



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)

RESPOSTAS MORFOFUNCIONAIS DE *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand (Burseraceae) AO FOGO COM ÊNFASE NO SISTEMA SECRETOR

THALISSA CAGNIN PEREIRA

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências, câmpus de Botucatu, 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.

**BOTUCATU – SP
2024**

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL
(INTERUNIDADES)**

**RESPOSTAS MORFOFUNCIONAIS DE *Protium heptaphyllum* (Aubl.)
Marchand (Burseraceae) AO FOGO COM ÊNFASE NO SISTEMA
SECRETOR**

THALISSA CAGNIN PEREIRA

Orientadora: Profa. Dra. TATIANE MARIA RODRIGUES

Coorientadora: Profa. Dra. ALINE REDONDO MARTINS

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências, câmpus de Botucatu, 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.

**BOTUCATU – SP
2024**

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP

BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: MARIA CAROLINA A. CRUZ E SANTOS-CRB 8/10188

Pereira, Thalissa Cagnin.

Respostas morfofuncionais de *Protium heptaphyllum* (Aubl.)
Marchand (*Burseraceae*) ao fogo com ênfase no sistema secretor
/ Thalissa Cagnin Pereira. - Botucatu, 2024

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

Orientador: Tatiane Maria Rodrigues

Coorientador: Aline Redondo Martins

Capes: 20302037

1. Anatomia vegetal. 2. Plantas - Composição. 3. Fogo e
ecologia. 4. *Burseraceae*. 5. Brotos (Plantas).

Palavras-chave: Órgãos vegetativos; Canais secretores;
Composição química; Gemas; Rebrotamento.

Dedico essa dissertação à minha mãe,
Viviane Cagnin, que sempre esteve ao
meu lado, fazendo tudo por mim.

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, agradeço ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa de Mestrado (Processo nº 130698/2022-9) que possibilitou a realização desta pesquisa.

À Coordenação de Aperfeiçoamento Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo apoio financeiro (Código de Financiamento 001).

Agradeço imensamente à Prof.^a Dra. Tatiane Maria Rodrigues e à Prof.^a Dra. Aline Redondo Martins por todo o carinho, ensinamento e incentivo ao longo desses dois anos. Suas contribuições foram essenciais para a minha formação, tanto profissional quanto pessoal. Sem vocês, esse mestrado não seria possível.

Ao Programa de Pós Graduação em Biologia Vegetal, dos Institutos de Biociências de Botucatu (IBB) e de Rio Claro (IBRC) e ao departamento de Biologia e Zootecnia (DBZ) da UNESP de Ilha Solteira, local onde minha pesquisa foi desenvolvida. Ainda, a todo o corpo docente e técnico desta universidade, por toda a contribuição e excelência na pesquisa.

Ao Centro Pluridisciplinar de Pesquisas Químicas, Biológicas e Agrícolas (CPQBA) da Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), em especial aos professores Adilson Sartoratto e Adriana da Silva Santos de Oliveira, por me auxiliarem com a realização de parte dessa pesquisa.

A minha família, em especial à minha mãe Viviane, meus avós Maria e Antônio, e minha tia Tais, por terem contribuído com a minha educação e formação, sempre com muito carinho, apoio e incentivo para que eu vivesse mais essa etapa da minha vida. Aos meus primos, Melissa e Felipe, que mesmo sem entender, foram e ainda são essenciais para mim, recarregando minhas energias com seus abraços e sorrisos toda vez que nos vemos. Ao meu namorado Rafael, que sempre esteve ao meu lado, e com muito carinho e amor me ajudou de todas as formas possíveis para que esse trabalho fosse realizado.

Aos meus colegas do Laboratório de Estudos em Morfologia e Anatomia Vegetal (LEMAV) e do Laboratório de Fisiologia do Metabolismo Vegetal (LFMV) por toda parceria, amizade, ajuda e colaboração desenvolvidas ao longo desses anos. Hoje em dia, somos uma família.

A comissão examinadora dessa dissertação, por aceitarem o convite e estarem presentes nesse momento tão especial, contribuindo para a melhoria deste trabalho.

Por fim, agradeço a todos que direta ou indiretamente fizeram parte da minha formação e me ajudaram a chegar até aqui. Muito obrigada!

SUMÁRIO

RESUMO.....	6
ABSTRACT	7
1. INTRODUÇÃO GERAL.....	8
2. OBJETIVOS GERAIS.....	11
3. REFERÊNCIAS	11
CAPÍTULO I: Capacidade de rebrotamento e respostas morfofuncionais de <i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand (Burseraceae) após a passagem do fogo	
RESUMO.....	14
1. INTRODUÇÃO	15
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	16
2.1 Material vegetal.....	16
2.2 Desenho experimental.....	16
2.3 Análises morfológicas	18
2.4 Presença de gemas	19
3. RESULTADOS.....	19
3.1 Rebrotamento e análises morfológicas.....	19
3.2 Presença de gemas	24
4. DISCUSSÃO.....	24
5. REFERÊNCIAS	27
CAPÍTULO II: Efeitos do fogo no desenvolvimento e funcionamento dos canais secretores de resina em <i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand (Burseraceae).....	
RESUMO.....	31
1. INTRODUÇÃO	32
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	33
2.1 Material vegetal.....	33
2.2 Desenho experimental.....	33
2.3 Anatomia e morfometria dos canais secretores	34
2.4 Análises químicas	35
3. RESULTADOS.....	36
3.1 Anatomia e morfometria dos canais secretores	36
3.2 Análise química da secreção	39
4. DISCUSSÃO.....	40
5. REFERÊNCIAS	43
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	46

RESUMO

No Cerrado, o fogo é um fator determinante para a estrutura da vegetação, sendo a sobrevivência das espécies estabelecida por suas características anatômicas, fisiológicas e comportamentais. *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand é uma espécie de Burseraceae nativa do Brasil e que ocorre em diversos tipos de vegetação, incluindo o Cerrado. Canais secretores associados ao floema ocorrem por todo o eixo vegetativo e produzem resina aromática com valor ecológico, econômico e medicinal. O objetivo deste trabalho foi identificar as respostas morfofuncionais e as estratégias envolvidas na sobrevivência de *P. heptaphyllum* após a passagem de fogo, além de investigar a influência desse elemento no sistema secretor da espécie. Indivíduos com cerca de nove meses de idade foram submetidos a um experimento de fogo controlado e posteriormente acompanhados em casa de vegetação por seis meses, onde também estavam indivíduos controle. Análises morfológicas quantitativas foram realizadas todo mês e ao final do período de acompanhamento. Amostras de folhas, caule aéreo e colo foram processadas para estudos anatômicos. A composição química da secreção produzida pelas folhas foi analisada através de extrato com acetato de etila, por meio de cromatografia gasosa acoplada com espectômetro de massas. Todos os indivíduos submetidos ao fogo apresentaram rebrotamento, além de uma maior taxa de crescimento em comparação com plantas do grupo controle. Gemas foram observadas no colo dos indivíduos controle e daqueles submetidos ao fogo. Nas folhas dos indivíduos que passaram pelo fogo foi registrada maior relação entre a área ocupada pelos canais secretores e a área da nervura principal. Na porção jovem do caule, a densidade de canais secretores foi maior nos indivíduos submetidos ao fogo, enquanto que no caule em crescimento secundário, a densidade de canais secretores foi maior no grupo controle. Nas análises químicas, os principais constituintes identificados nas folhas de *P. heptaphyllum* foram vitamina E, sitosterol, α -amirina, esqualeno e β -amirina. A vitamina E foi o único composto que diminuiu após experimento do fogo. Os resultados aqui apresentados colaboram para o entendimento das respostas de plantas nativas que ocorrem naturalmente em áreas sujeitas ao fogo, especialmente no que se refere ao desenvolvimento e funcionamento do sistema secretor.

Palavras-chave: canais secretores, composição química, gemas, rebrotamento, órgãos vegetativos.

ABSTRACT

In the Cerrado, fire is a determining factor for the structure of the vegetation, with the survival of species determined by their anatomical, physiological and behavioral characteristics. *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand is a species of Burseraceae native to Brazil and occurs in different types of vegetation, including the Cerrado. Secretory canals associated with the phloem occur throughout the vegetative axis of *P. heptaphyllum* and produce aromatic resin with ecological, economic and medicinal value. The objective of this work was to identify the morphofunctional responses and strategies involved in the survival of *P. heptaphyllum* after the passage of fire, in addition to investigating the influence of this element on the species' secretory system. Individuals around nine months old were subjected to a burning experiment and subsequently monitored in a greenhouse for six months, where control individuals were also present. Quantitative morphological analyzes were performed every month and at the end of the follow-up period. Samples of leaves, stem and root crown were processed for anatomical studies. The chemical composition of the secretion produced by the leaves was analyzed using ethyl acetate extract, using gas chromatography coupled with a mass spectrometer. The results show that all individuals subjected to fire showed the formation of regrowth, in addition to a higher growth rate than the control plants. Buds were observed in the root crown of control individuals and those subjected to fire. In the leaves from individuals that submitted to fire a higher relation between the area occupied by the secretory canals and the midrib area was registered. In the young portion of the stem, the density of secretory canals was greater in individuals subjected to fire, while in the stem under secondary growth the density of secretory canals was higher in the plants from the control group. In chemical analyses, the main constituents identified in *P. heptaphyllum* leaves were vitamin E, sitosterol, α -amyrin, squalene and β -amyrin, with vitamin E being the only compound that decreased under fire conditions. The results presented here contribute to the understanding of the responses of native plants to fire occurring naturally in areas subject to fire, especially with regard to the development and functioning of the secretory system.

Keywords: secretory canals, chemical composition, buds, regrowth, vegetative organs.

1. INTRODUÇÃO GERAL

O fogo é um distúrbio com uma longa história evolutiva, que está presente influenciando a vegetação desde o surgimento das plantas terrestres, há cerca de 540 milhões de anos (Pausas & Keeley, 2009). Um fato marcante é a relação do fogo com a propagação das gramíneas C4 no período Terciário, visto que os incêndios da época abriram grandes clareiras em regiões florestais, permitindo maior incidência de luz, e conseqüentemente um favorecimento das plantas C4 em relação às C3 (Keeley & Rundel, 2005).

A relação entre fogo e vegetação é dinâmica em ecossistemas inflamáveis, estando relacionada com a disponibilidade de material combustível e inflamabilidade (Whelan, 1995). A composição e estrutura das comunidades vegetais estão relacionadas ao regime de fogo, ou seja, sua frequência, duração, intensidade e severidade (Bond & Wilgen, 1996; Whelan, 1995). A ocorrência do fogo pode se dar de maneira natural ou antrópica, mas apesar de todas as formações vegetais estarem sujeitas a queimadas, os ecossistemas apresentam respostas diferentes a estes distúrbios (Whelan, 1995). Em ambientes savânicos, o fogo é necessário para manter as populações vegetais de gramíneas e lenhosas em equilíbrio (Sankaran et al., 2005), impedindo a invasão florestal (Hoffmann et al., 2012).

O bioma Cerrado, conhecido como savana brasileira, ocupa aproximadamente 23% de todo território do país (Ribeiro & Walter, 2008). É o único bioma que faz divisa com os outros cinco biomas brasileiros, e conta com um clima sazonal, caracterizado pela presença de invernos secos e verões chuvosos (Ribeiro & Walter, 2008). Esse clima, além de ter sido um fator essencial para sua origem, é um fator desencadeante dos solos distróficos e do distúrbio de fogo, que são agentes de seleção fundamentais para manutenção do bioma (Pinheiro & Monteiro, 2010). O Cerrado contém a maior biodiversidade do continente em termos de espécies endêmicas, e por ser um bioma extenso, apresenta a formação de diversas fitofisionomias, que vão desde regiões de campo (Campo Sujo, Campo Limpo e Campo Rupestre) e savana (Cerrado Sentido Restrito, Parque de Cerrado, Palmeiral e Vereda) até regiões de formação florestal (Mata Ciliar, Mata de Galeria, Mata Seca e Cerradão) (Ribeiro & Walter, 2008).

A presença recorrente do fogo é um elemento determinante para a vegetação do Cerrado, especialmente em fitofisionomias abertas (Miranda et al., 2002). A maior parte da flora do bioma é de espécies adaptadas ao fogo, envolvendo não apenas tolerância a ele, mas também dependência desse elemento (Coutinho, 1990). Muitas espécies vegetais, inclusive, parecem depender do fogo para a reprodução sexual, com floração intensa observada após eventos de

fogo (Miranda et al., 2002). Segundo Oliveira-Filho & Ratter (2002), a flora lenhosa do Cerrado tem características típicas de vegetação adaptada à periodicidade do fogo, tais como troncos e ramos tortuosos, súber espesso, macrofilia, esclerofilia, árvores com ramificações escassas, folhas concentradas nas pontas dos ramos, e grande investimento em estruturas de reservas de carboidratos e nutrientes (Hoffmann & Moreira, 2002). Há ainda um número considerável de espécies que apresentam sistema subterrâneo espessado, como xilopódios, raízes tuberosas, sóboles e rizóforos, além de raízes gemíferas (Pausas et al., 2018).

A família Burseraceae, embora apresente grande diversidade e abundância nas florestas úmidas da Amazônia, também está presente no Cerrado (Daly et al., 2022). Provavelmente originada no período do Eoceno, na América do Norte, Burseraceae possui atualmente cerca de 750 espécies, distribuídas em 18 gêneros (Weeks et al., 2005). Com distribuição Pantropical, a família é dividida em três tribos: Canarieae, Protieae e Bursereae, sendo Protieae a de maior representação nos neotrópicos (Swart, 1942). No Brasil, são cinco gêneros e 118 espécies (Flora e Funga do Brasil, 2023), a maioria nativa da região amazônica (Souza & Lorenzi, 2005), embora seus representantes estejam presentes também na Mata Atlântica (exceto na Região Sul do Brasil), Caatinga e Cerrado (Flora e Funga do Brasil, 2023). Inclusive, registros recentes mostram a descoberta de *Bursera pereirae* Daly, o primeiro registro de *Bursera* para a região do Cerrado e a única espécie da tribo Bursereae endêmica do Brasil (Daly et al., 2022).

Burseraceae é uma das principais famílias de angiospermas produtoras de resina com propriedade altamente aromática (Daly et al., 2022). Sua importância é histórica, uma vez que abriga as espécies produtoras de mirra e olíbano (frankincense), produtos comerciais dos mais importantes do mundo antigo e medieval (Langenheim, 2003). O óleo de mirra (*Commiphora myrrha*), por exemplo, é utilizado desde a época do Egito faraônico (3000 a.C), para o embalsamento dos mortos (Langenheim, 2003). Atualmente, além da importância cultural, a resina produzida por espécies de Burseraceae é bastante utilizada na produção de cosméticos, repelentes, inseticidas, medicamentos e na calafetagem de embarcações, dentre outros (Langenheim, 2003; Lima & Pirani, 2005).

O gênero *Protium* Burm. f. é o mais representativo de Burseraceae em número de espécies, contando com cerca de 200 espécies, sendo 68 delas registradas no Brasil (Hiura & Watanabe, 2017). O principal centro de diversidade do gênero está na Amazônia, onde ocorrem 42 espécies endêmicas (Lima & Pirani, 2005), porém existe grande presença do gênero em áreas de Cerrado, principalmente de *Protium heptaphyllum* (Daly et al., 2022). A presença de canais secretores de resina é considerada uma característica do gênero (Reis Souza, 2016).

Protium heptaphyllum (Aubl.) Marchand é encontrada na Floresta Amazônica, Caatinga, Cerrado e Mata Atlântica (Flora e Funga do Brasil, 2023). Trata-se de uma espécie nativa popularmente conhecida pelos nomes de almecega, améscla ou breu-branco (Corrêa, 1984). Os indivíduos de *P. heptaphyllum* podem apresentar de 5 a 15 metros de altura, possuem folhas compostas pinadas e glabras, com 3-7 folíolos subcoriáceos a cartáceos, e ramos glabros, com poucas lenticelas. Suas flores são pequenas, unissexuais, e estão dispostas em inflorescências, podendo apresentar coloração vermelha a vinácea ou amarelada a esverdeada, dependendo da área geográfica. A floração pode ocorrer entre os meses de junho a outubro, e a frutificação de junho a fevereiro (Lima & Pirani, 2005). A espécie é considerada perenifólia e heliófita (Lorenzi, 1992), e pela sua ocorrência em diferentes ecossistemas, apresenta plasticidade de caracteres morfológicos e/ou fisiológicos. Dessa forma, possui potencial ecológico e ornamental, sendo bastante explorada na arborização urbana e rural e também no reflorestamento de áreas degradadas, visto que seus frutos são muito atrativos para pássaros, devido a presença de um arilo adocicado envolvendo as sementes (Lorenzi, 1992).

As árvores de *P. heptaphyllum* produzem uma resina característica por todo seu eixo vegetativo, sendo fortemente aromática e que endurece em contato com o ar (Susunaga, 1996). Além de ser muito utilizada na medicina popular e servir como fonte de recursos para a indústria farmacêutica, a resina de *P. heptaphyllum* também é fonte de matéria-prima utilizada na fabricação de vernizes, incensos e velas (Corrêa, 1984; Bandeira et al., 2001). Muitos estudos vêm comprovando as propriedades medicinais dessa resina, inclusive sua atividade antimutagênica (Lima et al., 2016).

De modo geral, a presença de óleos, resinas e gomas vegetais podem estar relacionados à inflamabilidade de espécies de áreas suscetíveis ao fogo (Batista et al., 2012). Os compostos encontrados nos canais resiníferos das folhas e cascas de algumas espécies de coníferas e alguns gêneros de Anacardiaceae, por exemplo, faz com que essas plantas tenham uma maior capacidade de inflamabilidade (Küçük & Aktepe, 2017). Entretanto, mesmo contando com a secreção de resina, um estudo indica que *P. heptaphyllum* é uma espécie considerada pouco inflamável (Oliveira et al., 2020).

Apesar da ampla ocorrência de *P. heptaphyllum* nos diversos biomas e sua abundância no Cerrado e da importância do fogo para essa vegetação, não foram encontradas informações sobre as estratégias envolvidas na sobrevivência dessa espécie ao fogo, tampouco dados sobre possíveis influências desse elemento no sistema secretor da espécie.

2. OBJETIVOS GERAIS

O objetivo deste trabalho foi identificar as respostas morfofuncionais e as estratégias envolvidas na sobrevivência de *P. heptaphyllum* ao fogo, além de investigar a influência desse distúrbio no desenvolvimento e funcionamento do sistema secretor e na composição química da secreção produzida.

3. REFERÊNCIAS

- Batista, A. C.; Biondi, D.; Tetto, A. F.; De Assunção, R. *et al.* Evaluación de la Inflamabilidad de Árboles y Arbustos Utilizados en la Implementación de Barreras Verdes en el Sur del Brasil. In: **Proceedings of the Fourth International Symposium on Fire Economics, Planning, and Policy: Climate Change and Wildfires**. Albany, CA: Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Research Station. p. 256-264, 2012.
- Bandeira, P.N.; Lemos, T.L.G.; Santos, H.S. Atividade antimicrobiana e antioxidante do óleo essencial de *Protium heptaphyllum*. In: **46º Congresso Brasileiro de Química**, Resumos, Salvador-BA: ABQ, 2006.
- Bond, W. J.; Van Wilgen, B. W. **Fire and plants**. Springer Science & Business Media, 1996.
- Corrêa, M. P. Dicionário das plantas úteis do Brasil e das exóticas cultivadas. **Imprensa Nacional**, Rio de Janeiro, p. 687, 1984.
- Coutinho, L. M. **Fire in the ecology of the Brazilian cerrado**. In J. G. Goldammer, ed., *Fire in Tropical Biota*, pp. 82–105. Berlin: Springer-Verlag, 1990.
- Daly, D. C.; Perdiz, R. O.; Fine, P. V.; Damasco, G. *et al.* A review of Neotropical Burseraceae. **Brazilian Journal of Botany**, 45, n. 1, p. 103-137, 2022.
- Flora e Funga Do Brasil. *Burseraceae in Flora e Funga do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB68>>. Acesso em: 05 jan. 2023.
- Hiura, A. L.; Watanabe, M. T. C. Flora das cangas da Serra dos Carajás, Pará, Brasil: Burseraceae. **Rodriguésia**, 68, p. 921-923, 2017.
- Hoffmann, W. A., Moreira A. G. **The role of fire in population dynamics of woody plants**. The Cerrados of Brazil. *Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*, 159-177, 2002.
- Hoffmann, W. A.; Geiger, E. L.; Gotsch, S. G.; Rossatto, D. R. *et al.* Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. **Ecology letters**, 15, n. 7, p. 759-768, 2012.
- Keeley, J. E.; Rundel, P. W. Fire and the Miocene expansion of C4 grasslands. **Ecology Letters**, 8, n. 7, p. 683-690, 2005.
- Küçük, Ö.; Aktepe, N. Effect of phenolic compounds on the flammability in forest fires. **International Journal of Engineering Sciences & Research Technology**, 6, n. 4, p. 320-327, 2017.
- Langenheim, J. H. **Plant resins: chemistry, evolution, ecology and ethnobotany**. Timber Press, Portland, Cambridge, 2003.

- Lima, L.R., Pirani, J.R. Burseraceae. In: Wanderley, M.G.L., Shepherd, G.J., Melhem, T.S., Martins, S.E., Kirizawa, M., Giulietti, A.M. (Eds.). Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo. **FAPESP/RiMa**, São Paulo, pp. 163–168, 2005.
- Lima, E. M.; Cazelli, D. S. P.; Pinto, F. E.; Mazuco, R. A. *et al.* Essential oil from the resin of *Protium heptaphyllum*: chemical composition, cytotoxicity, antimicrobial activity, and antimutagenicity. **Pharmacognosy Magazine**, 12, n. Suppl 1, p. S42, 2016.
- Lorenzi, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. Nova Odessa: Instituto Plantarum, v.1. 373p, 1992.
- Miranda, H. S., Bustamante M. M., Miranda A. C., Oliveira P. & Marquis R. **The fire factor**. The Cerrados of Brazil. Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna, 51-68, 2002.
- Oliveira Filho, A. T., Ratter J. A. **Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome**. The Cerrados of Brazil. Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna, 91-120, 2002.
- Oliveira, M. D. De; Junior, J. L. M.; Stival, A. H. S. M.; Ferreira, B. G. *et al.* Avaliação da inflamabilidade de espécies nativas do cerrado. **Biotemas**, 33, n. 4, p. 2, 2020.
- Pausas, J. G.; Keeley, J. E. A Burning Story: The Role of Fire in the History of Life. **BioScience**, 59, n. 7, p. 593-601, 2009.
- Pausas, J.G.; Lamont, B. B., Paula, S.; Appezzato-Da-Glória, B.; Fidelis, A. **Unearthing belowground bud banks in fire prone ecosystems**. *New Phytologist*, 217: 1435-1448, 2018.
- Pinheiro, M.; Monteiro, R. Contribution to the discussions on the origin of the Cerrado biome: Brazilian savanna. **Brazilian Journal of Biology**, 70, p. 95-102, 2010.
- Reis Souza, L.; Gomes Trindade, F.; Aparecida De Oliveira, R.; Costa, L. C. D. B. *et al.* Histochemical characterization of secretory ducts and essential oil analysis of *Protium* species (Burseraceae). **Journal of Essential Oil Research**, 28, n. 2, p. 166-171, 2016.
- Ribeiro, J. F; Walter, B. M. T. As Principais Fitofisionomias do Bioma Cerrado. In: Sano, S. M.; Almeida, S. P. de; Ribeiro, J. F. (Ed.). **Cerrado: Ecologia e Flora**, v.2. Brasília: EMBRAPA-CERRADOS, 876 p, 2008.
- Sankaran, M., Hanan, N. P., Scholes, R. J., Ratnam, J., Augustine, D. J., Cade, B. S., et al. Determinants of woody cover in African savannas. **Nature**, 438(7069), 846-849, 2005.
- Souza, V.C., Lorenzi, H. Botânica Sistemática: Guia Ilustrado Para Identificação das Famílias de Angiospermas da Flora Brasileira, Baseado em APG II. **Instituto Plantarum de Estudos da Flora Ltda**, Nova Odessa, pp. 435–436, 2005.
- Susunaga, G.S. Estudo químico e biológico da resina produzida pela espécie *Protium heptaphyllum* March. (Burseraceae). **Dissertação** (Mestrado em Química) – Universidade do Amazonas – Química de produtos naturais, Manaus, AM, 1996.
- Swart, J. J. A monograph of the genus *Protium* and some allied genera (Burseraceae). **Recueil des travaux botaniques néerlandais**, 39, n. 1, p. 211-446, 1942.
- Weeks, A.; Daly, D. C.; Simpson, B. B. The phylogenetic history and biogeography of the frankincense and myrrh family (Burseraceae) based on nuclear and chloroplast sequence data. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 35, n. 1, p. 85-101, 2005.
- Whelan, R. J. **The ecology of fire**. Cambridge University Press, 1995.

**CAPÍTULO I: Capacidade de rebrotamento e respostas morfofuncionais de *Protium*
heptaphyllum (Aubl.) Marchand (Burseraceae) após a passagem do fogo**

RESUMO

No Cerrado, o fogo é um fator determinante para a estrutura da vegetação, sendo o rebrotamento uma estratégia que confere a sobrevivência da planta no ambiente. *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand é uma espécie pertencente à família Burseraceae, cuja relação com o fogo é pouco estudada. *P. heptaphyllum* está presente em várias vegetações do Brasil, sendo comum inclusive em diversas áreas de Cerrado. Assim, o objetivo deste trabalho foi identificar as respostas morfofuncionais e as estratégias envolvidas na sobrevivência de *P. heptaphyllum* após a passagem de fogo. Indivíduos com cerca de nove meses de idade foram submetidos a um experimento de fogo controlado e posteriormente acompanhados em casa de vegetação por seis meses, onde também estavam indivíduos controle. Análises morfológicas quantitativas foram realizadas todo mês e ao final do período de acompanhamento. Amostras de colo foram processadas nos dois grupos para a verificação da presença de gemas. Todos os indivíduos submetidos ao fogo apresentaram rebrotamento originado principalmente da parte basal e subterrânea, além de uma maior taxa de crescimento em comparação com plantas do grupo controle. O comprimento da parte subterrânea foi maior nos indivíduos do controle, assim como as biomassas fresca e seca. Gemas foram observadas no colo dos indivíduos controle e daqueles submetidos ao fogo, que apresentaram grande quantidade de tricomas. Levando em conta a importância da relação do Cerrado com o fogo, os resultados aqui apresentados colaboram para o entendimento das respostas de plantas nativas presentes em áreas sujeitas ao fogo.

Palavras-chave: colo, gemas, rebrotamento, taxa de crescimento, tricomas.

1. INTRODUÇÃO

O fogo é um fator comum no Cerrado e determinante para a estrutura da vegetação (Miranda et al., 2002). A maior parte do fogo no Cerrado é caracterizado como de superfície, consumindo o combustível fino da camada herbácea, com grande variação na frequência e velocidade da passagem das chamas, especialmente entre diferentes fitofisionomias (Miranda et al., 2002). As temperaturas máximas do ar durante as queimadas variam de 85 °C a 840 °C (Miranda et al., 1993). De modo geral, temperaturas acima de 60 °C são consideradas letais para tecidos vivos, e por isso muitas plantas de ambientes suscetíveis ao fogo apresentam adaptações morfológicas que protegem seus tecidos essenciais (Cirne & Miranda, 2008).

O rebrotamento é uma característica de tolerância que confere persistência à planta, permitindo-lhe sobreviver a diversos regimes de perturbação (Clarke et al., 2013). A capacidade de rebrota é determinada pelo desenvolvimento e proteção de um banco de gemas viável (Clarke et al., 2013). Espécies de áreas propensas ao fogo podem proteger suas gemas abaixo do solo, em órgãos especializados (Pausas et al., 2018; Ott et al., 2019), ou acima do solo, com as gemas sob a casca (Burrows, 2002). A presença de estruturas subterrâneas espessas e com capacidade de rebrotamento é fundamental para a manutenção da flora, e os sistemas subterrâneos gemíferos geralmente estão relacionados à sobrevivência de espécies herbáceas e subarbustivas em condições de perda dos órgãos aéreos (Munin et al., 2008).

Embora estudos recentes tragam informações sobre as diferentes estratégias adotadas pelas plantas do Cerrado em resposta ao fogo (Chiminazzo et al., 2021; Zironi et al., 2021; Zupo et al., 2021; Leite et al., 2022), os mecanismos de sobrevivência e rebrotamento em diversas famílias permanecem desconhecidos. A família Burseraceae, apesar de contar com grande diversidade e abundância nas florestas úmidas da Amazônia, também está presente no Cerrado (Daly et al., 2022). Entretanto, pouco se sabe da relação das espécies dessa família com o fogo. Em um experimento de queima em campo, *Protium ovatum* Engl. (Burseraceae) obteve 100% de “topkill” (perda de biomassa aérea), porém foi capaz de recuperar seu tamanho reprodutivo mínimo em um ano após a queima (Hoffmann & Solbrig, 2003).

Protium heptaphyllum (Aubl.) Marchand (Burseraceae) apresenta grande importância em várias vegetações do Brasil, e é uma espécie comum em diversas áreas de Cerrado (Daly et al., 2022). De acordo com Batalha e Mantovani (2001), a espécie está presente nas fitofisionomias de campo cerrado, cerrado *sensu stricto* e cerradão, sendo as duas primeiras mais suscetíveis à presença do fogo (Miranda et al., 2002). Em uma área de cerrado *sensu stricto*, em Gurupi (Tocantins), *P. heptaphyllum* foi a terceira espécie com maior

representatividade em número de indivíduos e o segundo maior valor de importância da espécie na comunidade vegetal (Cândido et al., 2016).

Assim, levando em conta a presença e importância de *P. heptaphyllum* em fitofisionomias de Cerrado, inclusive naquelas que passam por eventos de fogo, e a falta de informações sobre as repostas da espécie a esse elemento, nosso objetivo foi identificar as repostas morfofuncionais e as estratégias envolvidas na sobrevivência de *P. heptaphyllum* após a passagem de fogo.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Material vegetal

Indivíduos de *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand. (Burseraceae) foram obtidos a partir da germinação de sementes coletadas de matrizes localizadas em uma área urbana de Cerrado, no município de Presidente Prudente/SP. Eles foram mantidos em sacos plásticos com substrato comercial para cultivo (terra vegetal), em casa de vegetação, no Departamento de Biologia e Zootecnia, na UNESP/FEIS - Ilha Solteira. Quando os indivíduos atingiram nove meses de idade, foram submetidos ao experimento com fogo.

2.2 Desenho experimental

Indivíduos de *P. heptaphyllum* apresentando eixo aéreo com cerca de $16,50 \pm 0,48$ cm de altura foram enterrados em campo (Figura 1A) com 1 m de distância entre si. O desenho experimental compreendia três parcelas de queimadas (10 x 10m) com oito indivíduos cada, em um delineamento em blocos casualizados, totalizando 24 indivíduos (Figura 1B). Ao redor de cada parcela foram feitos aceiros de 4 m de largura para evitar que o fogo se espalhasse. Antes do início do experimento, foi medida a quantidade de material combustível de cada parcela através da coleta de biomassa aérea em 5 parcelas de 0,30 x 0,30 m. Quando necessário, foi adicionado mais material combustível (gramíneas secas coletadas em áreas vizinhas) em cada parcela, até chegar à 600 g/m^2 (Rissi et al., 2017).

O experimento foi realizado na Fazenda de Ensino, Pesquisa e Extensão - Pomar - UNESP - Ilha Solteira/SP no dia 26 de agosto de 2022. As plantas foram levadas para o campo e enterradas no dia do experimento, no período da manhã. O saco de muda foi mantido abaixo da terra e o “torrão” de substrato rente ao solo, expondo a parte aérea das plantas. O experimento de fogo controlado foi realizado ao final da tarde, com auxílio da brigada de incêndio local, na direção do vento (‘headfire’) (Whelan, 1995) (Figura 1C-E). De acordo com dados da estação

meteorológica localizada ao lado do experimento (altitude: 337.0, latitude: 20.0° 25.0' 24.4", longitude: 51.0° 21.0' 13.1", Ilha Solteira/SP), a umidade relativa do ar era de aproximadamente 26%, com a temperatura média do ar próxima a 34 °C, 0 mm de precipitação e ventos de cerca de 4 km/h. As parcelas foram queimadas separadamente, a fim de manter a independência entre as réplicas. Em cada parcela, foi utilizado um Data-Logger com dois sensores acoplados para aferir temperatura do fogo durante o experimento.

A duração do fogo em cada parcela foi, em média, de 8 minutos e 11 segundos (Tabela 1). A temperatura máxima do fogo foi de 136 °C, e as chamas se mantiveram na altura máxima de 0,5 m durante a maior parte do tempo (Tabela 1; Figura 1C). Após a queima, as plantas foram retiradas do campo e levadas novamente para a casa de vegetação.

Os indivíduos do grupo controle (n = 12) que não foram queimados apresentavam eixo aéreo com altura média de $15,80 \pm 1,29$ cm e foram mantidos em casa de vegetação sob as mesmas condições de cultivo.

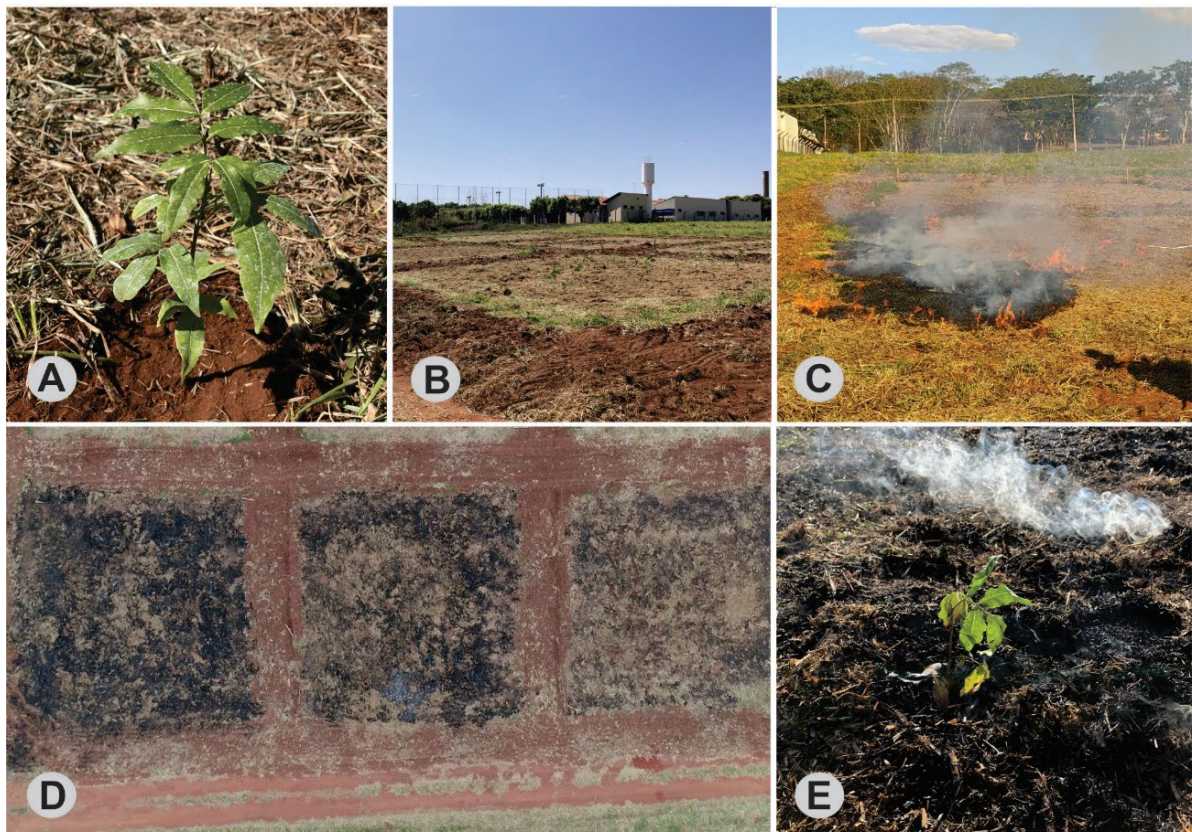


Figura 1. Experimento de fogo realizado na Fazenda de Ensino Pesquisa e Extensão - Pomar - UNESP - Ilha Solteira/SP. **A.** Indivíduo de *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand (Burseraceae) na parcela experimental antes do fogo. **B.** Parcelas de 10 x 10 m preparadas para aplicação do fogo. **C.** Início do experimento de fogo. **D.** Imagem aérea das três parcelas logo após o experimento. **E.** Indivíduo de *P. heptaphyllum* logo após a passagem do fogo.

Tabela 1. Dados sobre o tempo de fogo e altura das chamas para cada parcela durante o experimento.

Região da parcela (m)	Parcela 1		Parcela 2		Parcela 3	
	Hora	Altura da chama (m)	Hora	Altura da chama (m)	Hora	Altura da chama (m)
Início (0)	16:14	0,5	16:32	0,5	16:43	0,5
2	16:15	0,5	16:33	0,5	16:43	0,5
4	16:17	0,5	16:33	0,5	16:45	1
6	16:20	0,5	16:34	0,5	16:47	0,5
8	16:21	0,5	16:38	0,5	16:48	0,5
Final (10)	16:23	0,5	16:38	0,5	16:52	1

2.3 Análises morfológicas

A fim de verificar a capacidade de sobrevivência e/ou rebrotamento após o distúrbio, as plantas foram acompanhadas em casa de vegetação por um período de seis meses após o fogo (26 semanas). Após o evento de fogo, foram feitas análises diárias para observar a presença de rebrotamento nos indivíduos e posição desses brotos. Além disso, durante os seis meses de acompanhamento das plantas, os indivíduos foram analisados mensalmente quanto ao comprimento do eixo aéreo, número de folhas e diâmetro do caule (medido a 1 cm acima do solo). Medições do comprimento do eixo aéreo foram realizadas utilizando régua milimetrada, enquanto que medições do diâmetro caulinar foram realizadas utilizando paquímetro. Nos indivíduos que passaram pelo fogo, as medições foram realizadas a partir dos novos brotos formados. No grupo controle, os valores das medidas que as plantas possuíam um dia antes do experimento de fogo foram subtraídos dos valores finais (após os seis meses de acompanhamento). Após esse período, todas as plantas do controle ($n = 12$) e aquelas que passaram pelo fogo ($n = 24$) foram coletadas. O comprimento da parte subterrânea foi medido utilizando régua milimetrada. Em seguida, as plantas foram pesadas para obtenção do valor da biomassa fresca, e posteriormente acondicionadas em sacos de papel e levadas à estufa em 60 °C por três dias, e então foram pesadas novamente, para obtenção da biomassa seca.

Os dados foram testados quanto a normalidade pelo teste de Shapiro-Wilk e homogeneidade das variâncias pelo teste de Levene. A altura, número de folhas e diâmetro do caule foram submetidos à análise de variância (ANOVA), seguido pelo *post-hoc* de Tukey a 5% de significância. Os dados de comprimento da parte subterrânea e biomassas foram avaliados pelo teste de Mann-Whitney, pois eram dados não-paramétricos. Para as análises, foi utilizado o software RStudio (versão 4.2.2), e os valores foram considerados significativos com $p < 0,05$.

2.4 Presença de gemas

Amostras da região do colo (também conhecida como *root crown*) foram coletadas para uma análise comparativa da presença de gemas nos indivíduos controle e queimados. O material foi fixado em mistura de formaldeído, ácido acético glacial e etanol 50% (FAA 50) (Johansen, 1940) por 24 horas, e em seguida estocado em etanol 70%. As secções foram feitas transversalmente em micrótomo de deslize (Leica SM2010R) em 14µm de espessura. Os cortes foram clarificados em hipoclorito de sódio (20%) e corados em safranina e azul de alcian (Bukatsch, 1972). Lâminas permanentes foram montadas utilizando resina sintética Entellan (Merck, Alemanha) e analisadas ao fotomicroscópio de luz Zeiss Primo Star com câmera acoplada (AxioCam ERc5s).

3. RESULTADOS

3.1 Rebrotamento e análises morfológicas

Todos os indivíduos submetidos ao experimento com fogo apresentaram rebrotamento ao longo do período de observação das plantas. O primeiro sinal de rebrotamento foi observado aos sete dias após fogo. A maior parte dos indivíduos rebrotou na segunda semana; entretanto, ocorreram rebrotamentos até a 13ª semana após o fogo (Tabela 2). Dois indivíduos morreram no decorrer do período de acompanhamento, mesmo após a formação de rebrotas; os indivíduos do grupo controle apresentaram 100% de sobrevivência.

Tabela 2. Número de indivíduos de *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand (Burseraceae) com formação de rebrotas no período de 13 semanas após o experimento de fogo.

Semanas	1	2	3	4	5	7	13	Total
Nº de indivíduos com rebrota na semana	1	14	4	1	1	1	2	24
% de indivíduos com rebrota na semana	4,17%	58,33%	16,66%	4,17%	4,17%	4,17%	8,33%	100%
% total de indivíduos com rebrota (acumulado)	4,17%	62,50%	79,16%	83,33%	87,50%	91,67%	100%	100%

Em 87,5% dos indivíduos, os primeiros rebrotamentos se deram na base do caule (ou por gemas cotiledonares ou gemas acessórias), até cerca de 1 cm de altura do solo (Figura 2A-D), enquanto 12,5% dos indivíduos apresentaram rebrotamento subterrâneo, porém ainda na região do colo (Figura 2E). Em dois indivíduos, juntamente com o rebrotamento da base, foi verificada a presença de broto originado de gema aérea (Figura 2D, F).



Figura 2. Rebrotamento de *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand (Burseraeae) após o experimento de fogo. **A.** Rebrotas com origem na base do caule das semanas depois da passagem do fogo. **B-D.** Rebrotas com origem na base do caule e em porção aérea, três semanas após a passagem do fogo. **E.** Rebrotas com origem subterrânea três semanas após a passagem do fogo. **F.** Rebrotas com origem em gema aérea sete semanas após a passagem do fogo.

Ao final do período de acompanhamento em casa de vegetação, no 15º mês de idade das plantas e seis meses após a passagem do fogo, foi possível observar que as plantas submetidas ao fogo eram menores que as plantas do controle, porém apresentaram maior taxa de

crescimento (Tabela 3; Figura 3).

Tabela 3. Morfometria de plantas de *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand (Burseraceae) antes do experimento de fogo e ao final do período de 6 meses de observação após o tratamento.

Índices	Plantas do grupo controle		Plantas submetidas ao fogo	
	Antes do fogo	Seis meses após o fogo	Antes do fogo	Seis meses após o fogo
Altura do eixo aéreo (cm)	15,8 ± 1,29 ^A	23,8 ± 1,53 ^a	16,5 ± 0,48 ^A	13,7 ± 0,58 ^b
Número de folhas por indivíduo	8,18 ± 0,46 ^A	9,73 ± 0,43 ^a	7,14 ± 0,41 ^A	7,05 ± 0,61 ^b
Diâmetro do caule (mm)	3,32 ± 0,33 ^A	5,14 ± 0,19 ^a	3,19 ± 0,16 ^A	2,60 ± 0,18 ^b

Média ± erro padrão. Médias seguidas por letras maiúsculas iguais não diferem entre si nas colunas “Antes do fogo” pelo teste de Tukey a 5% de significância e médias seguidas por letras minúsculas iguais não diferem entre si nas colunas “Seis meses após o fogo” pelo teste de Tukey a 5% de significância.

No que se refere à altura do eixo aéreo, enquanto as plantas do controle cresceram, em média $8,02 \pm 0,87$ cm, as que foram submetidas ao fogo cresceram $13,67 \pm 0,58$ cm no mesmo período. No diâmetro do caule, o crescimento teve incremento de $1,82 \pm 0,27$ mm para indivíduos do controle, e de $2,60 \pm 0,17$ mm para aqueles submetidos ao fogo. O mesmo padrão se repetiu com o número de folhas. As plantas do controle tiveram um aumento de $1,55 \pm 0,37$ folhas, enquanto as plantas submetidas ao fogo produziram $7,05 \pm 0,61$ folhas no período de seis meses.

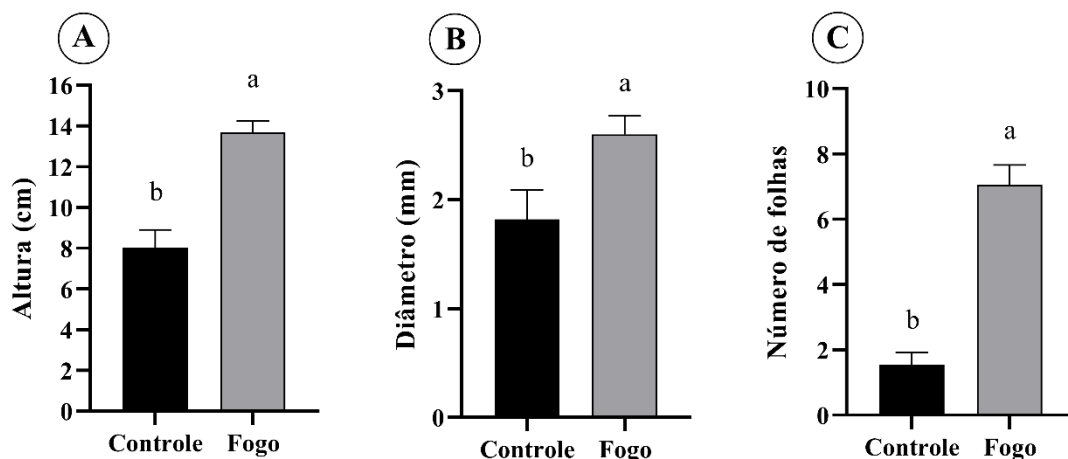


Figura 3. Crescimento de indivíduos de *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand (Burseraceae) do grupo controle e de indivíduos submetidos ao fogo, no período de 6 meses. **A.** Incremento em altura do eixo aéreo caulinar. **B.** Incremento no diâmetro do caule. **C.** Incremento no número de folhas. Médias com letras diferentes diferem entre os tratamentos pelo teste de Tukey a 5% de significância.

Após serem coletados, ao final do período de observação, os indivíduos do grupo controle apresentavam a parte subterrânea com comprimento médio de $14,59 \pm 0,18$ cm, enquanto que os indivíduos tratados com fogo possuíam $12,18 \pm 0,22$ cm ($p < 0,001$; Tabela 4; Figura 4). A análise de biomassa fresca não apresentou diferença entre as partes aéreas e subterrâneas de indivíduos de um mesmo grupo, porém a biomassa seca dos indivíduos submetidos ao fogo foi maior na parte aérea. Indivíduos do grupo controle apresentaram maior biomassa fresca e biomassa seca, tanto da parte aérea quanto da porção subterrânea, em relação aos indivíduos submetidos ao tratamento com fogo (Tabela 4).

Tabela 4. Comprimento das partes aérea e subterrânea e análise da biomassa em indivíduos de *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand (Burseraceae) do grupo controle e em indivíduos do experimento com fogo.

Variável	Tratamento		P – valor
	Controle	Fogo	
Comprimento PA (cm)	$23,80 \pm 1,53^{Aa}$	$13,70 \pm 0,58^{Ba}$	<0,001
Comprimento PS (cm)	$14,59 \pm 0,18^{Ab}$	$12,18 \pm 0,22^{Bb}$	<0,001
P – valor	0,012	0,027	
Biomassa fresca PA (g)	$7,20 \pm 0,47^{Aa}$	$3,11 \pm 0,25^{Ba}$	<0,001
Biomassa fresca PS (g)	$7,52 \pm 0,84^{Aa}$	$3,03 \pm 0,19^{Ba}$	<0,001
P – valor	1,000	0,557	

Biomassa seca PA (g)	2,81 ± 0,19 ^{Aa}	1,07 ± 0,11 ^{Ba}	<0,001
Biomassa seca PS (g)	2,89 ± 0,37 ^{Aa}	0,68 ± 0,09 ^{Bb}	<0,001
P – valor	0,898	0,009	

Média ± erro padrão. Médias seguidas pelas mesmas letras maiúsculas não diferem entre si nas colunas e médias seguidas pelas mesmas letras minúsculas não diferem entre si nas linhas pelo teste de Mann-Whitney a 5% de significância. Legenda: PA: parte aérea; PS: parte subterrânea.



Figura 4. Indivíduos de *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand (Burseraceae) ao final do experimento. **A.** Indivíduos do grupo controle (à esquerda) e indivíduos submetidos ao fogo (à direita) em casa de vegetação, um dia antes da coleta. **B.** Indivíduo do grupo controle. **C.** Indivíduo submetido ao fogo.

3.2 Presença de gemas

A presença de gemas na região do colo foi verificada tanto em indivíduos do grupo controle quanto naqueles submetidos ao fogo (Figura 5A-E). Algumas possuíam traços vasculares no xilema secundário. As gemas, em estágio inicial de formação, eram revestidas por periderme (Figura 5A). Grande quantidade de tricomas foram encontrados nos órgãos em formação, especialmente nos indivíduos submetidos ao fogo (Figura 5E).

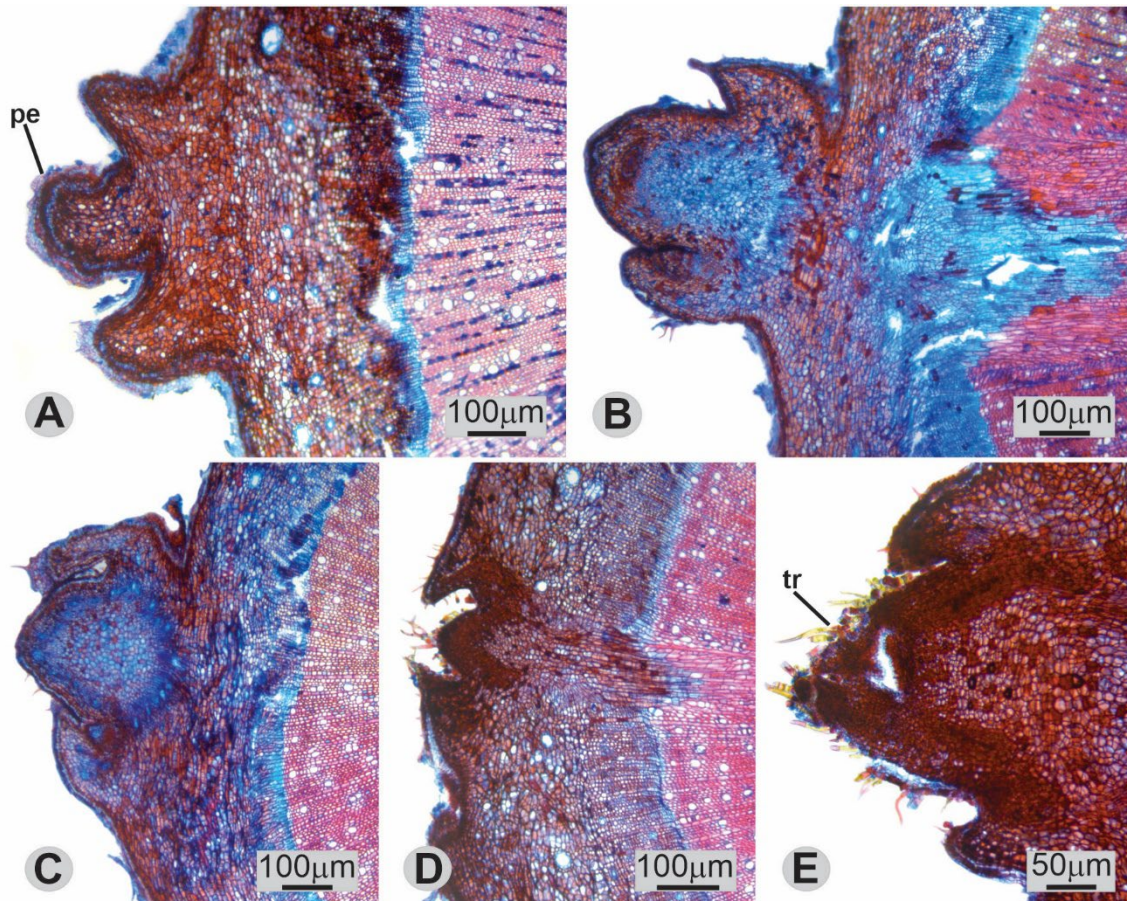


Figura 5. Secções transversais do colo de *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand (Burseraceae). **A-B.** Gemas presentes em indivíduos do grupo controle. **C-E.** Gemas presentes em indivíduos do grupo submetido ao fogo. Legenda: pe: periderme; tr: tricoma.

4. DISCUSSÃO

Os resultados obtidos mostraram que indivíduos jovens de *P. heptaphyllum* são capazes de sobreviver ao fogo nas condições do experimento utilizadas no presente estudo, por meio de rebrotamento a partir de porções aéreas, basais e subterrâneas. Em um período de seis meses de observação, os indivíduos submetidos ao fogo apresentaram taxas de crescimento maiores do que os indivíduos do grupo controle. Além disso, gemas foram verificadas em indivíduos das duas condições, com grande quantidade de tricomas naqueles submetidos ao

fogo.

O tempo de resposta das plantas após a passagem do fogo pode variar de horas, como no caso de *Bulbostylis paradoxa* (Cyperaceae), que produz botões florais a partir do caule espessado (caudex) queimado apenas 24h depois do fogo (Fidelis et al., 2019), até um ano, para espécies arbóreas e arbustivas (Zirondi et al., 2021). Embora o tempo de resposta para espécies lenhosas possa ser maior (Zirondi et al., 2021), em *P. heptaphyllum* observamos a formação de rebrotamento entre uma a 13 semanas após a aplicação do fogo. Situação parecida foi verificada com mudas de nove meses de *Astronium fraxinifolium* (Anacardiaceae), onde o desenvolvimento das primeiras gemas foi observado em alguns indivíduos sete dias após a queima (Leite et al., 2022). Vale destacar que Anacardiaceae é um grupo filogeneticamente próximo de Burseraceae, sendo ambas as famílias pertencentes à ordem Sapindales e caracterizadas pela presença de sistema secretor de resina com composição química semelhante (Langenheim, 2003). A resina produzida por espécies de Burseraceae e Anacardiaceae é constituída principalmente por terpenos e biflavonoides (Tölke et al., 2022). Além de fornecer proteção contra raios UV, perda de água, altas temperaturas e ataques de herbívoros e patógenos, devido sua inflamabilidade a resina pode promover a rápida queima de partes da planta, protegendo desse modo os tecidos mais sensíveis ao fogo, como os meristemas (Martins & Paiva, 2016).

Nossos resultados mostraram que todos os indivíduos *P. heptaphyllum* submetidos ao fogo rebrotaram principalmente partir da base do caule ou do sistema subterrâneo. De fato, Clarke et al. (2013) mostraram que em indivíduos lenhosos, depois de incêndios de intensidade moderada a alta e especialmente após incêndios de copa, muitos brotos se formaram a partir de gemas localizadas no nível do solo ou abaixo dele. Em um estudo sobre características de recuperação pós-fogo de plantas lenhosas em ecossistemas australianos, Clarke et al. (2015) verificaram que o tipo de rebrotamento mais comum foi o basal (71%), seguido do rebrotamento epicórmico (22%), subterrâneo (4%) e apical (3%). Ainda, Souza e Soares (1983) reportam que seis meses após o fogo em área de Cerradão, 82% dos indivíduos apresentavam rebrotamentos, sendo que apenas 5% apresentavam exclusivamente rebrotamentos aéreos, enquanto o restante sofreu danos moderados, ou seja, morte da parte aérea com rebrotamentos basais e/ou subterrâneos, semelhante ao que ocorreu com *P. heptaphyllum*.

A localização, proteção e o número de gemas são os principais fatores impulsionadores do rebrotamento pós-fogo (Clarke et al., 2013; Charles-Dominique et al., 2015; Pausas et al., 2018), e a rebrota basal e/ou subterrânea é comum porque gemas posicionadas ao nível do

solo ou abaixo dele durante os incêndios têm a vantagem de serem protegidas não só pelas características da planta, como a casca, mas também pelo solo, devido à sua baixa condutividade térmica (Clarke et al., 2013), o que explica nossos resultados com *P. heptaphyllum*. No entanto, essa forma de proteção exige uma maior alocação de recursos para a formação de biomassa aérea, e conseqüentemente um maior tempo para atingir a altura anterior à perturbação (Clarke et al., 2013). A presença de tricomas nas gemas, verificada em nossa espécie, também foi relatada como uma forma de proteção desses tecidos meristemáticos (Burrows & Chisnall, 2016). Inclusive, Chiminazzo et al. (2021) mostraram que espécies com gemas desprotegidas pela casca sobreviveram ao fogo provavelmente devido à proteção das gemas por uma grande quantidade de tricomas.

Através da anatomia do colo de *P. heptaphyllum*, verificamos que os novos brotos originados após o fogo foram produzidos a partir de gemas pré-existentes, que estavam dormentes antes da queima. Apesar da dormência dessas gemas, elas ainda estão ativas e em crescimento, por isso são mantidas próximas da superfície do caule ao longo do tempo (Meier, Saunders, Michler, 2012) e são capazes de responder a diversos distúrbios, como o fogo, possibilitando o reestabelecimento no indivíduo no ambiente. Há uma tendência de que indivíduos mais baixos (menores que 2 m) rebrotem com mais frequência a partir das estruturas basais e/ou subterrâneas, e isso está relacionado com a exposição da planta às chamas, visto que a parte aérea de indivíduos menores normalmente está dentro da zona de fogo (Chiminazzo et al., 2021). Portanto, a posição basal das gemas auxiliou na rebrota de *P. heptaphyllum* após o experimento de fogo, mesmo com os indivíduos em idade juvenil.

Os indivíduos de *P. heptaphyllum* que foram submetidos ao fogo apresentaram uma maior taxa de crescimento em altura, diâmetro e número de folhas do que aqueles pertencentes ao grupo controle, no mesmo período de seis meses. Ou seja, a passagem do fogo influenciou na velocidade de crescimento desses indivíduos. Geralmente, em plantas que rebrotam de gemas basais, como no caso de *P. heptaphyllum*, o rápido crescimento em altura ou diâmetro, associados à espessura do caule e proteção das gemas, são estratégias que possibilitam o reestabelecimento da planta no ambiente e resiliência a um próximo distúrbio (Clarke et al., 2013).

Poucos estudos tratam da relação de espécies do gênero *Protium* com o fogo. Porém, Hoffmann & Solbrig (2003) mostram que, após experimento de fogo, *P. ovatum* obteve *topkill*, e seus diâmetros máximos de rebrota foram de 3 a 4 mm um ano após o fogo, valor próximo ao encontrado neste estudo, de 2,60 mm em seis meses. Além disso, a espécie foi capaz de

recuperar seu tamanho reprodutivo no período de um ano após o experimento (Hoffmann & Solbrig, 2003). Essa recuperação de diâmetro é vista como algo positivo, pois o tamanho das espécies influencia fortemente na demografia vegetal e nas respostas a um novo evento de fogo (Hoffmann & Solbrig, 2003).

Geralmente, o acúmulo de biomassa na porção subterrânea de plantas do Cerrado é maior que a biomassa aérea (Castro & Kauffman, 1998; Delitti et al., 2001), com os tecidos vegetais abaixo do solo compreendendo de 65 a 76% da biomassa total dos diferentes ecossistemas do Cerrado (Castro & Kauffman, 1998). Mas, como os indivíduos de *P. heptaphyllum* ainda eram jovens e em desenvolvimento, a biomassa encontrada entre a parte aérea e subterrânea foi semelhante. Além disso, os indivíduos submetidos ao fogo apresentaram menor biomassa seca e fresca quando comparados aos indivíduos do controle, o que pode estar relacionado à necessidade de realocação de reservas para o rebrotamento dos novos caules.

Compreender as características que permitem que as espécies na fase juvenil se recuperem após o fogo é importante para entender e quantificar a probabilidade da sua persistência e capacidade de estabelecimento a longo prazo (Vesk, 2006). No presente estudo, observamos que em *P. heptaphyllum* o crescimento é estimulado a partir de um evento de fogo e que os indivíduos são capazes de se recuperar rapidamente através de rebrotamentos na porção aérea, basal e subterrânea como mecanismo de sobrevivência. Assim, os resultados obtidos preenchem uma lacuna existente nas informações a respeito do comportamento de *P. heptaphyllum* e nos auxiliam a compreender os efeitos do fogo sobre a vegetação presente no Cerrado e suas estratégias de sobrevivência.

5. REFERÊNCIAS

- Batalha, M. A.; Mantovani, W. Floristic composition of the cerrado in the Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, southeastern Brazil). **Acta Botanica Brasilica**, 15, p. 289-304, 2001.
- Burrows, G. Epicormic strand structure in Angophora, Eucalyptus and Lophostemon (Myrtaceae): implications for fire resistance and recovery. **New Phytologist**, p. 111-131, 2002.
- Burrows, G. E.; Chisnall, L. K. Buds buried in bark: the reason why Quercus suber (cork oak) is an excellent post-fire epicormic resprouter. **Trees**, 30, p. 241-254, 2016.
- Bukatsch F. Bemerkungen zur doppelfärbung astrablau-safranin. **Mikrokosmos**, 61:255, 1972.
- Cândido, J.; Lima, D.; Teixeira, P. R.; Souza, P. Florística do estrato arbustivo-arbóreo de uma área de Cerrado sensu stricto, Gurupi, Tocantins. **Enciclopédia Biosfera**, 13, n. 24, 2016.
- Castro, E. A.; Kauffman, J. B. Ecosystem structure in the Brazilian Cerrado: a vegetation

- gradient of aboveground biomass, root mass and consumption by fire. **Journal of Tropical Ecology**, 14: 263 – 283, 1998.
- Charles-Dominique, T.; Beckett, H.; Midgley, G. F.; Bond, W. J. Bud protection: a key trait for species sorting in a forest–savanna mosaic. **New Phytologist**, 207, n. 4, p. 1052-1060, 2015.
- Chiminazzo, M. A.; Bombo, A. B.; Charles-Dominique, T.; Fidelis, A. Your best buds are worth protecting: variation in bud protection in a fire-prone cerrado system. **Functional Ecology**, 35, n. 11, p. 2424-2434, 2021.
- Cirne, P.; Miranda H. S. Effects of prescribed fires on the survival and release of seeds of *Kielmeyera coriacea* (Spr.) Mart. (Clusiaceae) in savannas of Central Brazil. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, 20: 197-204, 2008.
- Clarke, P. J.; Lawes, M.; Midgley, J. J.; Lamont, B. *et al.* Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire. **New Phytologist**, 197, n. 1, p. 19-35, 2013.
- Clarke, P. J.; Lawes, M. J.; Murphy, B. P.; Russell-Smith, J. *et al.* A synthesis of postfire recovery traits of woody plants in Australian ecosystems. **Science of the Total Environment**, 534, p. 31-42, 2015.
- Daly, D. C.; Perdiz, R. O.; Fine, P. V.; Damasco, G. *et al.* A review of Neotropical Burseraceae. **Brazilian Journal of Botany**, 45, n. 1, p. 103-137, 2022.
- Delitti, W. B. C.; Pausas, J. G.; Burger, D. M. Belowground biomass seasonal variation in two Neotropical savannas (Brazilian Cerrados) with different fire histories. **Annals of Forest Science**, 58: 713-721, 2001.
- Fidelis, A., Rosalem P., Zanzarini V., Camargos L. S. & Martins, A. R. From ashes to flowers: a savanna sedge initiates flowers 24 h after fire. **Ecology**. 10:1-4, 2019.
- Hoffmann, W. A.; Solbrig, O. T. The role of topkill in the differential response of savanna woody species to fire. **Forest Ecology and Management**, 180, n. 1-3, p. 273-286, 2003.
- Johansen, D. A. **Plant microtechnique**. McGraw-Hill Book Company, Inc: London; pp 15-27, 1940.
- Langenheim, J. H. **Plant resins: chemistry, evolution, ecology and ethnobotany**. Timber Press, Portland, Cambridge, 2003.
- Leite, M. C. M.; Leal, A. S.; Araujo, M. A.; Martins, A. R. Post-fire resprouting ability in young plants of *Astronium fraxinifolium*. **Australian Journal of Botany**, 70, n. 7, p. 494-498, 2022.
- Martins, L. C.; Paiva, E. A. S. Flammable resin in *Vellozia variabilis* (Velloziaceae): gland structure and chemical composition. **Flora**, 219, p. 94-100, 2016.
- Meier, A. R.; Saunders, M. R.; Michler, C. H. Epicormic buds in trees: a review of bud establishment, development and dormancy release. **Tree Physiology**, 32, n. 5, p. 565-584, 2012.
- Miranda, A. C.; Miranda, H. S.; Dias, I. d. F. O.; De Souza Dias, B. F. Soil and air temperatures during prescribed cerated fires in Central Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, 9, n. 3, p. 313-320, 1993.
- Miranda, H. S., Bustamante M. M., Miranda A. C., Oliveira P. & Marquis R. **The fire factor**. The Cerrados of Brazil. Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna, 51-68,

- 2002.
- Munin, R. L., Teixeira R. C., Sigrist M. R. Esfingofilia e sistema de reprodução de *Bauhinia curvula* Benth. (Leguminosae: Caesalpinioideae) em cerrado no Centro-Oeste brasileiro. **Revista Brasileira de Botânica**. 31:15-25, 2008.
- Oliveira, M. D. De; Junior, J. L. M.; Stival, A. H. S. M.; Ferreira, B. G. *et al.* Avaliação da inflamabilidade de espécies nativas do cerrado. **Biotemas**, 33, n. 4, p. 2, 2020.
- Ott, J. P.; Klimešová, J.; Hartnett, D. C. The ecology and significance of below-ground bud banks in plants. **Annals of Botany**, 123, n. 7, p. 1099-1118, 2019.
- Pausas, J.G.; Lamont, B. B., Paula, S.; Appezzato-Da-Glória, B.; Fidelis, A. **Unearthing belowground bud banks in fire prone ecosystems**. *New Phytologist*, 217: 1435-1448, 2018.
- Rissi M. N., Baeza M. J., Gorgone-Barbosa E., Zupo T., Fidelis A. Does season affect fire behaviour in the Cerrado? **International Journal of Wildland Fire**, 26: 427-433, 2017.
- Souza, M.; Soares, J. Brotamento de espécies arbustivas e arbóreas, posteriormente a uma queimada, num cerradão. **Seminário Regional de Ecologia. Anais**, 3, p. 263-275, 1983.
- Susunaga, G.S. Estudo químico e biológico da resina produzida pela espécie *Protium heptaphyllum* March. (Burseraceae). **Dissertação** (Mestrado em Química) – Universidade do Amazonas – Química de produtos naturais, Manaus, AM, 1996.
- Tölke, E. D.; Medina, M. C.; Souto, A. L.; Marques, J. P. R. *et al.* Diversity and evolution of secretory structures in Sapindales. **Brazilian Journal of Botany**, 45, n. 1, p. 251-279, 2022.
- Whelan, R. J. **The ecology of fire**. Cambridge University Press, 1995.
- Vesk P. A. Plant size and resprouting ability: trading tolerance and avoidance of damage? **Journal of Ecology** 94, 1027–1034, 2006.
- Zironi, H. L., Ooi M. K. & Fidelis A. Fire-triggered flowering is the dominant post-fire strategy in a tropical savanna. **Journal of Vegetation Science**. 32:e12995, 2021.
- Zupo, T.; Daibes, L. F.; Pausas, J. G.; Fidelis, A. Post-fire regeneration strategies in a frequently burned Cerrado community. **Journal of Vegetation Science**, 32, n. 1, p. e12968, 2021.

CAPÍTULO II: Efeitos do fogo no desenvolvimento e funcionamento dos canais secretores de resina em *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand (Burseraceae)

RESUMO

A resina produzida por todo o eixo vegetativo de árvores de *P. heptaphyllum* é explorada para fins comerciais, industriais e farmacêuticos. Embora fatores ambientais bióticos e/ou abióticos possam influenciar na formação e distribuição de estruturas secretoras e na quantidade e composição química da secreção produzida, pouco se sabe sobre a influência do fogo nos canais secretores de espécies ocorrentes no Cerrado, como é o caso de *P. heptaphyllum*. Assim, o objetivo deste trabalho foi de investigar a influência do fogo no desenvolvimento e funcionamento dos canais secretores de resina em *P. heptaphyllum*. Indivíduos com cerca de nove meses de idade foram submetidos a um experimento de fogo controlado e posteriormente acompanhados em casa de vegetação por seis meses, onde também estavam indivíduos controle. Porções foliares e caulinares foram processadas para estudos anatômicos e posteriores medidas morfométricas dos canais secretores. A composição química da secreção produzida pelas folhas foi analisada através de extrato com acetato de etila, por meio de cromatografia gasosa acoplada com espectômetro de massas. Folhas dos indivíduos que passaram pelo fogo registraram maior relação entre a área ocupada pelos canais secretores e a área da nervura principal. Na porção jovem do caule, a densidade de canais secretores foi maior nos indivíduos submetidos ao fogo, enquanto que no caule em crescimento secundário, a densidade de canais secretores foi maior no grupo controle. Os principais constituintes identificados nas folhas de *P. heptaphyllum* através das análises químicas foram vitamina E, sitosterol, α -amirina, esqualeno e β -amirina. A vitamina E foi o único composto que diminuiu após experimento do fogo. Os resultados aqui obtidos contribuem para o entendimento das respostas referentes ao desenvolvimento e funcionamento sistema secretor de plantas ocorrentes em áreas sujeitas ao fogo, especialmente plantas nativas.

Palavras-chave: densidade de canais secretores, fitoquímica, folhas, vitamina E.

1. INTRODUÇÃO

Espécies de Burseraceae são conhecidas pela produção de resinas aromáticas constituídas por terpenos de grande importância ecológica e econômica (Langenheim, 2003). Dentre os 19 gêneros de Burseraceae, *Protium* (tribo Protieae) se destaca por incluir o maior número de espécies (Daly et al., 2010). *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand é considerada a espécie mais polimórfica do gênero, provavelmente em razão de sua ampla distribuição e diversidade de habitats ocupados, que varia desde fitofisionomias de Cerrado a vegetações mais úmidas, como Mata Atlântica (Daly et al., 2022).

A resina produzida por todo o eixo vegetativo das árvores de *P. heptaphyllum* apresenta elevado percentual de compostos químicos voláteis, sendo composta por uma mistura de triterpenos majoritariamente das séries α e β -amirina (Maia et al., 2000). É explorada para fins comerciais, industriais e farmacêuticos (Bandeira et al., 2002; Marques et al., 2010), sendo fonte de matéria-prima para produtos de higiene, vernizes, incensos e velas (Corrêa, 1984; Bandeira et al., 2001). Diversos estudos farmacológicos têm comprovado sua ação anti-inflamatória, gastroprotetora, antinociceptiva, anti-hiperglicemia, fotoquimioprotetora, antimicrobiana, antioxidante, antimutagênica, dentre outras (Oliveira et al., 2004; Bandeira et al., 2006; Rao et al., 2007; Santos et al., 2012; Forte, 2012; Lima et al., 2016). Além disso, o papel ecológico da secreção produzida por *P. heptaphyllum* é bastante importante, fornecendo uma defesa eficaz da planta contra herbívoros e patógenos (Becerra et al., 2001).

Estudos demonstram que a resina de *P. heptaphyllum* é produzida em canais secretores associados ao floema primário e secundário de órgãos vegetativos aéreos (Palermo et al., 2018a) e subterrâneos (Palermo et al., 2017). Os canais secretores se originam por esquizogênese e se desenvolvem por processo esquizolisígeno, podendo formar uma rede secretora anastomosada no caule (Palermo et al., 2018a). O processo secretor tem início precocemente em porções ainda não diferenciadas de caules e folhas, sendo que canais ativos em secreção ocorrem no ápice caulinar e nas proximidades do câmbio vascular (Palermo et al., 2018a).

Em espécies produtoras de resina, estudos tem demonstrado que fatores ambientais bióticos e/ou abióticos podem influenciar na formação e distribuição de estruturas secretoras, além da quantidade e composição química da secreção produzida (Lin et al., 2001; Langenheim, 2003; Rodrigues et al., 2014). Em *P. heptaphyllum*, pesquisas têm apontado para a plasticidade do sistema secretor em resposta a fatores abióticos. Nesse contexto, Rodrigues (2017) mostrou a influência do alagamento no desenvolvimento dos canais de resina em indivíduos de *P. heptaphyllum* ocorrentes em área de restinga. Considerando a ampla distribuição de *P.*

heptaphyllum e sua ocorrência natural em áreas com distintas características ambientais, torna-se importante entender as respostas do sistema secretor aos fatores externos.

O Cerrado brasileiro é uma formação savânica que ocupa cerca de 23% do território nacional (Ribeiro & Walter, 2008). Em associação à sazonalidade das chuvas e aos solos pobres em nutrientes, a grande produção de biomassa seca que se acumula nas estações mais secas favorece a ocorrência de fogo no Cerrado (Miranda et al., 2009). Assim, as plantas do Cerrado estão sujeitas ao fogo natural, tendo se tornado adaptadas a ele ao longo da evolução (Durigan, 2020). Existem relatos na literatura sobre a influência do fogo no sistema secretor de plantas em florestas temperadas de coníferas (Hood et al., 2015; Slack et al., 2016), entretanto, pouco se conhece sobre a essa influência em espécies naturalmente ocorrentes no Cerrado. Portanto, esse trabalho teve como objetivo investigar a influência do fogo no desenvolvimento e funcionamento dos canais secretores de resina em *P. heptaphyllum*.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Material vegetal

Indivíduos de *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand. (Burseraceae) foram obtidos a partir da germinação de sementes coletadas de matrizes localizadas em uma área urbana de Cerrado, no município de Presidente Prudente/SP. Eles foram mantidos em sacos plásticos com substrato comercial para cultivo (terra vegetal), em casa de vegetação, no Departamento de Biologia e Zootecnia, na UNESP/FEIS - Ilha Solteira. Quando os indivíduos atingiram nove meses de idade, foram submetidos ao experimento com fogo.

2.2 Desenho experimental

Indivíduos de *P. heptaphyllum* apresentando eixo aéreo com cerca de $16,50 \pm 0,48$ cm de altura foram enterrados em campo (Figura 1A) com 1 m de distância entre si. O desenho experimental compreendia três parcelas de queimadas (10 x 10m) com oito indivíduos cada, em um delineamento em blocos casualizados, totalizando 24 indivíduos (Figura 1B). Ao redor de cada parcela foram feitos aceiros de 4 m de largura para evitar que o fogo se espalhasse. Antes do início do experimento, foi medida a quantidade de material combustível de cada parcela através da coleta de biomassa aérea em 5 parcelas de 0,30 x 0,30 m. Quando necessário, foi adicionado mais material combustível (gramíneas secas coletadas em áreas vizinhas) em cada parcela, até chegar à 600 g/m² (Rissi et al., 2017).

O experimento foi realizado na Fazenda de Ensino, Pesquisa e Extensão - Pomar - UNESP - Ilha Solteira/SP no dia 26 de agosto de 2022. As plantas foram levadas para o campo

e enterradas no dia do experimento, no período da manhã. O saco de muda foi mantido abaixo da terra e o “torrão” de substrato rente ao solo, expondo a parte aérea das plantas. O experimento de fogo controlado foi realizado ao final da tarde, com auxílio da brigada de incêndio local, na direção do vento (‘headfire’) (Whelan, 1995) (Figura 1C-E). De acordo com dados da estação meteorológica localizada ao lado do experimento (altitude: 337.0, latitude: 20.0° 25.0' 24.4", longitude: 51.0° 21.0' 13.1", Ilha Solteira/SP), a umidade relativa do ar era de aproximadamente 26%, com a temperatura média do ar próxima a 34 °C, 0 mm de precipitação e ventos de cerca de 4 km/h. As parcelas foram queimadas separadamente, a fim de manter a independência entre as réplicas. Em cada parcela, foi utilizado um Data-Logger com dois sensores acoplados para aferir temperatura do fogo durante o experimento.

A duração do fogo em cada parcela foi, em média, de 8 minutos e 11 segundos (Tabela 1). A temperatura máxima do fogo foi de 136 °C, e as chamas se mantiveram na altura máxima de 0,5 m durante a maior parte do tempo (Tabela 1; Figura 1C). Após a queima, as plantas foram retiradas do campo e levadas novamente para a casa de vegetação.

Os indivíduos do grupo controle (n = 12) que não foram queimados apresentavam eixo aéreo com altura média de $15,80 \pm 1,29$ cm e foram mantidos em casa de vegetação sob as mesmas condições de cultivo.

2.3 Anatomia e morfometria dos canais secretores

Seis meses após a realização do tratamento, quando as plantas submetidas ao fogo já apresentavam rebrotas robustas, amostras de órgãos vegetativos foram coletadas para estudos ao microscópio de luz

Amostras de porção caulinar jovem (localizadas a 1 cm abaixo do ápice caulinar) e de porção caulinar basal (caule em crescimento secundário; 3 cm acima do nível do solo) foram coletadas do caule principal das plantas do grupo controle (n = 12) e das rebrotas caulinares das plantas submetidas ao fogo (n = 24). Para as folhas, nos indivíduos submetidos ao fogo, foram coletadas amostras da região mediana do limbo do folíolo central do primeiro par de folhas completamente expandidas formadas após a aplicação do fogo; dos indivíduos controle foram coletadas amostra do primeiro par de folhas completamente expandidas abaixo do ápice.

As amostras foram fixadas em mistura de formaldeído, ácido acético glacial e etanol 50% (FAA 50) (Johansen, 1940) por 24 horas, desidratadas em série etílica e incluídas em hidróxi-etil-metacrilato (Leica Historesin). Os blocos obtidos foram seccionados transversalmente em micrótomo rotativo semi-automático Leica RM2245 (6-8µm de espessura). As lâminas foram coradas com azul de toluidina 0,05% em tampão fosfato e ácido

cítrico pH 4,5 (Sakai, 1973) e montadas utilizando resina sintética Entellan (Merck, Alemanha). O laminário produzido foi analisado ao fotomicroscópio Zeiss Primo Star e os resultados relevantes registrados com câmera fotográfica acoplada (AxioCam ERc5s).

A densidade dos canais secretores nas amostras de caule jovem e caule em estrutura secundária foi calculada em uma área de 0,2 mm². Na nervura principal das folhas, foram contados todos os canais presentes nos cortes transversais. A área do lume dos canais presentes em todos os órgãos e a área total da nervura principal das folhas foi mensurada utilizando-se o programa Digimizer (versão 5.9.3). Além disso, foi calculada a relação entre a área total dos canais e a área da nervura principal. Para isso, o valor da soma da área dos canais foi dividido pela área da nervura principal, e multiplicado por 100, para encontrar a porcentagem da relação. Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância (ANOVA), utilizando o software RStudio (versão 4.2.2).

2.4 Análises químicas

Em cooperação com o Centro Pluridisciplinar de Pesquisas Químicas, Biológicas e Agrícolas (CPQBA) da Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), foi realizada a análise dos constituintes químicos presentes nas folhas dos indivíduos do grupo controle e do grupo submetido ao fogo.

Ao final do experimento, todas as folhas foram coletadas, colocadas para secar em estufa à 60 °C e então pulverizadas em moinho de facas. Foram separados 0,5 g de amostra para o grupo controle e 1 g para o grupo submetido ao fogo, que possuía maior quantidade de folhas. Em cada falcon foram adicionados 5 ml de acetato de etila (solvente escolhido devido a sua polaridade), e os compostos foram extraídos por 2 minutos no aparelho Ultra-Turrax IKA T10 Basic. Em seguida, as amostras foram centrifugadas por 7 minutos a 3 mil rpm (rotações por minuto) e posteriormente filtradas com uma seringa com filtro específico para solvente orgânico (Unichro, com membrana em PTFE/L Hidrofílico e poro de 0,45 µm) e acondicionadas em frascos de vidro de 5 ml, mantidos sob refrigeração.

As análises foram conduzidas em cromatógrafo a gás (Agilent Technologies, modelo HP - 6890N) equipado com espectrômetro de massas (Agilent Technologies, HP - 5975), e uma coluna capilar HP-5MS (30 m x 0,25 mm x 0,25 µm). O gás hélio foi utilizado como gás de arraste (1 mL/min), e o modo de injeção atuou nas seguintes condições: injetor a 220 °C, coluna a 60 °C, taxa de aquecimento a 3 °C/min até 280 °C e detector a 250 °C.

A aquisição e processamento de dados foi feita através do software GC/MSD

ChemStation. A identificação dos constituintes químicos foi efetuada por meio da análise comparativa dos espectros de massas das substâncias com a biblioteca *National Institute of Standards and Technology* (NIST 14) e dos índices de retenção com a literatura.

3. RESULTADOS

3.1 Anatomia e morfometria dos canais secretores

Nas folhas de plantas do grupo controle e de plantas submetidas ao fogo, canais secretores de resina ocorreram no floema dos feixes vasculares imersos no mesofilo (Figura 1A, B) e nos feixes vasculares que compõem a nervura principal (Figura 1C, D). Os canais secretores eram constituídos por epitélio secretor unisseriado e lume amplo (Figura 1A-D).

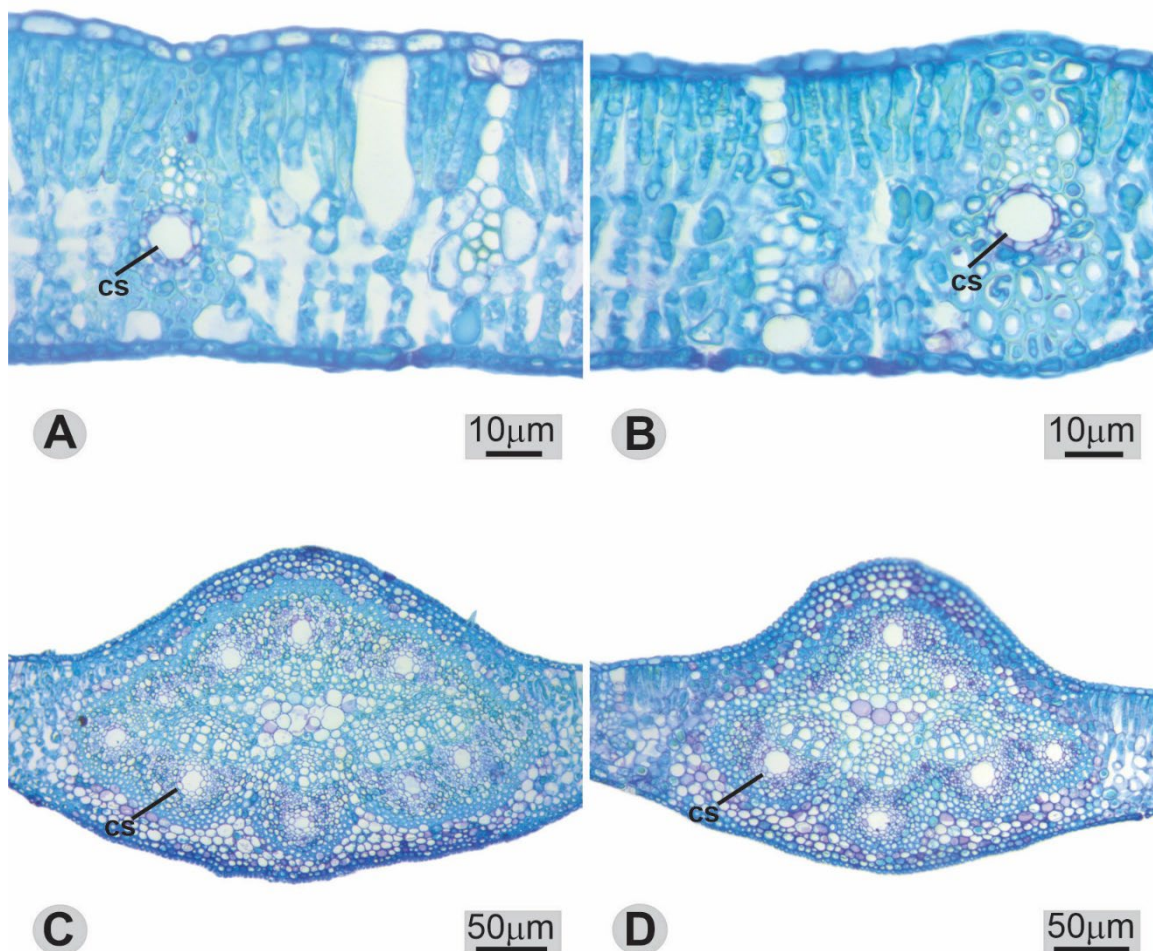


Figura 1. Secções transversais do limbo foliolar de *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand (Burseraceae). **A-B.** Aspecto geral de região intercostal mostrando canais secretores associados ao floema de feixes vasculares imersos no mesofilo. **A.** Indivíduo controle. **B.** Indivíduo submetido ao fogo. **C-D.** Aspecto geral da nervura principal mostrando canais secretores no floema. **C.** Indivíduo controle. **D.** Indivíduo submetido ao fogo. Legenda: cs: canal secretor.

O número absoluto de canais secretores presentes na nervura principal das folhas de *P. heptaphyllum* diferiu entre os indivíduos analisados, sendo menor naqueles que foram submetidos ao experimento de fogo (Tabela 1; $p < 0,0001$). Entretanto, a área da nervura principal também foi menor em indivíduos submetidos ao fogo (Tabela 1; $p < 0,0001$). A área do lume dos canais secretores na nervura principal não apresentou diferença significativa entre as condições analisadas (Tabela 1). Quanto à relação entre a área dos canais secretores e a área da nervura central, plantas que passaram pelo experimento de fogo mostraram maior valor na relação entre a área dos canais secretores e a área da nervura central, quando comparados aos indivíduos controle (Tabela 1; $p = 0,0006$).

Tabela 1. Dados da área da nervura principal e do número e área dos canais secretores na nervura principal do limbo foliolar de *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand (Burseraceae) em indivíduos controle e indivíduos submetidos ao fogo.

	Tratamento		P - valor
	Controle	Fogo	
Área da nervura principal (μm^2)	52.568,12 \pm 1.233,39 ^A	37.311,12 \pm 711,49 ^B	<0,0001
Número absoluto de canais secretores	7,90 \pm 0,16 ^A	6,73 \pm 0,11 ^B	<0,0001
Área do lume dos canais secretores (μm^2)	108,79 \pm 3,96 ^A	121,61 \pm 5,59 ^A	0,1610
Soma da área total do lume dos canais secretores (μm^2)	841,70 \pm 28,64 ^A	805,28 \pm 35,28 ^A	0,5320
Relação AC/AN (%)	1,60 \pm 0,06 ^B	2,16 \pm 0,10 ^A	0,0006

Valores apresentados em média \pm erro padrão. Médias com letras diferentes diferem entre si pela análise de variância a 5% de significância. Legenda: AC/NA: área dos canais/área da nervura.

Canais secretores de resina constituídos por epitélio unisseriado e lume amplo também ocorreram no floema primário do caule jovem (Figura 2A, C) e no floema secundário da porção basal do caule (Figura 2B, D).

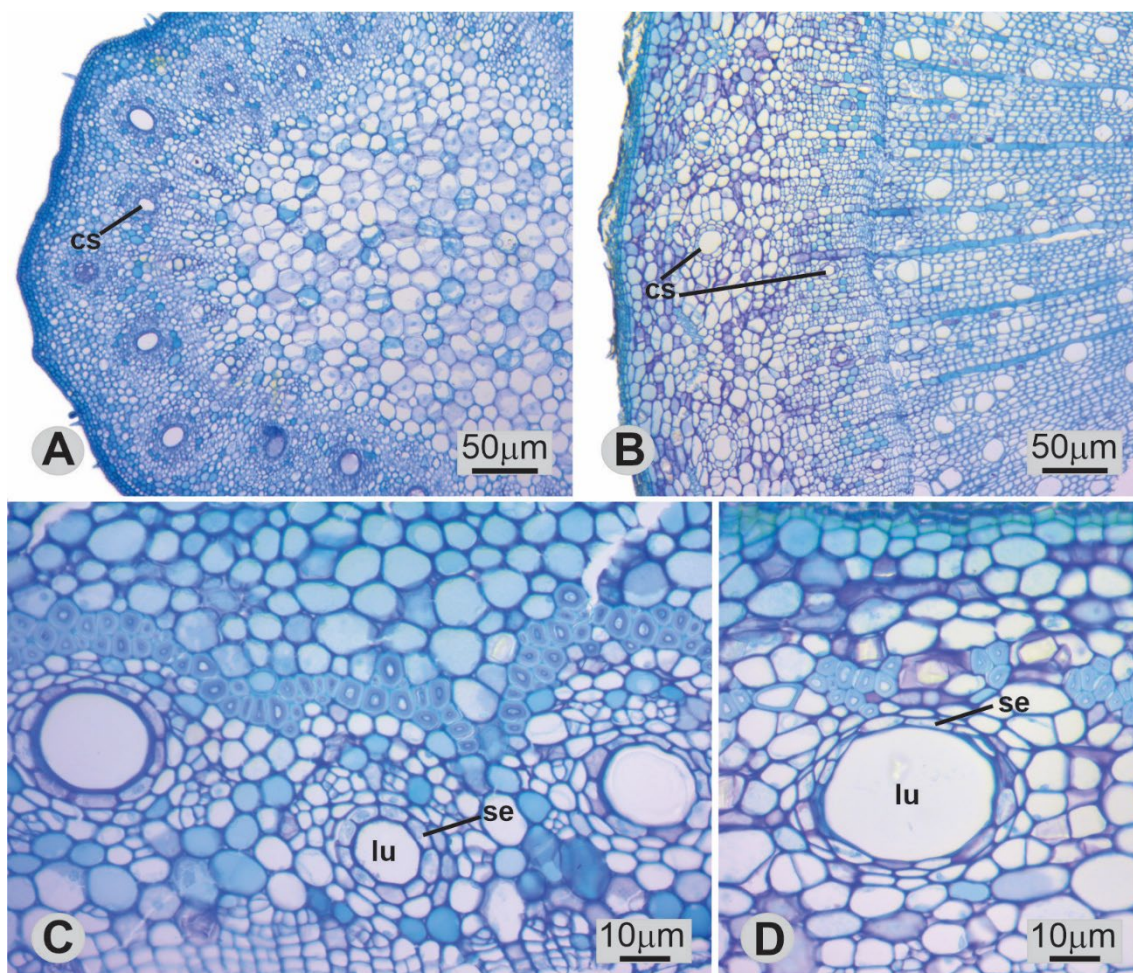


Figura 2. Secções transversais do caule em indivíduos de *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand (Burseraceae) submetidos ao fogo. **A, C.** Caule jovem em crescimento primário. **B, D.** Porção basal do caule em crescimento secundário. Legenda: cs: canal secretor, lu: lume, se: epitélio secretor

A densidade de canais secretores no caule em crescimento primário foi maior em indivíduos submetidos ao fogo (Tabela 2; $p=0,0097$). Já para a porção do caule em crescimento secundário, a densidade de canais secretores foi maior no grupo controle (Tabela 2; $p=0,0013$). Na porção jovem do caule não houve diferença na área média do lume dos canais, porém a soma total da área dos canais foi maior no grupo de plantas submetidas ao experimento de fogo (Tabela 2; $p=0,0413$). Já na porção basal do caule, a área média do lume dos canais secretores foi maior nos indivíduos que passaram pelo fogo em comparação com indivíduos do grupo controle (Tabela 2; $p=0,0067$); entretanto, a soma total da área dos canais não apresentou diferenças entre os tratamentos (Tabela 2; $p=0,3610$).

Tabela 2. Dados da densidade e área do lume dos canais secretores presentes no caule de *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand (Burseraceae) em indivíduos controle e indivíduos submetidos ao fogo.

Região	Tratamento		P – valor
	Controle	Fogo	
Caule (porção jovem)			
Densidade de canais (em 0,2mm ²)	6,17 ± 0,19 ^B	7,02 ± 0,21 ^A	0,0097
Área do lume dos canais secretores (µm ²)	144,62 ± 9,17 ^A	160,70 ± 10,65 ^A	0,3100
Soma da área total do lume dos canais secretores (µm ²)	876,91 ± 58,54 ^B	1.040, 48 ± 49,24 ^A	0,0413
Caule (porção basal)			
Densidade de canais (em 0,2mm ²)	6,71 ± 0,29 ^A	5,62 ± 0,16 ^B	0,0013
Área do lume dos canais secretores (µm ²)	182,27 ± 11,13 ^B	240,92 ± 11,27 ^A	0,0067
Soma da área total do lume dos canais secretores (µm ²)	1192,52 ± 65,79 ^A	1283,49 ± 51,93 ^A	0,3610

Valores apresentados em média ± erro padrão. Médias com letras diferentes diferem entre si pela análise de variância a 5% de significância.

3.2 Análise química da secreção

Através da cromatografia a gás acoplada com espectrômetro de massas, foi possível identificar, em média, 75% dos constituintes químicos presentes nas folhas dos indivíduos controle de *P. heptaphyllum*, e 60% dos constituintes do grupo submetido ao fogo (Tabela 3). Para alguns compostos, foi possível identificar apenas a massa molar.

Os principais constituintes identificados nas folhas de *P. heptaphyllum* através do extrato com acetato de etila foram vitamina E, sitosterol, α-amirina, esqualeno e β-amirina, respectivamente. A maioria dos compostos não diferiu estatisticamente entre as condições analisadas, porém três compostos tiveram um aumento significativo nos indivíduos submetidos ao fogo, sendo eles M = 278a, fitol e M = 278b. A vitamina E foi o único composto que diminuiu na condição do fogo (Tabela 3; p=0,0009).

Tabela 3. Compostos químicos identificados nos extratos foliares de *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand (Burseraceae), através de cromatógrafo a gás equipado com espectrômetro de massas, em indivíduos controle e indivíduos submetidos ao experimento com fogo.

Composto	tR (min)	MM (g/mol)	Porcentagem relativa por tratamento		P – valor
			Controle	Fogo	
M = 220	21,55	220	0,85 ± 0,03 ^A	0,71 ± 0,08 ^A	0,2880
M = 278^a	25,98	278	1,84 ± 0,14 ^B	3,43 ± 0,38 ^A	0,0252
M = 278^b	26,86	278	0,27 ± 0,27 ^B	1,07 ± 0,12 ^A	0,0163
Fitol	31,30	296	1,04 ± 0,06 ^B	1,78 ± 0,17 ^A	0,0205
M = 284	34,50	284	1,25 ± 0,68 ^A	1,05 ± 0,41 ^A	0,7920
Esqualeno	42,61	410	3,77 ± 0,29 ^A	3,43 ± 0,26 ^A	0,4470
γ-tocoferol	45,86	416	1,29 ± 0,10 ^A	1,67 ± 0,33 ^A	0,4720
Vitamina E	47,27	430	34,19 ± 0,39 ^A	20,79 ± 1,67 ^B	0,0009
Sitosterol	51,20	414	19,71 ± 1,33 ^A	15,40 ± 1,22 ^A	0,0661
β-amirina	51,97	426	3,25 ± 0,54 ^A	2,87 ± 0,27 ^A	0,4860
α-amirina	53,21	426	7,99 ± 0,60 ^A	8,49 ± 0,81 ^A	0,7020
Total identificado (%)	-	-	75,46	60,67	-

Valores apresentados em média ± erro padrão. Médias com letras diferentes diferem entre si pela análise de variância a 5% de significância. Legenda: tR: tempo de retenção, em minutos; MM: massa molar, em g/mol.

4. DISCUSSÃO

Nossos resultados mostraram que canais secretores de resina foram formados em plantas de *P. heptaphyllum* mantidas como controle e em plantas submetidas ao experimento com fogo. De fato, a presença de canais secretores associados ao floema é um aspecto constitutivo de *P. heptaphyllum* e tem sido relatada em órgãos aéreos (Palermo, 2018a, b) e subterrâneos (Palermo et al., 2017) dessa espécie. Os canais formados em ambas as condições experimentais apresentaram aspectos morfológicos semelhantes, sendo constituídos por um epitélio unisseriado formado por células produtoras de resina e um lume (espaço intercelular) onde a secreção produzida se acumula. Entretanto, diferenças na abundância e no tamanho dos canais e na composição da secreção foram observadas entre os tratamentos aqui aplicados. Uma vez que o desenvolvimento do sistema secretor parece ter relação direta com a quantidade de secreção produzida e acumulada (Rodríguez-García et al., 2015), espera-se que quanto maior a densidade de canais secretores e maior o seu tamanho (área do lume), maior seja a quantidade de secreção produzida e acumulada.

A influência de fatores externos no desenvolvimento dos sistemas secretores é documentada em algumas espécies, havendo relatos da influência de luz e temperatura (Rodrigues et al., 2014), disponibilidade hídrica (Rodrigues, 2017) e de fogo (Hood et al., 2015; Slack et al., 2016) em aspectos estruturais e funcionais do sistema secretor. Nesse sentido, diferentes espécies vegetais parecem responder de formas distintas ao fogo quanto ao

desenvolvimento do sistema secretor. Em *Pinus ponderosa* o fogo de baixa intensidade parece induzir a formação de canais secretores de resina (Hood et al., 2015), enquanto que árvores de *Pinus palustris* submetidas ao fogo apresentam canais secretores de menor tamanho em comparação com árvores que não sofreram o processo de queima (Slack et al., 2016). No presente estudo, observamos que, em *P. heptaphyllum*, diferentes órgãos ou diferentes porções de um mesmo órgão podem apresentar respostas distintas ao fogo no que se refere ao desenvolvimento do sistema secretor. As folhas de *P. heptaphyllum* submetidas ao fogo apresentaram menor área de nervura principal em comparação com plantas do grupo controle, o que está relacionado ao menor número absoluto de canais secretores de resina observado. Entretanto, em tais indivíduos observamos maior relação entre a área total de canais e a área da nervura principal, o que representa maior desenvolvimento do sistema secretor em folhas de plantas submetidas ao fogo. Da mesma forma, observamos maior densidade de canais secretores de resina e maior área do lume no caule em estrutura primária de indivíduos de *P. heptaphyllum* submetidos ao fogo em comparação com indivíduos do grupo controle.

De forma geral, sabe-se que a disponibilidade e distribuição de metabólitos no corpo vegetal é essencial para formação de novos brotos (Clarke et al., 2015) e influencia no desenvolvimento do sistema secretor (Lin, Sampson, Ceulemans, 2001). Dessa forma, os indivíduos submetidos ao fogo poderiam estar direcionando a maior parte dos metabólitos disponíveis para formação de suas novas folhas e crescimento caulinar primário, o que tornaria os recursos também disponíveis para a formação do sistema secretor pelos meristemas primários nesses órgãos. Além disso, folhas e porções caulinares jovens são geralmente mais susceptíveis ao ataque de herbívoros e patógenos. Assim, o maior desenvolvimento de estruturas secretoras de compostos com propriedades antimicrobianas e anti-herbivoria como aqueles produzidos por *P. heptaphyllum* (Becerra et al., 2001; Asteggiano et al., 2021) em órgãos nos estágios iniciais do desenvolvimento fornece um sistema defensivo muito importante (Rodrigues et al., 2011) e auxilia na recuperação das plantas após o fogo.

Ainda, é conhecido que sob condições de estresse, ocorre aumento na produção de determinados reguladores do crescimento vegetal, como o etileno, no corpo das plantas (Taiz & Zeiger, 2017). O etileno é um importante mediador na resposta das plantas ao estresse (Wang & Ecker, 2002) e, uma vez presente nos tecidos vegetais, pode se ligar à receptores de membranas, ativando proteínas que vão iniciar a transcrição de genes (Liu, 2016) envolvidos nas respostas celulares aos fatores de estresse (Nie et al., 2016). Assim, em resposta ao estresse provocado pelo fogo, os indivíduos de *P. heptaphyllum* podem ter estado sujeitos ao aumento

na concentração de etileno atuando sobre os meristemas primários, especialmente o procâmbio, interferindo na formação e desenvolvimento dos canais secretores. Semelhante ocorreu no trabalho de Rodrigues (2017), onde indivíduos de *P. heptaphyllum* de ambiente alagável de restinga apresentaram sistema secretor mais desenvolvido em folhas e caule em comparação com indivíduos em ambiente não-alagável.

Por outro lado, no caule em crescimento secundário de *P. heptaphyllum*, o desenvolvimento do sistema secretor foi menor em indivíduos submetidos ao fogo. Esse fato pode indicar que as células cambiais e procambiais podem responder de maneiras distintas à presença de reguladores vegetais associados ao estresse (Palermo, 2018b) e que maiores quantidades de recursos energéticos podem ter sido alocadas para as regiões dos meristemas primários, a fim de garantir a formação de novas folhas e a sobrevivência dos indivíduos.

A quantidade e composição química da secreção produzida pelas estruturas secretoras também pode variar em resposta a fatores externos (Lin et al., 2001; Langenheim, 2003; Rodrigues et al., 2014). Em nosso estudo, os constituintes majoritários identificados nos extratos das folhas de *P. heptaphyllum* foram vitamina E, sitosterol, α -amirina, esqualeno e β -amirina. A vitamina E, que é o nome dado a um grupo de oito tocoferóis e tocotrienóis (Schneider, 2005), foi o composto mais abundante encontrado nas folhas de indivíduos de *P. heptaphyllum* do grupo controle e do grupo submetido ao fogo. Estudos demonstram que a vitamina E, e em particular o α -tocoferol, tem seus níveis aumentados em respostas a vários estresses bióticos e abióticos (Munné-Bosch, 2005; Niu et al., 2022). Porém, observamos aqui que a vitamina E foi o único composto identificado que diminuiu do grupo controle para o grupo submetido ao fogo. Possivelmente, isso ocorreu devido ao grau do estímulo do fogo, visto que, em casos de distúrbios mais severos, os níveis de α -tocoferol, por exemplo, tendem a diminuir (Munné-Bosch, 2005). Os tocoferóis, devido à sua atividade antioxidante, conferem tolerância a vários estresses abióticos, e a diminuição nos níveis desses compostos sob condições estressantes pode demonstrar uma sensibilidade da planta ao estresse ao qual ela foi submetida (Hasanuzzaman, Nahar, Fujita, 2014).

Por outro lado, detectamos o aumento na produção de três compostos nos indivíduos de *P. heptaphyllum* submetidos ao fogo, sendo eles M = 278a, M = 278b e fitol, que é um constituinte da clorofila e precursor dos tocoferóis (Fujimoto et al., 2021). Foi demonstrado que alguns fatores de estresse, como altas e baixas temperaturas, seca e geada influenciam a quantidade de fitol e de compostos relacionados a ele em diferentes plantas (Ekeberg, Jablonska, Ogner, 1995). Portanto, nesse caso, o estímulo provocado pelo fogo pode ter

induzido o aumento de fitol nas folhas de *P. heptaphyllum*. O papel fisiológico do fitol na defesa das plantas permanece desconhecido, porém o composto possui atividades antimicrobianas comprovadas (Fujimoto et al., 2021).

Em síntese, nossos dados comprovaram que o fogo pode exercer influência no desenvolvimento e funcionamento do sistema secretor em folhas e caule de *P. heptaphyllum*. Além de corroborar informações que apontam para a plasticidade do sistema secretor nessa espécie, nossos resultados colaboram para o entendimento da influência do fogo no sistema secretor de plantas do cerrado, fornecendo dados que auxiliam na compreensão do processo de interação da espécie com o meio em que ela se encontra.

5. REFERÊNCIAS

- Asteggiano, A.; Occhipinti, A.; Capuzzo, A.; Mecarelli, E. *et al.* Quali-quantitative characterization of volatile and non-volatile compounds in *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand resin by GC-MS validated method, GC-FID and HPLC-HRMS2. **Molecules**, 26, n. 5, p. 1447, 2021.
- Bandeira, P. N.; Machado, M. I. L.; Cavalcanti, F. S.; Lemos, T. L. G. Composição do óleo essencial de folhas, frutos e resina de *Protium heptaphyllum* (Aubl.) March. **Jornal de Pesquisa de Óleos Essenciais**, 13: 33-34, 2001.
- Bandeira, P. N.; Pessoa, O. D. L.; Trevisan, M. T. S.; Lemos, T. L. G. Metabólitos secundários de *Protium heptaphyllum* March. **Química Nova**, 25, p. 1078-1080, 2002.
- Bandeira, P.N.; Lemos, T.L.G.; Santos, H.S. Atividade antimicrobiana e antioxidante do óleo essencial de *Protium heptaphyllum*. In: **46º Congresso Brasileiro de Química**, Resumos, Salvador-BA: ABQ, 2006.
- Becerra, J. X.; Venable, D.; Evans, P.; Bowers, W. Interactions between chemical and mechanical defenses in the plant genus *Bursera* and their implications for herbivores. **American Zoologist**, 41, n. 4, p. 865-876, 2001.
- Clarke, P. J.; Lawes, M. J.; Murphy, B. P.; Russell-Smith, J. *et al.* A synthesis of postfire recovery traits of woody plants in Australian ecosystems. **Science of the Total Environment**, 534, p. 31-42, 2015.
- Corrêa, M. P. Dicionário das plantas úteis do Brasil e das exóticas cultivadas. **Imprensa Nacional**, Rio de Janeiro, p. 687, 1984.
- Daly, D.; Harley, M.; Martínez-Habibe, M.; Weeks, A. Burseraceae. In: **Flowering Plants. Eudicots**: Springer, p. 76-104, 2010.
- Daly, D. C.; Perdiz, R. O.; Fine, P. V.; Damasco, G. *et al.* A review of Neotropical Burseraceae. **Brazilian Journal of Botany**, 45, n. 1, p. 103-137, 2022.
- Durigan, G. Zero-fire: Not possible nor desirable in the Cerrado of Brazil. **Flora**, 268, p. 151612, 2020.
- Ekeberg, D.; Jablonska, A. M.; Ogner, G. Phytol as a possible indicator of ozone stress by *Picea abies*. **Environmental pollution**, 89, n. 1, p. 55-58, 1995.
- Forte, A.L.S.A. Avaliação do potencial fotoquimioprotetor de *Protium heptaphyllum* da

- Amazonia em gel de aplicação tópica. **Dissertação** (Mestrado em Ciências Farmacêuticas). Faculdade de Ciências Farmacêuticas de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2012.
- Fujimoto, T.; Abe, H.; Mizukubo, T.; Seo, S. Phytol, a constituent of chlorophyll, induces root-knot nematode resistance in Arabidopsis via the ethylene signaling pathway. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, 34, n. 3, p. 279-285, 2021.
- Hasanuzzaman, M.; Nahar, K.; Fujita, M. Role of tocopherol (vitamin E) in plants: Abiotic stress tolerance and beyond. *In: Emerging technologies and management of crop stress tolerance*: Elsevier, p. 267-289, 2014.
- Hood, S.; Sala, A.; Heyerdahl, E. K.; Boutin, M. Low-severity fire increases tree defense against bark beetle attacks. **Ecology**, 96, n. 7, p. 1846-1855, 2015.
- Johansen, D. A. **Plant microtechnique**. McGraw-Hill Book Company, Inc: London; pp 15-27, 1940.
- Langenheim, J. H. **Plant resins: chemistry, evolution, ecology and ethnobotany**. Timber Press, Portland, Cambridge, 2003.
- Lin, J.; Sampson, D.; Ceulemans, R. The effect of crown position and tree age on resin-canal density in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) needles. **Canadian Journal of Botany**, 79, n. 11, p. 1257-1261, 2001.
- Lima, E. M.; Cazelli, D. S. P.; Pinto, F. E.; Mazuco, R. A. *et al.* Essential oil from the resin of *Protium heptaphyllum*: chemical composition, cytotoxicity, antimicrobial activity, and antimutagenicity. **Pharmacognosy Magazine**, 12, n. Suppl 1, p. S42, 2016.
- Liu, M.; Gomes, B. L.; Mila, I.; Purgatto, E. *et al.* Comprehensive profiling of ethylene response factor expression identifies ripening-associated ERF genes and their link to key regulators of fruit ripening in tomato. **Plant Physiology**, 170, n. 3, p. 1732-1744, 2016.
- Maia, R. M.; Barbosa, P. R.; Cruz, F. G.; Roque, N. F. *et al.* Triterpenos da resina de *Protium heptaphyllum* March (Burseraceae): caracterização em misturas binárias. **Química Nova**, 23, p. 623-626, 2000.
- Marques, D. D.; Sartori, R. A.; Lemos, T. L. G.; Machado, L. L. *et al.* Chemical composition of the essential oils from two subspecies of *Protium heptaphyllum*. **Acta Amazonica**, 40, p. 227-230, 2010.
- Miranda, H. S.; Sato, M. N.; Neto, W. N.; Aires, F. S. Fires in the Cerrado, the Brazilian savanna. **Tropical fire ecology: climate change, land use, and ecosystem dynamics**, p. 427-450, 2009.
- Munné-Bosch, S. The role of α -tocopherol in plant stress tolerance. **Journal of plant physiology**, 162, n. 7, p. 743-748, 2005.
- Nie, Z.; Kang, G.; Duan, C.; Li, Y. *et al.* Profiling ethylene-responsive genes expressed in the latex of the mature virgin rubber trees using cDNA microarray. **PLoS One**, 11, n. 3, p. e0152039, 2016.
- Niu, Y.; Zhang, Q.; Wang, J.; Li, Y. *et al.* Vitamin E synthesis and response in plants. **Frontiers in plant science**, 13, p. 994058, 2022.
- Oliveira, F. A.; Vieira-Júnior, G. M.; Chaves, M. H.; Almeida, F. R. *et al.* Gastroprotective and anti-inflammatory effects of resin from *Protium heptaphyllum* in mice and rats. **Pharmacological Research**, 49, n. 2, p. 105-111, 2004.

- Palermo, F. H.; De Nicolai, J.; Seixas, D. P.; De Melo Silva, S. C. *et al.* Distribuição, morfologia e histoquímica do sistema secretor em raízes de *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand (Burseraceae). **Holos Environment**, 17, n. 1, 2017.
- Palermo, F. H.; Rodrigues, M. I. D. A.; De Nicolai, J.; Machado, S. R. *et al.* Resin secretory canals in *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand. (Burseraceae): a tridimensional branched and anastomosed system. **Protoplasma**, 255, n. 3, p. 899-910, 2018a.
- Palermo, F. H. Aspectos subcelulares e influência de fatores exógenos nos espaços secretores de resina de *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand. (Burseraceae). **Dissertação** (Mestrado em Ciências Biológicas/Botânica). Instituto de Biociências de Botucatu, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, 2018b.
- Rao, V. S.; Maia, J. L.; Oliveira, F. A.; Lemos, T. L. *et al.* Composition and antinociceptive activity of the essential oil from *Protium heptaphyllum* resin. **Natural Product Communications**, 2, n. 12, p. 1934578X0700201201, 2007.
- Ribeiro, J. F.; Walter, B. M. T. As Principais Fitofisionomias do Bioma Cerrado. In: Sano, S. M.; Almeida, S. P. de; Ribeiro, J. F. (Ed.). **Cerrado: Ecologia e Flora**, v.2. Brasília: EMBRAPA-CERRADOS, 876 p, 2008.
- Rissi M. N., Baeza M. J., Gorgone-Barbosa E., Zupo T., Fidelis A. Does season affect fire behaviour in the Cerrado? **International Journal of Wildland Fire**, 26: 427-433, 2017.
- Rodrigues, T. M.; De Pádua Teixeira, S.; Machado, S. R. The oleoresin secretory system in seedlings and adult plants of copaíba (*Copaifera langsdorffii* Desf., Leguminosae–Caesalpinioideae). **Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, 206, n. 6, p. 585-594, 2011.
- Rodrigues, T. M.; Buarque, P.; Coneglian, A.; Reis, D. Light and temperature induce variations in the density and ultrastructure of the secretory spaces in the diesel-tree (*Copaifera langsdorffii* Desf. - Leguminosae). **Trees**, 28, n. 2, p. 613-623, 2014.
- Rodrigues, M. I. A. Anatomia do eixo vegetativo aéreo de *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand. (Burseraceae) com ênfase no sistema secretor em ambiente com influência das marés. **Tese** (Doutorado em Ciências Biológicas/Botânica), Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Botucatu, 2017.
- Rodríguez-García, A.; Martín, J. A.; López, R.; Mutke, S. *et al.* Influence of climate variables on resin yield and secretory structures in tapped *Pinus pinaster* Ait. in central Spain. **Agricultural and Forest Meteorology**, 202, p. 83-93, 2015.
- Sakai, W. S. 1973. Simple method for differential staining of paraffin embedded plant material using toluidine blue O. **Stain technology**, 48: 247-249, 1973.
- Santos, F. A.; Frota, J. T.; Arruda, B. R.; De Melo, T. S. *et al.* Antihyperglycemic and hypolipidemic effects of α , β -amyrin, a triterpenoid mixture from *Protium heptaphyllum* in mice. **Lipids in Health and Disease**, 11, n. 1, p. 1-8, 2012.
- Schneider, C. Chemistry and biology of vitamin E. **Molecular nutrition & food research**, 49, n. 1, p. 7-30, 2005.
- Slack, A. W.; Zeibig-Kichas, N. E.; Kane, J. M.; Varner, J. M. Contingent resistance in longleaf pine (*Pinus palustris*) growth and defense 10 years following smoldering fires. **Forest Ecology and Management**, 364, p. 130-138, 2016.
- Taiz, L.; Zeiger, E. **Fisiologia vegetal**. Universitat Jaume I, 2007.

Wang, K. L.-C.; Li, H.; Ecker, J. R. Ethylene biosynthesis and signaling networks. **The plant cell**, 14, n. suppl_1, p. S131-S151, 2002.
Whelan, R. J. **The ecology of fire**. Cambridge University Press, 1995.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nossos dados mostraram que *P. heptaphyllum* sobrevive ao fogo através de rebrotamentos basais, aéreos e subterrâneos, tendo seu crescimento em altura, diâmetro e número de folhas estimulados a partir deste distúrbio. No que diz respeito à anatomia do colo, foi verificada a presença de gemas tanto em indivíduos do grupo controle quanto naqueles submetidos ao fogo. Ainda, nossos dados mostraram alterações no desenvolvimento e funcionamento do sistema secretor de *P. heptaphyllum* em resposta ao fogo, confirmando a plasticidade do sistema secretor dessa espécie em resposta a fatores externos.

Considerando o aumento de incêndios em ambientes tropicais nos últimos anos, entender as respostas das plantas e suas estratégias de sobrevivência ao fogo faz-se cada vez mais importante para a compreensão dos efeitos desses episódios sobre a vegetação. Ainda, quando falamos de espécies com importante papel ecológico, econômico e medicinal do sistema secretor, a forma como esse sistema reage à diferentes condições gera informações úteis para a compreensão do processo de interação da espécie com o meio, além de fornecer dados para o estabelecimento de técnicas sustentáveis de exploração dos produtos da secreção.