197–209.
- Leite MB, Xavier RO, Oliveira PTS, Silva FKG, Matos DMS (2018) Groundwater depth as a constraint on the woody cover in a Neo- tropical Savanna. *Plant Soil*, 426: 1–15.
- Lenth R (2025) `_emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means_`. R package version 1.11. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>.
- Mattos CRC, Hirota M, Oliveira RS, Fan Y (2023) Double stress of waterlogging and drought drives forest–savanna coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 120, e2301255120.
- Oliveira-Filho AT, Ratter JA (2002) Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado biome. In ‘The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna’. (Eds PS Oliveira, RJ Marquis) pp. 91–120. (Columbia University Press: New York, NY, USA).
- Parra A, Moreno JM (2017) Post-fire environments are favourable for plant functioning of seeder and resprouter Mediterranean shrubs, even under drought. *New Phytologist*, 214: 118–1131.
- Quinn GP, Keough MJ (2002) Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press, Cambridge.
- R Core Team (2018) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing.

- Ribeiro JWF, Pilon NAL, Rossatto DR, Durigan G, Kolb RM (2021a) The distinct roles of water table depth and soil properties in controlling alternative woodland–grassland states in the Cerrado. *Oecologia*, 195, 641–653.
- Ribeiro JWF, Gonalo RR, Kolb RM (2021b) Waterlogging as an environmental filter to tree recruitment in tropical wet grasslands. *Australian Journal of Botany*, 69: 543–553.
- Rossatto DR, Hoffmann WA, Silva, LCR, Haridasan M, Sternberg LSL, Franco AC (2013) Seasonal variation in leaf traits between congeneric savanna and forest trees in Central Brazil: implications for forest expansion into savanna. *Trees*, 27:1139–1150.
- Rossatto DR, Hoffmann WA, Franco AC (2009) Differences in growth patterns between co-occurring forest and savanna trees affect the forest–savanna boundary. *Functional Ecology*, 23:689–698.
- Russell L (2019) Emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least- Squares Means. R package version 1.4.1. Dispon vel em: <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>
- Sankaran M, Hanan NP, Scholes RJ, Ratnam J, Augustine DJ, Cade BS, Gignoux J, Higgins S, Roux X, Ludwig F, Ardo J, Banyikwa F, Bronn A, Bucini G, Caylor KK, Coughenour MB, Diouf A, Ekaya W, Feral CJ, February EC, Frost PG, Hiernaux P, Hrabar H, Metzger KL, Prins HHT, Ringrose S, Sea W, Tews J, Worden J, Zambatis N (2005) Determinants of woody cover in African savannas. *Nature*, 438: 846–849.
- Scalon MC, Rossatto DR, Oliveras I, Miatto RC, Gray EF, Domingos FMCB, Brum FT, Carlucci MB, Hoffmann WA, Marimon-J nior, BH, Marimon BS, Franco AC (2021) Fire and drought: Shifts in bark investment across a broad geographical scale for Neotropical savanna trees. *Basic Applied Ecology*, 56:110–121.
- Schmidt IB, Fidelis A, Miranda HS, Ticktin T (2017) How do the wets burn? Fire behavior and intensity in wet grasslands in the Brazilian savanna. *Brazilian Journal of Botany*, 40: 167–175.

Secretaria do Meio Ambiente (2010) 'Plano de manejo da estação ecológica de Assis'.

Secretaria do Meio Ambiente: São Paulo, Brazil.

Staver AC, Bond WJ, Stock WD, Van Rensburg SJ, Waldram MS (2009) Browsing and fire interact to suppress tree density in an African savanna. *Ecological Applications*, 19:1909–1919.

Veldman JW, Buisson E, Durigan G, Fernandes GW, Le Stradic S, Mahy G, Negreiros D, Overbeck GE, Veldman RG, Zaloumis NP, Putz FE, Bond WJ (2015) Toward an old-growth concept for grasslands, savannas, and woodlands. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 13: 154–162.

Xavier RO, Leite MB, Dexter K, Matos DMS (2019) Differential effects of soil waterlogging on herbaceous and woody plant communities in a Neotropical savanna. *Oecologia*, 190: 471–483.