



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-graduação em Ecologia

Efeitos do manejo do fogo na estrutura de comunidades lenhosas em formações savânicas do Cerrado

Samuel da Rocha Montenegro

Brasília, DF
Março de 2019



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-graduação em Ecologia

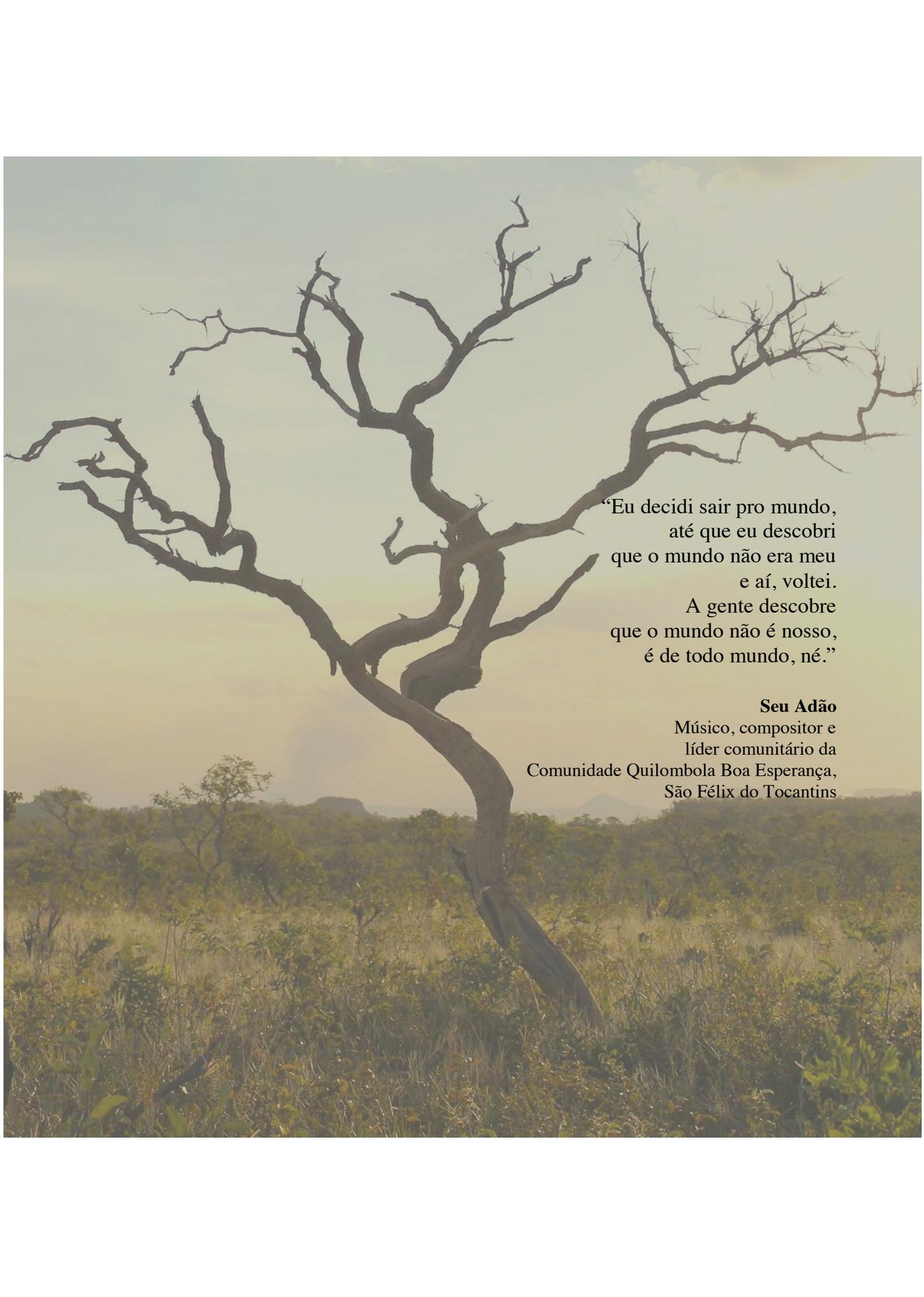
Efeitos do manejo do fogo na estrutura de comunidades lenhosas em formações savânicas do Cerrado

Samuel da Rocha Montenegro

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Ecologia

Orientador: Dr. Daniel Luis Mascia Vieira

Brasília, DF
Março de 2019

A large, gnarled, leafless tree stands in a savanna landscape. The tree's trunk is thick and twisted, with many branches extending outwards. The background shows a vast plain with scattered trees and distant hills under a hazy sky. The overall tone is somber and contemplative.

“Eu decidi sair pro mundo,
até que eu descobri
que o mundo não era meu
e aí, voltei.

A gente descobre
que o mundo não é nosso,
é de todo mundo, né.”

Seu Adão

Músico, compositor e
líder comunitário da
Comunidade Quilombola Boa Esperança,
São Félix do Tocantins

Agradecimentos

Agradeço muito à Profa. Isabel Schmidt por ter investido e confiado em mim e na Ana Carla para tocar este projeto, por não medir esforços para nos ajudar quando precisamos e por todo o apoio moral, acadêmico e logístico dado.

A Ana Carla, minha maior companheira nessa caminhada, agradeço imensamente por toda a colaboração em todas as etapas do estudo, por ter sido uma companheira incondicional e por ter me dado forças nos momentos difíceis dessa jornada, especialmente durante os campos. Esse estudo é tanto meu quanto seu!

Ao Prof. Daniel Vieira, muito obrigado por ter topado fazer parte desse processo e por ser sempre solícito quando precisei.

À minha amiga Silvia Laine serei eternamente grato por todos os ensinamentos de vida, por ter nos ensinado a andar naquele Jalapão, por nos ter apresentado a tantas pessoas maravilhosas e (por último mas não menos importante) por toda a ajuda em campo.

Agradeço demais ao Maxmiller Cardoso por ter nos levado pela primeira vez ao campo, por ter me ensinado a lidar com minhas plantas e planilhas e por todas as discussões ecológicas, filosóficas e estatísticas que me ajudaram a compor esse estudo.

Muito obrigado à Profa. Cássia Munhoz pela boa vontade em ajudar sempre que precisei e por me fazer enxergar meu estudo sob outras perspectivas.

Muito obrigado ao ICMBio e a todos os seus agentes pelo apoio em campo, em especial a Carol Barradas, Marco Borges, Ubiratan, Rogério, Dei, William, Lindomar, Santo, Dionísio, Ari, Jonas, Enos, Fabrício e tantos outros brigadistas que nos apoiaram nas longas estadias no interior da ESEC.

Agradeço ao Naturatins pelo apoio prestado, em especial ao Reinaldo, Claudemir, João Miranda e Rejane.

Meu mais profundo agradecimento também às Comunidades Quilombolas da Mumbuca e da Boa Esperança e a todas as pessoas que, de boa vontade e com muito amor, nos hospedaram e/ou receberam em suas casas: Aldina, Tocha, Seu Adão, D. Paulina, Ana Cláudia, Núbia, Marijane, Néia, Seu Pixute e Seu Santo, por todo o afeto que nos depositaram e por todos os ensinamentos de vida; Sayonara, Emivaldo, Pablo e Euzita, por sempre nos acolher de forma tão calorosa na Boca da Mata; D. Maria e Seu Acácio, de Rio da Conceição, pelas histórias tão gostosas, pelas risadas e pelas garrafadas. Agradeço também a D. Eliene e Vaneça por todos os pernoites e por serem tão prestativas durante as nossas visitas.

Não poderia deixar de mencionar todos os amigos maravilhosos que nos ajudaram naqueles campos tão árduos. Um agradecimento especial à Marina Guimarães Freitas, por ter nos acompanhado naquele primeiro campo e nos ter dado a tranquilidade e segurança que precisávamos naquele momento. Muito obrigado ao Gustavo (Gu) pela ajuda, paciência e positividade (sempre); à Silvia Rodrigues por ter se desdobrado na maior boa vontade para ir de caminhonete alugada nos encontrar e ajudar no campo; à Clara Baringo, por ter tirado uns dias para nos ensinar a medir o comportamento do fogo; à Gabi, minha amiga querida, por toda a ajuda em campo, por ter me apresentado a tantas pessoas maravilhosas ao longo desses dois anos e por todos os bares, festas e conversas; à Natanna, por todos os almoços, cafés e divagações botânicas e por ter sido tão paciente, profissional e companheira naquele campo difícil; à Fabi, Lara Helena, Rosana, Gegê, Babi, Lauana, Fernanda, Ana Clara e Ícaro por terem topado nos ajudar nesses campos tão trabalhosos mas, ao mesmo tempo, tão prazerosos.

Agradeço aos Profs. Murilo Dias, Eduardo Barbosa e Pedro Togni e ao André Coutinho pelas ajudas em estatística e R, sem as quais este trabalho jamais seria possível; e à Profa. Heloisa Miranda, por sempre estar disposta a ajudar e esclarecer dúvidas e por aceitar prontamente participar da banca deste trabalho.

Um agradecimento especial à minha mãe, Sueli Montenegro, que batalhou sozinha a vida toda, me incentivou desde sempre a procurar aprender mais e mais e me deu apoio incondicional nessa jornada, e à minha vó, D. Joana, por todos os ensinamentos de vida, que me foram tão úteis naquele Jalapão.

Agradeço também ao Matheus Chaves, por compreender minhas ausências e me dar apoio emocional na reta final do Mestrado.

Muito obrigado aos professores e técnicos do PPGECL, aos amigos da Ecologia pela companhia nessa caminhada e a todos os amigos da Botânica por terem nos adotado em seu departamento com tanto amor.

Obrigado ao Rafael Delcourt e à Letícia Gomes pelas valiosas contribuições ao texto e à Professora Giselda Durigan por ter aceitado se deslocar para compor a banca e contribuir para este trabalho.

Agradeço ao CNPq, à GIZ (contrato 83198593), ao CEPF (SG 037), à FAP/DF (0193001481/2017) e à FAPESP (JP 2015/06743-0) pelo suporte financeiro.

Sumário

Lista de Figuras	4
Lista de Tabelas	7
Resumo	8
Abstract	9
1. Introdução	10
2. Material e Métodos.....	14
2.1. Área de estudo	14
2.2. Delineamento experimental.....	18
2.4. Monitoramento das respostas da vegetação lenhosa.....	22
2.4.1. Descrição da comunidade lenhosa.....	23
2.4.2. Estrutura da vegetação lenhosa	26
2.4.3. Respostas individuais aos tratamentos	27
2.5. Análises estatísticas	28
2.5.1. Descrição da comunidade lenhosa.....	30
2.5.2. Estrutura da vegetação lenhosa.....	30
2.5.3. Respostas individuais aos tratamentos	31
3. Resultados	31
3.1. Efeito da época de queima sobre a riqueza, presença/ausência e abundância de espécies lenhosas	31
3.2. Efeito da época de queima sobre a estrutura da vegetação lenhosa.....	40
3.3. Respostas individuais aos tratamentos.....	45
4. Discussão	56
4.1. Efeito da época de queima sobre a riqueza, presença/ausência e abundância de espécies lenhosas	56
4.2. Efeito da época de queima sobre a estrutura da vegetação lenhosa.....	56
4.3. Respostas individuais aos tratamentos.....	60
5. Conclusões	70
6. Implicações para o manejo	71
Referências bibliográficas.....	71

Lista de Figuras

- Figura 1. Localização da região do Jalapão, com destaque para o mosaico de Unidades de Conservação. Fonte: adaptado de ICMBio (2014) e Barradas (2017). 15
- Figura 2. Cerrado ralo na região do Jalapão, TO, Brasil. 17
- Figura 3. Mapas de áreas queimadas na Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins (EESGT) nos anos de 2012 a 2017. Épocas de queima: verde escuro – estação chuvosa – , verde claro – transição chuva/seca –, amarelo – início da estação seca –, laranja – meados da estação seca –, vermelho – final da estação seca. Fonte: ICMBio, Ana Carolina S. Barradas, Marco A. Borges e Máximo M. Costa. 18
- Figura 4. A Localização das áreas experimentais; apesar de estar oficialmente inserida nos limites do PEJ, a área 5 é reivindicada pela Comunidade Quilombola da Mumbuca como parte de seu território, que já está em fase de demarcação pelo INCRA. B disposição das parcelas permanentes em cada uma das áreas de estudo e medidas individuais de cada parcela. As duas parcelas de cada tratamento são pseudo-réplicas e constituem uma única unidade amostral. 21
- Figura 5. Início de queima experimental por um brigadista da Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins, com o uso de um pinga-fogo abastecido com diesel e gasolina. 22
- Figura 6. Linha do tempo do experimento: queimas experimentais foram realizadas nos anos de 2015 e 2017, enquanto as coletas de dados foram feitas antes do fogo e em junho/julho nos anos sem queima. 23
- Figura 7. Tipos de respostas ao fogo apresentadas por plantas lenhosas no Cerrado da região do Jalapão, TO, Brasil: A sobrevivência sem rebrota, B rebrotas epicórmicas, C rebrotas basais, D rebrotas epicórmicas e basais, E topkill e F morte. 29
- Figura 8. NMDS dos dados de presença/ausência de espécies em parcelas submetidas a diferentes tratamentos de fogo bienal em áreas de cerrado ralo no Jalapão, TO, Brasil. Conjuntos de pontos circulados representam unidades amostrais de uma mesma área experimental. Anos de amostragem: preto – 2015, vermelho – 2018. Tratamentos: pontos – controle, losangos – fogo de manejo, triângulos – fogo tardio. Áreas experimentais: 2, 3 e 4 – áreas da EESGT –, 5 – área da Mumbuca –, 6 – área do PEJ. 39

Figura 9. NMDS dos dados de abundância de espécies em parcelas submetidas a diferentes tratamentos de fogo bienal em áreas de cerrado ralo no Jalapão, TO, Brasil. Conjuntos de pontos circulados representam unidades amostrais de uma mesma área experimental. Anos de amostragem: preto – 2015, vermelho – 2018. Tratamentos: pontos – controle, losangos – fogo de manejo, triângulos – fogo tardio. Áreas experimentais: 2, 3 e 4 – áreas da EESGT –, 5 – área da Mumbuca –, 6 – área do PEJ.40

Figura 10. Área basal média por hectare de plantas lenhosas em parcelas submetidas a diferentes tratamentos de fogo bienal em áreas de cerrado ralo no Jalapão, TO, Brasil. Queimas experimentais foram realizadas em 2015 e 2017 e foram feitos levantamentos fitossociológicos anualmente entre 2015 e 2018. A plantas com diâmetro basal ≥ 5 cm, B plantas com diâmetro basal entre 1 e 4,9 cm. Barras verticais representam os erros padrão e letras diferentes representam diferenças significativas entre tratamentos.44

Figura 11. Densidade média de caules lenhosos por hectare em parcelas submetidas a diferentes tratamentos de fogo bienal em áreas de cerrado ralo no Jalapão, TO, Brasil. Queimas experimentais foram realizadas em 2015 e 2017 e foram medidos os atributos da comunidade lenhosa anualmente entre 2015 e 2018. A plantas com diâmetro basal ≥ 5 cm, B plantas com diâmetro basal entre 1 e 4,9 cm. Barras verticais representam os erros padrão e letras diferentes representam diferenças significativas entre tratamentos.45

Figura 12. Mortalidade de plantas lenhosas ao longo de três anos em parcelas submetidas a diferentes tratamentos de fogo bienal em áreas de cerrado ralo na região do Jalapão, TO, Brasil. A plantas com diâmetro basal ≥ 5 cm, B plantas com diâmetro basal entre 1 e 4,9 cm. Barras verticais representam os erros padrão (em alguns casos, muito pequenas para aparecer na escala do gráfico) e letras diferentes representam diferenças significativas entre tratamentos no mesmo ano.47

Figura 13. Índice de topkill (perda da parte aérea com rebrota da base e/ou do solo) em plantas lenhosas ao longo de três anos em parcelas submetidas a diferentes tratamentos de fogo bienal em áreas de cerrado ralo na região do Jalapão, TO, Brasil. A plantas com diâmetro basal ≥ 5 cm, B plantas com diâmetro basal entre 1 e 4,9 cm. Barras verticais representam os erros padrão (em alguns casos, muito pequenas para aparecer na escala do gráfico) e letras diferentes representam diferenças significativas entre tratamentos no mesmo ano.49

Figura 14. Índice de sobrevivência sem rebrota em plantas lenhosas ao longo de três anos em parcelas submetidas a diferentes tratamentos de fogo bienal em áreas de cerrado ralo na região do Jalapão, TO, Brasil. A plantas com diâmetro basal ≥ 5 cm, B plantas com diâmetro basal entre 1 e 4,9 cm. Barras verticais representam os erros padrão (em alguns casos, muito pequenas para aparecer na escala do gráfico) e letras diferentes representam diferenças significativas entre tratamentos no mesmo ano.....	51
Figura 15. Percentual de plantas lenhosas que apresentaram apenas rebrotas basais sem perda da parte aérea ao longo de três anos em parcelas submetidas a diferentes tratamentos de fogo bienal em áreas de cerrado ralo na região do Jalapão, TO, Brasil. A plantas com diâmetro basal ≥ 5 cm, B plantas com diâmetro basal entre 1 e 4,9 cm. Barras verticais representam os erros padrão (em alguns casos, muito pequenas para aparecer na escala do gráfico) e letras diferentes representam diferenças significativas entre tratamentos no mesmo ano.	52
Figura 16. Percentual de plantas lenhosas que apresentaram apenas rebrotas epicórmicas ao longo de três anos em parcelas submetidas a diferentes tratamentos de fogo bienal em áreas de cerrado ralo na região do Jalapão, TO, Brasil. A plantas com diâmetro basal ≥ 5 cm, B plantas com diâmetro basal entre 1 e 4,9 cm. Barras verticais representam os erros padrão e letras diferentes representam diferenças significativas entre tratamentos no mesmo ano.	54
Figura 17. Percentual de plantas lenhosas que apresentaram rebrotas epicórmicas e basais ao longo de três anos em parcelas submetidas a diferentes tratamentos de fogo bienal em áreas de cerrado ralo na região do Jalapão, TO, Brasil. A plantas com diâmetro basal ≥ 5 cm, B plantas com diâmetro basal entre 1 e 4,9 cm. Barras verticais representam os erros padrão e letras diferentes representam diferenças significativas entre tratamentos no mesmo ano.	55
Figura 18. Parcelas experimentais antes (A, C) e depois (B, D) de queimas realizadas em junho-julho (fogo de manejo; A, B) e setembro (fogo tardio; C, D) na região do Jalapão, TO, Brasil.....	63

Lista de Tabelas

- Tabela 1. Lista geral de espécies encontradas no inventário inicial, realizado em 2015, em todas as parcelas e áreas experimentais.23
- Tabela 2. Atributos da comunidade lenhosa de cada unidade amostral e área experimental antes do início dos tratamentos de queima bienal na região do Jalapão, TO, Brasil. Tratamentos: controle (sem fogo), manejo (queimas no início da estação seca), tardio (queimas ao final da estação seca). Tamanhos das unidades amostrais – plantas ≥ 5 cm: 5.000 m²; plantas de 1-4,9 cm: 450 m².26
- Tabela 3. Lista de espécies e famílias encontradas em cada ano de estudo e nas parcelas submetidas a cada um dos tratamentos. Tratamentos: controle (exclusão do fogo), fogo de manejo (queimas bienais no início da estação seca) e fogo tardio (queimas bienais ao final da estação seca).33
- Tabela 4. Área basal total (m²/ha) e densidade de caules/ha de plantas lenhosas submetidas a diferentes tratamentos de fogo bienal ao longo de quatro anos em áreas experimentais no Jalapão, TO, Brasil. Os valores se referem à média \pm erro padrão.43

Resumo

O fogo está presente no Cerrado há milhões de anos, mas o avanço de atividades humanas sobre esse bioma nas últimas décadas aumentou a frequência de queimadas, o que levou órgãos ambientais a adotar a política de “fogo zero” em Unidades de Conservação (UC). Contudo, a exclusão do fogo causa acúmulo de biomassa combustível em grandes áreas da paisagem, facilitando a ignição e a propagação do fogo, que pode se transformar em grandes incêndios, principalmente no final da estação seca. Um programa de Manejo Integrado do Fogo (MIF) foi implantado em algumas UC do Cerrado para enfrentar esse problema, envolvendo a realização de queimas prescritas no início da seca para controlar o acúmulo de biomassa combustível, entre outras práticas. O objetivo deste estudo foi avaliar os efeitos dessas queimas sobre a estrutura e florística de comunidades lenhosas de cerrado ralo na região do Jalapão, TO e compará-las com os incêndios que ocorrem ao final da seca. Este foi um dos poucos estudos no Cerrado a envolver gestores e brigadistas no planejamento e execução, e um dos primeiros a comparar os efeitos de diferentes regimes de queima na vegetação lenhosa no norte do bioma. Foram feitos experimentos entre os anos de 2015 e 2018, com duas queimas bienais no início (queimas de manejo) e no final da seca (queimas tardias) para comparar as respostas estruturais e florísticas da comunidade entre esses dois regimes de queima e parcelas protegidas do fogo entre 2013 e 2018. Após duas queimas de manejo consecutivas, a riqueza de espécies aumentou, enquanto a área basal e densidade de caules se mantiveram estáveis em relação ao início do estudo. O fogo tardio também provocou aumento da riqueza, além da abertura da vegetação lenhosa. O fogo de manejo foi menos severo (houve menor perda de biomassa aérea/*topkill*) e causou maior emissão de rebrotas sem *topkill* que o fogo tardio. Infere-se que esse foi o mecanismo pelo qual áreas queimadas no início da seca mantiveram a estrutura lenhosa estável. Nas áreas protegidas do fogo, houve um significativo adensamento da estrutura da vegetação lenhosa entre 2015 e 2017, seguido de uma estagnação dessa tendência em 2018. No contexto atual, a prática de queimas no início da seca para formar mosaicos na paisagem e evitar grandes incêndios, que tem sido adotada em UC do Cerrado desde 2014, mostra-se menos danosa à vegetação lenhosa do Cerrado do que os incêndios tardios.

Palavras-chave: época de queima; estrutura da vegetação; Jalapão; rebrotas; regime de queima; savana

Abstract

Fire has been present in the Brazilian savanna (Cerrado) for millions of years, but the advance of human activities towards this biome in the last decades led to an increase in fire frequency, which led environmental agencies to adopt a zero-fire policy in Protected Areas (PA). Fire exclusion promotes increases in fuel load in vast extensions of the landscape. This facilitates fire ignition and spreading, which may lead the occurrence of great wildfires, especially in the late-dry season. An Integrated Fire Management (IFM) program was implemented in some PA in the Cerrado to address this problem. It involves performing prescribed burns at the beginning of the dry season to control fuel load increase, among other practices. The aim of this study was to evaluate the effects of such fires on woody community floristics and structure in Jalapão region, Tocantins state, Brazil, and to compare them with late-dry season wildfires. This was one of the few studies in the Cerrado to involve managers and fire brigades in the planning and execution of the project and one of the first to compare the effects of different fire regimes on woody vegetation in the northern region of the biome. We carried out experiments between 2015 and 2018, performing biennial early- and late-dry season burns to compare community structural and floristic responses between these two fire regimes and sites protected from fire between 2013 and 2018. After two consecutive early fires, species richness increased whilst basal area and stem density remained stable compared to the beginning of the study. Late fires also caused an increase in species richness and the opening of the vegetation structure. Early fires were less severe (i.e. they induced less topkill) and caused less plants' resprout without topkill than late fires. This may have been the mechanism through which areas burned at the early-dry season kept a stable woody structure. In areas protected from fire, there was significant woody encroachment between 2015 and 2017 but this trend was interrupted in 2018. In the current scenario, performing early-dry season prescribed burns to create patch-mosaics in the landscape and prevent great wildfires (as it has been done in PA in the Cerrado since 2014) seems to be less damaging for Cerrado woody vegetation than late-dry season wildfires.

Keywords: fire season; vegetation structure; Jalapão; resprouting; fire regime; savanna

1. Introdução

A ocorrência de distúrbios pode provocar heterogeneidade temporal e espacial em ecossistemas e promove seleção natural de táxons, podendo limitar seu crescimento e reprodução (Connell, 1978; Sousa, 1984). Além disso, pode alterar a diversidade (Connell, 1978; Thrush & Dayton, 2002; Kim *et al.*, 2018) e estrutura das comunidades (Connell, 1978; Connell *et al.*, 2018). Dentre os distúrbios mais comuns em sistemas naturais, o fogo se destaca por sua abrangência e seus efeitos significativos também em nível global (Bowman *et al.*, 2009). Em diversos ecossistemas propensos ao fogo (pirofíticos), como as savanas, esse distúrbio é um filtro ambiental sobre espécies vegetais (Bowman *et al.*, 2009; Kraft *et al.*, 2015). O fogo cria gargalos demográficos que dificultam o estabelecimento de plântulas e mantém indivíduos lenhosos na zona de chamas (*fire trap*) até que consigam superar a altura de passagem do fogo (Bond & Keeley, 2005; Hoffmann *et al.*, 2009; Beringer *et al.*, 2015). Assim, esse distúrbio também assume papel evolutivo, selecionando a composição de espécies em algumas comunidades (Cochrane & Schulze, 1999; Saha & Howe, 2003; Dantas *et al.*, 2013b), além de características adaptativas em plantas (Bond & Keeley, 2005; Pausas & Keeley, 2009; Dantas & Pausas, 2013). A ocorrência de fogo também foi a principal responsável pela expansão das gramíneas C4, que atualmente dominam o estrato herbáceo das savanas mundialmente (Pausas & Keeley, 2009).

Os primeiros registros da ocorrência de fogo no planeta sucedem o surgimento das plantas terrestres, há cerca de 420 milhões de anos, no período Siluriano (Scott & Glasspool, 2006). O aumento da ocorrência de queimas no fim do Paleozoico, possivelmente devido à escalada nos níveis atmosféricos de O₂, parece ainda ter ocasionado a diversificação de vários grupos vegetais (Scott & Glasspool, 2006). Já as primeiras evidências de uso controlado do fogo por seres humanos datam de aproximadamente 200 a 400 mil anos AP (Karkanis *et al.*, 2007), e há registros de seu uso para caça e manejo de paisagens desde o Paleolítico (Pausas & Keeley, 2009).

No Cerrado, o fogo está presente há cerca de 4 milhões de anos (Simon *et al.*, 2009) e é usado por populações humanas há mais de 10 mil anos (revisado por Miranda *et al.*, 2010). As comunidades vegetais do Cerrado são altamente inflamáveis, por apresentarem abundância de gramíneas, que servem de combustível para as chamas (Hoffmann *et al.*, 2012). Tal característica é mantida por um mecanismo de retroalimentação em que o fogo

mata indivíduos arbóreos, diminuindo a densidade do estrato lenhoso, o que favorece o aumento da cobertura de gramíneas C4 que, por sua vez, servem de combustível para as chamas (Beerling & Osborne, 2006). Assim como em outros ecossistemas pirofíticos (Bond & Keeley, 2005), o fogo no Cerrado desempenha um papel evolutivo (Simon *et al.*, 2009; Simon & Pennington, 2012), selecionando características que permitem às plantas resistir e persistir a esse distúrbio, como: (i) frutos com paredes espessas e alto teor de água que isolam e protegem sementes do calor (Cirne & Miranda, 2008); (ii) cascas espessas e catafilos que protegem gemas e tecidos internos (Coutinho, 1982; Mistry, 1998; Clarke *et al.*, 2013; Dantas & Pausas, 2013; Charles-Dominique *et al.*, 2015); e (iii) órgãos subterrâneos com reservas de água e nutrientes (Fidelis *et al.*, 2013; Pausas *et al.*, 2018). Juntamente com os meristemas, as reservas permitem pronto rebrotamento após a passagem do fogo (Coutinho, 1982). A habilidade de rebrotar e o tipo de rebrota apresentado pelas plantas dependem da capacidade de alocação de recursos, da proteção das estruturas e gemas e da severidade e frequência do distúrbio (Bellingham & Sparrow, 2000; Bond & Midgley, 2001). Essa estratégia é comum em espécies do Cerrado, que podem produzir tanto rebrotas aéreas quanto a partir de meristemas basais e subterrâneos (Medeiros & Miranda, 2008; Sato *et al.*, 2010; Garda, 2018), que são as mais frequentes (Sato *et al.*, 2010). O tipo de rebrota emitido pela planta pode ser, inclusive, um indicador do grau de dano provocado pelas chamas (Sato *et al.*, 2010). O fogo comumente causa a morte da biomassa aérea (*topkill*; Hoffmann *et al.*, 2009), especialmente em plantas menores, que podem ainda estar retidas na zona de chamas (Hoffmann & Solbrig, 2003; Medeiros & Miranda, 2008). Dessa forma, o fogo pode diminuir a cobertura arbórea, alterando a estrutura da vegetação (Hoffmann & Moreira, 2002; Smit *et al.*, 2010; Durigan & Ratter, 2016; Veenendaal *et al.*, 2018).

Não há consenso sobre qual é o regime natural de queima no Cerrado, mas estudos na região central do bioma (Ramos-Neto & Pivello, 2000; França *et al.*, 2007) indicam uma frequência variável de 1 a 9 anos, a depender da fitofisionomia (revisado por Miranda *et al.*, 2010). A maioria das queimadas naturais é iniciada por raios durante a estação chuvosa (outubro a abril, segundo Silva *et al.*, 2008) ou em meses de transição entre as estações úmida e seca (setembro, após o início das chuvas, e maio, antes que as chuvas cessem completamente; Ramos-Neto & Pivello, 2000; Medeiros & Fiedler, 2004; França *et al.*, 2007; Miranda *et al.*, 2010). Tais queimas em geral atingem pequenas áreas, pois normalmente são extintas pelas próprias chuvas que sucedem a ocorrência dos raios

(Miranda *et al.*, 2010). As manchas queimadas podem ainda servir como barreiras contra incêndios durante a seca, evitando que tomem grandes proporções (França *et al.*, 2007). A época de queimas antrópicas, por outro lado, varia de acordo com o propósito (Eloy *et al.*, 2018) e a população que as utiliza (Pivello, 2011). Quando realizadas na estação chuvosa ou no início da seca, podem produzir barreiras contra grandes incêndios (Eloy *et al.*, 2018) tal qual as áreas que sofrem fogo natural (França *et al.*, 2007). Apesar da época variável da ocorrência de fogo, a maioria dos incêndios ocorre durante a estação seca (Coutinho, 1990; Miranda *et al.*, 2010; Pivello, 2011), principalmente nos meses finais, antes da ocorrência das primeiras chuvas (agosto/setembro; Coutinho, 1990; Pivello, 2011). A frequência de queimas aumentou nas últimas décadas em decorrência do ritmo acelerado de conversão de áreas de Cerrado para agropecuária (Pivello, 2011), o que pode agravar os danos do fogo sobre a vegetação nativa (Sato *et al.*, 2010).

Na tentativa de diminuir a ocorrência de incêndios, o governo brasileiro passou a adotar a política de “fogo zero”, que consiste na prevenção, combate e supressão de todo e qualquer fogo que ocorra no interior de áreas protegidas (Durigan & Ratter, 2016; Schmidt *et al.*, 2016b). No entanto, a exclusão do fogo de áreas campestres e savânicas por longos períodos pode provocar a homogeneização do estrato rasteiro por meio do acúmulo de biomassa graminosa morta nos anos iniciais, o que acaba por favorecer a ocorrência e a propagação de incêndios de grandes proporções (Pivello & Norton, 1996; Schmidt *et al.*, 2016b), que em geral são iniciados por ação humana (Pivello, 2011). Tais queimadas, comuns nos meses finais da seca, são de difícil controle e comumente atingem formações vegetais sensíveis ao fogo (Schmidt *et al.*, 2018), além de serem altamente letais para a fauna (Silveira *et al.*, 1999) e demandarem altos custos financeiros e logísticos para o combate (Barradas, 2017; Schmidt *et al.*, 2018). Ademais, a política do “fogo zero” gera conflitos entre gestores de Unidades de Conservação (UC) e populações locais que já faziam uso do fogo antes da criação das UC (Lúcio *et al.*, 2014; Schmidt *et al.*, 2016b; Barradas, 2017). Nas raras situações em que é bem sucedida – geralmente em UC pequenas e bem estruturadas –, a exclusão do fogo pode provocar o adensamento da vegetação lenhosa, levando à perda de espécies animais, arbóreas (Abreu *et al.*, 2017), herbáceas e arbustivas (Durigan & Ratter, 2016; Abreu *et al.*, 2017).

A fim de tentar evitar as consequências da política do “fogo zero”, em especial a incidência de grandes incêndios e seus efeitos, foi implementado a partir de 2014 um programa piloto de Manejo Integrado do Fogo (MIF) em três UC do Cerrado (Parque

Nacional da Chapada das Mesas/MA, Parque Estadual do Jalapão/TO e Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins; Schmidt *et al.*, 2016b). MIF é uma abordagem que integra os aspectos ecológicos, econômicos e sociais do fogo para definir estratégias de ação que garantam a sustentabilidade de seu uso em cada região (Myers, 2006). O manejo pode envolver tanto a realização de queimas prescritas quanto a supressão de tipos de fogo indesejados para os objetivos estabelecidos (Myers, 2006). Nas UC em que o programa foi implantado, têm sido feitas queimas prescritas, em geral no primeiro semestre do ano (final da estação chuvosa/início da seca), em forma de mosaicos de pequenas (dezenas a centenas de hectares) áreas queimadas (Barradas *et al.*, 2017). Ao evitar grandes incêndios, pretende-se ainda proteger fitofisionomias sensíveis ao fogo e diminuir emissões de gases do efeito estufa (Schmidt *et al.*, 2016b). Tais UC estão conseguindo diminuir a extensão dos incêndios e alterar a época predominante de ocorrência de fogo em seu interior do meio/fim da estação seca para o período entre a estação chuvosa e o início da seca (Barradas *et al.*, 2017; Schmidt *et al.*, 2018). Por exemplo, entre 2010 e 2014, a área atingida pelo maior incêndio na Estação Ecológica Serra Geral de Tocantins variou de 45 mil a 107 mil ha. em cada ano, o que demandava operações de combate aéreo, mobilização de brigadas de diversos estados e instituições e milhões de reais gastos para tentar controlar as chamas (Barradas, 2017; Barradas *et al.*, 2017). Entre 2015 e 2017, não foi registrado incêndio com mais de 32 mil ha na UC, e não foram acionadas brigadas externas à Unidade para combate ao fogo (Barradas *et al.*, 2017).

É a primeira vez no Brasil que ações de manejo de fogo são implementadas em UC, e este programa de MIF tem sido implantado com a perspectiva do manejo adaptativo, para que possa ser progressivamente aperfeiçoado. Porém, seus efeitos sobre a biodiversidade ainda são pouco conhecidos. Soma-se a isso o fato de a maioria das pesquisas com fogo no Cerrado até o momento ter sido feita nas regiões central e sul do bioma (Arruda *et al.*, 2018), que possuem topografia (Castro & Martins, 1999) e solos diferentes da região onde o MIF está sendo feito (Reatto *et al.*, 2008; Sano *et al.*, 2019). Nesse contexto, o presente estudo objetivou (i) avaliar os efeitos de diferentes regimes de queima, incluindo queimas no início e no final da seca e exclusão do fogo, no estrato lenhoso da vegetação em duas UC onde o MIF foi implementado; e (ii) contribuir para o aumento do arcabouço científico útil para tomadas de decisão sobre o manejo do fogo no Cerrado. Consideraram-se as hipóteses de que o fogo no início da estação seca (i) altera menos a flora lenhosa

local (ii) e a estrutura da vegetação lenhosa (iii) e é menos danoso às plantas lenhosas do que incêndios ao final da estação.

2. Material e Métodos

2.1. Área de estudo

O programa piloto de MIF foi implantado simultaneamente em três UC na porção norte do Cerrado – duas no Tocantins e uma no Maranhão. Os objetivos e estratégias do programa foram definidos conjuntamente entre gestores das UC, consultores e pesquisadores, e a implementação foi acompanhada de pesquisas científicas cujos delineamentos experimentais também foram planejados em conjunto (Schmidt *et al.*, 2016b). O presente estudo foi realizado em duas dessas UC, na região do Jalapão, no leste do estado do Tocantins, Brasil, localizada entre os paralelos 10° e 12° S e os meridianos 45° e 47° W, na divisa com os estados da Bahia, Maranhão e Piauí (Figura 1; Rezende, 2007). O Jalapão compreende a maior área remanescente de Cerrado conservado em UC de proteção integral do país (Barradas, 2017), sendo considerado prioritário para a conservação da biodiversidade pelo Ministério do Meio Ambiente, devido ao seu alto grau de importância biológica (MMA, 2019). Desde 2001, foram criadas sete UC na região: Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins (EESGT), Parque Estadual do Jalapão (PEJ), Área de Proteção Ambiental do Jalapão, Área de Proteção Ambiental Serra da Tabatinga, Parque Nacional das Nascentes do Rio Parnaíba, Reserva Particular do Patrimônio Natural Catedral do Jalapão, Monumento Natural dos Canyons e Corredeiras do Rio Sono, Estação Ecológica Rio Preto e Área de Proteção Ambiental do Rio Preto. Em 2016, foi criado o Mosaico de UC do Jalapão, com uma área total de cerca de três milhões de hectares, formado pelas sete UC mencionadas (Figura 1; MMA, 2016; Barradas, 2017). Além disso, na região existem 11 Comunidades Quilombolas reconhecidas pela Fundação Cultural Palmares, algumas com áreas de uso sobrepostas aos limites das UC (SEPLAN, 2017a). Apesar de a maior parte de seu território ser formada por UC e Comunidades Quilombolas, a região sofre constante pressão do setor agropecuário, por estar inserida na área de expansão agrícola conhecida como MATOPIBA, localizada nas imediações das fronteiras entre os estados do Maranhão, Tocantins, Piauí e Bahia (Barradas, 2017). A substituição de extensas áreas de Cerrado por lavouras de milho, soja e algodão tem ocasionado processos erosivos, soterramento

de nascentes e contaminação da água e do solo mesmo dentro dos limites das UC. Tais atividades se dão principalmente no alto da Serra Geral do Tocantins (ICMBio, 2014).

A expansão agrícola trouxe imigrantes a partir dos anos 1980, mas a presença humana no Jalapão data de milhares de anos (Constancio, 1839 apud ICMBio, 2014). Atualmente, além das populações urbanas, habitam a região quilombolas e outras populações tradicionais (ICMBio, 2014). Algumas das UC do Jalapão foram delimitadas sobre territórios dessas populações, o que ocasionou conflitos nos últimos 17 anos, relacionados principalmente a tentativas de proibição e criminalização de algumas de suas práticas (Barradas, 2017). As principais atividades produtivas desses povos são a agricultura de subsistência, a pecuária extensiva (criação de gado “à solta” em pastagens naturais), a coleta de capim-dourado (*Syngonanthus nitens* Ruhland) para a confecção de artesanato e o turismo. Com exceção da última, todas essas atividades envolvem o uso do fogo, que era oficialmente proibido dentro de UC da região até 2012 (Schmidt *et al.*, 2011; Borges *et al.*, 2016; Barradas, 2017).

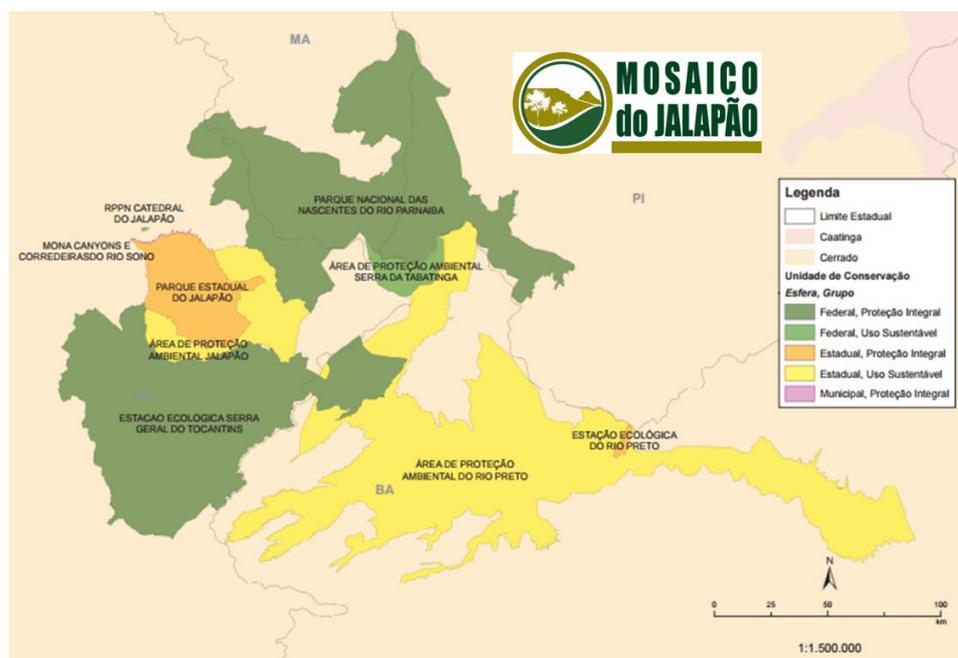


Figura 1. Localização da região do Jalapão, com destaque para o mosaico de Unidades de Conservação. Fonte: adaptado de ICMBio (2014) e Barradas (2017).

O Jalapão está inserido na bacia hidrográfica do rio Sono, que, por sua vez, compõe a bacia hidrográfica do rio Tocantins (SEPLAN, 2017b). O clima local é do tipo Aw, segundo a classificação de Köppen, com duas estações bem definidas – invernos secos (de maio a setembro) e verões chuvosos (de outubro a abril) (Silva *et al.*, 2008). A

precipitação média anual varia de 1.500 a 1.600 mm e a temperatura média é de cerca de 25° C (Silva *et al.*, 2008; SEPLAN, 2017b). A região apresenta altitudes de 500 a 600 m e solos predominantemente arenosos, do tipo Neossolo Quartzarênico, de acordo com o Sistema Brasileiro de Classificação de Solos (SEPLAN, 2017b; Santos *et al.*, 2018). Esse tipo de solo é considerado pouco evoluído, formado por, no mínimo, 95% de quartzo, com textura areia ou areia franca em todos os horizontes até ao menos 150 cm de profundidade (Santos *et al.*, 2018). Neossolos Quartzarênicos são profundos, mas limitam o crescimento radicular de plantas em profundidade, devido a seu caráter álico e distrófico e por reterem pouca água. Ademais, possuem baixo teor de micronutrientes, fósforo e matéria orgânica e são suscetíveis a intensa lixiviação de nitrato (Almeida *et al.*, 2018).

A vegetação do Jalapão é formada predominantemente por fitofisionomias abertas de Cerrado, principalmente cerrado ralo, campo sujo e campo limpo (SEPLAN, 2013, 2017a; Franke *et al.*, 2018). O presente estudo foi realizado em áreas de cerrado ralo na EESGT e no PEJ, por essa ser a formação mais comum nessas UC (SEPLAN, 2013; Franke *et al.*, 2018). O cerrado ralo é um subtipo de cerrado sentido restrito, formado predominantemente por um estrato herbáceo-subarbustivo entremeado por árvores de baixa estatura (2-3 m), com cobertura arbórea variando de 5 a 20% (Ribeiro & Walter 2008). Até o presente, a quase totalidade dos estudos sobre efeitos do fogo em plantas lenhosas do Cerrado foi feita nas regiões central e sul do bioma (Ramos, 1990; Sambuichi, 1991; Sato, 1996, 2003; Castro & Kauffman, 1998; Rocha-Silva, 1999; Hoffmann & Moreira, 2002; Medeiros & Miranda, 2005, 2008; Cirne & Miranda, 2008; Lopes *et al.*, 2009; Hoffmann *et al.*, 2009; Sato *et al.*, 2010; Ribeiro *et al.*, 2012; Dantas & Pausas, 2013; Dantas *et al.*, 2013a,b; Salazar & Goldstein, 2014; Deus & Oliveira, 2016; Souchie *et al.*, 2017; Arruda *et al.*, 2018; Veenendaal *et al.*, 2018; Garda, 2018), onde predominam os Latossolos (Reatto *et al.*, 2008). O Cerrado do Jalapão se diferencia por estar sobre Neossolo Quartzarênico (ICMBio, 2014; SEPLAN, 2017b), apresentar estrato rasteiro esparso, com alta proporção de plantas eudicotiledôneas (Ana Carla dos Santos e Samuel R. Montenegro, dados não publicados) e manchas de solo exposto (obs. pessoal; Figura 2), e indivíduos lenhosos de baixa estatura, em comparação com outras regiões (ICMBio, 2014). As áreas savânicas são conhecidas localmente como “gerais” e são utilizadas pelas populações locais para criação extensiva de gado, que costuma envolver o uso do fogo em pequenas manchas de vegetação para estimular a rebrota das gramíneas, de modo a fazer um rodízio periódico dos rebanhos entre essas manchas (Eloy *et al.*, 2018).



Figura 2. Cerrado ralo na região do Jalapão, TO, Brasil.

O regime de fogo na região tem se alterado após a implantação do MIF. Anteriormente, a maioria das áreas atingidas por fogo eram queimadas ao final da estação seca, mas as práticas do MIF têm promovido maior diversificação das épocas de ocorrência de fogo e diminuição das áreas atingidas por cada evento (Figura 3).

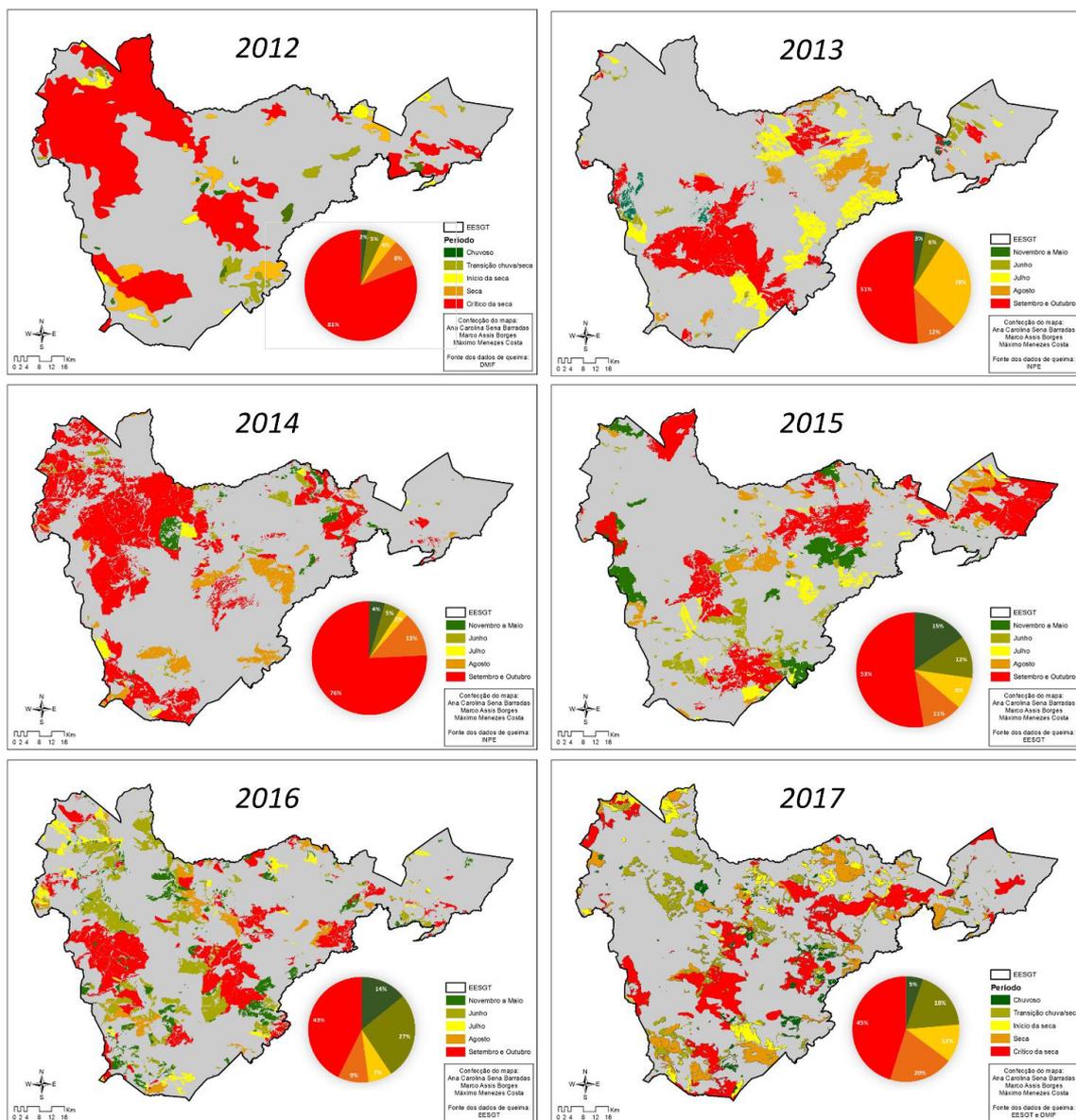


Figura 3. Mapas de áreas queimadas na Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins (EESGT) nos anos de 2012 a 2017. Épocas de queima: verde escuro – estação chuvosa –, verde claro – transição chuva/seca –, amarelo – início da estação seca –, laranja – meados da estação seca –, vermelho – final da estação seca. Fonte: ICMBio, Ana Carolina S. Barradas, Marco A. Borges e Máximo M. Costa.

2.2. Delineamento experimental

Inicialmente, foram selecionadas sete áreas experimentais: quatro na EESGT e três no PEJ, sendo uma destas (área 5) inserida na área de uso da Comunidade Quilombola da Mumbuca (Figura 4A), oficialmente parte do PEJ, e em processo de reconhecimento pelo Instituto Nacional de Colonização e Reforma Agrária (INCRA) como parte de um

Território Quilombola (processo INCRA n° 54400.001301/2006-71). Todas as áreas foram completamente queimadas na estação seca de 2013, dois anos antes do início do estudo; esse período foi considerado suficiente para a recuperação da vegetação antes do início deste estudo. Em cada área, foram estabelecidas seis parcelas permanentes de 50 x 50 m (1,5 ha por área, 10,5 ha no total), sendo duas (5.000 m²) designadas para cada um dos tratamentos estabelecidos: (i) queima de manejo, realizada a cada dois anos no início da estação seca (junho/julho), nos mesmos moldes das queimas prescritas realizadas nas UC para o MIF; (ii) queima tardia, feita a cada dois anos no final da estação seca (setembro), para simular os incêndios que costumam ocorrer nessa época do ano na região; e (iii) controle, para investigar as consequências da exclusão do fogo na vegetação (Figura 4B). As duas parcelas de cada tratamento em cada área estão a ao menos 50 m de distância entre si e foram submetidas às mesmas queimas experimentais. Portanto, constituem uma única unidade amostral e foram analisadas como tal. No total, foram estabelecidas sete réplicas de cada tratamento. Os tratamentos foram definidos em conjunto com os gestores das UC, para contemplar os regimes de queima mais comuns na região e compará-los com tentativas de exclusão do fogo. O intervalo de queima bienal foi escolhido por ser o mais comum nas áreas de cerrado ralo e campo sujo da região e por ter sido a frequência das queimas prescritas realizadas pelas brigadas das UC no início da implantação do MIF (Schmidt *et al.*, 2016a; Barradas, 2017). Em cada parcela permanente, foram acompanhadas todas as plantas com diâmetro basal ≥ 5 cm. Ademais, em cada parcela, delimitou-se uma subparcela de 15 x 15 m, na qual foram marcados e medidos todos os indivíduos com diâmetro basal entre 1 e 4,9 cm (Figura 4B).

2.3. Realização das queimas prescritas

As queimas prescritas foram realizadas pelas brigadas das UC durante o dia, entre as 10h30 e 16h30. Foram realizados aceiros de cerca de 50 m de largura com o uso de fogo e/ou roçagem anualmente ao redor de todas as áreas experimentais para evitar que queimas não condizentes com os tratamentos pré-definidos as atingissem. Previamente ao início das queimas, a brigada avaliava se as condições meteorológicas estavam favoráveis, isto é, se havia vento para impulsionar as chamas, se a temperatura do ar estava alta e a umidade baixa o suficiente para manter o fogo aceso. Com o auxílio de um pinga-fogo abastecido com diesel e gasolina, os brigadistas começavam o fogo em forma de linha a no mínimo 5 metros da borda das parcelas, para que as chamas atingissem a

parcela após a propagação do fogo, simulando condições reais de queima (Figura 5). As queimas experimentais foram realizadas em junho/julho (queimas de manejo) e setembro (queimas tardias) de 2015 e de 2017, conforme os tratamentos. As intensidades médias, o calor liberado e a eficiência de queima foram estatisticamente diferentes entre os tratamentos.

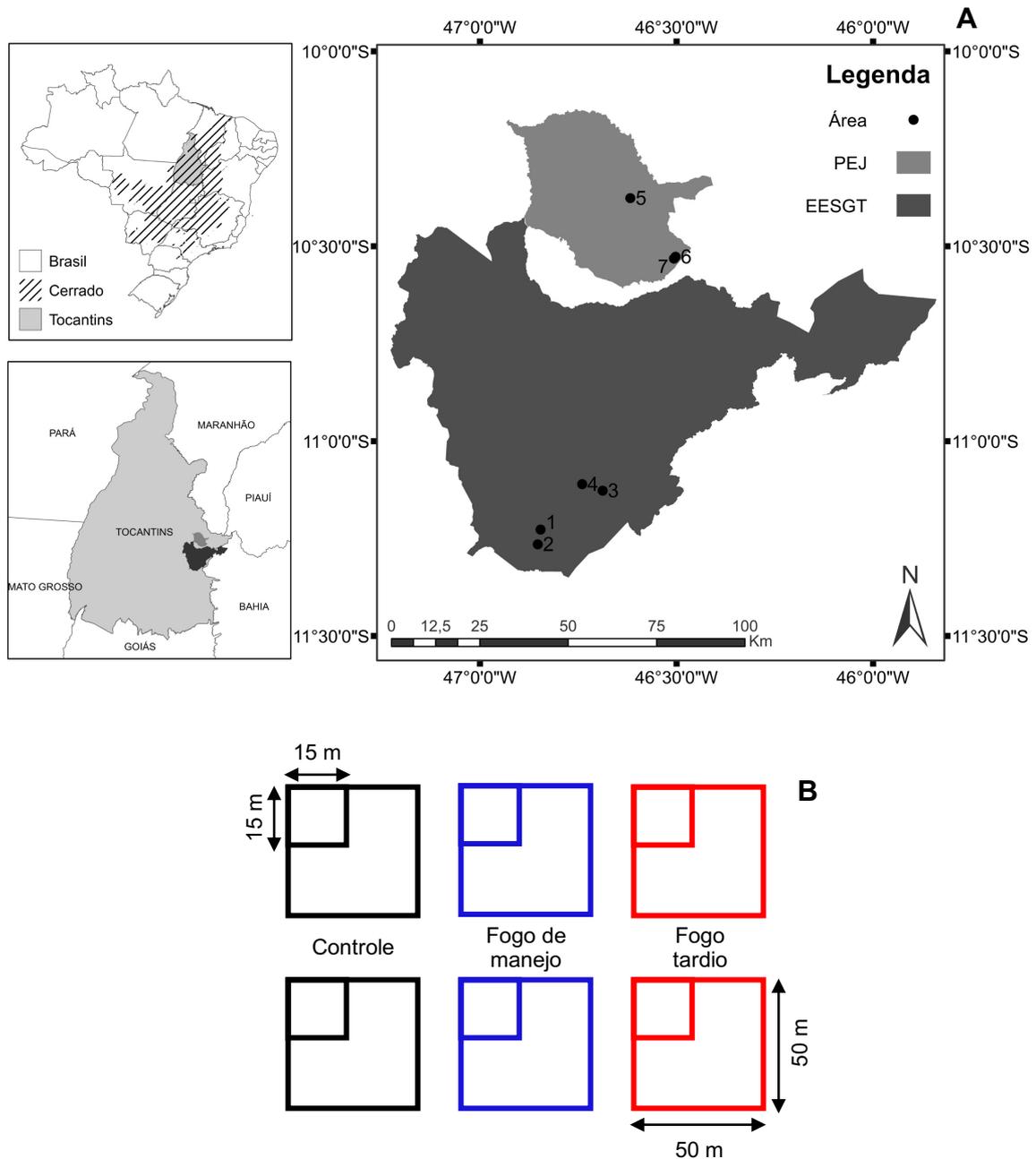


Figura 4. **A** Localização das áreas experimentais; apesar de estar oficialmente inserida nos limites do PEJ, a área 5 é reivindicada pela Comunidade Quilombola da Mumbuca como parte de seu território, que já está em fase de demarcação pelo INCRA. **B** disposição das parcelas permanentes em cada uma das áreas de estudo e medidas individuais de cada parcela. As duas parcelas de cada tratamento são pseudo-réplicas e constituem uma única unidade amostral.



Figura 5. Início de queima experimental por um brigadista da Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins, com o uso de um pinga-fogo abastecido com diesel e gasolina.

2.4. Monitoramento das respostas da vegetação lenhosa

Previamente à realização das primeiras queimas, em junho-julho de 2015, todos os indivíduos cujo diâmetro basal atendesse aos critérios estabelecidos (parcela de 15 x 15 m: entre 1 e 4,9 cm; parcela de 50 x 50 m: ≥ 5 cm) foram marcados com placas de alumínio numeradas e medidos. Considerou-se indivíduo todo conjunto de caules da mesma espécie com distância entre si menor ou igual a 30 cm, mesmo critério usado por Sambuichi (1991) e Sato (1996). Os indivíduos com diâmetro entre 1 e 4,9 cm, doravante chamados apenas de “1-4,9 cm” para simplificação, tiveram a altura (m) e o diâmetro basal (mm) medidos. Já nos indivíduos com diâmetro ≥ 5 cm, denominados “ ≥ 5 cm” neste estudo, foram medidas a altura (m) e a circunferência (cm) a 30 cm do solo, como é praxe em estudos com plantas arbóreas no Cerrado (ver Sato *et al.*, 2010). Tais medições foram repetidas anualmente entre maio e julho até 2018, ou seja, sempre no início da estação seca para avaliar o crescimento ocorrido na última estação chuvosa (Figura 6). Aqueles indivíduos que atingiram o diâmetro mínimo para fazer parte do estudo ao longo das medições foram marcados e considerados como recrutados.

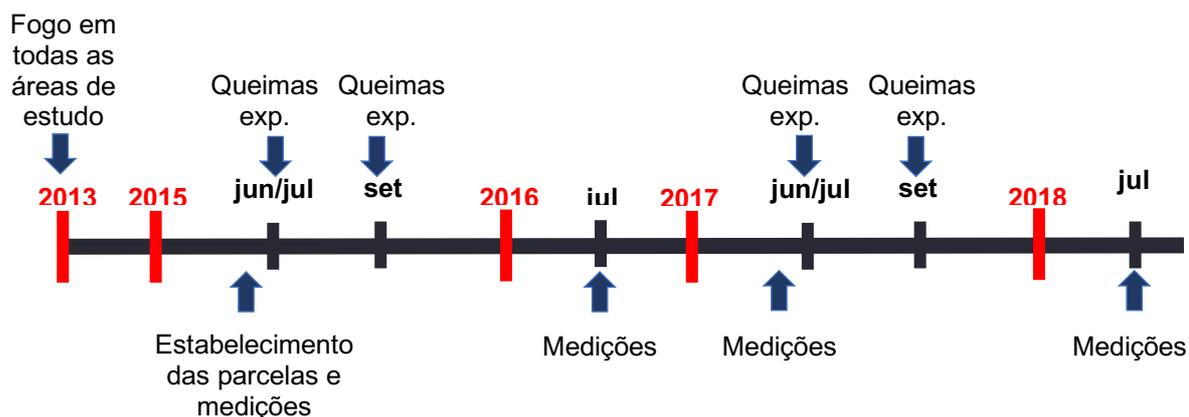


Figura 6. Linha do tempo do experimento: queimas experimentais foram realizadas nos anos de 2015 e 2017, enquanto as coletas de dados foram feitas antes do fogo e em junho/julho nos anos sem queima.

2.4.1. Descrição da comunidade lenhosa

Todas as plantas amostradas foram identificadas em campo e foram coletadas amostras de todas as espécies para confirmação da identificação a nível de gênero ou espécie e depósito no Herbário da Universidade de Brasília (UB). O primeiro inventário foi feito em 2015, antes da aplicação das primeiras queimas experimentais (Tabela 1).

Tabela 1. Lista geral de espécies encontradas no inventário inicial, realizado em 2015, em todas as parcelas e áreas experimentais.

Família	Espécie	Indivíduos em 2015
Annonaceae	<i>Annona cf. dioica</i> A.St.-Hil.	11
	<i>Annona</i> sp. 1	15
	<i>Annona</i> sp. 2	8
Apocynaceae	<i>Aspidosperma cf. tomentosum</i> Mart. & Zucc.	1
	<i>Aspidosperma macrocarpon</i> Mart. & Zucc.	10
	<i>Aspidosperma</i> sp.	95
	<i>Hancornia speciosa</i> Gomes	32
Asteraceae	<i>Himatanthus obovatus</i> (Müll. Arg.) Woodson	3
	<i>Pseudobrickellia brasiliensis</i> (Spreng.) R.M.King & H.Rob.	1
Bignoniaceae	<i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos	4

Família	Espécie	Indivíduos em 2015
	<i>Adenocalymma pubescens</i> (Spreng.) L.G.Lohmann	26
Callophylaceae	<i>Kielmeyera coriacea</i> Mart. & Zucc.	73
	<i>Kielmeyera lathrophyton</i> Saddi	230
	<i>Kielmeyera</i> sp.	16
Celastraceae	<i>Peritassa campestris</i> (Cambess.) A.C.Sm.	1
Chrysobalanaceae	<i>Couepia grandiflora</i> (Mart. & Zucc.) Benth.	2
	<i>Hirtella ciliata</i> Mart. & Zucc.	181
Connaraceae	<i>Connarus suberosus</i> Planch.	92
	<i>Rourea induta</i> Planch.	65
Cunoniaceae	<i>Lamanonia</i> sp.	52
Dilleniaceae	<i>Davilla elliptica</i> A.St.-Hil.	6
	<i>Davilla villosa</i> Eichler	13
	<i>Davilla</i> sp.	11
Euphorbiaceae	<i>Manihot caerulescens</i> Pohl	5
Fabaceae	<i>Andira</i> sp.	1
	<i>Bauhinia</i> cf. <i>cupulata</i> Benth.	7
	<i>Bauhinia</i> sp. 1	2
	<i>Bauhinia</i> sp. 2	7
	<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth	18
	<i>Cenostigma macrophyllum</i> Tul.	42
	<i>Calliandra</i> sp. 1	50
	<i>Calliandra</i> sp. 2	4
	<i>Copaifera nana</i> Rizzini	4
	<i>Dalbergia miscolobium</i> Benth.	1
	<i>Dioclea coriacea</i> Benth	3
	<i>Dimorphandra</i> sp.	27
	<i>Hymenaea</i> sp. 1	1
	<i>Hymenaea</i> sp. 2	1
	<i>Hymenaea</i> sp. 3	16
	<i>Hymenaea stigonocarpa</i> Mart. ex Hayne	1

Família	Espécie	Indivíduos em 2015
	<i>Mimosa</i> sp. 1	6
	<i>Parkia platycephala</i> Benth.	1
	<i>Senna rugosa</i> (G.Don) H.S.Irwin & Barneby	2
	<i>Stryphnodendron adstringens</i> (Mart.) Coville	1
	<i>Stryphnodendron coriaceum</i> Benth.	41
	<i>Tachigali</i> sp.	11
Lamiaceae	<i>Vitex</i> sp.	1
Lauraceae	Lauraceae sp.	1
Lecythidaceae	<i>Eschweilera nana</i> (O.Berg) Miers	55
Malpighiaceae	<i>Byrsonima pachyphylla</i> A.Juss.	26
	Malpighiaceae sp.	1
Malvaceae	<i>Eriotheca gracilipes</i> (K.Schum.) A.Robyns	42
Melastomataceae	<i>Mouriri elliptica</i> Mart.	8
	<i>Mouriri pusa</i> Gardner	1
Myristicaceae	<i>Virola subsessilis</i> (Benth.) Warb.	15
Myrtaceae	<i>Eugenia</i> sp.	16
	<i>Myrcia ochroides</i> O.Berg	8
Opiliaceae	<i>Agonandra brasiliensis</i> Miers ex Benth. & Hook.f.	2
Rubiaceae	<i>Alibertia</i> sp.	3
	<i>Palicourea rigida</i> Kunth.	10
Rutaceae	<i>Esenbeckia pumila</i> Pohl	39
Sapindaceae	<i>Toulicia crassifolia</i> Radlk.	20
Sapotaceae	<i>Pouteria ramiflora</i> (Mart.) Radlk.	301
Simaroubaceae	<i>Homalolepis suffruticosa</i> (Engl.) Devecchi & Pirani	2
Vochysiaceae	<i>Qualea parviflora</i> Mart.	4
	<i>Salvertia</i> sp.	1
	<i>Vochysia</i> sp.	19
Indeterminada	Indet. 1	2

2.4.2. Estrutura da vegetação lenhosa

Todos os caules que alcançaram os diâmetros mínimos para fazer parte do estudo foram contados e tiveram seu diâmetro (no caso das plantas de 1-4,9 cm) ou circunferência (no caso das plantas ≥ 5 cm) medidos. As densidades de caules de plantas ≥ 5 cm e 1-4,9 cm em cada unidade amostral (≥ 5 cm: 2 parcelas de 50 x 50 m, ou seja, 0,5 ha; 1-4,9 cm: 2 parcelas de 15 x 15 m, isto é, 450 m²) foram extrapoladas para um hectare para permitir comparações com outros estudos. A partir do diâmetro e da circunferência dos indivíduos, foram calculadas as áreas basais totais (m²) por unidade amostral separadamente para cada classe de diâmetro, as quais foram convertidas para um hectare. As duas variáveis – densidade de caules/ha e área basal total (m²/ha) – são descritoras da estrutura da vegetação lenhosa no momento da medida, podendo indicar eventuais variações na cobertura e biomassa de plantas lenhosas nas áreas de estudo (Felfili *et al.*, 2005). A Tabela 2 apresenta os atributos da comunidade lenhosa de cada unidade amostral encontrados em 2015.

Tabela 2. Atributos da comunidade lenhosa de cada unidade amostral e área experimental antes do início dos tratamentos de queima bienal na região do Jalapão, TO, Brasil. Tratamentos: controle (sem fogo), manejo (queimas no início da estação seca), tardio (queimas ao final da estação seca). Tamanhos das unidades amostrais – plantas ≥ 5 cm: 5.000 m²; plantas de 1-4,9 cm: 450 m².

Área	Riqueza de espécies por unidade amostral ≥ 5 cm (1-4,9 cm)	Densidade de caules/ha por unidade amostral ≥ 5 cm (1-4,9 cm)	Área basal (m ² /ha) por unidade amostral ≥ 5 cm (1-4,9 cm)
1 (EESGT)			
Controle	10 (14)	102 (2.640)	0,79 (0,726)
Manejo	7 (14)	72 (3.366)	0,55 (0,584)
Tardio	5 (12)	120 (2.838)	1,1 (0,514)
2 (EESGT)			
Controle	9 (16)	116 (2.970)	0,89 (0,525)
Manejo	6 (15)	30 (2.706)	0,25 (0,552)
Tardio	5 (22)	52 (3.168)	0,54 (0,586)

Área	Riqueza de espécies por unidade amostral ≥ 5 cm (1-4,9 cm)	Densidade de caules/ha por unidade amostral ≥ 5 cm (1-4,9 cm)	Área basal (m²/ha) por unidade amostral ≥ 5 cm (1-4,9 cm)
3 (EESGT)			
Controle	8 (20)	36 (3.058)	0,17 (0,562)
Manejo	8 (17)	42 (1.518)	0,23 (0,297)
Tardio	10 (16)	30 (1.606)	0,17 (0,444)
4 (EESGT)			
Controle	10 (7)	52 (792)	0,41 (0,363)
Manejo	5 (13)	42 (968)	0,49 (0,491)
Tardio	7 (13)	42 (1.188)	0,13 (0,263)
5 (Mumbuca)			
Controle	8 (21)	82 (3.674)	0,29 (1,08)
Manejo	10 (10)	110 (2.860)	0,43 (1,41)
Tardio	5 (13)	22 (3.036)	0,10 (1,29)
6 (PEJ)			
Controle	9 (10)	76 (1.518)	0,46 (0,378)
Manejo	7 (11)	32 (1.012)	0,39 (0,257)
Tardio	8 (12)	62 (924)	0,54 (0,275)
7 (PEJ)			
Controle	8 (12)	50 (1.474)	0,45 (0,412)
Manejo	7 (13)	32 (1.056)	0,52 (0,230)
Tardio	4 (6)	48 (374)	0,35 (0,078)

Unidades de Conservação: EESGT – Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins, PEJ – Parque Estadual do Jalapão. Mumbuca: área de uso da Comunidade Quilombola Mumbuca, Mateiros, TO, Brasil.

2.4.3. Respostas individuais aos tratamentos

A partir de 2016, as respostas de cada indivíduo ao fogo foram observadas anualmente e classificadas em seis categorias (Figura 7):

- i) Sobrevivência sem rebrota;

- ii) Rebrotas epicórmicas, isto é, rebrotas aéreas a partir do caule principal ou de ramos secundários (Pausas & Keeley, 2017);
- iii) Rebrotas basais, categoria em que foram incluídos os indivíduos que emitiram rebrotas a partir da base e/ou de órgãos subterrâneos a até 30 cm do fuste principal (conforme critério adotado por Medeiros & Miranda (2008)), mas não sofreram morte da parte aérea;
- iv) Rebrotas epicórmicas e basais, quando o mesmo indivíduo apresentou as duas classes de rebrota;
- v) *Topkill*, que incluiu os indivíduos que perderam a parte aérea mas se mantiveram vivos, emitindo rebrotas basais ou de órgãos subterrâneos no primeiro ou no segundo ano após a queima (Sato *et al.*, 2010);
- vi) Morte do indivíduo, em que foram considerados mortos os indivíduos que sofreram *topkill* e não emitiram rebrotas nas duas estações de crescimento seguintes e aqueles que não foram localizados nas amostragens posteriores.

Todos os indivíduos presentes nas parcelas que atenderam aos critérios de inclusão tiveram sua resposta avaliada anualmente, mesmo que não tenham sido diretamente atingidos pelo fogo. As respostas das plantas que foram rebaixadas de classe de diâmetro ao longo do estudo continuaram a ser acompanhadas até o final da pesquisa.

2.5. Análises estatísticas

Os efeitos dos três regimes de queima na comunidade de plantas lenhosas entre 2015 e 2018 foram avaliados considerando parâmetros de presença/ausência e abundância de espécies por unidade amostral, estrutura da vegetação e respostas dos indivíduos. Ao longo do estudo, as seguintes parcelas sofreram queimas acidentais fora das épocas estabelecidas para os tratamentos, sendo desconsiderados todos os dados coletados nelas após a ocorrência desses eventos: controle da área 1 (queimada em agosto de 2015), todas as parcelas da área 7 (queimadas em junho de 2017), tardias da área 1 (queimadas em agosto de 2017), controle da área 5 (queimada em setembro de 2017) e controle da área 6 (queimada em junho de 2018). Os dados de 2018 das parcelas do tratamento de queima de manejo da área 1 também foram desconsiderados, pois não foi possível queimá-las na época designada em 2017 devido ao pouco combustível disponível no estrato rasteiro. Ademais, os dados das parcelas do tratamento que queima tardia da área 6 não foram medidos em 2018 por problemas logísticos. Assim, a área total amostrada no último ano

de estudo foi de 6 ha, ante os 10,5 ha do início do estudo. Todas as análises estatísticas foram feitas no programa R, versão 3.4.3 (R Core Team, 2017).

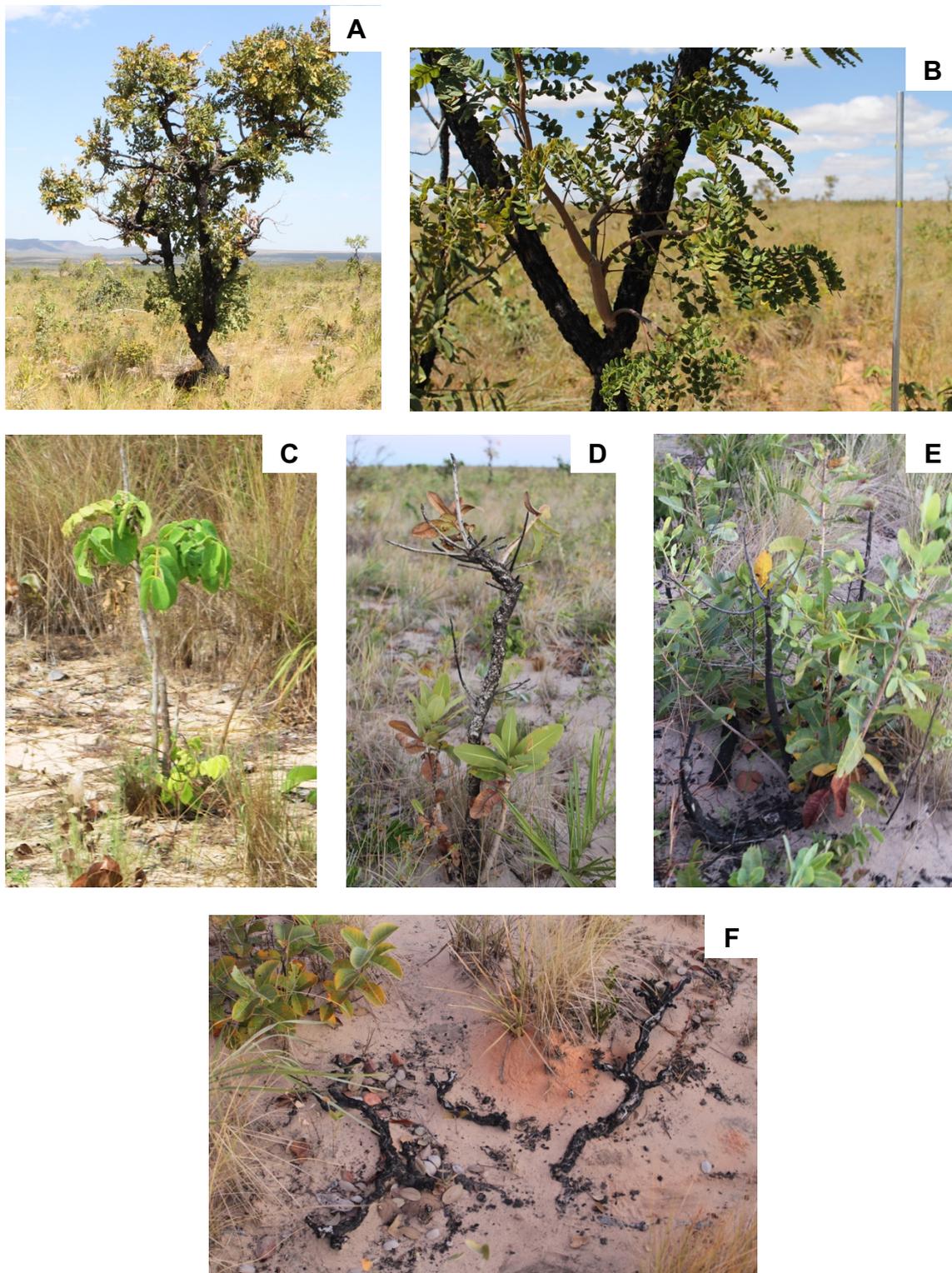


Figura 7. Tipos de respostas ao fogo apresentadas por plantas lenhosas no Cerrado da região do Jalapão, TO, Brasil: **A** sobrevivência sem rebrota, **B** rebrotas epicórmicas, **C** rebrotas basais, **D** rebrotas epicórmicas e basais, **E** *topkill* e **F** morte.

2.5.1. Descrição da comunidade lenhosa

As variações na presença/ausência e abundância de espécies entre os tratamentos e ao longo do tempo foram avaliadas por meio de Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS), uma análise de ordenação em que os objetos (unidades amostrais) são representados em um gráfico de duas ou três dimensões de acordo com o nível de dissimilaridade entre eles, o que significa que quanto mais similares entre si forem determinadas unidades amostrais, mais próximas uma da outra estarão na figura (Legendre & Legendre, 2012). Todos os passos da análise foram feitos usando o pacote *vegan*, versão 2.5-1 (Oksanen *et al.*, 2018). Previamente à análise, os dados de abundância foram normalizados pelo método de Hellinger (função *decostand*). As ordenações foram feitas por meio da função *metaMDS*, com índices de dissimilaridade de Bray-Curtis para abundância e de Jaccard para presença/ausência. Além disso, verificou-se o ajuste dos dados baseado na soma dos quadrados das diferenças entre os valores reais e os preditos (função *goodness*). Análises de Similaridade (ANOSIM; função *anosim*) foram feitas para testar se houve diferenças significativas entre os tratamentos e entre as áreas, considerando-se significativo $p \leq 0,05$.

2.5.2. Estrutura da vegetação lenhosa

Para avaliar os dados de estrutura de vegetação, foram feitas análises separadas para cada classe de diâmetro. As áreas basais totais das plantas de 1-4,9 cm (transformada por log para se adequar às premissas do modelo) e ≥ 5 cm e o número de caules ≥ 5 cm por hectare foram analisados por meio de Modelos Lineares Mistos (LMMs), enquanto para o número de caules entre 1-4,9 cm foi feito um Modelo Linear Misto Generalizado (GLMM) com distribuição Poisson, que é adequada para dados de contagem (Zuur *et al.*, 2009). Em todos os casos, o tratamento foi considerado como variável fixa e a área experimental e o ano de medição como efeitos aleatórios. Isso porque os dados apresentaram diferenças significativas entre as áreas e é necessário controlar a influência do ano para explicitar que foram feitas medidas repetidas nas mesmas unidades amostrais. Os resíduos de todos os modelos foram testados para homoscedasticidade – analisando gráficos dos resíduos em função dos valores preditos e aplicando o teste de Bartlett – e normalidade – por meio do teste de Shapiro-Wilk e analisando histogramas de frequências. Os intervalos de confiança foram de 95% e o nível de significância considerado foi $p \leq 0,05$. As funções

utilizadas foram *lmer*, *glmer* (pacote *lme4*; Bates *et al.*, 2015), *shapiro.test*, *bartlett.test*, *drop1* (pacote *stats*; R Core Team, 2017) e *lsmeans* (pacote *lsmeans*; Lenth, 2016).

2.5.3. Respostas individuais aos tratamentos

As respostas individuais aos tratamentos foram sumarizadas de forma binária em uma planilha, na qual cada categoria de resposta foi descrita em uma coluna, em que constou o valor de 1 se o indivíduo apresentou aquela resposta na amostragem e 0 se tiver mostrado outro tipo de resposta. Cada classe de diâmetro foi analisada separadamente para cada ano de amostragem (2015-2016, 2016-2017 e 2017-2018). Tais subdivisões foram feitas pois o conjunto amostral de indivíduos de 1-4,9 cm é maior que o de ≥ 5 cm e as respostas das plantas em cada uma das amostragens refletem diferentes momentos pós-fogo: entre 2015-2016, foram apresentados os efeitos das queimas de 2015; entre 2016-2017, foram analisadas as respostas às mesmas queimas após duas estações de crescimento; e entre 2017-2018, surgiram os efeitos cumulativos das queimas de 2015 e de 2017. Primeiramente, foram feitos Modelos Lineares Generalizados (GLMs) com distribuição binomial para todas as variáveis-resposta em função do tratamento e da área experimental, a fim de verificar se a área exerce efeito significativo. Nos casos em que este foi significativo, foram realizados GLMMs (distribuição binomial) incluindo a área como fator aleatório; em casos contrários, a área foi retirada dos modelos e GLMs das variáveis em função apenas do tratamento foram feitos. Para cada modelo, testou-se a normalidade dos resíduos por meio do teste de Shapiro-Wilk e da análise de histogramas de frequências; a homoscedasticidade foi testada por meio do teste de Bartlett e da análise de gráficos dos resíduos em função dos valores preditos. O intervalo de confiança foi de 95% e os resultados foram considerados significativos quando $p \leq 0,05$.

3. Resultados

3.1. Efeito da época de queima sobre a riqueza, presença/ausência e abundância de espécies lenhosas

Foi encontrado um total de 1.776 indivíduos de 69 espécies lenhosas no inventário realizado no início do estudo, em 2015 (Tabela 1), sendo 48 espécies nas parcelas que seriam submetidas a fogo de manejo, 49 nas que sofreriam fogo tardio e 49 nas parcelas controle. Estas se dividiram em 27 famílias, sendo as mais comuns: Fabaceae (23 espécies); Apocynaceae (5 espécies); Annonaceae, Callophylaceae, Dilleniaceae e

Vochysiaceae (3 espécies cada). A riqueza total de espécies em cada área experimental (1,5 ha) variou entre 25 e 35. As espécies mais comumente encontradas foram *Pouteria ramiflora* (Mart.) Radkl. (301 indivíduos), *Kielmeyera lathrophyton* Saddi (230 indivíduos), *Hirtella ciliata* Mart. & Zucc. (181 indivíduos), *Aspidosperma* sp. Mart. (95 indivíduos) e *Connarus suberosus* Planch. (92 indivíduos) (Tabela 1).

Após três anos de estudo, foram encontrados 1.680 indivíduos na área total amostrada (6 ha) e a riqueza média de espécies por unidade amostral (5.000 m²) aumentou em todos os tratamentos após três anos de estudo. No inventário inicial, em 2015, a riqueza média por unidade amostral foi de 19 espécies no controle e 17 tanto nas unidades amostrais que seriam submetidas a queimas tardias quanto nas que sofreriam queimas de manejo. No último inventário (2018), foram contabilizadas 84 espécies, somando-se todas as parcelas permanentes que não queimaram acidentalmente. Nas unidades amostrais submetidas a queimas de manejo, a riqueza média foi de 21 espécies, enquanto nas que sofreram queimas tardias, foi de 23 e no controle, 28. Ao todo, 21 espécies foram incluídas ao longo do estudo, pois alguns de seus indivíduos atingiram os diâmetros mínimos de inclusão; dessas, três apresentaram morte de todos os indivíduos após as queimas de 2017 (Tabela 3). Outras três espécies, recrutadas em 2015, foram excluídas do estudo pois todos os seus indivíduos que antes entravam nos critérios de inclusão morreram – *Agonandra brasiliensis*, *Vitex* sp. e *Parkia plathycephala* (Tabela 3).

O NMDS para presença/ausência de espécies por unidade amostral (estresse = 0,179; Figura 8) apresentou separação espacial entre as áreas, cuja significância foi confirmada pelo resultado da ANOSIM (R = 0,8578; p = 0,001). Além de as unidades amostrais de cada área terem se agrupado, as áreas de cada região de estudo também estiveram próximas no gráfico: as áreas da EESGT (2, 3 e 4) ficaram segregadas do lado direito do eixo 1 e as da Mumbuca (5) e PEJ (6), do lado esquerdo. Já a separação entre os tratamentos não foi significativa (ANOSIM: R = 0,0886; P = 0,102) e se deu em menor escala dentro de cada área, sem um padrão consistente: nas áreas 2 e 5, a diferenciação entre os tratamentos ocorreu principalmente ao longo do eixo 2, diferentemente das áreas 3 e 4, em que o eixo 1 foi mais importante. Não houve padrão de variação temporal, mas todas as unidades amostrais sofreram alterações após quatro anos de estudo.

Tabela 3. Lista de espécies e famílias encontradas em cada ano de estudo e nas parcelas submetidas a cada um dos tratamentos. Tratamentos: controle (exclusão do fogo), fogo de manejo (queimas bienais no início da estação seca) e fogo tardio (queimas bienais ao final da estação seca).

Família	Espécie	Hábito	Número de indivíduos				Tratamento		
			2015	2016	2017	2018	Controle	Manejo	Tardio
Annonaceae	<i>Annona cf. dioica</i> A.St.-Hil.	Arbusto	11	21	11	6	x	x	x
	<i>Annona</i> sp. 1	Arbusto	15	31	28	25	x	x	x
	<i>Annona</i> sp. 2	Arbusto	8	10	7	3		x	x
Apocynaceae	<i>Aspidosperma cf. tomentosum</i> Mart. & Zucc.	Árvore	1	1	1	1			x
	<i>Aspidosperma macrocarpon</i> Mart. & Zucc.	Árvore	10	10	12	14	x	x	x
	<i>Aspidosperma</i> sp.	Árvore	95	107	130	78	x	x	x
	<i>Hancornia speciosa</i> Gomes	Árvore	32	36	36	29	x	x	x
	<i>Himatanthus obovatus</i> (Müll. Arg.) Woodson	Árvore	3	3	3	4			x
	<i>Mandevilla</i> sp.	Subarbusto	0	1	1	1		x	
Asteraceae	<i>Pseudobrickellia brasiliensis</i> (Spreng.) R.M.King & H.Rob.	Subarbusto	1	1	1	1			x
Bignoniaceae	Bignoniaceae sp.	Subarbusto	0	0	1	1		x	
	<i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos	Árvore	4	4	3	3	x	x	

Familia	Especie	Hábito	Número de individuos				Tratamiento		
			2015	2016	2017	2018	Controle	Manejo	Tardío
	<i>Adenocalymma pubescens</i> (Spreng.) L.G.Lohmann	Subarbusto	26	33	37	30	x	x	x
Bixaceae	<i>Cochlospermum regium</i> (Mart. ex Schrank) Pilg.	Arbusto/Subarbusto	0	1	3	2	x		
Callophylaceae	<i>Kielmeyera coriacea</i> Mart. & Zucc.	Árvore	73	81	89	66	x	x	x
	<i>Kielmeyera lathrophyton</i> Saggi	Árvore	230	247	260	110	x	x	x
	<i>Kielmeyera</i> sp.	Arbusto	16	19	21	9	x	x	x
Celastraceae	<i>Peritassa campestris</i> (Cambess.) A.C.Sm.	Arbusto/Subarbusto	1	1	1	1			x
Chrysobalanaceae	<i>Couepia grandiflora</i> (Mart. & Zucc.) Benth.	Árvore	2	3	3	2		x	
	<i>Hirtella ciliata</i> Mart. & Zucc.	Árvore	181	233	248	129	x	x	x
Connaraceae	<i>Connarus suberosus</i> Planch.	Árvore	92	123	119	110	x	x	x
	<i>Rourea induta</i> Planch.	Arbusto	65	87	101	84	x	x	x
Cunoniaceae	<i>Lamanonia</i> sp.	Árvore/Arbusto	52	54	72	53	x	x	x
Dilleniaceae	<i>Davilla elliptica</i> A.St.-Hil.	Arbusto	6	19	16	5	x	x	x
	<i>Davilla villosa</i> Eichler	Arbusto	13	21	24	24	x	x	x
	<i>Davilla</i> sp.	Arbusto	11	14	20	21	x	x	x
Euphorbiaceae	<i>Manihot caerulescens</i> Pohl	Arbusto	5	6	7	10	x	x	x
	<i>Maprounea guianensis</i> Aubl.	Árvore	0	0	0	1	x		

Família	Espécie	Hábito	Número de indivíduos				Tratamento		
			2015	2016	2017	2018	Controle	Manejo	Tardio
Fabaceae	<i>Andira</i> sp.	Árvore	1	1	1	1		x	
	<i>Bauhinia</i> cf. <i>cupulata</i> Benth.	Árvore/Arbusto	7	11	8	6	x	x	
	<i>Bauhinia</i> sp. 1	Arbusto	2	4	3	3	x	x	
	<i>Bauhinia</i> sp. 2	Arbusto	7	14	8	8	x	x	x
	<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth	Árvore	18	20	22	12	x	x	x
	<i>Cenostigma macrophyllum</i> Tul.	Árvore/Arbusto	42	57	69	44	x	x	x
	<i>Calliandra</i> sp. 1	Arbusto	50	65	57	48	x	x	x
	<i>Calliandra</i> sp. 2	Arbusto	4	4	4	3	x		x
	<i>Calliandra</i> sp. 3	Arbusto	0	3	4	4	x		
	<i>Chamaecrista</i> sp.	Subarbusto	0	7	7	4	x		x
	<i>Copaifera nana</i> Rizzini	Subarbusto	4	4	3	3	x		
	<i>Dalbergia miscolobium</i> Benth.	Árvore	1	2	1	1		x	x
	<i>Dioclea coriacea</i> Benth	Liana	3	14	22	17	x	x	x
	<i>Dimorphandra</i> sp.	Árvore	27	30	36	26	x	x	x
	Fabaceae sp.	Indeterminado	0	1	1	1			x
	<i>Hymenaea</i> sp. 1	Subarbusto	1	14	9	8	x	x	x
	<i>Hymenaea</i> sp. 2	Subarbusto	1	1	1	1	x		
	<i>Hymenaea</i> sp. 3	Subarbusto	16	32	46	39	x	x	x

Família	Espécie	Hábito	Número de indivíduos				Tratamento		
			2015	2016	2017	2018	Controle	Manejo	Tardio
	<i>Hymenaea stigonocarpa</i> Mart. ex Hayne	Árvore	1	1	1	1		x	
	<i>Mimosa sericantha</i> Benth.	Árvore/Arbusto	0	1	2	1		x	x
	<i>Mimosa</i> sp. 1	Arbusto	6	10	12	10	x		x
	<i>Mimosa</i> sp. 2	Arbusto	0	1	1	1		x	
	<i>Mimosa</i> sp. 3	Arbusto	0	0	1	1		x	
	<i>Parkia platycephala</i> Benth.	Árvore	1	1	1	0			x
	<i>Senna rugosa</i> (G.Don) H.S.Irwin & Barneby	Arbusto/Subarbusto	2	3	1	1		x	x
	<i>Stryphnodendron adstringens</i> (Mart.) Coville	Árvore	1	1	1	1	x		
	<i>Stryphnodendron coriaceum</i> Benth.	Árvore	41	41	30	23	x	x	x
	<i>Tachigali</i> sp.	Árvore	11	11	2	1	x	x	
Lamiaceae	<i>Vitex</i> sp.	Árvore/Arbusto	1	3	3	0	x		
Lauraceae	<i>Ocotea xanthocalyx</i> (Nees) Mez	Árvore/Arbusto	1	1	1	1			x
	Lauraceae sp.	Subarbusto	0	0	1	1			x
Lecythidaceae	<i>Eschweilera nana</i> (O.Berg) Miers	Árvore/Arbusto	55	76	64	41	x	x	x
Lythraceae	<i>Diplusodon rotundifolius</i> DC.	Subarbusto	0	0	1	1	x		
Malpighiaceae	<i>Byrsonima pachyphylla</i> A.Juss.	Árvore/Arbusto	26	49	68	54	x	x	x

Família	Espécie	Hábito	Número de indivíduos				Tratamento		
			2015	2016	2017	2018	Controle	Manejo	Tardio
	<i>Byrsonima verbascifolia</i> (L.) DC.	Árvore/Arbusto	0	6	7	5	x	x	x
	<i>Heteropterys</i> sp.	Arbusto	0	1	0	0		x	
	Malpighiaceae sp.	Subarbusto	1	13	15	12	x	x	x
Malvaceae	<i>Eriotheca gracilipes</i> (K.Schum.) A.Robyns	Árvore	42	50	43	30	x	x	x
Melastomataceae	<i>Mouriri elliptica</i> Mart.	Árvore/Arbusto	8	11	9	8	x	x	x
	<i>Mouriri pusa</i> Gardner	Árvore/Arbusto	1	1	1	1	x	x	
Myristicaceae	<i>Virola subsessilis</i> (Benth.) Warb.	Arbusto/Subarbusto	15	18	21	18	x	x	
Myrtaceae	<i>Eugenia</i> sp.	Subarbusto	16	28	27	10	x	x	x
	<i>Myrcia ochroides</i> O.Berg	Árvore/Arbusto	8	8	8	4	x	x	x
Ochnaceae	<i>Ouratea</i> sp.	Indeterminado	0	2	2	2	x		
Opiliaceae	<i>Agonandra brasiliensis</i> Miers ex Benth. & Hook.f.	Árvore/Arbusto	2	2	2	0			x
Rubiaceae	<i>Alibertia</i> sp.	Árvore/Arbusto	3	3	3	3			x
	<i>Palicourea rígida</i> Kunth.	Arbusto/Subarbusto	10	11	13	13	x	x	x
Rutaceae	<i>Esenbeckia pumila</i> Pohl	Árvore/Arbusto	39	51	53	49	x	x	x
Salicaceae	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	Árvore	0	1	1	1			x
Sapindaceae	<i>Toulicia crassifolia</i> Radlk.	Árvore	20	29	37	34	x	x	x
Sapotaceae	<i>Pouteria ramiflora</i> (Mart.) Radlk.	Árvore	301	348	336	259	x	x	x

Família	Espécie	Hábito	Número de indivíduos				Tratamento		
			2015	2016	2017	2018	Controle	Manejo	Tardio
	Sapotaceae sp.	Subarbusto	0	0	1	3		x	
Simaroubaceae	<i>Homalolepis suffruticosa</i> (Engl.) <i>Devecchi & Pirani</i>	Subarbusto	2	2	2	2	x		
Vochysiaceae	<i>Qualea parviflora</i> Mart.	Árvore	4	4	3	1		x	x
	<i>Salvertia</i> sp.	Árvore	1	1	1	1		x	
	<i>Vochysia</i> sp.	Árvore	19	21	23	23	x	x	x
Indeterminada	Indet. 1	Indeterminado	2	6	7	8	x		x
	Indet. 2	Indeterminado	0	1	1	0		x	
	Indet. 3	Indeterminado	0	2	3	0		x	x
	Indet. 5	Indeterminado	0	2	2	1	x		
	Indet. 6	Indeterminado	0	0	1	2	x	x	

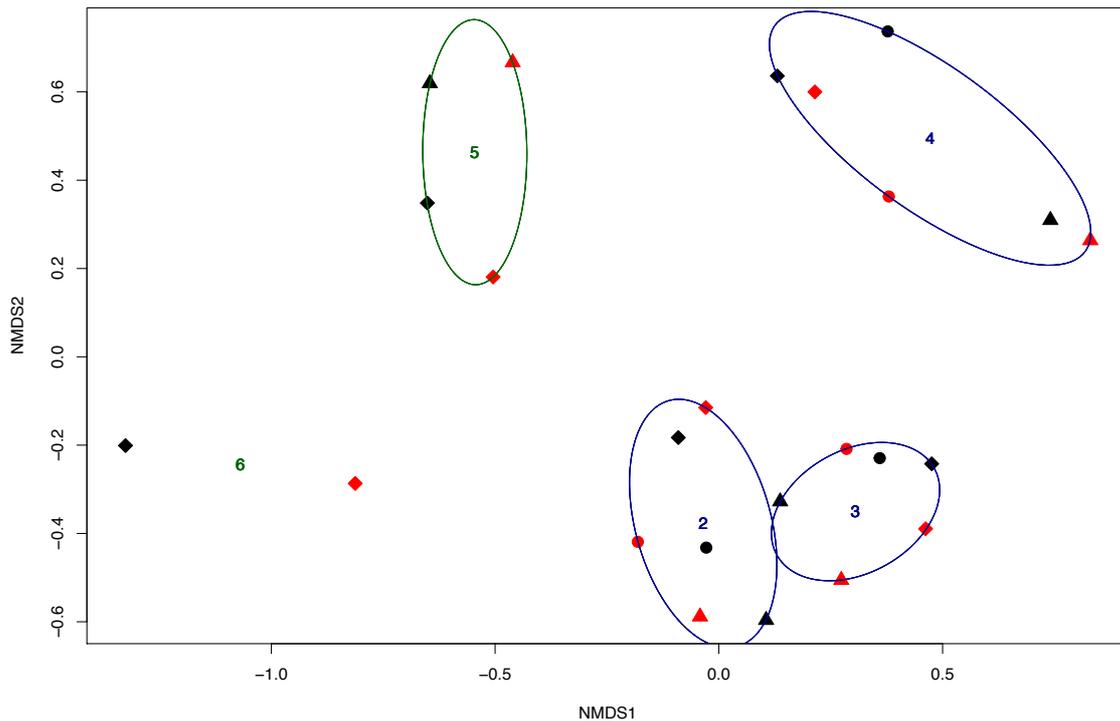


Figura 8. NMDS dos dados de presença/ausência de espécies em parcelas submetidas a diferentes tratamentos de fogo bienal em áreas de cerrado ralo no Jalapão, TO, Brasil. Conjuntos de pontos circutados representam unidades amostrais de uma mesma área experimental. Anos de amostragem: preto – 2015, vermelho – 2018. Tratamentos: pontos – controle, losangos – fogo de manejo, triângulos – fogo tardio. Áreas experimentais: 2, 3 e 4 – áreas da EESGT –, 5 – área da Mumbuca –, 6 – área do PEJ.

Assim como a presença/ausência, a abundância de espécies também diferiu apenas entre as áreas (ANOSIM: $R = 0,922$; $p = 0,001$) e não houve padrão de variação temporal nas unidades amostrais, apesar de todas terem se diferenciado após 4 anos. O valor de p na ANOSIM entre os tratamentos indica que houve diferenças significativas ($p = 0,028$), porém o valor de R foi de $0,152$, indicando que essa variável pouco explica os padrões encontrados na ordenação. A ordenação espacial dos pontos foi distinta da encontrada para presença/ausência, mas o padrão de separação entre áreas foi similar, inclusive com segregação entre as áreas da EESGT (à direita) e as do PEJ e Mumbuca (à esquerda) ao longo do eixo 1 (estresse = $0,173$; Figura 9).

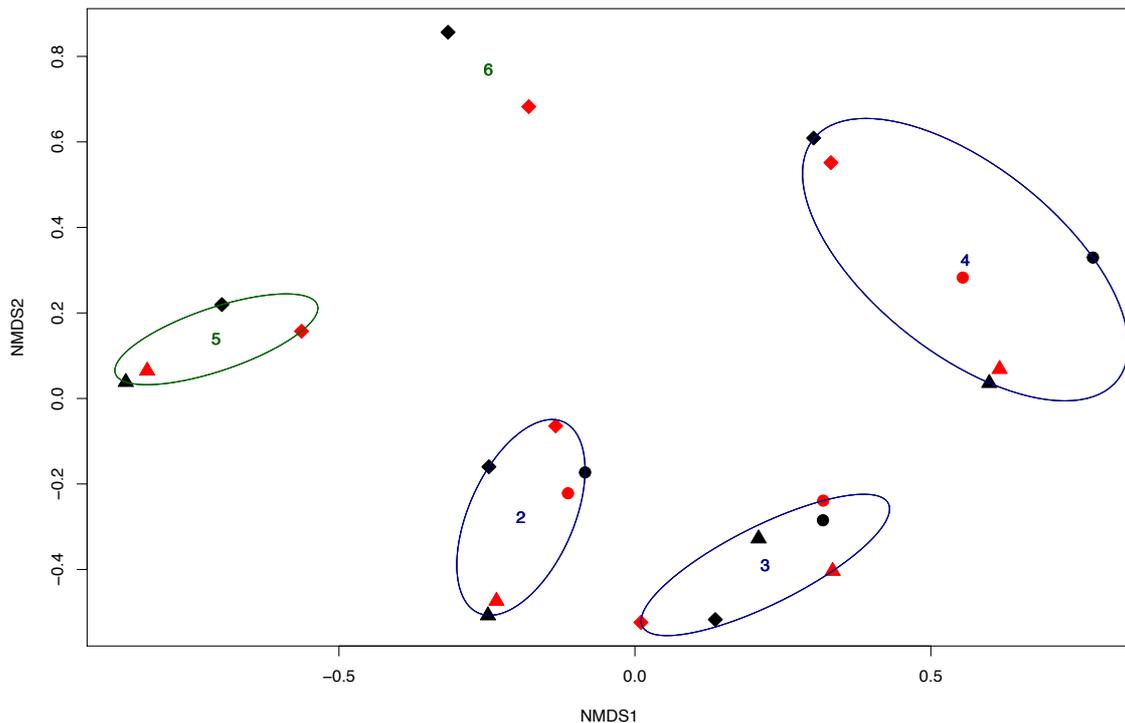


Figura 9. NMDS dos dados de abundância de espécies em parcelas submetidas a diferentes tratamentos de fogo bienal em áreas de cerrado ralo no Jalapão, TO, Brasil. Conjuntos de pontos circulos representam unidades amostrais de uma mesma área experimental. Anos de amostragem: preto – 2015, vermelho – 2018. Tratamentos: pontos – controle, losangos – fogo de manejo, triângulos – fogo tardio. Áreas experimentais: 2, 3 e 4 – áreas da EESGT –, 5 – área da Mumbuca –, 6 – área do PEJ.

3.2. Efeito da época de queima sobre a estrutura da vegetação lenhosa

No primeiro levantamento fitossociológico (2015), as médias das áreas basais totais de plantas ≥ 5 cm foram de $0,45 (\pm 0,098) \text{ m}^2/\text{ha}$ nas parcelas controle, $0,41 (\pm 0,048) \text{ m}^2/\text{ha}$ nas que seriam submetidas a queimas de manejo e $0,42 (\pm 0,13) \text{ m}^2/\text{ha}$ nas que sofreriam queimas tardias (Tabela 4). A ausência de fogo alterou significativamente a área basal de plantas ≥ 5 cm em comparação com os tratamentos de queima ($\chi^2 = 12,795$; g.l. = 2; $p = 0,0017$), que não diferiram entre si ($p = 0,7978$). Ambos mantiveram áreas basais similares e estáveis nos três primeiros anos, porém, após a segunda queima, houve queda na área basal média do tratamento tardio, enquanto o tratamento de fogo de manejo manteve valor semelhante aos anos anteriores. Já o controle apresentou tendência de

aumento ao longo dos quatro anos, progressivamente se diferenciando das áreas queimadas (Figura 10A).

As áreas basais médias de indivíduos de 1-4,9 cm no primeiro ano de estudo foram de 0,553 (\pm 0,0967) m²/ha nas parcelas controle, 0,546 (\pm 0,154) m²/ha nas de fogo de manejo e 0,493 (\pm 0,148) m²/ha nas de fogo tardio (Tabela 4). A evolução da área basal foi diferente nas áreas queimadas, em comparação com o controle ($\chi^2 = 45,773$; g.l. = 2; $p < 0,0001$). Nas áreas controle, houve aumento entre o primeiro e terceiro anos de medição, com estabilização no último ano. Já as queimas de manejo provocaram um crescimento significativamente menor ($p = 0,0003$) e as tardias resultaram na diminuição da área basal, sendo diferentes tanto do controle ($p < 0,0001$) quanto do manejo ($p = 0,0001$). No primeiro ano após as queimas (2015-2016), as áreas basais médias dos dois tratamentos de queima diminuíram. Já no ano seguinte, 2016-2017, a área basal do tratamento de fogo de manejo aumentou e a do tardio retornou a um valor próximo ao valor inicial medido em 2015 (Figura 10B).

Os números médios de caules por hectare seguiram padrões semelhantes aos da área basal. No primeiro ano, as parcelas controle possuíam, em média, 68 (\pm 11) caules \geq 5 cm/ha, enquanto as de fogo de manejo tinham 51 (\pm 11) caules/ha e as de fogo tardio, 55 (\pm 12) caules/ha (Tabela 4). O fogo manteve os números estáveis nos dois anos subsequentes à queima, enquanto no controle, houve aumento. Os tratamentos apresentaram diferença significativa em relação ao controle ($\chi^2 = 26,673$; g.l. = 2; $p < 0,0001$) mas não foram diferentes entre si ($p = 0,7546$). Apesar disso, o número de caules nas parcelas de tratamento tardio diminuiu no ano seguinte à segunda queima (2017-2018), enquanto as de fogo de manejo e controle se mantiveram estáveis no mesmo período (Figura 11A).

A densidade média de caules entre 1-4,9 cm em 2015 era de 2.270 caules/ha nas parcelas controle, 1.952 caules/ha nas de fogo de manejo e 1.895 caules/ha nas de fogo tardio (Figura 11). O fogo manteve os valores abaixo daqueles do controle nos anos subsequentes ($\chi^2 = 12087$; g.l. = 2; $p < 0,0001$). Em ambos os tratamentos, a densidade de caules ficou praticamente estável um ano após as primeiras queimas (2015-2016), aumentando no ano seguinte (2016-2017) e tornando a cair após as queimas de 2017

(2017-2018). Contudo, o tratamento tardio apresentou menos caules do que o tratamento de fogo de manejo em todos os anos de levantamento ($p < 0,0001$). O controle teve aumento de caules entre 2015-2016 e entre 2016-2017, estabilizando-se em 2017-2018 (Figura 11B).

Tabela 4. Área basal total (m²/ha) e densidade de caules/ha de plantas lenhosas submetidas a diferentes tratamentos de fogo bienal ao longo de quatro anos em áreas experimentais no Jalapão, TO, Brasil. Classes de diâmetro das plantas: diâmetro basal ≥ 5 cm, diâmetro basal entre 1 e 4,9 cm. Os valores se referem à média ± erro padrão.

Tratamento	Área basal (m ² /ha)				Caules/ha			
	2015	2016	2017	2018	2015	2016	2017	2018
Controle								
≥ 5 cm	0,45 ± 0,098	0,54 ± 0,14	0,60 ± 0,16	0,66 ± 0,29	68 ± 11	80 ± 15	93 ± 18	89 ± 27
1-4,9 cm	0,553 ± 0,0967	0,830 ± 0,158	1,15 ± 0,239	1,16 ± 0,233	2248 ± 397	3520 ± 752	4374 ± 1000	3916 ± 1233
Fogo de manejo								
≥ 5 cm	0,41 ± 0,048	0,41 ± 0,044	0,42 ± 0,060	0,38 ± 0,059	51 ± 11	49 ± 9	56 ± 12	51 ± 15
1-4,9 cm	0,546 ± 0,154	0,440 ± 0,0569	0,778 ± 0,110	0,599 ± 0,0914	1927 ± 385	1810 ± 130	3043 ± 394	2002 ± 162
Fogo tardio								
≥ 5 cm	0,42 ± 0,13	0,37 ± 0,12	0,42 ± 0,16	0,20 ± 0,080	55 ± 12	50 ± 13	49 ± 15	28 ± 8
1-4,9 cm	0,493 ± 0,148	0,279 ± 0,0551	0,570 ± 0,0956	0,314 ± 0,0561	1876 ± 427	1521 ± 269	2823 ± 358	1832 ± 402

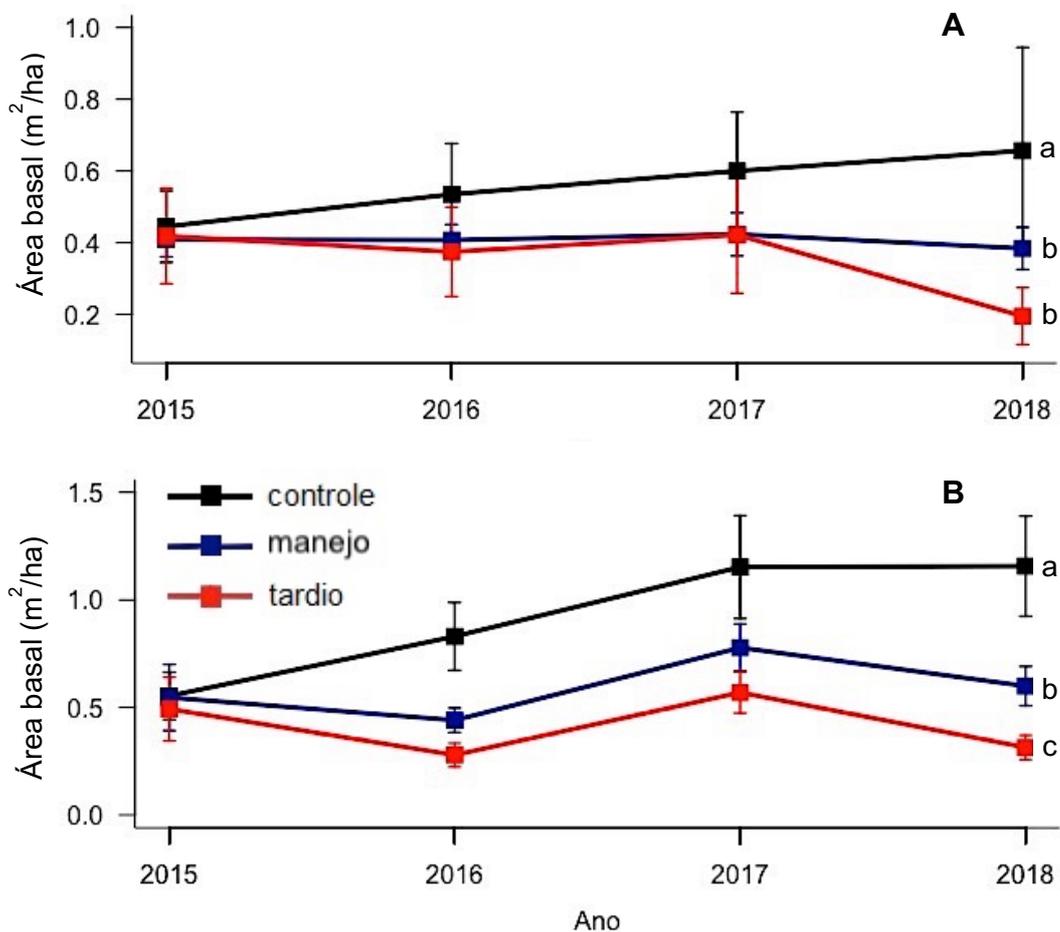


Figura 10. Área basal média por hectare de plantas lenhosas em parcelas submetidas a diferentes tratamentos de fogo bienal em áreas de cerrado ralo no Jalapão, TO, Brasil. Queimas experimentais foram realizadas em 2015 e 2017 e foram feitos levantamentos fitossociológicos anualmente entre 2015 e 2018. **A** plantas com diâmetro basal ≥ 5 cm, **B** plantas com diâmetro basal entre 1 e 4,9 cm. Barras verticais representam os erros padrão e letras diferentes representam diferenças significativas entre tratamentos.

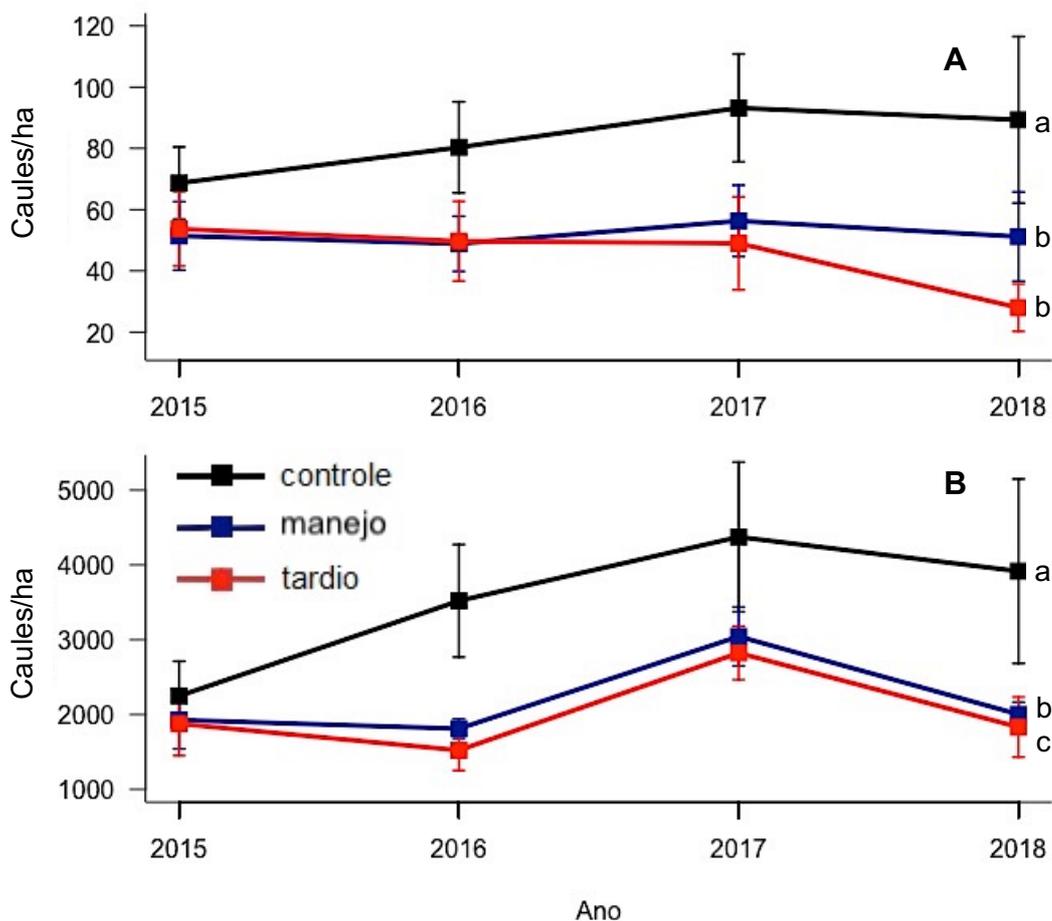


Figura 11. Densidade média de caules lenhosos por hectare em parcelas submetidas a diferentes tratamentos de fogo bienal em áreas de cerrado ralo no Jalapão, TO, Brasil. Queimas experimentais foram realizadas em 2015 e 2017 e foram medidos os atributos da comunidade lenhosa anualmente entre 2015 e 2018. **A** plantas com diâmetro basal ≥ 5 cm, **B** plantas com diâmetro basal entre 1 e 4,9 cm. Barras verticais representam os erros padrão e letras diferentes representam diferenças significativas entre tratamentos.

3.3. Respostas individuais aos tratamentos

O fogo bienal não alterou a mortalidade de plantas ≥ 5 cm em nenhum dos anos do levantamento (2015-2016: $\chi^2 = 7,5503$; g.l. = 2; $p = 0,023$; 2016-2017: $\chi^2 = 2,0109$; g.l. = 2; $p = 0,3659$; 2017-2018: $\chi^2 = 0,77298$; g.l. = 2; $p = 0,6794$; Figura 12). No ano seguinte às primeiras queimas (2015-2016), não houve morte dessas plantas após o fogo de manejo e a mortalidade foi maior no tratamento tardio (4,65%) do que no controle (0,77%). Apesar de o valor de p geral ter mostrado diferença significativa de mortalidade entre tratamentos entre 2015-2016, o teste de Tukey não acusou diferenças significativas entre os grupos (manejo vs. tardio: $p = 0,1276$; manejo vs. controle: $p = 0,8802$; tardio

vs. controle: $p = 0,1533$). A mortalidade de indivíduos ≥ 5 cm nas parcelas submetidas a queimas tardias decresceu ao longo dos anos (2,17% em 2016-2017 e 0,96% em 2017-2018, após o segundo conjunto de queimas), enquanto a mortalidade nas áreas de queimas de manejo aumentou progressivamente para 1,91% em 2016-2017 e 2,62% no ano seguinte. A mortalidade de plantas de 1-4,9 cm também não apresentou diferenças significativas entre os tratamentos em nenhum dos levantamentos (2015-2016: $\chi^2 = 0,47961$; g.l. = 2; $p = 0,7868$; 2016-2017: $\chi^2 = 3,5991$; g.l. = 2; $p = 0,1654$; 2017-2018: $\chi^2 = 2,5714$; g.l. = 2; $p = 0,2765$). O tratamento de queimas de manejo apresentou a menor mortalidade dois anos após o primeiro fogo (2016-2017; 0,24%) e a maior depois da segunda queima (2017-2018; 1,08%), diferentemente do tardio, em que houve mais mortes entre 2016-2017 (1,26%) e menos mortes entre 2017-2018 (0,33%). Já o controle teve aumento de mortalidade ao longo dos anos, passando de 0,14% em 2015-2016 para 0,68% no ano seguinte e 1,42% em 2017-2018.

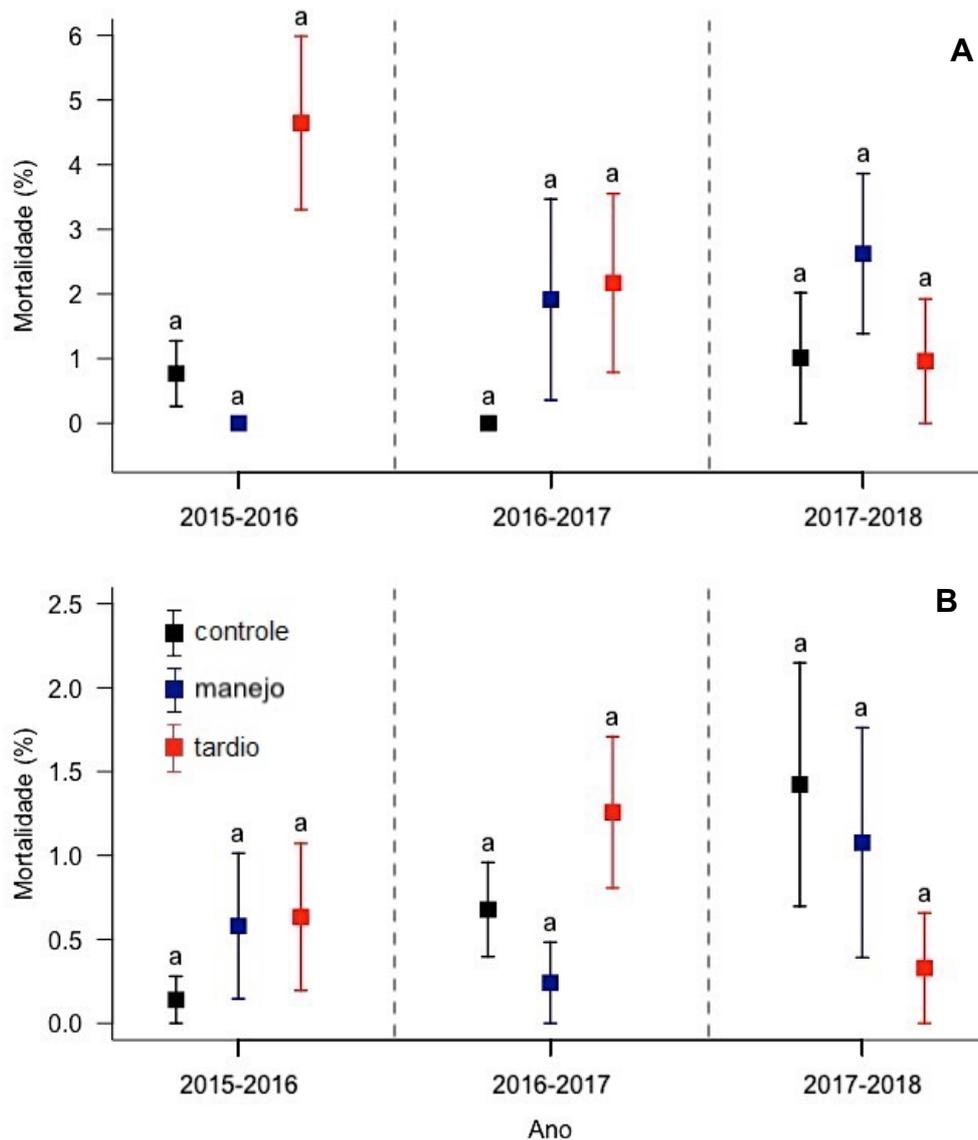


Figura 12. Mortalidade de plantas lenhosas ao longo de três anos em parcelas submetidas a diferentes tratamentos de fogo bienal em áreas de cerrado ralo na região do Jalapão, TO, Brasil. **A** plantas com diâmetro basal ≥ 5 cm, **B** plantas com diâmetro basal entre 1 e 4,9 cm. Barras verticais representam os erros padrão (em alguns casos, muito pequenas para aparecer na escala do gráfico) e letras diferentes representam diferenças significativas entre tratamentos no mesmo ano.

O fogo provocou *topkill* nas plantas ≥ 5 cm entre 2015-2016 ($\chi^2 = 22,461$; g.l. = 2; $p < 0,0001$), chegando a 13,53% nas parcelas tardias, porém sem diferenciação estatística entre os tratamentos de queima ($p = 0,1814$) (Figura 13A). Entre 2016-2017, as porcentagens de *topkill* desses indivíduos foram semelhantes entre os tratamentos de fogo e o controle ($\chi^2 = 5,0079$; g.l. = 2; $p = 0,082$). Entre 2017-2018, o tratamento tardio foi o

único que apresentou porcentagem de plantas ≥ 5 cm com *topkill* significativamente maior em comparação com o controle ($\chi^2 = 9,8266$; g.l. = 2; $p = 0,007$). A maioria dos indivíduos de 1-4,9 cm sofreu *topkill* após as primeiras queimas (2015-2016) com proporções significativamente maiores após queimas tardias (97,42%) em comparação com queimas de manejo (79,27%; $p < 0,00001$) e ambas maiores que a porcentagem média encontrada no controle, (3,06%; $\chi^2 = 846,39$; g.l. = 2; $p < 0,0001$; Figura 13B). O mesmo padrão se repetiu entre 2017-2018: o fogo tardio causou mais *topkill* que o de manejo ($p < 0,0001$), e ambos apresentaram percentual significativamente maior que o controle ($\chi^2 = 397,56$; g.l. = 2; $p < 0,0001$). Entre 2016-2017, um ano após as primeiras queimas, as parcelas de fogo de manejo apresentaram porcentagem de *topkill* significativamente maior que as dos demais tratamentos (2,82%; $\chi^2 = 11,227$; g.l. = 2; $p = 0,004$).

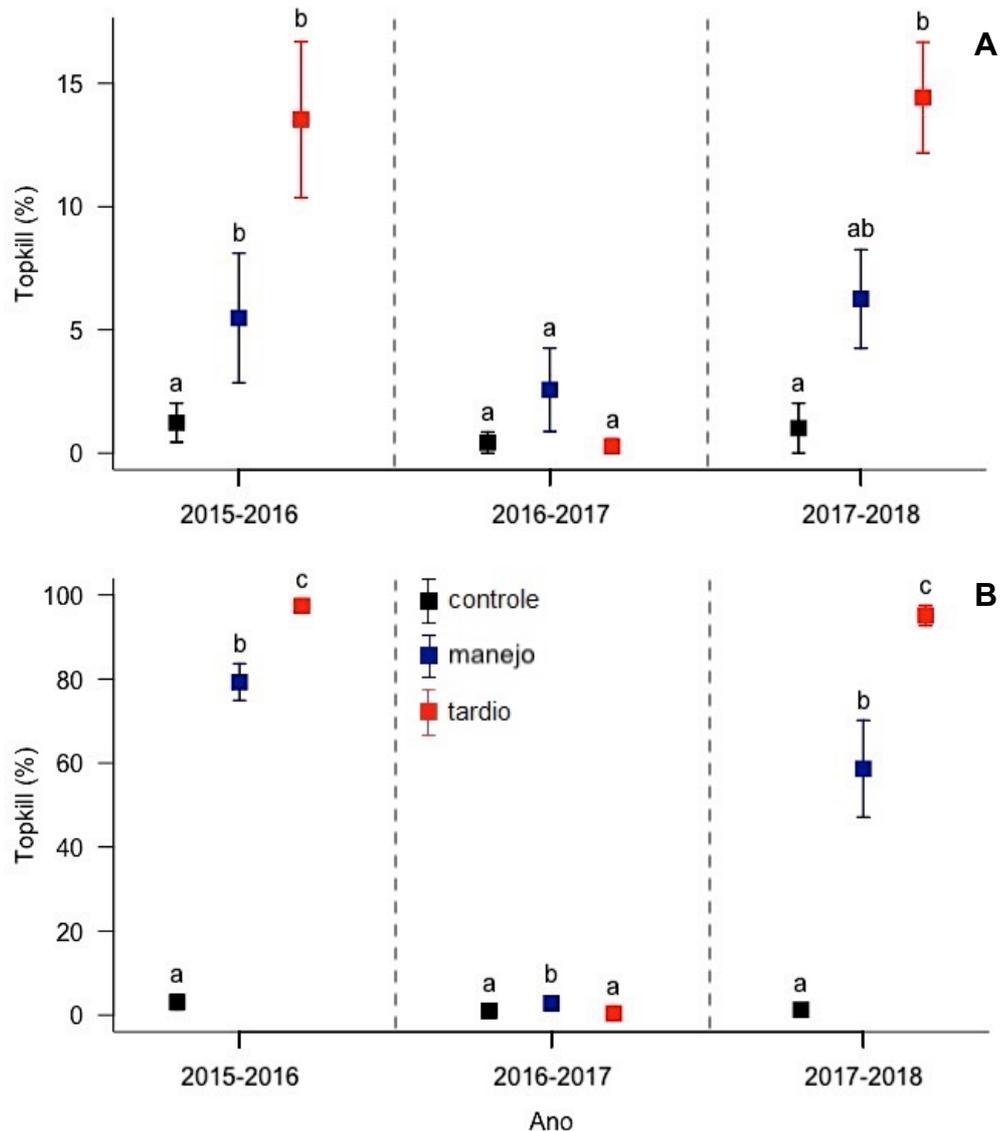


Figura 13. Índice de *topkill* (perda da parte aérea com rebrota da base e/ou do solo) em plantas lenhosas ao longo de três anos em parcelas submetidas a diferentes tratamentos de fogo bienal em áreas de cerrado ralo na região do Jalapão, TO, Brasil. **A** plantas com diâmetro basal ≥ 5 cm, **B** plantas com diâmetro basal entre 1 e 4,9 cm. Barras verticais representam os erros padrão (em alguns casos, muito pequenas para aparecer na escala do gráfico) e letras diferentes representam diferenças significativas entre tratamentos no mesmo ano.

O fogo diminuiu significativamente a sobrevivência sem rebrotas de caules ≥ 5 cm entre 2015-2016: 17,55% dos indivíduos do tratamento de queimas de manejo e 5,79% dos indivíduos do tardio não aparentaram ter sofrido efeitos do fogo, contra 96,03% no controle ($\chi^2 = 408,22$; g.l. = 2; $p < 0,0001$). Padrão semelhante foi observado em 2017-2018: as parcelas de fogo de manejo tiveram 12,69% de sobrevivência sem rebrotas de

caules, enquanto as tardias tiveram 2,88% e as controle, 97,98% ($\chi^2 = 280,72$; g.l. = 2; $p < 0,0001$). Em 2016-2017, segundo ano após as primeiras queimas experimentais, a sobrevivência de indivíduos ≥ 5 cm sem rebrotas foi maior que no ano anterior nos tratamentos de fogo – 76,00% no de manejo e 87,64% no tardio –, mas ainda estatisticamente menor que no controle ($\chi^2 = 56,213$; g.l. = 2; $p < 0,0001$). Em nenhum dos anos houve diferença significativa entre os tratamentos de queima quanto à sobrevivência de plantas ≥ 5 cm sem rebrota, apenas destes em relação ao controle (Figura 14A). Para os indivíduos de 1-4,9 cm, os índices de sobrevivência foram diferentes entre as duas épocas de queima. Entre 2015-2016, houve 7,97% de sobrevivência sem rebrotas após o fogo de manejo e 0,16% após o tardio ($p = 0,008$), ambos significativamente menores que o encontrado no controle, que teve 95,54% ($\chi^2 = 997,79$; g.l. = 2; $p < 0,0001$) de plantas com sobrevivência sem rebrota. No ano seguinte (2016-2017), as plantas de 1-4,9 cm das parcelas de queimas de manejo apresentaram sobrevivência significativamente menor do que as de queimas tardias e as controle (92,49%; $\chi^2 = 26,286$; g.l. = 2; $p < 0,0001$), que foram similares entre si, com 97,66% e 98,15%, respectivamente ($p = 0,5180$). Após o segundo conjunto de queimas (2017-2018), novamente o fogo tardio foi o que resultou na menor taxa de sobrevivência sem rebrotas (2,54%), sendo estatisticamente diferente do fogo de manejo (25,12%; $p < 0,0001$), enquanto o controle diferiu de ambos, com 97,32% ($\chi^2 = 562,81$; g.l. = 2; $p < 0,0001$; Figura 14B).

Menos de 11% de todas as plantas marcadas apresentaram apenas rebrotas basais. A porcentagem de indivíduos ≥ 5 cm que apresentaram esse tipo de resposta não foi influenciada pelo fogo entre 2015-2016 ($\chi^2 = 1,5118$; g.l. = 2; $p = 0,4696$) nem entre 2017-2018 ($\chi^2 = 1,7296$; g.l. = 2; $p = 0,4211$), um ano após a primeira e a segunda sequência de queimas, respectivamente. Entre 2016-2017, o tratamento de queima de manejo foi o único que se diferenciou do controle, com 10,34% de indivíduos com rebrotas basais ($\chi^2 = 27,946$; g.l. = 2; $p < 0,0001$), sendo, contudo, semelhante ao tardio ($p = 0,1249$; Figura 15A). As plantas de 1-4,9 cm também tiveram índices de ocorrência de rebrotas basais sem *topkill* parecidos nas parcelas com e sem fogo no ano seguinte às primeiras queimas (2015-2016; $\chi^2 = 4,0327$; g.l. = 2; $p = 0,1331$), porém, as plantas submetidas ao fogo de manejo apresentaram mais rebrotas basais que as demais tanto

entre 2016-2017 ($\chi^2 = 19,738$; g.l. = 2; $p < 0,0001$) quanto entre 2017-2018 ($\chi^2 = 27,427$; g.l. = 2; $p < 0,0001$; Figura 15B).

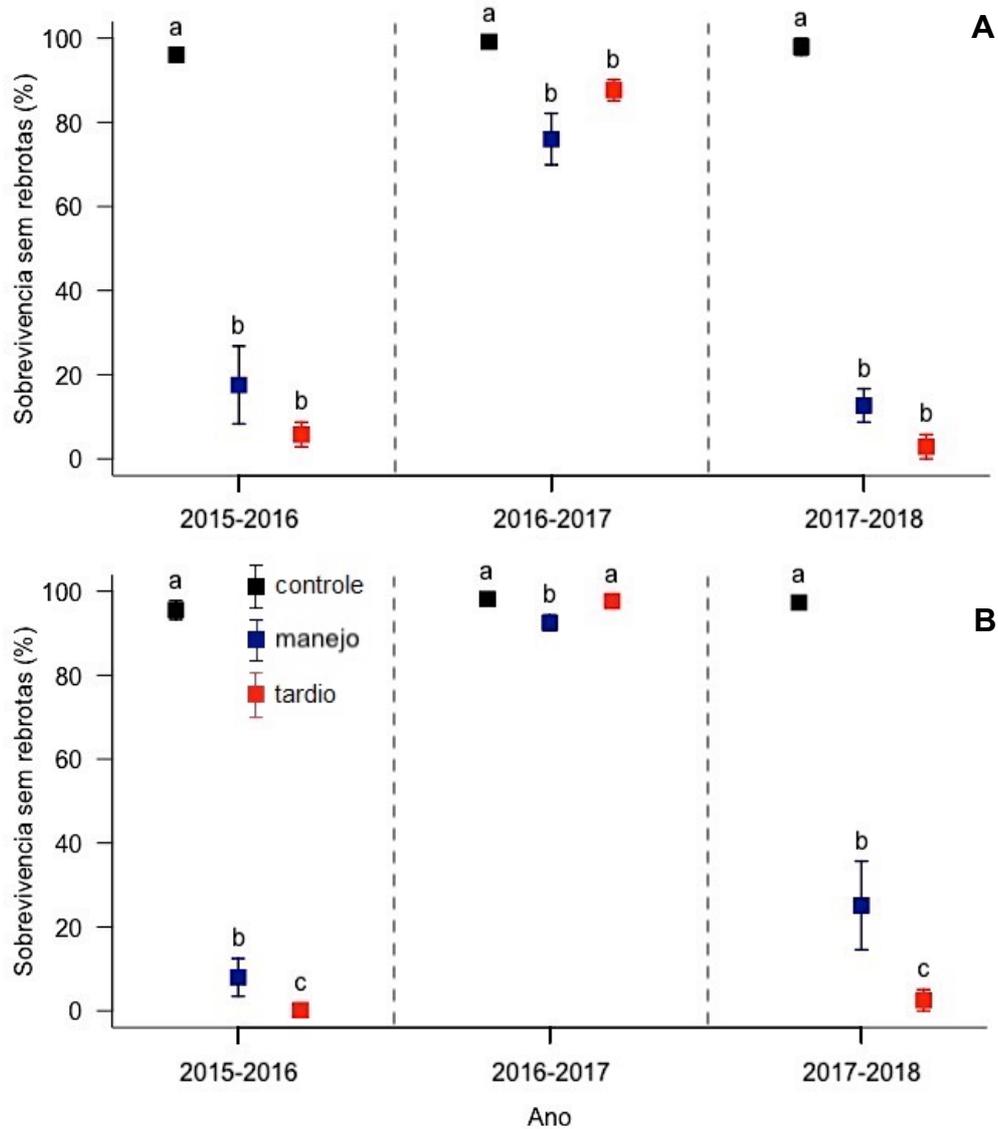


Figura 14. Índice de sobrevivência sem rebrota em plantas lenhosas ao longo de três anos em parcelas submetidas a diferentes tratamentos de fogo bienal em áreas de cerrado ralo na região do Jalapão, TO, Brasil. **A** plantas com diâmetro basal ≥ 5 cm, **B** plantas com diâmetro basal entre 1 e 4,9 cm. Barras verticais representam os erros padrão (em alguns casos, muito pequenas para aparecer na escala do gráfico) e letras diferentes representam diferenças significativas entre tratamentos no mesmo ano.

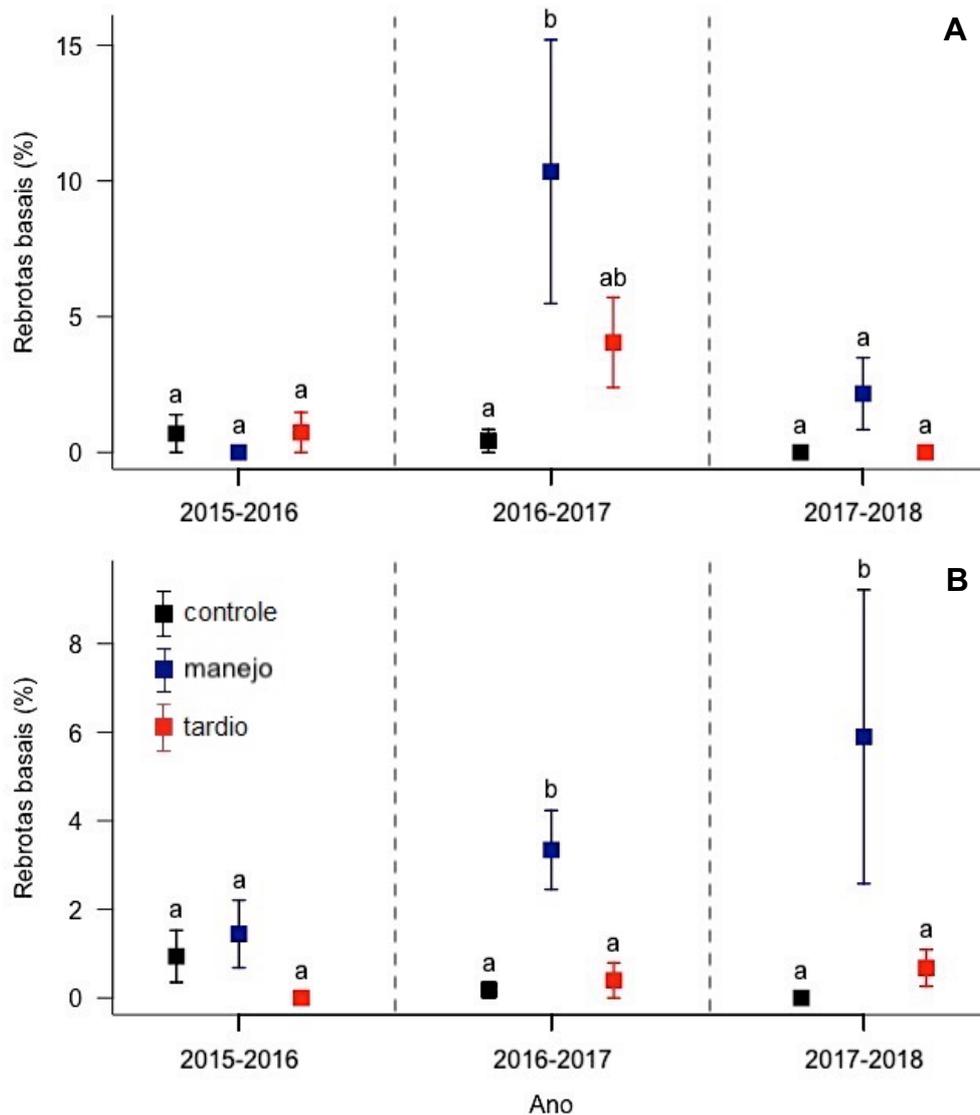


Figura 15. Percentual de plantas lenhosas que apresentaram apenas rebrotas basais sem perda da parte aérea ao longo de três anos em parcelas submetidas a diferentes tratamentos de fogo biennial em áreas de cerrado ralo na região do Jalapão, TO, Brasil. **A** plantas com diâmetro basal ≥ 5 cm, **B** plantas com diâmetro basal entre 1 e 4,9 cm. Barras verticais representam os erros padrão (em alguns casos, muito pequenas para aparecer na escala do gráfico) e letras diferentes representam diferenças significativas entre tratamentos no mesmo ano.

O fogo promoveu rebrotas epicórmicas em plantas ≥ 5 cm nos três anos de estudo, sem distinção entre os tratamentos de queima (Figura 16A). Em média, 44,14% dos indivíduos submetidos ao fogo de manejo e 34,51% dos que sofreram queima tardia emitiram somente rebrotas epicórmicas entre 2015-2016, ante 1,27% no controle ($\chi^2 = 117,39$; g.l. = 2; $p < 0.0001$). Em 2016-2017, foram 9,18% das plantas no tratamento de queimas de manejo, 5,86% no tardio e nenhuma no controle ($\chi^2 = 13,527$; g.l. = 2; $p = 0,001$),

enquanto no ano seguinte, os valores se aproximaram mais dos de 2015-2016: 39,60% no fogo de manejo, 30,98% no tardio e 0,00% no controle ($\chi^2 = 73,875$; g.l. = 2; $p < 0,0001$). Nas plantas de 1-4,9 cm, as rebrotas epicórmicas foram menos frequentes, com a maior ocorrência no tratamento de queimas de manejo entre os anos de 2015-2016 (10,54%; $\chi^2 = 55,658$; g.l. = 2; $p < 0,0001$) e 2017-2018 (4,65%; $\chi^2 = 18,16$; g.l. = 2; $p = 0,0001$). Em ambos os anos a porcentagem de rebrotas epicórmicas após queimas tardias foi similar à do controle (2015-2016: $p = 0,3123$; 2017-2018: $p = 0,6566$) e, em 2016-2017, não houve diferença entre nenhum dos tratamentos ($\chi^2 = 2,7477$; g.l. = 2; $p = 0,2531$; Figura 16B).

O fogo estimulou a ocorrência conjunta de rebrotas epicórmicas e basais nas plantas ≥ 5 cm no ano que sucedeu cada um dos conjuntos de queimas (Figura 17A). Entre 2015-2016, os tratamentos de fogo não diferiram entre si ($p = 0,6954$), com 32,83% de ocorrência no de manejo e 40,79% no tardio, enquanto no controle não ocorreu esse tipo de resposta ($\chi^2 = 118,68$; g.l. = 2; $p < 0,0001$). No ano seguinte, nenhum indivíduo apresentou os dois tipos de rebrota. Já em 2017-2018, o padrão foi similar a 2015-2016, com as parcelas de queimas de manejo e tardias apresentando essa categoria de resposta em 35,03% e 50,75% dos indivíduos, respectivamente, sem diferença estatística entre si ($p = 0,3513$), porém diferentes do controle ($\chi^2 = 64,481$; g.l. = 2; $p < 0,0001$). Entre as plantas de 1-4,9 cm, apenas nas parcelas de fogo de manejo houve rebrotas epicórmicas e basais em conjunto. Esta porcentagem não se diferenciou significativamente dos outros tratamentos em 2015-2016 ($\chi^2 = 0,0076$; g.l. = 2; $p = 0,9962$), mas sim em 2017-2018 ($\chi^2 = 14,993$; g.l. = 2; $p = 0,0006$). Entre 2016-2017, apenas um indivíduo – no tratamento de queimas de manejo – apresentou esse tipo de resposta (Figura 17B).

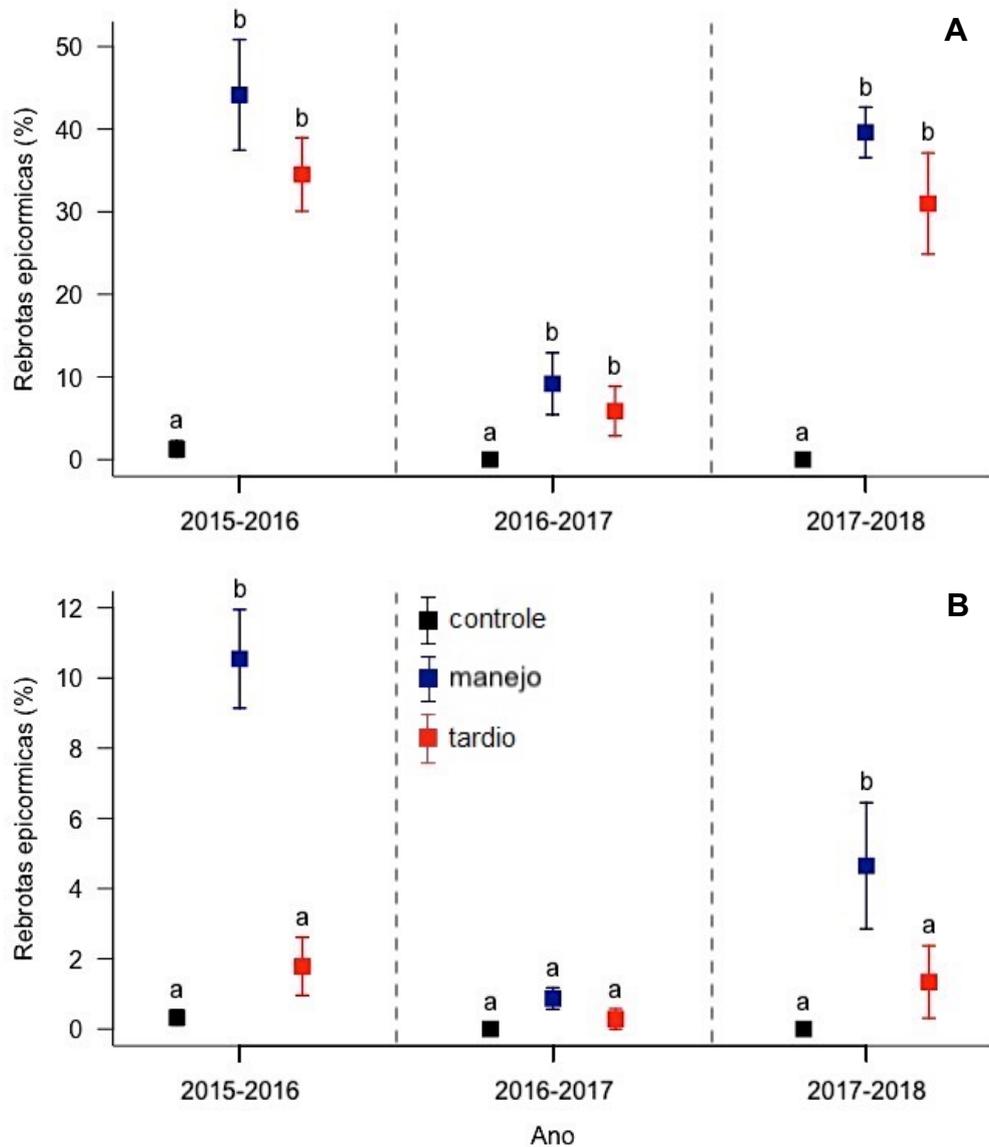


Figura 16. Percentual de plantas lenhosas que apresentaram apenas rebrotas epicórmicas ao longo de três anos em parcelas submetidas a diferentes tratamentos de fogo bienal em áreas de cerrado ralo na região do Jalapão, TO, Brasil. **A** plantas com diâmetro basal ≥ 5 cm, **B** plantas com diâmetro basal entre 1 e 4,9 cm. Barras verticais representam os erros padrão e letras diferentes representam diferenças significativas entre tratamentos no mesmo ano.

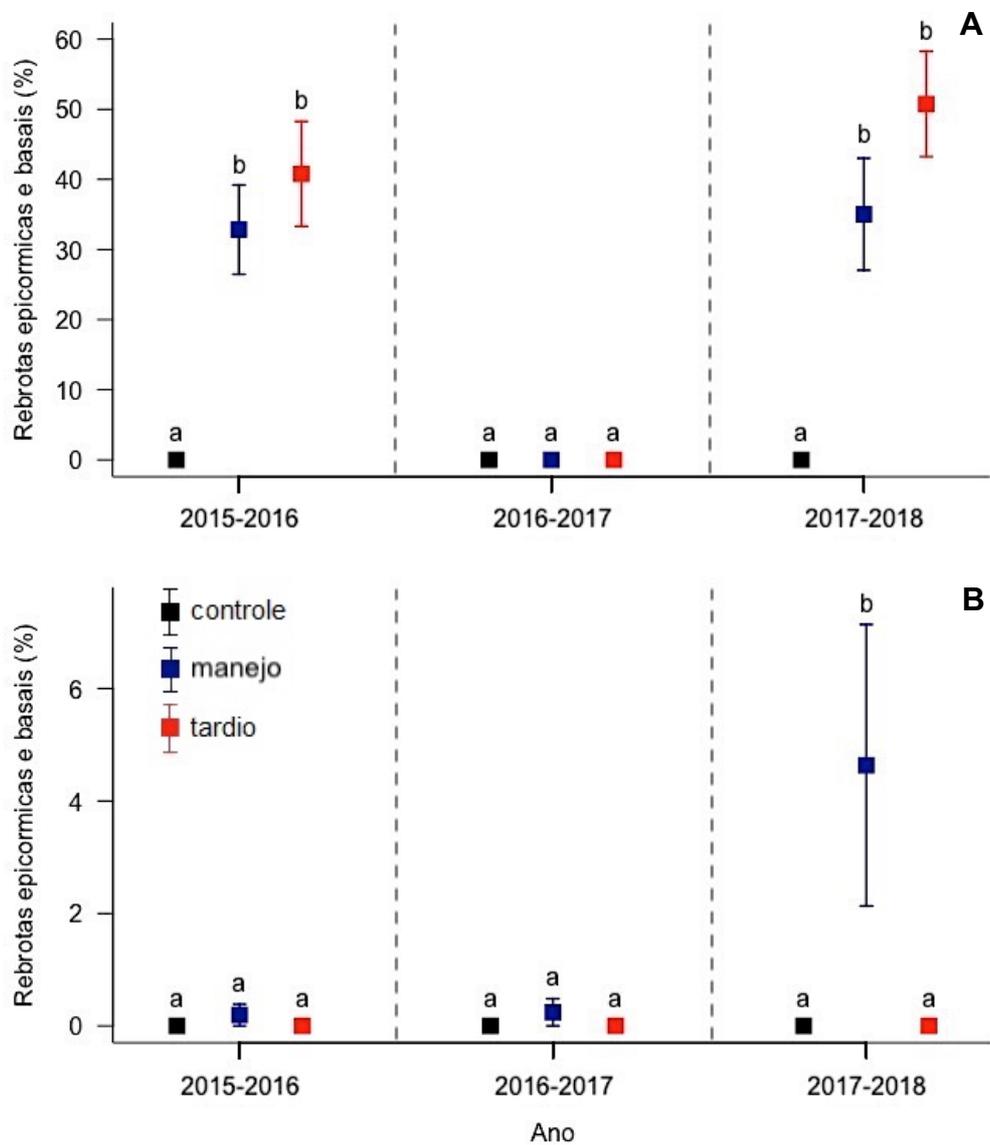


Figura 17. Percentual de plantas lenhosas que apresentaram rebrotas epicórmicas e basais ao longo de três anos em parcelas submetidas a diferentes tratamentos de fogo bienal em áreas de cerrado ralo na região do Jalapão, TO, Brasil. **A** plantas com diâmetro basal ≥ 5 cm, **B** plantas com diâmetro basal entre 1 e 4,9 cm. Barras verticais representam os erros padrão e letras diferentes representam diferenças significativas entre tratamentos no mesmo ano.

4. Discussão

4.1. Efeito da época de queima sobre a riqueza, presença/ausência e abundância de espécies lenhosas

A maioria dos estudos que investigaram a ação do fogo ou de sua exclusão na florística do Cerrado foi realizada em áreas de cerrado sentido restrito ou de campo sujo, o que dificulta comparações com este estudo. O fogo bienal aplicado duas vezes por parcela provocou aumento da riqueza de espécies lenhosas nas áreas de cerrado ralo do Jalapão, ainda que o incremento tenha sido menor que para o controle. Tais resultados diferem dos observados em diversos estudos feitos em outras fitofisionomias do Cerrado. Em área de campo sujo no Distrito Federal, três queimas bienais em agosto promoveram diminuição da riqueza da comunidade lenhosa, principalmente pela exclusão de espécies que apresentavam apenas um indivíduo (Rocha-Silva, 1999). Contudo, há diferenças de metodologia entre os dois estudos: Rocha-Silva (1999) iniciou as queimas em uma área sem fogo há 18 anos, em época distinta das pesquisadas neste estudo e sem replicações ou testes de significância. A riqueza de espécies lenhosas também diminuiu cinco anos após uma queima tardia em cerrado sentido restrito no Distrito Federal (Felfili *et al.*, 2000) e após queimas quinquenais na mesma localidade (Libano & Felfili, 2006), e resultados semelhantes foram encontrados após fogo bienal e trienal em Mato Grosso (Ribeiro *et al.*, 2012).

Outros estudos indicam que a exclusão do fogo por períodos de dois a dez anos provoca aumento de riqueza de espécies lenhosas (Henriques & Hay, 2002; Deus & Oliveira, 2016), como mostram os resultados deste estudo. Esse aumento de riqueza por vezes é acompanhado de diminuição na dominância de algumas famílias (Deus & Oliveira, 2016).

4.2. Efeito da época de queima sobre a estrutura da vegetação lenhosa

As áreas basais tiveram valores similares entre os tratamentos no primeiro inventário realizado, tanto para plantas ≥ 5 cm quanto para as de 1-4,9 cm, mas, após as primeiras queimas experimentais, as médias das parcelas controle passaram a ser superiores às das parcelas queimadas. O fogo de manejo, em junho-julho, promoveu manutenção das áreas basais totais de plantas ≥ 5 cm. Enquanto os indivíduos de 1-4,9 cm apresentaram valores acima dos iniciais no segundo ano pós-fogo, compensando a queda sofrida no ano anterior

e garantindo que, mesmo com nova diminuição após a segunda queima, o parâmetro retornasse ao patamar encontrado no primeiro ano de estudo (2015). Apesar de cerca de 80% dos indivíduos terem sofrido *topkill*, houve recuperação da área basal ao final do estudo, devido principalmente ao aumento do número de caules entre 2016-2017, que foi consequência da emissão de novas rebrotas basais e do recrutamento de rebrotas já emitidas no ano anterior que atingiram o diâmetro mínimo de amostragem. Diferentemente do observado para os indivíduos de 1-4,9 cm, a estrutura de vegetação das plantas ≥ 5 cm permaneceu estável no tratamento de queimas de manejo até o terceiro ano de estudo.

O fogo tardio alterou a estrutura da vegetação, pois, apesar de a densidade de caules de 1-4,9 cm ter terminado próxima aos valores iniciais ao final dos quatro anos, a área basal total diminuiu. As taxas de mortalidade nos dois anos seguintes às primeiras queimas (1% em 2015-2016 e $<1,5\%$ em 2016-2017) e os quase 100% de *topkill* apontam que houve reposição de todos os caules perdidos em no máximo dois anos após o fogo; nesse período, a densidade de caules seguiu o mesmo padrão da área basal, donde infere-se que o diâmetro médio dos caules se manteve. Depois das queimas de 2017, a densidade de caules diminuiu em relação ao valor pré-fogo e se aproximou do observado em 2015. Porém, é possível que a diminuição da área basal em relação a 2015 e 2017 indique que os novos caules não conseguiram atingir os diâmetros dos anteriores, formando uma vegetação com densidade de caules semelhante, porém mais finos. O fogo mais intenso que ocorre ao final da seca demanda maior gasto de reservas das plantas para rebrotar de estruturas subterrâneas, diminuindo os estoques, e tornando cada vez mais dispendioso para os indivíduos manter gemas e rebrotar (Vesk & Westoby, 2004). Assim, é esperado que a sobrevivência e o vigor das rebrotas diminuam (Enright *et al.*, 2011) com a recorrência de incêndios tardios, fazendo com que apresentem diâmetros e alturas menores, o que as torna mais suscetíveis a danos como *topkill* (Medeiros & Miranda, 2008). Plantas podem ainda rebrotar mais ou menos dependendo da época de passagem do fogo, devido tanto às condições climáticas nos meses que se sucedem quanto à quantidade de reservas da planta, que pode variar ao longo do ano (Zupo, 2017). No caso das plantas ≥ 5 cm submetidas a fogo no final da estação seca, os dois parâmetros de estrutura pesquisados se mantiveram estáveis até 2016-2017, mas apresentaram aparente diminuição após o segundo conjunto de queimas. A mortalidade no ano seguinte às primeiras queimas foi maior que após a segunda passagem do fogo, enquanto a

porcentagem de *topkill* foi semelhante entre as duas queimas. Infere-se, portanto, que os indivíduos conseguiram retomar os diâmetros originais nos dois anos seguintes às primeiras queimas, mas a segunda passagem do fogo foi mais danosa para eles: parte das rebrotas não conseguiu mais atingir os diâmetros anteriores e foi rebaixada de classe de diâmetro. Adicionalmente, indivíduos que possuíam mais de um caule e perderam apenas alguns deles não foram contabilizados na categoria *topkill*, o que também pode explicar a diminuição da densidade de caules entre 2017-2018 apesar de os valores de mortalidade e perda total da parte aérea terem sido parecidos e até menores que em 2015-2016. A menor persistência do estrato arbóreo após a segunda passagem do fogo pode se dever a alguns fatores: (i) a alta frequência de distúrbios intensos pode acarretar a diminuição das reservas das plantas (Bond & Midgley, 2001; Schutz *et al.*, 2011; Twidwell *et al.*, 2016); (ii) pode ocorrer senescência das gemas com o tempo e/ou devido ao fogo (Vesk & Westoby, 2004; Twidwell *et al.*, 2016); e (iii) indivíduos adultos de algumas espécies podem diminuir ou até perder a capacidade de rebrotar após o fogo (Bond & Midgley, 2001). Resultados semelhantes foram encontrados em área de campo sujo no Distrito Federal submetida a queimas anuais no meio da estação seca (Medeiros & Miranda, 2008) e em áreas de cerrado sentido restrito, onde houve maior recrutamento de indivíduos em parcelas submetidas a queimas bienais precoces (no início da estação seca) do que nas que sofreram fogo modal (em agosto) e tardio (Sato, 2003).

Nas parcelas protegidas do fogo, houve incremento na área basal de plantas ≥ 5 cm ao longo dos quatro anos de estudo e na de plantas de 1-4,9 cm até 2016-2017, com posterior estabilização, enquanto a densidade de caules aumentou até 2016-2017 e apresentou ligeira queda entre 2017-2018 para ambas as classes de diâmetro. Mesmo com a diminuição do número de caules no último ano, os que restaram tiveram crescimento secundário suficiente para compensar a possível perda de área basal; além disso, houve recrutamento de novos indivíduos que atingiram os diâmetros mínimos e se somaram à área basal existente. A redução no número médio de caules por hectare pode indicar o início de uma trajetória de queda ou estabilização da densidade de caules como consequência da proteção contra o fogo. Em ambientes pirofíticos, é comum que indivíduos jovens apresentem muitos caules que, na ausência de distúrbio, competem entre si e com outras plantas da mesma espécie, levando os indivíduos e caules mais vigorosos a se sobressaírem em detrimento dos demais, processo denominado auto-desbaste (*self-thinning*; Bond & Midgley, 2001; Sea & Hanan, 2012). Apesar de baixa

(1,5%), a mortalidade dos indivíduos de 1-4,9 cm entre 2017-2018 foi maior que nos anos anteriores, o que também pode explicar a ligeira diminuição na densidade média de caules. Esse aumento na porcentagem de mortes nas áreas protegidas do fogo pode se dever à competição com gramíneas e com outras lenhosas (Archer *et al.*, 2017) como consequência do adensamento da vegetação lenhosa (Wiegand *et al.*, 2005), mas também pode ser devido ao crescimento acentuado da liana holoparasita *Cassytha filiformis* L., observado nas parcelas controle ao longo do estudo. Essa espécie é conhecida por parasitar espécies lenhosas indiscriminadamente, não raro ocasionando a morte da planta hospedeira (Nelson, 2008). Esse aparente efeito indireto da exclusão do fogo contrasta com o proposto por Ramos (1990): que o fogo recorrente poderia estimular a ocorrência de pragas e doenças ao lesionar tecidos vegetais. Por outro lado, outros estudos mostram o aumento da ocorrência de ervas hemiparasitas e mortalidade de árvores em ambientes pirofíticos após exclusão do fogo (Ticktin *et al.*, 2012). O crescimento da área basal total (bem como o incremento de caules até 2016-2017) confirma que a ausência do distúrbio facilita o crescimento de plantas lenhosas em ecossistemas pirofíticos e o adensamento da vegetação (Archer *et al.*, 2017), e se deve ao crescimento secundário dos indivíduos previamente recrutados e ao recrutamento de novas plantas que atingiram os diâmetros mínimos. O adensamento da vegetação após exclusão do fogo também foi observado nos cerrados do Maranhão (Moura, 2018), do Distrito Federal (Sambuichi, 1991) e de São Paulo (Pinheiro & Durigan, 2009). Utilizando os mesmos critérios de inclusão de indivíduos, Moura (2018) observou maior recrutamento de plantas de 1-4,9 cm e maior aumento de caules com diâmetro entre 5 e 10 cm em cerrado ralo no controle do que após queimas bienais tardias ao longo de 4 anos. Ao comparar uma área submetida a queimas bienais recorrentes com outra protegida do fogo por 20 anos, Sambuichi (1991) encontrou 73,6% menos caules e área basal 67% menor na área queimada, que apresentou ainda maior área basal por indivíduo, indicando que os caules mais finos foram destruídos pelo fogo. A exclusão do fogo por 44 anos também resultou em adensamento da vegetação no Cerrado paulista (Pinheiro & Durigan, 2009). Resultados diferentes foram percebidos em áreas de cerrado aberto em Goiás, onde não houve diferença na área basal individual média entre áreas submetidas a cinco queimas bienais e áreas protegidas do fogo por 12 anos (Dantas *et al.*, 2013b).

Os resultados obtidos neste estudo também estão em consonância com o observado em outras savanas. Na Austrália, a densidade de árvores aumentou em parcelas protegidas do fogo e permaneceu estável ou diminuiu ligeiramente após queimas precoces e tardias,

porém sem alterações na área basal total (Williams *et al.*, 2003). Outros autores observaram o maior recrutamento em parcelas controle, seguido dos tratamentos precoce e tardio, enfatizando o fogo como gargalo demográfico naquele bioma (Prior *et al.*, 2010), resultado semelhante ao encontrado nas Grandes Planícies dos EUA (Twidwell *et al.*, 2016). Foram reportados aumentos da área basal em áreas protegidas do fogo e submetidas a queimas precoces anuais na África do Sul (ainda que nestas o aumento tenha sido menor), em contraste com a acentuada diminuição ocorrida após queimas tardias (Williams *et al.*, 1999). Outro estudo no mesmo país também apresentou área basal maior no controle, porém menos caules por indivíduo que em parcelas queimadas (Shackleton & Scholes, 2000).

4.3. Respostas individuais aos tratamentos

A mortalidade após o fogo foi maior entre as plantas ≥ 5 cm do que entre as de 1-4,9 cm, ao contrário do encontrado em outros estudos (Medeiros & Miranda, 2005; Sato *et al.*, 2010). No entanto, a proporção de indivíduos mortos foi baixa nas duas classes de diâmetro, sendo outras categorias de resposta mais comuns.

Ao provocar a emissão de rebrotas pelos indivíduos, o fogo altera a arquitetura das plantas e, conseqüentemente, a estrutura da vegetação lenhosa no Cerrado. Nesse contexto, destacam-se três categorias de resposta principais:

- i. *Topkill*: resulta em diminuição da altura (especialmente em árvores), do diâmetro (Hoffmann *et al.*, 2009) e do número de caules por indivíduo;
- ii. Rebrotas da base e do solo sem *topkill*: adicionam novos caules aos já existentes, promovendo o entouceiramento dos indivíduos (Ramos, 1990; Sato *et al.*, 2010) e, conseqüentemente, aumentando sua área basal, além de eventualmente produzirem folhas maiores que aumentam a biomassa fotossintetizante da planta (Moreira *et al.*, 2012);
- iii. Rebrotas epicórmicas: reestabelecem a estrutura da copa (Pausas & Keeley, 2017) porém, adicionam novos ramos (Ramos, 1990) e alteram progressivamente o formato do tronco, deixando-o mais tortuoso (Dantas & Pausas, 2013).

A maioria absoluta das plantas sofreu efeitos do fogo em algum nível. A principal resposta dos indivíduos de 1-4,9 cm foi a perda completa da parte aérea (*topkill*), considerada um dano severo (Sato *et al.*, 2010). Por terem menor altura, a maioria está

dentro da zona de chamas, o que, somado ao menor diâmetro e cascas mais finas, torna-as mais vulneráveis ao fogo (Hoffmann & Solbrig, 2003). A maior parte das plantas ≥ 5 cm sofreu dano leve, isto é, rebrotas epicórmicas (Sato *et al.*, 2010) com ou sem a ocorrência de rebrotas basais, o que pode explicar a estabilidade observada na estrutura arbórea no tratamento de queimas de manejo até o terceiro ano. Além de terem maior diâmetro, possuem cascas mais espessas (Hoffmann and Solbrig 2003) que isolam o câmbio e são mais altas, de modo que, mesmo que tenham folhas e ramos danificados pelo fogo, conseguem manter as gemas fora do alcance das chamas ou protegidas pela própria casca (Lawes *et al.*, 2011; Dantas & Pausas, 2013; Pausas & Keeley, 2017). Em seu modelo de curva de resposta individual ao fogo, Freeman e colaboradores (2017) propõem que existe um limiar de tamanho acima do qual a planta não é mais suscetível a *topkill*, que pode ser o caso das mais de 80% de plantas ≥ 5 cm que não perderam a parte aérea em nenhuma das queimas experimentais deste estudo. Entre 5% e 14% desses indivíduos sofreram *topkill*, sem diferença significativa entre as épocas de queima, apesar de aqueles que foram submetidos ao fogo de manejo terem apresentado proporção de *topkill* inferior aos submetidos a fogo tardio, nos 12 meses seguintes às queimas. Esses indivíduos foram rebaixados em altura e classe de diâmetro, passando a integrar o estrato lenhoso inferior após a ocorrência do distúrbio. Entretanto, árvores que sofrem esse tipo de dano nem sempre permanecem na zona de chamas até a passagem do próximo fogo, pois têm estrutura de reservas subterrânea robusta (Castro & Kauffman, 1998; Teodoro, 2014). Tal característica, juntamente com o maior diâmetro pré-fogo, é correlacionada com a emissão de rebrotas mais vigorosas (Hoffmann & Solbrig, 2003; Moreira *et al.*, 2012), o que pode possibilitar que essas plantas atinjam alturas superiores à da frente de fogo em pouco tempo. Por outro lado, tais indivíduos são, em geral, mais suscetíveis a novo *topkill* numa próxima queima que os que não sofreram esse dano, pois não conseguem recobrar o tamanho anterior tão facilmente quanto plantas menores (Hoffmann & Solbrig, 2003). Tal padrão foi corroborado pelo fato de as porcentagens de *topkill* encontradas em 2017-2018 terem sido semelhantes às de 2015-2016. Dessa forma, plantas ≥ 5 cm que sofreram *topkill* em uma queima podem permanecer no estrato inferior se a recorrência do fogo provocar redução no vigor das rebrotas, o que pode explicar a alta abundância de indivíduos de espécies arbóreas em meio às plantas de 1-4,9 cm nas áreas de estudo. Outros autores já reportaram o papel do fogo como promotor da estratificação da vegetação lenhosa e da diminuição da densidade arbórea no Cerrado

(Ramos, 1990) e também em savanas africanas (Higgins *et al.*, 2007). De forma geral, não foram observadas neste estudo diferenças nos efeitos do fogo bienal em indivíduos ≥ 5 cm entre as duas épocas estudadas: as proporções de plantas que morreram, perderam a parte aérea e apresentaram rebrotas basais, epicórmicas ou os dois tipos foram estatisticamente semelhantes entre os tratamentos, diferindo apenas do controle. Infere-se, portanto, que intensidade e a época de queima não interferem no dano sofrido por plantas lenhosas com diâmetro basal maior que 5 cm, ou seja, a severidade do distúrbio não se altera em função desses parâmetros. Tal conclusão difere do observado em áreas de cerrado sentido restrito no Distrito Federal (Garda, 2018).

Os efeitos do fogo nas plantas de 1-4,9 cm foram diferentes entre os tratamentos. Esses indivíduos são mais afetados pelo distúrbio pois, apesar de terem gemas bem protegidas, são mais suscetíveis ao esgotamento de reservas – e consequente limitação do rebrotamento – do que aqueles ≥ 5 cm, os quais têm maior quantidade de carboidratos não-estruturais e conseguem proteger gemas aéreas e emitir rebrotas epicórmicas (Clarke *et al.*, 2013). Queimas recorrentes, como as que ocorrem no Jalapão, podem manter indivíduos num tamanho estável (Grady & Hoffmann, 2012), pois, mesmo tendo cascas espessas, a maioria dos indivíduos pequenos não consegue evitar *topkill* após queimas intensas (Hoffmann & Solbrig, 2003), o que os mantém num ciclo de persistência, dependentes de uma janela de oportunidade para escapar da zona de chamas (Freeman *et al.*, 2017). Contudo, longos períodos sem fogo podem levar à ocorrência de queimas de alta intensidade, provocando danos à vegetação lenhosa maiores que os encontrados após queimas de manejo e até mesmo após queimas tardias neste estudo (Ramos, 1990; Rocha-Silva, 1999; Medeiros & Miranda, 2005). Isso não foi observado, no entanto, em queimas após 12 anos de proteção contra o fogo em um cerrado sentido restrito no Distrito Federal (Garda, 2018).

As tentativas de exclusão do fogo nas UC estudadas a partir do início do século ocasionaram o acúmulo de combustível em grandes extensões de terra, o que tornou o ambiente propício para a ocorrência de grandes incêndios ao final da estação seca a cada dois ou três anos (Pereira-Júnior *et al.*, 2014; Barradas, 2017). O fogo nessa época foi o que mais causou danos às plantas de 1-4,9 cm: mais de 95% dos indivíduos sofreram *topkill* nos 12 meses seguintes às queimas de 2015 e 2017, e menos de 2% apresentaram rebrotas epicórmicas, o que denota alta severidade do distúrbio. Uma série de fatores pode estar sendo responsável por essa severidade, como a maior intensidade, o maior calor

liberado (Santos, 2019), a maior altura das chamas (Ana Carla dos Santos e Samuel R. Montenegro, dados não publicados) e o maior consumo de combustível (Figura 18; Miranda *et al.*, 1993; 1996; 2010; Moura, 2018, Ana Carla dos Santos e Samuel R. Montenegro, dados não publicados).

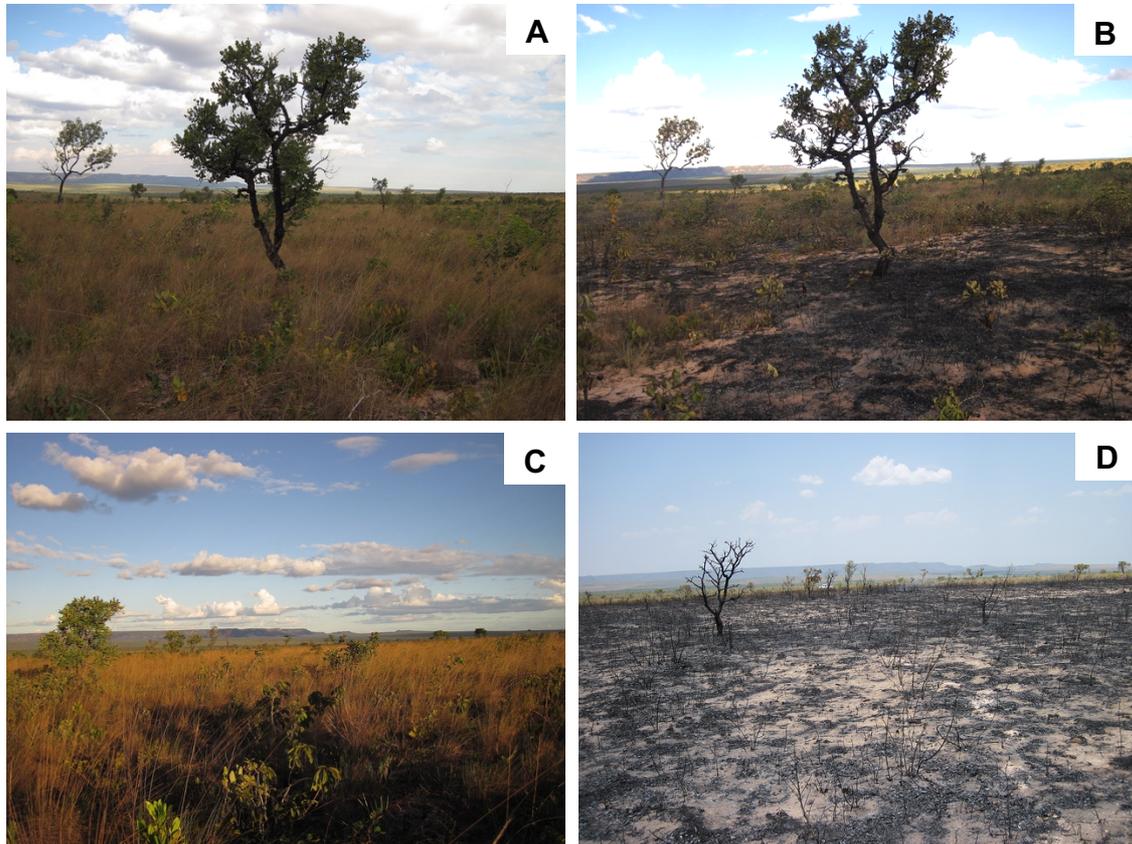


Figura 18. Parcelas experimentais antes (A, C) e depois (B, D) de queimas realizadas em junho-julho (fogo de manejo; A, B) e setembro (fogo tardio; C, D) na região do Jalapão, TO, Brasil.

Desde a implantação do MIF, a época de queima predominante nas UC estudadas tem sido no final da estação chuvosa e início da seca (Schmidt *et al.*, 2018). O fogo no início da seca queima manchas de vegetação, consumindo apenas parte do combustível disponível (Figura 18) e normalmente se extingue sem ajuda humana, queimando pequenas áreas de vegetação (Schmidt *et al.*, 2018). A intensidade, o calor liberado e a altura da frente de fogo são significativamente menores nessa época (Ana Carla dos Santos e Samuel R. Montenegro, dados não publicados), o que pode explicar porque tais queimas foram menos danosas para os indivíduos de 1-4,9 cm do que as tardias. Nas parcelas que sofreram queimas de manejo houve maiores porcentagens de indivíduos que apresentaram todas as categorias de rebrotas sem *topkill* (basais, epicórmicas e

epicórmicas + basais) e menor proporção de *topkill* em comparação com as queimas tardias. No tratamento de fogo de manejo, a sobrevivência sem rebrotas nos 12 meses seguintes às queimas foi superior ao tardio (2015-2016: 7,97%), chegando a 25% dos indivíduos entre 2017-2018. Além disso, a área basal total das parcelas submetidas a queimas de manejo em 2018, após dois ciclos de queimas, foi superior aos valores encontrados no início do experimento, em 2015. Visto que o combustível se recompôs quase totalmente entre 2015 e 2017 (Ana Carla dos Santos e Samuel R. Montenegro, dados não publicados), algumas explicações possíveis para as diferenças entre os anos pós-fogo são: (i) em algumas áreas, choveu até dias antes da realização das queimas de manejo em 2017, o que pode ter deixado o combustível mais úmido; (ii) o fogo de manejo de 2015 pode ter sido suficientemente brando a ponto de possibilitar que os indivíduos recuperassem e até extrapolassem os tamanhos anteriores e as reservas de carboidratos. Em algumas plantas, é possível que o fogo tenha matado apenas alguns dos caules e não a parte aérea inteira, não caracterizando *topkill*. Nesse contexto, queimas menos intensas ou em manchas podem abrir janelas de oportunidade para que plantas escapem da zona de chamas (Werner, 2012; Werner & Prior, 2013; Freeman *et al.*, 2017). Plantas de ecossistemas pirofíticos apresentam diferentes estratégias para resistir à passagem do fogo (Gignoux *et al.*, 1997), sendo mais comum em espécies lenhosas do Cerrado a produção de cascas espessas em detrimento do investimento inicial em altura (Dantas & Pausas, 2013). Ainda assim, a resistência a queimas de maior ou menor intensidade pode variar conforme o diâmetro da planta, de modo que a severidade percebida por algumas espécies de Cerrado é maior em queimas de alta do que de baixa intensidade (Hoffmann & Solbrig, 2003). Em geral, árvores tem mais recursos que evitam a ocorrência de *topkill*, enquanto plantas menores tem maiores chances de rebrotar, pois as chances de perderem a parte aérea são altas (Hoffmann & Solbrig, 2003). O vigor dessas rebrotas vai depender da quantidade de reservas que a planta tem acumuladas durante o período sem fogo e da capacidade de aquisição de novos recursos após a emissão da rebrota, que pode variar até mesmo entre indivíduos da mesma espécie (Moreira *et al.*, 2012). O menor dano causado pelas queimas de manejo de 2017 nas plantas de 1-4,9 cm pode indicar que o fogo de manejo, por ser menos intenso e severo, possibilita que as plantas acumulem mais reservas e rebrotem mais vigorosamente, tornando-as menos vulneráveis a uma próxima queima. O tratamento bienal precoce também foi menos danoso para lenhosas que o tardio em uma área de cerrado sentido restrito no Distrito Federal (Sato, 2003). O fogo no início da seca causou menor redução

de biomassa e estoque de C, menor mortalidade e *topkill* e maior recrutamento de indivíduos, enquanto o fogo no final da seca foi mais severo, provocando uma recuperação mais lenta das plantas. No geral, houve menores proporções de *topkill* e rebrotas basais (Sato, 2003) que no presente estudo, mas ainda assim, após 10 anos de recorrência, houve redução de 32% no número de indivíduos no precoce, ante 41% no tardio (Sato *et al.*, 2010). Nos cerrados do Maranhão, não houve diferença na sobrevivência total de indivíduos menores (diâmetro basal < 5 cm) nem dos maiores (diâmetro basal \geq 10 cm) entre duas épocas de queimas bienais – precoces e tardias –, mas as árvores com diâmetro intermediário sobreviveram menos após fogo em setembro (Moura, 2018). Nesse mesmo estudo, queimas tardias provocaram mais *topkill* apenas entre as plantas de tamanho intermediário (diâmetro basal entre 5-10cm), enquanto o índice foi maior no precoce somente entre árvores com 10 a 15 cm de diâmetro (Moura, 2018). É necessário notar que os valores encontrados nesses estudos são em nível de comunidade e desconsideram as diferenças que existem nas respostas entre as espécies de árvores do Cerrado, devido às diferenças de espessura das cascas, altura e fenologia (Garda, 2018). Todavia, mesmo as espécies do Cerrado diferindo entre si, alguns padrões de resposta ao distúrbio são comuns para a maioria. O fogo bienal precoce ao longo de seis anos promoveu mais rebrotamento aéreo, menos *topkill* e morte que o tardio na maioria das espécies de árvores estudadas no Cerrado brasileiro, sendo a emissão de rebrotas aéreas a principal resposta registrada entre os indivíduos (Garda, 2018), assim como entre as plantas \geq 5 cm do Jalapão. Ainda no mesmo estudo, também não foi relatada diferença de mortalidade entre os tratamentos e o controle nas primeiras queimas. Esse padrão se repetiu em outro estudo na mesma região, no qual também morreram proporcionalmente mais árvores do que plantas menores (Ramos, 1990), corroborando o relatado no presente estudo. Os percentuais de ocorrência de *topkill* e rebrotas epicórmicas encontrados neste estudo são semelhantes aos reportados por Ramos (1990), porém, no Jalapão, a sobrevivência de indivíduos de 1-4,9 cm ao fogo de manejo foi menor e a dos \geq 5 cm ao fogo tardio foi superior.

De forma geral, os efeitos do fogo em diferentes épocas em outras savanas são semelhantes aos encontrados no Cerrado. Na Austrália, queimas tardias também ocasionam mais *topkill* e morte de caules do que as precoces (Williams *et al.*, 1999; Prior *et al.*, 2010; Werner & Prior, 2013), sendo os danos inversamente proporcionais ao tamanho da planta (Prior *et al.*, 2010), tal qual no Cerrado. Naquele país, a sobrevivência

tanto de indivíduos quanto de caules arbóreos também manteve valores altos no tratamento precoce (98% e 86%, respectivamente; Ondei et al. 2016), próximos dos observados nesta dissertação, e foi inversamente proporcional à intensidade do fogo (Williams *et al.*, 1999). Similarmente, a incidência de *topkill* aumenta quanto maior a intensidade de queima em savanas sul-africanas (Van Wilgen *et al.*, 2007), o que parece ser válido para o Cerrado do Jalapão, visto que a morte da parte aérea foi mais acentuada após fogo tardio, cuja intensidade média e o calor liberado são significativamente maiores que os do fogo de manejo (Santos 2019). Na África do Sul, queimas no final da seca também causam diminuição da cobertura lenhosa e maior perda de árvores grandes, ao contrário das queimas de início da seca (Smit *et al.*, 2016).

Os resultados deste estudo demonstram que a resposta mais frequente de plantas lenhosas ao fogo no Cerrado depende de seu diâmetro basal (1-4,9 cm: rebrotas basais/do solo; \geq 5 cm: rebrotas epicórmicas), diferente do postulado por outros autores para o Cerrado (Sato *et al.*, 2010), mas semelhante ao padrão encontrado em savanas australianas (Clarke *et al.*, 2015). A emissão e o tipo de rebrota produzido são determinados por quatro fatores principais: (i) alocação e quantidade de recursos; (ii) localização e proteção das gemas; (iii) quantidade e tipo de proteção das estruturas da planta (Clarke *et al.*, 2013); e (iv) frequência e severidade do distúrbio (Bellingham & Sparrow, 2000; Bond & Midgley, 2001). Em regiões de clima sub-úmido, como o Cerrado, a alta frequência de queimadas e a menor aridez estão associadas a maiores proporções de espécies e de indivíduos de uma espécie que apresentam rebrotas (Bellingham & Sparrow, 2000; Clarke *et al.*, 2013), mas frequências elevadas demais podem provocar redução dos estoques de carboidratos e até morte das plantas (Bond & Midgley, 2001; Twidwell *et al.*, 2016). Por outro lado, em comunidades com baixa frequência de distúrbios, a produção de órgãos de reservas subterrâneos não é vantajosa a menos que os ecossistemas sejam de baixa produtividade, pois a alocação de recursos abaixo do solo limita o investimento em crescimento e a habilidade competitiva da parte aérea (Bellingham & Sparrow, 2000). Partindo dessa premissa, infere-se que a evolução do rebrotamento em plantas do Cerrado pode ser consequência de uma alta frequência de fogo ou apenas uma adaptação da função de estruturas subterrâneas já existentes para lidar com o estresse hídrico característico dos solos do bioma (Bucci *et al.*, 2008). Assim, é razoável deduzir que o Cerrado tenha sido historicamente submetido a altas frequências de queima, que teriam selecionado adaptações estruturais nas espécies, como a alocação de recursos em órgãos subterrâneos

e aéreas, a produção de gemas basais, subterrâneas e aéreas e de estruturas de proteção das gemas e do câmbio, como as cascas (Simon *et al.*, 2009; Simon & Pennington, 2012; Dantas & Pausas, 2013). Distúrbios frequentes de baixa intensidade favorecem rebrotadores (Bellingham & Sparrow, 2000; Bond & Midgley, 2001), como observado neste estudo nas respostas das plantas ao fogo de manejo.

O dano leve, com subsequente emissão de rebrotas epicórmicas, foi o mais comum entre as plantas ≥ 5 cm deste estudo, mesmo a capacidade de rebrota aérea podendo variar entre espécies de acordo com o nível de isolamento das gemas (Charles-Dominique *et al.*, 2015). Em savanas, as rebrotas epicórmicas costumam ocorrer em resposta a queimas de baixa intensidade (Pausas & Keeley, 2017) mas, no Cerrado do Jalapão, foram produzidas também após queimas mais intensas ao final da seca. Esse tipo de rebrota é vantajoso pois a planta perde pouca biomassa lenhosa, o que facilita a rápida recuperação pós-distúrbio (Pausas & Keeley, 2017). No entanto, em algumas espécies, essa categoria de resposta pode demandar mais carboidratos não-estruturais que a produção de rebrotas basais, pois o indivíduo necessita gastar reservas para manter a biomassa aérea pré-existente durante a seca e para produzir e manter os novos ramos (Smith *et al.*, 2018). Tais rebrotas podem, por si só, apresentar taxas fotossintéticas comparativamente menores que as basais (Smith *et al.*, 2018), mas têm a vantagem de recuperar mais rapidamente a capacidade fotossintética da planta e ainda manter o estoque de C (Clarke *et al.*, 2013). Sob uma óptica estritamente energética, rebrotar da parte aérea ao final da seca pode ser mais vantajoso do que no início, pois a planta permanece menos tempo sem chuva após o distúrbio e pode rebrotar mais rapidamente, gastando menos carboidratos (Smith *et al.*, 2018).

Apesar da aparente vantagem energética de rebrotar da parte aérea no final da estação seca, o fogo tardio ainda é mais danoso para a estrutura da vegetação lenhosa e mais severo para as plantas que o fogo no início da seca, tendo sido capaz de transpor a proteção das cascas e matar o câmbio e as gemas laterais e apicais da quase totalidade dos indivíduos de 1-4,9 cm e de cerca de 14-15% dos ≥ 5 cm. Como consequência, a produção de rebrotas basais foi a principal resposta das plantas ≥ 5 cm de diâmetro, sendo possível devido à proteção das gemas basais e subterrâneas conferida pela casca e pelo solo (Clarke *et al.*, 2013). Durante a passagem do fogo no Cerrado, a temperatura do solo não costuma ultrapassar 55 °C a 1 cm de profundidade (Miranda *et al.*, 1993), donde infere-se que o isolamento térmico de tais gemas é eficaz mesmo contra queimadas de

alta intensidade, como demonstrado pelas baixas taxas de mortalidade em todos os tratamentos de queima.

Em ecossistemas pirofíticos, há um *trade-off* entre favorecer a reprodução sexuada e o rebrotamento (Bellingham & Sparrow, 2000; Bond & Midgley, 2003; Clarke *et al.*, 2013). Em vistas da heterogeneidade de ambientes no Cerrado, demonstrada pelos dados deste estudo, rebrotar parece uma estratégia vantajosa para espécies lenhosas, pois suas estruturas subterrâneas robustas podem lhes permitir rebrotar não apenas no local de ocorrência do distúrbio, mas também em locais mais afastados com condições mais favoráveis (Klimešová *et al.*, 2018). A partir dos resultados deste e de outros estudos (Hoffmann & Solbrig, 2003; Sato, 2003; Medeiros & Miranda, 2008; Ribeiro *et al.*, 2012; Salazar *et al.*, 2012; Salazar & Goldstein, 2014; Souchie *et al.*, 2017; Garda, 2018), pode-se afirmar que as espécies lenhosas do Cerrado em geral favorecem a produção de rebrotas em detrimento do recrutamento de novos indivíduos a partir de sementes, estratégia provavelmente selecionada em virtude da recorrência do fogo no bioma (Salazar & Goldstein, 2014). Nesse contexto, pode ser mais importante para as plantas alcançar um tamanho em que as gemas e o câmbio estejam suficientemente protegidos do fogo pela casca e as reservas estejam completamente recompostas do que atingir alturas suficientes apenas para escapar da zona de chamas. Isso é respaldado pela ocorrência e persistência de rebrotadores aéreos também no estrato herbáceo-subarbustivo, como encontrado neste e em outros estudos (Clarke *et al.*, 2013; Zupo, 2017).

Os resultados deste estudo reforçam o papel do fogo como mantenedor de formações abertas de Cerrado, conforme descrito em outros estudos (Hoffmann & Moreira, 2002; Durigan & Ratter, 2016; Veenendaal *et al.*, 2018) e encontrado em pesquisas nas regiões sul (Abreu *et al.*, 2017) e central do Cerrado (Sambuichi, 1991; Rocha-Silva, 1999; Miranda *et al.*, 2002; Sato, 2003; Lopes *et al.*, 2009; Sato *et al.*, 2010; Garda, 2018). Savanas são mantidas por uma série de fatores, dentre eles clima, disponibilidade de água e nutrientes no solo e distúrbios como herbivoria e fogo (Walter & Ribeiro, 2010; Lehmann *et al.*, 2014; Mistry, 2014), sendo este último fundamental para a manutenção de tipos vegetacionais abertos não apenas no Cerrado, mas também em outros ecossistemas savânicos, campestres e mediterrâneos mundo afora (Bond & Keeley, 2005; Wigley *et al.*, 2010; Prior *et al.*, 2010; Beringer *et al.*, 2015; Smit *et al.*, 2016). O fogo mantém vegetações abertas principalmente por meio de gargalos demográficos,

dificultando o estabelecimento de plântulas e mantendo indivíduos lenhosos em estado juvenil, presos na zona de chamuscas (Bond & Keeley, 2005; Hoffmann et al., 2009; Beringer et al., 2015). O regime de fogo com frequência de dois a três anos predominantemente no final da estação seca, vigente no Jalapão nos anos que antecederam a pesquisa (Pereira-Júnior *et al.*, 2014; Barradas, 2017), parece ter selecionado as espécies e indivíduos mais tolerantes e persistentes a esse regime de distúrbios. Isso explica porque a riqueza, a presença e a abundância de espécies não foram significativamente afetadas e a sobrevivência foi alta mesmo no tratamento tardio, cujas queimas foram mais intensas. Plantas submetidas a altas frequências de queima podem de fato apresentar gemas mais protegidas e, conseqüentemente, menor mortalidade (Charles-Dominique *et al.*, 2015). O presente estudo indica, contudo, que os efeitos do fogo frequente são variáveis a depender da época de ocorrência. O fogo no final da estação seca promove a abertura da vegetação lenhosa por meio da diminuição da área basal e da densidade de caules, conseqüência da alta severidade, isto é, dos altos índices de perda de matéria orgânica (Keeley, 2009). Em contrapartida, queimadas no começo da seca mantêm a estrutura da vegetação estável, pois são menos severas e não afetam todos os indivíduos lenhosos. A exclusão do fogo causa rápido adensamento da vegetação lenhosa nos anos iniciais – pois permite que os indivíduos cresçam sem perturbações – porém com diminuição do ritmo após os primeiros três anos. No entanto, a biomassa herbáceo-subarborescente do Cerrado do Jalapão se recompõe completamente em cerca de dois anos, tornando a paisagem propensa ao fogo já nesse intervalo de tempo (Santos, 2019), o que favorece a ocorrência de grandes incêndios nos meses finais da seca, normalmente iniciados por ação antrópica (Barradas, 2017; Schmidt *et al.*, 2018). Tais incêndios frequentemente saem do controle dos gestores e funcionários das UC e atingem fitofisionomias sensíveis ao fogo, como veredas e matas de galeria, onde são ainda mais prejudiciais (Schmidt *et al.*, 2018). A dificuldade de se proteger fitofisionomias savânicas do fogo foi percebida no decorrer deste estudo: quatro das sete parcelas controle foram incendiadas por ação humana antes do término da pesquisa, mesmo estando circundadas por aceiros anuais. No Jalapão, raras são as áreas savânicas que permanecem por mais de cinco anos sem fogo (Schmidt *et al.*, 2018), o que demonstra que tentar excluí-lo, além de dispendioso, é ineficaz e facilita a ocorrência de queimas tardias, que já se mostraram mais prejudiciais à vegetação lenhosa do que as de manejo. Sendo assim, a realização de queimas prescritas no início da estação seca, como foi feito nos anos iniciais do programa de MIF, parece ser uma solução eficiente para conservar a estrutura e a biodiversidade do

componente lenhoso dos cerrados do Jalapão, consideradas as limitações técnicas da gestão de UC no Brasil. Apesar de causar danos às plantas, essa solução já vem sendo proposta por diferentes autores há décadas (Ramos, 1990; Sambuichi, 1991; Sato, 2003), mas só recentemente foi implementada em áreas protegidas no Brasil (Schmidt *et al.*, 2016b, 2018). Por outro lado, a promoção de um único regime de queima em ecossistemas pirofíticos em geral privilegia certas composições de comunidades em detrimento de outras, enquanto a variedade de regimes (pirodiversidade) em mosaico pode favorecer uma maior biodiversidade (Maravalhas and Vasconcelos 2014, Martin & Sapsis 1992 *in* Bowman *et al.* 2016, Beale *et al.* 2018). Tendo em vista a alta heterogeneidade florística e estrutural da vegetação arbustivo-arbórea da região do Jalapão e as diferenças de fenologia e de resposta ao fogo existentes entre as espécies do Cerrado (Sato *et al.*, 2010; Garda, 2018), regimes variáveis de queima aplicados em mosaicos, como já vem sendo feito atualmente em áreas protegidas do Jalapão e outras regiões do Cerrado (Falleiro *et al.*, 2016; Barradas *et al.*, 2017; Mistry *et al.*, 2019), parecem ser a solução mais viável e eficaz para conservar a biodiversidade do bioma no cenário atual.

5. Conclusões

A partir dos resultados deste estudo, conclui-se que:

1. O fogo bienal recorrente não foi capaz de diminuir a riqueza, a presença e a abundância de espécies lenhosas nos cerrados da região do Jalapão, possibilitando inclusive que o número de espécies aumente;
2. O fogo atua na manutenção de formações abertas de Cerrado, pois mantém indivíduos de espécies arbóreas em classes de tamanho inferiores;
3. O fogo de manejo, aplicado no início da estação seca, manteve a estabilidade da estrutura do estrato lenhoso em formações savânicas de Cerrado, enquanto o fogo tardio promoveu a abertura da vegetação lenhosa;
4. O fogo no início da seca foi menos prejudicial às plantas lenhosas de cerrados ralos que o fogo ao final da estação seca, pois resultou em danos mais leves aos indivíduos, especialmente os de menor porte.

6. Implicações para o manejo

Tentativas de exclusão do fogo favorecem o adensamento da vegetação lenhosa nos anos iniciais, mas provocam acúmulo de combustível, sendo ineficazes em prevenir a ocorrência de incêndios de grandes proporções no final da estação seca a cada dois ou três anos. Para evitar os efeitos danosos desses incêndios para a vegetação e a fauna, reduzir custos operacionais e promover maior biodiversidade em Unidades de Conservação do Cerrado, recomenda-se a realização de queimas prescritas em forma de mosaicos com intervalo e época variáveis, privilegiando aquelas ao final da estação chuvosa e início da seca. Isso significa, inclusive, promover a exclusão do fogo por períodos maiores em parcelas da paisagem, inclusive em vegetações pirofíticas.

Referências bibliográficas

- Abreu RCR, Hoffmann WA, Vasconcelos HL, Pilon NA, Rossatto DR, Durigan G. 2017.** The biodiversity cost of carbon sequestration in tropical savanna. *Science Advances* **3**: e1701284.
- Almeida EPC, Zaroni MJ, Santos HG. 2018.** Neossolo Quartzarênicos. *Árvore do Conhecimento: Solos Tropicais*.
- Archer SR, Andersen EM, Predick KI, Schwinning S, Steidl RJ, Woods SR. 2017.** Woody Plant Encroachment: Causes and Consequences. In: Briske DD, ed. *Rangeland Systems*. Springer, 25–84.
- Arruda FV, Sousa DG, Teresa FB, Prado VHM, Cunha HF, Izzo TJ. 2018.** Trends and gaps of the scientific literature about the effects of fire on Brazilian Cerrado. *Biota Neotropica* **18**: e20170426.
- Barradas ACS. 2017.** A gestão do fogo na Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins, Brasil.
- Barradas ACS, Borges MA, Costa MM. 2017.** *Estação Ecológica Serra Geral Do Tocantins - Relatório de gestão do fogo*. Rio da Conceição, TO.
- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S. 2015.** Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software* **67**: 1–48.
- Beale CM, Courtney Mustaphi CJ, Morrison TA, Archibald S, Anderson TM,**

- Dobson AP, Donaldson JE, Hempson GP, Probert J, Parr CL. 2018.** Pyrodiversity interacts with rainfall to increase bird and mammal richness in African savannas. *Ecology Letters* **21**: 557–567.
- Beerling DJ, Osborne CP. 2006.** The origin of the savanna biome. *Global Change Biology* **12**: 2023–2031.
- Bellingham PJ, Sparrow AD. 2000.** Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos* **89**: 409–416.
- Beringer J, Hutley LB, Abramson D, Arndt SK, Briggs P, Bristow M, Canadell JG, Cernusak LA, Eamus D, Edwards AC, et al. 2015.** Fire in Australian savannas: From leaf to landscape. *Global Change Biology* **21**: 62–81.
- Bond WJ, Keeley JE. 2005.** Fire as a global ‘herbivore’: The ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* **20**: 387–394.
- Bond WJ, Midgley JJ. 2001.** Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology and Evolution* **16**: 45–51.
- Bond WJ, Midgley JJ. 2003.** The evolutionary ecology of sprouting in woody plants. *International Journal of Plant Sciences* **164**: S103–S114.
- Borges SL, Eloy L, Schmidt IB, Barradas ACS, Santos IA. 2016.** Manejo do fogo em veredas: novas perspectivas a partir dos sistemas agrícolas tradicionais no Jalapão. *Ambiente & Sociedade* **19**: 269–294.
- Bowman DMJS, Balch JK, Artaxo P, Bond WJ, Carlson J, Cochrane MA, D’Antonio C, DeFries R, Doyle J, Harrison S, et al. 2009.** Fire in the Earth System. *Science* **324**: 481–484.
- Bowman DMJS, Perry GLW, Higgins SI, Johnson CN, Fuhlendorf SD, Murphy BP. 2016.** Pyrodiversity is the coupling of biodiversity and fire regimes in food webs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **371**: 20150169.
- Bucci SJ, Scholz FG, Goldstein G, Meinzer FC, Franco AC, Zhang Y, Hao G-Y. 2008.** Water relations and hydraulic architecture in Cerrado trees: adjustments to seasonal changes in water availability and evaporative demand. *Brazilian Journal of Plant Physiology* **20**: 233–245.
- Castro EA, Kauffman JB. 1998.** Ecosystem structure in the Brazilian Cerrado: a

- vegetation gradient of aboveground biomass, root mass and consumption by fire. *Journal of Tropical Ecology* **14**: 263–283.
- Castro AAJF, Martins FR. 1999.** Cerrados do Brasil e do Nordeste: caracterização, área de ocupação e considerações sobre a sua fitodiversidade. *Pesquisa em Foco* **7**: 147–178.
- Charles-Dominique T, Beckett H, Midgley GF, Bond WJ. 2015.** Bud protection: A key trait for species sorting in a forest-savanna mosaic. *New Phytologist* **207**: 1052–1060.
- Cirne P, Miranda HS. 2008.** Effects of prescribed fires on the survival and release of seeds of *Kielmeyera coriacea* (Spr.) Mart. (Clusiaceae) in savannas of Central Brazil. *Brazilian Journal of Plant Physiology* **20**: 197–204.
- Clarke PJ, Lawes MJ, Midgley JJ, Lamont BB, Ojeda F, Burrows GE, Enright NJ, Knox KJE. 2013.** Resprouting as a key functional trait: How buds, protection and resources drive persistence after fire. *New Phytologist* **197**: 19–35.
- Clarke PJ, Lawes MJ, Murphy BP, Russell-Smith J, Nano CEM, Bradstock R, Enright NJ, Fontaine JB, Gosper CR, Radford I, et al. 2015.** A synthesis of postfire recovery traits of woody plants in Australian ecosystems. *Science of the Total Environment* **534**: 31–42.
- Cochrane MA, Schulze MD. 1999.** Fire as a Recurrent Event in Tropical Forests of the Eastern Amazon: Effects on Forest Structure, Biomass, and Species Composition¹. *Biotropica* **31**: 2–16.
- Connell JH. 1978.** Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* **199**: 1302–10.
- Connell LC, Scasta JD, Porensky LM. 2018.** Prairie dogs and wildfires shape vegetation structure in a sagebrush grassland more than does rest from ungulate grazing. *Ecosphere* **9**: e02390.
- Constancio FS. 1839.** *Historia do Brasil: desde o seu descobrimento por Pedro Álvares Cabral até a abdicação do imperador Pedro I*. Paris: J.P. Aillaud.
- Coutinho LM. 1982.** Ecological Effects of Fire in Brazilian Cerrado. In: Huntley BJ, Walker BH, eds. *Ecology of Tropical Savannas*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 273–291.

- Coutinho LM. 1990.** Fire in the Ecology of the Brazilian Cerrado. In: Goldammer JG, ed. *Fire in the Tropical Biota - Ecosystem Processes and Global Challenges*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 82–105.
- Dantas VL, Batalha MA, Pausas JG. 2013a.** Fire drives functional thresholds on the savanna — forest transition. *Ecology* **94**: 2454–2463.
- Dantas VL, Pausas JG. 2013.** The lanky and the corky: Fire-escape strategies in savanna woody species. *Journal of Ecology* **101**: 1265–1272.
- Dantas VL, Pausas JG, Batalha MA, Loiola PP, Cianciaruso MV. 2013b.** The role of fire in structuring trait variability in Neotropical savannas. *Oecologia* **171**: 487–494.
- Deus FF, Oliveira PE. 2016.** Changes in floristic composition and pollination systems in a “Cerrado” community after 20 years of fire suppression. *Brazilian Journal of Botany* **39**: 1051–1063.
- Durigan G, Ratter JA. 2016.** The need for a consistent fire policy for Cerrado conservation. *Journal of Applied Ecology* **53**: 11–15.
- Eloy L, Schmidt IB, Borges SL, Ferreira MC, Santos TA. 2018.** Seasonal fire management by traditional cattle ranchers prevents the spread of wildfire in the Brazilian Cerrado. *Ambio*: 1–10.
- Enright NJ, Fontaine JB, Westcott VC, Lade JC, Miller BP. 2011.** Fire interval effects on persistence of resprouter species in Mediterranean-type shrublands. *Plant Ecology* **212**: 2071–2083.
- Falleiro RM, Santana MT, Berni CR. 2016.** As contribuições do Manejo Integrado do Fogo para o controle de incêndios florestais nas terras indígenas do Brasil. *Biodiversidade Brasileira* **2**: 88–105.
- Felfili JM, Carvalho FA, Haidar RF. 2005.** *Manual para o monitoramento de parcelas permanentes nos biomas Cerrado e Pantanal*. Brasília: Universidade de Brasília, Faculdade de Tecnologia, Departamento de Engenharia Florestal.
- Felfili JM, Rezende AV, Silva-Júnior MC, Silva MA. 2000.** Changes in the floristic composition of cerrado sensu stricto in Brazil over a nine-year period. *Journal of Tropical Ecology* **16**: 579–590.
- Fidelis A, Lyra MFS, Pivello VR. 2013.** Above- and below-ground biomass and

carbon dynamics in Brazilian Cerrado wet grasslands (O Wildi, Ed.). *Journal of Vegetation Science* **24**: 356–364.

França H, Ramos-Neto MB, Setzer A. 2007. *O fogo no Parque Nacional das Emas*. Brasília: MMA.

Franke J, Barradas ACS, Borges MA, Costa MM, Dias PA, Hoffmann AA, Orozco Filho JC, Melchiori AE, Siegert F. 2018. Fuel load mapping in the Brazilian Cerrado in support of integrated fire management. *Remote Sensing of Environment* **217**: 221–232.

Freeman ME, Vesk PA, Murphy BP, Cook GD, Richards AE, Williams RJ. 2017. Defining the fire trap: Extension of the persistence equilibrium model in mesic savannas. *Austral Ecology* **42**: 890–899.

Garda AB. 2018. Dano e recuperação pós-fogo em espécies lenhosas do cerrado: fogo após 18 anos de proteção versus queimadas bienais em três épocas distintas.

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

Grady JM, Hoffmann WA. 2012. Caught in a fire trap: Recurring fire creates stable size equilibria in woody resprouters. *Ecology* **93**: 2052–2060.

Henriques RPB, Hay JDV. 2002. Patterns and Dynamics of Plant Populations. In: Oliveira PS, Marquis RJ, eds. *The cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. New York: Columbia University Press, 140–158.

Higgins SI, Bond WJ, February EC, Bronn A, Euston-Brown DIW, Enslin B, Govender N, Rademan L, O'Regan S, Potgieter ALF, et al. 2007. Effects of four decades of fire manipulation on woody vegetation structure in savanna. *Ecology* **88**: 1119–1125.

Hoffmann WA, Adasme R, Haridasan M, Carvalho MT, Geiger EL, Pereira MAB, Gotsch SG, Franco AC. 2009. Tree topkill, not mortality, governs the dynamics of savanna-forest boundaries under frequent fire in central Brazil. *Ecology* **90**: 1326–1337.

Hoffmann WA, Jaconis SY, McKinley KL, Geiger EL, Gotsch SG, Franco AC. 2012. Fuels or microclimate? Understanding the drivers of fire feedbacks at savanna-forest boundaries. *Austral Ecology* **37**: 634–643.

Hoffmann WA, Moreira AG. 2002. The Role of Fire in Population Dynamics of Woody Plants. In: Oliveira PS, Marquis RJ, eds. *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. New York: Columbia University Press, 159–177.

Hoffmann WA, Solbrig OT. 2003. The role of topkill in the differential response of savanna woody species to fire. *Forest Ecology and Management* **180**: 273–286.

ICMBio. 2014. *Plano de Manejo da Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins (EESGT)*. Brasília.

Karkanias P, Shahack-Gross R, Ayalon A, Bar-Matthews M, Barkai R, Frumkin A, Gopher A, Stiner MC. 2007. Evidence for habitual use of fire at the end of the Lower Paleolithic: Site-formation processes at Qesem Cave, Israel. *Journal of Human Evolution* **53**: 197–212.

Keeley JE. 2009. Fire intensity, fire severity and burn severity: A brief review and suggested usage. *International Journal of Wildland Fire* **18**: 116–126.

Kim TN, Bartel S, Wills BD, Landis DA, Gratton C. 2018. Disturbance differentially affects alpha and beta diversity of ants in tallgrass prairies. *Ecosphere* **9**: e02399.

Klimešová J, Martínková J, Ottaviani G. 2018. Belowground plant functional ecology: Towards an integrated perspective. *Functional Ecology* **32**: 2115–2126.

Kraft NJB, Adler PB, Godoy O, James EC, Fuller S, Levine JM. 2015. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor (J Fox, Ed.). *Functional Ecology* **29**: 592–599.

Lawes MJ, Adie H, Russell-Smith J, Murphy BP, Midgley JJ. 2011. How do small savanna trees avoid stem mortality by fire? the roles of stem diameter, height and bark thickness. *Ecosphere* **2**: 1–13.

Legendre P, Legendre L. 2012. *Numerical Ecology*. Oxford: Elsevier.

Lehmann CER, Anderson TM, Sankaran M, Higgins SI, Archibald S, Hoffmann WA, Hanan NP, Williams RJ, Fensham RJ, Felfili JM, et al. 2014. Savanna Vegetation-Fire-Climate Relationships Differ Among Continents. *Science* **343**: 548–552.

Lenth R V. 2016. Least-Squares Means: The R Package lsmeans. *Journal of Statistical*

Software **69**: 1–33.

Libano AM, Felfili JM. 2006. Mudanças temporais na composição florística e na diversidade de um cerrado sensu stricto do Brasil Central em um período de 18 anos (1985-2003). *Acta Botanica Brasilica* **20**: 927–936.

Lopes SD, Vale VS, Schiavini I. 2009. Effect of Fire on the Structure and Floristic Composition of a Cerrado Sensu Stricto Area in Caldas Novas, Go. *Revista Arvore* **33**: 695–704.

Lúcio SLB, Pereira LEC, Ludewigs T. 2014. O Gado que Circulava: Desafios da Gestão Participativa e Impactos da Proibição do Uso do Fogo aos Criadores de Gado de Solta da Reserva de Desenvolvimento Sustentável Veredas do Acari. *Biodiversidade Brasileira* **4**: 130–155.

Maravalhas J, Vasconcelos HL. 2014. Revisiting the pyrodiversity-biodiversity hypothesis: Long-term fire regimes and the structure of ant communities in a Neotropical savanna hotspot. *Journal of Applied Ecology* **51**: 1661–1668.

Medeiros MB, Fiedler NC. 2004. Incêndios Florestais no Parque Nacional da Serra da Canastra: Desafios para a Conservação da Biodiversidade. *Ciência Florestal* **14**: 157–168.

Medeiros MB, Miranda HS. 2005. Mortalidade pós-fogo em espécies lenhosas de campo sujo submetido a três queimadas prescritas anuais. *Acta Botanica Brasilica* **19**: 493–500.

Medeiros MB, Miranda HS. 2008. Post-fire resprouting and mortality in Cerrado woody plant species over a three-year period. *Edinburgh Journal of Botany* **65**: 53–68.

Miranda HS. 2010. *Efeitos do regime do fogo sobre a estrutura de comunidades de cerrado: Resultados do Projeto Fogo* (HS Miranda, Ed.). Brasília: Ibama.

Miranda HS, Bustamante MMC, Miranda AC. 2002. The Fire Factor. In: Oliveira PS, Marquis RJ, eds. *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. New York: Columbia University Press, 51–68.

Miranda AC, Miranda HS, Dias I de FO, Dias BFS. 1993. Soil and air temperatures during prescribed cerrado fires in Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* **9**: 313–320.

- Miranda HS, Neto WN, Castro-Neves BM. 2010.** Caracterização das queimadas de Cerrado. In: Miranda HS, ed. Efeitos do regime do fogo sobre a estrutura de comunidades de cerrado: Resultados do Projeto Fogo. Brasília: Ibama, 23–34.
- Miranda HS, Rocha-Silva EP, Miranda AC. 1996.** Comportamento do fogo em queimadas de campo sujo. In: Miranda HS, Saito CH, Dias BF de S, eds. Impactos de queimadas em áreas de Cerrado e Restinga. Brasília: Universidade de Brasília, Departamento de Ecologia, 1–10.
- Mistry J. 1998.** Fire in the cerrado (savannas) of Brazil: an ecological review. *Progress in Physical Geography* **22**: 425–448.
- Mistry J. 2014.** *World savannas: ecology and human use*. New York: Routledge.
- Mistry J, Schmidt IB, Eloy L, Bilbao B. 2019.** New perspectives in fire management in South American savannas: The importance of intercultural governance. *Ambio* **48**: 172–179.
- MMA. 2016.** Portaria n° 434, de 29 de setembro de 2016. Brasil.
- MMA. 2019.** Áreas e Ações Prioritárias para Conservação, Uso Sustentável e Repartição dos Benefícios da Biodiversidade - 2a atualização.
- Moreira B, Tormo J, Pausas JG. 2012.** To resprout or not to resprout: factors driving intraspecific variability in resprouting. *Oikos* **121**: 1577–1584.
- Moura LC. 2018.** Implicações e aprendizados do manejo integrado do fogo no Cerrado: estudo de caso no Parque Nacional da Chapada das Mesas (PNCM).
- Myers RL. 2006.** *Convivendo com o Fogo - Manutenção dos Ecossistemas & Subsistência com o Manejo Integrado do Fogo*. Tallahassee: The Nature Conservancy.
- Nelson SC. 2008.** *Cassytha filiformis*. *Plant Disease* **42**: 1–10.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlenn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, et al. 2018.** *vegan: Community Ecology Package*.
- Ondei S, Prior LD, Vigilante T, Bowman DMJS. 2016.** Post-fire resprouting strategies of rainforest and savanna saplings along the rainforest–savanna boundary in the Australian monsoon tropics. *Plant Ecology* **217**: 711–724.
- Pausas JG, Keeley JE. 2009.** A burning story: The role of fire in the history of life.

BioScience **59**: 593–601.

Pausas JG, Keeley JE. 2017. Epicormic Resprouting in Fire-Prone Ecosystems. *Trends in Plant Science* **22**: 1008–1015.

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

Pereira-Júnior AC, Oliveira SLJ, Pereira JMC, Turkman MAA. 2014. Modelling fire frequency in a Cerrado savanna protected area. *PLoS ONE* **9**.

Pinheiro ES, Durigan G. 2009. Dinâmica espaço-temporal (1962-2006) das fitofisionomias em unidade de conservação no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* **32**: 441–454.

Pivello VR. 2011. The use of fire in the cerrado and Amazonian rainforests of Brazil: past and present. *Fire Ecology* **7**: 24–39.

Pivello VR, Norton GA. 1996. FIRETOOL: An Expert System for the use of Prescribed Fires in Brazilian Savannas. *Journal of Applied Ecology* **33**: 348–356.

Prior LD, Williams RJ, Bowman DMJS. 2010. Experimental evidence that fire causes a tree recruitment bottleneck in an Australian tropical savanna. *Journal of Tropical Ecology* **26**: 595–603.

R Core Team. 2017. R: A language and environment for statistical computing.

Ramos-Neto MB, Pivello VR. 2000. Lightning Fires in a Brazilian Savanna National Park: Rethinking Management Strategies. *Environmental Management* **26**: 675–684.

Ramos AE. 1990. Efeitos da queima sobre a vegetação lenhosa do cerrado.

Reatto A, Correia JR, Spera ST, Martins ÉS. 2008. Solos do bioma Cerrado: aspectos pedológicos. In: Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF, eds. Cerrado: ecologia e flora. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, 107–149.

Ribeiro MN, Sanchez M, Pedroni F, Peixoto KS. 2012. Fogo e dinâmica da comunidade lenhosa em cerrado sentido restrito, Barra do Garças, Mato Grosso. *Acta Botanica Brasilica* **26**: 203–217.

Ribeiro JF, Walter BMT. 2008. As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF, eds. Cerrado: ecologia e flora. Brasília: Embrapa

Informação Tecnológica, 151–212.

Rocha-Silva EP. 1999. Efeito do regime de queima na taxa de mortalidade e estrutura da vegetação lenhosa de campo sujo de cerrado.

Saha S, Howe HF. 2003. Species composition and fire in a dry deciduous forest. *Ecology* **84**: 3118–3123.

Salazar A, Goldstein G. 2014. Effects of fire on seedling diversity and plant reproduction (sexual vs. vegetative) in neotropical savannas differing in tree density. *Biotropica* **46**: 139–147.

Salazar A, Goldstein G, Franco AC, Miralles-Wilhelm F. 2012. Seed limitation of woody plants in Neotropical savannas. *Plant Ecology* **213**: 273–287.

Sambuichi RHR. 1991. Efeitos de longo prazo do fogo periódico sobre a fitossociologia da camada lenhosa de um cerrado em Brasília, DF.

Sano EE, Rodrigues AA, Martins ES, Bettiol GM, Bustamante MMC, Bezerra AS, Couto AF, Vasconcelos V, Schüller J, Bolfe EL. 2019. Cerrado ecoregions: A spatial framework to assess and prioritize Brazilian savanna environmental diversity for conservation. *Journal of Environmental Management* **232**: 818–828.

Santos AC dos. 2019. Efeitos de diferentes regimes de queima no estrato herbáceo-arbustivo da vegetação em áreas de Manejo Integrado do Fogo no Cerrado.

Santos HG, Jacomine PKT, Anjos LHC, Oliveira VÁ, Lumbreras JF, Coelho MR, Almeida JA, Araújo Filho JC, Oliveira JBXC, Cunha TJF. 2018. *Sistema Brasileiro de Classificação de Solos*. Brasília: Embrapa.

Sato MN. 1996. Mortalidade de plantas lenhosas do Cerrado submetidas a diferentes regimes de queima.

Sato MN. 2003. Efeito a longo prazo de queimadas prescritas na estrutura da comunidade de lenhosas da vegetação do cerrado sensu stricto.

Sato MN, Miranda HS, Maia JMF. 2010. O fogo e o estrato arbóreo do Cerrado: efeitos imediatos e de longo prazo. In: Miranda HS, ed. Efeitos do regime do fogo sobre a estrutura de comunidades de cerrado: Resultados do Projeto Fogo. Brasília: Ibama, 77–92.

Schmidt IB, Ferreira MC, Fonseca CB, Sato MN. 2016a. *Relatório técnico científico*

sobre comportamento e intensidade de queima nas áreas de implementação de MIF no Cerrado. Brasília, DF.

Schmidt IB, Fonseca CB, Ferreira MC, Sato MN. 2016b. Implementação do Programa Piloto de Manejo Integrado do Fogo em três Unidades de Conservação do Cerrado. *Biodiversidade Brasileira* **6**: 55–70.

Schmidt IB, Moura LC, Ferreira MC, Eloy L, Sampaio AB, Dias PA, Berlinck CN. 2018. Fire management in the Brazilian savanna: First steps and the way forward. *Journal of Applied Ecology* **55**: 2094–2101.

Schmidt IB, Sampaio MB, Figueiredo IB, Ticktin T. 2011. Fogo e Artesanato de Capim-dourado no Jalapão: Usos Tradicionais e Consequências Ecológicas. *Biodiversidade Brasileira* **1**: 67–85.

Schutz AEN, Bond WJ, Cramer MD. 2011. Defoliation depletes the carbohydrate reserves of resprouting Acacia saplings in an African savanna. *Plant Ecology* **212**: 2047–2055.

Scott AC, Glasspool IJ. 2006. The diversification of Paleozoic fire systems and fluctuations in atmospheric oxygen concentration. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **103**: 10861–10865.

Sea WB, Hanan NP. 2012. Self-thinning and Tree Competition in Savannas. *Biotropica* **44**: 189–196.

SEPLAN. 2013. *Mapeamento das Regiões Fitoecológicas e Inventário Florestal do Estado do Tocantins - Inventário Florestal da Faixa Centro vol. II.* Palmas, TO.

SEPLAN. 2017a. *Zoneamento Ecológico-Econômico do Estado do Tocantins vol. II.* Palmas, TO.

SEPLAN. 2017b. *Zoneamento Ecológico-Econômico do Estado do Tocantins vol. I.* Palmas, TO.

Shackleton CM, Scholes RJ. 2000. Impact of fire frequency on woody community structure and soil nutrients in the Kruger National Park. *Koedoe* **43**: 75–81.

Silva FAM, Assad ED, Evangelista BA. 2008. Caracterização climática do bioma Cerrado. In: Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF, eds. *Cerrado: ecologia e flora*. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, 69–88.

- Silveira L, Jacomo ATA, Diniz-Filho JAF, Rodrigues FHG. 1999.** Impact of wildfires on the megafauna of Emas National Park, central Brazil. *Oryx* **33**: 108–114.
- Simon MF, Grether R, Queiroz LP, Skema C, Pennington T, Hughes CE. 2009.** Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **106**: 20359–64.
- Simon MF, Pennington T. 2012.** Evidence for Adaptation to Fire Regimes in the Tropical Savannas of the Brazilian Cerrado. *International Journal of Plant Sciences* **173**: 711–723.
- Smit IPJ, Asner GP, Govender N, Kennedy-Bowdoin T, Knapp DE, Jacobson J. 2010.** Effects of fire on woody vegetation structure in African savanna. *Ecological Applications* **20**: 1865–1875.
- Smit IPJ, Asner GP, Govender N, Vaughn NR, van Wilgen BW. 2016.** An examination of the potential efficacy of high-intensity fires for reversing woody encroachment in savannas (P Kardol, Ed.). *Journal of Applied Ecology* **53**: 1623–1633.
- Smith MG, Arndt SK, Miller RE, Kasel S, Bennett LT. 2018.** Trees use more non-structural carbohydrate reserves during epicormic than basal resprouting. *Tree Physiology* **38**: 1779–1791.
- Souchie FF, Pinto JRR, Lenza E, Gomes L, Maracahipes-Santos L, Silvério DV. 2017.** Post-fire resprouting strategies of woody vegetation in the Brazilian savanna. *Acta Botanica Brasilica* **31**: 260–266.
- Sousa WP. 1984.** The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* **15**: 353–391.
- Teodoro DAA. 2014.** Biomassa, estoque de carbono e nutrientes no Cerrado.
- Thrush SF, Dayton PK. 2002.** Disturbance to Marine Benthic Habitats by Trawling and Dredging: Implications for Marine Biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**: 449–473.
- Ticktin T, Ganesan R, Paramesha M, Setty S. 2012.** Disentangling the effects of multiple anthropogenic drivers on the decline of two tropical dry forest trees. *Journal of Applied Ecology* **49**: 774–784.

- Twidwell D, Rogers WE, Wonkka CL, Taylor CA, Kreuter UP. 2016.** Extreme prescribed fire during drought reduces survival and density of woody resprouters. *Journal of Applied Ecology* **53**: 1585–1596.
- Veenendaal EM, Torello-Raventos M, Miranda HS, Sato MN, Oliveras I, van Langevelde F, Asner GP, Lloyd J. 2018.** On the relationship between fire regime and vegetation structure in the tropics. *New Phytologist* **218**: 153–166.
- Vesk PA, Westoby M. 2004.** Funding the bud bank: a review of the costs of buds. *Oikos* **106**: 200–208.
- Walter BMT, Ribeiro JF. 2010.** Diversidade fitofisionômica e o papel do fogo no bioma Cerrado. In: Miranda HS, ed. Efeitos do regime do fogo sobre a estrutura de comunidades de cerrado: Resultados do Projeto Fogo. Brasília: Ibama, 59–76.
- Werner PA. 2012.** Growth of juvenile and sapling trees differs with both fire season and understorey type: Trade-offs and transitions out of the fire trap in an Australian savanna. *Austral Ecology* **37**: 644–657.
- Werner PA, Prior LD. 2013.** Demography and growth of subadult savanna trees: interactions of life history, size, fire season, and grassy understory. *Ecological Monographs* **83**: 67–93.
- Wiegand K, Ward D, Saltz D. 2005.** Multi-scale patterns in an arid savanna with a shallow soil layer. *Journal of Vegetation Science* **16**: 311–320.
- Wigley BJ, Bond WJ, Hoffman MT. 2010.** Thicket expansion in a South African savanna under divergent land use: Local vs. global drivers? *Global Change Biology* **16**: 964–976.
- Van Wilgen BW, Govender N, Biggs HC. 2007.** The contribution of fire research to fire management: a critical review of a long-term experiment in the Kruger National Park, South Africa. *International Journal of Wildland Fire* **16**: 519–530.
- Williams PR, Congdon RA, Grice AC, Clarke PJ. 2003.** Effect of fire regime on plant abundance in a tropical eucalypt savanna of north-eastern Australia. *Austral Ecology* **28**: 327–338.
- Williams RJ, Cook GD, Gill AM, Moore PHR. 1999.** Fire regime, fire intensity and tree survival in a tropical savanna in northern Australia. *Austral Ecology* **24**: 50–59.

Zupo TM. 2017. Estratégias de persistência e regeneração em campo sujo de Cerrado após o fogo.

Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM. 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R* (M Gail, K Krickeberg, JM Samet, A Tsiatis, and W Wong, Eds.). Nova Iorque: Springer Science+Business Media.

