

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
FACULDADE DE ENGENHARIA
CÂMPUS DE ILHA SOLTEIRA**

PATRÍCIA FERNANDA ROSALEM

**ALTERAÇÕES MORFOLÓGICAS E FISIOLÓGICAS NA ESTRUTURA
VEGETATIVA DE *BULBOSTYLIS PARADOXA* ASSOCIADAS AO SEU RÁPIDO
FLORESCIMENTO NO PÓS FOGO.**

Ilha Solteira
2021

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA

PATRÍCIA FERNANDA ROSALEM

**ALTERAÇÕES MORFOLÓGICAS E FISIOLÓGICAS NA ESTRUTURA
VEGETATIVA DE *BULBOSTYLIS PARADOXA* ASSOCIADAS AO SEU RÁPIDO
FLORESCIMENTO NO PÓS FOGO.**

Dissertação apresentada à Faculdade de Engenharia de
Ilha Solteira – UNESP como parte dos requisitos para
obtenção do título de Mestre em Agronomia.
Especialidade: Sistemas de Produção

Profa. Dra. Liliane Santos de Camargos

Orientadora

Profa. Dra. Aline Redondo Martins

Coorientador

Ilha Solteira

2021

FICHA CATALOGRÁFICA

Desenvolvido pelo Serviço Técnico de Biblioteca e Documentação

R788a Rosalem, Patrícia Fernanda .
Alterações morfológicas e fisiológicas na estrutura vegetativa de *Bulbostylis paradoxa* associadas ao seu rápido florescimento no pós fogo / Patrícia Fernanda Rosalem. -- Ilha Solteira: [s.n.], 2021
55 f. : il.

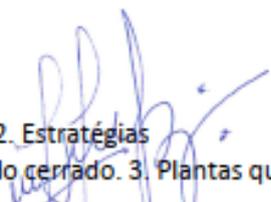
Dissertação (Mestrado em Engenharia Agrônômica) - Universidade Estadual Paulista. Faculdade de Engenharia de Ilha Solteira. Área de conhecimento: Sistemas De Produção, 2021

Orientador: Liliane Santos De Camargos

Co-orientador: Aline Redondo Martins

Inclui bibliografia

1. Respostas de plantas a estresses abióticos. 2. Estratégias morfoanatômicas para sobrevivência de plantas do cerrado. 3. Plantas que sobrevivem ao fogo no cerrado.


João Josué Barbosa
Serviço Técnico de Biblioteca e Documentação

Diretor Técnico
CRB 8-5642



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

Câmpus de Ilha Solteira

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: Alterações morfológicas e fisiológicas na estrutura vegetativa de *Bulbostylis paradoxa* associadas ao seu rápido florescimento no pós fogo

AUTORA: PATRÍCIA FERNANDA ROSALEM

ORIENTADORA: LILIANE SANTOS DE CAMARGOS

COORDENADORA: ALINE REDONDO MARTINS

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Mestra em AGRONOMIA, área: Sistemas de Produção pela Comissão Examinadora:

Profa. Dra. LILIANE SANTOS DE CAMARGOS (Participação Virtual)
Departamento de Biologia e Zootecnia / UNESP - Faculdade de Engenharia de Ilha Solteira - SP

Prof. Dr. LUIZ FERNANDO ROLIM DE ALMEIDA (Participação Virtual)
Departamento de Bioestatística, Biologia Vegetal, Parasitologia e Zoologia / Instituto de Biociências de Botucatu

Pós-doutoranda ALINE BERTOLINI BOMBO (Participação Virtual)
Departamento de Botânica / UNESP - IBRC

Ilha Solteira, 14 de dezembro de 2021

Dedico

Aos meus amados pais, Leila e José que não tiveram as mesmas oportunidades de estudar, mas que sempre apoiaram, me valorizaram, me deram suporte financeiro e acima de tudo, o amor que necessito para continuar sonhando.

Agradecimentos

Se cheguei até aqui não foi por acaso, ao longo desses anos, desses 5 anos que estamos desenvolvendo este projeto, me deparei com inúmeros anjos e são a eles que agradeço com todo o coração.

Agradeço imensamente a professora Dra. Alessandra Fidelis, a qual idealizou e nos proporcionou desenvolver e trabalhar nesse lindo projeto, que chamo carinhosamente de meu. A ela meu muito obrigada por essa oportunidade.

A Professora Dra. Aline Martins, minha co-orientadora do mestrado, que esteve sempre tão presente em minha vida acadêmica desde os primeiros passos com a iniciação-científica. Agradeço pela oportunidade que me ofereceu quando me contou pela primeira vez sobre esta pesquisa.

A Professora Dra. Liliane de Camargos, minha orientadora do mestrado, que me acolheu nessa nova jornada. Obrigada pela porta sempre aberta para me atender, por conversar e me incentivar.

Eu tenho muito orgulho de dizer que sou orientada por mulheres, cientistas e professoras. E por isso, também agradeço as mulheres que vieram antes, que abriram as portas seja no meio acadêmico, ou em qualquer outro meio, mulheres que quebram barreiras por fome de libertar outras mulheres e que não querem conquistar apenas para si, mas para o coletivo. É por elas que hoje cheguei a esse momento, elas abriram as portas e como missão preciso lutar para que continuem bem abertas para as próximas que virão.

Aos meus pais, por todo o amor que me dedicam, por não pouparem esforços para me ajudar. Por terem acreditado nesse meu lindo sonho, que hoje é minha realidade. Por poderem enxergar com o coração, o desejo do meu coração, de realizar essa pesquisa, que me trouxe tanta alegria e entusiasmo e deu sentido aos meus sonhos. Agradeço por terem vibrado com cada pequena conquista, por sempre estarem presentes em tudo, desde a minha infância. Vocês me fazem tão feliz, que nenhuma palavra pode resumir ou dar significado a esse imenso sentimento que transborda em meu peito.

Aos meus avós paternos, Maria e Odivé, agradeço a Deus por ter sido tão generoso comigo, tendo me permitido conviver mais intensamente, os dois anos e meio antes de entrar no mestrado. Por ter fortalecido meu vínculo com esses, que um dia cuidaram do meu pai e

que agora precisam de cuidados e de amor. Por poder vivenciar os dilemas e as alegrias da melhor idade, vocês me ensinaram muito nesses últimos anos.

Aos meus avós maternos, Flora e José, também agradeço a Deus, por tê-los sempre tão próximos. Pelo vínculo de amor com que me envolvem desde sempre, por tudo o que me ensinam com tanto carinho. Por sempre darem importância a minha vida, e sempre estarem presentes em tudo. Eu tenho muito o que agradecer, por transbordarem seus sentimentos de amor e carinho em mim. E ao meu querido e amado bisavô Zelindo, que no auge de seus 99 anos é motivo de alegria, é o encontro marcado para o domingo à tarde, é o significado de valorizar a vida.

Aos meus tios, Ana e Jair, agradeço por guardarem memórias em suas fitas cassetes e eternizarem minhas melhores lembranças. Por estarem presentes nos momentos importantes e sempre comemorarem com amor. Saber que sou querida e amada por vocês já é em si um dos melhores presentes da vida, amor em dobro, carinho em dobro e incentivo em dobro.

A Loraine, minha psicóloga, que com muito carinho cuidou de mim e me ensinou a compreender meu tempo e os meus problemas resolver. E junto a ela, também quero agradecer a minha irmã Daniela, a qual incentivou a primeira ida na psicóloga.

Aos meus amigos Maycon, Danilo, Mariana, Caroline e Natalia por dividirem as angústias e alegrias do mestrado. O medo foi bem mais suave, pois sempre soube que não estava sozinha, pois tinha vocês. Obrigada família acadêmica.

A todos os amigos dos Laboratórios LFMV e LEMAV, muito obrigada pelas conversas e risadas que compartilhamos, Marilaine, Nayane, Ramon, Wesller, Tainah, Thalissa, Bruno, Julia, Maria Eduarda, Valentina e Alice. Em especial, gostaria de agradecer ao Alysson que me ajudou muito na moagem de minhas amostras. E ao querido Jailson, gostaria de agradecer intensamente por todas as vezes que parou suas análises para me escutar. Ao dia em que você me fez refletir o quanto todas as pesquisas são importantes e como nós como pesquisadores podemos devolver a sociedade todos os investimentos que ela nos proporciona, por meio de nossos artigos com dados e comprovações científicas.

A minha amiga Isabela que também contribuiu picotando o meu material e que sempre tem um minuto disponível para uma conversa.

Agradeço ao Vagner, Heloisa e Mauricio pela coleta das amostras na Serra do Tombador e por dividirem comigo esses quatro dias de campo. Por terem me acolhido com

carinho e muito bem-humorados. E ao Vagner também agradeço por me auxiliar tanto nas questões estatísticas desse projeto. A Natacha e ao Luís Felipe, por terem feito a primeira coleta e por terem me ajudado com algumas questões sobre nossa área de estudo.

Ao senhor Luiz da Marcenaria da Unesp, por ter ajudado a serrar minhas plantas, agradeço infinitamente, sua ajuda foi extremamente importante.

Aos funcionários do Departamento de Biologia e Zootecnia, Junior e Meiri da secretaria, que sempre me auxiliaram com documentações. Ao Sidival, responsável pelas estufas e moinhos, por ter prestado ajuda quando precisei. E ao Thiago, por contribuir com a limpeza dos laboratórios, assim auxiliando no nosso bem-estar.

Aos professores da pós-graduação, com quem tive contato pela primeira vez, agradeço as novas experiências e aos novos conceitos que me ensinaram, abrindo minha mente para novas oportunidades. A todos os técnicos que acompanham os professores e os laboratórios de ensino, em especial aos queridos Cambuim e Marcelo, muito obrigada por todas as vezes que me atenderam e se prontificaram a esclarecer minhas dúvidas.

Ao Elton, pelo auxílio técnico nas análises da Microscopia Eletrônica de Varredura.

A banca de qualificação e de defesa, Aline Bombo, Gilberto Justino, Luiz Fernando Almeida e Ricardo Gonçalves que atenderam meu pedido e dispuseram de seu tempo para leitura e contribuições para este trabalho.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES 88887.463844/2019-00), pela concessão da bolsa de mestrado.

Resumo

As espécies encontradas em ambientes propensos ao fogo apresentam características adaptativas tanto fisiológicas quanto anatômicas e morfológicas. Tais adaptações garantem o sucesso de sua sobrevivência. *Bulbostylis paradoxa* uma Cyperaceae da América do Sul, apresenta uma forma vegetativa diferente das demais espécies do próprio gênero e chama atenção por seu rápido florescimento pós fogo. Tendo em vista tais características marcantes, o presente estudo teve como objetivo analisar as características anatômicas e fisiológicas de *B. paradoxa* e investigar alterações nos dias seguintes ao fogo, através de comparações entre presença e ausência de fogo. Investigando a capacidade protetiva dos órgãos e reservas através de parâmetros morfofisiológicos e quantificando compostos ligados à reserva e mobilização destas, como amido, carboidratos solúveis, aminoácidos e proteínas. O material foi coletado no Cerrado, na Reserva Natural Serra do Tombador, em Goiás. Foram coletados indivíduos Controle (não queimados), 24 horas, 48 horas e 15 dias após o fogo. Foram amostrados para fisiologia e anatomia folha, caudex, raiz e flores. Para fisiologia foram quantificados amido, aminoácidos, carboidratos solúveis e proteínas. Para anatomia, foram confeccionadas lâminas que foram coradas em Azul de Toluidina, e testes histoquímicos para verificar outras substâncias. Também foram feitas análises em Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV). Das reservas quantificadas, observamos aumento de amido e carboidratos com as queimas, em todas as partes da planta. Para os aminoácidos, observamos aumento na concentração nas flores dos indivíduos queimados bianualmente 48h após o fogo. E a concentração de proteínas mostrou diminuição nas flores queimadas. Quanto a anatomia, encontramos lignina nas folhas, em toda a epiderme e em uma das bainhas que envolvem o feixe vascular, podendo indicar alta proteção para o órgão foliar. Foram encontrados grãos de amido no parênquima das folhas, no parênquima do cilindro vascular do caudex e no periciclo das raízes mais distantes do caudex. As substâncias pécticas foram evidenciadas nas paredes celulares da folha, do caudex e da raiz. E leves reações de proteínas foram detectadas nas paredes celulares dos tecidos do caudex e raiz. Também foram observados compostos fenólicos no caudex dentro cilindro vascular e nas células do córtex e de revestimento. E os resultados obtidos com a MEV mostraram os estômatos dispostos em fileira. Assim concluímos que a queima causou alterações no metabolismo de reservas de *B. paradoxa*, porém sua estrutura anatômica permaneceu intacta.

Palavras-chaves: alterações morfofisiológicas; Cyperaceae; fogo; estruturas morfoanatômicas; metabolismo vegetal.

Abstract

Species found in fire-prone environments have both physiological, anatomical and morphological adaptive traits. Such adaptations ensure the success of their survival. *Bulbostylis paradoxa* a Cyperaceae from South America presents a vegetative form that is different from the other species of the genus and attract attention for its rapid flowering after fire. In view of such remarkable traits, the present study aimed to analyze the anatomical and physiological traits of *B. paradoxa* and investigate changes in the days following a prescribed fire, through comparisons between the presence and without fire. We investigated the protective capacity of organs and reserves through morphophysiological parameters and quantified compounds linked to their reserve and its mobilization, such as starch, soluble carbohydrates, amino acids, and proteins accumulation. The sampling was performed in the in the Cerrado, in the Serra do Tombador Nature Reserve, in Goiás. Individuals were sample under the following conditions: control, 24 hours, 48 hours and 15 days after fire. Leaf, caudex, root and flower physiology and anatomy were examined. For physiology, starch, amino acids, soluble carbohydrates and proteins were quantified. For anatomy, slides were made and stained in Toluidine Blue, and histochemical tests were performed to check other substances. Scanning Electron Microscopy (SEM) analyzes were also performed. For the quantified reserves, we observed an increase in starch and carbohydrates with burning, in all parts of the plant. For amino acids, we observed an increase in the concentration in the flowers of individuals burned biannually 48h after fire. And the protein concentration showed a decrease in burned flowers. For anatomy, we found lignin in the leaves, throughout the epidermis and in one of the vascular bundle sheaths, which may indicate high protection for the leaf organ. Starch grains were found in the parenchyma of leaves, in the parenchyma of the vascular cylinder of the caudex and in the pericycle of the roots farthest from the caudex. Pectic substances were evidenced in the cell walls of the leaf, the caudex and the root. Phenolic compounds were also observed in the caudex within the vascular cylinder and in the cortex and coating cells. And the results obtained with the SEM showed the stomata arranged in line. We concluded that the burning caused alterations in the metabolism of reserves of *B. paradoxa*, but its anatomical structure remained intact.

Key words: Cyperaceae; fire; morphoanatomical structures; morphophysiological changes; plant metabolism.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	11
OBJETIVOS GERAIS.....	12
DELINEAMENTO EXPERIMENTAL.....	12
REFERENCIAS.....	14

CAPITULO I

COMO O FOGO AFETA A DINÂMICA DE ARMAZENAMENTO DE RESERVAS EM *BULBOSTYLIS PARADOXA* (SPRENG.) LINDM (CYPERACEAE)?

RESUMO.....	16
1 INTRODUÇÃO.....	17
2 MATERIAIS E MÉTODOS.....	19
2.1 ÁREA DE ESTUDOS E COLETA DE MATERIAL BOTÂNICO.....	19
2.2 EXTRAÇÃO E QUANTIFICAÇÃO DE AMIDO, AMINOÁCIDOS, CARBOIDRATOS SOLÚVEIS E PROTEÍNA.....	19
2.3 ANÁLISES ESTATÍSTICAS.....	20
3 RESULTADOS.....	20
4 DISCUSSÃO.....	21
5 CONCLUSÕES.....	23
REFERÊNCIAS.....	24
6 FIGURAS E TABELAS.....	28

CAPITULO II

DESCRIÇÕES MORFOANATÔMICAS DAS ESTRATÉGIAS DE SOBREVIVÊNCIA DE *BULBOSTYLIS PARADOXA* ASSOCIADAS AO SEU RÁPIDO FLORESCIMENTO NO PÓS FOGO

RESUMO.....	32
1 INTRODUÇÃO.....	33
2 MATERIAIS E MÉTODOS.....	34
2.1 ÁREA DE ESTUDOS E COLETA DE MATERIAL BOTÂNICO.....	34
2.2- MICROSCOPIA DE LUZ.....	35
2.3- MICROSCOPIA ELETRÔNICA DE VARREDURA (MEV).....	36
3 RESULTADOS.....	36

4 DISCUSSÃO.....	39
5 CONCLUSÕES.....	41
REFERÊNCIAS.....	43
6 FIGURAS.....	47
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	53

Introdução geral

O Cerrado está localizado majoritariamente no Planalto Central do Brasil, com 2 milhões de km² abrangendo 11 estados brasileiros (SILVA *et al*, 2008), com o clima marcado por invernos secos de abril a setembro e verões chuvosos de outubro a março (SILVA *et al*, 2008, WALTER *et al*, 2008). Tal ambiente também apresenta grande variabilidade de vegetação (RIZZINI, 1997), tendo 11 tipos principais como, formações florestais (Mata Ciliar, Mata de Galeria, Mata Seca e Cerradão), savânicas (Cerrado sentido restrito, Parque de Cerrado, Palmeiral e Vereda) e campestres (Campo Sujo, Campo Limpo e Campo Rupestre) (RIBEIRO; WALTER 2008). O estrato rasteiro do Cerrado se difere em altura e espaçamento, e tais fatores estão ligados intimamente ao tempo decorrido desde a última queima (GOODLAND, 1979). Nos subarbustos a parte aérea se caracteriza por ser fortemente lignificada e suas bases caulinares perenes (RIZZINI, 1997).

Simon *et al.* (2009), ressalta a ideia de que o fogo no Cerrado tenha funcionado ao longo de milhões de anos, como um agente evolutivo para as espécies. Ocorrendo características reprodutivas relacionadas ao fogo ao longo dos últimos 110 milhões de anos (LAMONT; HE 2017). E provavelmente a casca espessa, as brotações em órgãos lenhosos subterrâneos (tais como xilopódios), ramos espessos e folhas agrupadas próximas ao ápice na parte aérea sejam adaptações ao fogo (SIMON *et al.*, 2009). Uma das estratégias de sobrevivência ao fogo ocorre por meio de proteção das gemas pela casca espessa da árvore, permitindo ao vegetal a capacidade de rebrotar em áreas mais altas no dossel (CHARLES-DOMINIQUE, *et al.* 2015). Já os xilopódios de plantas lenhosas e os rizomas de herbáceas armazenam gemas abaixo do solo onde estão protegidas do fogo (CLARKE, *et al* 2013). Nas espécies do Cerrado *Lantana montevidensis*, *Stylosanthes capitata*, *Vernonia grandiflora* e *Wedelia glauca* as gemas axilares começam seu desenvolvimento 10 dias após a queima, e entre 15 e 20 dias já são visíveis seus eixos florais e o fogo favorece o florescimento e a dispersão de frutos e sementes (COUTINHO, 1976). Além disso, o fogo favorece a reprodução sexuada de espécies do estrato herbáceo-subarbusivo, promovendo a deiscência e / ou abertura dos frutos e infrutescências, causando a liberação das sementes garantindo assim a sobrevivência e germinação (COUTINHO, 1977).

E além das adaptações morfológicas as plantas também utilizam reservas de amido nas raízes como a arbórea, *Dalbergia miscolobium* para rebrotarem pós distúrbio (Barbosa *et al*, 2014). E assim a rebrota após o fogo se dá com a junção da disponibilidade de gemas viáveis, seu nível de proteção e disponibilidade de recursos (CLARKE, *et al* 2013).

Dentre essas espécies que resistem ao fogo, está *Bulbostylis paradoxa*, (Spreng.) Lindm., uma espécie que apresenta um conjunto de bainhas longamente persistentes que funcionam como isolante térmico e resistentes ao fogo (RIZZINI, 1997) e que curiosamente apresenta rápido florescimento após a queima (LONGHI-WAGNER; ARAÚJO, 2014; MUNHOZ; FELFILI, 2005). Segundo Fidelis *et al*, (2019), é muito fácil de identificar *B. paradoxa* após as queimadas pois o caule carbonizado encontra-se coroado por flores. Tais observações despertaram nosso interesse sobre qual seria sua dinâmica morfofisiológica de floração.

Objetivos gerais

O presente estudo teve como objetivo analisar as características anatômicas e fisiológicas de *Bulbostylis paradoxa* que expliquem o florescimento da espécie após a passagem do fogo, através de comparações entre presença e ausência deste:

-Investigando a capacidade protetiva do caudex, das folhas e das raízes através de parâmetros morfoanatômicos;

-Quantificando compostos ligados à reserva e mobilização desta, como amido, carboidratos solúveis, aminoácidos e proteínas.

Delineamento Experimental

Área de estudos e coleta de material botânico

O material foi coletado na Reserva Natural Serra do Tombador (RNST), que é uma Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN), pertencente à Fundação Grupo Boticário de Proteção à Natureza. A RNST está localizada em Cavalcante (Goiás, 47° 45' -51'W e 13° 35' -38'S, altitude 560 a 1.118m). A RNST possui 8.900 ha de área e atualmente representa a maior RPPN de Cerrado no Brasil. O clima é tropical, com precipitação anual média entre 1300 e 1500 mm e temperaturas médias máximas até 36°C e mínimas entre <15°C (FUNDAÇÃO GRUPO BOTICÁRIO, 2011). A vegetação é bastante variada, composta por campo limpo, campo sujo, cerrado rupestre, cerrado sensu stricto, veredas, além de áreas com florestas de vale (AER, 2009).

Foram amostrados indivíduos de *Bulbostylis paradoxa* (Spreng.) Lindm. em parcelas estabelecidas de 30x30 m. As parcelas de queimas experimentais foram estabelecidas em 2013, em uma área de campo sujo que foi queimada em 2011. Desta maneira, há parcelas que são queimadas bianualmente e anualmente desde 2013 e parcelas excluídas do fogo desde 2011

(para mais detalhes confira Fidelis *et al.* 2019). No total foram 12 parcelas neste estudo: 4 parcelas controle (exclusão de fogo), 4 parcelas bianuais e 4 parcelas anuais.

Referências

- BARBOSA, B. C.; CAPPI, V. S.; RIBEIRO, S. P.; FERNANDES, G. W. Avaliação da capacidade de rebrotamento pós-distúrbio das plantas lenhosas típicas dos campos rupestres. **Ecología Austral**, Buenos Aires, v. 24, p. 350-355, 2014.
- CHARLES-DOMINIQUE, T.; BECKETT, H.; MIDGLEY, G. F.; BOND, W. J. Bud protection: a key trait for species sorting in a forest–savana mosaic. **New Phytologist**, Lancaster, v. 207, p. 1052–1060, 2015.
- CLARKE, P. J.; LAWES, M. J.; MIDGLEY, J. J.; LAMONT, B. B.; OJEDA, F.; BURROWS, G. E.; ENRIGHT, N. J.; KNOX, K. J. E. Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire. **New Phytologist**, Lancaster, v. 197, p. 19–35, 2013.
- COUTINHO, L. M. **Contribuição ao conhecimento do papel ecológico das queimadas na floração de espécies do cerrado**. 1976. 173 f. Tese (Livre Docência) – Universidade de São Paulo, São Paulo, 1976.
- COUTINHO, L. M. Aspectos ecológicos do fogo no Cerrado. II – As queimadas e a dispersão de sementes em algumas espécies anemocóricas do estrato herbáceo-subarbustivo. **Boletim de Botânica**, São Paulo, v. 5, p. 57-64, 1977.
- FIDELIS, A.; ROSALEM, P.; ZANZARINI, V.; CAMARGOS, L. S.; MARTINS, A. R. From ashes to flowers: a savana sedge initiates flowers 24 h after fire. **Ecology**, Hoboken, v. 100, n. 5, 2019.
- GOODLAND, R. Análise ecológica da vegetação do cerrado. *In*: GOODLAND, R.; FERRI, M. G. **Ecologia do cerrado**. Belo Horizonte: Itatiaia, 1979. p. 61-120.
- LAMONT, B. B.; HE, T. Fire-proneness as a prerequisite for the evolution of fire-adapted traits. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 22, p. 278-288, 2017.
- LONGHI-WAGNER, H. M.; ARAÚJO, A. C. flora fanerogâmica da serra do ouro branco, minas gerais, brasil: cyperaceae. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 65, p. 369-404, 2014.
- MUNHOZ, C. B. R.; FELFILI, J. M. Fenologia do estrato herbáceo-subarbustivo de uma comunidade de campo sujo na Fazenda Água Limpa no Distrito Federal, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 19, p. 979-988, 2005.
- RIBEIRO, J. F.; WALTER, B. M. T. As principais fitofisionomias do bioma cerrado. *In*: SANO, S. M.; ALMEIDA, S. P. ; RIBEIRO, J. F. **Cerrado ecologia e flora**. Brasília, DF: Embrapa Cerrados, 2008. p. 151-212, 2008.
- RIZZINI, C.T. **Tratado de fitogeografia do Brasil**: aspectos ecológicos, sociológicos e florísticos. Rio de Janeiro: Âmbito Cultural Edições, 1997. 747 p.
- SILVA, F. A. M.; ASSAD, E. D.; EVANGELISTA, B. A. Caracterização climática do bioma cerrado. *In*: SANO, S. M.; ALMEIDA, S. P. ; RIBEIRO, J. F. **Cerrado ecologia e flora**. Brasília, DF: Embrapa Cerrados, 2008. p. 69-88, 2008.

SIMON, M. F.; GREETHER, R.; QUEIROZ, L. P.; SKEMA, C.; PENNINGTON, R. T.; HUGHES, C. E. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. **PNAS**, Santiago, v. 106, p. 20359-20364, 2009.

WALTER, B. M. T.; CARVALHO, A. M.; RIBEIRO, J. F. O conceito de savana e de seu componente cerrado. *In*: SANO, S. M.; ALMEIDA, S. P. ; RIBEIRO, J. F. **Cerrado ecologia e flora**. Brasília, DF: Embrapa Cerrados, 2008. p. 19-45.

CAPÍTULO I
COMO O FOGO AFETA A DINÂMICA DE ARMAZENAMENTO DE RESERVAS
EM *BULBOSTYLIS PARADOXA* (SPRENG.) LINDM (CYPERACEAE)?

Resumo

As reservas de carboidratos, são uma importante estratégia para a sobrevivência das plantas à distúrbios. Portanto, estudar os diferentes órgãos de armazenamento e tipos de reservas auxilia na compreensão do comportamento e dinâmica de plantas singulares como *Bulbostylis paradoxa*, que apresenta florescimento desencadeado pelo fogo. O objetivo do presente estudo foi mensurar as reservas da planta nos dias subsequentes ao distúrbio e quais carboidratos estão mais disponíveis para seu uso, detalhando sua resposta fisiológica à frequência de fogo e ao passar dos dias. Nós medimos as concentrações de amido, aminoácidos, carboidratos solúveis totais e proteínas solúveis nas folhas, flores e caudex de *B. paradoxa*. As condições avaliadas foram frequência de fogo anual e bianual, exclusão de fogo (controle) e tempo após o fogo de 48 horas e 15 dias. As concentrações de amido aumentaram em ambas as frequências de fogo em todas as partes da planta, assim como aconteceu com as concentrações de carboidratos. Nos aminoácidos observamos aumento na concentração das flores dos indivíduos queimados bianualmente 48h após o fogo. E a concentração de proteínas diminuiu nas flores queimadas. Além disso, as duas frequências de queima e os dias subsequentes ao fogo podem interferir no armazenamento de tais reservas.

Palavras-chave: amido; aminoácidos; carboidratos; cerrado; florescimento; fogo; proteínas; reservas.

1- Introdução

A capacidade das plantas de se regenerarem diante de distúrbios distintos pode estar em suas formas de armazenar reservas, onde as concentrações podem variar de acordo com o órgão e a função do mesmo (OLANO *et al.*, 2006; MORAES *et al.*, 2016). Tais reservas são essenciais para garantir o desenvolvimento dos organismos e auxiliar em eventos ambientais graves (CANADELL; LÓPEZ-SORIA, 1998; SCHUTZ *et al.*, 2009; PALACIO *et al.*, 2014). Em condições normais de desenvolvimento, as plantas utilizam essas reservas para florescimento e frutificação, no entanto quando ocorre uma perturbação antes desse período, a planta pode aumentar o armazenamento resguardando as reservas, e direcionando-as para outros fins (KLIMEŠOVÁ *et al.*, 2017), como a rebrota (JANEČEK *et al.*, 2015). Normalmente os órgãos subterrâneos são os principais locais de armazenamento de reservas das plantas susceptíveis a perturbações (de Moraes *et al.*, 2016) e investir em tais sistemas pode possibilitar maior sucesso na rebrota (HOFFMANN *et al.*, 2003).

Os carboidratos não estruturais como amido e açúcares, além de outros compostos de carbono como lipídios e proteínas, podem ser decisivos em eventos adversos (PALACIO *et al.*, 2014), como o fogo (CANADELL; LÓPEZ-SORIA, 1998; OLANO *et al.*, 2006; BOWEN ; PATE, 1993; BELL *et al.*, 1996), variações sazonais (KHANIZADEH *et al.*, 1989; PALACIO *et al.*, 2007; PALACIO *et al.*, 2008), desfolha (ATKINSON *et al.*, 2014), herbivoria (MACHADO *et al.*, 2013), frio intenso (STOLLER; WEBER, 1975) e também variações na temperatura do solo (DONG *et al.*, 2001).

No Cerrado o amido apresenta ampla ocorrência, sendo encontrado em diversas famílias botânicas como Apiaceae, Apocynaceae, Eriocaulaceae, Lamiaceae, Verbenaceae, Orchidaceae (OLIVEIRA JOAQUIM *et al.*, 2018) e em Iridaceae que além de amido, apresenta glicose, frutose, sacarose, maltose e rafinose (ALMEIDA *et al.*, 2015) sendo este último carboidrato presente também nas Velloziaceae, juntamente com estaquiose e verbascose (OLIVEIRA JOAQUIM *et al.*, 2018). Glicose livre, sacarose e malto-oligossacarídeos também são comumente encontrados em Poaceae (MORAES *et al.*, 2016). Enquanto as frutoses são tidas como o principal carboidrato de reserva em Amaranthaceae e Asteraceae (OLIVEIRA JOAQUIM *et al.*, 2018).

O fogo é um evento ambiental característico de florestas boreais, bosques de eucalipto, arbustos, pastagens e savanas (BOND; KEELEY 2005). No Cerrado ele pode favorecer a reprodução sexuada de forma a proporcionar a disseminação e abertura dos frutos no

ambiente (COUTINHO, 1977). Outro efeito decorrente desse distúrbio é o estímulo a floração (COUTINHO, 1976) que ocorre há pelo menos 65 milhões de anos (LAMONT; HE, 2017). Cyperaceae africanas do gênero *Cyperus* sobrevivem ao fogo apresentando floração em algumas semanas após o mesmo, pois seus bulbos praticamente lenhosos e as escamas duras conferem alta proteção as suas reservas de água (MEDWECKA-KORNAŚ; KORNAŚ, 1985). *Bulbostylis paradoxa* (Spreng.) Lindm. sinônimo de *Scirpus paradoxus* (Spreng.) Boeckeler (THE PLANT LIST, 2013) é uma curiosa espécie apresentando brotamentos curtos, envolvidos por fragmentos foliáceos, com hábito solitário e raro (WARMING; FERRI, 1973), cujo florescimento é desencadeado pelo fogo (LONGHI-WAGNER; ARAÚJO, 2014; MUNHOZ; FELFILI, 2005). Seu caudex é encontrado totalmente carbonizado e coroado por flores apenas 24 horas depois do fogo (FIDELIS *et al.*, 2019), e sua estrutura espessa pode ter a função de reprodução vegetativa e também de armazenamento de reservas (RODRIGUES; ESTELITA, 2009).

Portanto, as informações sobre carboidratos solúveis em conjunto com estudos morfológicos, ecológicos e metabólicos contribuem para a compreensão dos mecanismos que garantem a coexistência e permanência de espécies herbáceas em savanas neotropicais (MORAES *et al.*, 2016). Alguns estudos apontam relações entre o aumento de carboidratos não estruturais e a rebrota, como o aumento das concentrações de amido e a rebrota de espécies de arbustos do mediterrâneo (PALACIO *et al.*, 2007). Também já foram descritos armazenamento de amido nas root-crown em ecossistemas propensos ao fogo (Pausas *et al.*, 2018) e em *Acacia karroo* que utiliza suas reservas do composto para rebrotar após a queima em savanas (SCHUTZ *et al.*, 2009). Outros carboidratos relacionados a rebrota são por exemplo os frutanos do tipo inulina normalmente encontrados nas Asteraceae e o tipo levano nas Amaranthaceae (MORAES *et al.*, 2016), e que também estão presentes nas ervas de ambientes com baixas temperaturas (PAUSAS *et al.*, 2018).

Dessa forma pretendemos avaliar os efeitos do fogo nas reservas de *B. paradoxa*, em relação á duas frequências de fogo e ao tipo e quantidade de reservas. Optamos por separar as partes da planta em folhas (para indivíduos controle) e flores (para indivíduos queimados) e o caudex em ápice, meio e base, pois a divisão nos possibilita detectar possíveis diferenças na composição das reservas e assim detalhar a quantidade dos compostos. Nossa primeira hipótese é que o fogo pode alterar o estoque de reservas de *B. paradoxa*, uma vez que ele proporciona o florescimento dos indivíduos queimados enquanto os controles não florescem e assim essas reservas poderiam diferenciar quantitativamente entre os queimados e não

queimados. Segundo, acreditamos que ocorram diferenças entre os tratamentos de fogo, já que existe um intervalo de tempo maior entre as queimas bianuais em comparação com as queimas anuais e talvez este intervalo possibilite maior armazenamento das reservas nas plantas queimadas bianualmente do que nas anuais que dispõe de menos tempo para recuperar suas reservas. E nossa terceira e última hipótese é que as reservas de *B. paradoxa* diminuam nos dias subsequentes ao fogo, devido ao uso das mesmas nos primeiros dias após a queima.

2- Materiais e métodos

2.1- Área de estudos e coleta de material botânico

O material foi coletado na Reserva Natural Serra do Tombador (RNST), que é uma Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN), pertencente à Fundação Grupo Boticário de Proteção à Natureza. A RNST está localizada em Cavalcante (Goiás, 47° 45'-51'W e 13° 35'-38'S, altitude 560 a 1.118m). A RNST possui 8.900 ha de área e atualmente representa a maior RPPN de Cerrado no Brasil. O clima é tropical, com precipitação anual média entre 1300 e 1500 mm e temperaturas médias máximas até 36°C e mínimas entre <15°C (FUNDAÇÃO GRUPO BOTICÁRIO, 2011). A vegetação é bastante variada, composta por campo limpo, campo sujo, cerrado rupestre, cerrado sensu stricto, veredas, além de áreas com florestas de vale (AER, 2009).

Foram amostrados indivíduos de *Bulbostylis paradoxa* (Spreng.) Lindm. em parcelas estabelecidas de 30x30 m. As parcelas de queimas experimentais foram estabelecidas em 2013, em uma área de campo sujo que foi queimada em 2011. Desta maneira, há parcelas que são queimadas bienalmente e anualmente desde 2013 e parcelas excluídas do fogo desde 2011 (para mais detalhes confira FIDELIS *et al.* 2019).

O presente estudo conta com o total de 12 parcelas. Os indivíduos foram amostrados no mês de julho e agosto de 2017, durante a estação seca (Tabela 1).

2.2- Extração e Quantificação de Amido, Aminoácidos, Carboidratos solúveis e Proteína.

Em campo os indivíduos foram coletados e armazenados em sacos de papel, mantidos dentro de bolsas térmicas, permanecendo assim por aproximadamente uma semana até chegar ao laboratório. As amostras foram secas em estufa a temperatura de 60 °C, por 72 horas. Posteriormente, para analisar melhor a planta, separamos o material em folhas (controle), flores (queimados) e dividimos o caudex em três partes para melhor análise: ápice (1), meio (2) e base (3), como podemos observar na figura. 1. Em seguida todas as amostras foram moídas separadamente em moinho de facas.

Os compostos de reserva foram extraídos sequencialmente. Aminoácidos e carboidratos solúveis foram extraídos segundo Bieleski e Turner, (1966) utilizando-se a solução de MCW (metanol 60%: clorofórmio 25%: água 15%) para compostos hidrossolúveis. Proteínas solúveis totais foram extraídas utilizando 0.1 M NaOH. Amido hidrolisado foi extraído de acordo com Yemm e Willis, (1954).

Aminoácidos totais solúveis (YEMM *et al.*, 1955) e carboidratos solúveis (UMBREIT *et al.*, 1957), bem como o amido hidrolisado, foram quantificados tendo como padrão de referência leucina e glicose, respectivamente. Proteínas totais solúveis (Bradford, 1976) foram quantificadas tendo como padrão BSA.

2.3- Análises estatísticas

Aplicamos modelos lineares generalizados (GLM) para analisar diferenças para cada uma das variáveis de resposta. Portanto, consideramos cada uma das 4 partes da planta, como variáveis, dessa forma (Amido: folha/flores, ápice, meio e base; Aminoácidos: folha/flores, ápice, meio e base; Carboidratos: folha/flores, ápice, meio e base; Proteínas: folha/flores, ápice, meio e base) dentro de tratamentos e tempos (controle, anual 48h, anual 15d, bianual 48h e bianual 15d). Consideramos tratamento e tempo como fatores fixos. As análises estatísticas foram feitas separadamente para cada composto, no ambiente R (R Core Team, 2018) utilizando o pacote lsmmeans (LENTH, 2016).

3- Resultados

Neste estudo a divisão do corpo da planta em três partes e a análise das folhas (controle) e flores (queimados) possibilitou observar diferenças nos teores das reservas em cada uma das partes para cada um dos tratamentos (controle, queima anual e queima bianual) e também nos tempos (48 horas e 15 dias após o fogo).

Para o amido a comparação do controle com as queimas, mostrou que os teores desta reserva aumentaram significativamente com a passagem do fogo em todas as partes da planta (Fig.2a). Além disso, de forma geral as concentrações são maiores na queima bianual do que na queima anual e as concentrações de amido 48 horas após o fogo aumentam muito e declinam com o tempo depois de 15 dias, mas ainda assim, não apresentam as mesmas concentrações do controle. Dentro da variável folha/flor, foi possível observar que o tratamento bianual no tempo de 48 horas após queima apresenta maior quantidade deste composto em relação a todos os outros (Fig.2a). O mesmo também foi observado no ápice de *B. paradoxa*, que apresenta maior quantidade de amido na queima bianual no tempo de 48

horas após o fogo (Fig.2a). Na região mediana, o teor de amido é maior na queima bianual no tempo de 48 horas, sendo semelhante ao teor encontrado no tempo de 15 dias da mesma queima e também ao tempo de 48 horas na queima anual (Fig.2a). E na base do caudex encontramos maior teor de amido na queima anual 48 horas, tendo valores semelhantes aos encontrados 15 dias na mesma queima e 48 horas da queima bianual (Fig.2a).

Em relação aos aminoácidos observamos aumento significativo de seus teores nas flores da queima bianual 48 horas após o fogo (Fig.2b). Na região mediana seus teores foram maiores 48 horas após a queima em ambas as frequências de fogo. E no ápice e na base de *B. paradoxa*, os teores foram iguais para todos os tratamentos e tempos após a queima (Fig.2b).

A composição de carboidratos solúveis mostra maiores concentrações na queima anual, tanto em 48 horas quanto em 15 dias após o fogo e também na queima bianual 48 horas (Fig.2c). Além disso, o tratamento de queima bianual após 48 horas também mostrou maiores concentrações de carboidratos nas regiões apical e mediana dos indivíduos (Fig.2c). E na região basal as concentrações de carboidratos foram significativamente maiores em todos os indivíduos queimados, mostrando a mesma tendência de resposta das demais reservas para ambos os tratamentos.

As proteínas mostraram comportamento diferente dos outros compostos. Em resposta ao fogo não ocorreram mudanças significativas em sua composição nas partes apicais, mediana e basal (Fig.2d). A única exceção foi observada nas folhas e flores, onde as folhas dos indivíduos controle apresentaram maiores teores de proteína, quando comparadas as flores dos indivíduos queimados bianualmente 15 dias e queimados anualmente 48 horas e 15 dias (Fig.2d).

E por último é interessante destacar as diferenças observadas ao decorrer dos dias após a queima. Na queima anual, não encontramos diferenças de aumento ou diminuição dos compostos de reserva, entre os indivíduos coletados 48 horas e 15 dias após o fogo (Fig.2a.b.c.d). No entanto, na queima bianual encontramos diferenças significativas entre 48 horas e 15 dias, principalmente nas flores para todos os compostos, exceto proteínas e também no ápice para as reservas de amido e carboidratos (Fig.2a.b.c.d).

4- Discussão

A dinâmica de armazenamento de reservas pode variar de acordo com a espécie, o ambiente e o tipo de perturbação à qual a planta é exposta. Entretanto, nem todos os tipos de perturbações alteram o armazenamento de reservas (KLIMEŠOVÁ *et al.*, 2017). Contudo,

carboidratos não estruturais diminuem em indivíduos após distúrbios (JANEČEK *et al.*, 2015) provocados pelo corte por exemplo (CANADELL; LÓPEZ-SORIA, 1998). Outro tipo de perturbação como a desfolha, diminui imediatamente as concentrações de carboidratos em espécies com alta taxa de crescimento, enquanto as espécies de crescimento lento não sofrem tal alteração (ATKINSON *et al.*, 2014). Em alguns casos de perturbações de fogo, a espécie demora um ano para recuperar suas reservas iniciais de amido (SCHUTZ *et al.*, 2009), ou até mesmo 2 anos (MIYANISHI; KELLMAN, 1986).

Em Cyperaceae a incidência do fogo pode regular o crescimento e a floração de espécies (MEDWECKA-KORNAŚ; KORNAŚ, 1985). Neste estudo, a perturbação do fogo aumentou as concentrações de amido, aminoácidos e carboidratos, menos as concentrações de proteínas. Assim como foi observado em *Cyperus esculentus* L. (Cyperaceae), que aumentou as concentrações de carboidratos como amido, açúcar e lipídios em resposta ao frio, apresentando maior resistência (STOLLER; WEBER, 1975). Talvez o aumento desses compostos descritos acima para *B. paradoxa*, indiquem resistência ao distúrbio do fogo.

Outro ponto importante é a frequência da perturbação, onde é possível que a maior frequência de perturbação permita que a planta recupere suas reservas, mas não o conteúdo total (Striker *et al.*, 2011). A perturbação pode auxiliar na diversidade de espécies da comunidade, porém para recuperação das reservas é necessário o intervalo de tempo (OLANO *et al.*, 2006; THOM; SEIDL, 2016), ou menores intensidades, para garantir rebrota (CALDWELL *et al.*, 1981). A perturbação pelo fogo neste estudo aumentou as concentrações da maioria dos compostos de reserva, no entanto, foram encontradas algumas diferenças entre as queimas anuais e bianuais. Essas diferenças, referentes ao aumento dos teores dos compostos, estão mais acentuadas nos indivíduos coletados 48 horas após o fogo na queima bianual, no amido nas flores e no ápice (Fig.2a), nos aminoácidos nas flores (Fig.2b), nos carboidratos no ápice (Fig.2.c) e nas proteínas nas flores (Fig.2.d). O que pode indicar que a frequência anual de queima tenha uma tendência a diminuir as concentrações desses compostos em relação a frequência bianual.

Algumas espécies de Cyperaceae estocam reservas em seus tubérculos, como *Cyperus esculentus* L. var. *sativus* que armazena amido (TURESSON *et al.*, 2010), e também *Scirpus planiculmis* que ampliam a capacidade de estocar reservas nos tubérculos para sobreviver após uma perturbação (NING *et al.*, 2014). No entanto a estrutura do corpo de *B. paradoxa* é diferente e seu corpo não obtém proteção do solo como os tubérculos, dessa forma ao sofrer o

distúrbio do fogo, ela mobiliza seus compostos de reservas principalmente na parte apical que consequentemente são utilizados para florescer.

A quebra do amido produz compostos de baixo peso molecular que auxiliam no ajuste osmótico contribuindo para manutenção do turgor nas folhas e raízes de espécies que passam por estresse hídrico (CHAVES, 1991, GALVEZ *et al.*, 2011). Portanto, é possível que o aumento dos teores de amido imediatamente 48 horas após o fogo, tanto na queima bianual nas flores e ápice, quanto no ápice da queima anual (mesmo sendo menor que bianual, ainda assim é maior que no controle), estejam relacionados ao ajuste osmótico de *B. paradoxa* em resposta ao fogo. Além disso, na queima bianual observamos a queda das concentrações de alguns compostos principalmente nas flores e no ápice com o passar de 48 horas para 15 dias do fogo. A queda das concentrações de reservas como açúcar é normal com o passar dos dias do crescimento em *C. esculentus* L. (Cyperaceae), no entanto o amido acumula continuamente (TURESSON *et al.*, 2010). Dessa forma, a queda das concentrações de *B. paradoxa* 15 dias após o fogo pode indicar seu uso para o florescimento imediato após o fogo.

E sobre a concentração de aminoácidos, é interessante ressaltar o aumento do acúmulo nas flores em 48 h na queima bianual e o decréscimo aos 15 d. Aminoácidos já foram descritos como importante estímulo de florescimento (CORBESIER *et al.*, 2001). Prolina por exemplo, atua na transição floral e arquitetura da inflorescência (KAVI KISHOR *et al.*, 2015). Contudo, observamos que os aminoácidos na queima anual não aumentam em relação ao controle, indicando que tal queima não altere as concentrações desse composto. Portanto, para responder de forma clara se os aminoácidos estão envolvidos no estímulo a floração de *B. paradoxa* é necessário observar os resultados de indivíduos coletados 24 após o fogo (ainda não publicados).

5- Conclusões

O fogo é um importante agente de florescimento de *Bulbostylis paradoxa*, ele altera a quantidade de reservas no corpo da planta em praticamente todos os compostos avaliados neste estudo. A frequência de fogo interfere na quantidade de reservas e dessa forma, na queima bianual as reservas são maiores em praticamente todas as partes da planta. Além disso, essas reservas são mobilizadas imediatamente para o florescimento ao passo que nos dias subsequentes elas vão se esgotando. A dinâmica de partição de compostos nos possibilitou investigar detalhadamente o conteúdo dessas reservas, que auxiliam essa fenologia tão única de nossa espécie.

Referências

- AER 2009. **Elaboração do diagnóstico ambiental e zoneamento da reserva**. Natural Serra do Tombador, Calvalcante, GO.
- ALMEIDA, V. O.; CARNEIRO, R. V.; CARVALHO, M. A. M.; FIGUEIREDO-RIBEIRO, R. C. L.; MORAES, M. G. Diversity of non-structural carbohydrates in the underground organs of five Iridaceae species from the Cerrado (Brazil). **South African Journal of Botany**, Amsterdam, v. 96, p. 105-111, 2015.
- ATKINSON, R. R.; BURRELL, M. M.; ROSE, K. E.; OSBORNE, C. P.; REES, M. The dynamics of recovery and growth: how defoliation affects stored resources. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, London, v. 281, n. 1783, p. 20133355, 2014.
- BELL, T. L.; PATE, J. S.; DIXON, K. W. Relationships between fire response, morphology, root anatomy and starch distribution in south-west Australian epacridaceae. **Annals of Botany**, Oxford, v. 77, p. 357-364, 1996.
- BIELESKI, R. L.; TURNER, N. A. Separation and estimation of amino acids in crude plant extracts by thin-layer electrophoresis and chromatography. **Analytical Biochemistry**, Philadelphia, v. 17, p. 278-293, 1966.
- BOND, W. J.; KEELEY, J. E. Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems. **Trends in Ecology & Evolution**, Oxford, v. 20, p. 387-394, 2005.
- BOWEN, B. J.; PATE, J. S. The significance of root starch in post-fire shoot recovery of the resprouter *Stirlingia latifolia* R. Br. (Proteaceae). **Annals of Botany**, Oxford, v. 72, p. 7-16, 1993.
- BRADFORD, M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. **Analytical Biochemistry**, Philadelphia, v. 72, p. 248-254, 1976.
- BYNE, K.; RYSER, P. Spring temperatures affect senescence and N uptake in autumn and N storage for winter in *Rhynchospora alba* (Cyperaceae). **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 71, p. 1551-1561, 2019.
- CALDWELL, M. M.; RICHARDS, J. H.; JOHNSON, D. A.; NOWAK, R. S.; DZUREC, R. S. Coping with herbivory: Photosynthetic capacity and resource allocation in two semiarid Agropyron bunchgrasses. **Oecologia**, Heidelberg, v. 50, p. 14-24, 1981.
- CANADELL, J.; LÓPEZ-SORIA, L. Lignotuber reserves support regrowth following clipping of two Mediterranean shrubs. **Functional Ecology**, Chichester, v. 12, p. 31-38, 1998.
- CHAVES, M. M. Effects of water deficits on carbon assimilation. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 42, p. 1-16, 1991.
- CORBESIER, L.; HAVELANGE, A.; LEJEUNE, P.; BERNIER, G.; PÉRILLEUX, C. N content of phloem and xylem exudates during the transition to flowering in *Sinapis alba* and *Arabidopsis thaliana*. **Plant, Cell & Environment**, Chichester, v. 24, p. 367-375, 2001.

COUTINHO, L. M. **Contribuição ao conhecimento do papel ecológico das queimadas na floração de espécies do Cerrado**. 1976. Tese (Livre Docência) - Universidade de São Paulo, São Paulo, 1976.

COUTINHO, L. M. Aspectos ecológicos do fogo no cerrado. ii - as queimadas e a dispersão de sementes em algumas espécies anemocóricas do estrato herbáceo-subarbusivo / Ecological aspects of fire in the cerrado. ii - fire and seed dispersion in some anemochoric species of the herbaceous layer. **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo**, São Paulo, v. 5, p. 57-63, 1977.

DONG S.; SCAGEL, C. F.; CHENG, L.; FUCHIGAMI, L. H.; RYGIIEWICZ, P. T. Soil temperature and plant growth stage influence nitrogen uptake and amino acid concentration of apple during early spring growth. **Tree Physiology**, Oxford, v. 21, p. 541-547, 2001.

FIDELIS, A.; ROSALEM, P.; ZANZARINI, V.; CAMARGOS, L. S.; MARTINS, A. R. From ashes to flowers: a savanna sedge initiates flowers 24 h after fire. **Ecology**, Hoboken, v. 100, p. e02648, 2019.

FUNDAÇÃO GRUPO BOTICÁRIO. 2011. **Plano de manejo da reserva natural Serra do Tombador**. Curitiba. Disponível em: <http://www.fundacaogrupoboticario.org.br>. Acesso em: 12 abr. 2021.

GALVEZ, D. A.; LANDHÄUSSER, S. M.; TYREE, M. T. Root carbon reserve dynamics in aspen seedlings: does simulated drought induce reserve limitation? **Tree Physiology**, Oxford, v. 31, p. 250-257, 2011.

HOFFMANN, W. A.; ORTHEN, B.; NASCIMENTO, P. K. V. D. Comparative fire ecology of tropical savanna and forest trees. **Functional Ecology**, Chichester, v. 17, p. 720-726, 2003.

JANEČEK, Š.; BARTUŠKOVÁ, A.; BARTOŠ, M. *et al.* Effects of disturbance regime on carbohydrate reserves in meadow plants. **AoB Plants**, Oxford, v. 7. 2015. Disponível em: <file:///C:/Users/Biblioteca/Downloads/JaneceketalAoB2015.pdf>. Acesso em: 12 out. 2021.

KAVI KISHOR, P. B.; HIMA KUMARI, P.; SUNITA, M. S.; SREENIVASULU, N. Role of proline in cell wall synthesis and plant development and its implications in plant ontogeny. **Frontiers in Plant Science**, Lausanne, v. 20, n. 6, 17 p. 2015.

KHANIZADEH, S.; BUSZARD, D.; ZARKADAS, C. G. Seasonal variation of proteins and amino acids in apple flower buds (*Malus pumila* Mill., cv. McIntosh/M7). **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, Washington, v. 37, p. 1246-1252, 1989.

KLIMEŠOVÁ, J.; JANEČEK, Š.; BARTUŠKOVÁ, A. *et al.* Is the scaling relationship between carbohydrate storage and leaf biomass in meadow plants affected by the disturbance regime? **Annals of Botany**, Oxford, v. 120, p. 979-985, 2017.

LAMONT, B. B.; HE, T. Fire-Proneness as a prerequisite for the evolution of fire-adapted traits. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 22, p. 278-288, 2017.

LENTH, R. V. Least-squares means: the R Package lsmeans. **Journal of Statistical Software**, Alexandria, v. 69, p. 1-33, 2016.

- LONGHI-WAGNER, H. M.; ARAÚJO, A. C. Flora fanerogâmica da Serra do Ouro Branco, Minas Gerais, Brasil: Cyperaceae. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 65, p. 369-404, 2014.
- MACHADO, R. A.; FERRIERI, A. P.; ROBERT, C. A. *et al.* Leaf-herbivore attack reduces carbon reserves and regrowth from the roots via jasmonate and auxin signaling. **New Phytologist**, Lancaster, v. 200, p. 1234-1246, 2013.
- MEDWECKA-KORNAŚ, A.; KORNAŚ J. Fire-resistant sedges (Cyperaceae) in Zambia1)1) Herrn Prof. Dr. H. Meusel zum 75. Geburtstag gewidmet. **Flora**, Salisbury, v. 176, p. 61-71, 1985.
- MIYANISHI, K.; KELLMAN, M. The role of root nutrient reserves in regrowth of two savanna shrubs. **Canadian Journal of Botany**, Ottawa, v. 64, p. 1244-1248, 1986.
- MORAES, M. G.; CARVALHO, M. A. M.; FRANCO, A. C.; POLLOCK, C. J.; FIGUEIREDO-RIBEIRO, R. C. L. Fire and drought: soluble carbohydrate storage and survival mechanisms in herbaceous plants from the cerrado. **BioScience**, Cary, v. 66, p. 107-117, 2016.
- MUNHOZ, C. B. R.; FELFILI, J. M. Fenologia do estrato herbáceo-subarbustivo de uma comunidade de campo sujo na Fazenda Água Limpa no Distrito Federal, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 19, p. 979-988, 2005.
- NING, Y.; ZHANG, Z. X.; CUI, L. J.; ZOU, C. L. Adaptive significance of and factors affecting plasticity of biomass allocation and rhizome morphology: a case study of the clonal plant *Scirpus planiculmis* (Cyperaceae). **Polish Journal of Ecology**, v. 62, p. 77-88, Warsaw, 2014.
- OLANO, J. M.; MENGES, E. S.; MARTÍNEZ, E. Carbohydrate storage in five resprouting Florida scrub plants across a fire chronosequence. **New Phytologist**, Lancaster, v. 170, p. 99-106, 2006.
- OLIVEIRA JOAQUIM, E.; SILVA, T. M.; FIGUEIREDO-RIBEIRO, R. D. C. L.; MORAES, M. G. D. ; CARVALHO, M. A. M. D. Diversity of reserve carbohydrates in herbaceous species from Brazilian campo rupestre reveals similar functional traits to endure environmental stresses. **Flora**, Jena, v. 238, p. 201-209, 2018.
- PALACIO, S.; MAESTRO, M.; MONTSERRAT-MARTÍ, G. Relationship between shoot-rooting and root-sprouting abilities and the carbohydrate and nitrogen reserves of Mediterranean dwarf shrubs. **Annals of Botany**, Oxford, v. 100, p. 865-874, 2007.
- PALACIO, S.; MILLA, R.; ALBUIXECH, J. *et al.* Seasonal variability of dry matter content and its relationship with shoot growth and nonstructural carbohydrates. **New Phytologist**, Lancaster, v. 180, p. 133-142, 2008.
- PALACIO, S.; HOCH, G.; SALA, A.; KÖRNER, C.; MILLARD, P. Does carbon storage limit tree growth? **New Phytologist**, Lancaster, v. 201, p. 1096-1100, 2014.

PAUSAS, J. G.; LAMONT, B. B.; PAULA, S.; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; FIDELIS, A. Unearthing belowground bud banks in fire-prone ecosystems. **New Phytologist**, Lancaster, v. 217, p. 1435-1448, 2018.

R CORE TEAM 2018. **R**: A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria. Disponível em: <https://www.R-project.org/>. Acesso em: 12 jun. 2020.

RODRIGUES, A. C.; ESTELITA, M. E. M. Morphoanatomy of the stem in cyperaceae. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 23, p. 889-901, 2009.

SCHUTZ, A. E. N.; BOND, W. J.; CRAMER, M. D. Juggling carbon: allocation patterns of a dominant tree in a fire-prone savanna. **Oecologia**, Heidelberg, v. 160, p. 235-246, 2009.

STOLLER, E. W.; WEBER, E. J. Differential cold tolerance, starch, sugar, protein, and lipid of yellow and purple nutsedge tubers. **Plant Physiology**, Rockville, v. 55, p. 859-863, 1975.

STRIKER, G. G.; MANZUR, M. E.; GRIMOLDI, A. A. Increasing defoliation frequency constrains regrowth of the forage legume *Lotus tenuis* under flooding: the role of crown reserves. **Plant and Soil**, Madison, v. 343, p. 261-272, 2011.

THE PLANT LIST. 2013. Version 1.1. **Published on the internet**. Disponível em: <http://www.theplantlist.org/>. Acesso em: 13 jan. 2022.

THOM, D.; SEIDL, R. Natural disturbance impacts on ecosystem services and biodiversity in temperate and boreal forests. **Biological Reviews**, Chichester, v. 91, p. 760-781, 2016.

TURESSON, H.; MARTTILA, S.; GUSTAVSSON, K. E. *et al.* Characterization of oil and starch accumulation in tubers of *Cyperus esculentus* var. *sativus* (Cyperaceae): a novel model system to study oil reserves in nonseed tissues. **American Journal of Botany**, Oxford, v. 97, p. 1884-1893, 2010.

UMBREIT, W. W.; KINGSLEY, G. R.; SCHAFFERT, R. R.; SIPILET, H. A colorimetric method for transaminase in serum or plasma. **The Journal of Laboratory and Clinical Medicine**, Philadelphia, v. 49, p. 454-459, 1957.

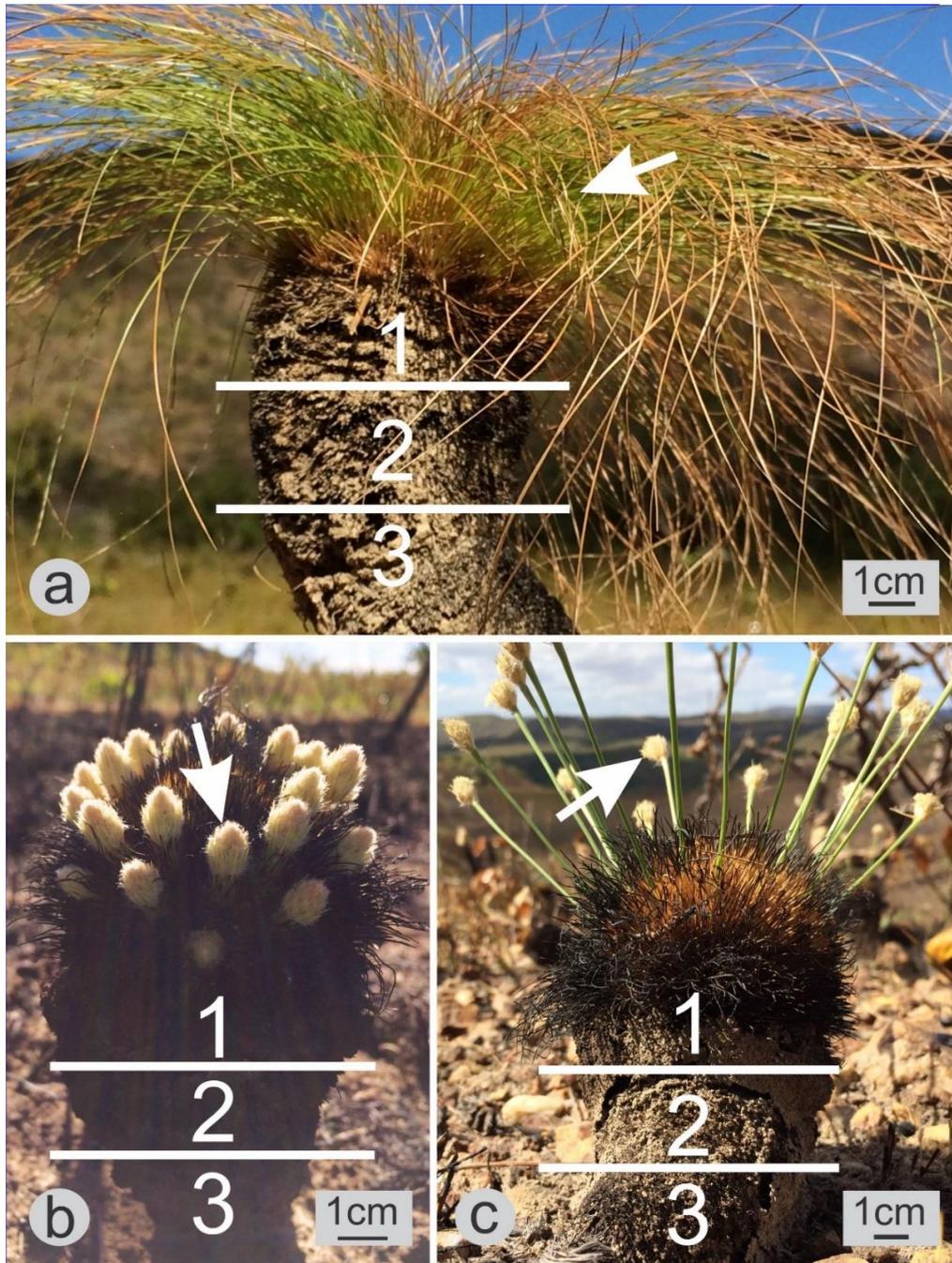
WARMING, E. ; FERRI, M. G. **Lagoa Santa e a vegetação de cerrados brasileiros**. São Paulo: Ed. Universidade de São Paulo, 1993. 386 p.

YEMM, E. W.; WILLIS, A. J. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. **Biochemical Journal**, London, v. 57, p. 508-514, 1954.

YEMM, E. W.; COCKING, E. C.; RICKETTS, R. E. The determination of amino-acids with ninhydrin. **Analyst**, Princeton, v. 80, p. 209-214, 1955.

6- Figuras e tabelas

Figura1. *Bulbostylis paradoxa* em campo na Reserva Natural Serra do Tombador, (a) controle, (b) queimado - 48h, (c) queimado - 15 dias. As linhas correspondem às subdivisões realizadas no caudex das plantas para o estudo detalhado da fisiologia. 1- ápice, 2- região mediana e 3- base. Setas indicam as folhas nos indivíduos controle e flores nos indivíduos queimados.



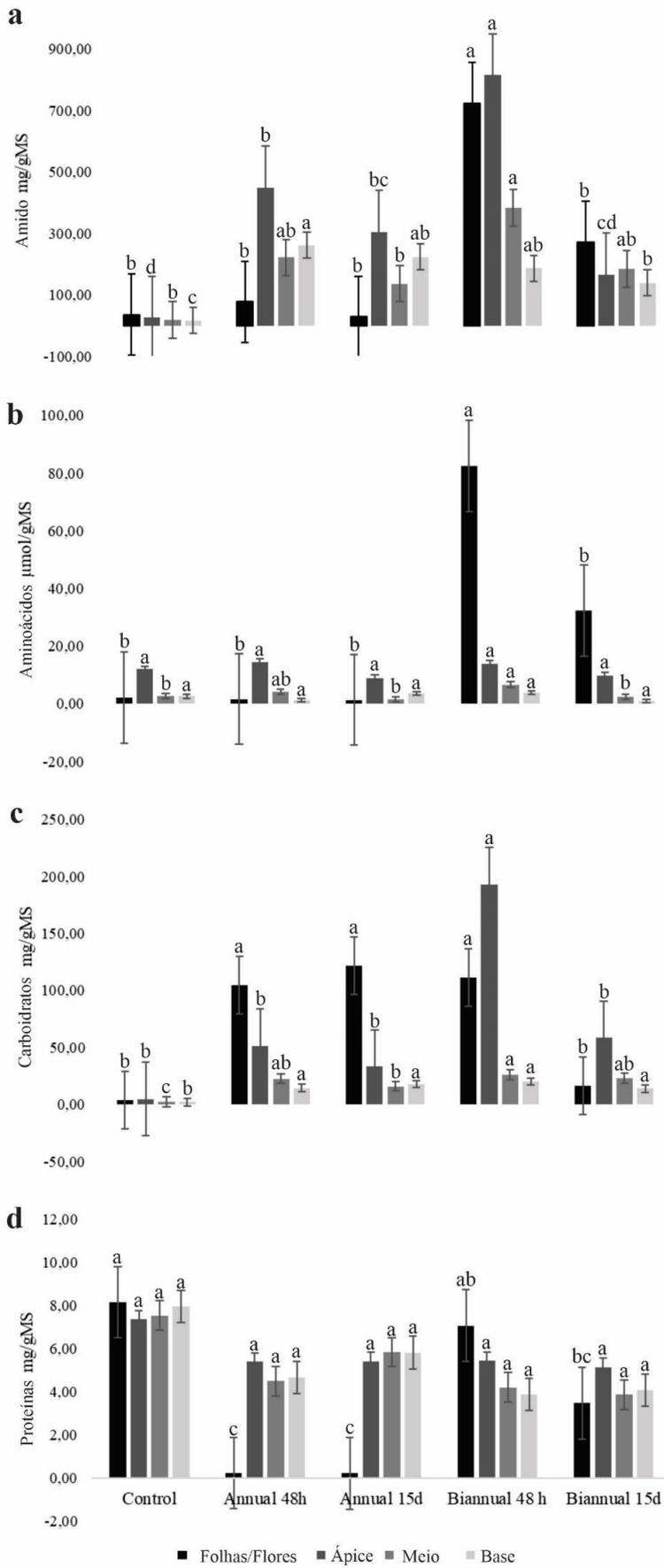
Fonte: Própria autora.

Tabela1. Planejamento do experimento e coletas de *Bulbostylis paradoxa* no Cerrado. Número de parcelas, regime de queima, último fogo, registro do fogo, número de eventos de fogo, número de indivíduos coletados por parcelas e total de indivíduos coletados por controle e frequências de fogo (anual e bianual) e tempos após o fogo (48 horas e 15 dias).

Nº parcelas	Regime de queima	Último fogo (ano)	Registro de fogo (ano)	Nº de eventos de fogo	Nº ind. por parcela	Total Ind. Coletados por tempo	
						48h	15d
4	Controle	2011	2011	-	1	4	
						48h	15d
			2013				
4	Bianual	2017	2015 2017	3	1	4	4
			2013				
			2014				
4	Anual	2017	2015 2016 2017	5	1	4	4

Fonte: Própria autora

Figura 2. Concentrações (média \pm erro padrão) das reservas de (a) Amido, (b) Aminoácidos, (c) Carboidratos solúveis e (d) Proteínas, nas folhas/flores, ápice, meio e base do caudex de *Bulbostylis paradoxa*. Submetidos aos tratamentos, Controle, Fogo anual (coletados 48 horas e 15 dias após a queima) e fogo bianual (coletados 48 horas e 15 dias após a queima). As letras minúsculas representam diferenças significativas para cada uma das partes em cada um dos tratamentos e ao longo dos dias de coleta dos indivíduos queimados ($p \leq 0,05$).



Fonte: Própria autora

CAPITULO II
DESCRIÇÕES MORFOANATÔMICAS DAS ESTRATÉGIAS DE SOBREVIVÊNCIA
DE *BULBOSTYLIS PARADOXA* ASSOCIADAS AO SEU RÁPIDO
FLORESCIMENTO NO PÓS FOGO

Resumo

Bulbostylis paradoxa é uma espécie com hábito e fenologia relacionados ao fogo. O fato de florescer rapidamente após o fogo desperta curiosidade sobre sua estrutura anatômica que lhe permite sobreviver diante tal distúrbio. O objetivo deste estudo foi descrever a anatomia e morfologia dos órgãos vegetativos de *B. paradoxa*, evidenciando características anatômicas relacionadas à sua sobrevivência e associadas ao seu rápido florescimento pós fogo. O material foi coletado na Reserva Natural Serra do Tombador (RNST, Cavalcante, Goiás). As amostras foram fixadas em FAA 70%, desidratadas em série etílica e incluídas em historesina. As lâminas foram então coradas em Azul de Toluidina e realizados testes histoquímicos. E também foram feitas análises na Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV). Dentre os resultados obtidos nas folhas é importante ressaltar a presença de paredes celulares lignificadas na epiderme e nas células acessórias a ela, além de células com paredes lignificadas presentes nas bainhas dos feixes vasculares, o que indica tecidos que proporcionam resistência e proteção. Quanto aos testes histoquímicos, observamos a presença de grãos de amido e substâncias pécnicas em todos os órgãos vegetativos. Compostos fenólicos foram verificados em células apenas no caudex. O fogo, apesar de consumir as folhas, não causou nenhum dano aos tecidos das raízes e do caudex. Todos esses resultados mostram que *B. paradoxa* é uma planta com características anatômicas adaptativas em relação ao fogo que lhe permitem não só sobreviver como também florescer diante a esse distúrbio.

Palavras chave: amido; caudex; compostos fenólicos; fogo; monocotiledônea

1- Introdução

A família Cyperaceae apresenta 110 gêneros e 5.784 espécies (THE PLANT LIST 2013). No Brasil a família apresenta 42 gêneros e 678 espécies o que representa 40% dos gêneros e 20% das espécies do mundo (ALVES *et al.*, 2009). São ervas geralmente rizomatosas, com inflorescências em arranjos de espiguetas e com frutos do tipo aquênio (JUDD *et al.*, 2009). Podem ser encontradas em diferentes habitats, como afloramentos rochosos (ARRUDA; NEVES 2005), lagos temporários no semiárido (LEITE *et al.*, 2012), em ambientes frios e ou ambientes quentes (UENO; TAKEDA, 1992). Algumas também ocorrem em campos rupestres, associadas a solos arenosos quartzíticos como é o caso do gênero *Bulbostylis* (LONGHI-WAGNER; ARAÚJO 2014).

Dentre as espécies de Cyperaceae, *Bulbostylis paradoxa* que ocorre na América do Sul até o México (PRATA; LOPEZ, 2003), apresenta um hábito de crescimento diferente das demais, pois não se parece com ervas, e sim uma estrutura lenhosa com altura de 8 a 15 cm (METCALFE, 1971). Tal estrutura que a torna diferente das demais espécies é chamada de caudex (PRATA; LOPEZ, 2003; ARDISSONE, 2013). Além do caudex, a espécie também chama a atenção por florescer rapidamente após o fogo (MUNHOZ; FELFILI ,2005; FIDELIS *et al.*, 2019).

O fogo ocorre em diversos biomas pelo mundo, entre os trópicos e subtropicais, a tempo suficiente para distinguir suas biotas (BOND; WOODWARD; MIDGLEY 2005). As espécies vegetais apresentam estratégias de sobrevivência, como rebrota, resultante da capacidade de regeneração vegetativa a partir de tecidos protegidos por casca ou por bases foliares de órgãos aéreos por exemplo (CLARKE *et al.*, 2013), sendo que, em árvores de ambientes propensos ao fogo as gemas são protegidas pelas cascas (CHARLES-DOMINIQUE, *et al.* 2015). No Cerrado brasileiro ele também causa adaptações ao estrato herbáceo-subarbuscivo, promovendo a deiscência dos frutos ou infrutescências e ajudando na dispersão das sementes (COUTINHO, 1977). E também está associado ao florescimento de algumas espécies como, *Lantana montevidensis*, *Stylosanthes capitata*, *Vernonia grandiflora* e *Wedelia glauca* as quais apresentam desenvolvimento das gemas 10 dias após a queima, e entre 15 e 20 dias já são visíveis seus eixos florais (COUTINHO, 1976).

Na literatura são encontrados dados sobre a anatomia das folhas e raízes de *B. paradoxa* (WEBER, 1963, p. 84, citado por METCALFE, 1971, p. 101), do escapo (PRATA *et al.*, 2007), do tipo do fruto (PRATA; THOMAS; WANDERLEY, 2008), da distribuição

dos feixes vasculares do caudex (RODRIGUES; ESTELITA, 2009a) e da presença de meristemas de espessamento primário e secundário no caudex (RODRIGUES; ESTELITA, 2009b). Tendo todas essas características mencionadas anteriormente já sido descritas em outros estudos, buscamos mostrar a proteção imposta pela camada persistente de bainhas e as células de revestimento do caudex, a proteção das folhas e da raiz e assim descrever suas estratégias de sobrevivência que contribuem para seu rápido florescimento no pós fogo.

Apesar de relatos que tal espécie consiga sobreviver ao fogo, não são encontrados estudos na literatura que descrevam sua estrutura antes e depois do fogo. Também não temos registros de estudos histoquímicos que poderiam ajudar a entender seu metabolismo e seu rápido florescimento. Tais testes histoquímicos podem auxiliar a identificar compostos nos tecidos e órgãos das plantas, tais como, os compostos fenólicos, que são importantes na defesa de plantas a estresses bióticos e abióticos (SHARMA *et al.*, 2019; CORSO *et al.*, 2020), bem como substâncias pécnicas que também são importantes em respostas a estresses ambientais (PELLOUX; RUSTÉRUCCI; MELLEROWICZ, 2007; MILEWSKA-HENDEL *et al.*, 2017; MERCED; RENZAGLIA, 2019).

Portanto o presente estudo teve como objetivo descrever a anatomia e morfologia dos órgãos vegetativos de *Bulbostylis paradoxa*, evidenciando características anatômicas relacionadas à sua sobrevivência e associadas ao seu rápido florescimento no pós fogo.

2- Material e métodos

2.1- Área de estudos e coleta de material botânico

O material foi coletado na Reserva Natural Serra do Tombador (RNST), que é uma Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN), pertencente à Fundação Grupo Boticário de Proteção à Natureza. A RNST está localizada em Cavalcante (Goiás, 47° 45'-51'W e 13° 35'-38'S, altitude 560 a 1.118m). A RNST possui 8.900 ha de área e atualmente representa a maior RPPN de Cerrado no Brasil. O clima é tropical, com precipitação anual média entre 1300 e 1500 mm e temperaturas médias máximas até 36°C e mínimas entre <15°C (FUNDAÇÃO GRUPO BOTICÁRIO, 2011). A vegetação é bastante variada, composta por campo limpo, campo sujo, cerrado rupestre, cerrado sensu stricto, veredas, além de áreas com florestas de vale (AER, 2009).

Foram amostrados indivíduos de *Bulbostylis paradoxa* (Spreng.) Lindm. (Cyperaceae) em parcelas estabelecidas de 30x30 m. As parcelas de queimas experimentais foram estabelecidas em 2013, em uma área de campo sujo que foi queimada em 2011 (DAIBES *et*

al., 2017; RISSI *et al.*, 2017). Desta maneira, há parcelas que são queimadas bienalmente e anualmente desde 2013 e parcelas excluídas do fogo desde 2011 (FIDELIS *et al.* 2019).

O presente estudo conta com o total de 12 parcelas: 4 parcelas com queima suspensa desde 2011 (e não foram queimadas) denominadas de ‘controle’; 4 parcelas queimadas anualmente em julho desde 2013 e 4 parcelas queimadas bienalmente desde 2013. Para as análises anatômicas foram coletados os indivíduos em todas as parcelas citadas, controle e nos tempos de 24 horas, 48 horas e 15 dias após o experimento de fogo.

As amostras foram fixadas em FAA 70% (JOHANSEN 1940), para evitar a perda de material devido à degradação natural, para posterior análise anatômica. Após 48 horas o material foi estocado em álcool 70%.

O material fixado foi dividido e amostrado em folhas, raízes e o caudex. As folhas totalmente expandidas foram separadas em duas regiões, ápice foliar (mais exposto ao fogo) e base foliar (próxima a camada de tricomas do caudex). As raízes foram amostradas em partes basais do caudex que foi subdividido em três partes para melhor análise: ápice (1), meio (2) e base (3), como esquematizado na Figura 1 do Capítulo 1.

Depois de separados em partes, as amostras do caudex foram submetidas a uma solução de Etilenodiamina 10% por três dias em temperatura ambiente (CARLQUIST, 1982) para amolecimento dos tecidos lignificados. E em seguida foram lavadas 3 vezes em água destilada.

2.2- Microscopia de luz

As amostras foram desidratadas em série etílica, incluídas em hidróxi-etil-metacrilato (Leica Historesin) e os blocos obtidos foram seccionados com a espessura de 5-10 μm . O material foi corado com Azul de Toluidina 0,05% em tampão fosfato e ácido cítrico pH entre 4,5-6,0 (SAKAI, 1973). Também foram feitos cortes a mão livre, somente das folhas, que foram depuradas em hipoclorito de sódio e coradas com safranina e azul alcian (BUKATSCH, 1972, BURGER; RICHTER 1991). As lâminas de ambas as colorações citadas acima foram montadas com resina sintética “Entellan”.

O amido foi detectado em folhas, raízes e no caudex através da realização de testes histoquímicos utilizando-se lugol (BERLYN ; MIKSCHE, 1976) em lâminas histológicas.

Outros testes histoquímicos também foram realizados em lâminas histológicas. Para detecção de substâncias lipídicas, utilizou-se Sudan IV (Jensen 1962); para compostos fenólicos, cloreto férrico (JOHANSEN, 1940); para substâncias pécnicas, vermelho de Rutênio (JOHANSEN, 1940) e para proteínas, Xylidine Ponceau (O'BRIEN; MCCULLY, 1981).

Foram realizadas fotomicrografias dos materiais preparados em lâminas com a câmera AxioCam ERC5S, acoplada ao microscópio Zeiss Primo Star.

2.3- Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV)

Amostras fixadas das folhas, raízes e caudex de *B. paradoxa* foram desidratadas, secas ao ponto crítico (HORRIDGE; TAMM, 1969), fixadas em suporte de alumínio com fita dupla face de carbono e metalizadas com uma camada de ouro de 30-40 nm no aparelho Quorum Q150T E.

As análises foram realizadas no microscópio eletrônico de varredura Zeiss modelo EVO/LS15, operado a 20kv com as escalas impressas diretamente nas eletromicrografias. Essa etapa foi realizada no Departamento de Física e Química da Faculdade de Engenharia de Ilha Solteira-UNESP.

3- Resultados

Bulbostylis paradoxa em campo apresenta nos indivíduos controle (não queimados) folhas aciculares rígidas com cerca de 15 cm, quase encobrindo todo o corpo da planta. O caule espesso apresentando de 5 a 10 cm de diâmetro, com raízes rasas que facilitam sua coleta. Ao analisar a estrutura caulinar observamos uma grossa e persistente camada de bainhas que envolvem todo seu caudex, do ápice até a base (Figura 1). Essa densa camada de bainhas confere proteção a estrutura. Nas bainhas foliares são encontrados tricomas tectores que também auxiliam na proteção da estrutura caulinar durante o experimento de fogo (Figura 1.C).

Após o fogo, observa-se o limbo foliar carbonizado, porém as bainhas adensadas permanecem protegendo a estrutura do caudex (Figura 1.D). Externamente a planta parece ter sido reduzida a carvão, no entanto internamente ela permanece intacta. E os tratamentos de fogo aos quais ela foi submetida não interferiram na anatomia do caudex.

As folhas de *B. paradoxa* em secções transversais, apresentam um formato arredondado. O ápice foliar corresponde a parte das folhas que estava mais exposta as

chamas, onde encontramos a epiderme lignificada com uma camada de células subjacentes a ela, também com suas paredes celulares lignificadas (Figura 2.A.B.C). Três feixes vasculares estão dispostos em linha na região central do mesofilo foliar e os mesmos estão envolvidos por cavidades de ar (air-cavities) (Figura 2.C.E). Na base do limbo foliar (mais próximo ao caudex e envolvida por tricomas) a epiderme unisseriada, já não apresenta a camada de células acessórias logo abaixo da epiderme. Porém podem ser observados cinco feixes de fibras ao redor do mesofilo. Internamente aos feixes de fibras encontra-se o parênquima clorofiliano homogêneo que armazena grãos de amido (Figura 2.D). Ao centro do mesofilo são observadas as células da bainha do feixe vascular, envolvendo os mesmos (Figura 2.F).

Em microscopia eletrônica de Varredura (Figura 2.G), é possível observar um sulco na parte adaxial da folha nas secções transversais, o qual se encontra mais acentuado no ápice foliar (Figura 2.E). Além disso, quando observamos a folha longitudinalmente encontramos estômatos todos dispostos em fileiras (Figura 2.G.H.I). Como já foi mencionado, a base das folhas está totalmente envolvida por tricomas (Figura 2.J) e no caudex essas folhas são dispostas em conjuntos que lembram rosetas ou fascículos, de maneira justaposta (Figura 2.K).

O caudex de *B. paradoxa*, é extremamente lignificado e envolvido por uma espessa camada de restos de bases foliares muitas vezes carbonizadas. Nas análises anatômicas dos cortes feitos em secções longitudinais, observamos traços foliares (Figura 3.D) e ramos foliares (Figura 3.G) saindo do ápice. Nas três divisões (ápice, meio e base) feitas ao longo do caudex tanto em secções longitudinais do ápice (Figura 3.A.G.J), quanto nas secções transversais da região mediana (Figura 3.B.E.H) e da base (Figura 3.C.F.I.L), observamos que os feixes vasculares estão dispostos de forma longitudinal e transversal por todo o cilindro de maneira difusa. O cilindro vascular é envolvido por uma camada de células de córtex (Figura 3.B.L). Não foi possível delimitar a epiderme em indivíduos adultos, uma vez que as bainhas foliares parecem se misturar com o revestimento (Figura 3.C). Nas plantas queimadas e nas não queimadas foi possível observar idioblastos fenólicos espalhados por todo o cilindro vascular, e também pelo córtex (Figura 3.A.D.E.H.L).

As raízes de *B. paradoxa* são adventícias, originando-se ao longo da estrutura do caudex e não apenas pela parte basal (Figura 4.D). Ela apresenta uma epiderme unisseriada e nos exemplares analisados é possível observar a degeneração do córtex nas raízes maduras dando lugar a amplos espaços intercelulares (Figura 4.A). A última camada do córtex radicular, a endoderme, se apresenta lignificada e com espessamento em formato de “O”

(Figura 4.B.C.E). O cilindro vascular apresenta o periciclo bisseriado e xilema e floema primários organizados em atactostelo ao redor de uma medula parenquimática (Figura 4.B.C).

Dos testes histoquímicos realizados nas folhas, apenas o lugol que reage com amido e o vermelho de rutênio que evidencia substâncias pécnicas tiveram reações positivas. No ápice das folhas foram identificados grãos de amido armazenados nas células de parênquima que circundavam os feixes vasculares e em uma das bainhas do feixe vascular (Figura 5.A.B). Na base foliar observamos amido em todas as células parenquimáticas (Figura 5.C.D). Substâncias pécnicas foram evidenciadas nas paredes celulares do parênquima e também no floema tanto no ápice quanto na base foliar (Figura 5.E.F.G).

Nas raízes encontramos a partir dos testes histoquímicos amido, substâncias pécnicas e proteínas. Quando as raízes estão próximas ao caudex, as mesmas apresentam grande quantidade de amido na medula, além disso, externamente a endoderme as células do córtex também apresentaram grande quantidade de amido (Figura 5.H.I). Na região das raízes mais distantes do caudex não observamos amido no tecido cortical e sim em células do periciclo e outras células do cilindro vascular próximas a ele (Figura 5.J). As substâncias pécnicas foram evidenciadas na parede celular dos tecidos da epiderme, do córtex, endoderme e nas células do cilindro vascular (Figura 5.K.L). E com o uso do teste histoquímico de Xylidine Ponceau, encontramos uma leve reação para proteínas (também impregnadas nas paredes celulares) por todos os tecidos das raízes, nas células do córtex, da endoderme e internamente a ela no cilindro vascular (Figura 5.M.N).

No caudex observamos, idioblastos fenólicos, amido, substâncias pécnicas e proteínas. Os idioblastos fenólicos foram observados dentro do cilindro vascular, envolta dos feixes vasculares e também nas camadas do córtex e revestimento em todas as regiões do ápice, meio e base (Figura 6.A.B.C). Observamos grãos de amido no córtex e parênquima do cilindro vascular tanto no ápice, quanto na região mediana, porém o mesmo não foi observado na base, que apresentava amido apenas no parênquima do cilindro vascular (Figura 6.D.E.F.G). Substâncias pécnicas nas paredes das células dos meristemas no ápice, em células de parênquima e dos feixes vasculares das regiões apicais, medianas e basais (Figura 6.H.I.J.K.L). E uma leve reação das proteínas nas células dos meristemas no ápice, e por todo o cilindro vascular do ápice, meio e base do caudex (Figura 6.M.N.O).

4- Discussão

B. paradoxa, além de apresentar florescimento em 24 horas após o fogo (FIDELIS *et al.*, 2019) e ter suas folhas completamente consumidas por ele (FIDELIS; ZIRONDI, 2021), também apresenta algumas alterações em suas reservas de (amido, aminoácidos, carboidratos solúveis e proteínas), de acordo com a frequência de queima e estas vão se esgotando nos dias seguintes no pós fogo como visto no capítulo 1.

Suas folhas apresentam um sulco na face adaxial e feixes de esclerênquima em camadas subepidérmicas (WEBER, 1963, p. 84, citado por METCALFE, 1971, p. 101), sendo estas células totalmente lignificadas principalmente na epiderme do ápice foliar como mostramos. Tais características parecem estar relacionadas com estratégias adaptativas em relação ao fogo. Também pode evidenciar adaptação a ambientes xeromórficos como afloramentos rochosos onde são encontrados *Trilepis lhotzkiana* e *T. ciliatifolia* da família Cyperaceae que também apresentam ligninas nas células da epiderme (ARRUDA; NEVES, 2005). Os estômatos de *B. paradoxa*, estão dispostos na margem foliar e na epiderme abaxial como visto para o gênero *Bulbostylis* (METCALFE, 1971). Cavidades de ar (air cavities - Ac) encontrados nas folhas de nossa espécie, também são descritos para gênero por Metcalfe (1971) e nas folhas de outras espécies e gêneros da família, como *Oxycaryum cubense* e *Pycreus macrostachyos* (LEITE *et al.*, 2012).

Quanto aos feixes vasculares das folhas, é importante ressaltar que o gênero *Bulbostylis* apresenta três bainhas (METCALFE, 1971; PRATA *et al.*, 2007), pois pertence a tribo Abildgaardieae, cuja anatomia Kranz é denominada “fimbristylloid type” (MARTINS; ALVEZ; SCATENA 2015a), que já foram descritas em *Bulbostylis scabra* (MARTINS; MACHADO; SCATENA, 2015b), *Bulbostylis conifera* (MARTINS; SCATENA, 2011) e em espécies de outro gênero da família como *Fimbristylis dichotoma* (MARTINS; SCATENA, 2013). Em *B. paradoxa* uma dessas bainhas encontra-se lignificada, o que também foi descrito em outras Cyperaceae em diferentes ambientes, como *Oxycaryum cubense* em ambientes aquáticos e terrestres (LEITE *et al.*, 2012) e *Trilepis lhotzkiana* e *Trilepis ciliatifolia* em afloramentos rochosos (ARRUDA; NEVES, 2005). As três bainhas envolvendo o feixe e a lignina encontrada em uma delas, podem evidenciar uma proteção contra a perda de nutrientes em *B. paradoxa*.

De acordo com Pausas *et al.*, (2018) o termo caudex seria definido como um caule espesso e solitário, vertical, monopodial e com ápice acima do solo. O caudex de *Bulbostylis*

paradoxa é uma forma vegetativa peculiar, que diferencia a espécie das outras do mesmo gênero (PRATA; LOPEZ 2003; ARDISSONE 2013; LONGHI-WAGNER; ARAÚJO, 2014). Ele apresenta raízes adventícias, saindo por toda sua extensão (WEBER, 1963, p. 84 citado por METCALFE, 1971, p. 101), assim como observado em *Cyperus rotundus* (Cyperaceae) e outra monocotiledônea como *Allium cepa* (Amarillydaceae,) que também apresentam raízes adventícias saindo do ápice de seus rizomas (MENEZES *et al.*, 2012). Além disso, o caudex é envolvido e protegido por bainhas (WEBER 1963, p. 84 citado por METCALFE, 1971, p. 101), as quais apresentam marcas de fogo (PRATA; LOPEZ 2003), evidenciando sua ocorrência em ambientes propensos ao fogo (ARDISSONE, 2018).

No caudex os feixes vasculares estão distribuídos de forma atactostélica (PRATA *et al.*, 2007; RODRIGUES; ESTELITA, 2009a) como também observamos. E de acordo com Prata *et al.* (2007), o gênero *Bulbostylis* de forma geral apresenta em seus caudex (referidos como rizomas pelos autores) e escapos feixes vasculares envolvidos por 3 bainhas, o periciclo internamente, a intermediária sendo a endoderme lignificada (bainha de mestoma) e a externa que apresenta cloroplastos. O amido é encontrado em todas as partes, ápice, meio e base. No entanto mostrando maior concentração nas regiões do ápice e meio, corroborando com os dados de reservas de amido descritos sobre o metabolismo no capítulo 1. Além disso, *B. paradoxa* também apresenta idioblastos fenólicos distribuídos pelo cilindro vascular, assim como foi observado por Rodrigues e Estelita (2009b). As mesmas autoras também descreveram o meristema de espessamento primário produzindo parênquima e também envolvendo os feixes dos ramos laterais e o meristema de espessamento secundário do caudex da espécie, bem como o descreveram em outras espécies de Cyperaceae (ESTELITA; RODRIGUES, 2007). E mesmo que no presente estudo *B. paradoxa* tenha sido submetida ao distúrbio do fogo, ainda assim, seus tecidos não apresentaram nenhum dano anatômico, o que provavelmente se dá por conta de todas essas estruturas que a protegem (bainhas foliares, tecidos lignificados e compostos fenólicos).

Nas raízes de *B. paradoxa* o rompimento do córtex forma cavidades de ar e a endoderme espessa apresenta-se lignificada como já descrito por Weber (1963, p. 84 citado por METCALFE, 1971, p. 101). Tais estruturas se assemelham as raízes de *Fimbristylis dichotoma*, onde as raízes maduras apresentam rompimentos de parede no córtex e uma endoderme espessa (MARTINS; SCATENA, 2013). E quanto ao amido encontrado em maior abundância nas raízes próximas ao caudex e menor quantidade nas raízes distantes dele, podendo sugerir que elas tenham função de sustentação e não de armazenamento. Mostrando

que o órgão que armazena reservas nesta planta é o caudex. E para permanecer após o fogo, a raiz apresenta proteínas e substâncias pécnicas que auxiliam em sua sobrevivência.

Os testes histoquímicos, além de demarcarem os tecidos onde estão localizados os grãos de amido em todos os órgãos, também evidenciou as substâncias pécnicas em todos os órgãos vegetativos da planta. Pectinas estão ligadas a defesa das plantas tanto em monocotiledôneas quanto em dicotiledôneas e podem ser moduladas de acordo com o tipo de estresse que a planta é submetida (PELLOUX *et al.*, 2007). São descritas em árvores que passam por estresse salino como estratégia defensiva das paredes celulares das folhas (MILEWSKA-HENDEL *et al.*, 2017) e são importantes para o funcionamento dos estômatos de angiospermas (MERCED; RENZAGLIA, 2019). E além disso, nas raízes de arroz as pectinas protegem a região apical de danos celulares induzidos por alumínio (NAGAYAMA, *et al.*, 2019). Portanto, é possível que as substâncias pécnicas encontradas nas paredes celulares das folhas, caudex e raízes de *B. paradoxa* estejam protegendo a planta das variações do ambiente, bem como o fogo. Pois a parede celular forma uma barreira protetora do conteúdo interno da célula (VORWERK; SOMERVILLE; SOMERVILLE, 2004). Além disso, compostos fenólicos foram encontrados em todas as regiões do caudex. Tais compostos fenólicos estão associados a tolerância das plantas a metais pesados, seca, salinidade, radiações UV e outros fatores abióticos (SHARMA *et al.*, 2019). Da mesma maneira, idioblastos fenólicos estão associados a proteção contra fatores bióticos, como infecção parasítica (MARTINS *et al.*, 2010).

5- Conclusões

A princípio as análises anatômicas realizadas em *Bulbostylis paradoxa* neste estudo, buscavam comparar a planta em duas frequências de fogo com um grupo controle, porém ao decorrer dessa pesquisa encontramos diversas características que evidenciavam a proteção da planta mostrando que ela não sofria nenhum dano com a passagem do fogo. E a maior proteção que essa planta apresenta está relacionada às características morfológicas, que no caso são impostas por suas bainhas cobrindo o caudex e também a densa camada de tricomas protegendo as folhas.

Encontramos estratégias adaptativas como, a lignificação da epiderme no ápice das folhas e também em uma das três bainhas que envolvem o feixe vascular. Os grãos de amido mais abundantes na base foliar mais protegida pelos tricomas tectores do caudex que funcionam como barreira mecânica contra o fogo. E além disso, as substâncias pécnicas nas

paredes celulares dos tecidos foliares também conferem maior proteção a queima. No caudex o amido acumulado, os compostos fenólicos e também as substâncias pécnicas e as proteínas impregnadas nas paredes e as células de revestimento misturadas ao córtex indicam as estratégias de sobrevivência da planta.

Portanto, o fato do caudex de *B. paradoxa* não sofrer danos anatômicos após o fogo pode estar relacionado com os grupos de substâncias químicas encontrados nos testes histoquímicos e seu alto grau de lignificação conferindo proteção de sua estrutura vegetativa, provavelmente garantindo o florescimento da espécie após o fogo.

Referências

- AER 2009. **Elaboração do diagnóstico ambiental e zoneamento da Reserva**. Natural Serra do Tombador, Calvalcante, GO.
- ARDISSONE, R. E. **Sinopse Taxonômica de *Bulbostylis* Kunth (Cyperaceae) para a Região Sul do Brasil**. 2013. 119 f. Dissertação (Mestrado em Biologia de Fungos, Algas e Plantas) - Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, 2013.
- ARDISSONE, R. E. ***Bulbostylis* (Cyperaceae): filogenia, espécies novas e chave de identificação ilustrada para os táxons sul-brasileiros**. 2018. 65 f. Tese (Doutorado Ciências) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2018.
- ALVES, M.; ARAÚJO, A. C.; PRATA, A. P.; VITTA, F.; HEFLER, S.; TREVISAN, R. SANTOS, B. G. A.; MARTINS. S.; THOMAS, W. Diversity of Cyperaceae in Brazil. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 60, p. 771-782, 2009.
- ARRUDA, R. D. C.; NEVES, L. J. Anatomia foliar de *Trilepis lhotzkiana* Nees e *Trilepis ciliatifolia* T. Koyama (Cyperaceae) Juss. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 19, p. 889-897, 2005.
- BERLYN, G. P.; MIKSCHE, J. P. **Botanical microtechnique and cytochemistry**. Ames: Iowa State University Press, 1976.
- BOND, W. J.; WOODWARD, F. I.; MIDGLEY, G. F. The global distribution of ecosystems in a world without fire. **New Phytologist**, Lancaster, v. 165, p. 525-538, 2005.
- BUKATSCH, F. Bermerkungen zur doppelfarbung astrablau-safranin. **Mikrokosmos** Jena, v. 61, p. 255, 1972.
- BURGER, L. M.; RICHTER, H. G. **Anatomia da madeira**. São Paulo: Nobel, 1991.
- CARLQUIST, S. The use of ethylenediamine in softening hard plant structures for paraffin sectioning. **Stain Technology**, Abingdon, v. 57, p. 311-317, 1982.
- CHARLES-DOMINIQUE, T.; BECKETT, H.; MIDGLEY, G. F.; BOND, W. J. Bud protection: a key trait for species sorting in a forest-savanna mosaic. **New Phytologist**, Lancaster, v. 207, p. 1052-1060, 2015.
- CLARKE, P. J.; LAWES, M. J.; MIDGLEY, J. J.; LAMONT, B. B.; OJEDA, F.; BURROWS, G. E.; ENRIGHT, N. J.; KNOX, K. J. E. Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire. **New Phytologist**, Lancaster, v. 197, p. 19-35, 2013.
- CORSO, M.; PERREAU, F.; MOUILLE, G.; LEPINIEC, L. Specialized phenolic compounds in seeds: structures, functions, and regulations. **Plant Science**, Oxford, v. 296, p. 110471, 2020.

- COUTINHO, L. M. **Contribuição ao conhecimento do papel ecológico das queimadas na floração de espécies do Cerrado**. 1976. Tese (Livre Docência) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1976.
- COUTINHO, L. M. Aspectos ecológicos do fogo no cerrado. ii - as queimadas e a dispersão de sementes em algumas espécies anemocóricas do estrato herbáceo-subarbustivo / Ecological aspects of fire in the cerrado. ii - fire and seed dispersion in some anemochoric species of the herbaceous layer. **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo**, São Paulo, v. 5, p. 57-63, 1977.
- DAIBES, L. F.; ZUPO, T.; SILVEIRA, F. A. O.; FIDELIS, A. A field perspective on effects of fire and temperature fluctuation on Cerrado legume seeds. **Seed Science Research**, Cambridge, v. 27, p. 74-83, 2017.
- ESTELITA, M.; RODRIGUES, A. Subsídios estruturais à caracterização do sistema caulinar em Cyperaceae. **Brazilian Journal of Botany**, São Paulo, v. 30, p. 401-409, 2007.
- FIDELIS, A.; ROSALEM, P.; ZANZARINI, V.; CAMARGOS, L. S.; MARTINS, A. R. From ashes to flowers: a savanna sedge initiates flowers 24 h after fire. **Ecology**, Hoboken, v. 100, p. e02648, 2019.
- FIDELIS, A.; ZIRONDI, H. L. And after fire, the Cerrado flowers: a review of post-fire flowering in a tropical savanna. **Flora**, Jena, v. 280, p. 151849, 2021.
- FUNDAÇÃO GRUPO BOTICÁRIO. 2011. **Plano de manejo da reserva natural serra do tombador**. Curitiba, Brazil. Disponível em: <http://www.fundacaogrupoboticario.org.br>. Acesso em: 13 jan. 2022.
- HORRIDGE, G. A.; TAMM, S. L. Critical point drying for scanning electron microscopy study of ciliary motion. **Science**, Washington, v. 163, p. 817-818, 1969.
- JENSEN, W. A. **Botanical histochemistry: principle and practice**. San Francisco: W.H. Freeman, 1962.
- JOHANSEN D. A. **Plant microtechnique**. New York: McGraw-Hill, 1940.
- JUDD, W. S.; CAMPBELL, C. S.; KELLOGG, E. A.; STEVENS, P. F.; DONOGHUE, M. J. **Sistemática vegetal: um enfoque filogenético**. Porto Alegre: Artmed, 2009. p. 294-296.
- LEITE, K.; FRANÇA, F.; SCATENA, V. Structural variations among monocot emergent and amphibious species from lakes of the semi-arid region of Bahia, Brazil. **Brazilian Journal of Biology = Revista Brasileira de Biologia**, São Carlos, v. 72, p. 163-169, 2012.
- LONGHI-WAGNER, H. M.; ARAÚJO, A. C. Flora fanerogâmica da Serra do Ouro Branco, Minas Gerais, Brasil: Cyperaceae. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 65, p. 369-404, 2014.
- MARTINS, A. R.; PÜTZ, N.; SOARES, A. N.; BOMBO, A. B.; GLÓRIA, B. A. New approaches to underground systems in Brazilian *Smilax* species (Smilacaceae). **The Journal of the Torrey Botanical Society**, Washington, v. 137, p. 220-235, 216, 2010.

- MARTINS, S.; SCATENA, V. L. Bundle sheath ontogeny in kranz and non-kranz species of cyperaceae (Poales). **Australian Journal of Botany**, Clayton, v. 59, p. 554-562, 2011. Disponível em: <https://repositorio.unesp.br/handle/11449/20378>. Acesso em: 14 jan. 2022.
- MARTINS, S.; SCATENA, V. L. Developmental anatomy of *Cyperus laxus* (non-Nranz) and *Fimbristylis dichotoma* (Kranz) (Cyperaceae, Poales) and tissue continuity. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, São Paulo, v. 85, p. 605-613, 2013. Disponível em: <https://repositorio.unesp.br/handle/11449/28485?locale-attribute=en>. Acesso em: 14 jan. 2022.
- MARTINS, S.; ALVES, M.; SCATENA, V. L. Occurrence and evolutionary inferences about Kranz anatomy in Cyperaceae (Poales). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, São Paulo, v. 87, p. 2177-2188a, 2015.
- MARTINS, S.; MACHADO, S.; SCATENA, V. L. An overview about ultrastructure of kranz anatomy in cyperaceae (Poales). **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 66, p. 633-643b, 2015. Disponível em: <https://www.scielo.br/j/rod/a/s33PTHkYyZTJT5R5tmWHTLn/?lang=en>. Acesso em: 14 jan. 2021.
- MENEZES, N. L.; ELBL, P. M.; CURY, G.; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; SASAKI, K. L. M.; SILVA, C. G.; COSTA, G. R.; LIMA, V. G. A. The meristematic activity of the endodermis and the pericycle and its role in the primary thickening of stems in monocotyledonous plants. **Plant Ecology & Diversity**, Abingdon, v. 5, p. 153-165, 2012.
- MERCED, A.; RENZAGLIA, K. S. Contrasting pectin polymers in guard cell walls of *Arabidopsis* and the hornwort *Phaeoceros* reflect physiological differences. **Annals of Botany**, Oxford, v. 123, p. 579-585, 2019.
- METCALFE, C. R. **Anatomy of the monocotyledons.V.Cyperaceae**. Oxford: University Press, 1971. 597 p.
- MILEWSKA-HENDEL, A.; BACZEWSKA, A. H.; SALA, K.; DMUCHOWSKI, W. BRĄGOSZEWSKA, P.; GOZDOWSKI, D.; JOZWIAK, A.; CHOJNACKI, T. SWIEZEWSKA, E.; KURCZYNSKA, E. Quantitative and qualitative characteristics of cell wall components and prenyl lipids in the leaves of *Tilia x euchlora* trees growing under salt stress. **PLoS One**, San Francisco, v. 12, p. e0172682, 2017.
- MUNHOZ, C. B. R.; FELFILI, J. M. Fenologia do estrato herbáceo-subarbustivo de uma comunidade de campo sujo na Fazenda Água Limpa no Distrito Federal, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 19, p. 979-988, 2005.
- NAGAYAMA, T.; NAKAMURA, A.; YAMAJI, N.; SATOH, S.; FURUKAWA, J.; IWAI, H. Changes in the distribution of pectin in root border cells under aluminum stress. **Frontiers Plant Science**, Lausanne, v. 10, p. 1216, 2019.
- O'BRIEN, T. P.; MCCULLY, M. E. **The study of plant structure: principles and selected methods**. Termarcarphi: Melbourne, 1981.

PELLOUX, J.; RUSTÉRUCCI, C.; MELLEROWICZ, E. J. New insights into pectin methylesterase structure and function. **Trends Plant Science**, Oxford, v. 12, p. 267-277, 2007.

PRATA, A. P. N.; LÓPEZ, M. G. O gênero *Bulbostylis* (Cyperaceae) no estado de Roraima, Brasil. **Hoehnea**, São Paulo, v. 30, p. 193-199, 2003.

PRATA, A. P. N.; MENEZES, N. L. D.; MAZZONI-VIVEIROS, S. C.; WANDERLEY, M. D. G. L. ; THOMAS, W. W. Anatomia do escapo e rizoma de espécies brasileiras de *Bulbostylis* Kunth (Cyperaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 30, p. 245-256, 2007.

PRATA, A. P. N.; THOMAS, W. W.; WANDERLEY, M. G. L. Micromorfologia da superfície do aquênio em *Bulbostylis* Kunth (Cyperaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 31, p. 587-596, 2008.

RISSI, M. N.; BAEZA, M. J.; GORGONE-BARBOSA, E.; ZUPO, T.; FIDELIS, A. Does season affect fire behaviour in the Cerrado? **International Journal of Wildland Fire**, Clayton, v. 26, p. 427-433, 2017.

RODRIGUES, A. C.; ESTELITA, M. E. M. Diferenciação dos feixes vasculares e dos elementos traqueais no rizoma de algumas Cyperaceae. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 32, p. 349-359, 2009.

RODRIGUES, A. C.; ESTELITA, M. E. M. Morphoanatomy of the stem in Cyperaceae. **Acta Botanica Brasílica**, São Paulo, v. 23, p. 889-901b, 2009.

SAKAI, W. S. Simple method for differential staining of paraffin embedded plant material using toluidine blue o. **Stain Technology**, Abingdon, v. 48, p. 247-249, 1973.

SHARMA, A.; SHAHZAD, B.; REHMAN, A.; BHARDWAJ, R.; LANDI, M.; ZHENG, B. Response of phenylpropanoid pathway and the role of polyphenols in plants under abiotic stress. **Molecules**, Basel, n. 24, n. 13, p. 2452, 2019.

THE PLANT LIST. 2013. **Version 1.1**. Published on the Internet. Disponível em: <http://www.theplantlist.org/>. Acesso em: 15 ago. 2021.

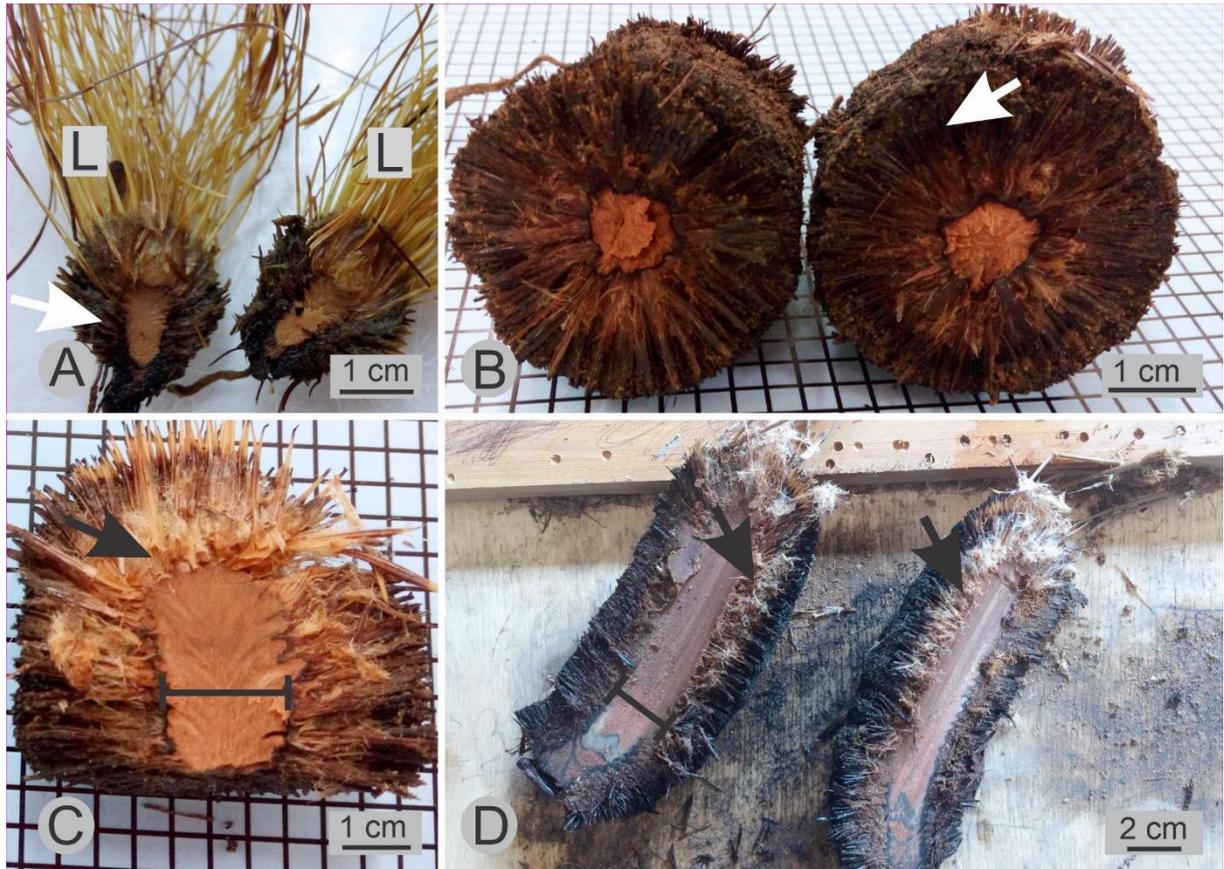
UENO, O.; TAKEDA, T. Photosynthetic pathways, ecological characteristics, and the geographical-distribution of the cyperaceae in Japan. **Oecologia**, Heidelberg, v. 89, p. 195-203, 1992.

VIDAL B. C. Acid glycosaminoglycans and endochondral ossification: microspectrophotometric evaluation and macromolecular orientation. **Cellular and Molecular Biology Including Cyto Enzymology**, New York, v. 22, n. 1, p. 45-64, 1977.

VORWERK, S.; SOMERVILLE, S.; SOMERVILLE, C. The role of plant cell wall polysaccharide composition in disease resistance. **Trends Plant Science**, Oxford, v. 9, p. 203-209, 2004.

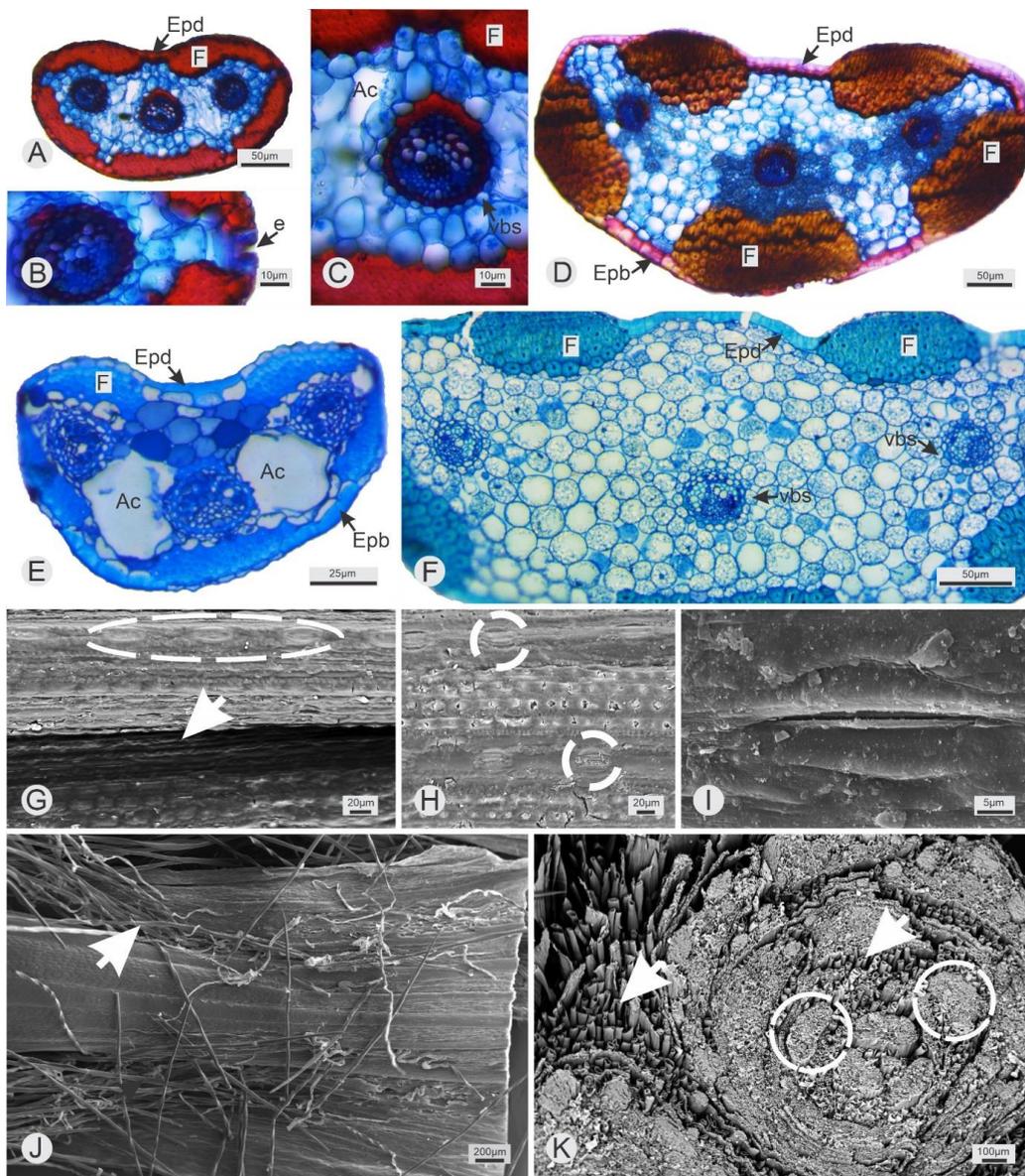
6- Figuras

Figura 1. *Bulbostylis paradoxa*. A. indivíduo controle jovem, apresentando folhas que não estão verdes, pois está fixado. B. C. D. Indivíduos queimados. B. Corte transversal do caudex, detalhes das setas mostrando as bainhas carbonizadas envolvendo a parte lignificada. C. D. Corte longitudinal, setas mostrando os tricomas entre as bainhas envolvendo a parte lignificada evidenciada pelas barras. L- folhas.



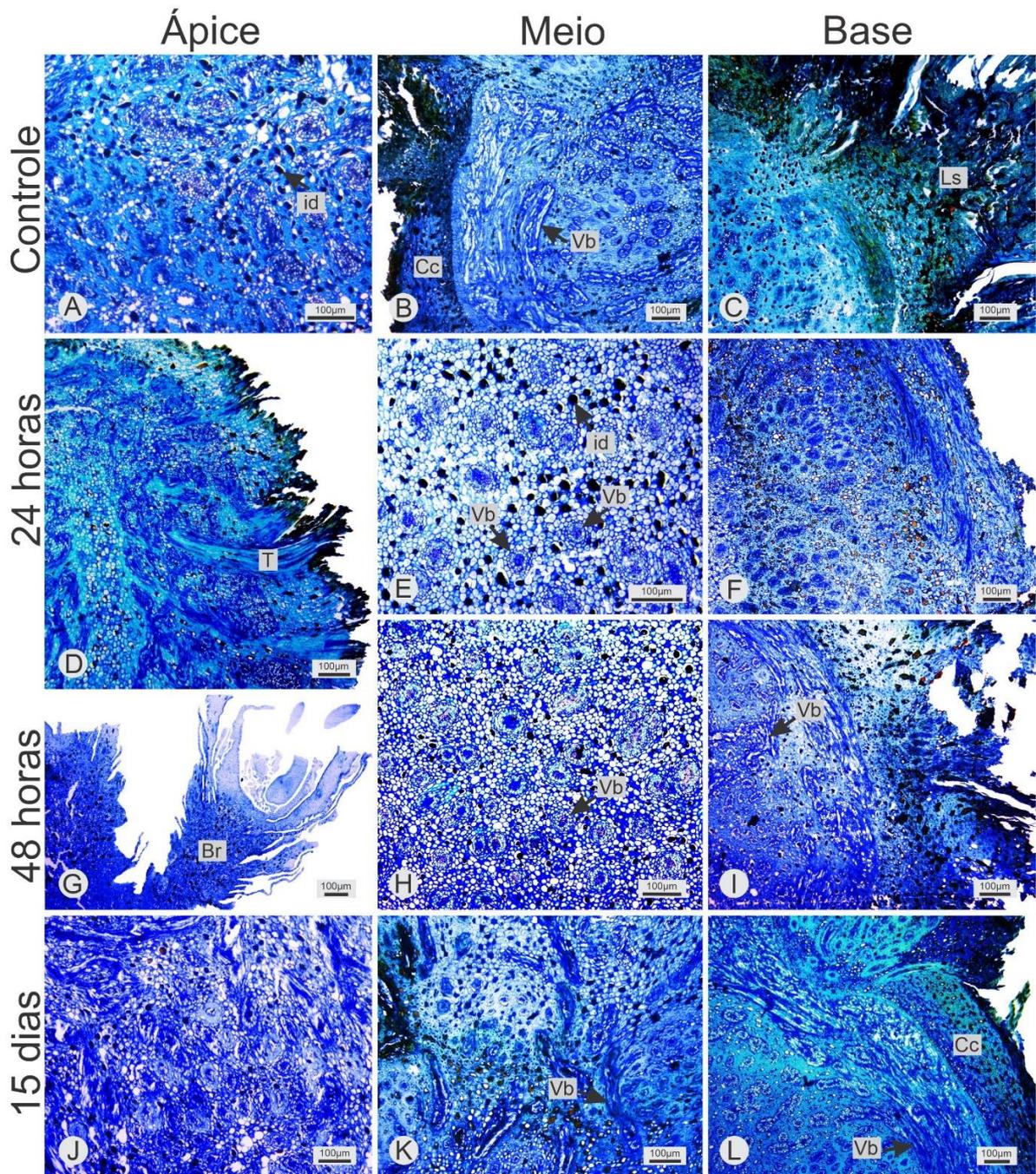
Fonte: Própria autora.

Figura 2. Folhas de *Bulbostylis paradoxa*. A.B.C.E. Ápice foliar, D.F. Base foliar, A.B.C.D. Coloração com Azul de Alcian e Safranina, mostrando em vermelho a lignina presente nas células envolvendo os feixes vasculares, na epiderme e nas células subjacentes a ela do ápice. E. Seta mostrando o suco na face adaxial. G.H.I.J.K. Microscopia Eletrônica de Varredura. G.H.I. Superfície do ápice foliar, detalhes mostrando estômatos e seta evidenciando o suco na face adaxial. J. Base foliar, setas mostrando tricomas. K. Visão geral do conjunto de folhas, detalhes mostrando as folhas e setas mostrando os tricomas dispostos entre elas. Epd-epiderme adaxial, Epb – epiderme abaxial F- fibras, vbs- bainhas do feixe vascular, Ac- cavidades de ar.



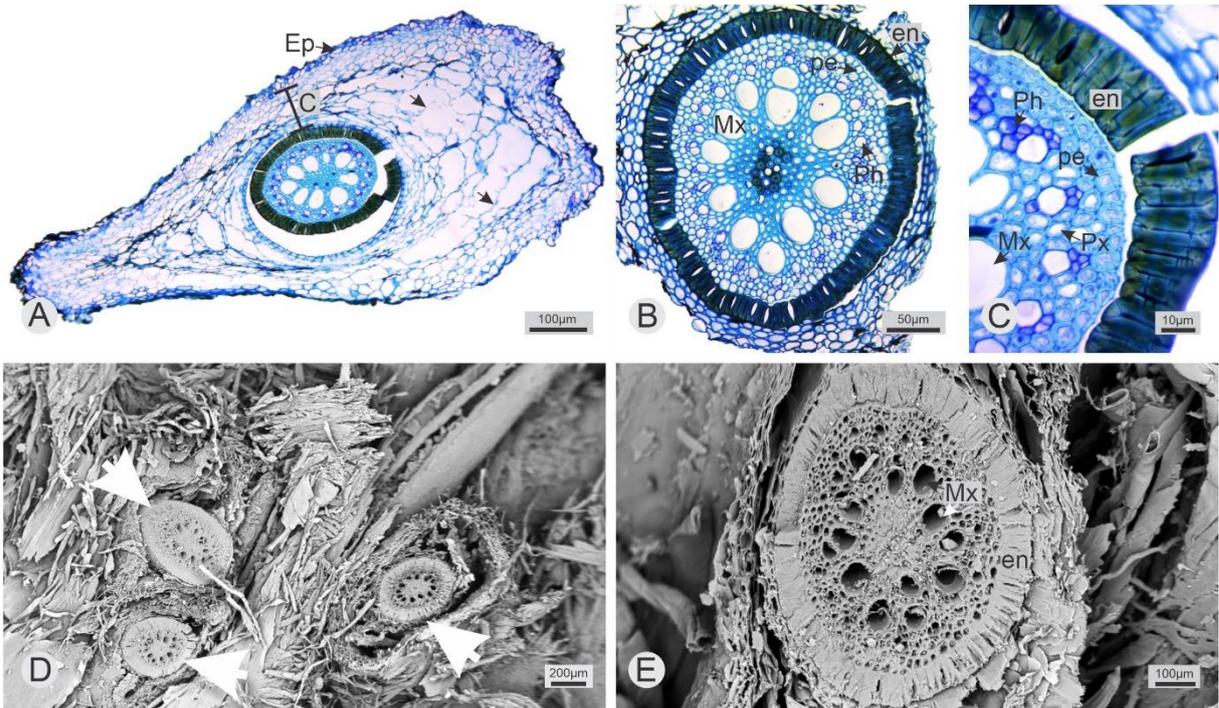
Fonte: Própria autora

Figura 3. Caudex de *Bulbostylis paradoxa*. A.B.C. Controle. D.E.F. 24 horas, G.H.I. 48 horas, J.K.L. 15 dias após a queima. A.G.J. Secções longitudinais, D. transversais do ápice. B.E.H. Secções transversais, K longitudinal da região mediana. C.F.I.L. Secções transversais da base. id- idioblastos fenólicos, Cc- córtex e revestimento, Vb- feixes vasculares, Ls- bainhas de folhas, T- traços foliares, Br- ramo lateral.



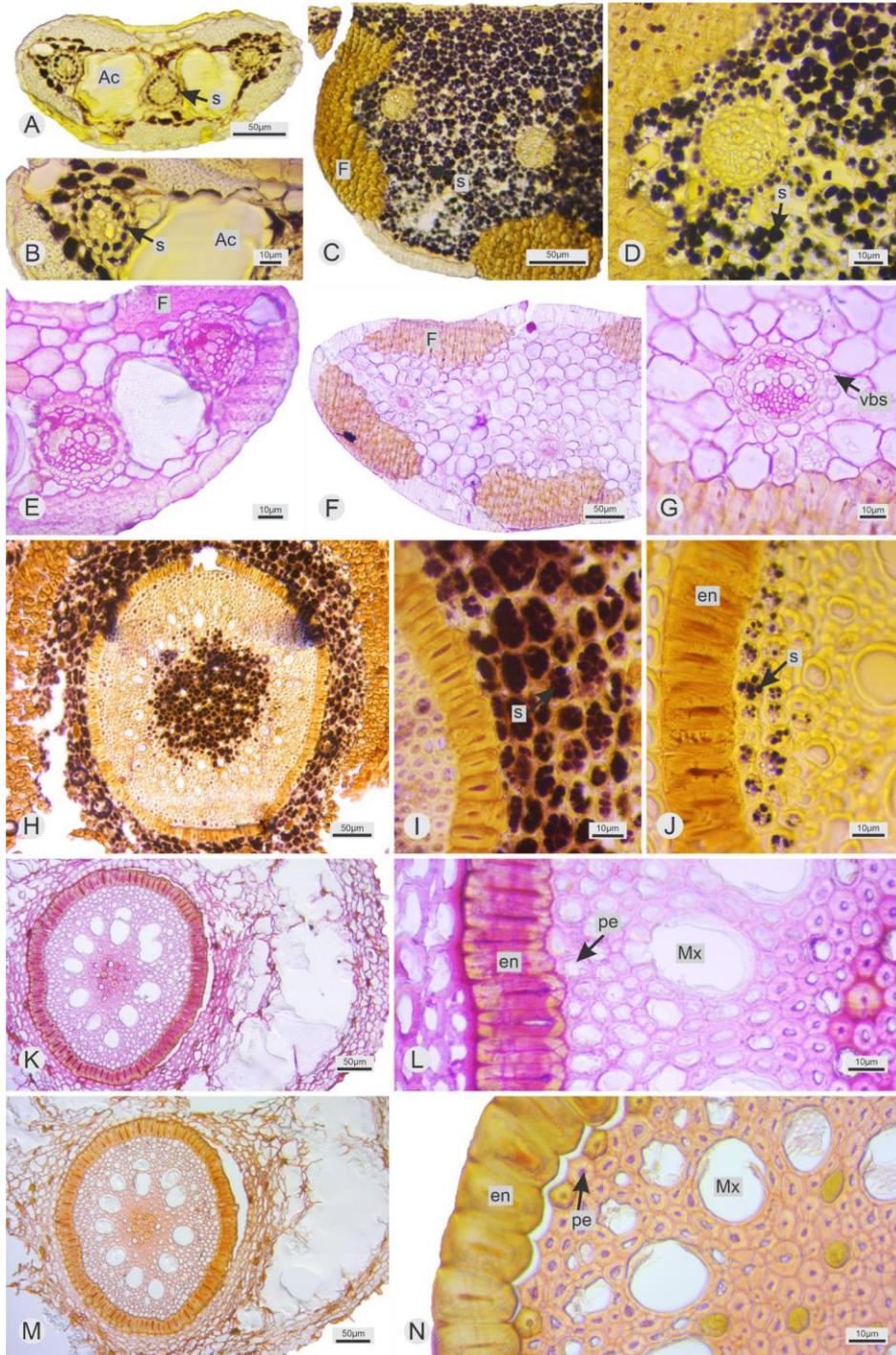
Fonte: Própria autora.

Figura 4. Raízes de *Bulbostylis paradoxa*. A. Raiz, setas mostrando degeneração do córtex, formando cavidades de ar. B.C. detalhes. D.E. imagens de MEV, D. Visão geral das raízes adventícias saindo do caudex. E. detalhes - *- mostrando as três raízes. Ep- epiderme, C- córtex, Mx- metaxilema, pe- periciclo, Ph- floema, en- endoderme, Px- protoxilema.



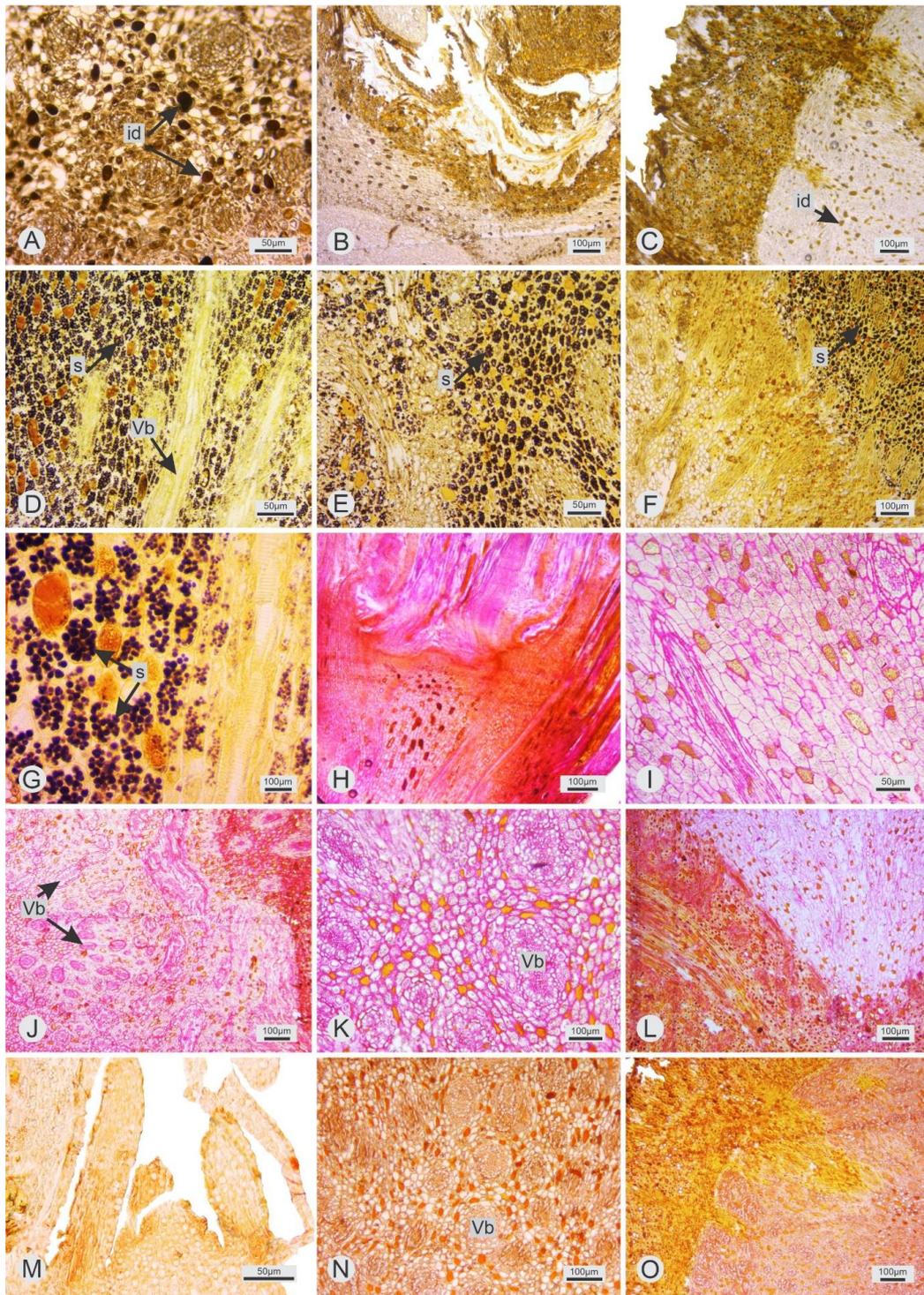
Fonte: Própria autora.

Figura 5. Testes histoquímicos nas folhas e raízes de *B. paradoxa*. A.B.C.D. folhas coradas com Lugol, setas mostrando amido. A.B. ápice foliar, C.D. base foliar. E.F.G. folhas coradas com Vermelho de Rutênio, evidenciando substâncias pécitcas. E. ápice foliar, F.G. base foliar. H.I.J. raízes coradas com Lugol, H.I. raízes saindo do caudex. J. raiz mais distante do caudex. K.L. raízes coradas com Vermelho de Rutênio, mostrando substâncias pécitcas. M.N. raízes coradas com Xylidine Ponceau, mostrando proteínas.



Fonte: Própria autora.

Figura 6. Caudex de *B. paradoxa*. A.D.G.H.I.M. Ápice. B.E.J.N. Meio. C.F.K.L.O. Base. A.B.C. Cloreto Férrico reagindo com compostos fenólicos, setas mostrando idioblastos fenólicos. D.E.F.G. Lugol, corando os grãos de amido. H.I.J.K.L. Vermelho de Rutênio, corando as substâncias pécitica nas paredes celulares. M.N.O. Xylidine Ponceau, corando as proteínas.



Fonte: Própria autora.

Considerações Finais

Bulbostylis paradoxa é uma espécie com ampla distribuição ocorrendo do México até o Sul do Brasil, e bastante descrita em áreas do bioma Cerrado. O hábito vegetativo que é diferente das demais espécies do gênero, bem como das outras espécies da família chama atenção. E além disso, os relatos do rápido florescimento após a passagem do fogo deixam perguntas sobre como funcionam o metabolismo em relação a mobilização de reservas e a estrutura de proteção que essa planta apresenta.

Neste estudo trouxemos informações sobre o metabolismo de *B. paradoxa* em relação a suas reservas e a mobilização horas e dias após o fogo, sendo essas constatações inovadoras para a espécie que até então, ainda não tinha nada descrito, sobre seu metabolismo fisiológico e ainda ligado ao mecanismo de sobrevivência ao fogo.

Sobre a anatomia da espécie, algumas informações já haviam sido descritas na literatura, porém as mesmas não estavam diretamente relacionadas ao fogo. Portanto, buscamos investigar se a espécie sofria algum tipo de alteração nas estruturas e tecidos de seus órgãos com o distúrbio do fogo e comprovamos que o fogo não causou danos a estas. Além disso, também descrevemos substâncias detectadas e evidenciadas por meio de testes histoquímicos dos tecidos vegetais.

Finalmente, conseguimos descrever o mecanismo de reserva de *B. paradoxa* e fazer uma comparação do mesmo em duas diferentes queimas em relação a ausência de queima e também demonstrar alterações causadas pelas mesmas. E ainda, detalhamos melhor a anatomia, e mostramos suas estruturas de proteção. Assim, pudemos mostrar por meio deste estudo as estratégias anatômicas e morfológicas de sobrevivência desta planta.