



**Universidade de Brasília – UnB**

**Instituto de Ciências Biológicas - IB**

**Programa de Pós Graduação em Ecologia – PPG-ECL**

Ademar Barbosa Dantas Junior<sup>1</sup>

**“I want to break free”: Separando do estrato lenhoso a reposta dos  
arbustos ao fogo**

A presente dissertação faz parte do programa avaliativo do curso de pós graduação em Ecologia como requisito para a obtenção do título de Mestrado, desenvolvida na Universidade de Brasília, Campus Darcy Ribeiro.

**Orientadora**

Profa. Dra. Heloisa Sinatora Miranda

**Brasília, 2023**

---

<sup>1</sup> Mestrando em Ecologia, laboratório de Ecologia do Fogo, Universidade de Brasília, UnB.  
abarbosadantasjunior@gmail.com

“Eu perdi o meu medo, o meu medo  
O meu medo da chuva  
Pois a chuva voltando pra terra  
Traz coisas do ar  
Aprendi o segredo, o segredo  
O segredo da vida  
Vendo as pedras que choram  
Sozinhas no mesmo lugar”

- Raul Seixas

## **Agradecimentos**

Começar esse texto não é fácil. Claro que é um dos momentos mais importantes para mim e uma grande honra ter a oportunidade de entregar esse produto. E, também poder reconhecer e agradecer a todos que participaram de alguma forma dessa trajetória foi uma das coisas que mais quis fazer. No entanto, não é fácil fazer agradecimentos que são tão agrídoces quanto despedidas.

Bom, posso começar agradecendo às nossas grandes entidades responsáveis por esse processo. Então gostaria, primeiro demonstrar minha gratidão à Universidade de Brasília, juntamente com o Instituto de Ciências Biológicas e Programa de Pós Graduação em Ecologia. Em 2016, quando ingressei na UnB tive o enorme prazer de cursar Ciências Biológicas e pleitear me tornar um biólogo, a profissão que escolhi aos meus 13 anos e almejei desde então.

Estar aqui nesta universidade não poderia ser diferente e aprendi não só uma profissão, mas aprendi a ser eu. Em meus primeiros dias eu tinha muito medo de tudo, vim de uma escola pública e rural que nos anos anteriores tinha sido apontado como uma das piores colocadas do ENEM. Não achei que essa universidade fosse para mim. Fui o único passar naquele semestre e não conhecia mais ninguém, muitas vezes questionei meu pertencimento. Lembro-me de me esforçar em cálculo I e diante das primeiras frustrações me questionar se era mesmo capaz. E foi então que recebi um conselho do meu professor dessa matéria Lineu Neto que também tinha vindo de escola pública, que também tinha se formado na UnB que esse não era o meu limite. Então me apropriei.

Desde então fiz grandes amizades nessa universidade às quais sou muito grato e devo parte dessa história, pois foi com cada uma delas que aprendi a fazer da UnB também uma casa. Além disso, participei de inúmeros congressos, organizei duas Semanas acadêmicas (SemaBio), criei e fui organizador da Semana do Cerrado por cinco anos, desde o meu primeiro ano realizei PIBIC, fui para dois Interbio, fui coordenador de centro acadêmico (CABio), escrevi artigos e anualmente estive em congressos expondo meus trabalhos. Ao mesmo tempo, desejei cada disciplina e tive excelentes professores e mesmo aqueles com quem tive descontentamentos ainda existe uma marca em mim, pois aprendi também a questionar e me posicionar.

E essa história não seria mesma se desde o começo, logo em meu primeiro semestre, eu não tivesse escolhido e agarrado a linha de pesquisa dessa dissertação no Laboratório de Ecologia do Fogo junto a professora Heloisa Sinatora Miranda. Foram 7 anos de história até

chegarmos até aqui. Nesse laboratório, já fiz queimadas prescritas, passei noites e feriados trabalhando com diversos tópicos sobre a vegetação do Cerrado, fiz incontáveis campos, conheci dezenas de pessoas em todo esse processo aquela que sempre estava lá era a Lolô. Ela que quando eu apareço em sua porta me recebe com um: - Ademarzinho! Ou que quando me dá conselhos diz: - Meu filho!

Preciso também fazer um agradecimento aos governos Lula e Dilma que comprometidos com a educação que criaram programas de incentivo ao ingresso de mais jovens na universidade, criaram programa de cotas e defenderam uma universidade pública de qualidade. Também agradeço ao CNPq por ter sido a agência financiadora em parte desse projeto.

Em 2020, eu tive uma grande vitória que foi não só entrar no programa de mestrado, como também passar em primeiro lugar, o que foi um reconhecimento de toda a minha trajetória desde então. Contudo, nem sempre são flores e com esse mestrado também se iniciou uma pandemia que mudaria toda a nossa percepção de como conduzir nossas vidas. E não foi fácil passar por esse tempo, tanto que precisei de 3,5 anos para terminar esse mestrado que duraria normalmente 2 anos. Muitas vezes perdi o meu projeto e tive de aprender a me reinventar para conseguir continuar a ter dados. Tivemos Unidades de Conservação fechadas, queimadas atrasadas, falta de transporte para chegar ao campo e a falta de uma bolsa.

Mas por outro lado, superei esses desafios pelo esforço e apoio de quem me cercava. Ao meu irmão João Paulo que para montar esse projeto em campo precisou ir comigo. Ao Micael Filipe que nas coletas por vezes semanais que fiz ao longo do projeto, foi quem me apoiou, acompanhou, ajudou e até agora na insegurança da defesa me deu um apoio. E aos meus psicólogos Juliana Nascimento e Akylys Barbosa que me ajudaram a manter um mínimo de saúde mental para passar por tudo isso.

Devo aqui também fazer os meus agradecimentos e homenagens aos meus familiares. Agradeço a minha mãe que sempre foi meu apoio e nunca me deixou desistir, a ela dedico toda essa homenagem, pois desde o menino que ela ensinou a ler antecipadamente ao previsto na escola, ensinou matemática dos anos seguintes e me desafiava no conhecimento sobre palavras diferentes do dicionário. Minha mãe, melhor amiga com quem tenho um laço tão forte que muitos já chegaram a se espantar com quanto confiamos um no outro e somos abertos. E foi ela meu grande pilar nesse processo. Obrigado mãe, Maria Mercês Rodrigues Dantas. E, assim também estendo esse agradecimento ao meu pai que sempre orgulhoso de mim me apoiava no que podia. Além disso, sou orgulhosamente neto de nordestinos, todos analfabetos, portanto, sou fruto de um sonho que eles vieram conquistar aqui em Brasília. Em especial, gostaria de homenagear meus avós maternos, que no começo disso tudo, lá na graduação morei com eles e

infelizmente em 2018 perdi meu avô e em 2021 minha avó. Saudades que jamais me acostumarei. Assim, essa homenagem é para vocês e para também para minha madrinha que ainda está presente comigo até hoje e foi quem muitas vezes ao longo de todo esse processo precisou cuidar de mim, arcar comigo financeiramente e torcer por mim. Desta forma, deixo minha gratidão ao meu avô Alberto Miranda, à minha avó Maria do Socorro Rodrigues de Miranda e a minha Madrinha (Bah) Raimunda Rodrigues.

Desta forma, durante todo esse processo eu cresci muito. De um jovem assustado e inseguro para hoje talvez só um jovem um pouquinho menos inseguro e certo de que é capaz.

## Sumário

<b>Agradecimentos .....</b>	<b>2</b>
<b>Sumário.....</b>	<b>5</b>
<b>Lista de figuras.....</b>	<b>6</b>
<b>Lista de tabelas.....</b>	<b>7</b>
<b>Resumo .....</b>	<b>8</b>
<b>Introdução .....</b>	<b>10</b>
<b>Metodologia .....</b>	<b>13</b>
a) Área de estudo.....	13
b) Desenho experimental.....	14
c) Análises estatísticas.....	17
<b>Resultados.....</b>	<b>18</b>
a) Inventário pré-queima.....	18
b) Recuperação dos ramos por meio de rebrotas .....	20
c) Arquitetura das plantas .....	22
d) Investimento reprodutivo .....	25
<b>Discussão.....</b>	<b>27</b>
<b>Referências .....</b>	<b>34</b>

## Lista de figuras

**Figura 1.** Queimada prescrita realizada no fim da estação chuvosa para a realização do presente trabalho. Na imagem A nota-se a brigada de incêndios do Parque Nacional de Brasília iniciando a linha de fogo. Na figura B vemos o padrão heterogêneo deixado pelo fogo na vegetação com áreas remanescentes não queimadas.

**Figura 2.** Altura e diâmetro médio dos indivíduos selecionados por espécie para acompanhamento da recuperação após uma queimada no fim da estação chuvosa em uma área de Cerrado *sensu stricto*.

**Figura 3.** Modelos lineares segmentados para o número total de rebrotas produzido por três espécies de arbustos ao longo de um ano após queimada realizada no final da estação chuvosa. Linhas azuis representam os pontos de inflexão e as nuvens ao redor dos pontos representam o erro padrão da média.

**Figura 4.** Modelos lineares segmentados para o comprimento das rebrotas de três espécies de arbustos mensurados ao longo de um ano após queimada realizada no final da estação chuvosa. Linhas vermelhas representam o valor médio da medida antes da queima. Linhas azuis representam os pontos de inflexão e as nuvens ao redor dos pontos representam o erro padrão da média.

**Figura 5.** Modelos lineares segmentados para o diâmetro das rebrotas de três espécies de arbustos mensurados ao longo de um ano após queimada realizada no final da estação chuvosa. Linhas vermelhas representam o valor médio da medida antes da queima. Linhas azuis representam os pontos de inflexão e as nuvens ao redor dos pontos representam o erro padrão da média. Os eixos y das figuras variaram em escala para cada espécie.

**Figura 6.** Modelos lineares segmentados para a área foliar das rebrotas de três espécies de arbustos medidas pelo período de um ano após uma queimada no fim da estação chuvosa. Linhas azuis representam os pontos de inflexão. Linhas vermelhas representam o valor médio da medida antes da queima. As nuvens representam o erro padrão.

**Figura 7.** Número de inflorescências por indivíduos e número de frutos por indivíduo de três espécies de arbustos acompanhadas por um ano após uma queimada no fim da estação chuvosa em uma área de Cerrado *sensu stricto*. Linhas verdes representam o investimento reprodutivo que teve início antes da queima e foi mantido na área queimada após o fogo com queima heterogênea. Linhas vermelhas representam novos picos de investimento reprodutivo.

## Lista de tabelas

**Tabela 1.** Número de ramos por indivíduos de três espécies arbustivas inventariadas em área de Cerrado *sensu stricto* protegida de queima há 11 anos. Ramos foram consideradas todas as expansões verticais de uma mesma espécie a partir do solo dentro do raio de 1 metro.

**Tabela 2.** Altura e diâmetro médio de três espécies arbustivas inventariadas em área de Cerrado *sensu stricto* protegida de queima há 11 anos. A altura foi considerada a distância com relação ao solo e o diâmetro foi medido a 30 cm do solo.

**Tabela 3.** Classificação das rebrotas apresentadas por espécie após uma queimada no fim da estação chuvosa em uma área de Cerrado *sensu stricto*. Rebrotas basal foi considerada aquela que ocorre a partir do coroa basal dos indivíduos, rebrotas aéreas são aquelas que acontecem a partir de gemas aéreas dos ramos e verdes são os indivíduos que mantiveram a copa sem danos mesmo após a queima.

## Resumo

As respostas funcionais dentro da comunidade vegetal de ambientes pirofíticos são condicionadas pelo regime de fogo, tornando fundamental a compreensão da variedade de estratégias das espécies e grupos funcionais para garantir um manejo eficaz. Nos biomas de savanas, as gramíneas, as ervas, os arbustos e as árvores formam um *continuum*, que vai do estrato herbáceo ao lenhoso. Os arbustos desempenham um papel vital na paisagem, funcionando como um componente de ligação entre o estrato herbáceo e o lenhoso. No entanto, os arbustos são raramente abordados em estudos sobre os impactos do fogo no Cerrado, sendo que a maior parte do conhecimento sobre o estrato lenhoso é focada em espécies arbóreas. O objetivo deste trabalho foi medir os efeitos do fogo na estrutura dos arbustos, avaliando a recuperação dos órgãos vegetativos e estimando as diferenças na produção de órgãos reprodutivos. As queimadas experimentais foram realizadas no final da estação chuvosa de 2021-2022 e três parcelas foram queimadas independentemente. As espécies estudadas foram *Davilla elliptica* A.St.-Hil., *Heteropterys campestris* A.Juss., e *Protium ovatum* Engl. Antes da queimada não havia diferenças significativas entre as espécies em termos de altura ou diâmetro. Como resultado da queimada, observamos uma alta ocorrência de *topkill*, principalmente nos indivíduos de menor diâmetro. Todas as espécies apresentaram um elevado número de rebrotas, chegando a 10 rebrotas /indivíduo. O diâmetro não foi recuperado no período de 1 ano, assim como o comprimento das rebrotas foi menor do que a altura antes da queimada. Essas espécies também demonstraram um forte investimento em superfície fotossintética, visto pela área foliar. Além disso, *H. campestris* e *P. ovatum* apresentaram reprodução estimulada pelo fogo. Desta forma, por meio de uma estratégia de tolerância, os arbustos são uma forma de vida que evita os efeitos do fogo com sua copa mais ampla e densa que a de arbóreas, alcançando sua maturidade reprodutiva com uma baixa estatura, rebrotando vigorosamente após o *topkill* e recuperando sua capacidade reprodutiva rapidamente após a queima.

**Palavras-chave:** Cerrado; Savana Neotropical; Adaptações ao fogo; Floração estimulada pelo fogo; Rebrotas; Queimadas prescritas;

## Abstract

Functional responses within the plant community are constrained by the fire regime, making urgent an understanding of the variety of plant strategies among species and functional groups to ensure effective management. In savanna biomes, grasses, herbs, shrubs, and trees form a continuum, which range from the herbaceous to the woody layer. Shrubs play a vital role in the landscape, acting as a linking component between the herbaceous and woody layer. However, shrubs are seldom addressed in studies on fire impacts in the Cerrado, with the majority of knowledge on the woody layer focused on tree species. The aim of this work was to measure the effects of fire on shrub structure by assessing recovery of vegetative organs and estimating differences in reproductive organ production. The experimental fires were set at the end of the 2021-2022 rainy season and three plots were burned independently as a surface fire. *Davilla elliptica* A.St.-Hil., *Heteropterys campestris* A.Juss., and *Protium ovatum* Engl., are the species target of this study. Before the burn there were no significant differences between the species in terms of height or diameter. As result of the burn, we observed a high occurrence of *topkill*, mainly among individuals with lower diameter. All species presented a high number of resprouts reaching 10 resprouts/individual. The diameter was not recovered within the period of 1 year, as well as the length of resprout was lower than the height before the burn. Notably, *H. campestris* and *P. ovatum* showed a fire stimulated reproduction.

**Key words:** Cerrado; Neotropical Savannas; Fire adaptations; Fire Stimulated Flowering; Resprout; Prescribed Fires;

## Introdução

O fogo nas regiões de savanas desempenha um papel crucial como um filtro seletivo que molda características da vegetação. Esse fenômeno influencia tanto a distribuição como a estrutura das plantas no bioma Cerrado, e as evidências desse processo são observáveis tanto no estrato herbáceo quanto no lenhoso (Hoffman, 2002; Munhoz e Felfili, 2005; Montoya et al., 2011; Honda e Duringan, 2016; Souza et al., 2022). Ao longo de aproximadamente 9 milhões de anos, o fogo exerceu uma pressão seletiva significativa sobre as plantas do Cerrado, como apontado por Simon et al. (2009). Esse fenômeno não apenas contribuiu para a diversificação de espécies, mas também influenciou o desenvolvimento de diversas estratégias de resistência (Follador et al. 2023).

A supressão do fogo provoca um aumento na densidade da vegetação lenhosa, juntamente com a colonização de áreas campestres e savânicas por espécies sensíveis ao fogo (Moreira, 2000; Hoffman et al., 2012; Honda e Duringan, 2016; Souza et al., 2022). Além disso, o sombreamento resultante leva a uma notável diminuição da diversidade de espécies, especialmente no estrato herbáceo (Rossato et al., 2018; Pinheiro et al., 2022). No contexto do Cerrado brasileiro, a política de supressão do fogo está sendo abandonada devido aos impactos negativos que ela acarreta na diversidade de espécies e na estrutura de formações vegetais abertas, como campos e savanas (Schmidt et al., 2018; Durigan, 2020).

Por outro lado, o aumento na frequência de queima também apresenta prejuízos, pois resulta na redução dos indivíduos lenhosos, mantendo-os em classes de tamanho menores, que só persistirão após o fogo por meio de rebrotas e utilização das reservas de nutrientes (Oliveira e Silva, 1993; Nardoto et al., 1998; Medeiros e Miranda, 2008). Portanto, as respostas funcionais na comunidade vegetal são moldadas pelo comportamento do fogo, tornando crucial compreender como diferentes espécies e grupos funcionais da vegetação respondem, a fim de orientar o manejo adequado. Isso estabelece um contraponto entre abordagens de manejo, destacando-se o debate sobre frequência e época ideais (Enright et al., 2014; Menges et al., 2020).

Cabe fazer um adendo para explicar que a forma de vida das plantas trata-se de uma importante característica para estabelecer a estrutura das comunidades vegetais: onde gramíneas, ervas, arbustos e árvores em biomas savânicos formam um *continuum* partindo do estrato herbáceo até o estrato lenhoso. Porém, no Cerrado existe uma peculiaridade que é a fluidez de uma espécie entre algumas formas de vida, que faz com que nem sempre seja fácil

as distinguir em uma única categoria (Eiten, 1972). Sendo assim, a divisão das formas de vida no estrato lenhoso é complexa e, em muitos casos, indivíduos de espécies arbóreas de Cerrado podem ser registrados florindo e frutificando como arbustos. Segundo Eiten (1972), a alta frequência de queima ou a deficiência nutricional dos solos de uma área podem ser a causa da variação da forma de vida de um indivíduo. Além disso, separar as diferentes espécies entre formas de vida também pode ser dificultado pela idade do indivíduo, tornando-se outro fator de confusão principalmente ao considerarmos arbustos e arbóreas (Dansereau 1951), que em ambientes pirofíticos, devido sua capacidade de rebrota, não existe uma relação clara entre sua estrutura e idade (Bellingham e Sparrow, 2000; Bond e Midgley, 2001).

Os arbustos são um componente na paisagem que conectam a vegetação dos estratos herbáceo e arbóreo. Assim, em classificações das formas de vida os subarbustos são considerados como parte do estrato herbáceo, enquanto arbustos são componentes do estrato lenhoso. De tal modo, eles não podem ser definidos como uma categoria discreta, mas sim uma categoria difusa que gradualmente se combina ou com o estrato arbóreo ou com o herbáceo, ressaltando o *continuum* dentro da vegetação. Importa sublinhar que, os arbustos consistem de uma forma de vida altamente derivada, apresentando uma resposta evolutiva integrada para estresses ambientais (Rundel 1991). Esta forma de vida é diversa filogeneticamente, com múltiplas origens, estando distribuída de forma ampla entre as famílias de plantas do mundo, bem como no Cerrado (Rundel 1991; Amaral et al. 2017; Giroldo et al. 2017).

Os arbustos podem ser encontrados de forma aglomerada ou dispersa na paisagem e são mais comumente predominantes em formações savânicas, que em outras vegetações como desertos, campos ou florestas (Dansereau 1951). Um denso estrato arbustivo é descrito para todas as fitofisionomias savânicas do Cerrado (Castro e Kauffman 1998; Ribeiro e Walter 1998), sendo que, existe uma relação entre a distribuição de arbustos e formações abertas de Cerrado, mesmo para as espécies sensíveis (Miyanishi e Kellman 1986; Moreira 2000). Curiosamente, as formações abertas de Cerrado são as áreas com um menor intervalo de retorno do fogo. Levando isso em conta, é importante ressaltar que os arbustos são um componente altamente diverso no Cerrado e que uma área chave da distribuição dessa riqueza abrange o sudeste do bioma (Amaral et al. 2017), onde também está situada a área de estudo desse projeto. Porém essa é a região que sofre com um processo mais antigo de antropização (Sano et al. 2019).

No que diz respeito aos efeitos do fogo no Cerrado, é notável que entre os arbustos há espécies que se beneficiam tanto da supressão do fogo quanto de uma alta frequência de queimas (Miyanishi e Kellman, 1986; Sanaiotti e Magnusson, 1995; Hoffman, 1998; Moreira,

2000; Silva e Santos, 2008). No entanto, é importante salientar que a supressão prolongada do fogo por um período superior a sete anos ou o adensamento da vegetação acarreta consequências prejudiciais para os arbustos, prejudicando o estabelecimento de indivíduos em menores classes de altura (Miyanishi e Kellman, 1986) e na redução da quantidade de indivíduos florescendo e conseqüentemente frutificando (Franceschinelli e Bowa, 2005). Em contrapartida, uma frequência anual de queimas resulta na diminuição da área ocupada pelos arbustos, bem como na redução do período reprodutivo dessas plantas e também na intensidade de frutificação (Sanaiotti e Magnusson, 1995; Dodonov et al., 2018). No entanto, Dodonov et al. (2018), acrescentam que existem espécies arbustivas que apesar de serem beneficiadas na produção de botões florais e frutos, este efeito não se estende até a maturidade dos frutos, ou seja, o estímulo não configura um maior sucesso reprodutivo.

Em síntese, pode-se destacar como efeitos do fogo conhecidos em arbustos o prejuízo da reprodução sexuada de arbustos do Cerrado, que tende a ser reduzida ou não acontecer (Sanaiotti e Magnusson 1995; Hoffman 1998; Dodonov et al. 2018; Sousa e Cunha 2018). No entanto, existem espécies que dependerão de um regime específico de fogo (frequência ou época) para se reproduzirem (Miyanishi e Kellman 1986; Franceschinelli e Bowa 2005; Schmidt et al. 2005; Silva e Santos 2008). É nesse sentido que compreender a função dos arbustos e como o fogo os afeta é fundamental (Lavorel et al., 1997), mas esta questão permanece como uma lacuna importante na ecologia do fogo no Cerrado. De fato, ao revisar estudos de impactos do fogo no Cerrado, Gomes et al. (2018) evidenciaram que os arbustos são raramente abordados e o conhecimento sobre o estrato lenhoso é majoritariamente voltado para espécies arbóreas. Sendo assim, a escassez de dados na literatura sobre o estrato lenhoso focado no papel dos arbustos comparado a quantidade de informações sobre arbóreas, aponta os arbustos como grupo focal para o avanço do conhecimento na ecologia do fogo no Cerrado. Portanto o objetivo deste trabalho foi avaliar a resposta dos arbustos em relação ao fogo após uma queimada controlada realizada no fim estação chuvosa. Sendo que, de forma mais específica, foi mensurado os efeitos do fogo na estrutura de arbustos avaliando a recuperação dos órgãos vegetativos e estimando a diferença na produção de órgãos reprodutivos entre arbustos presentes na área queimada e aqueles em área não queimada. Considerando a estrutura dos arbustos, ou seja, ramos com menor diâmetro, altura contida dentro da zona de chamas e tecidos meristemáticos protegidos abaixo do solo, espera-se que as rebrotas a partir da base sejam as principais estratégias de recuperação.

## Metodologia

### a) Área de estudo

Este estudo foi realizado no Parque Nacional de Brasília - PNB (15° 38' 28" S 48° 1' 15" O), uma Unidade de Conservação situada em Brasília, Distrito Federal, na região central do bioma Cerrado, Planalto Central brasileiro. A região tem um clima sazonal, caracterizado por duas estações bem definidas: uma seca, caracterizada por temperaturas mais baixas, e outra chuvosa, que concentra a maior parte das chuvas anuais.

O Parque possui áreas com altitude de até 1350 m, uma precipitação anual de 1600 mm e temperatura média anual de 21°C (IBAMA–FUNATURA 1998). Ainda com base nesse documento, é possível encontrar no PNB desde latossolos e cambissolos à plintossolos e solos hidromórficos e segundo Ribeiro e Walter (2008) também as principais fitofisionomias de Cerrado com Veredas, Campos úmidos, Cerrado *sensu stricto*, Cerradão e Florestas de Galeria.

Com uma área total de 42.355,54 hectares, o PNB foi estabelecido simultaneamente à fundação de Brasília, com o propósito principal de proteger os sistemas hídricos e garantir o abastecimento de água para a cidade. Sendo assim, é importante sublinhar relevância política e social desse trabalho, especialmente devido ao fato de que o Parque implementa um plano de manejo que inclui a realização de queimadas prescritas durante a estação chuvosa desde o ano de 2018. Isso marca uma mudança significativa em relação ao período anterior, quando o PNB adotava uma política de exclusão do fogo.

Neste estudo foram eleitas três espécies arbustivas com ampla distribuição no Cerrado de acordo com Sistema de Informação sobre a Biodiversidade Brasileira (SIBBR, 2023): *Davilla elliptica* A.St.-Hil. uma espécie da família Dilleniaceae, que possui folhas elípticas, com margens serrilhadas. Suas flores são hermafroditas e apresentam uma corola amarela. frutos lenhosos em cápsulas que são consumidos por aves e mamíferos. A segunda espécie é *Heteropterys campestris* A.Juss. da família Malpighiaceae com folhas opostas e compostas, com folíolos geralmente apresentando uma forma oval (SIBBR, 2023). Os frutos são frequentemente alados e secos, uma adaptação à dispersão pelo vento. Por fim, *Protium ovatum* Engl da família Burseraceae com folhas alternas e compostas. Suas flores são pequenas e muitas vezes esverdeadas. Os frutos são drupas, geralmente com uma única semente e essa espécie produz resina aromática (SIBBR, 2023).

## **b) Desenho experimental**

Em um transecto de 1,5 km ao longo de uma das estradas internas do Parque, foram demarcadas, para o estudo, seis parcelas de 50x50 m afastadas por pelo menos 20 m da estrada. Três parcelas estavam contidas em uma área de 10 ha contemplada no plano de manejo do PNB a ser queimada no final da estação chuvosa de 2020-2021. As parcelas estavam distantes o suficiente entre si (no mínimo 200 m) para que as queimadas fossem iniciadas em momentos diferentes, garantindo a sua independência como réplicas, isto é, o fogo foi iniciado para cada uma das parcelas. Outras três parcelas foram demarcadas vizinhas à área queimada, mantendo o mesmo critério de distância entre elas, e foram mantidas protegidas do fogo como controle do experimento.

Para este estudo foi escolhida uma área de Cerrado *sensu stricto* dentro do PNB, situada próximo à Barragem de Santa Maria, com um período de 11 anos protegida de queima. É preciso registrar que o período em que essa área esteve protegida do fogo é considerado suficiente para a recuperação da vegetação lenhosa (Gomes et al., 2021; Machida et al., 2021).

Para estabelecer cada uma dessas parcelas, foi realizada a busca das espécies do estrato arbustivo, assegurando que no mínimo dez indivíduos de cada espécie estivessem contidos na parcela. Antes da passagem do fogo, todos os indivíduos das espécies estudadas foram identificados com placas enumeradas e mensurados os seguintes parâmetros para descrever a estrutura vegetativa: a altura do ramo mais alto em relação ao solo, o número e o diâmetro dos ramos tomados a 30 cm do solo.

O número de indivíduos foi determinado pelo inventário de todos os indivíduos das espécies estudadas presentes na parcela, obedecendo uma distância mínima de 3m entre cada espécie e seu vizinho co-específico, para serem considerados como unidades amostrais independentes. Foram selecionados 10 indivíduos de cada espécie entre 0,5 e 1,5 m, de acordo com a classe modal de altura percebida durante o inventário. O motivo para isso foi garantir que todos os indivíduos fossem submetidos a condições semelhantes de comportamento de fogo. A altura foi definida como a medida vertical do solo até o ápice do ramo mais alto. No caso de múltiplas expansões da mesma espécie em um raio de 1 m, considerou-se essas como partes de um único indivíduo, utilizado para determinar tanto a quantidade quanto o diâmetro dos ramos.

A queima controlada ocorreu no final da estação chuvosa de 2020-2021, especificamente no período vespertino em 5 de maio de 2021. Conforme informações do IMET, no mês anterior à queima, foram registrados 107,4 mm de chuva, e a última ocorrência de chuva foi observada uma semana antes da queima. Após o evento de queima, ainda ocorreram chuvas

isoladas, totalizando cerca de 3,7 mm.

A brigada de incêndios do PNB foi responsável pelo início e pelo controle da queimada, sendo que cada parcela foi queimada a partir de uma linha de fogo independente (Figura 1A). A queimada foi predominantemente de superfície e, devido ao teor de umidade da vegetação, a queima ocorreu de maneira heterogênea, resultando em manchas sem queima (Figura 1B). A altura máxima atingida pelas chamas foi de cerca de 2 m, conforme constatado em campo pela altura das cicatrizes de queima.



**Figura 1.** Queimada prescrita realizada no fim da estação chuvosa para a realização do presente trabalho. Na imagem A nota-se a brigada de incêndios do Parque Nacional de Brasília iniciando a linha de fogo. Na figura B vemos o padrão heterogêneo deixado pelo fogo na vegetação com áreas remanescentes não queimadas.

Durante o período de um ano após a queima, diversas métricas foram observadas, incluindo a quantificação de rebrotas, a classificação de rebrotas de acordo com sua posição, sendo classificadas como rebrotas basais ou aéreas. Cabe notar que é possível que alguns

indivíduos tenham permanecido "verdes" e sem danos em seus tecidos vegetativos, pois se encontravam em uma área não atingida pelo fogo (Figura 1B). Todas as rebrotas num raio de 1 m foram consideradas como pertencentes ao mesmo indivíduo. Para medir as dimensões das rebrotas, a rebrota mais alta de cada indivíduo foi selecionada para a medição do comprimento, diâmetro e área foliar. Oportunamente, para evitar danos, a área foliar foi calculada por meio de uma estimativa a partir das medidas da largura e comprimento da maior folha da rebrota mais alta, permitindo o cálculo da área da elipse (Kvěv J and Marshall, 1971). Essas medições foram realizadas de forma sistemática, com intervalos semanais nos primeiros quatro meses, depois quinzenais nos quatro meses seguintes e, por fim, mensais até completar um ano após o fogo. Um ano após a queima foi registrado se houve ou não mortalidade de cada indivíduo.

### **c) Análises estatísticas**

Inicialmente, avaliamos a distribuição dos dados para selecionar modelos apropriados para as variáveis em investigação. O pacote DHARMA no R foi utilizado para realizar testes de normalidade e homoscedasticidade, com o objetivo de garantir que as suposições do modelo fossem cumpridas (Hartig, 2022). Para analisar os dados pré-queima, utilizamos um modelo linear para comparar o número de ramos por indivíduo para saber se existiu alguma diferença nesse valor entre os indivíduos da mesma espécie nas diferentes parcelas ou mesmo entre as espécies. Um modelo linear generalizado (GLM) com distribuição gama e função de ligação de identidade foi aplicado para avaliar altura e diâmetro das espécies antes da queima e conferir se esses atributos variavam entre os indivíduos da mesma espécie nas diferentes parcelas ou entre as espécies. Além disso, essa análise foi repetida com um recorte dos dados apenas com os indivíduos que seriam avaliados no pós-queima, para avaliar a altura e o diâmetro especificamente desses indivíduos, visto que a quantidade desigual de indivíduos por espécie em cada parcela gera um forte ruído para as inferências do modelo. Para os dados pós-queima, uma análise de regressão segmentada foi conduzida utilizando o pacote Segmented (Vito, 2008) para identificar pontos de mudança estrutural em um modelo linear dos dados. Uma vantagem de utilizar modelos segmentados é a possibilidade de a partir da identificação do ponto inflexão compreender uma mudança no comportamento de investimento na variável resposta de interesse, por exemplo, se a inclinação aumentar significa um investimento, ou caso se aproxime de zero representaria um menor investimento. Assim, foi avaliado as alterações ao longo do tempo do número de rebrotas por indivíduo, comprimento de rebrotas, diâmetro e a área foliar. Os resultados são apresentados como média  $\pm$  erro padrão.

## Resultados

### a) Inventário pré-queima

A partir do inventário das áreas, foi constatada uma média de  $10,3 \pm 0,2$  indivíduos por parcela de *H. campestris*,  $15,5 \pm 0,6$  de *D. elliptica* e  $31,7 \pm 0,7$  de *P. ovatum*, totalizando 345 indivíduos nas seis parcelas (Tabela 1). No que diz respeito à relação entre o número de ramos por indivíduo, não foi observada diferença significativa desse indicador entre os indivíduos co-específicos ( $F_{5,10}=1.357$ ;  $p=0.318$ ) nem entre as espécies ( $F_{2,10}= 2.433$ ;  $p=0.138$ ).

**Tabela 4.** Número de ramos por indivíduos de três espécies arbustivas inventariadas em área de Cerrado *sensu stricto* protegida de queima há 11 anos. Ramos foram consideradas todas as expansões verticais de uma mesma espécie a partir do solo dentro do raio de 1 metro.

Espécie	Total de ramos	Número de indivíduos	Ramos/ind
<i>Heteropterys campestris</i>	119	62	1,9
<i>Davilla elliptica</i>	131	93	1,4
<i>Protium ovatum</i>	302	190	1,6
Total	552	345	1,6

Antes da queima, a altura de *D. elliptica* variou entre 0,12 até 3,20 m sendo que possuem uma média de  $1,2 \pm 0,06$  m no controle e  $1,2 \pm 0,07$  m nas parcelas queimadas (Tabela 2). Para *H. campestris* a altura variou entre 0,2 até 2,5 m com uma média de  $1,0 \pm 0,06$  m no controle e  $0,7 \pm 0,03$  m nas parcelas queimadas. Por fim, a altura de *P. ovatum* variou entre 0,32 até 2,06 m sendo que possuem uma altura média de  $1,1 \pm 0,03$  m no controle  $0,9 \pm 0,03$  m nas queimadas. Quanto à frequência das alturas observadas, a classe modal de altura para os ramos foi entre 0.5 até 1.0 m de altura com 267 registros seguido pela classe entre 1.0 e 1.5 m com 171 registros. Por conseguinte, as espécies diferiram em altura entre as parcelas ( $AIC = 278.86$ ;  $p < 0.0001$ ).

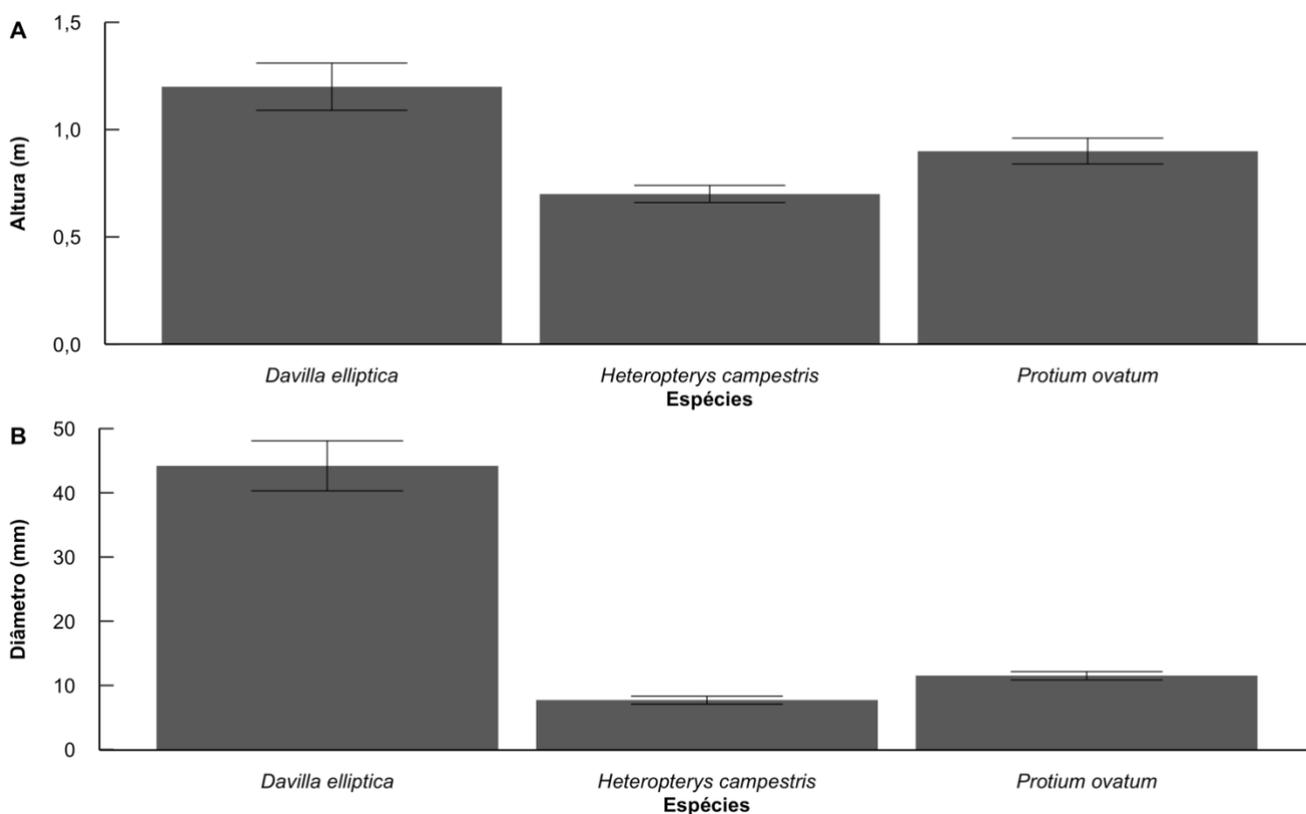
O diâmetro dos ramos de *D. elliptica* variou entre 4,65 até 98,48 mm com uma média de  $38 \pm 2,14$  mm no controle e  $43 \pm 3,06$  mm nas parcelas queimadas (Tabela 2). Para *H. campestris* a variação foi entre 3,20 até 31,25 mm com uma média de  $10 \pm 0,76$  mm no controle e  $0,8 \pm 0,40$  mm nas queimadas. Enquanto isso o diâmetro de *P. ovatum* variou entre 4,18 até 36,83 mm com média de  $12 \pm 0,43$  mm no controle e  $11 \pm 0,35$  mm nas parcelas queimadas. A classe modal de diâmetro de ramos se situou na faixa até 10,0 mm registrando 225 ramos

seguido pela classe até 20 mm com 196 registros. Somente o diâmetro de *P. ovatum* diferiu entre as parcelas (AIC = 1079.2;  $p < 0.001$ ).

**Tabela 5.** Altura e diâmetro médio de três espécies arbustivas inventariadas em área de Cerrado *sensu stricto* protegida de queima há 11 anos. A altura foi considerada a distância com relação ao solo e o diâmetro foi medido a 30 cm do solo.

Espécie	Parcela	Altura (m)	Diâmetro (mm)	Total de ramos
<i>Davilla elliptica</i>	Controle	1,2 ± 0,06	38 ± 2,14	74
<i>Davilla elliptica</i>	Queima	1,2 ± 0,07	43 ± 3,06	57
<i>Heteropterys campestris</i>	Controle	1,0 ± 0,06	10 ± 0,76	47
<i>Heteropterys campestris</i>	Queima	0,7 ± 0,03	08 ± 0,4	72
<i>Protium ovatum</i>	Controle	1,1 ± 0,03	12 ± 0,43	156
<i>Protium ovatum</i>	Queima	0,9 ± 0,03	11 ± 0,35	146

Dado o número desigual de indivíduos por parcela e por espécie, bem como a diferença significativa resultante das alturas e diâmetros pré-queima, investigamos se essa discrepância persistia nos dez indivíduos selecionados de cada espécie em cada uma das parcelas destinadas à queimada. No entanto, não observamos diferença significativa tanto em termos de altura quanto de diâmetro entre as parcelas. Portanto, os indivíduos de *H. campestris* eram encontrados com  $0,7 \pm 0,04$  m de altura e  $7,7 \pm 0,62$  mm de diâmetro, *D. elliptica*  $1,2 \pm 0,11$  m de altura e  $44,2 \pm 3,90$  mm de diâmetro e *P. ovatum*  $0,9 \pm 0,06$  m de altura e  $11,5 \pm 0,65$  mm de diâmetro (Figura 2). Desta forma, estes serão os valores utilizados como parâmetro para recuperação desses atributos.



**Figura 2.** Altura e diâmetro médio dos indivíduos selecionados por espécie para acompanhamento da recuperação após uma queimada no fim da estação chuvosa em uma área de Cerrado *sensu stricto*.

### b) Recuperação dos ramos por meio de rebrotas

Após a realização da queima, durante o subsequente acompanhamento do desenvolvimento das estruturas vegetativas e reprodutivas, não foi constatada mortalidade entre os 10 indivíduos selecionados de cada espécie em cada parcela e tratamento. Esses indivíduos foram alvo para avaliar o surgimento e desenvolvimento das rebrotas. Em relação à dinâmica da estrutura vegetativa, foi possível observar que a principal estratégia de resistência, tanto para *H. campestris* quanto para *P. ovatum* foi a capacidade de rebrotar a partir da base após o evento de *topkill* (Tabela 3).

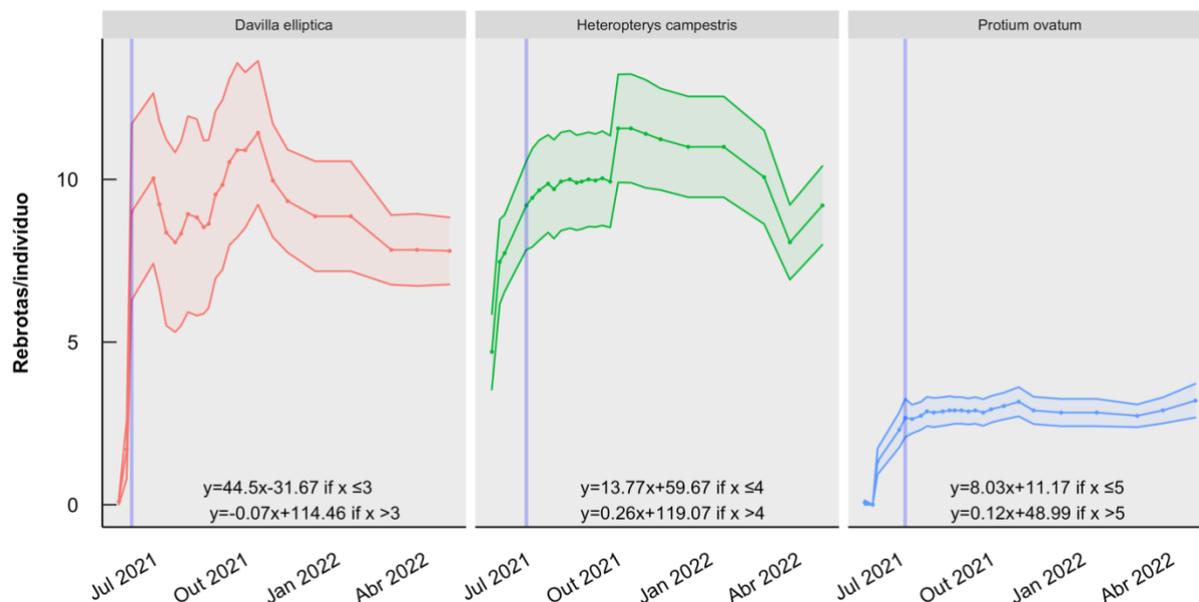
Por outro lado, no caso de *D. elliptica*, o acompanhamento revelou uma predominância de rebrotas aéreas, isto é, surgindo do tronco e dos ramos. Isso sugere que a estratégia de recuperação dessa espécie está centrada na renovação da copa (Tabela 3). Adicionalmente, é relevante ressaltar que, como consequência da queima ocorrida ao término da estação chuvosa, um percentual de aproximadamente 3% dos indivíduos de *D. elliptica* e *H. campestris* mantiveram sua copa verde.

**Tabela 6.** Classificação das rebrotas apresentadas por espécie após uma queimada no fim da estação chuvosa em uma área de Cerrado *sensu stricto*. Rebrotas basal foi considerada aquela que ocorre a partir do coroa basal dos indivíduos, rebrotas aéreas são aquelas que acontecem a partir de gemas aéreas dos ramos e verdes são os indivíduos que mantiveram a copa sem danos mesmo após a queima.

Espécie	Tipo de rebrota	Frequência absoluta	Frequência relativa (%)
<i>Davilla elliptica</i>	Aérea	19	66
<i>Davilla elliptica</i>	Basal	9	31
<i>Davilla elliptica</i>	Verde	1	3
<i>Heteropterys campestris</i>	Aérea	1	3
<i>Heteropterys campestris</i>	Basal	31	94
<i>Heteropterys campestris</i>	Verde	1	3
<i>Protium ovatum</i>	Aérea	4	12
<i>Protium ovatum</i>	Basal	28	88

Um mês após a queima *D. elliptica* atingiu um ponto de inflexão na produção de rebrotas, com uma média de  $9,0 \pm 2,7$  rebrotas por indivíduo (Figura 3). Dois meses após a queima, tanto *H. campestris* quanto *P. ovatum* atingiram os pontos de inflexão nos modelos e apresentaram um número médio de rebrotas por indivíduo, respectivamente, de  $9,2 \pm 1,4$  e  $2,7 \pm 0,6$  rebrotas (Figura 3).

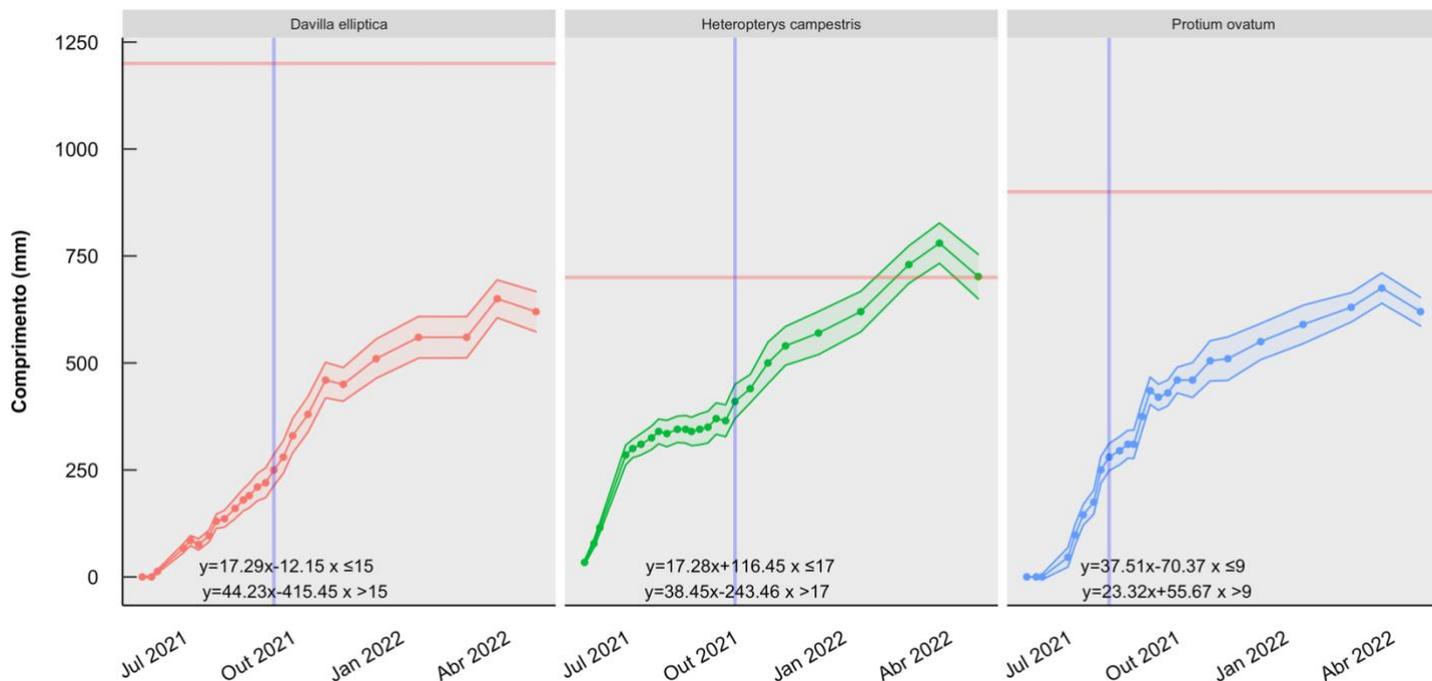
Cabe destacar que a trajetória dos modelos para o surgimento de rebrotas por indivíduo foi semelhante entre as espécies. Inicialmente, foi observado um aumento acentuado no número de rebrotas, refletido pela inclinação da curva no segmento 1 (Figura 3), sendo notável a maior inclinação em *D. elliptica*. Subsequentemente, houve um ponto de inflexão na curva, marcando uma transição para uma tendência de desaceleração, com inclinações próximas de zero no segmento 2 (Figura 3). Os valores máximos registrados para o número de rebrotas foram de  $11,4 \pm 2,2$  rebrotas por indivíduo para *D. elliptica* e  $11,5 \pm 1,7$  rebrotas por indivíduo para *H. campestris*, ambos cinco meses após a queima. Em contraste, *P. ovatum* alcançou  $3,2 \pm 0,5$  rebrotas por indivíduo somente após um ano da queima.



**Figura 3.** Modelos lineares segmentados para o número total de rebrotas produzido por três espécies de arbustos ao longo de um ano após queimada realizada no final da estação chuvosa. Linhas azuis representam os pontos de inflexão e as nuvens ao redor dos pontos representam o erro padrão da média.

### c) Arquitetura das plantas

No que diz respeito ao processo de investimento em comprimento das rebrotas pode ser percebido por meio dos modelos que os pontos de inflexão foram registrados primeiro em *P. ovatum* que investe intensivamente em crescimento durante suas primeiras semanas, alcançando  $280 \pm 30$  mm em três meses, e logo após essa fase, houve uma redução na taxa de crescimento em 38% (Figura 4). Por sua vez *D. elliptica* inicia seu processo com um crescimento moderado até o quarto mês após a queima, atingindo  $250 \pm 40$  mm, e então, após o ponto de inflexão, essa espécie passou a apresentar um crescimento mais acelerado, aumentando em 2,6 vezes em relação ao período anterior (Figura 4). Por sua vez, *H. campestris* levou cinco meses para chegar ao ponto de inflexão, atingindo  $410 \pm 40$  mm, e a inclinação entre esses dois pontos aumentou em 2,2 vezes (Figura 4). Para todas as espécies, o comprimento das rebrotas alcançou seu valor máximo em março de 2022, 10 meses após a queima. Nesse momento *D. elliptica* apresentou  $650 \pm 40$  mm, *H. campestris*  $780 \pm 50$  mm e *P. ovatum*  $680 \pm 40$  mm. De acordo com os modelos as três espécies possuem comportamentos distintos para o investimento em comprimento.



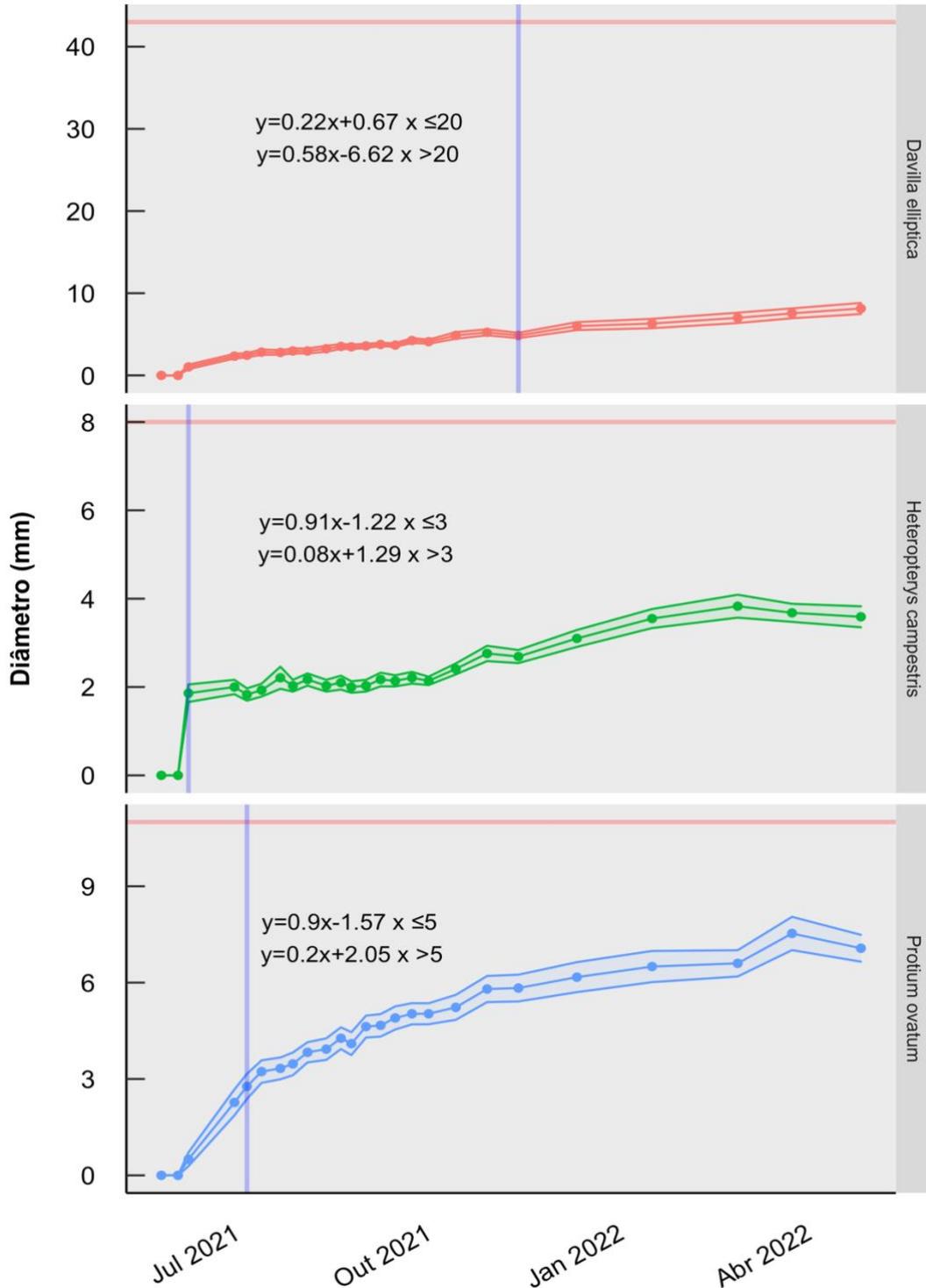
**Figura 4.** Modelos lineares segmentados para o comprimento das rebrotas de três espécies de arbustos mensurados ao longo de um ano após queimada realizada no final da estação chuvosa. Linhas vermelhas representam o valor médio da medida antes da queima. Linhas azuis representam os pontos de inflexão e as nuvens ao redor dos pontos representam o erro padrão da média.

Os modelos de diâmetro para *H. campestris* e *P. ovatum* compartilharam semelhança de investimento. No primeiro segmento, que engloba as primeiras semanas até o início do segundo mês após a queima, ocorre um aumento mais acelerado no diâmetro, o que pode ser inferido pelas inclinações mais pronunciadas das retas. Nesse ponto, *H. campestris* atinge um diâmetro de  $1,8 \pm 0,2$  mm, enquanto *P. ovatum* alcança  $2,3 \pm 0,4$  mm. A partir desse momento, o investimento no crescimento em diâmetro segue de maneira gradual e lenta (Figura 5).

Contrastando com essa dinâmica, *D. elliptica* mantém um crescimento igualmente rápido em ambos os segmentos do modelo. No entanto, seu ponto de inflexão só é atingido após seis meses após a queima, quando os indivíduos atingem um diâmetro de  $4,9 \pm 0,3$  mm, sendo que o ritmo de crescimento aumenta significativamente no segundo segmento, alcançando uma taxa 2,6 vezes maior (Figura 5).

*Heteropterys campestris* é a primeira espécie a atingir o valor máximo de diâmetro, 10 meses após a queima com  $3,8 \pm 0,2$  mm. Em seguida, após 11 meses, *P. ovatum* atinge seu diâmetro máximo de  $7,5 \pm 0,5$  mm, e por último, *D. elliptica*, após 12 meses, atinge seu diâmetro

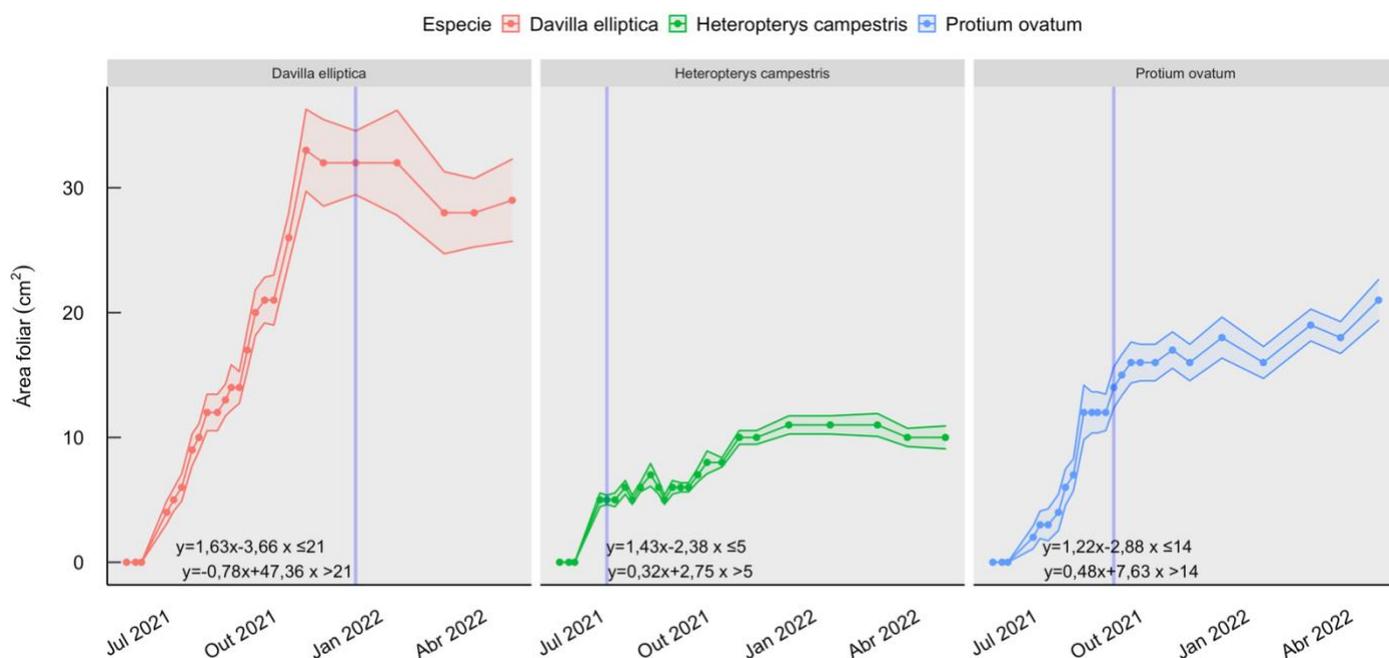
máximo de  $8,1 \pm 0,7$  mm. Estes valores representam 49%, 65% e 18% dos valores pré-queima para *H. campestres*, *P. ovatum* e *D. elliptica*.



**Figura 5.** Modelos lineares segmentados para o diâmetro das rebrotas de três espécies de arbustos mensurados ao longo de um ano após queimada realizada no final da estação chuvosa. Linhas vermelhas representam o valor médio da medida antes da queima. Linhas azuis representam os pontos de inflexão e as nuvens ao redor dos pontos representam o erro padrão da média. Os eixos y das figuras variaram em escala para cada espécie.

À respeito da área foliar, *D. elliptica* é a primeira a alcançar o seu valor máximo  $32,6 \pm 3,3$   $\text{cm}^2$  cinco meses após a queima. Após sete meses *H. campestris* alcança o seu máximo  $11,4 \pm 0,7$   $\text{cm}^2$  e, por fim, *P. ovatum* tem seu tamanho máximo após 12 meses com  $21,2 \pm 1,7$   $\text{cm}^2$ . Para atingir esse resultado, a análise dos modelos revela que todas as espécies apresentam um rápido aumento em suas áreas foliares no primeiro segmento (Figura 6). De maneira surpreendente, *H. campestris* atinge seu ponto de inflexão em apenas dois meses, com uma área de  $5,0 \pm 0,4$   $\text{cm}^2$ , reduzindo seu crescimento em 88%, embora continue a investir em área foliar posteriormente. De forma semelhante, *P. ovatum* atinge seu ponto de inflexão após quatro meses da queima, alcançando  $14,1 \pm 1,6$   $\text{cm}^2$ , e diminuindo o investimento em área foliar em 61%, também mantendo um crescimento mais lento. No entanto, *D. elliptica* passa a reduzir a área foliar após o ponto de inclinação ( $31,9 \pm 2,5$   $\text{cm}^2$ ) alcançado sete meses após a queima (Figura 6).

Investimento reprodutivo



**Figura 6.** Modelos lineares segmentados para a área foliar das rebrotas de três espécies de arbustos medidas pelo período de um ano após uma queimada no fim da estação chuvosa. Linhas azuis representam os pontos de inflexão. Linhas vermelhas representam o valor médio da medida antes da queima. As nuvens representam o erro padrão.

#### d) Investimento reprodutivo

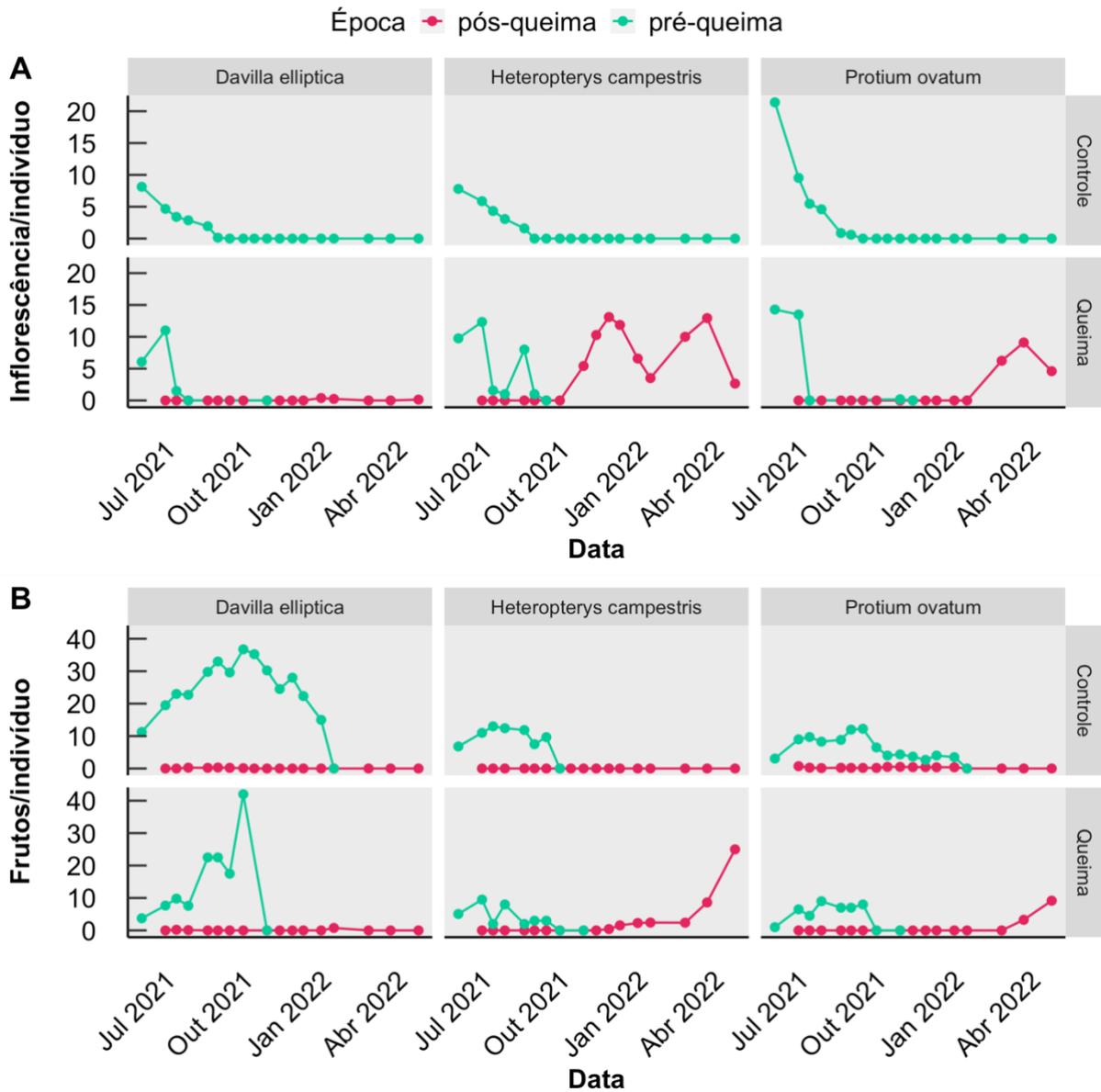
No contexto do investimento reprodutivo, cabe iniciar a análise considerando a quantidade de inflorescências e frutos que foram mantidos pelas espécies logo após à queima, ou seja, aqueles que permaneceram sem danos aparentes causados pelo fogo graças a baixa intensidade e a heterogeneidade do fogo nas três parcelas (Figura 1B). Em relação as inflorescências em *D. elliptica*, observa-se que o pico de registros de inflorescências ocorreu nas primeiras semanas subsequentes à queima. Na área queimada, a média de inflorescências por indivíduo foi de 6,1 enquanto na área de controle, esse número foi de 8,1 (Figura 7a).

Da mesma forma, *P. ovatum* também apresentou nas primeiras semanas após à queima, inflorescências não danificadas pelo fogo atingindo uma média de 14,2 inflorescências por indivíduo na área queimada e 21,4 na área controle (Figura 7a). No entanto, ao contrário de *D. elliptica*, *P. ovatum* exibiu um segundo pico de floração exclusivamente na área queimada, atingindo uma média de 9,1 inflorescências por indivíduo após 10 meses da ocorrência do incêndio (Figura 7a).

Por sua vez, *H. campestris* também apresentou o pico nos registros de inflorescências na área controle nas semanas subsequentes à queima, com uma média de 7,8 inflorescências por indivíduo. Enquanto isso, na área queimada era possível observar, nesse mesmo período, uma média de 9,7 inflorescências não danificadas por indivíduo. No entanto, na área queimada, foram registrados mais dois picos adicionais de floração, ou seja, novos picos de produção de inflorescência: o primeiro, seis meses após a queima, alcançando uma média de 13,1 inflorescências por indivíduo, e o segundo, após 10 meses da queima, atingindo uma média de 12,9 inflorescências por indivíduo (Figura 7a). Enquanto isso, a área controle já não existiam mais inflorescências.

É possível observar a presença de frutos, após a passagem do fogo, em *D. elliptica* até oito meses após a queima, sendo que na área controle chegam a ser contabilizados 11,2 frutos/indivíduo, 3 vezes mais que na que na área queimada, onde o máximo foi registrado 3,7 frutos/indivíduo que foram mantidos da produção pré-queima nos indivíduos não danificados pelo fogo. Por sua vez, *P. ovatum* produz frutos na área controle até oito meses após a queima, com o valor máximo de 5,1 frutos/indivíduo, porém, na área queimada esse número já era aproximadamente zero três meses após a queima. A área queimada apresenta um segundo pico de frutificação (9,2 frutos/indivíduo) um ano após a queima, ou seja, a produção de novos frutos enquanto o controle não apresentava frutos. *Heteroterys campestris* no controle apresenta 6,8 frutos/indivíduo no mês seguinte à queima e deixa de apresentar frutos quatro meses após a queima. Por outro lado na área queimada é possível identificar frutos da produção pré queima

até 7 meses após a queima e um novo pico de produção de frutos apresenta na área queimada 25,0 novos frutos/indivíduo um ano após a queima.



**Figura 7.** Número de inflorescências por indivíduos e número de frutos por indivíduo de três espécies de arbustos acompanhadas por um ano após uma queimada no fim da estação chuvosa em uma área de Cerrado *sensu stricto*. Linhas verdes representam o investimento reprodutivo que teve início antes da queima e foi mantido na área queimada após o fogo com queima heterogênea. Linhas vermelhas representam novos picos de investimento reprodutivo.

## Discussão

Os arbustos são uma importante forma de vida para a vegetação do Cerrado, tendo em vista sua presença frequente em diversas fitofisionomias e em diversas paisagens, sendo que apresentam um conjunto de características que favorece sua existência nesse ecossistema (Rundel 1991; Amaral et al. 2017; Giroldo et al. 2017). Entre essas características, algumas

podem ser apontadas como vantajosas para garantir a recuperação pós-queima como a sua estrutura com vários ramos de crescimento rápido (Zizka et al. 2014), juntamente, com sua capacidade de investir em órgãos reprodutivos ainda durante a recuperação de sua estrutura vegetativa (Miyanishi e Kellman 1986; Franceschinelli e Bowa 2005; Schmidt et al. 2005; Silva e Santos 2008; Dodonov et al. 2018). Neste estudo, foi evidenciado que no Cerrado, as espécies arbustivas após as queimadas podem apresentar uma estrutura com uma média de 10 rebrotas por indivíduo (Figura 3), comprimentos de até 1 m e antecipação da fase reprodutiva (Figura 7). Isso contrasta com o padrão da comunidade arbustiva após longos períodos de proteção do fogo, como aquelas identificadas em nosso estudo durante o inventário pré-queima.

Após mais de 10 anos de proteção contra o fogo, os arbustos exibem uma arquitetura limitada a no máximo dois ramos por indivíduo, com alturas predominantemente variando entre 0,5 e 1,5 metros, estando, portanto, dentro da zona de chamas durante queimadas de Cerrado (Castro e Kauffman 1998). Além disso, o diâmetro das espécies apresentou variações, não sendo possível estabelecer um intervalo comum para essa medida para as espécies estudadas. Contudo, é relevante destacar que o maior diâmetro registrado foi de 98 mm. Hoffman e Solbrig (2003) e Hoffman et al. (2012) sugeriram que seria necessário diâmetro mínimo de 100 mm para assegurar uma espessura mínima de casca de 6 mm que permitiria que pelo menos 50% dos indivíduos não sofressem *topkill* durante um evento de fogo. Por sua vez a espessura da casca é reconhecida como uma estratégia adaptativa para resistir ao fogo em savanas Neotropicais (Lawes et al. 2011; Dantas e Pausas 2013), garantindo o isolamento térmico e a proteção dos tecidos meristemáticos. Portanto, essa seria uma maneira de proteger os tecidos vegetais durante queimadas de baixa intensidade, como as que ocorrem de forma natural no Cerrado, ou as que são realizadas como forma de manejo como nesse estudo. Vale ressaltar que, em casos de queimadas de alta intensidade, a espessura da casca necessária para isolamento térmico passa para 9 mm (Hoffman e Solbrig, 2003; Hoffman et al. 2012). Sendo assim, considerando que a grande maioria dos ramos estavam contidos na altura das chamas e o diâmetro não garante o isolamento térmico se justifica a alta incidência de *topkill* observada em *H. campestris* e *P. ovatum*. Coincidentemente, Hoffman e Solbrig (2003) também relataram uma taxa de 100% de ocorrência de *topkill* em *P. ovatum*.

A perda da parte aérea, *topkill*, ou de um grande número de ramos foi rapidamente recuperada dentro da primeira estação de crescimento após a queima. Isso porque ocorre uma rápida disponibilização dos nutrientes depositados com as cinzas, que serão solubilizados com a ocorrência das chuvas (Coutinho et al., 1982), associada a uma alta capacidade de rebrota e recuperação da parte vegetativa dos arbustos (Zizka et al., 2014). A vegetação do Cerrado

apresenta uma grande proporção de fitomassa em suas estruturas radiculares, conforme indicado por Castro e Kauffmann (1998). A presença desses órgãos de reserva, protegidos no subsolo, confere uma vantagem notável à recuperação da parte aérea após distúrbios, possibilitando a mobilização eficaz de nutrientes e a ativação do banco de gemas (Moraes et al. 2016; Pausas et al. 2018). Adicionalmente, é pertinente observar que os carboidratos solúveis armazenados nas reservas subterrâneas se encontram mais prontamente disponíveis para as plantas após queimadas ocorridas durante a estação chuvosa, uma vez que esses carboidratos não estarão polimerizados para atuar na manutenção do equilíbrio hídrico (Moraes et al. 2016). Ademais, as plantas também passam a ter acesso aos nutrientes presentes em solução no solo, graças ao aporte proporcionado pela lixiviação das cinzas resultantes do incêndio

Os dados após a queima revelam uma redução tanto no comprimento das rebrotas em comparação com as alturas pré-queima, quanto mais notavelmente no diâmetro dessas rebrotas. Nota-se que somente 49% e 65% do diâmetro original de *H. campestris* e *P. ovatum*, respectivamente, são recuperados ao longo de um período de um ano. Os modelos indicam que o aumento no diâmetro ocorre de forma gradual e branda, em grande parte se justifica ao custo do crescimento secundário que deve ser arcado pelos indivíduos (Oliveira et al., 2015). Essa observação sugere que uma frequência anual de queimadas resultaria em sucessivos *topkill* para essas espécies (Hoffman e Solbrig, 2003; Hoffman et al. 2012), o que poderia resultar em significativa alteração nas suas arquiteturas e diminuição de suas dimensões. Em contraste, *D. elliptica* apresenta uma recuperação de 18% do seu diâmetro em relação ao pré-queima, pois esse era na maioria dos casos o diâmetro das rebrotas aéreas, que não seria esperado alcançar o diâmetro do ramo principal. Isso se deve à sua menor suscetibilidade ao *topkill*, já que a maioria dos indivíduos não sofreu essa interrupção em seu crescimento, necessitando apenas da reconstituição de suas copas (Gomes et al., 2021). Nesse sentido, é evidente que *D. elliptica* permaneceu relativamente intacta, e queimadas de baixa intensidade, como as conduzidas nesse experimento, continuariam impactando somente à copa dessa espécie. Cabe destacar que anteriormente, a importância da espessura da casca e do diâmetro do ramo já foram apontados como principais preditores para essa estratégia de rebrota (Souchie et al., 2017).

Além disso, após o *topkill* observa-se um aumento significativo ao longo do tempo no número de rebrotas. Apontando a estratégia de rebrotas como uma alternativa predominante na recuperação dos arbustos (Souchie et al., 2017; Gomes et al., 2021). Em particular, *H. campestris* demonstra uma taxa seis vezes maior de emissão de rebrotas em relação ao número de ramos por indivíduo antes da queima, enquanto *P. ovatum* apresenta um aumento de duas vezes. Quanto a *D. elliptica*, essa comparação não é direta, dado que a espécie geralmente

regenera a copa. Entretanto, ela alcança os registros mais expressivos de área foliar, o que beneficia sua produtividade. Sendo assim, o que vemos em seguida ao *topkill* é um entouceiramento dos indivíduos sendo que o processo de autopoda dessas rebrotas ocorre em um período maior que o 1 ano (Hoffman, 1998). Além disso, percebe-se um investimento em superfície fotossintética para garantia de suprimentos. Desta forma, levando em conta a baixa intensidade das queimas e formação de manchas não queimadas, com o entouceiramento as chances de pelo menos um dos ramos escapar do *topkill* aumentam para futuras queimadas com a nova estrutura do arbusto. Pois, com o entouceiramento, seria necessária uma queimada com alto tempo de residência para causar a morte de todos os ramos e, conseqüentemente, o *topkill* do indivíduo, processo similar ao que já foi percebido em outros estudos de fogo no Cerrado para touceiras de gramíneas (Gorgone-Barbosa et al., 2014), e pode ser um processo interessante de resistência ao fogo a ser confirmado para os arbustos. A superfície foliar por sua vez, desempenha um papel crucial como fonte de recursos da recuperação dos atributos perdidos como comprimento e diâmetro.

Em todos os processos de recuperação das estruturas vegetativas, podemos identificar um padrão claro. Inicialmente, há uma alocação de recursos para a geração de novas rebrotas, a qual atinge seu ponto de inflexão nas primeiras semanas após a queima. Após essa fase, observa-se uma mudança na inclinação da curva, aproximando-se de zero, indicando que a maioria dessas rebrotas se estabelece e é mantida (Figura 3). Posteriormente, observamos um notável aumento na área foliar até aproximadamente o quinto mês após a queima (Figura 6), com *D. elliptica*, em particular, estendendo esse crescimento até o oitavo mês. Isso é especialmente significativo, uma vez que *D. elliptica* está em um processo de recuperação da copa, alcançando um pico na área foliar, que posteriormente sofre uma redução, caracterizando uma estratégia de supercompensação (Garcia & Eubanks 2019, Ramula et al., 2019). Nas demais espécies, o aumento da área foliar é mais moderado, refletindo um processo de gradual recomposição da copa. Cabe destacar que, Scalon et al. (2020) mostram que o aumento de área foliar é uma estratégia pós-queima presente em grupos de lenhosas mais afetados por *topkill*.

Com o passar do tempo, cerca de cinco meses após a queima, observa-se um aumento no investimento em comprimento para *D. elliptica* e *H. campestris*. Essa mudança pode ser atribuída à possível disponibilidade de recursos proporcionada pela expansão prévia da área foliar e pelo início de outra estação chuvosa. Por outro lado, *P. ovatum* mantém um ritmo mais moderado de investimento em comprimento, com uma breve redução após três meses de crescimento. É digno de nota que todas as espécies alcançam seus comprimentos máximos em março de 2022, aproximadamente dez meses após a queima, período coincidente com o auge

da estação chuvosa. Por fim, o investimento em diâmetro se caracteriza por um ritmo constante em todas as espécies, um comportamento cadenciado que se destaca nas trajetórias de recuperação após o fogo. Entre as arbóreas pode ser apontado como estratégias para resistências à altas frequências de queima, casca espessa que fornece o isolamento térmico para os tecidos a fim de evitar os danos causados pelas altas temperaturas. Sendo assim, a mortalidade é rara e será constatada mais frequentemente entre os indivíduos com diâmetro menor que 3 cm (Medeiros e Miranda, 2008; Souchie et al., 2017). O efeito mais significativo do fogo é percebido nas partes altas das árvores, levando à perda de ramos (Gawryszewski et al., 2020). Quando se trata da recuperação após o incêndio, os indivíduos arbóreos que superam o limiar de diâmetro tendem a recuperar sua estrutura a partir de rebrotas aéreas (Souchie et al., 2017). No entanto, Machida et al. (2021), pondera a importância de que frequência de queima tende a aumentar a suscetibilidade de danos entre indivíduos lenhosos e um intervalo de 8 anos seria necessário para garantir a sua recuperação estrutural.

No inventário pré-queima as três espécies estavam no seu período reprodutivo apresentando flores e frutos (Figura 7). Como a queima não foi homogênea nas parcelas (Figura 1) e com altura de chama de cerca de 2m vários indivíduos não perderam suas estruturas reprodutivas durante a queima. Desta forma, nota-se que a floração registrada logo no início de nosso período de avaliação se prolonga por até cinco meses no controle e se encerra mais rapidamente na área queimada, possivelmente devido a prejuízo causado pelo fogo. De forma similar para a presença de frutos, que podem ser encontrados até oito meses após a queima no controle, mas na área queimada são observados em menor número e por um período mais curto. *Heteropteris campestris* e *P. ovatum* tiveram a floração antecipada em relação aos indivíduos da área controle podendo ser classificadas como estimuladas pelo fogo de acordo com Lamont e Downes (2011) e tornando mais conspícuo o processo reprodutivo que tende a ser reduzido em longos períodos de supressão ao fogo (Franceschinelli e Bowa, 2005). Além disso, vale destacar que *H. campestris* também mostra uma floração se iniciando de forma bem precoce cerca de cinco meses após a queima, antes mesmo do início da estação chuvosa e com um segundo pico registrado mais tarde ainda no primeiro ano pós queima. Sendo assim, fica claro um efeito do fogo estimulando a floração (Lamont e Downes, 2011). Cabe fazer a ressalva que Dodonov et al. (2018) encontram para uma espécie arbustiva (*Schefflera vinosa*) um número similar de frutos maduros tanto na área queimada quanto na não queimada, apesar da intensa floração e frutificação vista após o fogo. Neste sentido, cabe investigar se o investimento reprodutivo visto nas espécies aqui estudadas resulta em sementes viáveis ou mesmo na

germinação destas sementes. De forma similar, para o estrato herbáceo já foi visto que o estímulo a floração pós queima não se configura em sementes viáveis para todas as espécies (Fontenele et al., 2020). Além disso, no que diz respeito à reprodução, é comum ver em arbóreas uma diminuição ou até mesmo a ausência de frutos no ano seguinte ao fogo, em muitos casos com uma baixa probabilidade de frutificação nos primeiros anos após a queima (Felfili et al., 1999; Palermo e Miranda, 2012; Françoso et al., 2014; Gomes et al. 2021). Já para arbustos, notamos que a reprodução ocorre no mesmo ano da queima, o que também foi corroborado anteriormente (Miyaniishi e Kellman 1986; Franceschinelli e Bowa 2005; Schmidt et al. 2005; Silva e Santos 2008; Sousa e Cunha, 2018; Dodonov et al., 2018).

Os dados apresentados neste estudo corroboram a premissa de que a estrutura do estrato lenhoso no Cerrado é influenciada pela frequência das queimadas, sustentando assim a perspectiva inicialmente proposta por Eiten (1972). Cabe ainda ressaltar essa abordagem poderia ser ampliada para contemplar diferentes recortes geográficos, com o intuito de considerar a influência da variação dos tipos de solo para presença de arbustos.

Nesta direção, é necessário esclarecer a definição do que exatamente caracteriza um arbusto não é simples especialmente em contraste com o restante do estrato lenhoso. Uma abordagem ampla é proposta por Dansereau (1951), que considera seis aspectos dos indivíduos: o primeiro é a ideia geral de "forma de vida" da espécie, o segundo é a altura categorizada em pequena (< 0,5 m), média (> 0,5 m e < 2 m) e grande (> 2 m até 8 m), o terceiro é a frequência de presença de órgãos vegetativos, enquanto as demais estão relacionadas a características foliares e à cobertura das espécies. Por outro lado, a definição clássica de Raunkiaer (1934) se baseia principalmente na posição do meristema apical, onde os arbustos abrangem as caméfitas (com meristema ao nível do solo) e parte das fanerófitas (com meristema acima do solo).

Fazendo um parêntese a definição proposta por Raunkiaer (1934) facilita a compreensão de qual a razão temos uma baixa mortalidade de arbustos mesmo na ausência de um isolamento térmico fornecido pela casca. Uma vez que os arbustos podem ser cametófitos e suas gemas estarem protegidas pelo solo, que garante um excelente isolamento térmico, ou podem possuir um banco de gemas nos órgãos subterrâneos também protegidas das altas temperaturas durante a passagem do fogo.

Por outro lado, Zizka et al. (2014) argumentam que os arbustos são plantas lenhosas de estatura baixa (até 3 m de altura), caracterizadas por uma alta capacidade de rebrota e reprodução em alturas reduzidas. Essas plantas geralmente apresentam muitos ramos, uma copa densa e relativamente ampla, e um crescimento de altura em relação ao diâmetro dos ramos que é relativamente lento. Essa foi a definição que melhor se adequou aos dados aqui apresentados

e a assume-se como pano de fundo teórico. Essa definição também se alinha com as descrições de arbustos utilizadas na literatura do Cerrado, onde a definição é frequentemente baseada apenas na altura, com uma média em torno de 2 m (Miyaniishi e Kellman, 1986; Giroldo et al., 2017; Sousa e Cunha, 2018; Dodonov et al., 2018). Contudo, vale mencionar que Sanaiotti e Magnusson (1995) definem arbustos como lenhosas com diâmetro inferior a 5 cm, a 30 cm acima do solo. Porém, essa definição pode não abranger completamente algumas espécies, já que, de acordo com os dados aqui apresentados esse limite incluir a classe modal dos indivíduos, mas há casos em que os registros ultrapassam esse valor.

Conforme já ressaltado, os impactos do fogo sobre os arbustos do Cerrado têm sido pouco explorados (Gomes et al., 2018), no entanto, é importante observar um outro viés presente nos dados ecológicos relacionados ao fogo. A maioria dos estudos sobre os efeitos do fogo na vegetação do Cerrado se concentra em queimadas realizadas durante a estação seca, ou seja, em períodos de queimadas antrópicas fora da época natural de queima. Nesta direção, o Manejo Integrado do Fogo, que é atualmente implementado em unidades de conservação no Brasil, opta por conduzir queimadas durante a estação chuvosa (Schmidt et al., 2018; Berlinck e Batista, 2020). No entanto, esse enfoque ainda carece de um embasamento científico robusto acerca dos potenciais impactos do fogo sobre a vegetação. Dentro dessa perspectiva, os resultados apresentados neste estudo contribuem de maneira significativa para preencher essa lacuna de conhecimento trabalhando com essas queimadas de manejo nessa época de queima.

Em síntese, nosso estudo mostra que por meio de uma estratégia de tolerância, os arbustos são uma forma de vida que evita os efeitos do fogo com sua copa mais ampla e densa que a de arbóreas, alcançando sua maturidade reprodutiva com uma baixa estatura, rebrotando vigorosamente após o *topkill* e recuperando sua capacidade reprodutiva rapidamente após a queima.

## Referências

- Amaral AG, Munhoz CBR, Walter BMT, Aguirre-Gutiérrez J and Raes N (2017) Richness pattern and phytogeography of the Cerrado herb–shrub flora and implications for conservation. *Journal of Vegetation Science* 28, 848–858.
- Bellingham PJ and Sparrow AD (2000) Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos* 89, 409–416.
- Bond WJ and Midgley JJ (2001) Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in ecology and evolution* 16, 45–51.
- Castro EA and 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.
- Coutinho LM, De Vuono YS, Lousa JS (1982) Aspectos ecológicos do fogo no cerrado. IV - A época da queimada e a produtividade primária líquida epigéia do estrato herbáceo subarbustivo. *Revista Brasileira de Botânica* 5, 37–41.
- Dansereau P (1951) Description and recording of vegetation upon a structural basis. *Ecological Society of America* 32, 172–229.
- Dantas VDL and Pausas JG (2013) The lanky and the corky: fire-escape strategies in savanna woody species. *Journal of Ecology* 101, 1265–1272.
- Dodonov P, Zanelli CB and Silva-Matos DM (2017) Effects of an accidental dry-season fire on the reproductive phenology of two Neotropical savanna shrubs. *Brazilian Journal of Biology* 78, 564–573.
- Durigan G (2020) Zero-fire: not possible nor desirable in the Cerrado of Brazil. *Flora* 268, 151612.
- Eiten G (1972) The Cerrado vegetation of Brazil. *The Botanical Review* 38 201–341.
- Enright NJ, Fontaine JB, Lamont BB, Miller BP and Westcott VC (2014) Resistance and resilience to changing climate and fire regime depend on plant functional traits. *Journal of Ecology* 102, 1572–1581.

- Felfili J, Silva Júnior MCD, Dias BJ and Rezende AV (1999) Estudo fenológico de *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville no cerrado sensu stricto da fazenda Água Limpa no distrito federal, Brasil. *Brazilian Journal of Botany* 22, 83-90.
- Follador GLPP, Cassino RF, Varajão AFDC and Bittencourt JS (2023). Paleofires and vegetation in a Late Pleistocene paleolake (> 43 ka bp) of the savannas of central Brazil. *Journal of Quaternary Science*
- Fontenele HG, Cruz-Lima LF, Pacheco-Filho JL, and Miranda HS (2020) Burning grasses, poor seeds: post-fire reproduction of early-flowering Neotropical savanna grasses produces low-quality seeds. *Plant Ecology* 221, 1265-1274.
- Franceschinelli EV and Bawa KS (2005) The post-fire effects on the outcrossing rate of a Brazilian savannah shrub, *Helicteres sacarolha* A.St.-Hil. *Revista Brasileira de Botânica* 28 163–170.
- Françoso R, Guaraldo ADC, Prada M, Paiva AO, Mota EH and Pinto JRR (2014) Fenologia e produção de frutos de *Caryocar brasiliense* Cambess. e *Enterolobium gummiferum* (Mart.) JF Macbr. em diferentes regimes de queima. *Revista Árvore* 38, 579-590.
- Garcia LC, and Eubanks MD (2019) Overcompensation for insect herbivory: a review and meta-analysis of the evidence. *Ecology* 100:e02585.
- Gawryszewski FM, Sato MN and Miranda HS (2020) Frequent fires alter tree architecture and impair reproduction of a common fire-tolerant savanna tree. *Plant Biology* 22, 106-112.
- Giroldo AB, Scariot A and Hoffmann WA (2017) Trait shifts associated with the subshrub life-history strategy in a tropical savanna. *Oecologia* 185, 281–291.
- Gorgone-Barbosa E, Pivello VR, Bautista S, Zupo T, Rissi MN, Fidelis A (2015) How can an invasive grass affect fire behavior in a tropical savanna? A community and individual plant level approach. *Biological Invasions*, 17, 423-431.
- Gomes L, Lenza E, Souchie FF, Pinto JRR, Maracahipes-Santos L, Furtado MT, Silvério D (2021) Long-term post-fire resprouting dynamics and reproduction of woody species in a Brazilian savanna. *Basic and Applied Ecology* 56, 58-71.
- Gomes L, Miranda HS and Bustamante MMC (2018) How can we advance the knowledge on the behavior and effects of fire in the Cerrado biome? *Forest Ecology and Management* 417, 281–290.

- Hartig F (2022). DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models. R package version 0.4.5, <<https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>>.
- Hoffmann WA (1998) Post-burn reproduction of woody plants in a neotropical savanna: the relative importance of sexual and vegetative reproduction. *Journal of Applied Ecology* 35, 422-433.
- Hoffmann WA (1998) Post-burn reproduction of woody plants in a neotropical savanna: the relative importance of sexual and vegetative reproduction. *Journal of Applied Ecology* 35, 422-433.
- Hoffmann WA (2002) Direct and indirect effects of fire on radial growth of cerrado savanna trees. *Journal of Tropical Ecology* 18, 137-142.
- Hoffmann WA and Solbrig OT (2003) The role of topkill in the differential response of savanna woody species to fire. *Forest ecology and management* 180, 273-286.
- Hoffmann WA, Geiger EL, Gotsch SG, Rossatto DR, Silva LC, Lau OL, Haridasan M and Franco AC (2012) Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecology Letters* 15, 759-768.
- Honda EA and Durigan G (2016) Woody encroachment and its consequences on hydrological processes in the savannah. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 37, 20150313.
- Kvěv J and Marshall JK (1971) Assessment of leaf area and other assimilating plant surfaces. In: Sestak Z, Catsky J and Jarvis P G. (Eds) *Plant photosynthetic production: manual of methods*. Dr W. Junk, The Hague, The Netherlands, pp 517–555.
- Lamont BB, Downes KS 2011 Fire-stimulated flowering among resprouters and geophytes in Australia and South Africa. *Plant Ecology* 212, 2111–2125.
- Lavorel S, McIntyre S, Landsberg J and Forbes TDA (1997) Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution* 12, 474–478.

- Lawes M J, Adie H, Russell-Smith J, Murphy B and Midgley J J (2011) How do small savanna trees avoid stem mortality by fire? The roles of stem diameter, height and bark thickness. *Ecosphere*, 2, 1-13.
- Machida WS, Gomes L, Moser P, Castro IB, Miranda SC, Silva-Júnior MC, Bustamante MMC (2021) Long term post-fire recovery of woody plants in savannas of central Brazil. *Forest Ecology and Management*, 493(April), 119255.
- Medeiros MB and 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.
- Menges ES, Smith SA, Olano JM, Schafer JL, Clarke G and Main K (2020) Effects of frequent fire and mowing on resprouting shrubs of Florida scrub, USA. *Fire Ecology* 16, 1-17.
- Miyanishi K and Kellman M (1986) The role of fire in recruitment of two Neotropical savanna shrubs, *Miconia albicans* and *Clidemia sericea*. *Biotropica* 18, 224–230.
- Montoya E, Rull V, Stansell ND, Abbott MB, Nogué S, Bird BW and Díaz WA (2011) Forest–savanna–morichal dynamics in relation to fire and human occupation in the southern Gran Sabana (SE Venezuela) during the last millennia. *Quaternary Research* 76, 335-344.
- Moraes MG, Carvalho MAM, Franco AC, Pollock CJ, Figueiredo-Ribeiro R de CL (2016) Fire and Drought: Soluble Carbohydrate Storage and Survival Mechanisms in Herbaceous Plants from the Cerrado. *BioScience* 66, 107–117.
- Moreira AG (2000) Effects of fire protection on savanna structure in Central Brazil. *Journal of Biogeography* 27, 1021-1029.
- Munhoz CBR and Felfili JM (2005) Fenologia do estrato herbáceo-subarbustivo de uma comunidade de campo sujo na Fazenda Água Limpa no Distrito Federal, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 19, 979–988.
- Nardoto GB, Souza MP and Franco AC (1998) Estabelecimento e padrões sazonais de produtividade de *Kielmeyera coriacea* (Spr) Mart. nos cerrados do Planalto Central: efeitos do estresse hídrico e sombreamento. *Brazilian Journal of Botany* 21, 313-319.
- Oliveira MCD, Ribeiro JF, Passos FB, Aquino FDG, Oliveira FF, and Sousa SRD (2015) Crescimento de espécies nativas em um plantio de recuperação de Cerrado sentido restrito no Distrito Federal, Brasil. *R. bras. Bioci.*, 13, 25-32.
- Oliveira PE and Silva JC (1993) Reproductive biology of two species of *Kielmeyera* (Guttiferae) in the cerrados of Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 9, 67-79.

- 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.
- Pinheiro LFS, Kansbock, L, Rossatto, D. R. and Kolb RM (2022) Woody plant encroachment constrains regeneration of ground-layer species in a neotropical savanna from seeds. *Austral Ecology* 47, 674-684.
- Ramula S, Paige KN, Lennartsson T, and Tuomi J (2019) Overcompensation: a 30-year perspective. *Ecology* 100: e02667.
- Raunkiaer C (1934) *The life-forms of plants and statistical plant geography*. Oxford University, Clarendon Press, London.
- Ribeiro JF and Walter BMT (1998) Fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano SM and Almeida SP (Eds.) *Cerrado ambiente e flora*. Embrapa-CPAC, Planaltina, Brazil, pp. 89–168.
- Rossatto DR, de Araújo PE, da Silva BHP and Franco AC (2018) Photosynthetic responses of understory savanna plants: Implications for plant persistence in savannas under tree encroachment. *Flora*, 240, 34-39.
- Rundel PW (1991) Shrub life-forms. In: Mooney HA, Winner WE and Pell EJ (Eds.) *Response of Plants to Multiple Stresses*. Elsevier, pp. 345-370.
- Sanaïotti TM and Magnusson WE (1995) Effects of annual fires on the production of fleshy fruits eaten by birds in a Brazilian Amazonian savanna. *Journal of Tropical Ecology* 11, 53–65.
- Sano EE, Rodrigues AA, Martins ES, Bettioli GM, Bustamante MM, Bezerra AS, Couto Jr AF, Vasconcelos V, Schüler and 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.
- Scalon MC, Domingos MCBF, Cruz JAW, Marimon-Júnior BH, Marimon SB and Oliveras I (2020) Diversity of functional trade-offs enhances survival after fire in Neotropical savanna species. *Journal of Vegetation Science* 31, 139-150.
- Schmidt IB, Moura LC, Ferreira MC, Eloy L, Sampaio AB, Dias PA and Berlinck CN (2018) Fire management in the Brazilian savanna: First steps and the way forward. *Journal of Applied Ecology* 55, 2094-2101.

- SIBBR (Sistema de Informação sobre a Biodiversidade Brasileira). (2023). ALA-BIE - Atlas de Vida e Ambiente do Brasil. Disponível em <https://ala-bie.sibbr.gov.br/ala-bie/>
- Silva CSP and Santos ML (2008) Comportamento fenológico no evento pós-queima e biologia reprodutiva de *Spiranthera odoratissima* A. St.-Hil. (Rutaceae). Biotemas 21, 29–39.
- Simon MF, Grether R, de Queiroz LP, Skema C, Pennington RT and Hughes CE (2009) Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. Proceedings of the National Academy of Sciences 106, 20359-20364.
- Souchie FF, Pinto JRR, Lenza E, Gomes L, Maracahipes-Santos L and Silvério DV (2017) Post-fire resprouting strategies of woody vegetation in the Brazilian savanna. Acta Botanica Brasilica 31, 260-266.
- Sousa DG and Cunha HF (2018) Effect of fire on flowering and fruiting of *Anacardium humile* (Anacardiaceae) in cerrado *stricto sensu*. Revista Árvore 42, 1–10.
- Souza G F, Ferreira M C and Munhoz CBR (2022) Decrease in species richness and diversity, and shrub encroachment in Cerrado grasslands: A 20 years study. Applied Vegetation Science 25, e12668.
- Vito MRM (2008). Segmented: an R Package to Fit Regression Models with Broken-Line Relationships. R News, 8/1, 20-25. URL <https://cran.r-project.org/doc/Rnews/>.
- Zizka A, Govender N and Higgins SI (2014) How to tell a shrub from a tree: A life-history perspective from a South African savanna. Austral Ecology 39, 767–778.