

RESSALVA

Atendendo solicitação do autor,
o texto completo desta dissertação
será disponibilizado somente a partir
de 29/10/2022.



**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

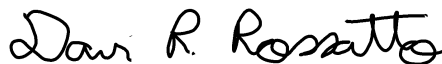
COORIENTADORA: ALINE BERTOLOSI BOMBO

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

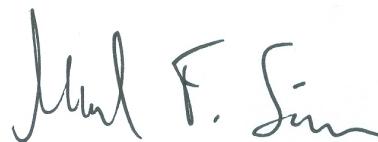
Profa. Dra. ALESSANDRA TOMASELLI FIDELIS (Participação Virtual)
Departamento de Biodiversidade / UNESP - Instituto de Biociências de Rio Claro - SP



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 sobreviverem 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).

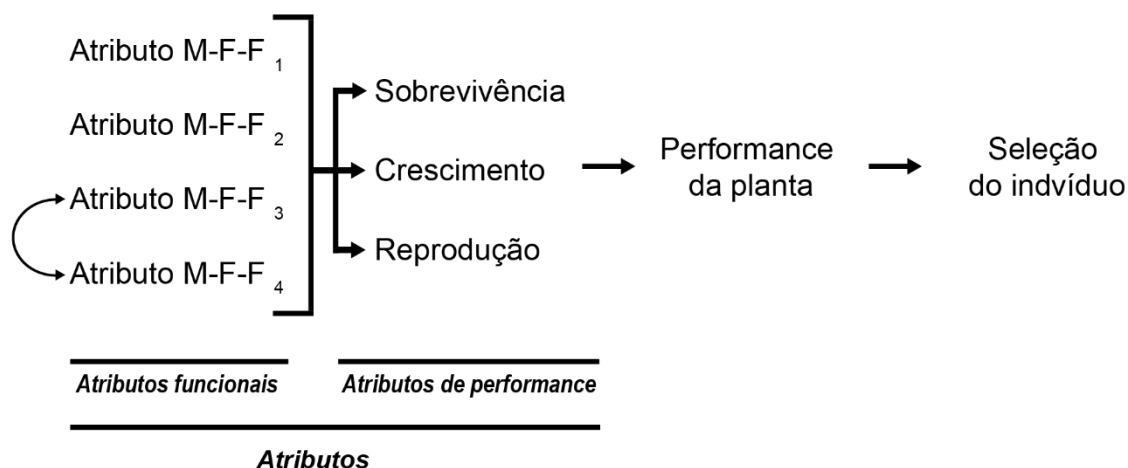


Figura 1. Esquema de como o estudo de atributos permite compreender quais atributos funcionais (morfológicos, fenológicos e fisiológicos – M-F-F) impactam os atributos de performance (sobrevivência e crescimento da planta, por exemplo) e como, juntos, os atributos ditam a performance e consequentemente 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).

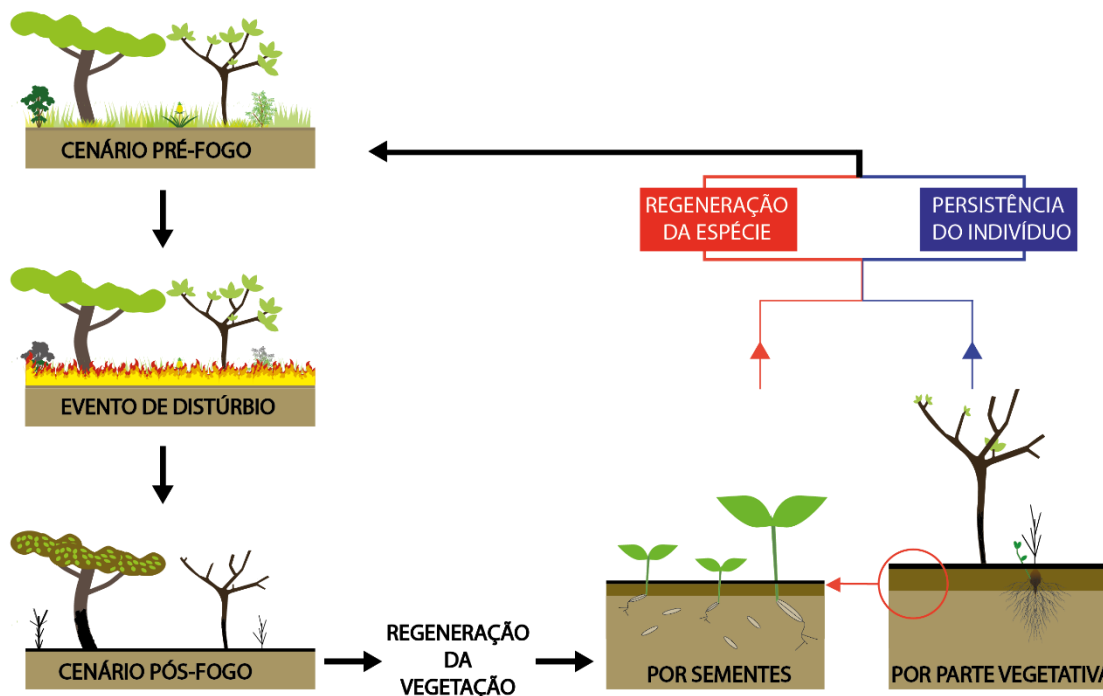


Figura 2: Esquematização do processo de regeneração da vegetação através da persistência de indivíduos e regeneração de espécies em áreas expostas ao distúrbio do fogo. Após um evento de distúrbio ocorre o consumo da biomassa aérea da vegetação, ocasionando a abertura do sistema (cenário pós-fogo). As 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 não 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.

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.