



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

**PROTEÇÃO DE GEMAS E PRODUÇÃO DE CASCA: PERSISTÊNCIA PÓS-FOGO
EM UM GRADIENTE DE SAVANAS E FLORESTAS DO CERRADO**

MARCO ANTONIO CHIMINAZZO

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

**Outubro
2020**

MARCO ANTONIO CHIMINAZZO

**PROTEÇÃO DE GEMAS E PRODUÇÃO DE CASCA: PERSISTÊNCIA PÓS-FOGO
EM UM GRADIENTE DE SAVANAS E FLORESTAS DO CERRADO**

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Alessandra Fidelis

Coorientadora: Dr^a. Aline Bertolosi Bombo

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

Rio Claro - SP

2020

C538p Chiminazzo, Marco Antonio
Proteção de gemas e produção de casca: persistência
pós-fogo em um gradiente de savanas e florestas do Cerrado /
Marco Antonio Chiminazzo. -- Rio Claro, 2020
108 p. : tabs., fotos

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista
(Unesp), Instituto de Biociências, Rio Claro
Orientadora: Alessandra Fidelis
Coorientadora: Aline Bertolosi Bombo

1. Fogo. 2. Cerrados. 3. Cascas (Árvore). 4. Gemas. 5.
Tricomas. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do
Instituto de Biociências, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: PROTEÇÃO DE GEMAS E PRODUÇÃO DE CASCA: PERSISTÊNCIA PÓS-FOGO EM UM GRADIENTE DE SAVANAS E FLORESTAS DO CERRADO

AUTOR: MARCO ANTONIO CHIMINAZZO

ORIENTADORA: ALESSANDRA TOMASELLI FIDELIS

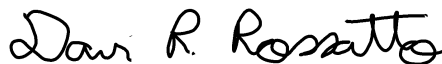
COORIENTADORA: ALINE BERTOLOSI BOMBO

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Mestre em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGIA VEGETAL), área: Biologia Vegetal pela Comissão Examinadora:

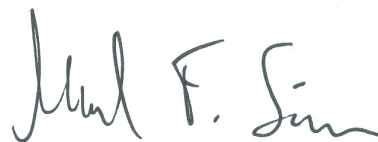
Profa. Dra. ALESSANDRA TOMASELLI FIDELIS (Participação Virtual)
Departamento de Biodiversidade / UNESP - Instituto de Biociências de Rio Claro - SP



Prof. Dr. DAVI RODRIGO ROSSATTO (Participação Virtual)
Departamento de Biologia Aplicada a Agropecuária / UNESP - Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias de Jaboticabal - SP



Prof. Dr. MARCELO FRAGOMENI SIMON (Participação Virtual)
Embrapa - Recursos Genéticos e Biotecnologia - Brasília/DF



Rio Claro, 29 de outubro de 2020

*“Mas renova-se a esperança, nova aurora a cada dia.
E há que se cuidar do broto pra que a vida nos dê flor,
flor e fruto.”*

Coração de Estudante,
Milton Nascimento/Wagner Tiso

AGRADECIMENTOS

Por toda a participação, de forma direta ou indireta, no desenvolvimento deste trabalho, agradeço:

À professora Alessandra Fidelis, pela oportunidade e confiança durante o desenvolvimento do projeto, pela orientação, correções, cervejas, aprendizados e inúmeras oportunidades que me proporcionou durante os últimos dois anos: minha primeira ida a Brasília e Goiás, minha primeira viagem pro outro lado do Atlântico, meu primeiro congresso internacional (e de quebra meu primeiro contato com a megafauna da África), minha (quase) ida ao intercâmbio, além de muitas outras. Muito obrigado, Alê, pelo desenvolvimento profissional e pessoal que vem me proporcionando.

À minha coorientadora Aline Bertolosi Bombo, por todos os ensinamentos relativos à anatomia vegetal, pelas ajudas em laboratório, viagens, campos, correções, cervejas e orientação durante o trabalho. Muito obrigado.

To Dr. Tristan Charles-Dominique, for all the help and guidance during the development of the research and for the opportunity of the internship abroad (covid won this time but there will be revenge!!).

À equipe do Laboratório de Ecologia da Vegetação (LEVeg): Cassy Rodrigues, Daniel Alves, Dhemerson Conciani (agradecimento extra pelas imagens aéreas), Gabriella Damasceno (agradecimento extra pela imensa ajuda na identificação das plantas do Cerrado), Giovana Chiari, Heloiza Zironi, Juliana Teixeira, Mariana Dairel, Mário Cava, Poliana Arantes, Raquel Gasparini, Soizig LeStradic e Vagner Zanzarini. Agradeço por todas as ajudas em campo e em laboratório, pelas correções, prévias, discussões, cervejas (até demais) e risadas. A essa grande equipe acolhedora que me fez sentir em casa: muito obrigado.

Ao Instituto Florestal pela autorização de desenvolvimento do trabalho e à toda equipe da Estação Ecológica de Santa Bárbara, em especial ao Sr. Marcos Antônio Soler por todo auxílio durante o desenvolvimento dos trabalhos de campo.

À Profa. Dr^a. Aline Martins, por todo auxílio prestado durante os processos anatômicos e pela receptividade durante meu período em Ilha Solteira.

À Profa. Dr^a. Alessandra Coan, pela ajuda e empréstimo de materiais e equipamentos necessários durante as análises anatômicas em Rio Claro.

Ao Gabriel Sabino (Mió) pela ajuda na identificação de plantas.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, 134582/2018-7) pela bolsa concedida na fase inicial do projeto e pelo auxílio financeiro do processo CNPq 406505/2018-7.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), pela concessão de bolsa e financiamento dos projetos 2015/06743-0 e 2018/21300-6, além do projeto BEPE 2019/24989-8, aprovado, porém cancelado em virtude do cenário atual e pelo financiamento do projeto 2017/02934-1.

À minha família, em especial aos meus tios, Miguel e Priscila, por me abrigarem em Piracicaba sempre que preciso, a minha mãe, Ana Patrícia Q. Telles, ao meu pai, Edson Chiminazzo, e ao meu irmão Luis Fernando Chiminazzo, por todo o alicerce criado e constante incentivo durante todo o processo. Não há palavras que caibam em um agradecimento, vocês são demais.

À Letícia Cestari Matui, minha companheira e melhor amiga, cujo incentivo há muitos anos me fez largar o emprego e começar os estudos na área das Ciências Biológicas e cuja presença durante os últimos dois anos foi de extrema importância pessoal para o desenvolvimento do trabalho. Agradeço também ao meu gatinho Milo Antonio, meu parceirinho das horas boas e difíceis!!

Aos amigos da república Milharal, que fizeram minha passagem por Rio Claro mais leve: Canto, Béa, Márcio, Adolfo, Ferro, Amélia, Atrê, Lessi, Júlia e todos os agregados e população flutuante em geral.

Aos amigos de Valinhos: Gui Azalin, João Minuccelli, Kainan Furlan, Lucas Nagahiro e Gustavo Costa, pelas bebedeiras, risadas, rolês de skate, cortes de cabelo e pela presença durante os últimos anos.

Aos amigos que a graduação me deu, Leonardo Pazzini, Renon Andrade e Rafael Knopczyk. Agradeço ao Renon por toda ajuda no trabalho (ida a campo, identificação de plantas), ao Léo por liberar sua casa na praia como refúgio nos momentos em que o corpo pediu descanso e ao Rafa pelo incentivo para prestar o processo seletivo de Mestrado.

A todos que, de diferentes formas, participaram do desenvolvimento do projeto: muito obrigado.

Resumo geral

O fogo é um distúrbio em diversas partes do mundo, controlando a distribuição de biomas e atuando como modelador de diferentes tipos de vegetação. No Cerrado, o fogo é um importante fator ecológico e evolutivo, sendo responsável por selecionar espécies que sejam capazes de sobreviver ao distúrbio e influenciando na delimitação de áreas de floresta e de savana. Após a passagem do fogo, as espécies têm sua biomassa aérea consumida pelas chamas ou danificadas pelo calor, fazendo com que seja necessário o rebrote de novos ramos para que persistam no ambiente. Entretanto, para que o rebrote seja possível, as estruturas responsáveis por formar os novos ramos (as gemas) devem estar protegidas a ponto de sobrevirem aos danos causados pelas chamas. Dessa forma, o trabalho teve como objetivo geral avaliar as diferentes características e estratégias que plantas lenhosas possuem para superar e persistir em ambientes com fogo. Logo, têm-se as seguintes perguntas: como os atributos funcionais relativos às gemas aéreas são distribuídos em espécies florestais e savânicas? Quais atributos funcionais e formas de crescimento podem ser relacionados às respostas pós-fogo dessas vegetações? A fim de explorar essas questões foram amostradas espécies em um gradiente vegetacional entre savanas e florestas, considerando as diferentes frequências de fogo entre elas. Para cada espécie amostrada, indivíduos foram coletados para analisar a presença de quatro atributos funcionais relativos à persistência de espécies lenhosas: proteção de gemas aéreas pela casca, a presença de tricomas nas gemas protegendo os ápices meristemáticos, a presença de gemas acessórias e a taxa de produção de casca por unidade de tempo. Também foram avaliadas as respostas pós-fogo das espécies lenhosas levando em consideração a proteção das gemas, a posição de rebrota dos novos ramos e a altura dos indivíduos. O estudo evidenciou que espécies que melhor protegem suas gemas e produzem maior quantidade de casca estão relacionadas às áreas savânicas cujo fogo se faz presente. A presença de tricomas nas gemas também se relacionou às espécies de áreas savânicas, sugerindo uma possível função similar à casca em proteger as gemas aéreas. Da mesma forma, gemas acessórias também foram mais presentes nas espécies de savana, indicando a maior capacidade de rebrote aéreo quando comparadas às espécies florestais.

Por fim, espécies que melhor protegeram suas gemas também produziram mais casca por unidade tempo. Quanto às respostas pós-fogo das espécies, aquelas que apresentaram maiores proteção de gemas também apresentaram maior capacidade de rebrotar a partir de gemas aéreas, mas, também foram capazes de rebrotar de estruturas basais. Algumas espécies foram capazes de rebrotar de estruturas aéreas mesmo com pouca proteção de gemas. Contudo, a maioria dessas espécies apresentou tricomas. Em função da distribuição desses atributos, o estudo evidenciou a grande adaptação e resiliência que as espécies lenhosas do cerrado possuem para resistir e persistir aos eventos de fogo, indicando que a presença de fogo é um fenômeno intrínseco aos ecossistemas savânicos.

Palavras chave: atributos funcionais, Cerrado, fogo, gemas acessórias, gradiente vegetacional, tricomas.

Abstract

Fire is a disturbance in many parts of the world, controlling biomes' distribution and shaping different vegetation types. In the Cerrado, fire occurs in the savanna vegetations through different frequencies and intensities, being responsible for selecting species able to survive the disturbance and limiting savanna and forest boundaries. After the fire event, the species have their aerial biomass consumed by the flames or damaged by the heat, being necessary the resprout of new branches to assure their persistence in the environment. However, for the resprout occur, the structures responsible for developing in new branches (buds) must be protected enough so they can survive the flames' damage. Therefore, this research had as main goal the analysis of the different characteristics and strategies of woody plants to overcome fire and persist in fire-prone environments. Thus, it was raised the following questions: how do functional traits related to aerial buds are distributed across savanna and forest species? Which functional traits and life-forms can be related to the post-fire responses in these vegetations? To explore these questions, it was sampled species in a vegetational gradient between savannas and forests by considering the different fire frequencies between them. For each sampled species, individuals were collected to analyze the presence of four functional traits related to the persistence of woody species: the bud protection by bark; the presence of trichomes protecting the buds' meristems; the presence of accessory buds and the bark growth rate. It was also analyzed the post-fire responses of woody species by considering their degree of bud protection, the position from the shooting branches and the individuals' height. This study showed that species that better protected their buds and produced more bark were related to savanna vegetations where fire is present. The presence of trichomes over the buds was also related to species of savanna vegetations, suggesting a possible role like the bark in protecting the buds. In the same fashion, accessory buds were more present in savanna species, indicating a greater capacity of aerial resprouting when compared to forest species. Lastly, species that better protected their buds also produced more bark per time. Concerning the species' post-fire responses, the ones that showed greater degrees of bud protection were more capable to resprout from aerial buds, but they were also capable of resprouting from basal

buds. Few species were capable of resprouting from aerial buds even with their buds unprotected by bark. However, these species showed trichomes covering their buds. Due to the distribution of such traits protecting the buds, the study showed the great adaptation and resilience that cerrado woody species have to resist and persist the fire events, indicating that fire presence is an intrinsic phenomena of savanna ecosystems.

Keywords: functional traits, Cerrado, fire, accessory buds, vegetational gradiente, trichomes.

Sumário

Introdução geral.....	11
<i>O que são e por que estudar os atributos funcionais.....</i>	<i>12</i>
<i>Influências do fogo sobre a vegetação: rebrote e persistência.....</i>	<i>15</i>
<i>O Cerrado como área de estudo: diversidade estrutural e influência do fogo.....</i>	<i>21</i>
Objetivos da dissertação.....	25
Perguntas e hipóteses da pesquisa.....	25
Material e métodos.....	28
Área de estudo.....	28
Delineamento experimental.....	29
Análise dos atributos.....	30
Referências bibliográficas.....	33
 Be there for your buds: strategies of woody plants to insulate their buds from fire.....	 42
Summary.....	43
Introduction.....	44
Material and methods.....	47
Vegetation description.....	47
Plant traits.....	49
Post-fire responses.....	51
Statistical analysis.....	51
Results.....	52
Bud-related traits vs. growth forms and fire gradient.....	51
Post-fire resprouting vs. bud protection.....	54
Discussion.....	56
Conclusions.....	61
Acknowledgments.....	61
References.....	62
Supplementary information.....	66
 Rapid bark growth protects buds in tropical savannas.....	 76
Abstract.....	77
Introduction.....	78
Material and methods.....	80
Study area.....	80
Methods.....	81
Traits description.....	82
Statistical analysis.....	83
Results.....	84
Discussion.....	88
Acknowledgments.....	91
References.....	92
Supplementary information.....	96
 Considerações finais.....	 101
Referências bibliográficas.....	106

Introdução geral

Ecossistemas inflamáveis são amplamente distribuídos pelo globo e, apesar de ocorrerem em diferentes condições climáticas, possuem em comum o fogo como um importante direcionador da composição, estrutura e funcionalidade das comunidades vegetais que os compõem (Bond and Keeley, 2005; Hardesty et al., 2005). Em função da expansão de gramíneas C4 inflamáveis durante a porção final do Mioceno, diversas áreas do planeta passaram a ter o fogo como distúrbio recorrente, selecionando características das plantas que fossem capazes de superar o distúrbio (Keeley and Rundel, 2005; Simon et al., 2009). Portanto, um tipo de vegetação que evoluiu junto à presença do fogo são as savanas, áreas caracterizadas pela coexistência de espécies arbóreas, graminóides e herbáceas (Bond, 2013; Bowman et al., 2009; Lehmann et al., 2011). O fogo é, portanto, caracterizado como um distúrbio, uma vez que consome a biomassa das plantas (Grime, 2001).

Dentre as diversas perguntas levantadas pela ecologia contemporânea, questionamentos referentes ao papel do ambiente na seleção de espécies têm direcionado diversas linhas de pesquisa em diferentes ecossistemas. Tratando-se do distúrbio do fogo, para que seja possível compreender tais questões é necessário o estudo das diferentes características das plantas que permitem a sua ocorrência nas áreas inflamáveis. Por exemplo, enquanto algumas espécies não sobrevivem ao efeito do fogo mas conseguem regenerar uma nova prole através da germinação de sementes, outras sobrevivem à passagem do fogo e rebrotam as estruturas que foram consumidas pelos efeitos das chamas, persistindo no sistema (Pausas and Keeley, 2014). Dessa forma, o estudo da relação entre determinados processos (i.e., os mecanismos de seleção do ambiente) e os resultados adaptativos (i.e., a seleção de espécies sob determinado mecanismo de seleção) permite a compreensão da funcionalidade de diferentes ecossistemas (Calow, 1987). Para tanto, uma importante ferramenta da ecologia é utilizada: o estudo dos atributos funcionais.

O que são e por que estudar os atributos funcionais

Os atributos funcionais refletem qualquer característica de determinado indivíduo que impacte sua performance indiretamente, seja através de influências no crescimento, na reprodução ou na sobrevivência no ambiente (Violle et al., 2007). Entretanto, apesar dos atributos funcionais serem mensurados em nível de indivíduos e espécies, para que seja possível explorar de forma mais sólida as relações entre processos e adaptações se faz necessário o estudo de mais de uma espécie ocorrendo no mesmo ecossistema ("screening" *sensu* Keddy, 1992), ou seja, o estudo de uma comunidade. Portanto, o estudo de atributos encontrados em espécies que compõem uma comunidade oferece material para compreender quais atributos funcionais – e consequentemente quais espécies – são selecionados para ocorrer em determinadas condições ambientais (Keddy, 1992) e em determinadas condições criadas pela própria comunidade.

Os atributos funcionais podem ser morfológicos, fenológicos e fisiológicos, dependendo da escala de análise no corpo da planta (Violle et al., 2007), e alguns deles são considerados essenciais para os organismos vegetais (atributos vitais, Noble & Slatyer, 1979). Apesar da capacidade de serem mensurados em diferentes indivíduos vegetais, os atributos funcionais possuem entre si a semelhança de impactarem os atributos de performance, ou seja, a capacidade de crescer, reproduzir e sobreviver em um ecossistema (Nock et al., 2016; Violle et al., 2007). Outro aspecto importante dos atributos funcionais diz respeito à capacidade de dois atributos funcionais diferentes interagirem entre si a ponto de impactar um atributo de performance. Dessa forma, um ou mais atributos funcionais impactam um ou mais atributos de performance, enquanto a união destes dois tipos de atributos regem a performance da planta (como ela responde às características do ambiente) e consequentemente quais indivíduos – e espécies – são selecionados para ocorrer no ecossistema (Violle et al., 2007, Figura 1).

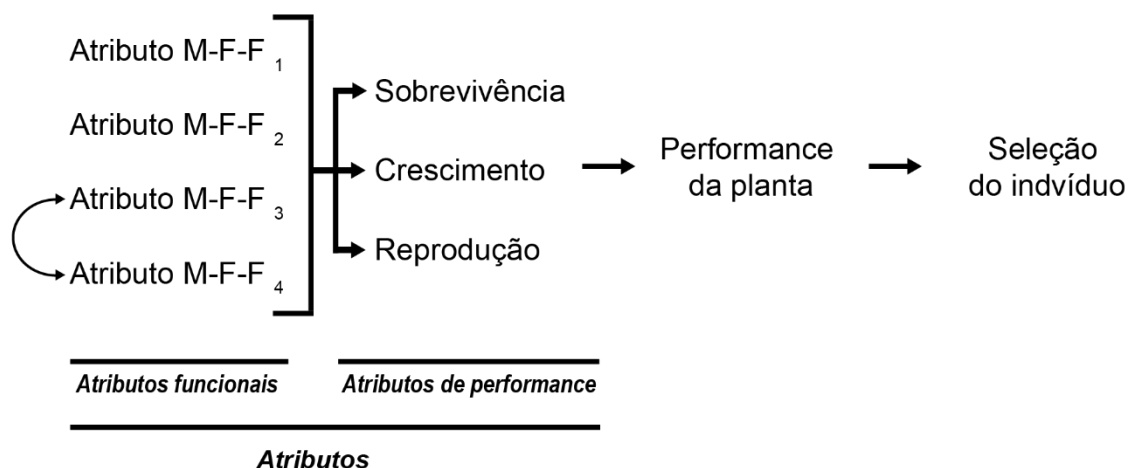


Figura 1. Esquema de como o estudo de atributos permite compreender quais atributos funcionais (morfológicos, fenológicos e fisiológicos – M-F-F) impactam os atributos de performance (sobrevivência e crescimento da planta, por exemplo) e como, juntos, os atributos ditam a performance e consequentemente a seleção para que determinado indivíduo ocorra no ecossistema. Modificado de Violle *et al.* (2007).

Espécies que ocorrem no mesmo ambiente não apresentam necessariamente os mesmos atributos funcionais (Kichenin *et al.*, 2013). Por exemplo, duas espécies bastante comuns e que habitam áreas abertas das savanas brasileiras (cerrado) são *Moquiniastrum polymorphum* (Cabrera) G. Sancho e *Moquiniastrum barrosoae* (Cabrera) G. Sancho, pertencentes à família Asteraceae (Souza *et al.*, 2019). Essas duas espécies coocorrem no mesmo ambiente, entretanto, a primeira é uma árvore que pode alcançar até doze metros de altura (Freitas and Miotto, 2014), enquanto a segunda é um arbusto que, apesar de poder alcançar até quatro metros de altura (Sancho and Roque, 2020), dificilmente passa dos 1,5 metros nessas áreas (observações pessoais). Ou seja: apesar de serem espécies que são bastante próximas entre si na linhagem evolutiva (afinal são da mesma família botânica e do mesmo gênero) e habitarem o mesmo ambiente, diversos atributos variam entre elas, como a forma de crescimento, a produção de casca, o investimento no diâmetro dos caules e altura máxima que podem atingir (Freitas and Miotto, 2014).

Apesar das diferenças entre os atributos funcionais de diferentes espécies, mesmo em larga escala o uso destes atributos se mostra eficiente para compreender o funcionamento de ecossistemas distintos. Diaz *et al.* (2004), ao

compararem doze atributos de espécies de plantas de três continentes diferentes, encontraram padrões gerais entre os tipos de atributos e as estratégias de obtenção e estoque de recursos, independentemente do continente de ocorrência das espécies. Além de comparações em nível global, o uso de atributos funcionais em plantas também é bastante eficaz para se compreender os fatores que regem a vegetação em escala local (Diaz et al., 1998).

Ao mesmo tempo que as características do ambiente (como disponibilidade de recursos, por exemplo, Diaz et al., 2004) podem refletir os tipos de atributos funcionais, o caminho inverso também pode ser traçado, ou seja, como os atributos funcionais podem refletir determinadas características do ambiente (Reich et al., 2003). Por exemplo, Charles-Dominique et al. (2017), ao compararem a quantidade de casca produzida por árvores em locais com diferentes frequências de fogo, concluíram que a quantidade de casca produzida também poderia oferecer uma estimativa confiável da frequência de fogo em que as diferentes plantas se encontravam. Portanto, o uso de atributos funcionais é uma ferramenta eficaz para compreender como o ambiente age selecionando espécies (Callow, 1987; Keddy, 1992; Violle et al., 2007) e como as características das espécies impactam o ambiente (Bruehlheide et al., 2018).

Influências do fogo sobre a vegetação: rebrote e persistência

Diferentes tipos de vegetações do mundo estão expostos a distúrbios. Enquanto alguns eventos ocorrem de forma rara, podendo as espécies completarem seu ciclo de vida sem experimentarem nenhum evento, outros ocorrem em altas frequências, expondo as espécies que ocupam a vegetação a recorrentes distúrbios (Noble and Slatyer, 1979). O fogo é considerado um destes distúrbios, sendo um importante consumidor da biomassa vegetal (Bond, 2005) e, portanto, um determinante da estrutura de diferentes ecossistemas (Bond and Keeley, 2005).

Diversos atributos conferem adaptações às plantas e permitem que as mesmas espécies ou os mesmos indivíduos recolonizem o sistema após a passagem do fogo. Dois principais nichos são reconhecidos sob a ótica da manutenção da comunidade vegetal em ecossistemas expostos a distúrbios: o nicho de regeneração (Grubb, 1977) e o nicho de persistência (Bond and Midgley, 2001). Após a morte do indivíduo exposto ao distúrbio, um novo espaço é aberto. O espaço pode, então, ser ocupado por um novo indivíduo da mesma espécie do antecessor, caracterizando a regeneração da espécie no sistema (Grubb, 1977). Por outro lado, diversas espécies não sucumbem ao distúrbio, permanecendo vivas e recolonizando a área através de estruturas vegetativas, permitindo a persistência do indivíduo (e consequentemente da espécie) no sistema (Bond and Midgley, 2001). As áreas expostas ao fogo possuem, portanto, dois estados diferentes: o estado pré-fogo e o pós-fogo (Hoffmann et al., 2012) (Figura 2).

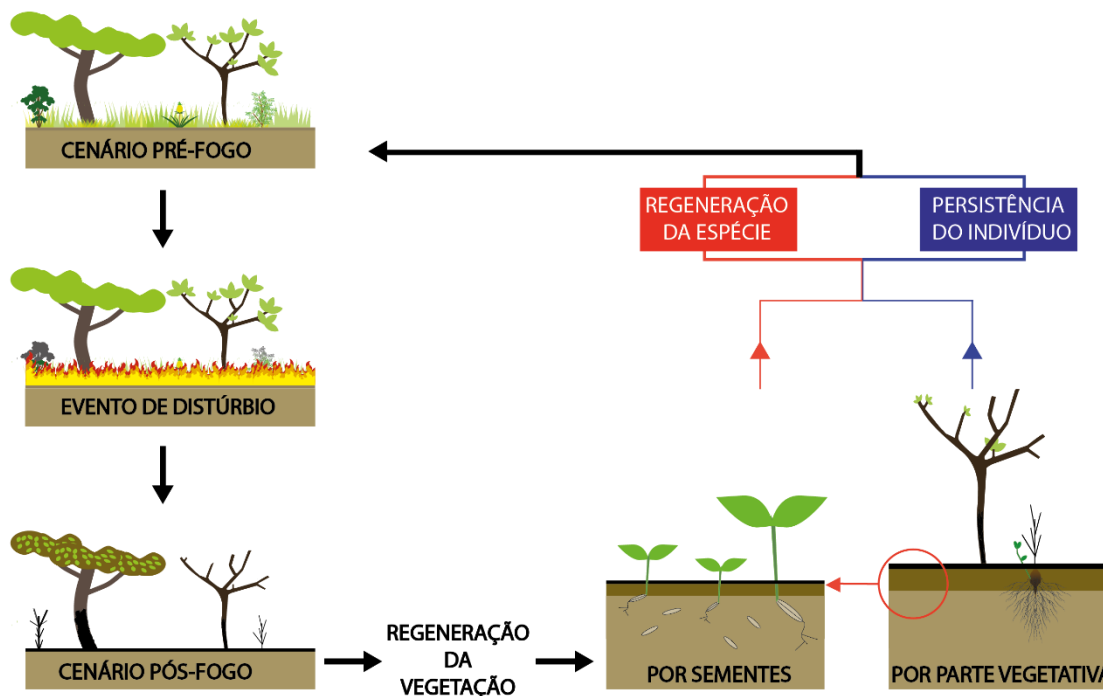


Figura 2: Esquematização do processo de regeneração da vegetação através da persistência de indivíduos e regeneração de espécies em áreas expostas ao distúrbio do fogo. Após um evento de distúrbio ocorre o consumo da biomassa aérea da vegetação, ocasionando a abertura do sistema (cenário pós-fogo). As mesmas espécies podem colonizar esses novos espaços através da regeneração de novos indivíduos provenientes de sementes (nicho de regeneração) ou através do rebrotamento das estruturas consumidas pelo fogo de indivíduos que sobreviveram ao distúrbio (nicho de persistência). A interação entre as estratégias de regeneração e persistência são características dos ecossistemas savânicos. Figura adaptada de Hoffman et al. (2012) com informações de Connel & Slatyer (1977), Grubb (1977), Noble & Slatyer (1978), Bond & Midgley (2001) e Pausas & Keeley (2014).

A influência do fogo sobre a vegetação data de milhões de anos (Bond & Keeley, 2005). De acordo com He *et al.* (2012, 2016), atributos relativos à adaptação ao fogo estão presentes há 81 milhões de anos em espécies da região do Cabo (África do Sul), enquanto há mais de 126 milhões de anos em espécies de pinheiros da Austrália. Dentre os sistemas influenciados pelo fogo, destacam-se os ecossistemas savânicos, (Bond and Keeley, 2005; Bowman et al., 2009), nos quais sua presença data pelo menos 10 milhões de anos,

concomitante com a expansão das gramíneas C4 durante o final do Mioceno (Keeley and Rundel, 2005).

Dentre os diferentes filtros ambientais que atuam sobre a vegetação, o fogo é um fator que tem selecionado espécies que sejam capazes de sobreviver ou regenerar após as queimadas (Lamont and He, 2017). O fogo, desse modo, atua influenciando a estrutura e a dinâmica de populações de plantas (Bond, 2013), selecionando adaptações morfológicas e fisiológicas nas espécies que as compõem (Lamont *et al.*, 2019) e criando novas condições para o recrutamento de indivíduos que possuam atributos funcionais capazes de resistir a essa situação de distúrbio recorrente (Bond and Midgley, 2001; Lamont *et al.*, 2019).

Em plantas de ecossistemas inflamáveis, diversos atributos funcionais foram selecionados em diferentes contextos evolutivos, conferindo a persistência dos indivíduos em tais ambientes (Bowman *et al.*, 2009; Keeley *et al.*, 2011; Lamont and He, 2017). Sem savanas, diversas espécies de hábito herbáceo e subarbusivo acumulam a maior parte da biomassa abaixo do solo, conferindo proteção de suas estruturas contra o fogo (Pausas *et al.*, 2018), enquanto outras, principalmente de hábito arbustivo e arbóreo, possuem casca espessa que impede o contato das chamas com suas estruturas internas (Pausas, 2015a). Em virtude dessas estratégias, uma associação positiva tem sido encontrada entre a espessura da casca e a persistência desses indivíduos expostos ao fogo (Dantas and Pausas, 2013; Gignoux *et al.*, 1997; Lawes *et al.*, 2011), assim como entre a quantidade de casca produzida e o tempo de retorno do distúrbio (Charles-Dominique *et al.*, 2017).

Outra estratégia de resposta ao distúrbio do fogo trata-se do rebrotamento, que permite que as plantas reocupem o ambiente (Bellingham and Sparrow, 2000; Clarke *et al.*, 2013) através do rebrotamento da biomassa aérea (Pausas and Keeley, 2014), promovendo, assim, a persistência da população exposta ao distúrbio (Bond and Midgley, 2001). O rebrote é amplamente distribuído através de diferentes clados de angiospermas e é encontrado também em espécies de gimnospermas (Vesk and Westoby, 2004), ocorrendo a partir de estruturas meristemáticas – as gemas. Essas estruturas estão presentes em diferentes partes da planta, podendo ser encontradas principalmente nas axilas das folhas, no ápice dos ramos e associadas a outras

gemas – chamadas de gemas acessórias (Burrows et al., 2008). Dessa forma, as gemas são responsáveis por originar novas folhas, ramos e inflorescências (Bell et al., 1999). Contudo, caso não se desenvolvam em alguma dessas estruturas, as gemas podem ficar dormentes – entretanto viáveis – por longos períodos (Cremer, 1972).

O rebrote pode ocorrer em diferentes partes das plantas que possuem gemas persistentes, sendo a severidade do distúrbio do fogo um dos principais determinadores da posição do rebrote (Bellingham and Sparrow, 2000; Clarke et al., 2013). Eventos de fogo frequentes ou de alta intensidade removem maiores quantidades da biomassa aérea das plantas, fazendo com o que o rebrote ocorra majoritariamente por órgãos especializados para rebrota que contém gemas localizados abaixo do solo ou por estruturas mais antigas e resistentes próximas ao nível do solo (Bellingham & Sparrow, 2000; Clarke et al., 2013). Em situações em que o fogo é menos severo o rebrotamento por partes aéreas das plantas – como ramos ou caules jovens – é favorecido (Bellingham and Sparrow, 2000). Apesar da existência do rebrote aéreo, o rebrote subterrâneo é a principal estratégia encontrada em plantas expostas a eventos de fogo de média a alta intensidade (Burrows et al., 2008), sendo o rebrote aéreo menos comum – mas não raro – de ocorrer (Burrows et al., 2010).

O rebrote a partir de órgãos subterrâneos é possível uma vez que gemas viáveis e reservas energéticas são encontradas associadas a eles (Pausas et al., 2018). Como estão localizados abaixo do solo, sofrem baixa ou nenhuma influência do fogo em virtude do potencial isolante que o solo apresenta (Bradstock and Auld, 1995). Por outro lado, o rebrote a partir de estruturas aéreas demanda que as gemas e tecidos também estejam protegidos, muitas vezes envoltos por uma casca espessa capaz de impedir o contato do fogo com essas estruturas, evitando assim a perda da viabilidade das gemas e a necrose do caule (Charles-Dominique et al., 2015; Clarke et al., 2013; Meier et al., 2012). Tal proteção se faz vantajosa uma vez que permite que as gemas aéreas sobrevivam às altas temperaturas (Burrows et al., 2010).

A presença de uma casca espessa pode ser relacionada a diferentes condições ambientais e, dentre elas, destaca-se a função de proteção contra o fogo e herbívoros (Pausas, 2015a, 2017; Rosell et al., 2014; Rosell, 2016).

Apesar da casca espessa ser crucial para proteger as gemas contra o fogo, as gemas aéreas podem estar protegidas mesmo em espécies que possuem casca relativamente fina (Clarke et al., 2013; Pausas, 2015a). Em diversas espécies de eucaliptos australianos, por exemplo, é observada uma proteção aérea profunda de suas gemas, muitas vezes localizadas abaixo da casca, do câmbio vascular e do xilema secundário (Burrows et al. 2010). Essas estruturas são conhecidas como traços epicórmicos e, assim como as gemas, são capazes de gerar novos ramos (Meier et al., 2012). Além de atuar em resposta ao fogo, os traços epicórmicos também podem se desenvolver em resposta ao distúrbio (Burrows, 2002; Waters et al., 2010).

Alheio à proteção exercida pela casca, as gemas podem ser protegidas por diferentes estruturas, como membranas e estípulas (Bell et al., 1999) e, em diversas gemas axilares, são encontrados também tricomas cobrindo suas superfícies (Burrows et al., 2008). Os tricomas são estruturas uni ou multicelulares que se originam de células epidérmicas (Werker, 2000). Essas estruturas são capazes de cobrir a superfície das gemas das plantas, podendo exercer proteção mecânica, refletir a luz solar, secretar substâncias químicas contra patógenos e herbívoros e secretar compostos hidrofílicos que retêm a umidade (Bellingham & Sparrow, 2000; Bruni et al., 1987; Fróes et al., 2015; Lusa et al., 2015; Schuurink & Tissier, 2020; Wagner, 1991; Werker, 2000). Uma vez que os tricomas são encontrados em diferentes espécies de ambientes que possuem a presença do fogo (Burrows, 2002; Lusa et al., 2015; Silva et al., 2020), é possível que também sejam capazes de proteger as gemas contra as altas temperaturas alcançadas durante as queimadas.

Além dos atributos funcionais que conferem proteção ao fogo, as espécies de savana também possuem estratégias que permitem que elas escapem do impacto direto das chamas. Espécies que apresentam menos investimento em casca possuem capacidade de crescer em altura, impedindo o contato direto e mecânico das chamas sobre a copa (Dantas & Pausas, 2013). Outras espécies, contudo, não investem em crescimento e permanecem dentro das chamas durante as queimadas, mas, em comparação com as espécies que investem em altura, estas apresentam uma casca grossa e geralmente de cortiça, amenizando os efeitos do fogo (Dantas & Pausas, 2013).

A capacidade de rebrote é, portanto, uma estratégia crucial para que os indivíduos vegetais sejam capazes de persistir em ambientes com distúrbio de fogo. Essa capacidade é o reflexo de diversos atributos funcionais que asseguram a sobrevivência das plantas e a viabilidade das gemas: espessura da casca (Pausas, 2015a), produção da casca por unidade de tempo (Charles-Dominique et al., 2017), posição de gema (aérea ou subterrânea, Klimesšová & Klimeš, 2007; Clarke *et al.*, 2013; Pausas *et al.*, 2018) e grau de proteção das gemas (Burrows, 2002; Burrows et al., 2010; Charles-Dominique et al., 2015), dentre outros que ainda hão de ser explorados. Em suma, atributos funcionais relativos ao rebrote e que permitem a persistência são essenciais para se compreender como as espécies são selecionadas para ocorrer e persistir nas vegetações em que habitam, assim como para compreender a estrutura e dinâmica das vegetações expostas ao distúrbio do fogo.

O Cerrado como área de estudo: diversidade estrutural e influência do fogo

O Cerrado é extremamente rico em espécies, sendo também um dos *hotspots* mundiais de biodiversidade (Myers et al., 2000). Essa grande riqueza em sua composição reflete a variedade de tipos de vegetação que o Cerrado abriga (Coutinho, 1990; Graeff, 2015; Rizzini, 1997). Por exemplo, dentro deste complexo ecossistema é possível encontrar diferentes tipos de florestas associadas a corpos hídricos (como matas ciliares, paludosas, de galeria, veredas), mas, também, vegetações florestais não diretamente ligadas aos corpos hídricos (como áreas de mata seca, de floresta estacional semidecídua e de cerradão) (Rizzini, 1997; Ribeiro & Walter, 2008; Graeff, 2015). Além das vegetações florestais, o Cerrado também compreende vegetações campestres – nas quais ocorre a predominância do estrato herbáceo e graminóide – e savânicas, áreas em que algumas espécies arbóreas coexistem com espécies arbustivas, herbáceas e graminóides (Coutinho, 1978). Dessa forma, a vegetação do Cerrado é constituída por mosaicos de florestas, savanas e campos (Coutinho, 1990).

A grande variedade vegetacional reflete a diversidade geomorfológica do Cerrado. De acordo com Ab'Sáber (2003), o Cerrado pode ser considerado como o Domínio dos Chapadões Recobertos e Penetrados por Floresta Galeria, composto principalmente por cimeiras planálticas e escarpas rochosas. As áreas de cimeira e suas depressões associadas abrigam o gradiente vegetacional entre florestas e savanas (Rizzini, 1997). As áreas de cimeiras apresentam principalmente latossolos profundos, antigos, bastante lixiviados e, por consequência, pobres; enquanto em áreas mais profundas encontram-se os vales fluviais, de solos principalmente coluviões ou sedimentares recentes (Graeff, 2015).

Além da geomorfologia, o clima também tem grande influência na diversidade fisionômica. Como o Cerrado se encontra amplamente distribuído e ocupando grande parte do Brasil, a vegetação que o compõe é exposta a uma ampla variedade de temperaturas e precipitações. De maneira geral, o Cerrado apresenta temperaturas médias anuais entre 20 e 26 °C e precipitação média anual entre 750 e 2000 mm; esses valores, contudo, variam dependendo da região em questão, sendo as porções sul do bioma expostas a temperaturas

mais extremas e maiores níveis de precipitação (Eiten, 1972). O Cerrado, portanto, é considerado uma savana méstica (Lehmann et al., 2011) exposta à sazonalidade climática marcada por um período quente e chuvoso e a um período seco e relativamente frio (Eiten, 1972). A sazonalidade marcante dos invernos secos e verões chuvosos influencia diretamente a ocorrência de eventos de fogo, já que durante a estação chuvosa ocorre o crescimento e o acúmulo de biomassa, a qual é exposta à estação seca gerando diminuição no teor de água e criando material combustível para o início e continuidade das queimadas (Rissi et al., 2017; Rodrigues et al., in prep.). Assim, com o acúmulo de biomassa, as queimadas são comumente catalisadas por raios durante o final da estação chuvosa e também no final da estação seca (Ramos-Neto & Pivello, 2000) ou por ação antrópica (Pivello & Coutinho, 1996).

Dessa forma, além das influências exercidas pelo tipo de solo e pela geomorfologia, as vegetações do Cerrado são também delimitadas e estruturadas em função do fogo: as vegetações savânicas, diferente das florestais, são resilientes e adaptadas a este distúrbio (Coutinho, 1982, 1990, Figura 3). As espécies que habitam as áreas savânicas possuem diferentes formas de sobreviver ao distúrbio e regenerar no ambiente, sendo capazes de germinar (Zirondi et al., 2019), florescer (Fidelis et al., 2019; Pilon et al., 2018) e rebrotar (Pilon et al., 2020; Scalón et al., 2020) após a passagem do fogo.



Figura 3: Queimada prescrita em uma área de Campo Sujo na Reserva Natural Serra do Tombador, localizada do município de Cavalcante, em Goiás. Diferentemente de áreas florestais, as espécies de sistemas savânicos do Cerrado possuem atributos que conferem resistência ao fogo. Foto: Marco Chiminazzo.

Os atributos funcionais relativos ao fogo são amplamente distribuídos em espécies do Cerrado e indicam que a presença do fogo na vegetação ocorre há pelo menos quatro milhões de anos (Simon et al., 2009). De acordo com Simon *et al.* (2009), a evolução desse ecossistema se deu com a colonização de linhagens espécies de ecossistemas vizinhos nos quais o fogo é ausente, como a Mata Atlântica e a Floresta Amazônica. Dessa forma, diversos gêneros de plantas são comuns ao Cerrado e às vegetações circundantes (Pennington et al., 2006; Simon & Pennington, 2012), mas seus atributos funcionais podem variar de acordo com o tipo de vegetação em que as espécies ocorrem (savana ou floresta, por exemplo, Rossatto *et al.*, 2009; Hoffmann *et al.*, 2012).

O distúrbio do fogo no Cerrado, junto à disponibilidade de recursos, mantém seus diferentes tipos vegetacionais como estados alternativos de uma mesma vegetação (Dantas et al., 2016; Lehmann et al., 2014; Pausas, 2015b), enquanto uma complexa relação entre as estratégias das espécies vegetais, a disponibilidade de recursos, as condições do solo e o regime de fogo mantém as

abruptas divisões entre as vegetações savânicas e florestais (Graeff, 2015; Hoffmann et al., 2012; Rossatto et al., 2009). O fogo, entretanto, é o principal controlador desses estados alternativos da vegetação (Dantas et al., 2016), uma vez que quando suprimido permite a colonização de espécies florestais em áreas savânicas, gerando mudanças estruturais e de composição de espécies (Abreu et al., 2017; Durigan & Ratter, 2006).

Como as vegetações savânicas do Cerrado apresentam diferentes quantidades de gramíneas e espécies lenhosas (Coutinho, 1990), a quantidade de material combustível também varia entre elas (Miranda et al., 2009). As áreas que possuem maior cobertura lenhosa apresentam maior quantidade de biomassa viva não inflamável, além de ter como parte de seu material combustível quantidades significativas de folhas e ramos de árvores e arbustos de difícil consumo pelas chamas (De Castro & Kauffman, 1998; Kauffman et al., 1994; Miranda et al., 2002). Dessa forma, os eventos de fogo variam em função do tipo de vegetação e das diferentes características e quantidades de material combustível, fazendo com que áreas abertas possuam eventos de fogo mais severos e com maior frequência quando comparadas às áreas de savana mais adensadas (Coutinho, 1982; Miranda et al., 2009). Portanto, o Cerrado é um ecossistema que permite comparações sobre como diferentes atributos funcionais são distribuídos em espécies e fisionomias que estão expostas a distintas frequências e intensidades de fogo (além de poder comparar em áreas dependentes e sensíveis ao fogo, Hardesty *et al.*, 2005). Além disso, o Cerrado tem como principal consumidor de biomassa aérea o fogo, já que não abriga grandes mamíferos capazes de controlar o crescimento e distribuição das plantas através da herbivoria (como ocorre em savanas africanas, por exemplo, Dantas & Pausas, 2013; Archibald *et al.*, 2019). Desta forma, a grande diversidade de espécies e tipos de vegetações permite estudos que explorem não só a ocorrência de atributos funcionais, mas também as funcionalidades dos atributos no ecossistema, assim como suas respostas ao fogo que permitem a persistência das espécies nos sistemas inflamáveis.

Objetivos da dissertação

O trabalho teve como objetivo geral avaliar como diferentes atributos funcionais relativos à persistência de plantas lenhosas em ambientes sujeitos ao fogo se distribuem em um gradiente de savanas e florestas do Cerrado. O estudo investigou quatro atributos funcionais (índice de proteção de gemas, produção de casca, presença de tricomas e presença de gemas acessórias), um atributo de performance (posição do rebrote) e uma estratégia das plantas (forma de crescimento – arbustiva ou arbórea).

Perguntas e hipóteses da pesquisa

As perguntas da pesquisa foram organizadas em dois capítulos, escritos na norma da língua inglesa de acordo com as revistas científica que serão submetidos, que almejam investigar os atributos relacionados à persistência de plantas no Cerrado, sendo eles:

Capítulo 1 Be there for your buds: strategies of woody plants to insulate their buds from fire, a ser submetido para a revista científica New Phytologist.

Neste capítulo são abordadas as seguintes questões:

- a) *Existe um gradiente de proteção às gemas que atua em resposta à frequência pela qual as diferentes vegetações do Cerrado são expostas ao fogo natural?*

Hipótese: Sim. Espécies lenhosas encontradas em fisionomias com maior quantidade de material combustível e, como consequência, maior frequência de fogo (Campo Sujo e cerrado *sensu stricto*), apresentarão suas gemas aéreas mais protegidas, imersas no caule ou recobertas por uma densa camada de casca. De forma antagônica, espécies encontradas nas fisionomias florestais apresentarão suas gemas com pouca ou nenhuma proteção, pois nestas áreas o fogo está ausente. Assim, quanto maior a influência do fogo, maior será o grau de proteção das gemas encontrado nas espécies lenhosas.

- b) *Tricomas podem ser encontrados protegendo as gemas aéreas? Se sim, como se encontram distribuídos através das diferentes formas de crescimento e diferentes graus de proteção de gemas?*

Hipótese: Tem-se como hipótese que tricomas podem auxiliar as gemas na proteção contra o fogo, e espera-se que os tricomas sejam encontrados majoritariamente nas gemas de espécies que ocorrem nas áreas de savana. Uma vez que árvores possuem maior capacidade de crescer para além do impacto direto das chamas, espera-se que tricomas sejam mais encontrados em espécies arbóreas, exercendo proteção contra o fluxo de ar quente que emerge das chamas. Dessa forma, espera-se que tricomas sejam mais encontrados em gemas expostas ou pouco protegidas, exercendo uma camada de proteção análoga à casca.

- c) *No cenário pós-fogo, espécies do Cerrado que possuem maior grau de proteção às gemas realizam o rebrotamento aéreo? As áreas savânicas do Cerrado que possuem maior adensamento arbóreo apresentam maiores porcentagens de rebrote aéreo quando comparadas às áreas savânicas mais abertas?*

Hipóteses: Espera-se que espécies que apresentem maiores graus de proteção de gemas sejam capazes de realizar o rebrote aéreo. O oposto se espera para espécies que possuem baixa proteção de gemas aéreas, sendo esperado que estas realizem o rebrote majoritariamente por estruturas basais. Espera-se também que as áreas que possuem maior cobertura de espécies lenhosas (e por consequência menor quantidade de estrato graminóide combustível) apresentem maiores porcentagens de rebrote aéreo, uma vez que nestas o fogo é menos frequente e mais brando. As áreas savânicas com maiores quantidades de material graminóide combustível, por outro lado, apresentarão maiores taxas de rebrote basal e subterrâneo, já que o fogo se faz mais intenso e frequente.

- d) *Indivíduos lenhosos mais altos apresentam maiores taxas de rebrote aéreo quando comparados a indivíduos mais baixos?*

Hipótese: Sim. Uma vez que os indivíduos mais altos são expostos a uma menor intensidade de distúrbio do que os indivíduos mais baixos, espera-se que apresentem maiores taxas de rebrote aéreo. De forma contrária, espera-se que indivíduos mais baixos apresentem maiores taxas de rebrote basal ou subterrâneo.

Capítulo 2 Rapid bark growth protects buds in tropical savannas, a ser submetido para a revista científica Functional Ecology.

a) *Existe um gradiente de produção de casca que atua em resposta à frequência pela qual as diferentes vegetações do Cerrado são expostas ao fogo natural?*

Hipótese: Sim. As espécies encontradas em vegetações com maior presença de fogo apresentarão maior taxa de produção de casca, enquanto aquelas inseridas em áreas com pouca ou nenhuma influência do fogo apresentarão menor taxa de crescimento de casca.

b) *A taxa de produção da casca influencia o grau de proteção das gemas?*

Hipótese: Sim. Espécies que apresentarem maior taxa de crescimento de casca (produção de casca por unidade de tempo) também apresentarão maior grau de proteção às suas gemas, contribuindo assim para a persistência dos indivíduos com tais atributos funcionais nos ambientes inflamáveis do Cerrado. Espera-se, portanto, que uma interação de melhor proteção às gemas e maior produção de casca seja encontrada nas fisionomias expostas ao fogo.

c) *Há diferença entre a taxa de produção de casca quando consideradas espécies de diferentes formas de crescimento?*

Hipótese: Sim. Espera-se que espécies arbustivas apresentem uma maior produção de casca quando comparadas às espécies arbóreas, uma vez que encontram-se integralmente dentro das chamas durante os

eventos de fogo, sofrendo maior impacto do distúrbio sobre suas estruturas aéreas. Espera-se que árvores produzam menos casca, já que possuem capacidade de crescer acima do impacto direto das chamas.

Material e Métodos

Área de estudo

O estudo foi conduzido na Estação Ecológica de Santa Bárbara, localizada no município de Águas de Santa Bárbara (estado de São Paulo, 22°48'59" S, 49°14'12" W, 589 metros acima do nível do mar). A estação foi escolhida como área de estudo pois apresenta diversos tipos de vegetações do Cerrado, abrigando áreas campestres, savânicas e florestais (Fig. 4). A área é exposta à típica sazonalidade do Cerrado, tendo um verão quente e úmido e um inverno seco e mais frio. A temperatura média varia entre 18 °C no inverno e 22 °C no verão, enquanto a precipitação média anual oscila entre 1.000 e 1.300 mm (Melo & Durigan, 2011, 2009).

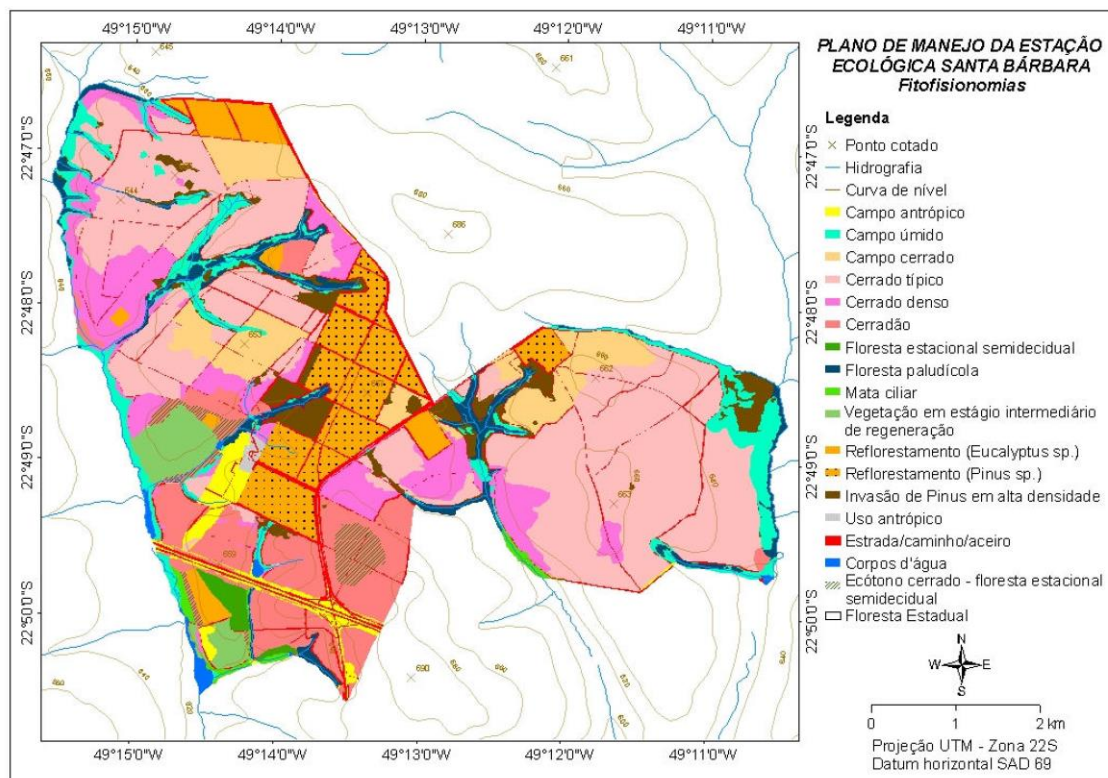


Figura 4: Localização da Estação Ecológica de Santa Bárbara onde o estudo foi realizado. A estação condensa diferentes tipos de vegetação do Cerrado, desde áreas campestres até áreas savânicas e florestais (Melo & Durigan, 2009).

Delineamento experimental

Para amostragem da vegetação foram estabelecidos, de forma aleatória, 30 transectos medindo 10 x 40 m, em três tipos de vegetação do cerrado de acordo com Coutinho (1978): Campo Sujo (fisionomia savânica aberta), cerrado *sensu stricto* (fisionomia savânica com estrato lenhoso adensado) e Cerradão (fisionomia florestal composta por espécies arbóreas de áreas de savana e de mata seca). Também foram estabelecidos 10 transectos em uma área de floresta estacional semidecidual (fisionomia de floresta tropical com espécies características da Mata Atlântica que ocorre em mosaicos permeando o cerrado, Ramos *et al.*, 2015; Souza, 2019). Estas vegetações foram escolhidas pois ocorrem em um gradiente de material combustível (gramíneas) que reflete a presença e a frequência de fogo em cada área. Enquanto o campo sujo possui grande cobertura de material graminóide (cerca de 80%), o cerrado *sensu stricto* possui aproximadamente 50%; já as fisionomias florestais não possuem

cobertura graminóide – exceto no caso do Cerradão em que gramíneas podem ser encontradas, mas sem formar um estrato contínuo (Figura 5) (Coutinho, 1982).



Figura 5: Vegetações savânicas e florestais do Cerrado amostradas neste estudo **a)** Campo Sujo **b)** cerrado *sensu stricto* **c)** Cerradão **d)** Florestas estacional semidecidual. Fotos: Dhemerson Conciani.

Em cada transecto foram amostradas todas as plantas lenhosas com altura entre 1,5 e 3 metros. Esse critério foi escolhido por se tratar de um momento decisivo na vida de plantas que ocorrem em áreas inflamáveis, já que durante um evento de fogo estariam integralmente expostas a ele (De Castro & Kauffman, 1998; Charles-Dominique *et al.*, 2015). No total, foram amostradas 4.512 indivíduos distribuídos em 123 espécies. Para cada uma dessas espécies, foram coletados ramos de 3 indivíduos diferentes em cada uma das áreas em que as espécies ocorriam e, em seguida, levados para o Laboratório de Ecologia da Vegetação da Universidade Estadual Paulista de Rio Claro, onde os atributos funcionais descritos abaixo foram analisados.

Análise dos atributos

Para verificar o quão bem as gemas se encontravam protegidas nos ramos aéreos, o índice de proteção de gemas (IBP, Charles-Dominique *et al.*, 2015) foi aplicado. Este índice aponta, em uma escala de zero a três, a posição da gema em relação à casca, sendo 0 para gemas totalmente expostas e 3 para gemas completamente cobertas pela casca. A presença de tricomas nas gemas, a presença de gemas acessórias, bem como a espessura da casca e a presença e número de anéis de crescimento nos ramos foram avaliados sob estereomicroscópio binocular, com câmera acoplada. Posteriormente, as mensurações foram feitas através do software ImageJ (Schneider *et al.*, 2012),

as quais foram utilizadas para obter a taxa de crescimento de casca (dividindo a espessura da mesma pelas unidades de crescimento – os anéis visíveis, Charles-Dominique *et al.*, 2017). A Figura 6 traz uma síntese gráfica do desenvolvimento metodológico da dissertação.

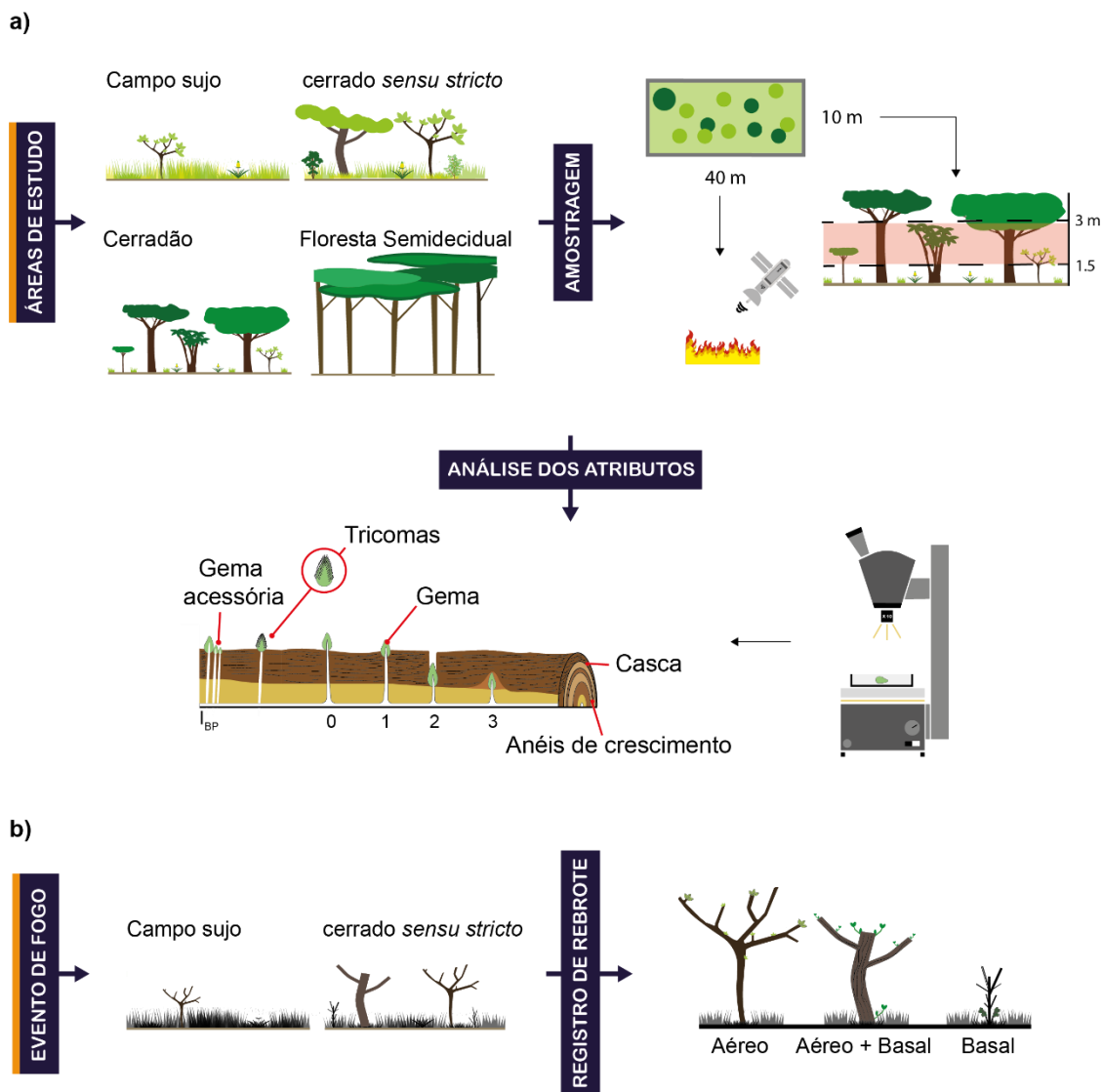


Figura 6: Síntese da metodologia adotada durante o desenvolvimento da pesquisa **a)** seleção de duas áreas savânicas (Campo Sujo e cerrado *sensu stricto*) e florestais (Cerradão e Floresta Semidecidual), nas quais foram estabelecidos transectos de 10 x 40 e amostrados todos os indivíduos lenhosos entre 1,5 e 3 metros de altura. Posteriormente, foram obtidas a frequência de fogo em cada área (dados de Conciani *et al.*, *in prep.*). Após a coleta das amostras, os ramos foram analisados em laboratório para averiguar a presença de quatro atributos funcionais: presença de gemas acessórias, presença de tricomas nas gemas, tipo de proteção de gema e taxa produção de casca (obtida através da divisão entre a espessura da casca e os anéis de crescimento). **b)** registro do tipo de rebrote realizado por plantas inseridas nas áreas de Campo

Sujo e cerrado *sensu stricto*. O rebrote pôde ocorrer de três formas: através de estruturas aéreas, basais ou abaixo do solo ou através das duas formas.

Por fim, após um evento accidental de queimada na Estação Ecológica de Santa Bárbara no dia 4 de novembro de 2019 (Figura 7a), foram registradas as respostas pós-fogo de 24 espécies localizadas em áreas de campo sujo e cerrado *sensu stricto*. Para tanto, 60 dias após o distúrbio, foram observadas as posições de rebrote (basal, aéreo, ambos), para 3-5 indivíduos de cada espécie, levando em consideração a altura dos indivíduos amostrados (Figura 7b).

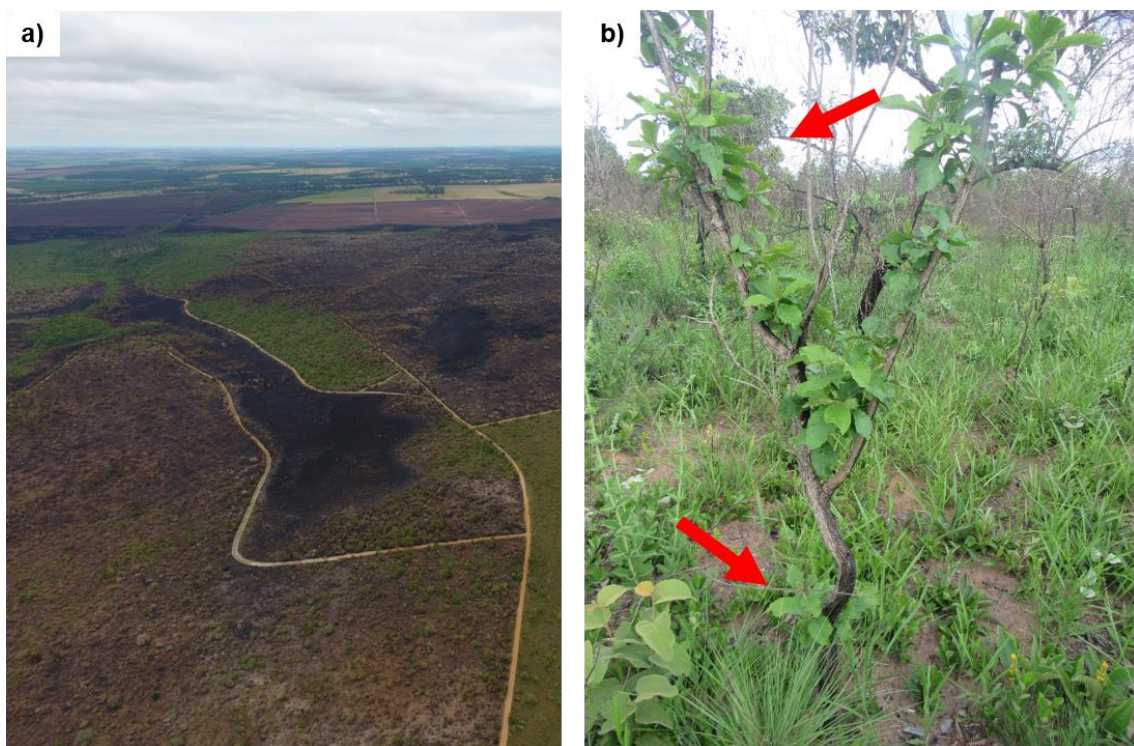


Figura 7: **a)** Imagem aérea de áreas de Campo Sujo e cerrado *sensu stricto* atingidas pelo fogo na Estação Ecológica de Santa Bárbara **b)** rebrote aéreo e basal indicado pelas flechas vermelhas na espécie *Aegiphila integrifolia* (Jacq.). Fotos: a) Dhemerson Conciani, b) Aline Bertolosi Bombo.

Referências bibliográficas

- Abreu, R.C.R., Hoffmann, W.A., Vasconcelos, H.L., Pilon, N.A., Rossatto, D.R., Durigan, G., 2017. The biodiversity cost of carbon sequestration in tropical savanna. *Sci. Adv.* 3, e1701284. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1701284>
- Ab'Sáber, A., 2003. Os domínios de natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas, 1st ed. Ateliê Editorial, São Paulo.
- Archibald, S., Hempson, G.P., Lehmann, C., 2019. A unified framework for plant life-history strategies shaped by fire and herbivory. *New Phytologist* 224, 1490–1503.
- Bell, A.D., Bell, A., Dines, T.D., 1999. Branch construction and bud defence status at the canopy surface of a West African rainforest. *Biological Journal of the Linnean Society* 66, 481–499. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1999.tb01922.x>
- Bellingham, P.J., Sparrow, A.D., 2000. Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos* 89, 409–416. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.890224.x>
- Bond, W., Keeley, J., 2005. Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends Ecol Evol* 20, 387–394. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.04.025>
- Bond, W.J., 2013. Fire and plants. Springer, Place of publication not identified.
- Bond, W.J., 2005. Large parts of the world are brown or black: A different view on the 'Green World' hypothesis. *J Veg Sci* 16, 261–266. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02364.x>
- Bond, W.J., Midgley, J.J., 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends Ecol Evol* 16, 45–51. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)02033-4](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)02033-4)
- Bowman, D.M.J.S., Balch, J.K., Artaxo, P., Bond, W.J., Carlson, J.M., Cochrane, M.A., D'Antonio, C.M., DeFries, R.S., Doyle, J.C., Harrison, S.P., Johnston, F.H., Keeley, J.E., Krawchuk, M.A., Kull, C.A., Marston, J.B., Moritz, M.A., Prentice, I.C., Roos, C.I., Scott, A.C., Swetnam, T.W., van der Werf, G.R., Pyne, S.J., 2009. Fire in the Earth System. *Science* 324, 481–484. <https://doi.org/10.1126/science.1163886>
- Bradstock, R.A., Auld, T.D., 1995. Soil Temperatures During Experimental Bushfires in Relation to Fire Intensity: Consequences for Legume Germination and Fire Management in South-Eastern Australia. *The Journal of Applied Ecology* 32, 76–84. <https://doi.org/10.2307/2404417>
- Bruehlheide, H., Dengler, J., Purschke, O., Lenoir, J., Jiménez-Alfaro, B., Hennekens, S.M., Botta-Dukát, Z., Chytrý, M., Field, R., Jansen, F., Kattge, J., Pillar, V.D., Schrod, F., Mahecha, M.D., Peet, R.K., Sandel, B., van Bodegom, P., Altman, J., Alvarez-Dávila, E., Arfin Khan, M.A.S., Attorre, F., Aubin, I., Baraloto, C., Barroso, J.G., Bauters, M., Bergmeier, E., Biurrun, I., Bjorkman, A.D., Blonder, B., Čarni, A., Cayuela, L., Černý, T., Cornelissen, J.H.C., Craven, D., Dainese, M., Derroire, G., De Sanctis, M., Díaz, S., Doležal, J., Farfan-Rios, W., Feldpausch, T.R., Fenton, N.J., Garnier, E., Guerin, G.R., Gutiérrez, A.G., Haider, S., Hattab, T., Henry, G., Hérault, B., Higuchi, P., Hölzel, N., Homeier, J., Jentsch, A., Jürgens, N., Kącki, Z., Karger, D.N., Kessler, M., Kleyer, M., Knollová, I., Korolyuk, A.Y., Kühn, I., Laughlin, D.C., Lens, F., Loos, J., Louault, F., Lyubenova, M.I., Malhi, Y., Marcenò, C., Mencuccini, M., Müller, J.V., Munzinger, J., Myers-Smith, I.H., Neill, D.A., Niinemets, Ü., Orwin, K.H., Ozinga, W.A., Penuelas, J., Pérez-Haase, A., Petřík, P., Phillips, O.L., Pärtel, M., Reich, P.B., Römermann, C., Rodrigues, A.V., Sabatini, F.M., Sardans, J., Schmidt, M., Seidler, G., Silva Espejo, J.E., Silveira, M., Smyth, A., Sporbert, M., Svenning, J.-C., Tang, Z., Thomas, R., Tsiripidis, I., Vassilev, K., Violle, C., Virtanen, R., Weiher, E., Welk, E., Wesche, K., Winter, M., Wirth, C., Jandt, U., 2018. Global trait-environment relationships of plant communities. *Nat Ecol Evol* 2, 1906–1917. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0699-8>
- Bruni, A., Tosi, B., Modenesi, P., 1987. Morphology and secretion of glandular trichomes in *Tamus communis*. *Nord. J. Bot.* 7, 79–84. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1987.tb00918.x>

- Burrows, G.E., 2002. Epicormic strand structure in *Angophora*, *Eucalyptus* and *Lophostemon* (Myrtaceae) - implications for fire resistance and recovery. *New Phytol* 153, 111–131. <https://doi.org/10.1046/j.0028-646X.2001.00299.x>
- Burrows, G.E., Hornby, S.K., Waters, D.A., Bellairs, S.M., Prior, L.D., Bowman, D.M.J.S., 2010. A wide diversity of epicormic structures is present in Myrtaceae species in the northern Australian savanna biome - implications for adaptation to fire. *Aust. J. Bot.* 58, 493. <https://doi.org/10.1071/BT10107>
- Burrows, G.E., Hornby, S.K., Waters, D.A., Bellairs, S.M., Prior, L.D., Bowman, D.M.J.S., 2008. Leaf Axil Anatomy and Bud Reserves in 21 Myrtaceae Species from Northern Australia. *International Journal of Plant Sciences* 169, 1174–1186. <https://doi.org/10.1086/591985>
- Calow, P., 1987. Towards a Definition of Functional Ecology. *Functional Ecology* 1, 57–61. <https://doi.org/10.2307/2389358>
- Charles-Dominique, T., Beckett, H., Midgley, G.F., Bond, W.J., 2015. Bud protection: a key trait for species sorting in a forest-savanna mosaic. *New Phytol* 207, 1052–1060. <https://doi.org/10.1111/nph.13406>
- Charles-Dominique, T., Midgley, G.F., Bond, W.J., 2017. Fire frequency filters species by bark traits in a savanna-forest mosaic. *J Veg Sci* 28, 728–735. <https://doi.org/10.1111/jvs.12528>
- Clarke, P.J., Lawes, M.J., Midgley, J.J., Lamont, B.B., Ojeda, F., Burrows, G.E., Enright, N.J., Knox, K.J.E., 2013. Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire. *New Phytol* 197, 19–35. <https://doi.org/10.1111/nph.12001>
- Coutinho, L.M., 1990. Fire in the Ecology of the Brazilian Cerrado, in: Goldammer, J.G. (Ed.), *Fire in the Tropical Biota*, Ecological Studies. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 82–105. https://doi.org/10.1007/978-3-642-75395-4_6
- Coutinho, L.M., 1982. Ecological Effects of Fire in Brazilian Cerrado, in: Huntley, B.J., Walker, B.H. (Eds.), *Ecology of Tropical Savannas*, Ecological Studies. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 273–291. https://doi.org/10.1007/978-3-642-68786-0_13
- Coutinho, L.M., 1978. O conceito de cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* 1, 17–23.
- Cremer, K., 1972. Morphology and development of the primary and accessory buds of *Eucalyptus regnans*. *Aust. J. Bot.* 20, 175–195. <https://doi.org/10.1071/BT9720175>
- Dantas, V. de L., Hirota, M., Oliveira, R.S., Pausas, J.G., 2016. Disturbance maintains alternative biome states. *Ecol Lett* 19, 12–19. <https://doi.org/10.1111/ele.12537>
- Dantas, V. de L., Pausas, J.G., 2013. The lanky and the corky: fire-escape strategies in savanna woody species. *J Ecol* 101, 1265–1272. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12118>
- De Castro, E.A., Kauffman, J.B., 1998. Ecosystem structure in the Brazilian Cerrado: a vegetation gradient of aboveground biomass, root mass and consumption by fire. *J. Trop. Ecol.* 14, 263–283. <https://doi.org/10.1017/S0266467498000212>
- Diaz, S., Cabido, M., Casanoves, F., 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9, 113–122. <https://doi.org/10.2307/3237229>
- Diaz, S., Hodgson, J.G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J.H.C., Jalili, A., Montserrat-Martí, G., Grime, J.P., Zarrinkamar, F., Asri, Y., Band, S.R., Basconcelo, S., Castro-Díez, P., Funes, G., Hamzehee, B., Khoshnevi, M., Pérez-Harguindeguy, N., Pérez-Rontomé, M.C., Shirvany, F.A., Vendramini, F., Yazdani, S., Abbas-Azimi, R., Bogaard, A., Boustani, S., Charles, M., Dehghan, M., Torres-Espuny, L., Falczuk, V., Guerrero-Campo, J., Hynd, A., Jones, G., Kowsary, E., Kazemi-Saeed, F., Maestro-Martínez, M., Romo-Díez, A., Shaw, S., Siavash, B., Villar-Salvador, P., Zak, M.R., 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *J Veg Sci* 15, 295–304. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2004.tb02266.x>

- Durigan, G., Ratter, J.A., 2006. Successional Changes in Cerrado and Cerrado/Forest Ecotonal Vegetation in Western São Paulo State, Brazil, 1962-2000. *Edinb. J. Bot.* 63, 119–130. <https://doi.org/10.1017/S0960428606000357>
- Eiten, G., 1972. The Cerrado Vegetation of Brazil. *Botanical Review* 38, 201–341.
- Fidelis, A., Rosalem, P., Zanzarini, V., Camargos, L.S., Martins, A.R., 2019. From ashes to flowers: a savanna sedge initiates flowers 24 h after fire. *Ecology* 100, e02648. <https://doi.org/10.1002/ecy.2648>
- Freitas, K.A.D., Miotto, S.T.S., 2014. O gênero *Moquiniastrium* (Asteraceae, Gochnatioideae, Gochnatieae) na região sul do Brasil. Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Fróes, F.F.P. de C., Gama, T. do S.S., Feio, A.C., Demarco, D., Aguiar-Dias, A.C.A. de, 2015. Structure and distribution of glandular trichomes in three species of Bignoniaceae. *Acta Amaz.* 45, 347–354. <https://doi.org/10.1590/1809-4392201404393>
- Gignoux, J., Clobert, J., Menaut, J.-C., 1997. Alternative fire resistance strategies in savanna trees. *Oecologia* 110, 576–583. <https://doi.org/10.1007/s004420050198>
- Graeff, O., 2015. Fitogeografia do Brasil: uma atualização de bases e conceitos, 1st ed. NAU Editora, Rio de Janeiro.
- Grime, J.P., 2001. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. John Wiley & Sons Ltd., Chinchester, England.
- Grubb, P.J., 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* 52, 107–145. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1977.tb01347.x>
- Hardesty, J., Myers, R., Fulks, W., 2005. Fire, Ecosystems and People: A Preliminary Assessment of Fire as a Global Conservation Issue. *Fire Manag.* 22, 78–87.
- He, T., Lamont, B.B., Manning, J., 2016. A Cretaceous origin for fire adaptations in the Cape flora. *Sci Rep* 6, 34880. <https://doi.org/10.1038/srep34880>
- He, T., Pausas, J.G., Belcher, C.M., Schwillk, D.W., Lamont, B.B., 2012. Fire-adapted traits of *Pinus* arose in the fiery Cretaceous. *New Phytol* 194, 751–759. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04079.x>
- Hoffmann, W.A., Geiger, E.L., Gotsch, S.G., Rossatto, D.R., Silva, L.C.R., Lau, O.L., Haridasan, M., Franco, A.C., 2012. Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecol Lett* 15, 759–768. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01789.x>
- Kauffman, J.B., Cummings, D.L., Ward, D.E., 1994. Relationships of Fire, Biomass and Nutrient Dynamics along a Vegetation Gradient in the Brazilian Cerrado. *The Journal of Ecology* 82, 519. <https://doi.org/10.2307/2261261>
- Keddy, P.A., 1992. A Pragmatic Approach to Functional Ecology. *Functional Ecology* 6, 621–626. <https://doi.org/10.2307/2389954>
- Keeley, J.E., Pausas, J.G., Rundel, P.W., Bond, W.J., Bradstock, R.A., 2011. Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends Plant Sci* 16, 406–411. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.04.002>
- Keeley, J.E., Rundel, P.W., 2005. Fire and the Miocene expansion of C4 grasslands: Miocene C4 grassland expansion. *Ecology Letters* 8, 683–690. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00767.x>
- Kichenin, E., Wardle, D.A., Peltzer, D.A., Morse, C.W., Freschet, G.T., 2013. Contrasting effects of plant inter- and intraspecific variation on community-level trait measures along an environmental gradient. *Funct Ecol* 27, 1254–1261. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12116>
- Klimesčová, J., Klimeš, L., 2007. Bud banks and their role in vegetative regeneration – A literature review and proposal for simple classification and assessment. *Perspect Plant Ecol* 8, 115–129. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2006.10.002>

- Lamont, B.B., He, T., 2017. Fire-Prone as a Prerequisite for the Evolution of Fire-Adapted Traits. *Trends in Plant Science* 22, 278–288.
<https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.11.004>
- Lamont, B.B., He, T., Yan, Z., 2019. Evolutionary history of fire-stimulated resprouting, flowering, seed release and germination. *Biol Rev* 94, 903–928.
<https://doi.org/10.1111/brev.12483>
- Lawes, M.J., Richards, A., Dathe, J., Midgley, J.J., 2011. Bark thickness determines fire resistance from fire-prone tropical savanna in north Australia. *Plant Ecol* 212, 2057–2069.
- Lehmann, C.E.R., Anderson, T.M., Sankaran, M., Higgins, S.I., Archibald, S., Hoffmann, W.A., Hanan, N.P., Williams, R.J., Fensham, R.J., Felfili, J., Hutley, L.B., Ratnam, J., San Jose, J., Montes, R., Franklin, D., Russell-Smith, J., Ryan, C.M., Durigan, G., Hiernaux, P., Haidar, R., Bowman, D.M.J.S., Bond, W.J., 2014. Savanna Vegetation-Fire-Climate Relationships Differ Among Continents. *Science* 343, 548–552.
<https://doi.org/10.1126/science.1247355>
- Lehmann, C.E.R., Archibald, S.A., Hoffmann, W.A., Bond, W.J., 2011. Deciphering the distribution of the savanna biome. *New Phytologist* 191, 197–209.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03689.x>
- Lusa, M.G., Cardoso, E.C., Machado, S.R., Appezzato-da-Glória, B., 2015. Trichomes related to an unusual method of water retention and protection of the stem apex in an arid zone perennial species. *AoB PLANTS* 7. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plu088>
- Meier, A.R., Saunders, M.R., Michler, C.H., 2012. Epicormic buds in trees: a review of bud establishment, development and dormancy release. *Tree Physiology* 32, 565–584.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tps040>
- Melo, A.C.G., Durigan, G., 2011. Estação Ecológica de Santa Bárbara - Plano de Manejo. Instituto Florestal, Secretaria do Meio Ambiente.
- Melo, A.C.G., Durigan, G., 2009. Plano de Manejo - Estação Ecológica de Santa Bárbara (Resumo Executivo). Instituto Florestal, Secretaria do Meio Ambiente.
- Miranda, H.S., Bustamante, M.M.C., Miranda, A.C., 2002. The Fire Factor, in: *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. Columbia University Press, New York.
- Miranda, H.S., Sato, M.N., Neto, W.N., Aires, F.S., 2009. Fires in the cerrado, the Brazilian savanna, in: *Tropical Fire Ecology*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 427–450. https://doi.org/10.1007/978-3-540-77381-8_15
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858.
<https://doi.org/10.1038/35002501>
- Noble, I.R., Slatyer, R.O., 1979. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances, in: *Succession, Advances in Vegetation Science*. Dr. W. JUNK bv PUBLISHERS THE HAGUE, Nijmegen, The Netherlands.
- Nock, C.A., Vogt, R.J., Beisner, B.E., 2016. Functional Traits, in: John Wiley & Sons Ltd (Ed.), *ELS*. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK, pp. 1–8.
<https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0026282>
- Pausas, J.G., 2017. Bark thickness and fire regime: another twist. *New Phytol* 213, 13–15.
<https://doi.org/10.1111/nph.14277>
- Pausas, J.G., 2015a. Bark thickness and fire regime. *Funct Ecol* 29, 315–327.
<https://doi.org/10.1111/1365-2435.12372>
- Pausas, J.G., 2015b. Alternative fire-driven vegetation states. *J Veg Sci* 26, 4–6.
<https://doi.org/10.1111/jvs.12237>
- Pausas, J.G., Keeley, J.E., 2014. Evolutionary ecology of resprouting and seeding in fire-prone ecosystems. *New Phytol* 204, 55–65. <https://doi.org/10.1111/nph.12921>

- Pausas, J.G., Lamont, B.B., Paula, S., Appezzato-da-Glória, B., Fidelis, A., 2018. Unearthing belowground bud banks in fire-prone ecosystems. *New Phytol* 217, 1435–1448. <https://doi.org/10.1111/nph.14982>
- Pennington, R.T., Richardson, J.E., Lavin, M., 2006. Insights into the historical construction of species-rich biomes from dated plant phylogenies, neutral ecological theory and phylogenetic community structure. *New Phytol* 172, 605–616. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01902.x>
- Pilon, N.A.L., Cava, M.G.B., Hoffmann, W.A., Abreu, R.C.R., Fidelis, A., Durigan, G., 2020. The diversity of post-fire regeneration strategies in the cerrado ground layer. *J Ecol* 1365–2745.13456. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13456>
- Pilon, N.A.L., Hoffmann, W.A., Abreu, R.C.R., Durigan, G., 2018. Quantifying the short-term flowering after fire in some plant communities of a cerrado grassland. *Plant Ecology & Diversity* 11, 259–266. <https://doi.org/10.1080/17550874.2018.1517396>
- Pivello, V.R., Coutinho, L.M., 1996. A qualitative successional model to assist in the management of Brazilian cerrados. *Forest Ecology and Management* 87, 127–138. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03829-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03829-7)
- Ramos, V.S., Durigan, G., Franco, G.A.D.C., Siqueira, M.F., Rodrigues, R.R., 2015. Árvores da Floresta Estacional Semidecidual: Guia de Identificação de Espécies, 2nd ed. Edusp - Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Ramos-Neto, M.B., Pivello, V.R., 2000. Lightning Fires in a Brazilian Savanna National Park: Rethinking Management Strategies. *Environmental Management* 26, 675–684. <https://doi.org/10.1007/s002670010124>
- Reich, P.B., Wright, I.J., Cavender-Bares, J., Craine, J.M., Oleksyn, J., Westoby, M., Walters, M.B., 2003. The Evolution of Plant Functional Variation: Traits, Spectra, and Strategies. *International Journal of Plant Sciences* 164, S143–S164. <https://doi.org/10.1086/374368>
- Ribeiro, J.F., Walter, B.M.T., 2008. As principais fitofisionomias do bioma Cerrado, in: *Cerrado: Ecologia e Flora*, Embrapa Cerrados. Planaltina, pp. 151–212.
- Rissi, M.N., Baeza, M.J., Gorgone-Barbosa, E., Zupo, T., Fidelis, A., 2017. Does season affect fire behaviour in the Cerrado? *Int. J. Wildland Fire* 26, 427–433. <https://doi.org/10.1071/WF14210>
- Rizzini, C.T., 1997. Tratado de fitogeografia do Brasil, 2nd ed. Âmbito Cultural, Rio de Janeiro.
- Rodrigues, C.A., Zironi, H.L., Fidelis, A., in prep. Fire frequency affects fire behavior in open savannas in the Cerrado.
- Rosell, J.A., 2016. Bark thickness across the angiosperms: more than just fire. *New Phytol* 211, 90–102. <https://doi.org/10.1111/nph.13889>
- Rosell, J.A., Gleason, S., Méndez-Alonzo, R., Chang, Y., Westoby, M., 2014. Bark functional ecology: evidence for tradeoffs, functional coordination, and environment producing bark diversity. *New Phytol* 201, 486–497. <https://doi.org/10.1111/nph.12541>
- Rossatto, D.R., Hoffmann, W.A., Franco, A.C., 2009. Differences in growth patterns between co-occurring forest and savanna trees affect the forest-savanna boundary. *Funct Ecol* 23, 689–698. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01568.x>
- Sancho, G., Roque, N., 2020. *Moquiniastrum* in Flora do Brasil 2020 em Construção [WWW Document]. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. URL <http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB130849> (accessed 8.10.20).
- Scalon, M.C., Fabricius Maia Chaves Bicalho Domingos, Wesley Jonatar Alves da Cruz, Ben Hur Marimon Júnior, Beatriz Schwantes Marimon, Imma Oliveras, 2020. Diversity of functional trade-offs enhances survival after fire in Neotropical savanna species. *J Veg Sci* 31, 139–150. <https://doi.org/10.1111/jvs.12823>
- Schneider, C.A., Rasband, W.S., Eliceiri, K.W., 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nat Methods* 9, 671–675. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>

- Schuurink, R., Tissier, A., 2020. Glandular trichomes: micro-organs with model status? *New Phytol* 225, 2251–2266. <https://doi.org/10.1111/nph.16283>
- Silva, G.S.D., Ferraro, A., Ogando, F.I.B., Aguiar, C.L.D., Appezzato-Da-Glória, B., 2020. Structures related to resprouting potential of two Myrtaceae species from Cerrado: morpho-anatomical and chemical studies. *An. Acad. Bras. Ciênc.* 92, e20180472. <https://doi.org/10.1590/0001-3765202020180472>
- Simon, M.F., Grether, R., de Queiroz, L.P., Skema, C., Pennington, R.T., Hughes, C.E., 2009. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proc Natl Acad Sci* 106, 20359–20364. <https://doi.org/10.1073/pnas.0903410106>
- Simon, M.F., Pennington, T., 2012. Evidence for Adaptation to Fire Regimes in the Tropical Savannas of the Brazilian Cerrado. *Int J Plant Sci* 173, 711–723. <https://doi.org/10.1086/665973>
- Souza, V.C., 2019. Guia das plantas da mata atlântica: floresta estacional, 1st ed. Liana, Piracicaba.
- Souza, V.C., Flores, T.B., Colletta, G.D., Coelho, R.L.G., 2019. Guia das plantas do Cerrado. Taxon.
- Vesk, P.A., Westoby, M., 2004. Sprouting ability across diverse disturbances and vegetation types worldwide. *J Ecology* 92, 310–320. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00871.x>
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Wagner, G.J., 1991. Secreting Glandular Trichomes: More than Just Hairs. *Plant Physiol.* 96, 675–679. <https://doi.org/10.1104/pp.96.3.675>
- Waters, D.A., Burrows, G.E., Harper, J.D.I., 2010. *Eucalyptus regnans* (Myrtaceae): A fire-sensitive eucalypt with a resprouter epicormic structure. *American Journal of Botany* 97, 545–556. <https://doi.org/10.3732/ajb.0900158>
- Werker, E., 2000. Trichome diversity and development, in: *Advances in Botanical Research*. Elsevier, pp. 1–35. [https://doi.org/10.1016/S0065-2296\(00\)31005-9](https://doi.org/10.1016/S0065-2296(00)31005-9)
- Zirondi, H.L., Silveira, F.A.O., Fidelis, A., 2019. Fire effects on seed germination: Heat shock and smoke on permeable vs impermeable seed coats. *Flora* 253, 98–106. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.03.007>

**Be there for your buds: strategies of woody plants to insulate their buds
from fire**

Marco Chiminazzo¹, Aline Bertolosi Bombo¹, Tristan Charles-Dominique²,
Alessandra Fidelis¹

¹ Lab of Vegetation Ecology, Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto
de Biociências, Avenida 24-A, 1515, Rio Claro, 13506-900, Brazil.

² Institute of Ecology and Environmental Sciences – Paris CNRS UMR 7618,
Sorbonne University, Paris, France.

Author for correspondence: Marco Chiminazzo

(marco.chiminazzo@unesp.br, +55 19 3526 4200)

Summary

(1) Species from vegetations exposed to fire are capable to persist in the environment by resprouting from buds. Savanna and forest mosaics provide a great opportunity to disclose strategies for surviving fire, as they contrast between fire regimes and fire adaptations.

(2) Using an integrative approach combining macroanatomy and morphology at a community scale, we analyzed the alternative strategies to insulate buds and tested: a) whether they improve post-fire responses of 28 species in the savannas; b) how these differ between shrubs and trees, and c) how these influence community filtering along with an increasing fire frequency gradient.

(3) A mix of traits was related to the community assembly and the species persistence in fire-prone landscapes. Species from the savanna differed from the ones in the forests by better protecting their buds using bark and hairs, allowing shoots of new branches from several bud-carry structures after fire.

(4) Species from fire-disturbed savannas have a complex interaction of persistence traits regarding bud protection. More than a single protective trait can be found associated to the buds and with each other, allowing several different resprouting outcomes concerning their presence.

Keywords: alternative stable states, bark, community filtering, fire frequency, forest, persistence niche, savanna, trichomes.

Introduction

One of the goals of contemporary ecology is to understand how species are assembled and their traits selected to fit the ecosystems in which they occur. From a global perspective, patterns of trait selection are helping to identify the main drivers of community assembly worldwide (Díaz *et al.*, 2004; Kattge *et al.*, 2011; Bruehlheide *et al.*, 2018). Although many advances have been made to understand how species traits are distributed and related to ecosystems composed by heterogeneous landscapes, most of the efforts neglected the role played by the persistence niche and how the systems can be driven by disturbance-plant feedback (Bond & Midgley, 2001).

Fire is an ideal type of disturbance that allows us to explore how plant-disturbance feedbacks shape ecosystems since it is widely distributed through different vegetation types across the globe (Bowman *et al.*, 2009). In fire-prone systems, fire is a strong evolutionary driver of plant adaptations, implying in a great diversity of traits and strategies related to the capacity to resist and/or tolerate the disturbance events (Lamont *et al.*, 2018). As a plant-trait driver, fire consequently alters vegetation structure and composition, being recognized as a key disturbance shaping community assembly and ecosystems boundaries in different biomes (Pausas, 2015; Pausas & Bond, 2020).

To persist in a fire-prone environment, woody species must be able not only to survive the fire event but also to re-colonize the area during the post-fire scenario (Bond & Midgley, 2001). A set of traits and strategies is recognized concerning plant survival: species can escape flames by investing in height (lanky strategy), and tolerate them by investing in a thicker bark (corky strategy, (Dantas & Pausas, 2013a); by resisting and quickly rebuilding aboveground biomass (Clarke *et al.*, 2013), by investing in woody density and in bark growth (Charles-Dominique *et al.*, 2017; Scalon *et al.*, 2020), by hiding buds and regenerative structures under the bark (Burrows *et al.*, 2010; Charles-Dominique *et al.*, 2015) or by resprouting from specialized belowground organs (Clarke *et al.*, 2013; Pausas *et al.*, 2018). Therefore, a detailed screening of strategies and traits is required to predict species' survival and persistence ability, as well as to differentiate fire-prone from fire-sensitive vegetations.

However, not only the presence of persistence traits but also how these traits interact with each other is of great importance to evaluate the alternative survival strategies to the passage of fire. Since each trait requires an investment of the plant, tradeoffs between traits are expected to occur. For instance: species that developed the corky strategy tend to have smaller individuals than species that invest in the lanky strategy (Dantas & Pausas, 2013a). Species with specialized belowground organs produce little bark aboveground (Charles-Dominique *et al.*, 2017), and species that invest in thick and corky bark show less dense timber (Scalon *et al.*, 2020). The same tradeoffs are expected about the persistence strategies: plants can escape fire by hiding their buds under the soil or in branches above the flame height (Clarke *et al.*, 2013).

In savannas, the woody vegetation is mainly composed of shrubs and trees exposed to different fire frequencies and intensities, leading to a mosaic of vegetation types shaped by this disturbance (Pausas, 2015). Considering that tradeoffs occur between the persistence traits and strategies, do they also occur depending on the plant's growth form? Do persistence strategies reflect the fire gradient faced by woody species in savanna systems? Does the absence of a single persistence trait imply that the plant is unprotected and unable to persist during and after a fire event? If so, species can be segregated into groups considering their persistence strategy. However, is a detailed screening necessary to predict the species survival abilities?

The Cerrado (Neotropical savanna) represents an ideal type of vegetation to test these questions. Fire is highly related to the evolution of this ecosystem, which has been shaping vegetation for at least 4 My by selecting plant lineages from neighboring fire-free vegetation (Simon *et al.*, 2009). Its vegetation occurs naturally distributed in mosaics of grasslands, savannas, and forests, which creates a gradient of fire-prone to fire-sensitive vegetation types, allowing comparisons regarding the influences of fire within the same climatic conditions. Unlike other savannas worldwide, the Cerrado lacks large herbivores, indicating that the plant-fire feedback is mainly responsible for maintaining the Cerrado vegetation (Dantas *et al.*, 2016). Lastly, the great diversity of species composing the Cerrado suggests an underlying high

functional diversity, which provides an opportunity to test traits at the community level.

In this study, we investigated how different sets of traits and strategies may be selected in a gradient from fire-prone to fire-sensitive environments regarding the persistence of woody species to fire. We integrated ecological and macroanatomical approaches at the community level by testing how resistance traits – bud protection, presence of accessory buds, and trichomes – and resprouting strategies – aerial and basal or belowground – are distributed across species with different growth forms (shrubs or trees) under distinct fire frequencies. We addressed the following questions: Do traits related to bud protection reflect the fire gradient (i.e. communities under low fire frequency present lower degree of protection)? Does the set of traits vary according to growth forms (i.e. shorter species like shrubs that face a more intense disturbance have greater bud protection)? In the post-fire scenario, is bud protection by bark related to resprouting strategy (i.e. species with greater bud protection are more related to the aerial resprouting)? Does vegetation where the fire is less frequent show more aerial resprouting strategy when compared to open systems, where fire is more frequent (i.e. savanna areas with less fuel load and less intense fires are mainly represented by the aerial resprouting)? Can structures other than bark – such as trichomes – help to protect exposed buds? If so, can trichomes be linked to bud protection?

Material and Methods

Vegetation description

The study was carried out at the Santa Bárbara Ecological Station (SBES, 22°48'59" S, 49°14'12" W, 589 m.a.s.l.), in southeastern Brazil. The vegetation is exposed to a markedly wet and hot summer and a dry and mild winter. The mean annual rainfall ranges from 1,000 to 1,300 mm, while the mean annual temperature varies from 18 to 22 °C, depending on the season. The SBES is formed by a diverse number of Cerrado physiognomies, ranging from open grasslands to savannas and forests (Melo & Durigan, 2009). The woody vegetation is spread into four physiognomies that present an inverse amount of tree and grass cover among them. Due to the amount of C4 grasses covering each physiognomy, they are exposed to different fire frequencies and severities and can be divided into savanna and forest systems. The savanna vegetation types range from open savannas to woody savannas, while the forest vegetations types are the cerradão (a forest composed by savanna and dry forests tree species, where fire occurrence is rare, Coutinho, 1990) to semideciduous seasonal forests (tropical forest composed by species of the Atlantic Forest, being considered a fire-sensitive forest, Fig. 1). Fire frequencies for each vegetation type from 1984-2019 are shown in Table S1.

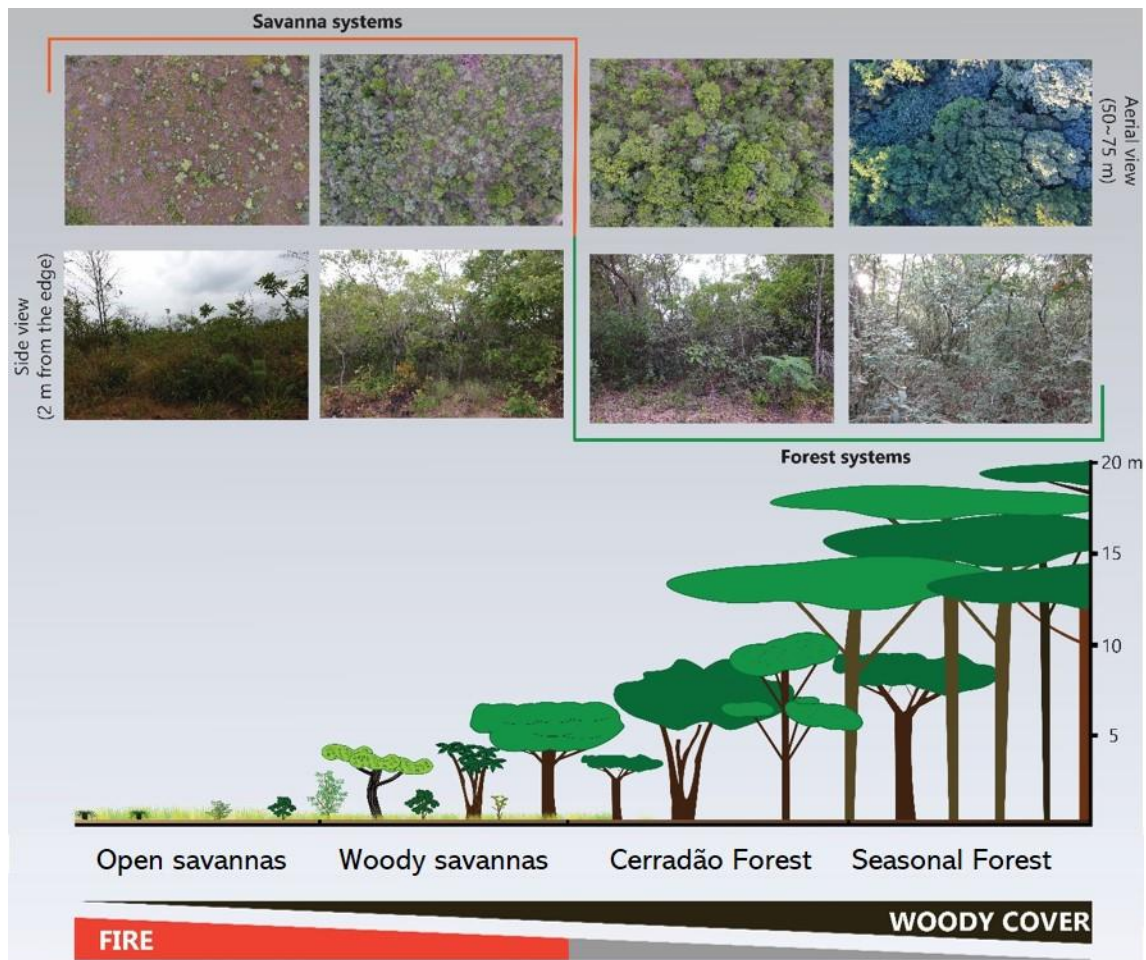


Fig. 1 Vegetation types of the Cerrado. The structural differences between the vegetation types are related to grass and woody cover, dividing savanna from forest systems co-existing within the same area. The savanna systems are characterized by a higher cover of grasses (20 to 50% of tree cover, aerial view), less dense vegetation (side view), and shorter individuals. Forest systems have closed canopy and lower grass cover (aerial view) and have dense woody vegetation (side view) with taller individuals.

Methods

Plant traits

We randomly established 40 transects of 10 x 40 m across the fire frequency gradient shown in Figure 1. The transects were distributed in each Cerrado vegetation type, from open and woody savannas – where fire is more frequent – to the cerradão and seasonal semideciduous forests – where fire is absent. To avoid recording buds during their bud break after fire, we sampled plants during the middle of the rainy season and only on vegetation patches that were not submitted to recent fires. We then recorded every woody individual with a height ranging from 1.5 to 3 m tall (within the flame zone), leading to a total of 4,512 individuals sampled belonging to 123 species (Table S2). We sampled three to five branches belonging to different individuals of each species in each area of their occurrence for trait description.

The degree of bud protection was assessed through longitudinal sections of the aerial branches following Burrows *et al.* (2010) classification (see Charles-Dominique *et al.*, 2015). Buds were classified according to the four classes of the Index of bud protection (IBP) considering their position in relation to the bark. This index gives information about the level of protection of the aerial buds, according to the following criteria: Buds fully exposed on the bark surface were scored as 0; buds slightly exposed but with their meristems protected under the bark layer were scored as 1; buds located at the base of depression in the bark scored as 2; buds fully covered by the bark were scored as 3. We dissected each bud and recorded the presence of trichomes and accessory buds (Fig. 2). We did not consider epicormic strands, because they are hard to differentiate from other cells during dormancy or initial cell development (Burrows, 2002), especially considering the great amount of sampled species. Lastly, for each species, we recorded the predominant growth-form (shrub or tree according to Abreu *et al.*, 2017 and Flora do Brasil 2020 under construction, 2020).

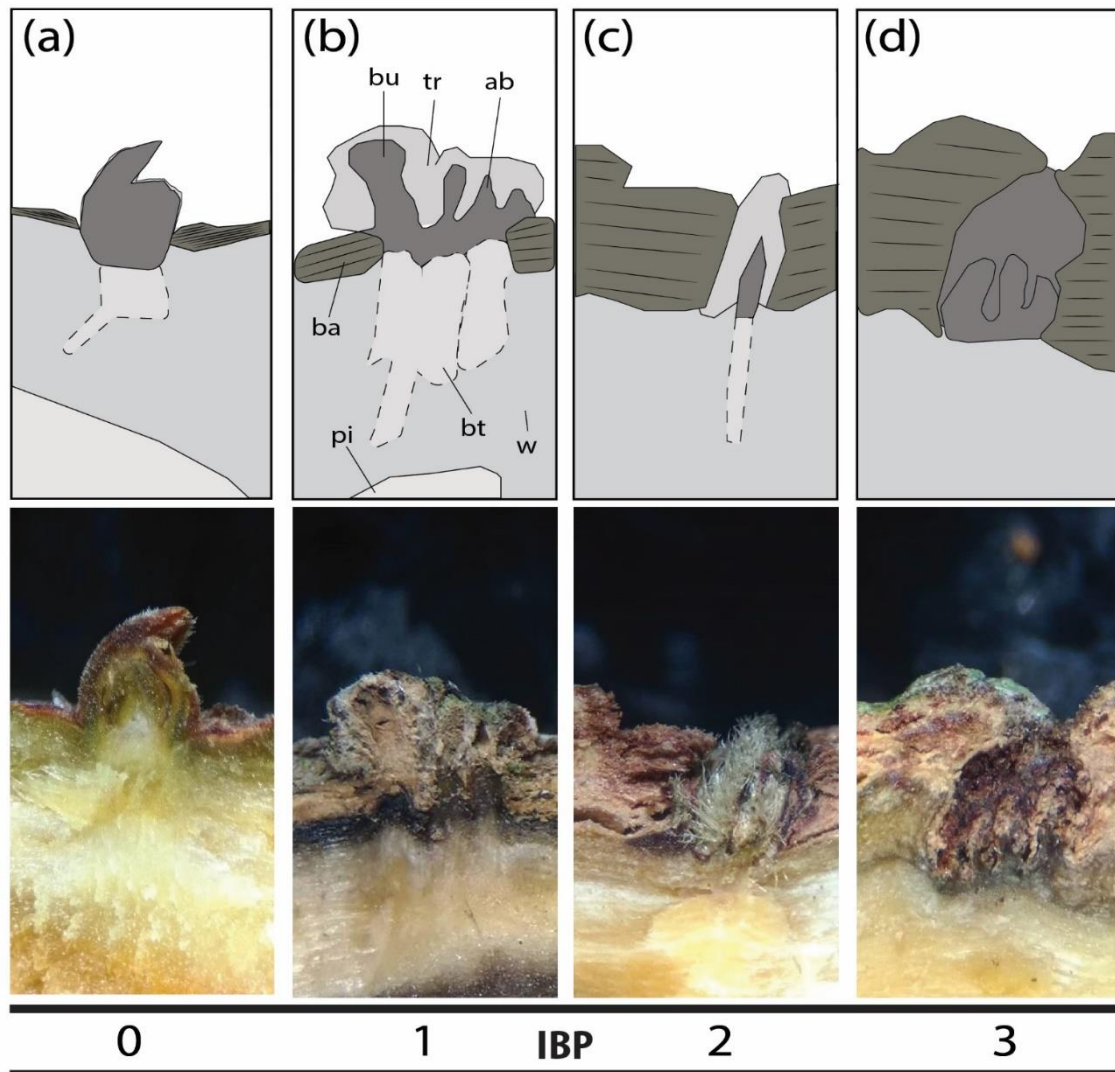


Fig. 2 Index of bud protection (I_{BP}) applied to woody species of the Cerrado. Species with their buds fully exposed are considered to have no bud protection, being attributed to the lowest index value ($I_{BP} = 0$). Buds exposed on the bark surface but with their meristems covered by bark shows low protection ($I_{BP} = 1$). Buds inserted in a depression of the bark are considered to have a medium bud protection ($I_{BP} = 2$), while buds fully covered by the bark are considered to have high bud protection, giving the maximum value of the index ($I_{BP} = 3$).

a) *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae) b) *Moquiniastrum polymorphum* subsp. *ceanothifolium* (Asteraceae) c) *Qualea grandiflora* (Vocysiaceae) d) *Connarus suberosus* (Connaraceae)

bu = bud; **tr** = trichomes; **ab** = accessory bud; **ba** = bark; **bt** = bud trace; **pi** = pith; **w** = wood.

Post-fire responses

There was a firestorm at the SBES on November 4th, 2019. Two months after the fire event, we recorded the resprouting responses of 28 different species from open and woody savannas ranging from 1.5-3 m height. We recorded if the individuals were resprouting and from where the new branches were shooting (aerial or basal – near the soil and from belowground structures). To obtain the most frequent resprouting strategies (capacity to resprout and position of the shooting branches) of open and the woody savannas, we established randomly 10 plots of 10 x 10 m and recorded the resprouting response of every woody individual. For both cases (area and species sampling), each resprouting individual was assigned to one of the three categories: basal resprouting (new branches shooting from the base of the trunk or belowground organs), aerial resprouting (new branches growing exclusively from the trunk or the branches) and aerial and basal resprouting (when both strategies were found within the same individual) (Clarke *et al.*, 2013, see examples in Figure S3). Dead or non-resprouting individuals were assigned to the non-resprouting category.

Statistical analysis

We used the RLQ and fourth-corner methods (Kleyer *et al.*, 2012; Dray *et al.*, 2014) to explore which bud traits (protection by bark or by trichomes and the presence of accessory buds) were related to vegetation types that are exposed to fire disturbance. After testing that the co-structure between traits and environment was significant, we analyzed each trait-environment relationship using the 4th corner method (model 6; N perm = 9999; Dolédec *et al.*, 1996). To avoid the type I error inflation due to multiple testing, we corrected the p-values using the false discovery rate method (Benhamin & Hochberg, 1995).

To test the relationship between bud protection and the species growth form and the relationship between the individual's height and the position of post-fire resprouting we performed generalized linear models (GLM) with a Gaussian distribution. The same analysis was performed to test the post-fire responses of the 28 species regarding their bud protection. As the outcome was

discrete (the position from where the individual was resprouting), a Poisson distribution was fitted to the models.

As the traits could be related to a phylogenetic signal across the sampled species phylogeny, we tested the traits' conservatism using the Blomberg's K and Pagel's λ indexes (Pagel, 1999; Blomberg *et al.*, 2003). Blomberg's K indicates how much of the trait variance could be explained by the phylogeny (if $K < 1$, then the traits have less phylogenetic signal than expected by the Brownian Motion model), while a low Pagel's λ indicates a weak phylogenetic signal concerning a given trait (Crisp & Cook, 2012; Swenson, 2014). The analyses were performed after we obtained the evolutionary tree with branches distances for 100 out of the 109 species identified on species level by using the megatree for seed plants from Zanne *et al.* (2014). All analyses were performed on the R software (v. 3.6.2, R Core Team, 2019) using the *ade4* (Dray *et al.*, 2014), the *vegan* (Oksanen *et al.*, 2019), the *lme4* (Bates *et al.*, 2015), the *phytools* (Revell, 2012), the *phylocomr* (Ooms *et al.*, 2019), the *brranching* (Chamberlain, 2020) and the *ape* (Blomberg *et al.*, 2020) packages on R environment.

Results

Out of the 123 species recorded in all the four areas, 61 did not have any type of aerial bud protection by bark ($I_{bp} = 0$), 36 had low bud protection ($I_{bp} = 1$), 19 species had their buds deeply inserted on the bark ($I_{bp} = 2$) and seven presented the maximum protection, with their buds completely isolated from the outside by the bark ($I_{bp} = 3$). Most of the species (83, 67%) were trees, while 40 (33%) were shrubs. Accessory buds were found in 16% of the species, and trichomes were present in the buds of 52% of the species (Table S3). Concerning the distribution of the traits across the species phylogeny, we did not find any relationship, as suggested by K -values < 0.25 and λ -values < 0.001 .

Bud related traits vs. growth forms and fire gradient

The first axis of the RLQ analysis separated savanna systems (open and woody savannas) composed of species with higher bud protection, from the

forest systems (cerradão and seasonal forest) composed of species with less protected buds (Fig. **3a**, Table S4). Species in savannas also had more trichomes than the ones in the forest systems (Fig. **3b**, Table S4), while accessory buds were not related to neither of the systems (Fig. **3c**, Table S4). However, accessory buds were found in 40% of the savanna species (open savanna), while in less than 10% from the forest species (seasonal forest). The second axis of the RLQ analysis accounted for low eigenvalue and projected inertia, indicating that bud protection instead of trichomes or accessory buds is the key trait differentiating species in the systems (Table S5, Fig. S6). Shrubs have higher bud protection by bark when compared to trees ($P = 0.002$) but share the same percentage of species with trichomes ($P = 0.42$). The presence of trichomes or accessory buds was not related to the index of bud protection. Finally, accessory buds were not related to species growth-forms.

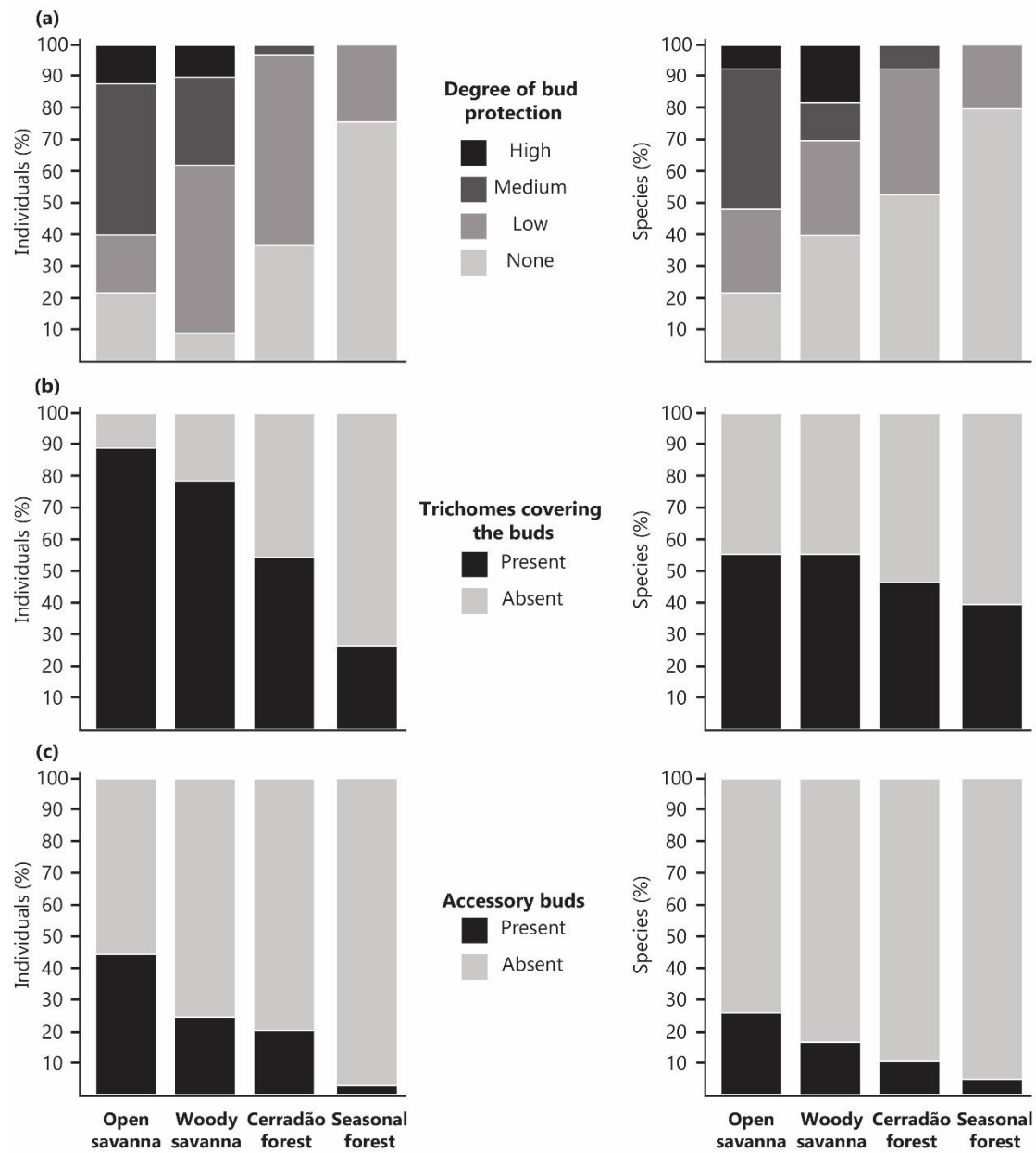


Fig. 3 Distribution of bud-related traits across the Cerrado vegetation types. **a)** degree of bud protection **b)** presence of trichomes covering the buds and **c)** the presence of accessory buds. See Fig. 2 for the trait's details.

Post-fire resprouting x bud protection

Individuals with less protected aerial buds resprouted from basal or belowground structures ($P = 0.04$, Fig. 4a). However, four species (*Campomanesia adamantium* – Myrtaceae, *Handroanthus ochraceus* – Bignoniaceae, *Myrcia multiflora* – Myrtaceae, and *Vochysia tucanorum* – Vochysiaceae) with no bud protection were able to resprout both from the branches and the base of their trunk. The resprouting strategy was not related to growth-form since shrubs and trees were capable to resprout from both aerial and basal structures ($P = 0.99$, Fig. 4b). However, tree species were more likely to resprout from aerial structures (80%) when compared to shrubs (59%).

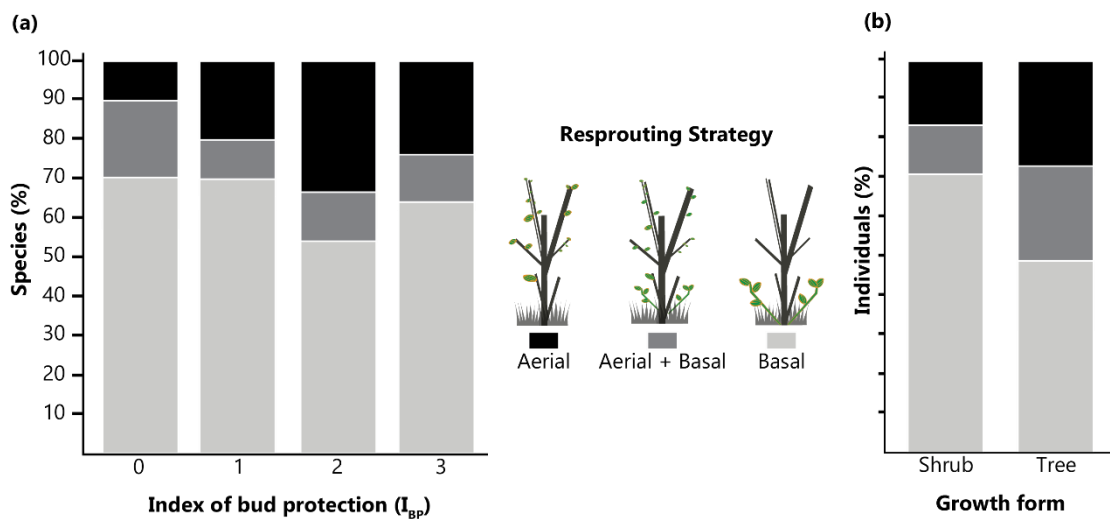


Fig. 4 Resprouting responses of woody species after a high-intensity fire in savanna landscapes of the Cerrado concerning to what extent their aerial buds were protected by bark. Species were able to resprout from aerial or basal structures or to mix both strategies **a)** resprouting strategy concerning how well the aerial buds were protected from fire **b)** resprouting strategy regarding the species growth form.

Open and woody savannas were represented mainly by individuals resprouting from basal and underground structures after fire (Fig. 5a). The location of the new resprout showed to be related to the individual's height: taller individuals resprouted more from aerial structures, while shorter

individuals resprouted mainly from basal structures (aerial resprouting = 3.34 ± 1.31 m, basal resprouting = 1.86 ± 1.07 m, $P \leq 0.0001$, Fig. 5b).

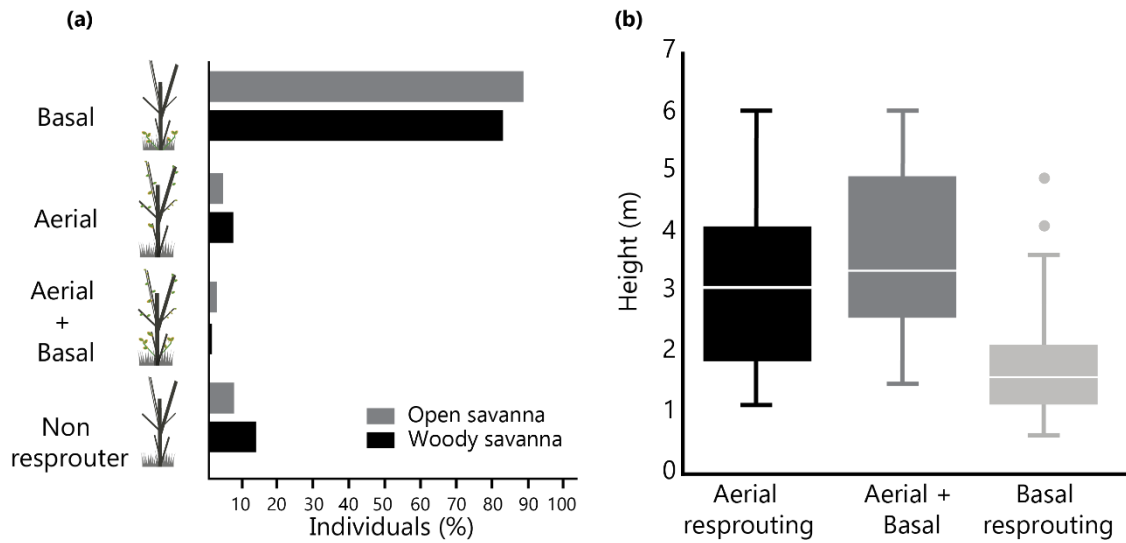


Fig. 5 Post-fire responses of woody species from the Cerrado. **a)** Woody community post-fire responses in two savanna landscapes of the Cerrado regarding their resprouting strategy. The individuals were able to resprout their aerial biomass either from basal or aerial structures or to mix both strategies. Dead individuals and plants without new shoots of aerial biomass were considered as non-resprouters. **b)** Resprouting responses in relation to the individual's height of woody species from savanna landscapes of the Cerrado after a high-intensity fire. Taller individuals resprouted more from aerial buds ($P \leq 0.0001$).

Discussion

Two post-disturbance strategies are mainly responsible for species persistence and survival in fire-prone environments: they can recolonize the area by germinating new individuals (Grubb, 1977) or persisting by resprouting (Bond & Midgley, 2001). Thus, resprouter species must be able to protect their regenerative structures (buds) from fire, either by insulating them under the soil (Pausas *et al.*, 2018) or under the bark (Burrows *et al.*, 2010). The protection and position of buds and the amount of resources are considered the key determinants to predict how plants will resprout after a disturbance event (Clarke *et al.*, 2013).

Our results showed that the protection of aerial buds provided by the bark is a trait that selects species to occur in savanna environments (Charles-Dominique *et al.*, 2015; Scalon *et al.*, 2020). Due to the presence of a continuous C₄ grass layer, fire is recurrent in savanna systems, thus exposing the woody vegetation to the disturbance (Bond & Keeley, 2005). Therefore, when compared to species occurring in the forest, savanna species better protect their buds by hiding them in depressions in the bark or by fully covering them under the bark layer, avoiding their contact with the flames.

A variety of factors leads to distinct fire intensities in savanna systems. Seasonality, time since last fire, and tree density play an important role in generating fires with different intensities and severities, while the presence of high amounts of dead biomass also influence fires, resulting in higher flames (De Castro & Kauffman, 1998; Miranda *et al.*, 2009; Rissi *et al.*, 2017). The woody savannas of the Cerrado have at least 30% more woody cover when compared to open savannas, and the grass and herbaceous layer can be found in discontinuous patches (Ribeiro & Walter, 2008). In that case, aerial buds of the woody savanna would be exposed to less frequent and intense fire, and therefore, the aerial resprout would be a more recurrent strategy when compared to open savannas, where the fire is more severe. However, our results showed that although woody savannas had a tendency of having more individuals resprouting from aerial structures than from the base, shrubs and trees mainly resprouted from basal structures, indicating the same pattern observed in open savannas.

As well as for different savanna types, species with distinct growth forms are also exposed to different disturbance severities. In our study site, due to fire suppression and the accumulation of dead biomass, flame height reached six to eight meters (pers. observ.), exposing the branches even of tall individuals to fire, and making taller individuals account for most of the community aerial resprouting strategy. Shorter individuals faced more severe disturbance, as their whole aerial biomass was exposed directly to the flames, leading to the increasing of the basal resprouting strategy from older, more resistant structures that survived the damage (Clarke *et al.*, 2013). These post-fire observations explain why shrub species need to better protect their aerial buds when compared to trees, since their branches are exposed directly to the flames. Oppositely, tree species are more capable to escape the direct effects of flames by investing in height, thus exposing their buds to less intense damages (see the lanky and the corky strategies, Dantas & Pausas, 2013). However, even with a high level of bud protection, Cerrado species can also resprout from basal and belowground structures, regardless of the growth form, evidencing a highly adapted flora to fire: depending on fire severity, savanna species can resprout from different structures and position, persisting in the system.

Although the protection exerted by the bark was the key trait to select species by their bud traits in the fire gradient (Charles-Dominique *et al.*, 2015), bark is not the only trait capable to cover buds and, thus, create a layer between the environment and the bud's surface. Trichomes were distributed widely in 52% of the species, being present in both trees and shrub species. Moreover, trichomes were commonly found in species in the savanna systems, where fire frequency is high. We suggest that trichomes may help to ameliorate the impact of the hot airflow over the buds, possibly increasing the chance of buds to survive fire events, even if they are unprotected by the bark, once trichomes are well known to protect plant organs, mainly under harsh conditions (Werker, 2000).

Trichomes protect the meristematic apices by creating a physical barrier over the structures (Werker, 2000), avoiding herbivory and preventing the desiccation created by the excess of light (Fahn & Cutler, 1992; Turner, 1994;

Werker, 2000). Trichomes are also capable to secrete mucilaginous and resinous substances, considered to be hydrophilic (Bruni *et al.*, 1987; Paiva & Martins, 2011). In seeds, for instance, mucilage is responsible for increasing the absorption of water, which can create a physical barrier between the inner tissues and the environmental atmosphere, possibly preventing the diffusion of water and oxygen between them (Gorai *et al.*, 2014). However, trichomes that are not capable of secreting substances also exert an important role. Plants from arid environments are exposed to overheating and protect their structures with a dense layer of trichomes (Johnson, 1975; Turner, 1994; Werker, 2000). In that case, this layer creates a boundary of still air which traps moisture and reduces plant evaporation (Crawley, 1996). Thus, a good approach to achieve the possible role of trichomes found in buds to overcome fire would be to anatomically confirm the presence of mucilaginous and resinous compounds in buds of savanna species, as well as their disposition over the buds surface.

In the post-fire scenario, species that better protected their buds using the bark were more likely to resprout from aerial branches. Intriguingly, a few species with low bud protection were also capable of aerial resprouting, and trichomes were found in most of them (75%). These observations also suggest the potential role of trichomes in protecting the buds and thus, enabling the aerial resprout in woody species. Another trait that may also be connected to the aerial resprouting of species with low index of bud protection is the presence of epicormic strands. These structures did not necessarily carry buds or buds primordia (Cremer, 1972), and their development is mainly driven by fire during the post-disturbance (Burrows, 2002; Burrows *et al.*, 2010; Crisp *et al.*, 2011), which may also explain how species with no visible bud protection ($I_{BP} = 0$ or 1) had their resprouting enhanced in aerial branches, as their index of bud protection was obtained in sites of fire suppression.

Although not significantly related to savanna or forest systems, the presence of accessory buds was more likely to be found in species occurring in savannas, since 65% of all species that showed their presence occurred exclusively in open and woody savannas. If well protected, even buds inside the higher temperature zone during a fire will be able to resprout after disturbances (Bellingham & Sparrow, 2000; Clarke *et al.*, 2013; Burrows & Chisnall, 2016), as

they can be found better protected than the main bud (Meier *et al.*, 2012). However, resprouting ability under several successive fires would probably be enhanced by the presence of more buds per branch, as they tend to be smaller than the main bud and often found hidden by them (Burrows *et al.*, 2008), thus suggesting that the presence of accessory buds is a trait that may enhance the capacity of species to resprout by increasing the aerial bud bank (Burrows *et al.*, 2008; Meier *et al.*, 2012; Charles-Dominique *et al.*, 2015).

Finally, our results evidenced that even with the absence of a single protection trait (i.e. bud protection by bark), buds can still be protected and able to resprout. The variation in the degree of bud protection by bark across growth forms suggests that the disturbance severity selects this protection trait since shrubs – species more exposed to the flames – better protect their buds when compared to tree species. These results, however, do not necessarily mean that a single trait and strategy occur throughout savanna species. Besides hiding their buds deep in the bark on their branches, some species can also have a layer of trichomes covering their buds, as well as be able to resprout from both basal and belowground structures. Therefore, a conceptual model can be drawn from these results: species may be protected not only by the bark and more than one trait can be found, which may increase their chance to persist in fire-prone environments. Depending on the severity of the disturbance, resprouting may occur from different structures (Bellingham & Sparrow, 2000; Clarke *et al.*, 2013). Branch resprouting may be enhanced by the presence of trichomes covering buds and by accessory buds, even if buds show low bud protection by the bark. Once closer to the soil, stems and older branches face more severe fire damage and, in that case, medium to higher bud protection by the bark (and also the association with trichomes) would translate into aerial resprout. Lastly, bud-bearing belowground structures are protected from fire, insulated by the soil, leading to basal and belowground resprouting (Fig. 6).

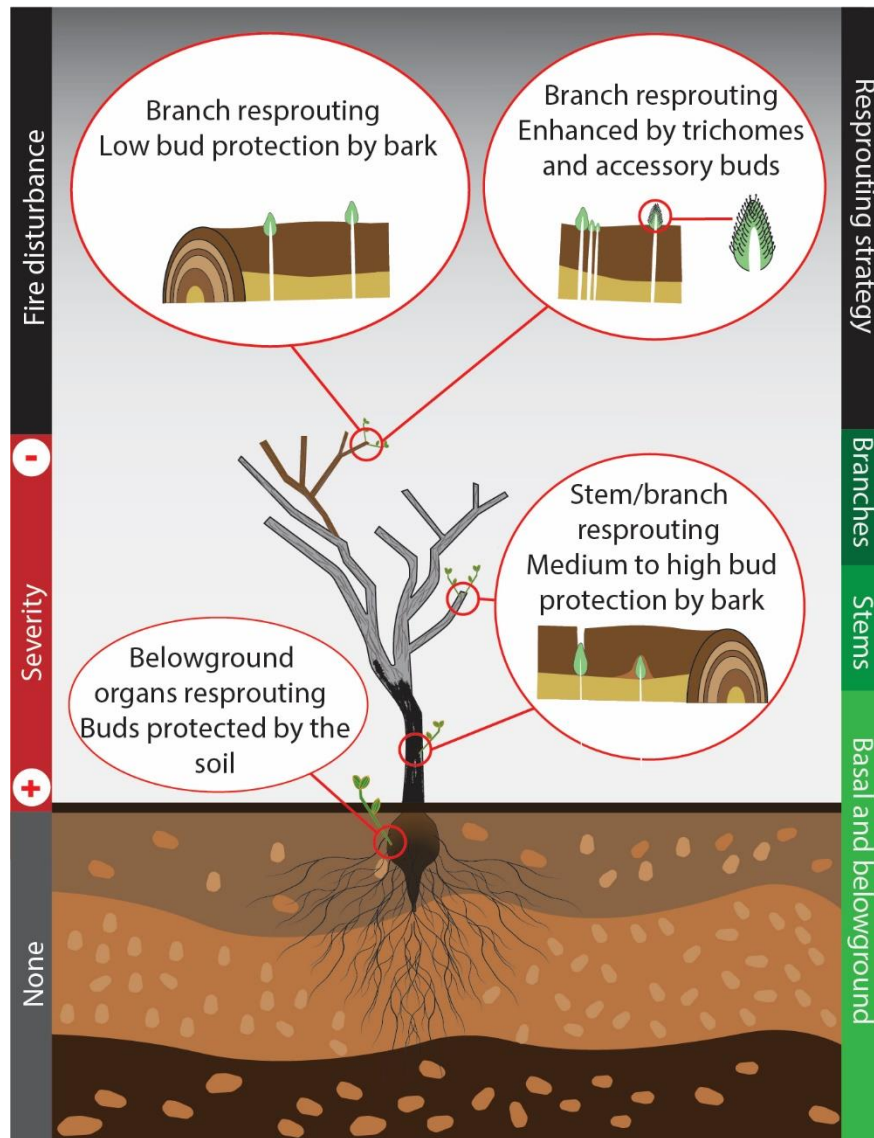


Fig. 6. A conceptual model showing different resprouting strategies regarding differences in fire severity the traits involved. Although not exclusively, species can use different traits and strategies to resprout after fire. The right side of the figure shows the structures from where resprouting can occur according to the fire severity shown on the left side of the figure. Traits that can allow the new shoots to resprout are described in the white balloons. The species represented is *Stryphnodendron rotundifolium* (Fabaceae), a widely distributed savanna species from Brazil that have a high degree of bud protection ($I_{BP} = 2$), belowground organ (xylopodium, Pilon *et al.*, 2020), several accessory buds (4-6 per node) and trichomes covering buds. This species is capable to resprout from both aerial and basal parts of the plant after fire.

Conclusions

Woody species have a wide range of traits capable to assure their persistence in fire-prone environments. In the Cerrado, bud protection traits allowed the recovery after fire events. More than a single trait, however, can be found protecting the buds, which suggests that several adaptations may interact to allow the post-fire resprouting to occur. Trichomes, for instance, were found to be related to species occurring under frequent fire disturbance, but it was not related to the presence of bark protection. These observations evidence the high diversity of persistence traits present in plants of fire-prone systems. In the Cerrado, savanna species showed several types of resprouting with different sets of traits protecting their buds. With more studies screening different set of persistence traits from a community perspective, it will be possible to test if the patterns observed for the Cerrado are also present in other savannas or if its high species diversity underlies the great amount of persistence traits and strategies. We conclude that persistence of woody individuals is a high-stake game, as species are highly prepared to overcome fire disturbances and grant their persistence in savannas under frequent fires.

Acknowledgments

The authors are thankful to Dhemerson Conciani, Gabriela Damasceno, Giovana Chiari, Mariana Dairel, Vagner Zanzarini, Renon Andrade and the staff of Santa Bárbara Ecological Station for the help during the field work. We also thank Daniel Alves and Dhemerson Conciani for helping us with the fire frequency data. We also thank Davi Rossatto and Marcelo Simon for the suggestions on the manuscripts and the help and discussions concerning the phylogenetic analyses. MAC received financial support from CNPq (134582/2018-7) and FAPESP (2018/21300-6), ABB from FAPESP (2017/02934-1) and AF received grant from CNPq (303988/2018-5). This study received financial support from FAPESP (2015/06743-0) and CNPq (406505/2018-7).

References

- Abreu RCR, Hoffmann WA, Vasconcelos HL, Pilon NA, Rossatto DR, Durigan G. 2017.** The biodiversity cost of carbon sequestration in tropical savanna. *Science Advances* **3**: e1701284.
- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S. 2015.** Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software* **67**.
- Bellingham PJ, Sparrow AD. 2000.** Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos* **89**: 409–416.
- Benhamin Y, Hochberg Y. 1995.** Controlling the False Discovery Rate: A Practical and Powerful Approach to Multiple Testing. *Journal of the Royal Statistic Society* **57**: 289–300.
- Blomberg S, Bolker B, Brown J, Claramunt S, Claude J, Cuong HS, Desper R, Didier G, Durand B, Dutheil J, et al. 2020.** Package ‘ape’ - Analyses of Phylogenetics and Evolution.
- Blomberg SP, Garland T, Ives AR. 2003.** TESTING FOR PHYLOGENETIC SIGNAL IN COMPARATIVE DATA: BEHAVIORAL TRAITS ARE MORE LABILE. *Evolution* **57**: 717–745.
- Bond W, Keeley J. 2005.** Fire as a global ‘herbivore’: the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* **20**: 387–394.
- Bond WJ, Midgley JJ. 2001.** Ecology of sprouting in woody plants: The persistence niche. *Trends in Ecology and Evolution* **16**: 45–51.
- Bowman DMJS, Balch JK, Artaxo P, Bond WJ, Carlson JM, Cochrane MA, D’Antonio CM, DeFries RS, Doyle JC, Harrison SP, et al. 2009.** Fire in the earth system. *Science* **324**: 481–484.
- Bruehlheide H, Dengler J, Purschke O, Lenoir J, Jiménez-Alfaro B, Hennekens SM, Botta-Dukát Z, Chytrý M, Field R, Jansen F, et al. 2018.** Global trait–environment relationships of plant communities. *Nature Ecology & Evolution* **2**: 1906–1917.
- Bruni A, Tosi B, Modenesi P. 1987.** Morphology and secretion of glandular trichomes in *Tamus communis*. *Nordic Journal of Botany* **7**: 79–84.
- Burrows GE. 2002.** Epicormic strand structure in Angophora, Eucalyptus and Lophostemon (Myrtaceae) - implications for fire resistance and recovery. *New Phytologist* **153**: 111–131.
- Burrows GE, Chisnall LK. 2016.** Buds buried in bark: the reason why *Quercus suber* (cork oak) is an excellent post-fire epicormic resprouter. *Trees* **30**: 241–254.

Burrows GE, Hornby SK, Waters DA, Bellairs SM, Prior LD, Bowman DMJS. 2008. Leaf Axil Anatomy and Bud Reserves in 21 Myrtaceae Species from Northern Australia. *Int. J. Plant Sci.* **169**: 1174–1186.

Burrows GE, Hornby SK, Waters DA, Bellairs SM, Prior LD, Bowman DMJS. 2010. A wide diversity of epicormic structures is present in Myrtaceae species in the northern Australian savanna biome implications for adaptation to fire. *Australian Journal of Botany* **58**: 493–507.

Chamberlain S. 2020. *Package 'Brranching'*.

Charles-Dominique T, Beckett H, Guy FM, William JB. 2015. Bud protection: a key trait for species sorting in a forest–savanna mosaic. *New Phytologist* **207**: 1052–1060.

Charles-Dominique T, Midgley GF, Bond WJ. 2017. Fire frequency filters species by bark traits in a savanna–forest mosaic. *Journal of Vegetation Science* **28**: 728–735.

Clarke PJ, Lawes MJ, Midgley JJ, Lamont BB, Ojeda F, Burrows GE, Enright NJ, Knox KJE. 2013. Resprouting as a key functional trait: How buds, protection and resources drive persistence after fire. *New Phytologist* **197**: 19–35.

Coutinho LM. 1990. Fire in the Ecology of the Brazilian Cerrado. In: Goldammer JG, ed. *Ecological Studies. Fire in the Tropical Biota*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 82–105.

Crawley MJ (Ed.). 1996. *Plant ecology*. Oxford ; Malden, MA, USA: Blackwell Science.

Cremer K. 1972. Morphology and development of the primary and accessory buds of *Eucalyptus regnans*. *Australian Journal of Botany* **20**: 175–195.

Crisp MD, Burrows GE, Cook LG, Thornhill AH, Bowman DMJS. 2011. Flammable biomes dominated by eucalypts originated at the Cretaceous–Palaeogene boundary. *Nature Communications* **2**: 193.

Crisp MD, Cook LG. 2012. Phylogenetic niche conservatism: what are the underlying evolutionary and ecological causes? *New Phytologist* **196**: 681–694.

Dantas V de L, Hirota M, Oliveira RS, Pausas JG. 2016. Disturbance maintains alternative biome states (M Rejmanek, Ed.). *Ecology Letters* **19**: 12–19.

Dantas VDL, Pausas JG. 2013a. The lanky and the corky: Fire-escape strategies in savanna woody species. *Journal of Ecology* **101**: 1265–1272.

Dantas V de L, Pausas JG. 2013b. The lanky and the corky: fire-escape strategies in savanna woody species (P Bellingham, Ed.). *Journal of Ecology* **101**: 1265–1272.

- De Castro EA, Kauffman JB. 1998.** 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.
- Díaz S, Hodgson JG, Thompson K, Cabido M, Cornelissen JHC, Jalili A, Montserrat-Martí G, Grime JP, Zarrinkamar F, Asri Y, et al. 2004.** The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* **15**: 295–304.
- Dolédec S, Chessel D, ter Braak CJF, Champely S. 1996.** Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics* **3**: 143–166.
- Dray S, Choler P, Dolédec S, Peres-Neto PR, Thuiller W, Pavoine S, ter Braak CJF. 2014.** Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation. *Ecology* **95**: 14–21.
- Fahn A, Cutler DF. 1992.** *Xerophytes*. Berlin: Gebruder Borntraeger.
- Gorai M, El Aloui W, Yang X, Neffati M. 2014.** Toward understanding the ecological role of mucilage in seed germination of a desert shrub *Henophyton deserti*: interactive effects of temperature, salinity and osmotic stress. *Plant and Soil* **374**: 727–738.
- Grubb PJ. 1977.** The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the Regeneration Niche. *Biological Reviews* **52**: 107–145.
- Johnson HB. 1975.** Plant pubescence: An ecological perspective. *The Botanical Review* **41**: 233–258.
- Kattge J, Díaz S, Lavorel S, Prentice IC, Leadley P, Bönisch G, Garnier E, Westoby M, Reich PB, Wright IJ, et al. 2011.** TRY - a global database of plant traits: TRY - A GLOBAL DATABASE OF PLANT TRAITS. *Global Change Biology* **17**: 2905–2935.
- Kleyer M, Dray S, Bello F, Lepš J, Pakeman RJ, Strauss B, Thuiller W, Lavorel S. 2012.** Assessing species and community functional responses to environmental gradients: which multivariate methods? (O Wildi, Ed.). *Journal of Vegetation Science* **23**: 805–821.
- Lamont BB, He T, Yan Z. 2018.** Evolutionary history of fire-stimulated resprouting, flowering, seed release and germination. *Biological Reviews*: 000–000.
- Meier AR, Saunders MR, Michler CH. 2012.** Epicormic buds in trees: a review of bud establishment, development and dormancy release. *Tree Physiology* **32**: 565–584.
- Melo ACG, Durigan G. 2009.** *Plano de Manejo - Estação Ecológica de Santa Bárbara (Resumo Executivo)*. Instituto Florestal, Secretaria do Meio Ambiente.

Miranda HS, Sato MN, Neto WN, Aires FS. 2009. Fires in the cerrado, the Brazilian savanna. In: *Tropical Fire Ecology*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 427–450.

Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHM, et al. 2019. *Package 'vegan'*.

Ooms J, Chamberlain S, Webb C, Ackerly DA, Kembel S. 2019. *Package 'Phylocomr'*.

Pagel M. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature* **401**: 877–884.

Paiva EAS, Martins LC. 2011. Calycinal trichomes in *Ipomoea cairica* (Convolvulaceae): ontogenesis, structure and functional aspects. *Australian Journal of Botany* **59**: 91.

Pausas JG. 2015. Alternative fire-driven vegetation states. *Journal of Vegetation Science* **26**.

Pausas JG, Bond WJ. 2020. Alternative Biome States in Terrestrial Ecosystems. *Trends in Plant Science* **25**: 250–263.

Pausas JG, Lamont BB, Paula S, Appezzato-da-Glória B, Fidelis A. 2018. Unearthing belowground bud banks in fire-prone ecosystems. *New Phytologist* **217**: 1435–1448.

Pilon NAL, Cava MGB, Hoffmann WA, Abreu RCR, Fidelis A, Durigan G. 2020. The diversity of post-fire regeneration strategies in the cerrado ground layer. *Journal of Ecology*: 1365-2745.13456.

R Core Team. 2019. *R system*.

Revell LJ. 2012. Phylogenetic Tools for Comparative Biology (and Other Things). *Methods in Ecology and Evolution* **3**: 217–223.

Ribeiro JF, Walter BMT. 2008. As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. In: *Embrapa Cerrados. Cerrado: ecologia e flora*. Planaltina, 151–212.

Rissi MN, Baeza MJ, Gorgone-Barbosa E, Zupo T, Fidelis A. 2017. Does season affect fire behaviour in the Cerrado? *International Journal of Wildland Fire* **26**: 427–433.

Scalon MC, Domingos FMCB, da Cruz WJA, Marimon Júnior BH, Marimon BS, Oliveras I. 2020a. Diversity of functional trade-offs enhances survival after fire in Neotropical savanna species. *Journal of Vegetation Science* **31**: 139–150.

Scalon MC, Fabricius Maia Chaves Bicalho Domingos, Wesley Jonatar Alves da Cruz, Ben Hur Marimon Júnior, Beatriz Schwantes Marimon, Imma Oliveras. 2020b. Diversity of functional trade-offs enhances survival after

fire in Neotropical savanna species (D Roberts, Ed.). *Journal of Vegetation Science* **31**: 139–150.

Simon MF, Grether R, de Queiroz PL, Cynthia S, Pennington RT, Hughes CE. 2009. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Science* **106**: 20359–20364.

Swenson NG. 2014. *Functional and Phylogenetic Ecology in R*. New York, NY: Springer New York.

Turner IM. 1994. Sclerophylly: Primarily Protective? *Functional Ecology* **8**: 669.

Werker E. 2000. Trichome diversity and development. In: *Advances in Botanical Research*. Elsevier, 1–35.

Zanne AE, Tank DC, Cornwell WK, Eastman JM, Smith SA, FitzJhon RG, McGlinn D, O'Meara BC, Moles AT, Reich PB, et al. 2014. Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. *Nature* **506**: 89–92.

Supplementary information

Table S1 Fire frequency during the period of 1984-2019 for the sampled Cerrado sites. Data is from Conciani *et al.* (in prep) and was obtained by a 30 x 30 m resolution using temporal series of satellite images (Landsat – TM, ETM+, and OLI).

Site	Fire frequency
Open savana	5-9
Woody savana	0-2
Cerradão forest	0
Seasonal forest	0

Table S2: sampled species and their respective traits in the four areas within Cerrado. GF: growth-form, IBP: Index of bud protection, ACB: accessory bud, TRI: trichomes
OS: Open Savanna, WS: Woody Savanna, CF: Cerradão Forest, SeF: Seasonal Forest.
+ = present, - = absent, T: Tree, S: Shrub.

Botanical family/species	GF	AREA	IBP	ACB	TRI	Cod
ANACARDIACEAE						
<i>Lithraea molleoides</i> (Vell.) Engl.	T	SeF	0	+	+	Lit.mol
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	T	CF, SeF	0	+	-	Tap.gui
ANNONACEAE						
<i>Annona coriacea</i> Mart.	T	OS, CF	1	-	-	Ann.cor
<i>Annona crassiflora</i> Mart.	T	OS, WS	2	-	-	Ann.cra
<i>Duguetia lanceolata</i> A.St.-Hil.	T	CF	0	+	+	Dug.lan
<i>Duguetia furfuracea</i> (A.St.-Hil.) Saff.	S	OS	0	+	-	Dug.fur
APOCYNACEAE						
<i>Aspidosperma cylindrocarpon</i> Müll. Arg.	S	OS, CF	2	+	-	Asp.cyl
<i>Aspidosperma tomentosum</i> Mart. & Zucc.	T	WS	3	-	+	Asp.tom
<i>Hancornia speciosa</i> Gomes	T	OS, WS	2	-	-	Han.spe
<i>Tabernaemontana hystrix</i> Steud.	T	OS, CF	0	-	-	Tab.hys
ARALIACEAE						
<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire et al.	T	SeF	0	+	-	Sch.mor
<i>Schefflera vinosa</i> (Cham. & Schltdl.) Frodin & Fiaschi	T	WS, CF	0	+	-	Sch.vin
ASTERACEAE						
<i>Baccharis dracunculifolia</i> DC.	S	OS, WS	1	+	-	Bac.dra
<i>Chromolaena squalida</i> (DC.) R.M.King & H.Rob.	S	OS, WS	0	+	+	Chr.squ
<i>Moquiniastrum barrosoae</i> (Cabrera) G. Sancho	S	OS, WS	1	-	-	Moq.bar
<i>Moquiniastrum polymorphum</i> subsp. <i>ceanothifolium</i> (Less.) G. Sancho	T	OS, WS, CF	1	-	-	Moq.pol
<i>Piptocarpha rotundifolia</i> (Less.) Baker	S	WS, CF	1	+	-	Pip.rot
<i>sp7</i>	S	WS	1	+	-	sp7
BIGNONIACEAE						
<i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos	T	OS	0	+	-	Han.och
BORAGINACEAE						
<i>Cordia sellowiana</i> Cham.	T	WS, CF	1	+	+	Cor.sel
<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arráb. Ex Steud.	T	SeF	0	+	+	Cor.tri
CALOPHYLLACEAE						
<i>Kielmeyra coriacea</i> Mart. & Zucc.	T	WS	3	+	+	Kie.cor
CARYOCARACEAE						
<i>Caryocar brasiliense</i> Cambess.	T	OS, WS	0	+	+	Car.bra

Continue...

Table S2: continuation

CELASTRACEAE							
<i>Plenckia populnea</i> Reissek	T	OS	2	-	+		Ple.pop
COMBRETACEAE							
<i>Terminalia argentea</i> Mart. & Zucc.	T	WS	1	+	+		Ter.arg
<i>Terminalia glabrescens</i> Mart.	T	WS, CF	0	+	-		Ter.gla
CONNARACEAE							
<i>Connarus suberosus</i> Planch.	S	OS, WS	3	+	+		Con.sub
<i>Rourea induta</i> Planch.	S	OS	2	+	-		Rou.ind
DILLENACEAE							
<i>Davilla elliptica</i> A.St.-Hil.	S	WS	3	+	-		Dav.ell
EBENACEAE							
<i>Diospyros lasiocalyx</i> (Mart.) B.Walln.	S	OS, WS	3	+	-		Dio.las
<i>Diospyros inconstans</i> Jacq.	T	WS	2	+	+		Dio.inc
ERYTHROXILACEAE							
<i>Erythroxylum tortuosum</i> Mart.	S	OS	3	+	+		Ery.tom
Botanical family/species	LF	AREA	IBP	ACB	TRI		Cod
<i>Erythroxylum suberosum</i> A.St.-Hil.	S	OS, WS	2	+	+		Ery.sub
<i>Erythroxylum pelleterianum</i> A.St.-Hil.	S	WS, CF	0	+	-		Ery.pel
EUPHORBIACEAE							
<i>Micrandra elata</i> (Didr.) Müll.Arg.	T	SeF	0	+	+		Mic.ela
FABACEAE							
<i>Andira</i> sp.	S	WS	0	+	-		And.sp.
<i>Copaifera langsdorffii</i> DeCF.	T	WS, CF	0	+	+		Cop.lan
<i>Machaerium brasiliense</i> Vogel	T	WS	3	-	-		Mac.bra
<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	T	CF	0	+	-		Mac.acu
<i>Piptadenia gonoacantha</i> (Mart.) J.F.Macbr.	T	SeF	1	+	+		Pip.gon
<i>Senna pendula</i> (Willd.) H.S.Irwin & Barneby	T	CF	0	+	+		Sen.pen
<i>Stryphnodendron rotundifolium</i> Mart.	T	OS, WS, CF	2	-	-		Str.rot
LACISTEMACEAE							
<i>Lacistema hasslerianum</i> Chodat	T	CF	0	+	+		Lac.has
LAMIACEAE							
<i>Aegiphila integrifolia</i> (Jacq.) Moldenke	T	OS, WS	1	+	-		Aeg.int
<i>Aegiphila verticillata</i> Vell.	T	OS, WS	2	+	-		Aeg.ver
<i>Hyptis rubiginosa</i> Benth.	S	WS	1	-	-		Hyp.rub
<i>Lippia organoides</i> Kunth.	S	OS	0	+	+		Lip.ori
LAURACEAE							
<i>Nectandra cuspidata</i> Nees.	T	CF	1	-	+		Nec.cus
<i>Nectandra lanceolata</i> Nees	T	WS	0	+	+		Nec.lan
<i>Ocotea corymbosa</i> (Meisn.) Mez.	T	OS	0	+	-		Oco.cor
<i>Ocotea pulchella</i> (Nees & Mart.) Mez	T	WS	0	+	+		Oco.pul
<i>Ocotea</i> sp.	T	SeF	0	+	+		Oco.sp.

Continue...

Table S2: continuation

MALPIGHIACEAE							
<i>Banisteriopsis variabilis</i> B.Gates	S	WS	0	+	-	Ban.var	
<i>Byrsonima coccolobifolia</i> Kunth.	T	OS	2	+	-	Byr.coc	
<i>Byrsonima intermedia</i> A.Juss.	S	OS	0	+	-	Byr.int	
<i>Byrsonima laxiflora</i> Griseb.	T	OS, WS, CF	1	+	+	Byr.lax	
<i>Byrsonima</i> sp.	S	OS, WS	2	-	-	Byr.sp.	
MALVACEAE							
<i>Eriotheca gracilipes</i> (K.Schum.) A.Robyns	T	OS	1	+	+	Eri.gra	
<i>Luehea grandiflora</i> Mart. & Zucc.	T	WS, CF	0	+	-	Lue.gra	
<i>Pavonia</i> sp.	S	CF	0	+	+	Pav.sp.	
sp4	S	CF	1	+	+	sp4	
MELASTOMATACEAE							
<i>Miconia albicans</i> SW. Triana	S	OS, WS, CF	0	+	-	Mic.alb	
<i>Miconia ferruginata</i> DC.	S	OS, WS, CF	1	+	+	Mic.fer	
<i>Miconia paucidens</i> DC.	S	CF	0	+	+	Mic.pau	
<i>Miconia</i> sp1.	T	SeF	NA	+	NA	Mic.sp1	
<i>Pleroma stenocarpum</i> (Schränk et Mart. Ex DC.) Triana	S	OS	2	+	-	Ple.ste	
MELIACEAE							
<i>Guarea guidonia</i> (L.) Sleumer	T	SeF	1	+	+	Gua.gui	
<i>Psidium</i> sp.	T	CF	2	+	-	Psi.sp.	
<i>Trichilia hirta</i> L.	T	CF	1	+	-	Tri.hir	
<i>Trichilia pallida</i> Sw.	T	WS, CF, SeF	0	-	-	Tri.pal	
<i>Trichilia ellegans</i> A.Juss	T	CF	0	-	-	Tri.ell	
MONIMIACEAE							
<i>Mollinedia clavigera</i> Tul.	T	SeF	0	+	-	Mol.cla	
<i>Mollinedia widgrenii</i> DC	T	SeF	0	+	+	Mol.wid	
MORACEAE							
<i>Ficus citrifolia</i> Mill.	T	CF	0	+	+	Fic.cit	
MYRTACEAE							
<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O.Berg	T	CF	0	+	+	Ble.sal	
<i>Calyptranthes concinna</i> DC.	T	CF	1	+	-	Cal.con	
<i>Calyptranthes lucida</i> Mart. ex DC.	T	WS	1	+	+	Cal.luc	
<i>Eugenia aurata</i> O.Berg	T	OS	0	+	-	Eug.pyr	
<i>Campomanesia adamantium</i> DC.	S	OS, WS, CF	0	+	-	Eug.sp.	
<i>Eugenia speciosa</i> Cambess.	T	SeF	1	+	-	Eug.spe	
<i>Myrcia multiflora</i> (Lam.) DC.	T	OS, WS, CF	1	+	-	Myr.mul	
<i>Myrcia</i> sp.	T	SeF	0	+	+	Myr.sp2	
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	T	SeF	1	+	+	Myr.spl	
<i>Myrciaria floribunda</i> (H.West ex Willd.) O.Berg	T	CF	1	+	+	Myr.flo	
<i>Psidium</i> sp.	T	WS	2	+	+	Psi.sp2	

Continue...

Table S2: continuation

NYCTAGINACEAE							
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	T	CF	0	+	+		Gua.opp
OCHNACEAE							
<i>Ouratea spectabilis</i> (Mart.) Engl.	S	OS, WS	2	+	+		Our.spe
PERACEAE							
<i>Pera glabrata</i> (Schott) Baill.	T	WS, CF	1	+	+		Per.gla
PRIMULACEAE							
<i>Geissanthus ambiguus</i> (Mart.) G.Agostini	S	SeF	0	+	+		Gei.amb
<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R.Br. ex Roem. & Schult.	T	SeF	0	+	-		Myr.cor
<i>Myrsine lancifolia</i> Mart.	T	W	1	+	+		Myr.lan
<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	T	SeF	0	+	-		Myr.umb
PROTEACEAE							
<i>Roupala montana</i> Aubl.	T	WS, CF	2	+	-		Rou.mon
RUBIACEAE							
<i>Amaioua intermedia</i> Mart. ex Schult. & Schult.f.	T	SeF	1	+	+		Ama.int
<i>Coutarea hexandra</i> (Jacq.) K.Schum.	S	WS, CF, SeF	0	+	+		Cou.hex
<i>Ixora venulosa</i> Benth.	S	SeF	0	+	-		Ixo.ven
<i>Psychotria leiocarpa</i> Cham. & Schltdl.	S	SeF	0	+	+		Psy.lei
<i>Psychotria marcgravii</i> (A.St.-Hil.) Spreng.	S	WS	1	+	-		Psy.mar
<i>Psychotria</i> sp.	S	SeF	0	+	+		Psy.sp.
sp10	T	SeF	0	+	-		sp10
RUTACEAE							
<i>Esenbeckia febrifuga</i> (A.St.-Hil.) A. Juss. ex Mart.	T	SeF	0	-	+		Ese.feb
<i>Esenbeckia</i> sp.	T	SeF	0	+	+		Ese.sp.
<i>Metrodorea nigra</i> A.St.-Hil.	T	SeF	1	+	-		Met.nig
<i>Pilocarpus pauciflorus</i> A.St.-Hil.	T	SeF	0	+	-		Pil.pau
<i>Zanthoxylum tingoassuiba</i> A.St.-Hil.	T	SeF	0	+	+		Zan.tin
SALICACEAE							
<i>Casearia decandra</i> Jacq.	T	WS	0	+	-		Cas.dec
<i>Casearia grandiflora</i> Cambess.	T	CF	1	+	-		Cas.gra
<i>Casearia lasiophylla</i> Eichler	T	WS, CF	1	+	+		Cas.las
<i>Casearia</i> sp.	S	OS	1	-	+		Cas.sp.
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	T	OS, WS	2	+	+		Cas.syl
SAPINDACEAE							
<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	T	SeF	0	+	-		Cup.ver
SAPOTACEAE							
<i>Pouteria ramiflora</i> (Mart.) Radlk.	T	WS	1	+	+		Pou.ram
<i>Pouteria</i> sp.	T	WS	2	+	+		Pou.sp
<i>Pouteria subcaerulea</i> Pierre ex Dubard	S	OS	1	-	-		Pou.sub
<i>Pouteria torta</i> (Mart.) Radlk.	T	CF	0	+	-		Pou.tor

Continue...

Table S2: continuation

SIPARUNACEAE							
Siparuna guianensis Aubl.	T	CF, SeF	0	+	-	Sip.gui	
STYRACACEAE							
Styrax camporum Pohl.	T	CF	1	+	-	Sty.cam	
Styrax ferrugineus Ness & Mart.	T	OS, WS	0	+	-	Sty.fer	
THYMELAEACEAE							
Daphnopsis fasciculata (Meisn.) Nevling	T	CF	0	+	+	Dap.fas	
VOCHYSIACEAE							
Qualea grandiflora Mart.	T	OS, WS, CF	0	+	-	Qua.gra	
Vochysia tucanorum Mart.	T	OS, WS, CF	0	+	+	Voc.tuc	
Not identified							
sp3	T	SeF	1	-	-	sp3	
sp5	T	OS	2	-	-	sp5	

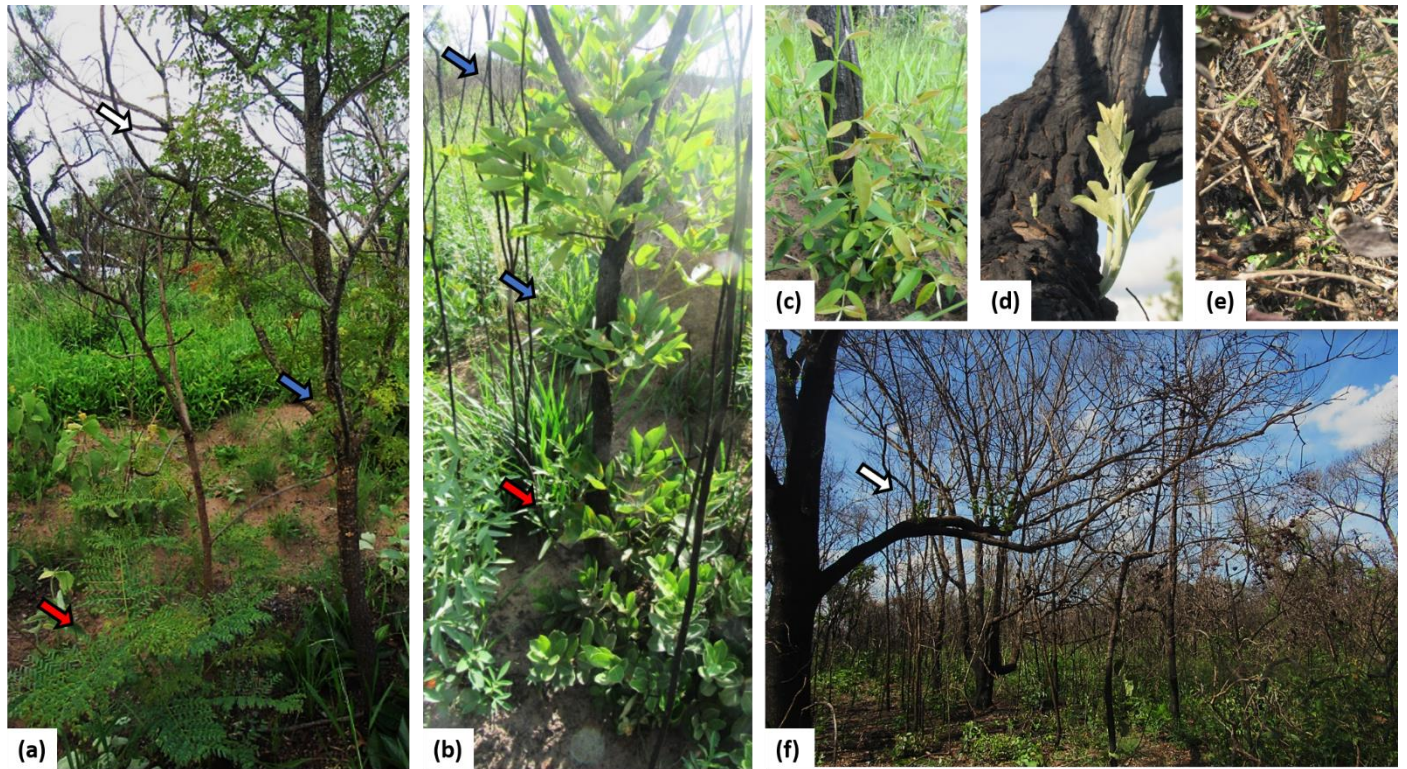


Figure S3: Examples of post-fire resprouting recorded in the Cerrado. **a)** Two individuals of *Stryphodendron rotundifolium* resprouting from aerial and basal structures in an open savanna area. **b)** *Handroanthus ochraceus* exhibiting basal and aerial stem resprouting in an open savanna area. **c)** *Eugenia aurata* resprouting from the base of the stem **d)** New aerial branches in different stages of development (*Moquiniastrium polymorphum* subsp. *ceanantifolium*) **e)** *Miconia albicans* exhibiting belowground resprouting **f)** general view of vegetation responses 60 days after fire in a wooded savanna area. White arrows show branch resprouting, blue arrows indicate aerial stem resprouting and red arrows show basal stem resprouting.

Table S4 Relationships between environmental variables and traits associated with resprouting, tested by the fourth-corner method adjusted by the false discovery rate method.

Environmental variable	Trait	<i>r</i>	<i>p</i> -value
Fire	Bud protection by bark*	0.29	0.09
	Presence of trichomes	0.16	0.36
	Presence of accessory buds	0.14	0.36
Savanna	Bud protection by bark**	0.43	0.04
	Presence of trichomes*	0.35	0.09
	Presence of accessory buds	0.17	0.36

** Significant relationship with confidence level < 0.05

* Significant relationship with confidence level < 0.1

Table S5: Details of the R-mode linked to Q-mode analysis (RLQ).

Eigenvalues decomposition					
	<u>Eig</u>	<u>Covar</u>	<u>sdR</u>	<u>SdQ</u>	<u>Corr</u>
1	0.46	0.68	1.23	1.31	0.42
2	0.003	0.05	0.68	0.79	0.10
Inertia & coinertia R (hsR)					
	Inertia	Max	Ratio		
1	1.52	1.58	0.96		
1,2	2	2	1		
Inertia & coinertia Q (hsQ)					
	Inerta	Max	Ratio		
1	1.72	1.81	0.95		
1,2	2.35	2.47	0.95		
Correlation L (coaL)					
	Corr	Max	Ratio		
1	0.42	0.99	0.42		
2	0.10	0.78	0.14		

Rapid bark growth protects buds in tropical savannas

Marco Chiminazzo¹, Aline Bertolosi Bombo¹, Tristan Charles-Dominique²,
Alessandra Fidelis¹

¹ Lab of Vegetation Ecology, Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Avenida 24-A, 1515, Rio Claro, 13506-900, Brazil.

² Institute of Ecology and Environmental Sciences – Paris CNRS UMR 7618, Sorbonne University, Paris, France.

Author for correspondence: Marco Chiminazzo

(marco.chiminazzo@unesp.br, Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Avenida 24-A, 1515, Rio Claro, 13506-900, Brazil)

Abstract

1. The capacity of woody individuals to persist in fire-driven environments relies on how well they can protect their live tissues from fire damage. While many species insulate their buds (regenerative structures) under the soil, others insulate them under the bark above the ground. In that case, a thick bark assures the species survival. However, the bark must be produced fast enough so the species can be able to survive successive fire events.

2. We considered two important persistence traits: bark growth rate and aerial bud protection. We hypothesize that bark production may be a key trait for selecting species to occur under fire disturbance, as species that produce bark faster would be capable to persist in vegetation with higher fire frequency. By considering two savanna and two forest vegetations, we tested whether vegetation with higher fire frequency comprises species that produce more bark. We also test whether a) species with greater aerial bud protection also produces more bark per unit of time and b) bark production differs across growth forms.

3. The amount of bark production was mainly associated with the vegetation structure and the presence of a grassy layer. When considering the woody vegetation, savannas produced more bark than forests. Species better protecting their aerial buds also produced more bark. However, shrubs do not produce more bark than trees, even being generally more exposed to fire damage, suggesting that protecting underground structures may be the key strategy for these shorter plants in the Cerrado.

4. Although bark production is a well-known adaptation to fire, we revealed that bark interacts with persistence traits to select species from a neotropical savanna to occur in environments with fire disturbance. The relationship between bud protection and bark production supports the influence of fire over the savanna vegetational types. However, more traits are necessary to achieve fire influence over species from different growth forms.

Keywords: bark growth rate, bark thickness, bud protection, fire frequency gradient, savanna-forest boundaries, neotropical savannas, persistence niche, resprouting.

Introduction

Savannas have a continuous flammable grass layer that allows fire to occur. The frequent events of fire maintain the openness in the vegetation, creating a harsh environment for trees to persist (Bond, 2013). In contrast, forests present a continuous layer of trees, which enhances the shading and in turn creates a difficult environment for grasses to build enough biomass to carry fire (Hoffmann *et al.*, 2012; Charles-Dominique *et al.*, 2018). Savannas and forests are distributed in the tropics in mosaics mostly maintained by fire (Pausas, 2015a), which acts as an environmental filter selecting species capable to overcome the disturbance (Rossatto *et al.*, 2009; Charles-Dominique *et al.*, 2015b; Lamont *et al.*, 2019). Concerning woody species, the presence of bark is a key trait that enables the survival during fires by protecting the stem from the flames and the heat (Pausas, 2015b), thus allowing the species to resprout from their aerials buds (Bond & Midgley, 2001; Clarke *et al.*, 2013).

Since bark traits confer resistance to fire, variations within these traits are likely to be expected among different growth forms. For instance, species capable to escape fire by growing in height show less bark investment than species that cannot grow enough to avoid fire damage to their canopy (Dantas & Pausas, 2013). A height dichotomy is thus found between shrubs and trees, because savanna species either grow their canopy very tall or maintain it closer to the soil (Scheffer *et al.*, 2014). Bark production would thus be expected to be higher in shrub species since they can hardly escape fire damage by growing in height.

A widely used method to assess the investment in bark production is the relative bark thickness (RBT). This trait is obtained by measuring the absolute bark thickness and dividing it by the stem diameter, thus evidencing how much bark the species invests to a given stem diameter (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). The RBT is a useful trait and it has been helpful to identify patterns of savanna and forest woody composition worldwide (Pellegrini *et al.*, 2017). However, some problems emerge from the use of this method. For instance, the RBT is dependent on the range of stems sampled, because it varies according to different classes of diameter. Also, the results can vary when using the same approach in woody species of different age and robust comparison demands data to be linear, so transformations are required but not necessary linearize the stem-

bark relationship. Lastly, two species with the same RBT can have different performances depending on how early their bark starts shedding (Lawes *et al.*, 2014; Hempson *et al.*, 2014; Charles-Dominique *et al.*, 2017).

A trait capable to overcome the above-mentioned problems is the bark growth rate (BGR, also known as bark thickness growth rate). This trait infers the bark production for a given species regardless of the stem diameter. BGR can be obtained by measuring the thickness of the bark and dividing it by the estimated age of the stem, thus showing how much bark the species can produce during a time period and allowing direct comparisons across species and systems (Charles-Dominique *et al.*, 2017). The use of BGR instead of RBT overcomes the above-cited problems but also allows us to address different questions by considering a temporal growth scale (i.e. how is the woody species performance under successive fires? Does it vary according to fire frequency?). BGR is also related to RBT (Midgley, 2019), but is better related to fire frequency than the RBT and the absolute bark thickness (Charles-Dominique *et al.*, 2017).

Therefore, in this study, we analyze how bark growth rate is distributed across species occurring in a fire frequency gradient and across different degrees of aerial bud protection. We tested if different growth forms produce different amounts of bark and compared how they are distributed across savanna and forest vegetation. We address the following questions: Does the bark production reflect the fire frequency gradient? Do shrub species produce more bark than tree species? Do species with higher degrees of bud protection also produce more bark? Considering that species in areas of frequent low-intensity fire invest more in bark near the soil where fire damage is higher (Graves *et al.*, 2014), we expect that shrub species would produce more bark than trees, since they are usually fully exposed to the direct effect of the flames. We also expect that species with better protect of buds produce more bark when compared to species with no or low bud protection. Lastly, we expect that areas where fire is present and recurrent (savanna) show an overall greater production of bark when compared to areas where the fire is absent (forests).

Materials and Methods

Study area

We conducted our study at the Santa Bárbara Ecological Station (SBES, 22°48'59" S, 49°14'12" W, 589 m.a.s.l.). The protected area is in southeastern Brazil and comprises a wide diversity of different physiognomies. Mean temperature ranges from 18 to 22 °C and mean annual rainfall ranges from 1,000 to 1,300 (Melo & Durigan, 2009). Climate is seasonal, with a wet and hot summer and a dry and mild winter. The vegetation is composed of a mosaic of savannas and forests structurally divided by the amount of C4 grasses and trees, which creates a vegetational structure gradient from grassy open systems to a closed woody system without grasses. This gradient coincides with a fire frequency gradient because grasses are the main fuel for a fire. The *open savannas* are defined by a great amount of grass cover (up to 80%) co-occurring with short trees and scattered shrubs. The *woody savannas* have a lower grass cover (up to 50%) and taller tree individuals are capable to suppress the continuous grass layer by shading in some areas. Forests have no continuous C4 grass layer, except by the *cerradão* where grasses can be found only at the edges and the unshaded parts. Finally, the *seasonal semideciduous forest* is characterized by tall tree species of the Atlantic Rainforest that create a closed canopy completely suppressing the presence of C4 grasses (Fig. 1, Coutinho, 1990). While the open and the woody savanna faced several fire events between 1984 and 2019 (five to nine fire events), the *cerradão* and the *seasonal semideciduous forests* did not have any fire event during the same period (see Table S1).

Methods

In each of the vegetation types, we established randomly 10 transects of 10 x 40 m and sampled every woody species with a height between 1.5 and 3 m. We used this criterion because the flame damage created by surface fires in the area is greater near to the soil, thus creating a demographic bottleneck for woody saplings under development. For each sampled species, we collected three to five branches from three different individuals occurring in each vegetation type and recorded the growth form according to Abreu *et al.* (2017) and Flora do Brasil 2020 under construction (2019) (Appendix 1).

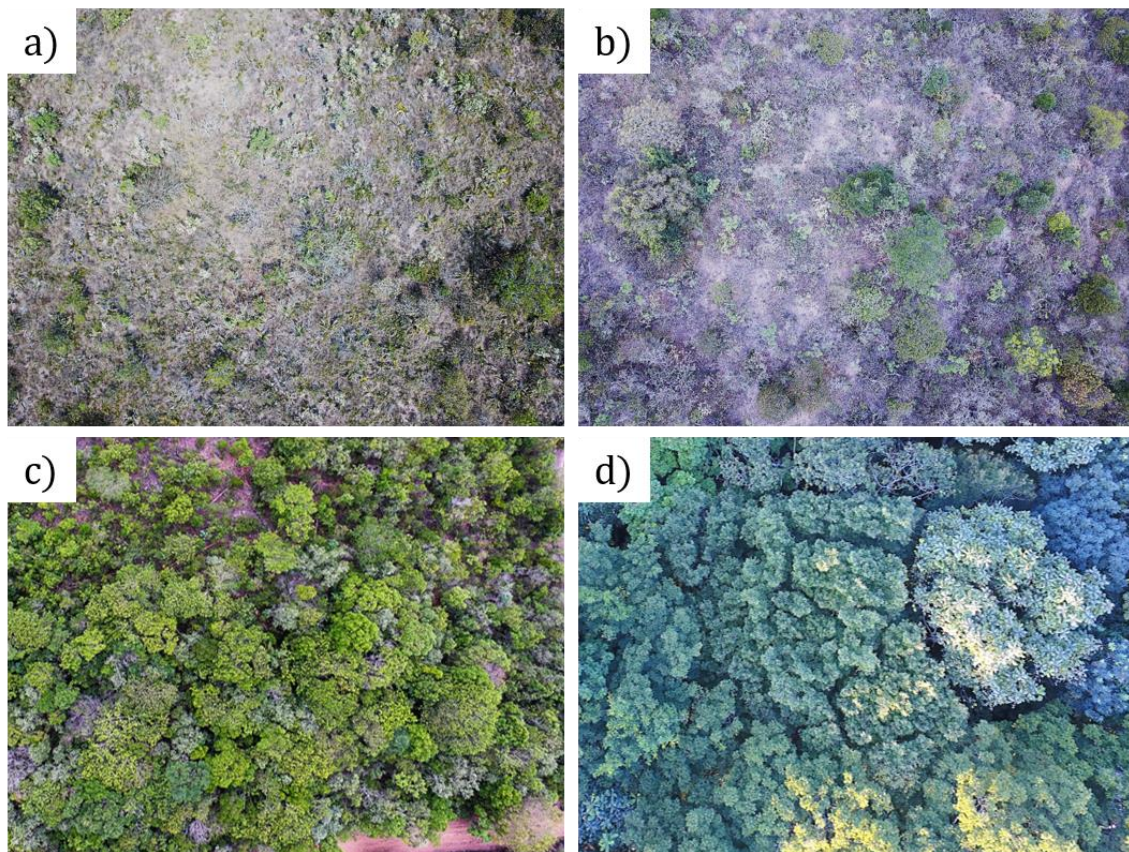


Fig. 1. Examples of vegetation types sampled in this study. **a)** open savanna **b)** woody savanna **c)** cerradão **d)** seasonal semideciduous forest.

Trait description

We considered two important traits that allow woody species to survive and persist (persistence traits) in fire-prone systems: bud protection (Burrows *et al.*, 2010) and bark growth rate (Charles-Dominique *et al.*, 2017). We recorded how well the aerial buds were protected by applying the Index of bud protection (I_{BP}) by performing at least three observations to the buds of three individuals from 123 species. This index informs, through longitudinal sections, the degree of bud protection, which ranges from 0 to 3 (Charles-Dominique *et al.*, 2015a, Fig. 2a). To assess the bark growth rate, we performed transversal sections on the stems and considered as bark every tissue external to the wood (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). We then counted the number of visible growth rings and photographed the samples under a binocular stereomicroscope. Bark thickness was then measured at three points of the stem by using the ImageJ software (Schneider *et al.*, 2012). We then divided the mean bark thickness by the age of the branch at the given section (Charles-Dominique *et al.*, 2017, Fig. 2b). To avoid confounding bark gain from bark loss by growth with shedding we assured that no bark was shed (Charles-Dominique *et al.*, 2017) and collected branches with a least four growth modules to assure that the development at the measured point was complete.

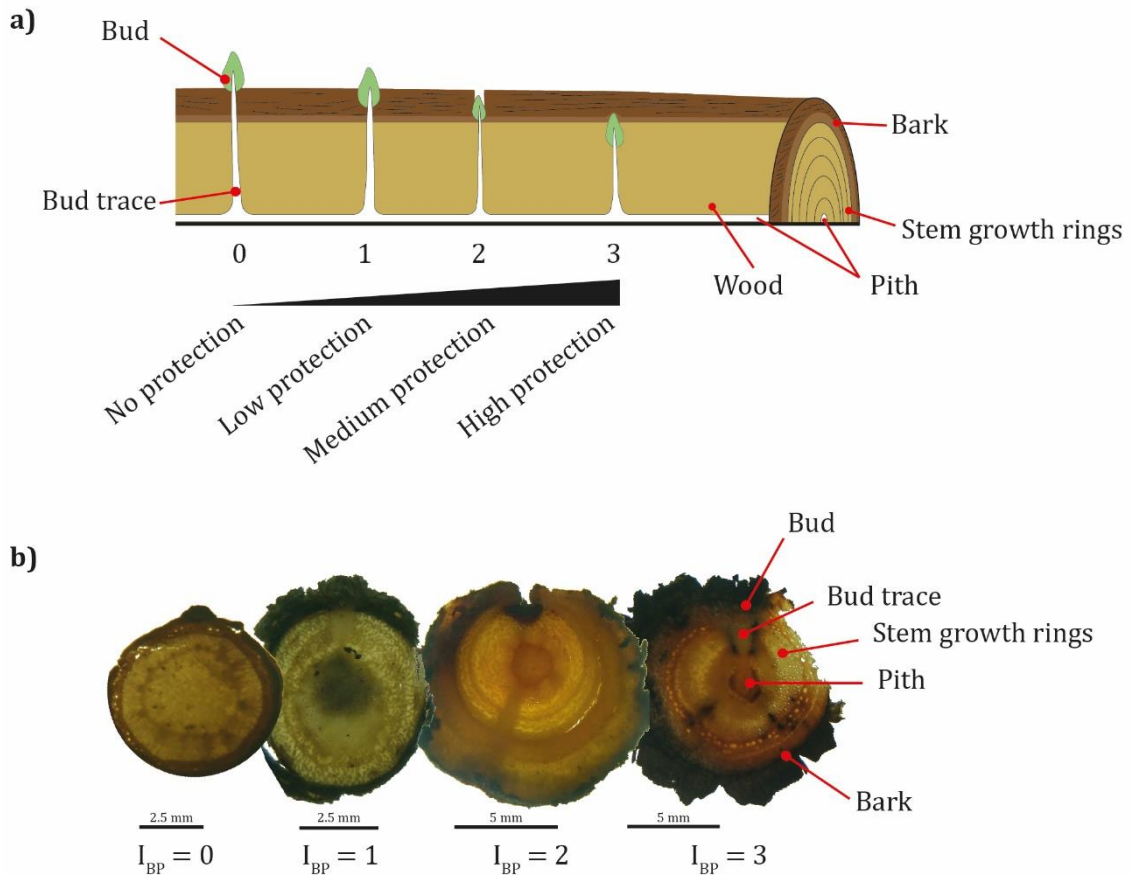


Fig. 2. Bud and bark traits evaluated in savanna and forest species. **a)** Conceptual model showing transversal and longitudinal sections of a branch. The index of bud protection (I_{BP}) represents how well the buds are protected by bark, ranging from zero (unprotected) to three (fully protected). The number of stem growth rings and the bark thickness were used to assess the bark growth rate (see text for details). **b)** Examples of bud protection and stem anatomy of woody species from the Cerrado. Species from lower to higher bud protection are: *Tapirira guianensis* (Anacardiaceae), *Moquiniastrum polymorphum* (Asteraceae), *Stryphnodendron rotundifolium* (Fabaceae), and *Aspidosperma tomentosum* (Apocynaceae).

Statistical analysis

We performed linear mixed effect models (GLMM) to analyze how the bark growth rate is distributed across the fire frequency gradient and between species' growth forms (shrub x tree). We considered the sampled individuals as a random effect and the vegetation type and growth form as fixed effects. After testing the significance between the fixed effects, we performed pairwise comparisons using post hoc tests of Tuckey type with Bonferroni correction. We performed generalized linear models (GLM) to analyze the relationship between bud

protection and bark growth rate. All analyses were performed on the R software (R Core Team, 2019) by using the lme4 (Bates *et al.*, 2015), the lsmeans (Lenth, 2016), and the vegan (Oksanen *et al.*, 2019) R packages.

Results

Woody individuals occurring in savannas produced bark faster than individuals from forests (Fig. 3, $P < 0.0001$). We did not find any interaction between bark growth rate of different growth forms regarding the vegetation type (open/woody savanna and cerrado/semideciduous forests), as well as for growth forms in general. Bark production did not differ between open and woody savannas, and between cerrado and seasonal forest (Table 1). Lastly, woody individuals with higher degrees of bud protection also produced more bark (Fig. 4, $P < 0.001$).

Tab. 1. Differences of bark production (Mean $\pm$ SE, mm/yr.) concerning the vegetation type (savannas or forests) and bud protection (represented by an index ranging from 0 to 3 describing how well the bud is protected by bark, where 0 is unprotected and 3 is fully protected). Different letters mean significant differences ($P \leq 0.05$) in the pairwise post-hoc test between the vegetations and also the index of bud protection.

Vegetation type	Bark production (mm/yr., mean $\pm$ SE)
Open savanna	0.36 $\pm$ 0.31 a
Woody savanna	0.32 $\pm$ 0.30 a
cerradão	0.14 $\pm$ 0.11 b
Seasonal forest	0.08 $\pm$ 0.003 b
Bud protection (I_{BP})	
0	0.14 $\pm$ 0.15 a
1	0.19 $\pm$ 0.21 a
2	0.40 $\pm$ 0.24 b
3	0.72 $\pm$ 0.46 b

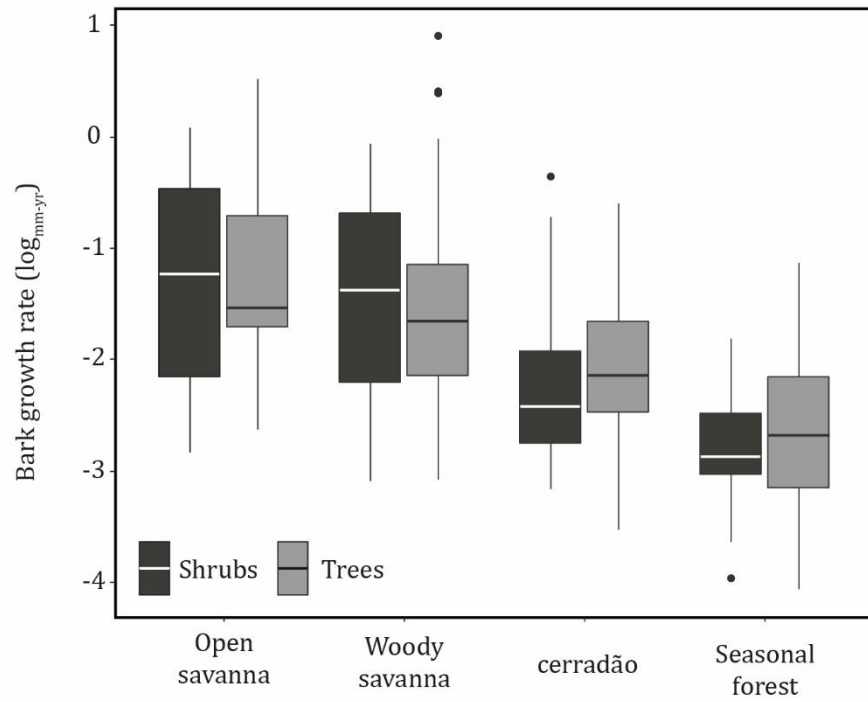


Fig. 3. Distribution of bark growth rate across savanna (open and woody savannas) and forest (cerradão and seasonal) vegetation types according to growth forms: shrubs and trees.

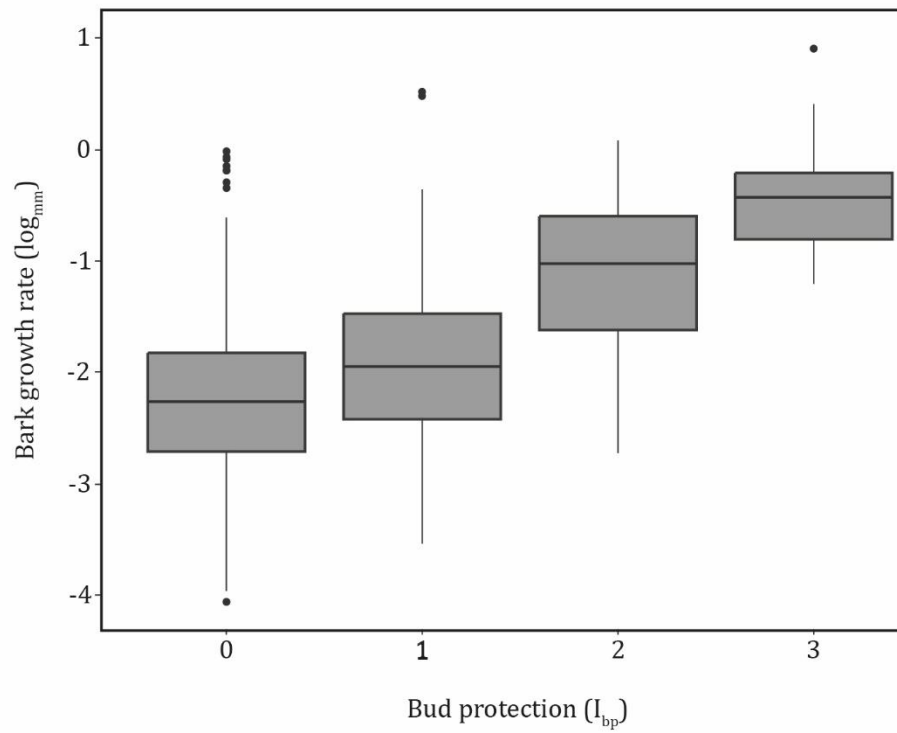


Fig. 4. Bark growth rate (mm/yr¹) and bud protection. Buds were classified according to the degree of protection exerted by bark ranging from 0 to 3 (see Fig. 2a for details).

Discussion

Bark growth rate (or bark thickness growth rate) was better related to areas exposed to fire, being a trait that explained the differences in woody communities in savannas and forests. The great amount of species analyzed (123) allowed an extensive screening across several angiosperm clades. While savanna species exposed to recurrent fires produced more bark per unit of time, forest species were characterized by a smaller amount of bark production. Contrary to our predictions, there were no significant differences of bark production between trees and shrubs, even though the latter tends to face a more severe disturbance due to the canopy be fully located within the flames. Bark production across growth forms were also not different when considering the individuals co-occurring within the same vegetation type, although shrubs tended to produce more bark than trees in savannas, while the opposite was found in forests. As expected, species that were able to better protect their aerial regenerative structures (buds) also produced more bark.

The presence of a thick bark is necessary to avoid the stem necrosis (Wesolowski *et al.*, 2014) and enhance the resprouting after high temperature fires (Casals *et al.*, 2018). However, not only the stem must survive, but the buds must be protected so they can develop into new branches and assure the individuals persistence (Bond & Midgley, 2001; Clarke *et al.*, 2013). Buds better protected by bark also showed a greater bark growth rate, similar to results obtained by Charles-Dominique *et al.* (2015) in an African savanna, thus evidencing that an interaction between bud protection and bark growth rate is a key feature to enhance species survival and persistence in low-intensity and frequent fire-prone systems.

An intriguingly result contrasts with the bark growth rate and the bud protection, as shrubs and trees from the open and woody savanna do not showed difference in the bark production. During fire events, shrub species have all their aerial structures exposed directly to the flames, thus a better protection of their buds and a greater production of bark would probably increase their chances of resprouting and persist in the environment, especially under frequent fires. Trees, on the other hand, show less protection of their buds (Chiminazzo *et al.*, *in prep.*) but can escape the direct damage of flames by growing in height (Gignoux *et al.*,

1997; Dantas & Pausas, 2013). In that case, bark growth rate and bud protection would thus be replaced by faster growth in height. Therefore, persistence and escaping traits may drive growth forms by tradeoffs between them. However, to achieve if persistence traits (i.e., bark production and bud protection) are traded for escaping strategies (i.e., quick growth) it is necessary to check the presence of specialized belowground organs. Species capable to hide their buds underground produce less aerial bark (Charles-Dominique *et al.*, 2017), and the Cerrado is composed by a wide diversity of species with such capacity (Simon & Pennington, 2012; Pausas *et al.*, 2018, Pilon *et al.*, 2020, Chiminazzo *et al.*, *in prep.*).

The positive relationship between bark production and bud protection may not be that obvious. When considering the relative bark thickness, several studies evidenced that Australian eucalypts, for instance, have a thin bark (e.g. Lawes *et al.*, 2011b,a; Wesolowski *et al.*, 2014; Nolan *et al.*, 2020) but are still able to protect their aerial buds and epicormically resprout from branches (Burrows, 2002; Burrows *et al.*, 2010; Lawes *et al.*, 2013). Thus, although there is so far no data considering bark growth rate of Australian eucalypts, for instance, it is likely that their buds can still be protected even with low bark growth. Furthermore, eucalypts show a thinner bark than co-existing non-eucalypts, but a lower probability of being top-killed after fire events (Lawes *et al.*, 2011a), and they also have a thinner bark than species from the Cerrado (Lawes *et al.*, 2013). According to Lawes *et al.* (2013), these continental differences may be related to the age of Australian and the Brazilian savannas, since there is strong evidence that they first evolved in the presence of fire about 23 Mya (Crisp & Cook, 2013), whilst the Cerrado evolved later, less than 10 Mya (Simon *et al.*, 2009). We suggest that the relative recent age of the Cerrado may underly a great persistence trait variability when compared to older savannas. Therefore, differences of bark production should also be studied under the light of vegetations in different stages in the evolutive timeline (as well as for relative bark thickness, Lawes *et al.*, 2013).

Although just few studies focused on the bark growth rate so far (Charles-Dominique *et al.*, 2015b, 2017; Midgley, 2019), patterns found when considering the relative bark thickness are likely to be found when considering the bark growth

rate alone (e.g. Midgley, 2019). The relative bark thickness necessary to assure stem survival (e.g. 5.9 and 9.1 mm to low and high intensity fires in the Cerrado considering 50% of chance to survive respectively, Hoffmann *et al.*, 2012) can be translated to the amount of bark necessary for the survival during a fire event and also between two fire events, since mature trees must renew the consumed bark (Charles-Dominique *et al.*, 2015a). Although it demands more sampling effort, the key points to use the bark growth rate resides on the capacity to assess how fast bark was produced and allows direct comparisons among bark production between different species and fire frequencies (Charles-Dominique *et al.*, 2017).

A clear division between the bark growth rate of savanna and forest species is shown species occurring in the savanna produced at least twice the amount of bark than forest species, thus allowing their persistence under frequent fires. These results follow the same observed by Charles-Dominique *et al.* (2015) in an African savanna – savanna species produced three times more bark than forest species. The results also follow several studies that measured the relative bark thickness of species in savanna-forest vegetations in different ecosystem and continents, like in the Americas, Africa, and Australia (Pellegrini *et al.*, 2017). Therefore, our results show that fire is part of the savannas and that woody plants are capable to survive the disturbance. This study, however, does not provide the threshold to which bark production would determine trees chance to avoid top-kill.

A high inter-specific variation was found, with species from savannas producing from 0.02 to 0.37 mm of bark/yr. We believe that this is explained, in part, by the high diversity of strategies of the Cerrado woody species to persist (Pilon *et al.*, 2020; Scalon *et al.*, 2020, Chiminazzo *et al.*, *in prep.*), but may also be explained by other bark traits. Gashaw *et al.* (2002) proposed that the high interspecific variation considering absolute bark thickness in savanna could be the result of different moisture content in each species. Higgins *et al.*, (2012) showed that bark moisture and allometry (how the stem diameter scales with the height) avoided the top-kill, and Scalon *et al.* (2020) showed that bark thickness associated to moisture is a fire protective trait. The role of water content in bark, however, is still under debate, as some authors suggested that water may cool the periderm and avoid heat conduction to the cambium (Wesolowski *et al.*,

2014), while others suggest that low water content would expel the heat (Lawes *et al.*, 2011b). Thus, to better explain the high bark growth rate inter-specific variation within savanna species, a set of bark and growth traits (i.e. life form, bark production, bark moisture, bud protection) are necessary, since tradeoffs among bark moisture, density, and inner and outer bark investment confers resistance to fire.

In conclusion, bark growth rate is a trait that explains woody community assembly in savanna and forest vegetations of the Cerrado, selecting individuals capable to produce enough bark in the areas exposed to fire and interacting with a greater degree of bud protection. Further investigations regarding woody species persistence in fire prone environments will help to understand how bark and bud traits interact to allow survival and persistence of a community exposed to fire. By contrasting the protective and regenerative traits (bark production and bud protection) of woody species, we were able to relate them with areas of recurrent fire vs. areas excluded from fire. Further studies aiming the comparison of bark growth rate within individuals occurring in areas under recurrent fire can offer a threshold to how fast bark must be produced to avoid woody species to be top-killed. By doing so, it will be possible to test how frequently the woody vegetation can be burnt and still recover.

Acknowledgments

The authors are thankful to Dhemerson Conciani, Gabriela Damasceno, Giovana Chiari, Mariana Dairel, Vagner Zanzarini, Renon Andrade and the staff of Santa Bárbara Ecological Station for the help during the field work. We also thank Daniel Alves and Dhemerson Conciani for helping us with the fire frequency data. MAC received financial support from CNPq (134582/2018-7) and FAPESP (2018/21300-6), ABB from FAPESP (2017/02934-1) and AF received grant from CNPq (303988/2018-5). This study received financial support from FAPESP (2015/06743-0) and CNPq (406505/2018-7).

References

Abreu RCR, Hoffmann WA, Vasconcelos HL, Pilon NA, Rossatto DR, Durigan G. 2017. The biodiversity cost of carbon sequestration in tropical savanna. *Science Advances* **3**: e1701284.

Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software* **67**.

Bond WJ. 2013. *Fire and plants*. Place of publication not identified: Springer.

Bond WJ, Midgley JJ. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology & Evolution* **16**: 45–51.

Burrows GE. 2002. Epicormic strand structure in Angophora, Eucalyptus and Lophostemon (Myrtaceae) - implications for fire resistance and recovery. *New Phytologist* **153**: 111–131.

Burrows GE, Hornby SK, Waters DA, Bellairs SM, Prior LD, Bowman DMJS. 2010. A wide diversity of epicormic structures is present in Myrtaceae species in the northern Australian savanna biome - implications for adaptation to fire. *Australian Journal of Botany* **58**: 493.

Casals P, Valor T, Rios AI, Shipley B. 2018. Leaf and bark functional traits predict resprouting strategies of understory woody species after prescribed fires. *Forest Ecology and Management* **429**: 158–174.

Charles-Dominique T, Beckett H, Midgley GF, Bond WJ. 2015a. Bud protection: a key trait for species sorting in a forest-savanna mosaic. *New Phytologist* **207**: 1052–1060.

Charles-Dominique T, Midgley GF, Bond WJ. 2017. Fire frequency filters species by bark traits in a savanna-forest mosaic (S Scheiner, Ed.). *Journal of Vegetation Science* **28**: 728–735.

Charles-Dominique T, Midgley GF, Tomlinson KW, Bond WJ. 2018. Steal the light: shade vs fire adapted vegetation in forest-savanna mosaics. *New Phytologist* **218**: 1419–1429.

Charles-Dominique T, Staver AC, Midgley GF, Bond WJ. 2015b. Functional differentiation of biomes in an African savanna/forest mosaic. *South African Journal of Botany* **101**: 82–90.

Clarke PJ, Lawes MJ, Midgley JJ, Lamont BB, Ojeda F, Burrows GE, Enright NJ, Knox KJE. 2013. Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire. *New Phytologist* **197**: 19–35.

Coutinho LM. 1990. Fire in the Ecology of the Brazilian Cerrado. In: Goldammer JG, ed. Ecological Studies. Fire in the Tropical Biota. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 82–105.

Crisp MD, Cook LG. 2013. How Was the Australian Flora Assembled Over the Last 65 Million Years? A Molecular Phylogenetic Perspective. : 25.

Dantas V de L, Pausas JG. 2013. The lanky and the corky: fire-escape strategies in savanna woody species (P Bellingham, Ed.). *Journal of Ecology* **101**: 1265–1272.

Flora do Brasil 2020 em construção.

Gashaw M, Michelsen A, Friis I, Jensen M, Demissew S, Woldu Z. 2002. Post-fire regeneration strategies and tree bark resistance to heating in frequently burning tropical savanna woodlands and grasslands in Ethiopia. *Nordic Journal of Botany* **22**: 19–33.

Gignoux J, Clobert J, Menaut J-C. 1997. Alternative fire resistance strategies in savanna trees. *Oecologia* **110**: 576–583.

Graves SJ, Rifai SW, Putz FE. 2014. Outer bark thickness decreases more with height on stems of fire-resistant than fire-sensitive Floridian oaks (*Quercus* spp.; Fagaceae). *American Journal of Botany* **101**: 2183–2188.

Hempson GP, Midgley JJ, Lawes MJ, Vickers KJ, Kruger LM. 2014. Comparing bark thickness: testing methods with bark-stem data from two South African fire-prone biomes (J Pausas, Ed.). *Journal of Vegetation Science* **25**: 1247–1256.

Higgins SI, Bond WJ, Combrink H, Craine JM, February EC, Govender N, Lannas K, Moncreiff G, Trollope WSW. 2012. Which traits determine shifts in the abundance of tree species in a fire-prone savanna? (P Veski, Ed.). *Journal of Ecology* **100**: 1400–1410.

Hoffmann WA, Geiger EL, Gotsch SG, Rossatto DR, Silva LCR, Lau OL, Haridasan M, Franco AC. 2012. Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes (F Lloret, Ed.). *Ecology Letters* **15**: 759–768.

Lamont BB, He T, Yan Z. 2019. Evolutionary history of fire-stimulated resprouting, flowering, seed release and germination. *Biological Reviews* **94**: 903–928.

Lawes MJ, Adie H, Russell-Smith J, Murphy B, Midgley JJ. 2011a. How do small savanna trees avoid stem mortality by fire? The roles of stem diameter, height and bark thickness. *Ecosphere* **2**: art42.

Lawes MJ, Midgley JJ, Clarke PJ. 2013. Costs and benefits of relative bark thickness in relation to fire damage: a savanna/forest contrast (R Jones, Ed.). *Journal of Ecology* **101**: 517–524.

Lawes MJ, Richards A, Dathe J, Midgley JJ. 2011b. Bark thickness determines fire resistance from fire-prone tropical savanna in north Australia. *Plant Ecology* **212**: 2057–2069.

Lawes MJ, Richardson SJ, Clarke PJ, Midgley JJ, McGlone MS, Bellingham PJ. 2014. Bark thickness does not explain the different susceptibility of Australian and New Zealand temperate rain forests to anthropogenic fire (S Higgins, Ed.). *Journal of Biogeography* **41**: 1467–1477.

- Lenth RV. 2016.** Least-Squares Means: The R Package **lsmeans**. *Journal of Statistical Software* **69**.
- Melo ACG, Durigan G. 2009.** *Plano de Manejo - Estação Ecológica de Santa Bárbara (Resumo Executivo)*. Instituto Florestal, Secretaria do Meio Ambiente.
- Midgley JJ. 2019.** Evidence from Cape Proteaceae that high relative bark thickness is correlated with high bark thickness growth rates. *South African Journal of Botany* **124**: 36–38.
- Nolan RH, Rahmani S, Samson SA, Simpson-Southward HM, Boer MM, Bradstock. 2020.** Bark attributes determine variation in fire resistance in resprouting tree species. *Forest Ecology and Management* **474**: 118385.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHM, et al. 2019.** Package 'vegan'.
- Pausas JG. 2015a.** Alternative fire-driven vegetation states. *Journal of Vegetation Science* **26**: 4–6.
- Pausas JG. 2015b.** Bark thickness and fire regime (L Poorter, Ed.). *Functional Ecology* **29**: 315–327.
- Pellegrini AFA, Anderegg WRL, Paine CET, Hoffmann WA, Kartzinel T, Rabin SS, Sheil D, Franco AC, Pacala SW. 2017.** Convergence of bark investment according to fire and climate structures ecosystem vulnerability to future change (J Knops, Ed.). *Ecology Letters* **20**: 307–316.
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE, et al. 2013.** New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **61**: 167.
- Pilon NAL, Cava MGB, Hoffmann WA, Abreu RCR, Fidelis A, Durigan G. 2020.** The diversity of post-fire regeneration strategies in the cerrado ground layer. *Journal of Ecology*: 1365-2745.13456.
- R Core Team. 2019.** *R system*.
- Rossatto DR, Hoffmann WA, Franco AC. 2009.** Differences in growth patterns between co-occurring forest and savanna trees affect the forest-savanna boundary. *Functional Ecology* **23**: 689–698.
- Scalon MC, Fabricius Maia Chaves Bicalho Domingos, Wesley Jonatar Alves da Cruz, Ben Hur Marimon Júnior, Beatriz Schwantes Marimon, Imma Oliveras. 2020.** Diversity of functional trade-offs enhances survival after fire in Neotropical savanna species (D Roberts, Ed.). *Journal of Vegetation Science* **31**: 139–150.

Scheffer M, Vergnon R, Cornelissen JHC, Hantson S, Holmgren M, van Nes EH, Xu C. 2014. Why trees and shrubs but rarely trubs? *Trends in Ecology & Evolution* **29**: 433–434.

Schneider CA, Rasband WS, Eliceiri KW. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods* **9**: 671–675.

Simon MF, Grether R, de Queiroz LP, Skema C, Pennington RT, Hughes CE. 2009. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106**: 20359–20364.

Simon MF, Pennington T. 2012. Evidence for Adaptation to Fire Regimes in the Tropical Savannas of the Brazilian Cerrado. *International Journal of Plant Sciences* **173**: 711–723.

Wesolowski A, Adams MA, Pfautsch S. 2014. Insulation capacity of three bark types of temperate Eucalyptus species. *Forest Ecology and Management* **313**: 224–232.

Supplementary information

Table S1 Fire frequency during the period of 1984-2019 for the sampled Cerrado sites. Data is from Conciani *et al.* (in prep) and was obtained by a 30 x 30 m resolution using temporal series of satellite images (Landsat – TM, ETM+, and OLI).

Site	Fire frequency
Open savana	5-9
Woody savana	0-2
Cerradão forest	0
Seasonal forest	0

Appendix 1: trait and area of occurrence information for the 123 sampled species in savannas and forests from the Cerrado. LF: Life form, IBP: Index of bud protection, BGR: Mean bark growth rate (mm/yr), OS: Open savanna, WS: Woody savanna, CF: cerradão, SeF: Seasonal forest

Botanical family/species	LF	AREA	IBP	BGR
ANACARDIACEAE				
<i>Lithraea molleoides</i> (Vell.) Engl.	T	SeF	0	0.02
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	T	CF, SeF	0	0.14
ANNONACEAE				
<i>Annona coriacea</i> Mart.	T	OS, CF	1	0.14
<i>Annona crassiflora</i> Mart.	T	OS, WS	2	0.48
<i>Dugetia lanceolata</i> A.St.-Hil.	T	CF	0	0.08
<i>Duguetia furfuracea</i> (A.St.-Hil.) Saff.	S	OS	0	0.1
APOCYNACEAE				
<i>Aspidosperma cylindrocarpon</i> Müll. Arg.	S	OS, CF	2	0.68
<i>Aspidosperma tomentosum</i> Mart. & Zucc.	S	WS	3	0.41
<i>Hancornia speciosa</i> Gomes	T	OS, WS	2	0.35
<i>Tabernaemontana hystrix</i> Steud.	T	OS, CF	0	0.17
ARALIACEAE				
<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire et al.	T	SeF	0	0.32
<i>Schefflera vinosa</i> (Cham. & Schltdl.) Frodin & Fiaschi	T	WS, CF	0	0.1
ASTERACEAE				
<i>Baccharis dracunculifolia</i> DC.	S	OS, WS	1	0.17
<i>Chromolaena squalida</i> (DC.) R.M.King & H.Rob.	S	OS, WS	0	0.16
<i>Moquiniastrium barrosoae</i> (Cabrera) G. Sancho	S	OS, WS	1	0.3
<i>Moquiniastrium polymorphum</i> subsp. <i>ceanothifolium</i> (Less.) G. Sancho	T	OS, WS, CF	1	0.19
<i>Piptocarpha rotundifolia</i> (Less.) Baker	S	WS, CF	1	0.28
<i>sp7</i>	S	WS	1	0.07
BIGNONIACEAE				
<i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos	T	OS	0	0.42
BORAGINACEAE				
<i>Cordia sellowiana</i> Cham.	T	WS, CF	1	0.11
<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arráb. Ex Steud.	T	SeF	0	0.1
CALOPHYLLACEAE				
<i>Kielmeyra coriacea</i> Mart. & Zucc.	T	WS	3	0.15
CARYOCARACEAE				
<i>Caryocar brasiliense</i> Cambess.	S	OS, WS	0	0.84
CELASTRACEAE				
<i>Plenckia populnea</i> Reissek	T	OS	2	0.16
COMBRETACEAE				
<i>Terminalia argentea</i> Mart. & Zucc.	T	WS	1	0.13
<i>Terminalia glabrescens</i> Mart.	T	WS, CF	0	0.13
CONNARACEAE				
<i>Connarus suberosus</i> Planch.	S	OS, WS	3	0.72

Continue...

Appendix 1: continuation

Botanical family/species	LF	AREA	IBP	BGR
<i>Rourea induta</i> Planch.	S	OS	2	0.31
DILLENIACEAE				
<i>Davilla elliptica</i> A.St.-Hil.	S	WS	3	0.64
EBENACEAE				
<i>Diospyros lasiocalyx</i> (Mart.) B.Walln.	S	OS, WS	3	0.4
<i>Diospyros inconstans</i> Jacq.	T	WS	2	0.56
ERYTHROXILACEAE				
<i>Erythroxylum tortuosum</i> Mart.	S	OS	3	0.95
<i>Erythroxylum suberosum</i> A.St.-Hil.	S	OS, WS	2	0.62
<i>Erythroxylum pelleterianum</i> A.St.-Hil.	S	WS, CF	0	0.04
EUPHORBIACEAE				
<i>Micrandra elata</i> (Didr.) Müll.Arg.	T	SeF	0	0.16
FABACEAE				
<i>Andira</i> sp.	S	WS	0	0.38
<i>Copaifera langsdorffii</i> DeCF.	T	WS, CF	0	0.07
<i>Machaerium brasiliense</i> Vogel	T	WS	3	1.81
<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	T	CF	0	0.11
<i>Piptadenia gonoacantha</i> (Mart.) J.F.Macbr.	T	SeF	1	0.03
<i>Senna pendula</i> (Willd.) H.S.Irwin & Barneby	T	CF	0	0.06
<i>Stryphnodendron rotundifolium</i> Mart.	T	OS, WS, CF	2	0.59
LACISTEMACEAE				
<i>Lacistema hasslerianum</i> Chodat	T	CF	0	0.2
LAMIACEAE				
<i>Aegiphila integrifolia</i> (Jacq.) Moldenke	S	OS, WS	1	0.53
<i>Aegiphila verticillata</i> Vell.	S	OS, WS	2	0.61
<i>Hyptis rubiginosa</i> Benth.	S	WS	1	0.05
<i>Lippia organoides</i> Kunth.	S	OS	0	0.09
LAURACEAE				
<i>Nectandra cuspidata</i> Nees.	T	CF	1	0.07
<i>Nectandra lanceolata</i> Nees	T	WS	0	0.18
<i>Ocotea corymbosa</i> (Meisn.) Mez.	T	OS	0	0.86
<i>Ocotea pulchella</i> (Nees & Mart.) Mez	T	WS	0	0.05
<i>Ocotea</i> sp.	T	SeF	0	0.06
MALPIGHIACEAE				
<i>Banisteriopsis variabilis</i> B.Gates	S	WS	0	0.11
<i>Byrsonima coccolobifolia</i> Kunth.	T	OS	2	0.68
<i>Byrsonima intermedia</i> A.Juss.	S	OS	0	0.09
<i>Byrsonima laxiflora</i> Griseb.	T	OS, WS, CF	1	0.11
<i>Byrsonima</i> sp.	S	OS, WS	2	0.24
MALVACEAE				
<i>Eriotheca gracilipes</i> (K.Schum.) A.Robyns	T	OS	1	1.65
<i>Luehea grandiflora</i> Mart. & Zucc.	T	WS, CF	0	0.09
<i>Pavonia</i> sp.	S	CF	0	0.08
sp4	S	CF	1	0.07

Continue...

Appendix 1: continuation

Botanical family/species	LF	AREA	IBP	BGR
MELASTOMATACEAE				
<i>Miconia albicans</i> SW. Triana	S	OS, WS, CF	0	0.06
<i>Miconia ferruginata</i> DC.	S	OS, WS, CF	1	0.11
<i>Miconia paucidens</i> DC.	S	CF	0	0.1
<i>Miconia</i> sp1.	T	SeF	NA	0.05
<i>Pleroma stenocarpum</i> (Schrank et Mart. Ex DC.) Triana	S	OS	2	0.11
MELIACEAE				
<i>Guarea guidonia</i> (L.) Sleumer	T	SeF	1	0.24
<i>Psidium</i> sp.	T	CF	2	0.06
<i>Trichilia hirta</i> L.	T	CF	1	0.11
<i>Trichilia pallida</i> Sw.	T	WS, CF, SeF	0	0.16
<i>Trichilia ellegans</i> A.Juss	T	CF	0	0.11
MONIMIACEAE				
<i>Mollinedia clavigera</i> Tul.	T	SeF	0	0.11
<i>Mollinedia widgrenii</i> DC	T	SeF	0	0.03
MORACEAE				
<i>Ficus citrifolia</i> Mill.	T	CF	0	0.04
MYRTACEAE				
<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O.Berg	T	CF	0	0.06
<i>Calyptranthes concinna</i> DC.	T	CF	1	0.15
<i>Calyptranthes lucida</i> Mart. ex DC.	T	WS	1	0.19
<i>Eugenia aurata</i> O.Berg	T	OS	0	0.2
<i>Campomanesia adamantium</i> DC.	S	OS, WS, CF	0	0.06
<i>Eugenia speciosa</i> Cambess.	T	SeF	1	0.09
<i>Myrcia multiflora</i> (Lam.) DC.	T	OS, WS, CF	1	0.17
<i>Myrcia</i> sp.	T	SeF	0	0.09
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	T	SeF	1	0.04
<i>Myrciaria floribunda</i> (H.West ex Willd.) O.Berg	T	CF	1	0.23
<i>Psidium</i> sp.	T	WS	2	0.16
NYCTAGINACEAE				
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	T	CF	0	0.05
OCHNACEAE				
<i>Ouratea spectabilis</i> (Mart.) Engl.	S	OS, WS	2	0.27
PERACEAE				
<i>Pera glabrata</i> (Schott) Baill.	T	WS, CF	1	0.07
PRIMULACEAE				
<i>Geissanthus ambiguus</i> (Mart.) G.Agostini	S	SeF	0	0.14
<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R.Br. ex Roem. & Schult.	T	SeF	0	0.15
<i>Myrsine lancifolia</i> Mart.	T	W	1	0.15
<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	T	SeF	0	0.03
PROTEACEAE				
<i>Roupala montana</i> Aubl.	T	WS, CF	2	0.25

Continue...

Appendix 1: continuation

RUBIACEAE				
Botanical family/species	LF	AREA	IBP	BGR
<i>Amaioua intermedia</i> Mart. ex Schult. & Schult.f.	T	SeF	1	0.05
<i>Coutarea hexandra</i> (Jacq.) K.Schum.	S	WS, CF, SeF	0	0.13
<i>Ixora venulosa</i> Benth.	S	SeF	0	0.06
<i>Psychotria leiocarpa</i> Cham. & Schltdl.	S	SeF	0	0.05
<i>Psychotria marcgravii</i> (A.St.-Hil.) Spreng.	S	WS	1	0.14
<i>Psychotria</i> sp.	S	SeF	0	0.02
sp10	T	SeF	0	0.07
RUTACEAE				
<i>Esenbeckia febrifuga</i> (A.St.-Hil.) A. Juss. ex Mart.	T	SeF	0	0.05
<i>Esenbeckia</i> sp.	T	SeF	0	0.03
<i>Metrodorea nigra</i> A.St.-Hil.	T	SeF	1	0.12
<i>Pilocarpus pauciflorus</i> A.St.-Hil.	T	SeF	0	0.16
<i>Zanthoxylum tingoassuiba</i> A.St.-Hil.	T	SeF	0	0.09
SALICACEAE				
<i>Casearia decandra</i> Jacq.	T	WS	0	0.15
<i>Casearia grandiflora</i> Cambess.	T	CF	1	0.06
<i>Casearia lasiophylla</i> Eichler	T	WS, CF	1	0.18
<i>Casearia</i> sp.	S	OS	1	0.08
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	T	OS, WS	2	0.18
SAPINDACEAE				
<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	T	SeF	0	0.04
SAPOTACEAE				
<i>Pouteria ramiflora</i> (Mart.) Radlk.	T	WS	1	0.22
<i>Pouteria</i> sp.	T	WS	2	0.21
<i>Pouteria subcaerulea</i> Pierre ex Dubard	S	OS	1	0.37
<i>Pouteria torta</i> (Mart.) Radlk.	T	CF	0	0.07
SIPARUNACEAE				
<i>Siparuna guianensis</i> Aubl.	T	CF, SeF	0	0.07
STYRACACEAE				
<i>Styrax camporum</i> Pohl.	T	CF	1	0.08
<i>Styrax ferrugineus</i> Ness & Mart.	T	OS, WS	0	0.15
THYMELAEACEAE				
<i>Daphnopsis fasciculata</i> (Meisn.) Nevling	T	CF	0	0.31
VOCHYSIACEAE				
<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	T	OS, WS, CF	0	0.23
<i>Vochysia tucanorum</i> Mart.	T	OS, WS, CF	0	0.25
Not identified				
sp3	T	SeF	1	0.16
sp5	T	OS	2	0.97

Considerações finais

O efeito do fogo na vegetação tem tomado a atenção do mundo de forma cada vez mais frequente, em especial pela influência negativa que tem causado em ecossistemas sensíveis ao distúrbio (Hardesty et al., 2005). No Brasil, cada vez mais ocorrem incêndios em áreas sensíveis ao fogo, como em algumas áreas sob o domínio do Pantanal e da Floresta Amazônica (INPE, 2020), levando à degradação da vegetação não adaptada ao fogo. Por outro lado, dentro do próprio Brasil existem áreas cuja vegetação apresenta adaptações que conferem resistência e resiliência a este distúrbio, como as áreas savânicas do Cerrado. Diferente das vegetações sensíveis, a vegetação lenhosa das savanas teve uma grande diversificação por pressão do fogo há 4 milhões de anos e, desde então, tem sido exposta a recorrentes eventos de queimadas (Simon et al., 2009).

Diante das projeções de aumento e da imprevisibilidade dos eventos de fogo em cenários futuros (Moritz et al., 2012), o estudo das adaptações de diferentes plantas a este distúrbio se faz cada vez mais urgente. Portanto, a pesquisa desenvolvida se enquadra no contexto das adaptações que conferem resistência e permitem a persistência de espécies expostas ao fogo. Para tanto, consideramos dois tipos de vegetação do Cerrado em que o fogo tem influência recorrente sobre a vegetação (áreas de Campo Sujo e Cerrado *Sensu Stricto*) e duas áreas em que o fogo é ausente (áreas de Cerradão e de floresta estacional semidecidual). De maneira geral, considerando o contraste do distúrbio entre as áreas e variações na frequência de fogo, esta dissertação buscou avaliar como atributos relacionados ao fogo – a produção de casca, a proteção de gemas e a rebrota – se distribuem entre as vegetações.

Através dos resultados apresentados nos dois capítulos, concluímos que as espécies lenhosas das savanas do Cerrado são extremamente adaptadas ao fogo. Apesar das espécies dessas áreas terem se diversificado a partir de linhagens ocorrentes em áreas livres do fogo (Simon et al., 2009), os atributos funcionais foram capazes de diferenciar as espécies de vegetações dependentes e sensíveis ao distúrbio. A área de floresta estacional semidecidual, caracteristicamente composta por espécies da Mata Atlântica (Ramos et al., 2015; Souza, 2019) e que possui diversas espécies cogenéricas ao Cerrado (Simon & Pennington, 2012), apresentou espécies com baixa

proteção de suas gemas aéreas, baixa produção de casca e número reduzido de espécies com tricomas protegendo os ápices meristemáticos e gemas acessórias. O Cerradão, da mesma forma que a floresta estacional, também apresentou espécies com pouca proteção ao fogo quando consideradas a proteção de gemas e produção de casca, mesmo abrigando espécies características de savana. Os atributos de persistência avaliados se mostraram fundamentais para manutenção da comunidade lenhosa exposta ao distúrbio de fogo.

Em síntese, as principais conclusões encontradas através deste estudo foram:

- A presença de fogo nas fisionomias savânicas do Cerrado selecionou espécies capazes de proteger suas gemas aéreas e de produzir quantidade significativas de casca por unidade de tempo;
- Após a passagem do fogo, as espécies lenhosas que possuem maior proteção de gema são capazes de realizar o rebrote aéreo. Contudo, essas espécies também são capazes de rebrotar a partir de estruturas basais e abaixo do solo;
- Mesmo apresentando baixa proteção de gemas aéreas, indivíduos arbóreos mais altos são capazes de realizar o rebrote aéreo;
- Independentemente da vegetação savânica (Campo Sujo ou cerrado *sensu stricto*), a principal estratégia de rebrote foi a partir de estruturas abaixo do solo e basais;
- Além de protegerem suas gemas com a casca, as espécies do Cerrado também podem apresentar tricomas cobrindo essas estruturas, possivelmente contribuindo com a proteção das gemas;
- As gemas acessórias são mais encontradas em espécies de savana, indicando que a presença desse atributo pode ocorrer em resposta à presença de fogo no ambiente;
- Espécies que melhor protegem suas gemas também produzem mais casca por unidade de tempo;
- Arbustos possuem mais proteção de gemas do que árvores, enquanto a produção de casca não varia em função da forma de crescimento das plantas.

Este trabalho evidenciou como os atributos se distribuem em áreas com diferentes frequências de fogo (como o Campo Sujo e o cerrado *sensu stricto*), mas não os relaciona diretamente com a frequência de fogo nessas áreas. O entendimento das possíveis variações dos atributos em função de diferentes frequências se faz necessário, uma vez que o intervalo entre os eventos de fogo também exerce papel crucial na vegetação adaptada ao distúrbio (Foster et al., 2018; Morrison et al., 1995). Por exemplo, os resultados mostram que espécies que produzem casca mais rápido também melhor protegem suas gemas aéreas. Entretanto, a produção de casca deve ser rápida o suficiente para garantir a reestruturação da planta antes da próxima queimada (Charles-Dominique et al., 2017), e as gemas devem estar protegidas o suficiente para que sobrevivam ao fogo e se desenvolvam em novos ramos (Charles-Dominique et al., 2015; Clarke et al., 2013). É possível, portanto, que uma diminuição no tempo de retorno dos eventos de fogo diminua a capacidade de persistência das espécies de savana, mesmo daquelas que possuem atributos relativos à persistência pós-fogo.

Quando consideradas as diferentes formas de crescimento amostradas (indivíduos arbóreos e arbustivos), contrário ao esperado, a pesquisa revelou que não há diferença entre a quantidade de casca produzida entre arbustos e árvores. Partindo do fato que espécies expostas ao distúrbio do fogo apresentam dois principais tipos de estratégias (investimento em altura ou investimento em casca, Dantas & Pausas, 2013), tinha-se como hipótese que espécies arbustivas produziram mais casca por unidade do tempo do que árvores, uma vez que não investem no crescimento em altura. Contudo, de acordo com Charles-Dominique et al. (2017), espécies que possuem órgãos subterrâneos especializados para a rebrota têm um menor investimento em produção de casca acima do solo. Logo, considerando essas observações, se faz necessário avaliar a taxa de produção de casca não somente em função da forma de crescimento, mas também em função da presença de órgãos localizados abaixo do solo.

Ainda acerca das diferentes formas de crescimento, a pesquisa revelou que arbustos apresentam maior proteção de gemas exercida pela casca quando comparados às árvores. Tal resultado era esperado, uma vez que arbustos sofrem maior impacto mecânico das chamas. De forma antagônica, tinha-se como hipótese que os tricomas seriam mais encontrados em espécies arbóreas,

exercendo função análoga à casca sobre as gemas. Contudo, tricomas foram encontrados igualmente distribuídos entre espécies arbustivas e arbóreas, possivelmente indicando que ao invés de uma “troca” de investimento entre as estruturas (substituição da proteção exercida pela casca por tricomas), as espécies investem em uma camada extra de proteção. A possível relação entre tricomas e proteção contra o fogo é discutida na pesquisa, sendo principalmente formulada a hipótese da proteção mecânica ou da secreção de compostos, principalmente hidrofílicos, exercida por tricomas contra o calor gerado pelas chamas. Apesar do estudo evidenciar que tricomas são associados às espécies de savana expostas a altas frequências de fogo, ainda se faz necessário mais investigações – principalmente de cunho anatômico – que visem avaliar o potencial de proteção e a existência de relação com outras variáveis do ambiente, como a herbivoria e o clima.

Por fim, concluímos que para se compreender as diferentes estratégias envolvidas na regeneração pós-fogo de espécies lenhosas se faz necessário o estudo detalhado de suas estruturas e atributos funcionais associados. A presença de tricomas, o índice de proteção de gemas, a presença de gemas acessórias, a velocidade em que a casca é produzida, a posição do rebrotamento e a forma de crescimento são atributos associados às espécies de savana expostas ao fogo. De certo, dada a incrível resiliência do cerrado em resposta ao fogo, outros atributos ainda serão relacionados à persistência do que resta desse rico ecossistema (Figura 1).



Figura 1: charge sobre as adaptações da vegetação do Cerrado (Alves, 2019). Apesar das inúmeras estratégias selecionadas nas plantas que o compõe, apenas 55% de seu território ainda existe (Alencar et al., 2020), disposto de forma fragmentada principalmente em função de atividades agropecuárias (Carvalho et al., 2009).

Referências Bibliográficas

- Alencar, A., Z. Shimbo, J., Lenti, F., Balzani Marques, C., Zimbres, B., Rosa, M., Arruda, V., Castro, I., Fernandes Márcico Ribeiro, J.P., Varela, V., Alencar, I., Piontekowski, V., Ribeiro, V., M. C. Bustamante, M., Eyji Sano, E., Barroso, M., 2020. Mapping Three Decades of Changes in the Brazilian Savanna Native Vegetation Using Landsat Data Processed in the Google Earth Engine Platform. *Remote Sens.* 12, 924. <https://doi.org/10.3390/rs12060924>
- Alves, 2019. Me adaptar, não vou me adaptar (parar ler ouvindo Titãs) [WWW Document]. *Cerrado em Quadrinhos Oficial*. URL <https://www.instagram.com/p/CC2AucGFv-p/?igshid=bu2qposvtv2a> (accessed 8.14.20).
- Carvalho, F.M.V., De Marco, P., Ferreira, L.G., 2009. The Cerrado into-pieces: Habitat fragmentation as a function of landscape use in the savannas of central Brazil. *Biological Conservation* 142, 1392–1403. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.01.031>
- Charles-Dominique, T., Beckett, H., Midgley, G.F., Bond, W.J., 2015. Bud protection: a key trait for species sorting in a forest-savanna mosaic. *New Phytol* 207, 1052–1060. <https://doi.org/10.1111/nph.13406>
- Charles-Dominique, T., Midgley, G.F., Bond, W.J., 2017. Fire frequency filters species by bark traits in a savanna-forest mosaic. *J Veg Sci* 28, 728–735. <https://doi.org/10.1111/jvs.12528>
- Clarke, P.J., Lawes, M.J., Midgley, J.J., Lamont, B.B., Ojeda, F., Burrows, G.E., Enright, N.J., Knox, K.J.E., 2013. Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire. *New Phytol* 197, 19–35. <https://doi.org/10.1111/nph.12001>
- Dantas, V. de L., Pausas, J.G., 2013. The lanky and the corky: fire-escape strategies in savanna woody species. *J Ecol* 101, 1265–1272. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12118>

- Foster, C.N., Barton, P.S., MacGregor, C.I., Catford, J.A., Blanchard, W., Lindenmayer, D.B., 2018. Effects of fire regime on plant species richness and composition differ among forest, woodland and heath vegetation. *Appl Veg Sci* 21, 132–143. <https://doi.org/10.1111/avsc.12345>
- Hardesty, J., Myers, R., Fulks, W., 2005. Fire, Ecosystems and People: A Preliminary Assessment of Fire as a Global Conservation Issue. *Fire Manag.* 22, 78–87.
- INPE, 2020. Programa Queimadas [WWW Document]. URL <http://queimadas.dgi.inpe.br/queimadas/bdqueimadas/>
- Moritz, M.A., Parisien, M.-A., Batllori, E., Krawchuk, M.A., Van Dorn, J., Ganz, D.J., Hayhoe, K., 2012. Climate change and disruptions to global fire activity. *Ecosphere* 3, art49. <https://doi.org/10.1890/ES11-00345.1>
- Morrison, D.A., Cary, G.J., Pengelly, S.M., Ross, D.G., Mullins, B.J., Thomas, C.R., Anderson, T.S., 1995. Effects of fire frequency on plant species composition of sandstone communities in the Sydney region: Inter-fire interval and time-since-fire. *Australian Journal of Ecology* 20, 239–247. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1995.tb00535.x>
- Ramos, V.S., Durigan, G., Franco, G.A.D.C., Siqueira, M.F., Rodrigues, R.R., 2015. Árvores da Floresta Estacional Semidecidual: Guia de Identificação de Espécies, 2nd ed. Edusp - Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Simon, M.F., Grether, R., de Queiroz, L.P., Skema, C., Pennington, R.T., Hughes, C.E., 2009. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proc Natl Acad Sci* 106, 20359–20364. <https://doi.org/10.1073/pnas.0903410106>
- Simon, M.F., Pennington, T., 2012. Evidence for Adaptation to Fire Regimes in the Tropical Savannas of the Brazilian Cerrado. *Int J Plant Sci* 173, 711–723. <https://doi.org/10.1086/665973>

Souza, V.C., 2019. Guia das plantas da mata atlântica: floresta estacional, 1st ed. Liana, Piracicaba.