

RESSALVA

Atendendo solicitação do autor, o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 03/12/2027.



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
Instituto de Biociências – Câmpus de Botucatu/Rio Claro
Seção Técnica de Pós-Graduação



PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL (INTERUNIDADES)

O FOGO PODE MODULAR PARÂMETROS MORFOFISIOLÓGICOS DA ONTOGÊNESE DO SISTEMA SUBTERRÂNEO EM LEGUMINOSAS? ESTUDO INTEGRATIVO EM UMA ESPÉCIE TÍPICA DE SAVANAS TROPICAIS

BRUNO BONADIO COZIN

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências, Câmpus de Rio Claro, UNESP, para obtenção do título de Mestre no Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Interunidades entre o Instituto de Biociências do câmpus de Botucatu e Instituto de Biociências do câmpus de Rio Claro.

RIO CLARO - SP
2025



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
Instituto de Biociências – Câmpus de Botucatu/Rio Claro
Seção Técnica de Pós-Graduação



PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL (INTERUNIDADES)

O FOGO PODE MODULAR PARÂMETROS MORFOFISIOLÓGICOS DA ONTOGÊNESE DO SISTEMA SUBTERRÂNEO EM LEGUMINOSAS? ESTUDO INTEGRATIVO EM UMA ESPÉCIE TÍPICA DE SAVANAS TROPICAIS

BRUNO BONADIO COZIN

ORIENTADORA: Prof.^a Dr.^a ALINE REDONDO MARTINS

COORIENTADORA: Prof.^a Dr.^a LILIANE SANTOS DE CAMARGOS

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências, Câmpus de Rio Claro, UNESP, para obtenção do título de Mestre no Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Interunidades entre o Instituto de Biociências do câmpus de Botucatu e Instituto de Biociências do câmpus de Rio Claro.

**RIO CLARO – SP
2025**

C882f

Cozin, Bruno Bonadio

O fogo pode modular parâmetros morfofisiológicos da ontogênese do sistema subterrâneo em leguminosas? Estudo integrativo em uma espécie típica de savanas tropicais / Bruno Bonadio Cozin. -- Rio Claro, 2025

68 p. : il., tabs., fotos

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Rio Claro

Orientadora: Aline Redondo Martins

Coorientadora: Liliane Santos de Camargos

1. Anatomia vegetal. 2. Plantas Ontogenia. 3. Fogo e ecologia. 4. Fisiologia vegetal. 5. Leguminosa. I. Título.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: O fogo pode modular parâmetros morfofisiológicos da ontogênese do sistema subterrâneo em leguminosas? Estudo integrativo em uma espécie típica de savanas tropicais

AUTOR: BRUNO BONADIO COZIN

ORIENTADORA: ALINE REDONDO MARTINS

COORDINADORA: LILIANE SANTOS DE CAMARGOS

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Mestre em Biologia Vegetal, pela Comissão Examinadora:

Documento assinado digitalmente
 **ALINE REDONDO MARTINS**
Data: 03/12/2025 13:41:48-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof.^a Dr.^a ALINE REDONDO MARTINS (Participação Virtual)
Departamento de Biologia e Zootecnia / UNESP / Câmpus de Ilha Solteira - FEIS

Documento assinado digitalmente
 **MAKELI GARIBOTTI LUSA**
Data: 03/12/2025 15:07:16-0300
CPF: ***.118.929-**
Verifique as assinaturas em <https://v.ufsc.br>

Prof.^a Dr.^a MAKELI GARIBOTTI LUSA (Participação Virtual)
Departamento de Botânica / Universidade Federal de Santa Catarina

Luis Vitor Silva do Sacramento
65697960620
Assinado digitalmente por Luis Vitor Silva do Sacramento 65697960620
DN: CN=Luis Vitor Silva do Sacramento,
65697960620, OU=UNESP - Universidade Estadual
Paulista Julio de Mesquita Filho, O=ICP Edu, C=BR
Razão: Eu concordo com os termos definidos por
minha assinatura neste documento
Localização: sua localização de assinatura aqui
Data: 2025.12.04 10:41:55-0300
Foxit PDF Reader Versão: 11.2.2

Prof. Dr. LUIS VITOR SILVA DO SACRAMENTO (Participação Virtual)
Departamento de Princípios Ativos Naturais e Toxicologia / UNESP / Câmpus de Araraquara - FCF

Rio Claro, 03 de dezembro de 2025.

DEDICO

Aos meus pais, Christiani Bonadio Cozin e Emerson Luis Cozin, e irmã, Isabela Bonadio Cozin, que estiveram, estão e estarão comigo durante toda minha trajetória, não importa o quão tortuosa seja.

AGRADECIMENTOS

O presente trabalho foi realizado com apoio da **Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), Brasil. Processo nº 24/09189-3**. 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. O presente trabalho foi realizado com apoio da **Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001**. Ao Departamento de Biologia e Zootecnia (UNESP/FEIS), aos Institutos de Biociências de Rio Claro e Botucatu, ao programa de pós-graduação em Biologia Vegetal e todo o corpo técnico e docente, agradeço.

Agradeço a Deus, força maior que guia. À minha orientadora, Prof.^a Dr.^a Aline Martins, que esteve comigo desde meu primeiro ano de graduação, me ensinando tudo que sei sobre anatomia, pesquisa, ciência e tantas coisas mais que moldaram meu ser. É um privilégio ser seu aluno. À minha coorientadora, Prof.^a Dr.^a Liliane Santos de Camargos, por me auxiliar com as análises fisiológicas.

Aos meus pais, irmã e toda minha família, por todo o suporte, carinho e amor. Sem vocês, eu não chegaria onde cheguei. Serei eternamente grato por tudo que fizeram por mim e saibam que me orgulho muito de ser filho/irmão/neto e sobrinho de vocês. Ao meu namorado, Gabriel, por ser meu companheiro em todos os momentos, pelo amor e reciprocidade dada sem esforço. Pelas conversas abertas e desejo de seguirmos juntos. Por me levantar quando pensei que fosse cair.

A todos os meus amigos, que tornam meus dias mais agradáveis de serem experienciados. Em especial, gostaria de agradecer à Valentina e ao Miguel, por me auxiliarem em praticamente todos os estágios da minha pesquisa. À equipe do LEMAV e LFMV (que além de colegas de trabalho, são também meus amigos), que dedicaram tempo e esforço para me ajudar, principalmente durante a etapa de realização do experimento com fogo controlado. Agradeço imensamente a todos vocês.

À dona Nena do Parque Nacional das Emas pela coleta das sementes, ao Dr. L. Felipe Daibes pelo apoio com a estatística e ao Prof.^o Dr.^o Leonardo Borges (UFSCAR) pela identificação das espécies. À banca examinadora, pelo aceite do convite. Por fim, a todos que contribuíram para meu desenvolvimento profissional e pessoal. Deixo aqui meu carinho a cada um de vocês.

“O que faz quando o tempo fecha? Eu me planto. Existem temporais que me fazem flor. E os que não fazem? Então eu sigo. Fazendo o que posso.”

Revoltirinhas

RESUMO

O Cerrado consiste de um mosaico vegetacional composto por diferentes fitofisionomias, sendo o fogo um distúrbio essencial para a dinâmica das comunidades vegetais, bem como para a seleção de estratégias de persistência, como alocação de reservas em órgãos subterrâneos especializados. Devido a grande diversidade de sistemas subterrâneos, que muitas vezes são semelhantes morfologicamente, estudos de ontogenia são essenciais para classificá-los corretamente e entender seu papel ecológico. Estudos que integram anatomia e fisiologia na ontogenia de sistemas subterrâneos, bem como os efeitos do fogo na ontogênese destes órgãos, são escassos e podem fornecer perspectivas acerca do desenvolvimento de plantas frente a distúrbios. Leguminosas são um excelente modelo para tais estudos, dada sua alta riqueza de espécies e adaptações no sistema subterrâneo. O objetivo deste trabalho foi avaliar de forma integrativa como o fogo afeta aspectos morfofisiológicos na formação dos órgãos subterrâneos de *Macropsychanthus bicolor* (Benth.) L.P. Queiroz & Snak. Sementes e indivíduos adultos foram coletados no Parque Nacional das Emas – Chapadão do Céu/GO. As sementes foram germinadas e cultivadas até os sete meses de idade, onde posteriormente indivíduos foram submetidos a experimento com fogo controlado e acompanhados por mais cinco meses em casa de vegetação, onde também estavam indivíduos controle. Ao longo de idades bem delimitadas, foram realizadas análises morfométricas, avaliação de trocas gasosas e quantificação de pigmentos, bem como análises anatômicas do sistema subterrâneo e quantificação de reservas. Indivíduos adultos também foram submetidos a análises anatômicas e quantificação de reservas. Todos os indivíduos rebrotaram, a maioria por meio de gemas cotiledonares e aéreas. O fogo reduziu a altura da parte aérea, comprimento do sistema subterrâneo, diâmetro do caule e número de folhas. A fotossíntese líquida e condutância estomática foi constante entre tratamentos e maioria das idades, e houve aumento inicial nas clorofilas totais. O sistema subterrâneo da espécie consiste de um xilopódio, que se desenvolve pelo intumescimento do hipocótilo e raiz primária, associado a uma raiz tuberosa. Não houve diferenças morfológicas entre o xilopódio de plantas controle e queimadas, mas houve diferenças anatômicas. Em relação às reservas, o efeito do fogo variou conforme o órgão (folhas e sistema subterrâneo) e composto. Os resultados indicam relações “trade-offs” entre dados morfoanatômicos e fisiológicos no que tange ao desenvolvimento do sistema subterrâneo em resposta ao fogo.

Palavras-chave: distúrbios, morfofisiologia, ontogenia, raiz tuberosa, xilopódio

ABSTRACT

The Cerrado consists of a vegetation mosaic composed of different phytophysionomies, with fire being an essential disturbance for the dynamics of plant communities, as well as for the selection of persistence strategies, such as the allocation of reserves in specialized belowground organs. Due to the great diversity of belowground systems, which are often morphologically similar, ontogeny studies are essential to correctly classify them and understand their ecological role. Studies that integrate anatomy and physiology in the ontogeny of belowground systems, as well as the effects of fire on the ontogeny of these organs, are scarce and can provide perspectives on plant development in the face of disturbances. Legumes are an excellent model for such studies, given their high species richness and adaptations in the belowground system. The objective of this work was to evaluate in an integrative way how fire affects morphophysiological aspects in the formation of belowground organs of *Macropsychanthus bicolor* (Benth.) L.P. Queiroz & Snak. Seeds and adult individuals were collected in the Emas National Park – Chapadão do Céu/GO. The seeds were germinated and cultivated until seven months of age, after which individuals were subjected to a controlled fire experiment and monitored for another five months in a greenhouse, where control individuals were also kept. Throughout well-defined age ranges, morphometric analyses, gas exchange assessments, and pigment quantification were performed, as well as anatomical analyses of the belowground system and quantification of reserves. Adult individuals were also subjected to anatomical analyses and reserve quantification. All individuals sprouted again, mostly through cotyledonary and aerial buds. Fire reduced shoot height, belowground system length, stem diameter, and number of leaves. Net photosynthesis and stomatal conductance were constant across treatments and most ages, and there was an initial increase in total chlorophylls. The belowground system of the species consists of a xylopodium, which develops through the swelling of the hypocotyl and primary root, associated with a tuberous root. There were no morphological differences between the xylopodium of control and burned plants, but there were anatomical differences. Regarding reserves, the effect of fire varied according to the organ (leaves and belowground system) and compound. The results indicate trade-offs between morpho-anatomical and physiological data concerning the development of the bud-bearing belowground systems in response to fire.

Keywords: disturbances, morphophysiology, ontogeny, tuberous root, xylopodia

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL	10
2. OBJETIVO GERAL	12
3. REFERÊNCIAS	13

CAPÍTULO I: How does fire affect gas exchange parameters and morphometry of *Macropsychanthus bicolor* (Benth.) L.P. Queiroz & Snak (Fabaceae)?

Abstract	19
1. Introduction	21
2. Material and methods	22
3. Results	26
4. Discussion	33
5. Acknowledgements	35
6. References	35

CAPÍTULO II: Effects of fire on the ontogeny of the belowground system and allocation of reserves in *Macropsychanthus bicolor* (Benth.) L.P. Queiroz & Snak (Fabaceae)

Abstract	41
1. Introduction	43
2. Material and methods	44
3. Results	50
4. Discussion	59
5. Acknowledgements	62
6. References	63

CONSIDERAÇÕES FINAIS	67
----------------------------	----

1. INTRODUÇÃO GERAL

As savanas são definidas pela presença de um estrato arbóreo relativamente esparsos e um estrato herbáceo-arbustivo contínuo, diretamente regulada por períodos de seca sazonal, baixa disponibilidade de nutrientes e regimes de distúrbio (fogo e herbivoria) (Bond, 2019; Sankaran et al., 2005; Scholes and Archer, 1997). Sua origem data de 8 milhões de anos, coincidindo com a expansão de gramíneas C4 em uma atmosfera com alta disponibilidade de CO₂, que contribuíram para a alta inflamabilidade destes ambientes (Beerling and Osborne, 2006). As savanas ocupam aproximadamente um quinto da superfície terrestre (Scholes and Archer, 1997), sendo altamente representativas em continentes do hemisfério sul, como as savanas africanas, australianas e sul-americanas; dentre estas últimas, destaca-se o Cerrado (Huntley and Walker, 1982).

O Cerrado, popularmente conhecido como savana brasileira, ocupa cerca de 23% de todo o território do país, sendo definido como um mosaico vegetacional formado por fitofisionomias campestres, savânicas e florestais (Coutinho, 1978; Ribeiro and Walter, 2008). Possui clima do tipo tropical estacional, com verões chuvosos e invernos secos, solos predominantemente do tipo Latossolo distrófico e altamente biodiverso (Sano et al., 2008; Silva et al., 2008). Trata-se da segunda maior formação do País em área, sendo superado apenas pela Floresta Amazônica, ocupando os estados de Goiás, Tocantins, Distrito Federal, parte dos estados da Bahia, Ceará, Maranhão, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Piauí, Rondônia e São Paulo, além de áreas disjuntas do Amapá, Amazonas, Pará e Roraima, e em pequenas “ilhas” no Paraná (Sano et al., 2008). A distribuição de sua flora é modulada por efeitos indiretos do clima, características do solo, disponibilidade hídrica e nutrientes, topografia e geomorfologia, e diretamente pela latitude, profundidade do lençol freático e distúrbios, especialmente o fogo (Coutinho, 1982; Sano et al., 2008).

O fogo é um distúrbio natural presente em ecossistemas savânicos, como o Cerrado, frequente durante os períodos de seca quando há acúmulo de material vegetal morto e inflamável no solo (Coutinho, 1982; Fidelis, 2020; Pausas and Keeley, 2009), presente há cerca de 4 a 8 milhões de anos (Beerling and Osborne, 2006). A frequência e severidade das queimadas regulam a dinâmica e estrutura dos estados vegetais e a ciclagem dos nutrientes, além de selecionar as estratégias de persistência e resistência ao fogo das comunidades vegetais (Oliveras et al., 2013; Pivello et al., 2010; Rodrigues and Fidelis, 2022; Simon et al., 2009).

Existe uma vasta gama de estratégias que asseguram resiliência das comunidades

vegetais ao fogo, como casca espessa, recrutamento via sementes, alocação de reservas subterrâneas e sistemas subterrâneos especializados no rebrotamento (Appezato-da-Glória, 2015; Pausas et al., 2004). Estas últimas, em particular, se destacam pela sua recorrência no Cerrado, uma vez que plantas geófitas comumente apresentam sistemas subterrâneos espessos e lignificados, que armazenam reservas energéticas e gemas que possibilitam que estas plantas rebrotem no pós-fogo após a biomassa aérea ser carbonizada pela ação das chamas (Appezato-da-Glória, 2015; Pausas et al., 2018). Morfologicamente, há uma extensa variedade de sistemas subterrâneos especializados, como xilopódios, raízes tuberosas, raízes gemíferas, sóboles e outros, que apesar de apresentarem diferenças estruturais e ecológicas (Pausas et al., 2018), são muito semelhantes morfologicamente, o que pode levar a classificações errôneas e uso de terminologias inadequadas, dificultando a compreensão acerca da relevância ecológica destas estruturas (Appezato-da-Glória, 2015; Garnier et al., 2017).

Estudos de ontogenia são fundamentais para a correta diferenciação de sistemas subterrâneos especializados (Appezato-da-Glória, 2015; Cozin et al., 2024b). Os primeiros estudos de sistemas subterrâneos no Brasil foram iniciados por Lindman (1900), que relatou a presença de diversas estruturas, com particular ênfase em uma estrutura rígida e gemífera que posteriormente foi denominada “xilopódio” (pé de madeira). Estudos posteriores notáveis de Ferri (1944), Rachid (1947), Rawitscher et al. (1943) e Rawitscher e Rachid (1946), caracterizaram morfologicamente os sistemas subterrâneos de plantas do Cerrado e a relação entre a profundidade destes sistemas para absorção de água e a transpiração pelas folhas. Não havia, portanto, enfoque em classificar tais estruturas com base na ontogenia. Tal preocupação surge com os trabalhos de Rizzini (1965, 1963) e Rizzini e Heringer (1966, 1962, 1961), onde os autores descrevem a formação e classificação do xilopódio com base no seu processo de formação a partir da germinação (ontogênese). O primeiro estudo essencialmente anatômico de sistemas subterrâneos brasileiros foi realizado por Menezes et al. (1969) com *Pfaffia jubata* Mart., e teve prosseguimento com estudos descritivos de outras espécies feitos por Figueiredo (1972), Paviani (1972, 1977, 1978, 1987), Paviani e Haridasan (1988), Appezato-da-Glória e Estelita (2000) e outros com enfoque nos caracteres anatômicos, desenvolvimento e aspectos que os diferenciam, especialmente com xilopódios, e posteriormente com outros tipos de sistemas subterrâneos (Appezato-da-Glória, 2015).

Além da presença de um sistema subterrâneo gemífero, é necessário que as plantas armazenem compostos bioquímicos energéticos que sustentem o rebrotamento, crescimento e metabolismo pós-fogo (Campos et al., 2021; de Moraes et al., 2016). As plantas investem na

síntese de compostos de reserva para a sobrevivência após o fogo como estratégia fisiológica (Hoffmann and Moreira, 2002), sendo principalmente aqueles derivados do metabolismo de carbono e nitrogênio (de Moraes et al., 2016). Compreender os padrões de alocação de recursos pode ser útil para investigar as estratégias ecofisiológicas das plantas frente a distúrbios (Cozin et al., 2024a), além de possibilitar um entendimento mais amplo acerca da relação entre alocação de reservas versus ontogenia de sistemas subterrâneos especializados.

Estudos que integram morfologia e fisiologia na ontogenia de sistemas subterrâneos são raros na literatura. A interação entre parâmetros de trocas gasosas, como fotossíntese líquida e concentração de pigmentos, com a alocação diferencial de reservas e a própria ontogenia do sistema subterrâneo, ainda é pouco compreendida. Sob a perspectiva da ecologia, alterações na frequência de queimadas podem afetar diretamente a diversidade de órgãos subterrâneos especializados e o tamanho do banco de gemas, influenciando na resiliência das comunidades vegetais ao fogo (Bombo et al., 2025, 2022; Fidelis et al., 2014). Fatores abióticos podem desencadear a formação de órgãos subterrâneos especializados em algumas espécies, como xilopódios (Rizzini and Heringer, 1961), contudo, isto não é totalmente claro e não se sabe se o fogo pode influenciar intrinsecamente na formação destes órgãos. Desta forma, leguminosas se constituem um excelente modelo para tais estudos integrativos, principalmente por ser a terceira maior família em riqueza de espécies (Azani et al., 2017), a segunda com maior diversidade no Parque Nacional das Emas (local de realização deste estudo) (Batalha and Martins, 2002), e pelo grande número de adaptações morfofisiológicas existentes em seus representantes, muitas no sistema subterrâneo (Appezzato-da-Glória, 2015; Bruneau et al., 2013; Pausas et al., 2018; Simon et al., 2009). *Macropsychanthus bicolor* (Benth.) L.P. Queiroz & Snak, é uma representante da subfamília Papilionoideae, muito abundante e dominante no Parque Nacional das Emas, que apresenta um órgão subterrâneo complexo desconhecido, fatores que justificam sua escolha para o presente estudo.

3. REFERÊNCIAS

- Appezzato-da-Glória, B., 2015. Morphology of plant underground systems. 3. ed, Belo Horizonte.
- Appezzato-da-Glória, B., Estelita, M.E.M., 2000. The developmental anatomy of the subterranean system in *Mandevilla illustris* (Vell.) Woodson and *M. velutina* (Mart. ex Stedelm.) Woodson (Apocynaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 23. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042000000100003>
- Azani, N., Babineau, M., Bailey, C.D., Banks, H., Barbosa, A.R., Pinto, R.B., Boatwright, J.S., Borges, L.M., Brown, G.K., Bruneau, A., Candido, E., Cardoso, D., Chung, K.-F., Clark, R.P., Conceição, A. de S., Crisp, M., Cubas, P., Delgado-Salinas, A., Dexter, K.G., Doyle, J.J., Duminil, J., Egan, A.N., de la Estrella, M., Falcão, M.J., Filatov, D.A., Fortuna-Perez, A.P., Fortunato, R.H., Gagnon, E., Gasson, P., Rando, J.G., de Azevedo Tozzi, A.M.G., Gunn, B., Harris, D., Haston, E., Hawkins, J.A., Herendeen, P.S., Hughes, C.E., Iganci, J.R.V., Javadi, F., Kanu, S.A., Kazempour-Osaloo, S., Kite, G.C., Klitgaard, B.B., Kochanovski, F.J., Koenen, E.J.M., Kovar, L., Lavin, M., le Roux, M., Lewis, G.P., de Lima, H.C., López-Roberts, M.C., Mackinder, B., Maia, V.H., Malécot, V., Mansano, V.F., Marazzi, B., Mattapha, S., Miller, J.T., Mitsuyuki, C., Moura, T., Murphy, D.J., Nageswara-Rao, M., Nevado, B., Neves, D., Ojeda, D.I., Pennington, R.T., Prado, D.E., Prenner, G., de Queiroz, L.P., Ramos, G., Filardi, F.L.R., Ribeiro, P.G., de Lourdes Rico-Arce, M., Sanderson, M.J., Santos-Silva, J., São-Mateus, W.M.B., Silva, M.J.S., Simon, M.F., Sinou, C., Snak, C., de Souza, É.R., Sprent, J., Steele, K.P., Steier, J.E., Steeves, R., Stirton, C.H., Tagane, S., Torke, B.M., Toyama, H., da Cruz, D.T., Vatanparast, M., Wieringa, J.J., Wink, M., Wojciechowski, M.F., Yahara, T., Yi, T., Zimmerman, E., 2017. A new subfamily classification of the Leguminosae based on a

- taxonomically comprehensive phylogeny: The Legume Phylogeny Working Group (LPWG). *Taxon* 66, 44–77. <https://doi.org/10.12705/661.3>
- Batalha, M.A., Martins, F.R., 2002. The vascular flora of the Cerrado in Emas National Park (Goiás, Central Brazil). *SIDA, Contributions to Botany* 20, 295–311.
- Beerling, D.J., Osborne, C.P., 2006. The origin of the savanna biome. *Glob Chang Biol* 12, 2023–2031. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01239.x>
- Bombo, A.B., Appezzato-da-Glória, B., Fidelis, A., 2022. Fire exclusion changes belowground bud bank and bud-bearing organ composition jeopardizing open savanna resilience. *Oecologia* 199, 153–164. <https://doi.org/10.1007/s00442-022-05172-1>
- Bombo, A.B., Fidelis, A., Le Stradic, S., 2025. Modifications in fire frequency impact belowground plant components in old-growth grasslands, posing risks to their resilience. *Am J Bot* 112. <https://doi.org/10.1002/ajb2.70108>
- Bond, W.J., 2019. *Open ecosystems: Ecology and Evolution Beyond The Forest Edge*. Oxford University Press, United Kingdom.
- Bruneau, A., Doyle, J.J., Herendeen, P., Hughes, C., Kenicer, G., Lewis, G., Mackinder, B., Pennington, R.T., Sanderson, M.J., Wojciechowski, M.F., Boatwright, S., Brown, G., Cardoso, D., Crisp, M., Egan, A., Fortunato, R.H., Hawkins, J., Kajita, T., Klitgaard, B., Koenen, E., Lavin, M., Luckow, M., Marazzi, B., McMahon, M.M., Miller, J.T., Murphy, D.J., Ohashi, H., de Queiroz, L.P., Rico, L., Särkinen, T., Schrire, B., Simon, M.F., Souza, E.R., Steele, K., Torke, B.M., Wieringa, J.J., van Wyk, B.-E., 2013. Legume phylogeny and classification in the 21st century: Progress, prospects and lessons for other species-rich clades. *Taxon* 62, 217–248. <https://doi.org/10.12705/622.8>
- Campos, G.R., Carneiro, R.G. da S., Ferreira, H.D., Bortolini, J.C., Moraes, M.G. de, 2021. Non-structural carbohydrates stored in belowground organs point to the diversity in *Amaranthaceae*. *Flora* 276–277, 151774. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151774>
- Coutinho, L.M., 1982. Ecological Effect of Fire in Brazilian Cerrado, in: Huntley, B.J., Walker, B.H. (Eds.), *Ecology of Tropical Savannas*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, New York, pp. 273–291.
- Coutinho, L.M., 1978. O conceito de cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* 1, 17–23.
- Cozin, B. B., Ferreira, T.C., Daibes, L.F., de Carvalho, I.F., dos Santos, B.S., de Souza, R.P., de Camargos, L.S., Martins, A.R., 2024a. Unveiling the hidden reserves: allocation strategies associated with underground organs of Cerrado legumes in fire-prone savannas. *Functional Plant Biology* 51. <https://doi.org/10.1071/FP24104>
- Cozin, B. B., Leal, A.S., Daibes, L.F., Fidelis, A., Martins, A.R., 2024b. Origin and ontogeny of the xylopodium in Cerrado legumes: Role of the hypocotyl and ecological significance. *Flora* 321, 152630. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2024.152630>
- de Moraes, M.G., de Carvalho, M.A.M., Franco, A.C., Pollock, C.J., Figueiredo-Ribeiro, R. de C.L., 2016. Fire and Drought: Soluble Carbohydrate Storage and Survival Mechanisms in Herbaceous Plants from the Cerrado. *Bioscience* 66, 107–117. <https://doi.org/10.1093/biosci/biv178>
- Ferri, M.G., 1944. Transpiração de plantas permanentes dos Cerrados. *Boletim da Faculdade*

- de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo XLI, Botânica 4, 155–224.
- Fidelis, A., 2020. Is fire always the “bad guy”? *Flora* 268, 151611.
<https://doi.org/10.1016/j.flora.2020.151611>
- Fidelis, A., Appezzato-da-Glória, B., Pillar, V.D., Pfadenhauer, J., 2014. Does disturbance affect bud bank size and belowground structures diversity in Brazilian subtropical grasslands? *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 209, 110–116. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2013.12.003>
- Figueiredo, R.C.L., 1972. Sobre a anatomia dos órgãos vegetativos de *Ocimum nudicaule* Benth. (Labiatae). *An Acad Bras Cienc* 44, 549–570.
- Garnier, E., Stahl, U., Laporte, M., Kattge, J., Mougenot, I., Kühn, I., Laporte, B., Amiaud, B., Ahrestani, F.S., Bönisch, G., Bunker, D.E., Cornelissen, J.H.C., Díaz, S., Enquist, B.J., Gachet, S., Jaureguiberry, P., Kleyer, M., Lavorel, S., Maicher, L., Pérez-Harguindeguy, N., Poorter, H., Schildhauer, M., Shipley, B., Violle, C., Weiher, E., Wirth, C., Wright, I.J., Klotz, S., 2017. Towards a thesaurus of plant characteristics: an ecological contribution. *Journal of Ecology* 105, 298–309.
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12698>
- Hoffmann, W.A., Moreira, A.G., 2002. The role of fire in population dynamics of woody plants, in: *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. Columbia University Press, pp. 159–177. <https://doi.org/10.7312/oliv12042-008>
- Huntley, B.J., Walker, B.H., 1982. *Ecology of Tropical Savannas*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-68786-0>
- Lindman, C.A.M., 1900. *Vegetationen i Rio Grande do Sul (Sydbrasilien)*. Sweden: Nordin & Josephson, Stockholm.
- Menezes, N.L. de, Handro, W., Campos, J.F.B. de M., 1969. Estudos anatômicos em *Pfaffia jubata* Mart. *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo* 331, Botânica 24, 197–237.
- Oliveras, I., Meirelles, S.T., Hirakuri, V.L., Freitas, C.R., Miranda, H.S., Pivello, V.R., 2013. Effects of fire regimes on herbaceous biomass and nutrient dynamics in the Brazilian savanna. *Int J Wildland Fire* 22, 368. <https://doi.org/10.1071/WF10136>
- Pausas, J.G., Bradstock, R.A., Keith, D.A., Keeley, J.E., 2004. Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. *Ecology* 85, 1085–1100.
<https://doi.org/10.1890/02-4094>
- Pausas, J.G., Keeley, J.E., 2009. A Burning Story: The Role of Fire in the History of Life. *Bioscience* 59, 593–601. <https://doi.org/10.1525/bio.2009.59.7.10>
- Pausas, J.G., Lamont, B.B., Paula, S., Appezzato-da-Glória, B., Fidelis, A., 2018. Unearthing belowground bud banks in fire-prone ecosystems. *New Phytologist* 217, 1435–1448.
<https://doi.org/10.1111/nph.14982>
- Paviani, T.I., 1987. Anatomia do desenvolvimento do xilopódio de *Brasilia sickii* G. M. Barroso. *Estágio inicial. Cienc Cult* 39, 399–405.

- Paviani, T.I., 1978. Anatomia vegetal e Cerrado. *Cienc Cult* 30, 1076–1086.
- Paviani, T.I., 1977. Estudo morfológico e anatômico de *Brasilia sickii* G. M. Barroso: II: Anatomia da raiz, do xilopódio e do caule. *Rev Bras Biol* 37, 307–324.
- Paviani, T.I., 1972. Estudo morfológico e anatômico de *Brasilia sickii* G. M. Barroso: I. *Rev Bras Biol* 32, 451–472.
- Paviani, T.I., Haridasan, M., 1988. Tuberosidade em *Vochysia thyrsoidea* Pohl (Vochysiaceae). *Cienc Cult* 40, 998–1003.
- Pivello, V.R., Oliveras, I., Miranda, H.S., Haridasan, M., Sato, M.N., Meirelles, S.T., 2010. Effect of fires on soil nutrient availability in an open savanna in Central Brazil. *Plant Soil* 337, 111–123. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0508-x>
- Rachid, M., 1947. Transpiração e sistemas subterrâneos da vegetação de verão dos campos cerrados de Emas. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo LXXX*, Botânica 5, 5–140.
- Rawitscher, F., Ferri, M.G., Rachid, M., 1943. Profundidade dos solos e vegetação em campos cerrados do Brasil Meridional. *An Acad Bras Cienc* 15, 267–294.
- Rawitscher, F., Rachid, M., 1946. Troncos subterrâneos de plantas brasileiras. *An Acad Bras Cienc* 18, 261–280.
- Ribeiro, J.F., Walter, B.M.T., 2008. As Principais Fitofisionomias do Bioma Cerrado, in: Sano, S.M., Almeida, S.P. de, Ribeiro, J.F. (Eds.), *Cerrado: Ecologia e Flora*. EMBRAPA-CERRADOS, Brasília, pp. 151–199.
- Rizzini, C.T., 1965. Estudos experimentais sobre o xilopódio e outros órgãos tuberosos de plantas do Cerrado. *An Acad Bras Cienc* 37, 87–113.
- Rizzini, C.T., 1963. O fator edáfico na formação do xilopódio de *Mimosa multiplinna* Benth. *An Acad Bras Cienc* 35, 75–77.
- Rizzini, C.T., Heringer, E.P., 1966. Estudo sobre os sistemas subterrâneos difusos de plantas campestres. *An Acad Bras Cienc* 38, 85–112.
- Rizzini, C.T., Heringer, E.P., 1962. Studies on the underground organs of trees and shrubs from some southern Brazilian savannas. *An Acad Bras Cienc* 34, 235–247.
- Rizzini, C.T., Heringer, E.P., 1961. Underground organs of plants from some southern brazilian savannas, with special reference to the xylopodium. *Phyton (B Aires)* 17, 105–124.
- Rodrigues, C.A., Fidelis, A., 2022. Should we burn the Cerrado? Effects of fire frequency on open savanna plant communities. *Journal of Vegetation Science* 33. <https://doi.org/10.1111/jvs.13159>
- Sankaran, M., Hanan, N.P., Scholes, R.J., Ratnam, J., Augustine, D.J., Cade, B.S., Gignoux, J., Higgins, S.I., Le Roux, X., Ludwig, F., Ardo, J., Banyikwa, F., Bronn, A., Bucini, G., Caylor, K.K., Coughenour, M.B., Diouf, A., Ekaya, W., Feral, C.J., February, E.C., Frost, P.G.H., Hiernaux, P., Hrabar, H., Metzger, K.L., Prins, H.H.T., Ringrose, S., Sea, W., Tews, J., Worden, J., Zambatis, N., 2005. Determinants of woody cover in African

- savannas. *Nature* 438, 846–849. <https://doi.org/10.1038/nature04070>
- Sano, S.M., de Almeida, S.P., Ribeiro, J.F., 2008. Cerrado: Ecologia e Flora. EMBRAPA-CERRADOS, Brasília.
- Scholes, R.J., Archer, S.R., 1997. Tree-Grass Interactions in Savannas. *Annu Rev Ecol Syst* 28, 517–544. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.517>
- Silva, F.A.M. da, Assad, E.D., Evangelista, B.A., 2008. Caracterização climática do bioma Cerrado, in: Sano, S.M., Almeida, S.P. de, Ribeiro, J.F. (Eds.), Cerrado: Ecologia e Flora. Embrapa, Brasília, DF, pp. 69–88.
- Simon, M.F., Grether, R., de Queiroz, L.P., Skema, C., Pennington, R.T., Hughes, C.E., 2009. 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* 106, 20359–20364. <https://doi.org/10.1073/pnas.0903410106>

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os dados obtidos para *M. bicolor* permitem estabelecer considerações interessantes. Em relação à hipótese 1 dos objetivos gerais, apesar de o fogo não ocasionar aumento imediato das trocas gasosas, notamos que a fotossíntese líquida e condutância estomática se manteve estável entre tratamentos e a maioria das idades, acompanhado por um incremento inicial de clorofilas totais dois meses após a queima. Houve redução geral dos parâmetros morfométricos, porém a biomassa subterrânea foi constante. Tais observações evidenciam relações “trade-offs” associadas a manutenção da fotossíntese líquida, reestruturação do sistema aéreo e priorização do desenvolvimento do sistema subterrâneo especializado, assegurando sua funcionalidade e complexidade morfológica. Em relação à hipótese 2, a espécie apresenta xilopódio associado a uma raiz tuberosa, conforme o esperado, porém o fogo não desencadeou a formação destes órgãos, visto que tanto as plantas do controle quanto queimadas possuem xilopódio. Todavia, diferenças anatômicas foram observadas, provavelmente associadas com o balanço de carbono entre rebrotamento e crescimento. Por fim, para a hipótese 3, o fogo afetou a alocação de reservas de forma distinta conforme o órgão e o tipo de composto. Houve redução na concentração de proteínas, compostos fenólicos e açúcares solúveis nas folhas, e aumento de aminoácidos; enquanto para o sistema subterrâneo, houve apenas redução nas proteínas. Para indivíduos adultos, apenas aminoácidos e compostos fenólicos variaram entre órgãos, com menor concentração do primeiro nas raízes tuberosas, e maior do segundo nas folhas. Tais variações nas reservas se relacionam com as dinâmicas de rebrotamento e desenvolvimento do sistema subterrâneo gemífero da espécie.

Os resultados indicam que o fogo modula determinados parâmetros morfofisiológicos da ontogenia do sistema subterrâneo de *M. bicolor*, ainda que não induza diretamente a sua formação. Estudos futuros podem investigar o efeito de diferentes frequências e severidades de fogo a longo prazo, com um grupo maior de espécies, de forma a avaliar efeitos a nível de comunidade no aparato intrínseco de formação de tais estruturas. A integração entre anatomia e fisiologia pode ser uma combinação valiosa na compreensão dos mecanismos envolvidos na ontogenia de sistemas subterrâneos evidenciando as relações entre parâmetros fisiológicos e morfoanatomia com ontogênese de órgãos gemíferos em resposta ao fogo.