



Universidade de Brasília

Instituto de Ciências Biológicas

Programa de Pós-Graduação em Ecologia

**Angela Barbara Garda**

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

**Dissertação**

**Brasília**

**2018**

**Angela Barbara Garda**

Dano e recuperação pós-fogo em espécies lenhosas do Cerrado: fogo após 18 anos de proteção *versus* queimadas bienais em três épocas distintas

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Orientadora: **Heloisa Sinatora Miranda**

**Brasília**

**2018**

Dissertação de Mestrado  
**Angela Barbara Garda**

Título:

**Dano e recuperação pós-fogo em espécies lenhosas do Cerrado: fogo após 18 anos de proteção versus queimada bienais em três épocas distintas**

Dissertação aprovada junto ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

**Banca examinadora:**

Prof. Dra. Heloisa Sinatora Miranda Presidente/Orientadora  
ECL/UnB

Prof. Dra Cássia Beatriz Rodrigues Munhoz  
Membro Titular Interno

Prof. Dra. Vania Regina Pivello  
Membro Titular Enterno

Prof. Dra. Mercedes Maria da Cunha Bustamante Suplente

Brasília-DF, 09 de março de 2018.

Isto é Simples

Muda é a força (me dizem as árvores)

E a profundidade (me dizem as raízes)

e a pureza (me diz o trigo).

Nenhuma árvore me disse: “Sou mais alta que todas”.

Nenhuma raiz me disse: “Eu venho de mais fundo”.

E nunca o pão me disse: “Não há nada como o pão”.

Pablo Neruda

## **Agradecimentos**

Obrigada à Heloisa Sinatora Miranda por toda orientação, dedicação e ensinamentos, exercendo com grandiosidade seu papel de docente.

À Margarete Naomi Sato por ceder os dados que analisei e pela troca de conhecimentos essenciais para elaboração desta dissertação.

À Carolina Musso por me auxiliar nas análises e interpretações estatísticas.

Ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade por me proporcionar o afastamento para capacitação e à equipe da Coordenação de Prevenção e Combate a Incêndios pelo apoio e compreensão nesse período.

Ao Luis Henrique Marques pela ajuda com as figuras e imagens.

A todos os colegas e amigos que compartilharam ideias e conhecimentos durante a construção deste trabalho.

Um agradecimento especial ao meu companheiro Lucas Zabulon de Figueiredo por compreender as horas extras de trabalho nos fins de semana e férias.

Por fim, agradeço imensamente aos meus pais por todo esforço, sacrifício e incentivo durante meus anos escolares e de graduação, etapa fundamentais para eu chegar ao mestrado. É para eles que dedico esta dissertação.

## **Sumário**

Lista de figuras .....	6
Lista de tabelas .....	7
Resumo .....	8
Abstract.....	9
Introdução.....	10
Material e Métodos .....	13
Resultados.....	20
Discussão .....	40
Conclusão .....	49
Referências .....	49

## Lista de Figuras

<b>Figura 1.</b> Localização das áreas experimentais na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF. A – As queimadas bienais em cerrado sentido restrito foram aplicadas nas áreas 6, 8 e 9, cada uma com 10 ha e referente a um tratamento, respectivamente tardio (setembro), precoce (junho) e modal (agosto). B – Esquema de uma área experimental. ....	15
<b>Figura 2.</b> Relação entre espessura de casca e o diâmetro de vivos e mortos após a primeira queima em área de cerrado sentido restrito, na Reserva Ecológica do IBGE, DF, Brasil. ....	23
<b>Figura 3.</b> Diâmetro (média $\pm$ ep) de indivíduos lenhosos em cerrado sentido restrito após cada queimada bienal em junho (J) e agosto (A). ....	25
<b>Figura 4.</b> Altura (média $\pm$ ep) de indivíduos lenhosos em cerrado sentido restrito após cada queimada bienal em junho (J) e setembro (S). ....	26
<b>Figura 5.</b> Porcentagem de indivíduos com rebrotas aéreas ou rebrotas aéreas-basais-subterrâneas e mortos para cada espécie, após seis queimadas prescritas bienais. ....	28
<b>Figura 6.</b> Frequência inicial (18 anos sem fogo) e final (após seis queimas bienais) de diâmetro e altura dos indivíduos de <i>Byrsonima pachyphylla</i> em área de cerrado sentido restrito, na Reserva Ecológica do IBGE, DF, Brasil. ....	31
<b>Figura 7.</b> Frequência inicial (18 anos sem fogo) e final (após seis queimas bienais) de diâmetro e altura dos indivíduos de <i>Dalbergia miscolobium</i> em área de cerrado sentido restrito, na Reserva Ecológica do IBGE, DF, Brasil. ....	32
<b>Figura 8.</b> Frequência inicial (18 anos sem fogo) e final (após seis queimas bienais) de diâmetro e altura dos indivíduos de <i>Kielmeyera coriacea</i> em área de cerrado sentido restrito, na Reserva Ecológica do IBGE, DF, Brasil. ....	33
<b>Figura 9.</b> Frequência inicial (18 anos sem fogo) e final (após seis queimas bienais) de diâmetro e altura dos indivíduos de <i>Myrsine guianensis</i> em área de cerrado sentido restrito, na Reserva Ecológica do IBGE, DF, Brasil. ....	34
<b>Figura 10.</b> Frequência inicial (18 anos sem fogo) e final (após seis queimas bienais) de diâmetro e altura dos indivíduos de <i>Ouratea hexasperma</i> em área de cerrado sentido restrito, na Reserva Ecológica do IBGE, DF, Brasil. ....	35
<b>Figura 11.</b> Frequência inicial (18 anos sem fogo) e final (após seis queimas bienais) de diâmetro e altura dos indivíduos de <i>Schefflera macrocarpa</i> em área de cerrado sentido restrito, na Reserva Ecológica do IBGE, DF, Brasil. ....	36
<b>Figura 12.</b> Frequência inicial (18 anos sem fogo) e final (após seis queimas bienais) de diâmetro e altura dos indivíduos de <i>Tachigali subvelutina</i> em área de cerrado sentido restrito,	

na Reserva Ecológica do IBGE, DF, Brasil. ....	37
<b>Figura 13.</b> Frequência inicial (18 anos sem fogo) e final (após seis queimas bienais) de diâmetro e altura dos indivíduos de <i>Vochysia elliptica</i> em área de cerrado sentido restrito, na Reserva Ecológica do IBGE, DF, Brasil. ....	38
<b>Figura 14.</b> Frequência inicial (18 anos sem fogo) e final (após seis queimas bienais) de diâmetro e altura dos indivíduos de <i>Roupala montana</i> em área de cerrado sentido restrito, na Reserva Ecológica do IBGE, DF, Brasil. ....	39
<b>Figura 15.</b> Frequência inicial (18 anos sem fogo) e final (após seis queimas bienais) de diâmetro e altura dos indivíduos de <i>Styrax ferrugineus</i> em área de cerrado sentido restrito, na Reserva Ecológica do IBGE, DF, Brasil. ....	40

### Lista de Tabelas

<b>Tabela 1.</b> Padrões fenológicos para as 10 espécies lenhosas avaliadas quanto aos impactos de diferentes regimes de queima em áreas de cerrado sentido restrito na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF, Brasil. ....	18
<b>Tabela 2.</b> Características de 10 espécies lenhosas inventariadas em 1990, na Reserva Ecológica do IBGE, DF, Brasil, em cerrado sentido restrito protegido do fogo por 18 anos: número de indivíduos, médias de altura e diâmetro, regressão linear entre diâmetro e espessura de casca. ....	22
<b>Tabela 3.</b> Efeitos de queimadas prescritas em 10 espécies lenhosas de cerrado sentido restrito após 18 anos de proteção contra o fogo. ....	23
<b>Tabela 4.</b> Efeitos da sexta queimada prescrita em regime bienal em 10 espécies lenhosas de cerrado sentido restrito, realizadas no início (junho P), meados (agosto M) e final da estação seca (setembro S), a primeira em 1992, na Reserva Ecológica do IBGE, DF, Brasil. ....	27
<b>Tabela 5.</b> Número de indivíduos recrutados ao final de seis queimadas bienais comparado ao número total de mortos. ....	29
<b>Tabela 6.</b> Relação entre distribuição de altura e diâmetro para 10 espécies lenhosas do Cerrado após 18 anos de proteção contra queima (1992) e após seis queimadas bienais prescritas (2004) em diferentes épocas. ....	30

## Resumo

A vegetação lenhosa do cerrado está exposta a danos provocados por incêndios recorrentes, mesmo com as diversas adaptações ao fogo. Taxas de sobrevivência, recrutamento para classes de tamanho maiores e a chegada ao estágio reprodutivo são afetados pelo regime de fogo. O manejo desse regime com queimadas prescritas é utilizado no Brasil há pouco tempo e requer estudos para complementar a base ecológica das ações em campo. Em cerrado sentido restrito no Distrito Federal, Brasil, identificamos estratégias de persistência de 10 espécies lenhosas sob três regimes de fogo bienal: início (junho), meio (agosto) e final (setembro) da estação seca. Os indivíduos com diâmetro  $> 5$  cm foram inventariados e acompanhados por 12 anos. Avaliamos os impactos considerando a época do fogo, fenologia vegetal, estrutura da vegetação, espessura de casca, rebrotas e recrutamento de juvenis. Com a primeira queimada após 18 anos de proteção contra o fogo, a mortalidade foi de 0% e 34,6% conforme a espécie. A única diferença entre épocas foi para *Ouratea hexasperma*, 0% de mortalidade pós-fogo de setembro e 11,3% de mortalidade pós-fogo de junho ( $\chi^2 = 6,691$  e  $p = 0,03$ ). Com seis queimadas bienais, o fogo em junho só não resultou em menor mortalidade para *Roupala montana* ( $\chi^2 = 11,050$  e  $p = 0,004$ ). Poucos aumentaram, em média, a altura após as seis queimas. Rebrotas basais e subterrâneas de *R. montana* e *Styrax ferrugineus* com diâmetro  $< 5$  cm e possivelmente altura  $< 1,5$  m marcam a redução na estrutura da vegetação. O recrutamento foi abaixo da mortalidade, o maior número de recrutas foi após queimas de junho e para as sempre verdes *O. hexasperma* ( $\chi^2 = 6,395$  e  $p = 0,04$ ) e *B. pachyphylla* ( $p > 0,05$ ) e a decídua *D. miscolobium* ( $\chi^2 = 19,603$  e  $p = 0,000$ ). As fases fenológicas das espécies vegetais parecem influenciar a resistência ao fogo. Concluímos que longo período de proteção ao fogo não resulta em alta mortalidade após a primeira queimada, mas o regime bienal tanto em junho quanto agosto ou setembro compromete o recrutamento, resulta em maior mortalidade reduzindo significativamente a densidade de árvores na paisagem.

Palavras-chaves: fenologia, época de fogo, queima prescrita, vegetação, savana, espessura de casca

## Abstract

Recurrent fires result in damages to the woody vegetation of the Cerrado, even with the various adaptations to the fire. Survival rates, recruitment to larger size classes and the probability of reaching the reproductive stage are all affected by the fire regime. Only recently the management with prescribed burnings, and considering the fire regime, has been used in Brazil and studies are still required to complement the ecological basis of the actions in the field. In an area of *cerrado sentido restrito* (the Brazilian savanna) in the Federal District, Brazil, we identified how 10 woody species persist under three biennial fire regimes: beginning (June), middle (August) and end (September) of the dry season. Individuals with diameter  $\geq 5$  cm were inventoried for 12 years at 2-years interval. We evaluated the fire regime impacts considering fire season, plant phenology, vegetation structure, bark thickness, regrowth and recruitment of juveniles. The prescribed fire after 18 years of protection resulted in tree mortality, depending upon the species, varying from 0% to 34.6%. The only species presenting difference between seasons was *Ouratea hexasperma*, 0% post-fire mortality in September and 11,3% in June ( $\chi^2 = 6.691$ ;  $p = 0.03$ ). After six biennial burns, the fire in June did not result in lower mortality just for *Roupala montana* ( $\chi^2 = 11.050$ ;  $p = 0.004$ ). Few species increased in height after the six burnings. Basal and subterranean sprouts of *R. montana* and *Styrax ferrugineus*, with diameter  $< 5$  cm and possibly height  $< 1.5$  m, may explain the reduction in vegetation structure. Recruitment was smaller than mortality, the highest number of recruits was in the plot burned in June and for the evergreen *O. hexasperma* ( $\chi^2 = 6.395$ ;  $p = 0.04$ ) and *B. pachyphylla* ( $p > 0.05$ ), and the deciduous *D. miscolobium* ( $\chi^2 = 19.603$ ;  $p = 0.000$ ). The phenological phases of the species seem to induce fire resistance. We conclude that a long period of fire protection does not result in high tree mortality after a fire, but the biennial regime either in June, August or September will impair the recruitment of new individuals, result in higher mortality significantly reducing the density of trees in the landscape.

Keywords: phenology, fire season, prescribed burns, savanna, vegetation, bark tickness

## Introdução

Em ambientes propícios a fogo frequente, a persistência da vegetação lenhosa requer mecanismos que permitam sua sobrevivência durante a perturbação ou a recuperação posterior. As plantas do cerrado apresentam características que conferem resistência às altas temperaturas, tal como casca altamente suberizada, proteção de gemas através de catafilos e sistemas de órgãos subterrâneos que propiciam rebrotas de caules e dormência de sementes (Coutinho, 1982; Guedes, 1993; Simon & Pennington, 2012). Porém, a vegetação lenhosa não está isenta de danos, sendo que as taxas de sobrevivência, o recrutamento para classes de tamanho maiores e a chegada ao estágio reprodutivo podem ser altamente afetados pelo regime de fogo (Hoffmann 2002; Sato 2003; Medeiros & Miranda 2005; Higgins et al. 2007).

A casca espessa é uma estrutura física que confere isolamento térmico ao câmbio, evitando *topkill* e morte de indivíduos vegetais, e vem sendo reconhecida como um atributo fenotípico que pode ser modelado conforme o regime de fogo ou em *tradeoff* com outros atributos da planta (Dantas et al., 2013; Pausas, 2015). Há uma relação linear entre espessura de casca e diâmetro do tronco e essa espessura relativa de casca é tida como fator importante de resistência às chamas (Gignoux et al., 1997; Hoffmann et al., 2003, 2012; Hoffmann & Solbrig, 2003; Dantas & Pausas, 2013).

A capacidade de rebrotar e o tipo de rebrota são atributos que variam entre espécies (Rocha-Silva & Miranda 1996; Bond and Midgley, 2003; Medeiros & Miranda, 2008; Simon & Pennington, 2012; Clarke et al., 2013) e junto com o recrutamento através de sementes determinam a persistência das espécies no ecossistema após a passagem do fogo (Clarke et al., 2015). Tal capacidade pode ser determinada também pela disponibilidade de recursos (carbono e energia) e o regime do distúrbio, que com aumento de frequência pode diminuir a disponibilidade de gemas germinativas, a proteção delas (consumo de casca, p.ex.) e os recursos para novo crescimento (Wright and Clarke, 2007; Clarke et al., 2013; Dantas et al., 2013; Keeley et al., 2011;). Espécies que não rebrotam, ou seja, morrem com o fogo, são mais comuns em ambientes onde este distúrbio é menos frequente. Sua persistência numa comunidade propícia a fogo é dependente da germinação posterior do banco de sementes ou de recolonizações (Bond & Midgley, 2003; Lamont & Wiens, 2003; Premoli & Steinke, 2008). Há muitas espécies com capacidade de rebrota já na fase de plântula, tal como *Kielmeyera coriacea* (Oliveira & Silva, 1993; Hoffmann, 1996), *Dalbergia miscolobium* (Braz et al., 2000), entre outras. Porém outras estruturas de resistência a altas temperaturas, tal como casca suberizada, só vão aparecer em fases mais adiantadas de desenvolvimento dos

juvenis ou dos caules rebrotados (Guedes, 1993; Miranda et al., 2009). Essa é uma das razões para o que foi verificado por Medeiros & Miranda (2005), em que a mortalidade de lenhosas após queimas de alta intensidade, em três anos consecutivos, ocorreu principalmente entre os indivíduos de menor porte, entre 1 e 2 metros de altura e entre 2 e 3 cm de diâmetro. Algo semelhante ocorre em savanas africanas, onde o fogo de alta intensidade provoca 90% de perda da parte aérea de juvenis com altura menor que 1 metro (Wilgen et al., 1990).

A morte da vegetação é classificada como um dano severo, mas além desse pode ocorrer também dano leve – chamuscamento e queda das folhas, ou perda dos ramos mais finos e dano moderado - morte da parte aérea, mas a planta se recupera através de rebrotas, que podem ser aérea, basal, subterrânea ou a combinação disso (Hodgkinson, 1998; Sato, 2003; Bond, 2008; Premoli & Steinke, 2008). Esses danos combinados podem resultar na alteração da composição de espécies e na estrutura da vegetação (Sato, 2003; Miranda et al., 2009).

Incêndios frequentes e de alta severidade alteram a composição e estrutura vegetal ao provocarem a eliminação local de espécies mais sensíveis, a mortalidade de indivíduos e perda de caules ou troncos, além de fazer com que determinada comunidade de lenhosas permaneça por anos em uma ‘armadilha de fogo’, ou seja, numa faixa de altura em que o fogo provoca a morte dos meristemas aéreos e impede o recrutamento dos indivíduos para a classe adulta (Hodgkinson 1998; Govender et al. 2006; Bond 2008; Miranda et al., 2009). Em linha complementar, outros estudos no cerrado demonstraram que algumas áreas teriam condições ambientais de sustentar vegetação arbórea mais densa se não fossem os incêndios frequentes (Moreira, 2000; Maracahipes et al., 2014), ao passo que longos períodos sem fogo levam a maior acúmulo de combustível fino, maior intensidade e severidade dos incêndios (Conceição & Pivello, 2011)

Em relação à sazonalidade das queimas, Sato (2003) demonstrou que, em cerrado sentido restrito submetido a cinco queimadas bienais, o fogo no período precoce (junho, época mais próxima das queimas naturais causadas por raios) provocou menor mortalidade e menos danos aos caules de lenhosas em comparação com queimadas no período modal (agosto, quando ocorre a maior parte dos incêndios antrópicos) e tardio (setembro, fim da estação seca). Queimas precoces tendem a ser menos intensas e com temperaturas mais baixas; já as queimas modais e tardias são as mais intensas, uma vez que a proporção de gramíneas secas aumenta em relação ao início da seca (Ramos-Neto & Pivello, 2000; Krug et al., 2002; Miranda et al., 2009). Ao terem menor impacto sobre as lenhosas, queimas precoces podem reduzir as emissões de gases de efeito estufa em comparação com queimas tardias

(Russell-Smith et al., 2009). Em relação à vegetação, as épocas de queima podem ter impactos diferenciados também por causa da fase fenológica de cada espécie. Muitas espécies do cerrado perdem as folhas e frutificam ao longo da estação seca (Oliveira, 2008) e as queimas no período tardio podem dificultar as rebrotas porque boa parte das reservas de carboidrato e nutrientes já foi investida na troca foliar sazonal e reprodução (Becker & Fawcett, 1998; Hoffmann & Solbrig, 2003; Pirani et al., 2009). Assim, a manipulação da frequência, intensidade e época de ocorrência do fogo, ou seja, o controle do regime de fogo constitui-se numa ferramenta importante para conservação da diversidade vegetal do cerrado.

O manejo do regime de fogo em sistemas savânicos como o cerrado sentido restrito é considerado crucial para a conservação da diversidade de espécies, manutenção dos processos ecológicos, serviços ecossistêmicos e estoques de carbono (Pivello, 2011; Ryan & Williams, 2011). As queimas prescritas são parte do conjunto de ações aplicadas na gestão de unidades de conservação da natureza e buscam favorecer o fogo controlado, planejado e no regime adequado, sendo parte de um programa de manejo integrado do fogo ainda pouco utilizado no Brasil (Myers, 2006; Durigan and Ratter, 2016; Schmidt et al., 2016). Há décadas o fogo prescrito vem sendo utilizado ao redor do mundo como instrumento de manejo conservacionista, tanto como forma de controle de combustível para incêndios quanto para conservação de paisagens e espécies em fitofisionomias adaptados ao fogo (Higgins et al. 2007; Wilgen et al. 2011; Schmidt et al., 2016). Mas uma política adequada de manejo deve ser guiada por informações científicas aliadas ao conhecimento tradicional sobre o uso do fogo (Pivello, 2011; Durigan & Ratter, 2016), sendo que experimentos em campo podem prover informações para diretrizes gerais para um manejo adequado (Fidelis & Pivello, 2011). Para o manejo e conservação, poderia ser aplicado um único regime de queima que garantiria a conservação da diversidade de lenhosas como um todo, ou é necessário um regime diversificado (piro diversidade)? Observam-se padrões ou mudanças estruturais semelhantes para todas as espécies? Essas são duas questões comuns que surgem entre gestores ambientais no Cerrado (ICMBio, 2014). Com isso, o presente trabalho teve como objetivos: relacionar três diferentes épocas de queimadas comuns no Cerrado com as principais fases fenológicas de dez espécies vegetais lenhosas; avaliar os impactos de três regimes de fogo bienal sobre a persistência das espécies no ambiente considerando resistência às chamas conferida pela casca, altura e diâmetro dos indivíduos, rebrota pós-fogo e recrutamento de juvenis; e, comparar o impacto de uma única queimada após longo tempo de proteção contra o fogo com o regime de queima bienal ao longo dos 12 anos. Levantamos as hipóteses de que o fogo no início da estação seca resulta em menor mortalidade e alteração na estrutura vertical da

vegetação para todas as espécies e que uma única queimada após longo tempo de proteção contra o fogo resulta em mortalidade elevada mesmo com a queimada precoce.

## **Material e Métodos**

### ***Área de estudo***

A Reserva Ecológica do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística está localizada 35 km ao sul de Brasília (15°56'34"S e 47°52'37"W, padrão WGS 84). Está a uma altitude entre 1.048 m e 1.150 m e apresenta clima sazonal (classificação CW), com uma estação seca bem definida (maio a setembro) e uma estação chuvosa onde ocorre cerca de 90% da precipitação anual (1475 mm). A temperatura média anual é 20,9°C e a umidade relativa média de 64%. O solo é típico da região, isto é, latossolo vermelho amarelo. Em sua área (3.400 ha) podem ser encontradas as fitofisionomias mais comuns do Cerrado, sendo o cerrado sentido restrito a que cobre maior parte da área (IBGE, 2004).

Caracteriza-se como cerrado sentido restrito a fisionomia típica de savana, ou seja, que apresenta estrato gramíneo e herbáceo entremeado por árvores baixas (3 a 6 m), inclinadas, com ramificações irregulares e retorcidas. Os arbustos e subarbustos encontram-se espalhados, podendo apresentar órgãos subterrâneos perenes, que permitem a rebrota após danos nos caules. Os estratos subarbusivo e herbáceo tornam-se mais exuberantes na estação chuvosa. Os troncos das plantas lenhosas apresentam cascas suberizadas na forma de cortiça espessa, fendida ou sulcada. As folhas em geral são rígidas ou coriáceas (Kuhlmann, 1951; Goodland, 1971; Ribeiro & Walter, 1998)

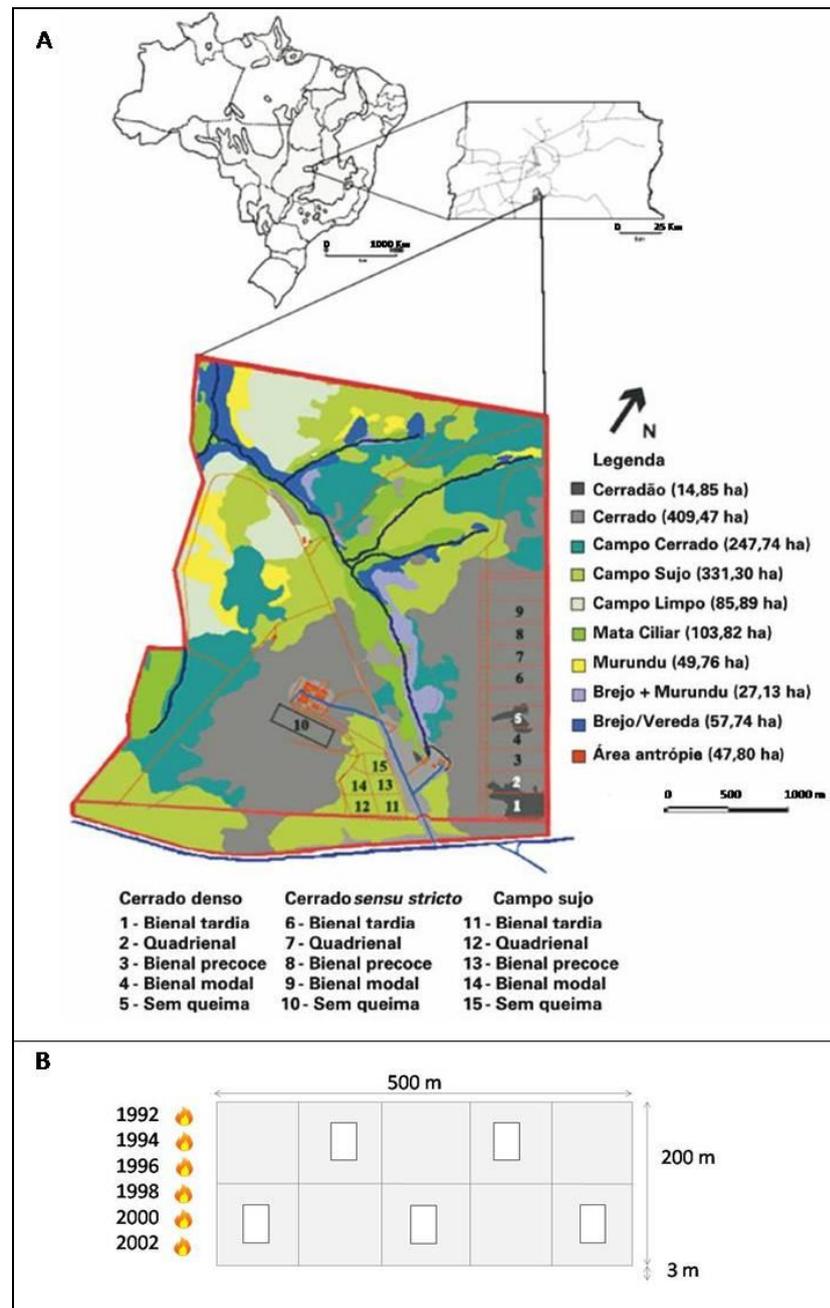
### ***Desenho experimental***

Para avaliar os efeitos do fogo em cada época de queima foram demarcadas três áreas de 10 ha (500 x 200 m), uma para cada tratamento, isto é, queima bienal no início, meados e final da estação seca. Os 10 ha foram subdivididos em quadrantes de 1 ha (100 x 100 m) em cujo centro foram delimitadas, de forma alternada, cinco parcelas permanentes de 50 x 20 m para o inventário da vegetação lenhosa. As três áreas fazem parte de uma mesma mancha de vegetação e foram separadas entre si por um aceiro com 3 m de largura (Figura 1). No primeiro inventário, que será considerado como controle, em cada parcela permanente, foram computados, marcados e identificados taxonomicamente todos os indivíduos com diâmetro a 30 cm do nível do solo igual ou maior que 5 cm. Dois anos após cada queima, isto é, após duas estações de crescimento, antes da queima subsequente, foram registrados altura e

diâmetro dos indivíduos marcados, assim como os danos sofridos: dano parcial leve com rebrota exclusivamente aérea (Aa); dano moderado (*topkill*) com rebrota aérea e/ou basal (Ab) e/ou subterrânea (S); dano severo ou morte (T). As rebrotas basais e subterrâneas só foram medidas caso estivessem com diâmetro próximo ou maior que 5 cm, embora os indivíduos tenham sido classificados como vivos. O recrutamento de indivíduos também considerou esse critério de inclusão e foi registrado somente no último inventário, realizado em 2004. Também no último inventário, os indivíduos não localizados ou que não estavam visíveis acima do solo, mas cujas placas de identificação foram encontradas, foram classificados como mortos. Além disso, em 1992, juntamente com o primeiro inventário, com auxílio de uma lâmina cortante, foi retirada uma pequena amostra de casca do tronco, a 30 cm de altura, de todos os indivíduos marcados; a espessura do córtex foi medida com auxílio de paquímetro. Esse procedimento foi realizado somente antes da primeira queimada, quando o tronco ainda estava preservado, por isso, a casca foi objeto de análise apenas em relação a essa primeira queimada.

### ***Queimadas prescritas - tratamentos***

As queimas foram realizadas de 1992 a 2002 na forma de três tratamentos, sendo seis queimas bienais precoces, seis bienais modais e seis bienais tardias. Cada tratamento foi realizado em uma área (Figura 1). As parcelas estavam protegidas do fogo por 18 anos antes de se iniciar cada tratamento. As épocas de queima, ou seja, precoce, modal e tardia, foram respectivamente nos meses de junho, agosto e setembro. Queimas bienais em junho são chamadas de precoce porque são realizadas no final da estação chuvosa, quando geralmente ocorre fogo natural provocado por raio, permite o controle do combustível e estimula a rebrota da vegetação herbácea. A queima em agosto é chamada de modal porque é a mais frequente no panorama nacional, inclusive no Cerrado, e cuja causa mais comum é o fogo para manejo agropecuário no meio da estação seca. A queima em setembro é chamada de tardia porque ocorre no final da estação seca, transição para a estação chuvosa, a principal origem é antrópica e os incêndios atingem áreas maiores e são de difícil controle (Ramos-Neto & Pivello, 2000; Dias & Miranda, 2010; Pivello, 2011; Barradas et al., 2015), mas também são comuns as queimas naturais resultantes de tempestades secas, isto é, raios que não são seguidos por chuva (França et al., 2007).



**Figura 1:** Localização das áreas experimentais na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF. *A* – As queimadas bienais em cerrado sentido restrito foram aplicadas nas áreas 6, 8 e 9, cada uma com 10 ha e referente a um tratamento, respectivamente tardio (setembro), precoce (junho) e modal (agosto). *B* – Esquema de uma área experimental. Os retângulos brancos representam a distribuição das cinco parcelas permanentes de 50 x 20 m, intercaladas dentro da área de 10 ha. As parcelas permanentes foram utilizadas para o inventário do efeito de cada tratamento nas espécies arbóreas. Fonte: Dias & Miranda (2010).

### *Espécies estudadas*

Em relação às espécies estudadas, o presente trabalho considerará as 10 mais abundantes e que ocorreram nas três parcelas, sendo: *Byrsonima pachyphylla* A. Juss. (Malpighiaceae), *Dalbergia miscolobium* Benth. (Fabaceae), *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc. (Calophyllaceae), *Myrsine guianensis* (Aubl.) DC. (Primulaceae), *Ouratea hexasperma* (A. St.-Hil.) Baill (Ochnaceae), *Roupala montana* Aubl. (Proteaceae), *Schefflera macrocarpa* (Cham. & Schltld.) Frodin. (Aralicaceae), *Styrax ferrugineus* Nees & Mart. (Styracaceae), *Tachigali subvelutina* (Benth.) Oliveira-Filho (Fabaceae) e *Vochysia elliptica* (Spr.) Mart. (Vochysiaceae). Essas espécies são amplamente distribuídas no domínio fitogeográfico do Cerrado e algumas até na Amazônia, Mata Atlântica e Caatinga, permitindo estudos futuros em outras áreas ou estabelecimento de protocolos de monitoramento com escala geográfica maior. Em trabalho realizado por Ratter et al. (2003) em 376 áreas da savana brasileira, estas 10 espécies aparecem diversas vezes; o número de sítios (NS) em que cada uma ocorre está mencionado na descrição específica a seguir. Em relação à fenologia, seis espécies são sempre verdes, duas são semidecíduas e outras duas são decíduas (Tabela 1). As características fenotípicas e fenológicas apresentadas são aquelas com relevância para o presente trabalho, isto é, que podem estar associadas aos efeitos dos diferentes regimes de queima aplicados na vegetação.

*Byrsonima pachyphylla* - murici vermelho, murici da casca grossa, ou murici cascudo, distribuição: BA, GO, MA, MG, MS, MT, PI, RO, SP, TO e DF. Altura máxima: 6 m; diâmetro máximo: 21 cm; tipo de casca: áspera ou reticulada. Fenologia: sempre verde; com floração de fevereiro a setembro e frutificação de setembro a janeiro (Pessoa-Queiroz et al., 2008; Silvério & Bulhão, 2009; Santos, 2016; splink). NS: 195/376 (Ratter et al., 2003).

*Dalbergia miscolobium* - pau preto, distribuição: todo o domínio do bioma Cerrado e ainda o PA e CE, além da Mata Atlântica. Altura máxima: 2 m; diâmetro máximo: 39 cm; tipo de casca: escamosa. Fenologia: decídua, troca foliar entre julho e setembro; floração de novembro a maio e frutificação de maio a julho (Silva Junior, 2005). NS: 142/376 (Ratter et al., 2003).

*Kielmeyera coriacea* - pau santo, distribuição: BA, GO, MG, MT, MS, SP, TO e DF. Altura máxima: 6m; diâmetro máximo: 33 cm; tipo de casca: ritidoma com fissuras e cristas. Fenologia: decídua, formação de novas folhas no inverno (julho a setembro) e de flores de agosto a janeiro, frutificação somente em setembro e outubro, mas com frutos que duram o ano todo (Oliveira & Silva, 1993; Silva Junior, 2005). NS: 227/376 (Ratter et al., 2003).

*Myrsine guianensis* - cotovelo, carvãozinho do campo, distribuição: Amazônia, Caatinga, Cerrado e Mata Atlântica. Altura máxima: 20 m; diâmetro máximo: 50 cm; tipo de casca: fissurada. Fenologia: sempre verde, com alguma troca foliar na primavera e verão; floração concentrada na primavera (setembro a dezembro), frutificação de outubro a março (Silva Junior, 2005; Freitas & Kinoshita, 2015). NS: 66/376 (Ratter et al., 2003).

*Ouratea hexasperma* - douradinha, vassoura de bruxa, distribuição: todo o domínio do bioma Cerrado e ainda os estados do AM, PE, PB, RN. Altura máxima: 5 m; diâmetro máximo: 24 cm; tipo de casca: fissurada. Fenologia: sempre verde, com alguma queda foliar em setembro e outubro; floração de julho a outubro, frutificação de outubro a janeiro (Silva Junior, 2005; Santos, 2016). NS: 176/376 (Ratter et al., 2003).

*Roupala montana* - carne de vaca, distribuição: ampla distribuição no Brasil. Altura máxima: 15 metros; diâmetro máximo: 35 cm; tipo de casca: fissurada e com cristas descontinuas. Fenologia: semidecídua, troca foliar entre julho e setembro; floração de março a setembro; frutos presentes de setembro a dezembro (Silva Junior, 2005; Jono et al., 2013). NS: 216 (Ratter et al., 2003).

*Schefflera macrocarpa* - mandiocão, distribuição: BA, DF, GO, MG, MT, MS, SP e TO. Altura máxima: 9 m; diâmetro máximo 25 cm; tipo de casca: papirácea. Fenologia: sempre verde; floração de janeiro a setembro, frutos de fevereiro a novembro, carnosos e em forma de drupa (Silva Junior, 2005; Fiaschi & Pirani, 2007). NS: 66/376 (Ratter et al., 2003).

*Styrax ferrugineus* - laranjinha do cerrado, distribuição: todo o domínio do bioma Cerrado. Altura máxima: 13 m; diâmetro máximo: 27 cm; tipo de casca: quadriculada, com fissuras e cristas. Fenologia: semidecídua ou perenifolia, troca foliar entre julho e setembro; floração e frutificação ao longo de todo o ano; zoocórica (Silva Junior, 2005; Souza, 2010). NS: 94/376 (Ratter et al., 2003).

*Tachigali subvelutina* - cachamorra, veludo, distribuição: todo o domínio do bioma Cerrado e ainda o AM. Altura máxima: 17 m; diâmetro máximo 36 cm; tipo de casca: estriada. Fenologia: sempre verde; floração de julho a janeiro e frutificação ao longo de agosto a outubro (Pires & Marcati, 2005; Silva Junior, 2005). NS: 159/376 (Ratter et al., 2003).

*Vochysia elliptica* - pau doce, distribuição: DF, BA, GO, MG, MT e MS. Altura máxima: 5 m; diâmetro máximo: 19 cm; tipo de casca: reticulada. Fenologia: sempre verde; floração de agosto a setembro, frutificação de setembro a dezembro (Silva Junior, 2005; Gonçalves et al., 2017). NS: 43/376 (Ratter et al., 2003).

**Tabela 1.** Padrões fenológicos para as 10 espécies lenhosas avaliadas quanto aos impactos de diferentes regimes de queima em áreas de cerrado sentido restrito na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF, Brasil.

Espécie / Fase fenológica	Jan	Fev	Mar	Abr	Mai	Jun	Jul	Ago	Set	Out	Nov	Dez	Referências
<i>Byrsonima crassa</i>													9, 12, 13
<i>Dalbergia miscolobium</i>													3, 10
<i>Kielmeyera coriacea</i>													3, 6, 7, 10, 11
<i>Myrsine guianensis</i>													1, 3, 4, 11
<i>Ouratea hexasperma</i>													3, 4, 6, 10
<i>Roupala montana</i>													3, 4, 5, 6, 7, 10
<i>Schefflera macrocarpa</i>													2, 6, 8
<i>Styrax ferrugineus</i>													3, 6, 11, 13
<i>Tachigali subvelutina</i>													6, 10, 13
<i>Vochysia elliptica</i>													6, 11, 13

sempre verde; decídua e queda foliar; semidecídua e queda foliar; brotamento; floração; frutificação. O período de maior intensidade das fases de brotamento, floração e frutificação está hachurado com linhas verticais. 1- Bauer et al. (2012), 2 - Kutschenko (2009), 3 - Lenza & Klink (2006), 4 - Moraes (2011), 5 - Naves-Barbiero et al. (2000), 6 - Oliveira & Moreira (1992), 7 - Oliveira & Silva (1993), 8 - Palhares et al. (2010), 9 - Pessoa-Queiroz et al. (2008), 10 - Pirani et al. (2009), 11 - Silva Junior (2005), 12 - Silvério & Bulhão (2009), e 13 - splink

### Análises de dados

Os dados das cinco parcelas em cada tratamento foram analisados juntos, ou seja, formaram um só conjunto de dados para cada tratamento. Os dados obtidos no primeiro inventário referentes à altura, ao diâmetro e espessura da casca foram testados para valores

discrepantes (Teste de Grubbs) e os *outliers* foram desconsiderados. Como os dados não atenderam os princípios de normalidade e não são paramétricos, foi aplicado o Teste de Kruskal-Wallis ( $\alpha = 0,05$ ) para verificar a similaridade intraespecífica de altura, diâmetro e espessura de casca dos indivíduos entre as três áreas, antes da primeira queima.

Para cálculo de mortalidade anual levou-se em conta o número de indivíduos mortos após cada queima em comparação aos vivos antes da queima. A mortalidade acumulada foi calculada como a proporção do número total de mortos ao longo das seis queimas em relação ao número inicial em 1992. A taxa de mortalidade média anual de indivíduos foi calculada a partir da mortalidade anual (MA) de cada uma das seis queimas.

$$MA = [(M.V^{-1}).\Delta t^{-1}].100\%,$$

onde M é o número de indivíduos mortos, V é o número de indivíduos vivos e  $\Delta t$  o tempo entre uma queima e outra (2 anos). Esta equação é uma adaptação de Medeiros & Miranda (2008) e Sheil & May (1996).

Para avaliar mudanças na estrutura da vegetação foram utilizados os seguintes testes: Teste de Kruskal-Wallis seguido do Teste de Dunn - para comparar a altura e diâmetro iniciais e finais, entre tratamentos; Teste de Intervalo de Confiança de Postos Sinalizados de Wilcoxon, para comparar altura e diâmetro de vivos e mortos em cada uma das seis queimas bienais, entre os três tratamentos; Teste de Qui Quadrado e Teste Exato de Fischer - para comparar as frequências de danos (leve, moderado e severo) e as frequências de altura e diâmetro.

A resistência às chamas após a primeira queimada também foi comparada entre as espécies em termos de espessura absoluta de casca e espessura relativa. A relação entre espessura de casca e diâmetro do tronco para cada espécie foi testada através de regressão linear e o coeficiente angular foi chamado de espessura relativa, conforme apresentado também por Lawes et al. (2013). De forma geral, o valor do coeficiente angular está associado a maior ou menor proteção oferecida pela casca ao câmbio (Whelan 1995, Hoffmann & Solbrig 2003). Assim, as espécies estudadas foram agrupadas em três categorias: sensíveis (coeficiente angular  $< 0,7$ ); resistentes ( $0,7 \leq$  coeficiente angular  $< 1,0$ ) e muito resistentes (coeficiente  $\geq 1,0$ ).

Todas as análises estatísticas tiveram como critério de significância um  $\alpha \leq 0,05$ . Foram utilizados os programas estatísticos Bioestat e Minitab.

## Resultados

As espécies estudadas apresentaram altura variando de 0,6 m a 10,0 m, com diâmetro no intervalo de 5,0 cm a 29,8 cm, com espessura de casca variando entre 0,7 mm e 37,0 mm. No primeiro inventário antes do início das queimas prescritas, não foram registradas diferenças significativas para o valor médio de altura do indivíduo, diâmetro do tronco e espessura de casca (Tabela 2) entre as parcelas precoce, modal e tardia, indicando que os indivíduos inventariados apresentavam porte semelhante antes do início das queimas prescritas. Dependendo da espécie, o número de indivíduos amostrados variou de 21 para *Vochysia elliptica* na parcela tardia a 177 para *O. hexasperma* na parcela precoce (Tabela 2). Essa foi a espécie com menor altura média ( $\pm$  desvio padrão)  $1,5 \pm 0,6$  m; por outro lado, *T. subvelutina* se destacou pela maior altura e diâmetro médios ( $6,4 \pm 1,7$  m e  $14,6 \pm 5,4$  cm, respectivamente). Ao se avaliar a relação entre diâmetro e espessura de casca através de regressão, o menor coeficiente angular foi de 0,42 para *T. subvelutina*; o maior coeficiente foi de 1,62 para *R. montana*. Considerando o coeficiente angular para cada espécie e a premissa de sensibilidade e resistência ao fogo, as mais sensíveis ao fogo seriam *T. subvelutina* e *B. pachyphylla*, as resistentes seriam *S. macrocarpa*, *O. hexasperma* e *M. guianensis*; as muito resistentes seriam *D. miscolobium*, *K. coriacea*, *S. ferrugineus*, *V. elliptica* e *R. montana*.

Após a primeira queimada, foram registradas morte do fuste principal (*topkill*), de ramos e de indivíduos para todas as espécies (Tabela 3), além de haver consumo parcial do córtex dos sobreviventes. Tal estrutura de proteção e isolamento térmico juntamente com o regime de fogo foram importantes para determinar o conjunto de sobreviventes em cada tratamento. Houve diferença significativa na relação espessura da casca  $\times$  diâmetro dos indivíduos vivos e mortos em cada tratamento ( $p < 0,0001$ ) e entre tratamentos ( $p < 0,0001$ ). Na queimada de junho, vivos e mortos apresentaram coeficientes angulares muito próximos, sendo respectivamente 0,89 e 0,86;  $p < 0,001$ ;  $r^2 = 0,7217$  e  $0,6610$  (Figura 1J). Na queimada de agosto, o distanciamento nas retas obtidas para indivíduos vivos e mortos foi maior e os coeficientes angulares foram, respectivamente, 0,91 e 0,85;  $p < 0,001$ ;  $r^2 = 0,8068$  e  $0,8002$  (Figura 1A). Para a queimada de setembro, o coeficiente angular da relação espessura da casca  $\times$  diâmetro para os indivíduos vivos foi menor do que o obtido para os indivíduos mortos (respectivamente 1,05 e 1,15;  $p < 0,001$ ;  $r^2 = 0,7705$  e  $0,8885$ ; Figura 1S).

**Tabela 2.** Características de 10 espécies lenhosas inventariadas em 1990, na Reserva Ecológica do IBGE, DF, Brasil, em cerrado sentido restrito protegido do fogo por 18 anos: número de indivíduos, médias de altura e diâmetro, regressão linear entre diâmetro e espessura de casca. Para indivíduos em parcelas a serem queimadas bienalmente no início (J - junho), meio (A - agosto) e final (S - setembro) da estação seca.

Parâmetro	Esp./ Época	Bp	Dm	Kc	Mg	Oh	Rm	Sm	Sf	Ts	Ve
Número inicial	J	26	49	55	31	177	79	31	63	26	39
	A	26	70	64	24	173	57	30	31	29	43
	S	28	38	43	55	54	53	44	161	24	21
Altura média (m)	J	2,3 ± (0,6)	3,1 ± (0,8)	2,7 ± (0,6)	2,9 ± (0,9)	1,5 ± (0,6)	1,6 ± (0,5)	4,0 ± (1,1)	3,2 ± (1,0)	5,5 ± (1,4)	3,2 ± (0,7)
	A	2,4 ± (0,5)	3,2 ± (0,8)	2,8 ± (0,6)	2,8 ± (0,8)	1,5 ± (0,5)	1,9 ± (0,7)	4,4 ± (1,0)	3,2 ± (1,1)	5,5 ± (1,5)	3,1 ± (0,7)
	S	2,3 ± (0,7)	3,5 ± (1,1)	3,0 ± (0,7)	2,7 ± (0,6)	1,6 ± (0,4)	2,1 ± (0,9)	4,5 ± (1,0)	3,4 ± (1,0)	6,4 ± (1,7)	3,3 ± (0,7)
Diâmetro médio (cm)	J	6,9 ± (1,9)	7,1 ± (3,1)	6,2 ± (1,3)	6,4 ± (2,6)	6,8 ± (1,6)	6,1 ± (1,1)	8,1 ± (3,4)	8,2 ± (2,6)	13,3 ± (3,7)	6,9 ± (1,3)
	A	6,6 ± (1,6)	6,8 ± (2)	6,1 ± (1,2)	6,8 ± (1,4)	6,9 ± (1,7)	6,3 ± (1,8)	8,7 ± (3,2)	9,0 ± (2,6)	13,1 ± (5,2)	6,9 ± (1,5)
	S	6,4 ± (1,8)	8,7 ± (4,8)	6,5 ± (1,5)	6,4 ± (2,5)	7,0 ± (1,4)	6,7 ± (1,7)	7,9 ± (2,3)	8,8 ± (2,3)	14,6 ± (5,4)	7,2 ± (1,9)
Espessura média da casca (mm)	J	3,1 ± (1,3)	4,8 ± (1,7)	9,3 ± (3,9)	7,4 ± (4,3)	5,2 ± (1,9)	5,1 ± (2,8)	8,1 ± (3,5)	5,3 ± (2,5)	8,8 ± (3,7)	10,7 ± (5,0)
	A	4,5 ± (1,8)	6,4 ± (1,9)	8,4 ± (3,2)	7,1 ± (2,6)	8,2 ± (3,5)	6,0 ± (2,4)	7,6 ± (2,8)	6,4 ± (2,4)	8,8 ± (3,0)	9,7 ± (3,8)
	S	2,9 ± (0,9)	6,5 ± (2,5)	12,4 ± (6,1)	9,1 ± (4,2)	6,0 ± (2,7)	6,0 ± (2,8)	9,3 ± (2,7)	6,6 ± (3,6)	10,2 ± (3,7)	11,3 ± (4,8)
Regressão diâmetro e casca	Coef. angular	0,55	1,17	1,24	1,02	0,83	1,62	0,73	1,24	0,42	1,15
	r <sup>2</sup>	0,7313	0,8300	0,7953	0,8583	0,8398	0,8585	0,8226	0,9047	0,8605	0,8968
	p	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001

Bp *Byrsonima pachyphylla*, Dm *Dalbergia miscolobium*, Kc *Kielmeyera coriacea*, Mg *Myrsine guianensis*, Oh *Ouratea hexasperma*, Rm *Roupala montana*, Sm *Schefflera macrocarpa*, Sf *Styrax ferrugineus*, Ts *Tachigali subvelutina*, Ve *Vochysia elliptica*. O teste de Kruskal-Wallis não apresentou diferença significativa ( $p < 0,05$ ) para altura e diâmetro médios entre as diferentes épocas de queima.

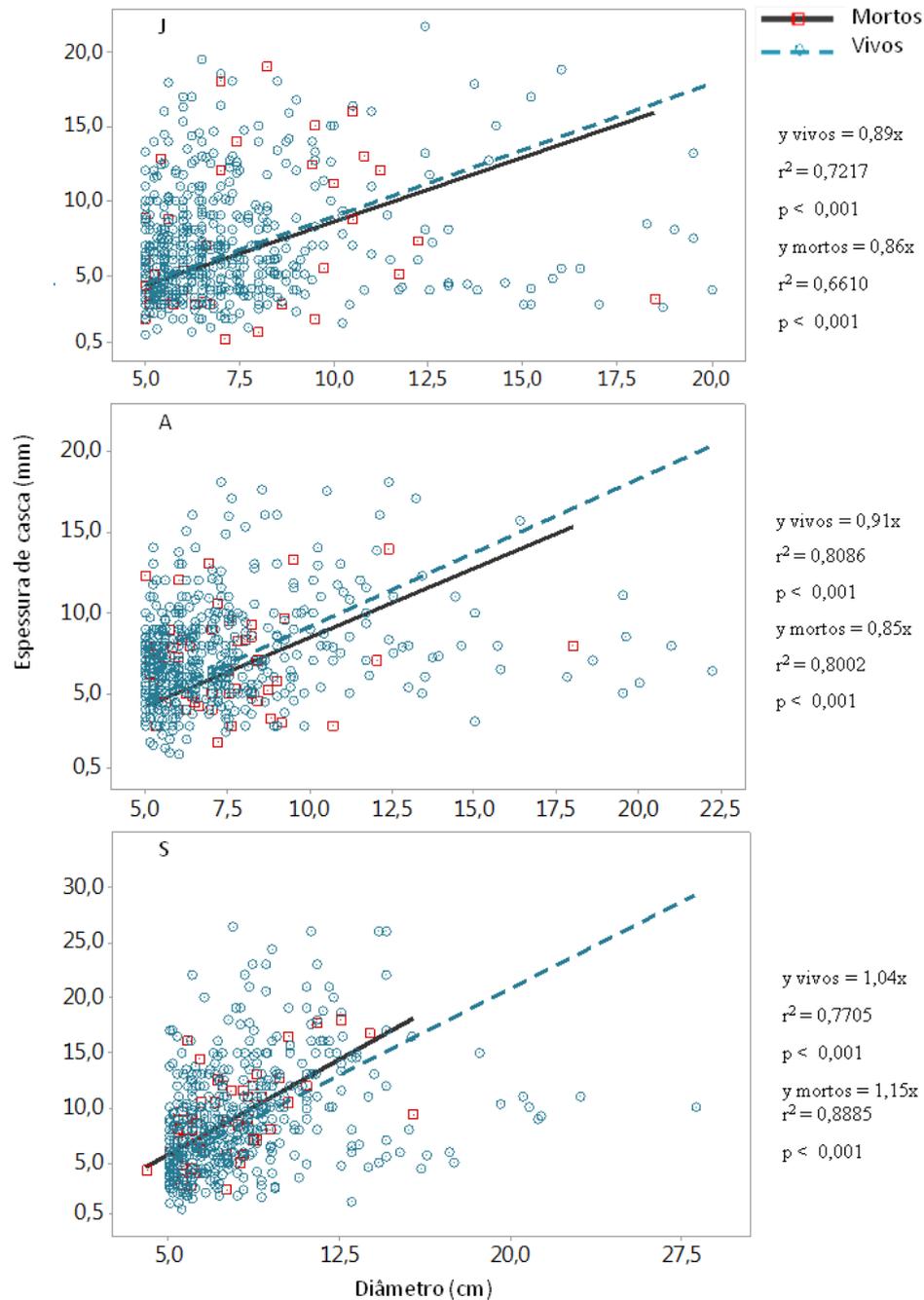
**Tabela 3.** Efeitos de queimadas prescritas em 10 espécies lenhosas de cerrado sentido restrito após 18 anos de proteção contra o fogo. As queimadas foram realizadas no início (junho), meados (agosto) e final da estação seca (setembro) de 1992 em áreas de cerrado sentido restrito, na Reserva Ecológica do IBGE, DF, Brasil. As espécies estão apresentadas em ordem crescente de espessura média de casca. Valores são apresentados em porcentagem.

Queima	Tipo de dano	Espécies									
		Bp	Dm	Rm	Oh	Sf	Mg	Sm	Sp	Kc	Ve
Junho	Leve (Aa)	57,7	63,3	46,8	45,8	49,2	71,0	90,3	65,4	70,9	56,4
	Moderado (topkill)	7,7	32,7	44,3	42,9	42,9	22,6	6,5	23,1	9,1	38,5
	Severo (morte)	34,6	4,1	8,9	11,3	7,9	6,5	3,2	11,5	18,2	5,1
Agosto	Leve (Aa)	30,8	11,4	1,8	4,7	6,5	12,0	76,7	34,5	35,9	4,8
	Moderado (topkill)	53,8	82,9	86,0	86,5	74,2	8,0	23,3	51,7	42,2	81,0
	Severo (morte)	15,4	5,7	12,3	8,5	19,4	24,0	0,0	13,8	21,9	14,3
Setembro	Leve (Aa)	78,6	84,2	67,3	87,0	64,6	76,4	97,7	91,7	81,4	95,2
	Moderado (topkill)	0,0	7,9	31,0	13,0	16,1	18,2	0,0	4,2	4,7	0,0
	Severo (morte)	21,4	7,9	2,0	0,0	19,3	5,5	2,3	4,2	14,0	4,8
$\chi^2$ e p		2,783 n.s.	0,576 n.s.	4,219 n.s.	6,691 0,03	4,4 n.s.	1,507 n.s.	Inv.	1,422 n.s.	1,076 n.s.	Inv.

Bp *Byrsonima pachyphylla*, Dm *Dalbergia miscolobium*, Kc *Kielmeyera coriacea*, Mg *Myrsine guianensis*, Oh. *Ouratea hexasperma*, Rm *Roupala montana*, Sm *Schefflera macrocarpa*, Ts *Tachigali subvelutina*, Sf *Styrax ferrugineus*, Ve *Vochysia elliptica*; Aa = rebrotas aéreas; topkill = morte da parte aérea com rebrotas basais. Inv. = Teste inválido, três contagens esperadas menores que cinco.

De modo geral, os danos após a aplicação da primeira queima foram similares nos três tratamentos. A mortalidade foi diferente em junho, agosto e setembro apenas para *O. hexasperma*, com diferença também entre número de sobreviventes com rebrota aérea após dano leve e com rebrota basal ou subterrânea após dano moderado (Tabela 3). A menor porcentagem de indivíduos com rebrota aérea foi de 1,8% para *R. montana*; a maior porcentagem foi sempre para *S. macrocarpa*, sendo 90,3% após fogo no início da estação seca, 76,7% após fogo de agosto e 97,7% após fogo de setembro.

*Tachigali subvelutina*, que de acordo com o valor do coeficiente angular foi classificada como sensível ao fogo, teve 88,5% de sobrevivência após queimada em junho; 88,2% em agosto e 95,87% em setembro; desses sobreviventes, 65,4%, 51,7% e 91,7% apresentavam apenas rebrotas aéreas e 23,1%, 51,7% e 4,2% apresentavam rebrotas basais, respectivamente.



**Figura 2.** Relação entre espessura de casca e o diâmetro de vivos e mortos após a primeira queima em área de cerrado sentido restrito, na Reserva Ecológica do IBGE, DF, Brasil. No início (J - junho), meio (A - agosto) e final (S - setembro) da estação seca. Os coeficientes angulares de vivos e mortos são diferentes dentro das parcelas ( $p = 0,000$ ) e entre parcelas ( $p = 0,000$ ).

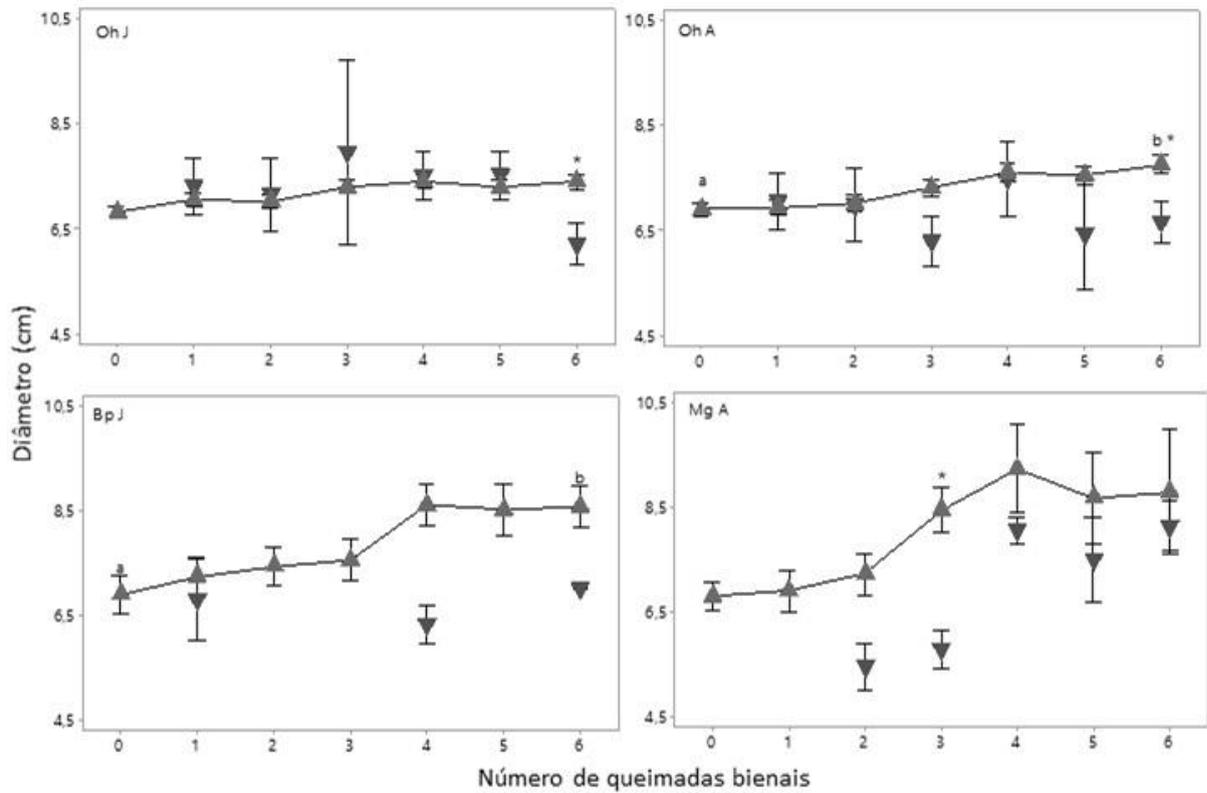
*Ouratea hexasperma*, que seria resistente ao fogo, teve 88,7% de sobrevivência após queimada em junho; 91,5% em agosto e 100% em setembro; desses, 45,8%, 4,7% e 87,0% apresentavam rebrotas aéreas, 42,9%, 85,5% e 13,0% apresentavam rebrotas basais e subterrâneas. *Roupala montana*, com o maior coeficiente angular (1,6) entre as 10 espécies, mostrou resposta semelhante à *O. hexasperma* para as rebrotas basais e subterrâneas após

fogo no meio da estação seca ( $z = 0,03$ ;  $p > 0,05$ ), com 86% de indivíduos apresentando esse tipo de recuperação.

Ao longo das seis queimadas bienais, observa-se uma tendência de sobrevivência daqueles indivíduos com maior porte (altura e diâmetro) em cada espécie. Porém, foram poucos os casos em que houve número amostral suficiente para o Teste de Wilcoxon e resultado significativo (Figuras 3 e 4). Nas queimadas de junho e agosto a diferença significativa entre o diâmetro de vivos e mortos foi somente para *O. hexasperma* e após a sexta passagem do fogo ( $p < 0,05$ ; Figura 3, Oh J e Oh A). Após a terceira passagem do fogo em agosto, a diferença significativa entre o diâmetro de vivos e mortos foi somente para *M. guianensis* ( $p < 0,05$ ; Figura 3, Mg A). Dos sobreviventes em 2004, o único incremento significativo em diâmetro comparado com 1992 foi para *B. pachyphylla* nas queimadas de junho ( $p < 0,05$ ; Figura 3, Bp J); apesar disso, a mortalidade total foi superior à sobrevivência (Figura 4) para esta espécie.

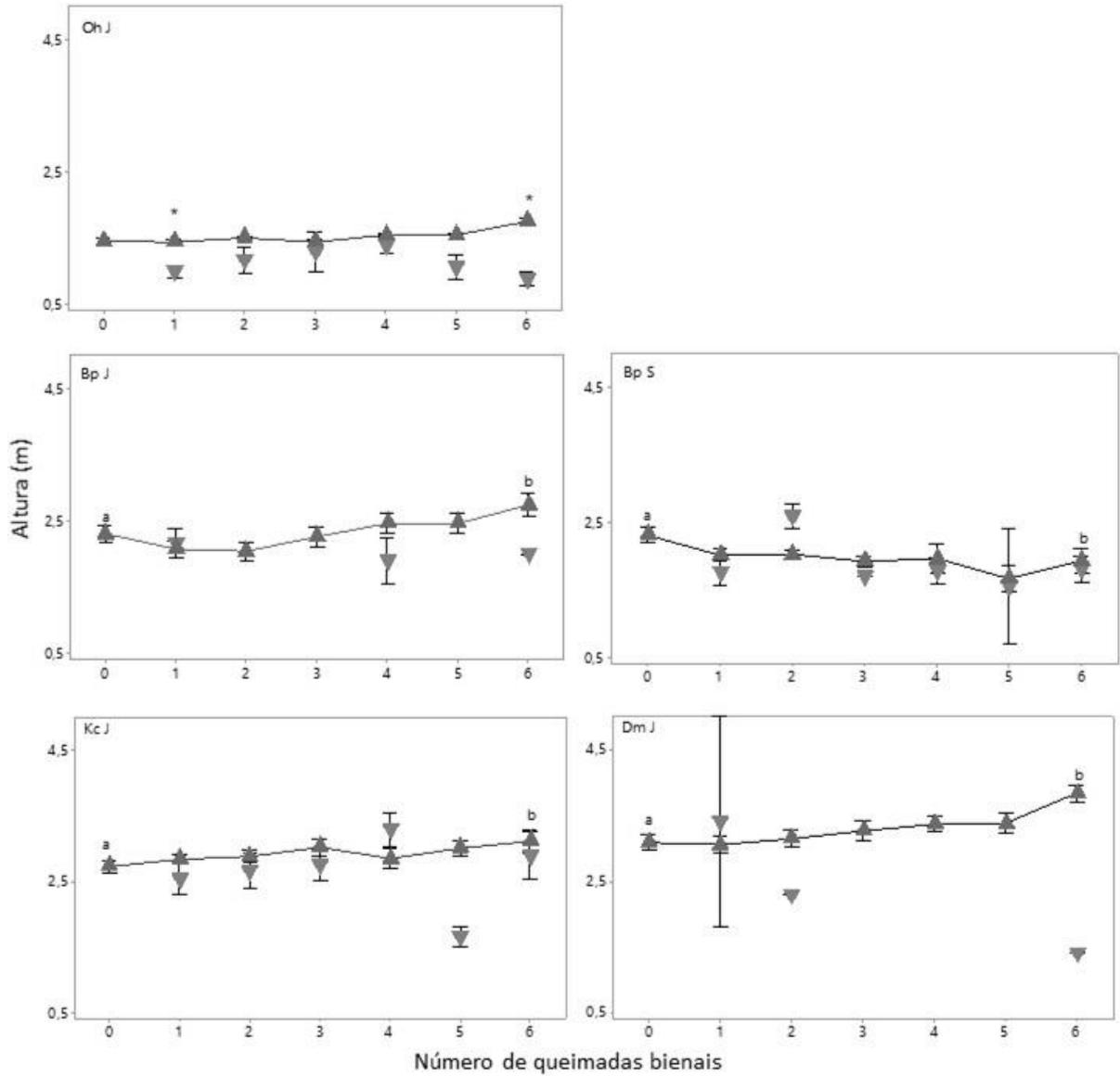
A altura de vivos e mortos diferiu na primeira e na sexta queimada de junho para *Ouratea hexasperma* ( $p < 0,05$ ; Figura 4, Oh). Dos sobreviventes em 2004, os incrementos em altura comparados com o primeiro inventário foram significativos para *B. pachyphylla*, *K. coriacea* e *D. miscolobium* nas queimadas de junho ( $p < 0,05$ ; Figura 4). A passagem do fogo em setembro provocou decréscimo na altura de *B. pachyphylla* ( $p < 0,05$ ; Figura 4), um reflexo dos danos por *topkill* (Tabela 4, Figura 4).

Após a sexta queimada bienal, a mortalidade e a porcentagem de rebrotas aéreas e basais variaram significativamente entre as épocas de queima para seis espécies (Tabela 4). Não houve diferença significativa para *M. guianensis*, *O. hexasperma* e *T. subvelutina*; para *B. pachyphylla* as contagens baixas de mortos não permitiram a aplicação do teste. Algumas espécies não apresentaram rebrota aérea, tendo sobrevivido através de rebrotas basais ou subterrâneas, é o caso de *B. pachyphylla* nas parcelas de fogo em agosto e de setembro. A maior porcentagem de indivíduos com rebrota aérea foi sempre para *O. hexasperma*, sendo 92,2% após fogo no início da estação seca, 76,6% após fogo de agosto e 75,9% após fogo de setembro; outros 0,7%, 7,5% e 13,9% foram de indivíduos com rebrotas basais e subterrâneas



**Figura 3.** Diâmetro (média  $\pm$  ep) de indivíduos lenhosos em cerrado sentido restrito após cada queimada bienal em junho (J) e agosto (A). São mostradas apenas as espécies com  $n$  suficiente para o teste estatístico e com variação significativa ( $p < 0,05$ ) no diâmetro médio;  $a$  e  $b$  = variação entre o inventário inicial em 1992 e os sobreviventes em 2004; \* = diferença entre diâmetro de vivos (▲) e mortos (▼) após cada queima. Oh *Ouratea hexasperma*; Bp *Byrsonima pachyphylla*; Mg *Myrsine guianensis*.

*Tachigali subvelutina* teve 75% de sobrevivência após queimada em junho e apresentou rebrota somente aérea; em agosto, 30,8% dos sobreviventes tiveram rebrota somente aérea e 15,4% rebrota basal e/ou subterrânea; em setembro, todos os 33,3% de sobreviventes tiveram rebrota basal e subterrânea. Diferente do que ocorreu na primeira queimada, *R. montana* se diferenciou de *O. hexasperma* e teve 38%, 72% e 70% de sobreviventes em cada época de fogo respectivamente; desses, 29,0%, 4,0% e 14% tiveram rebrotas somente aéreas e 9%, 68% e 56,0% tiveram rebrotas basais e subterrâneas.



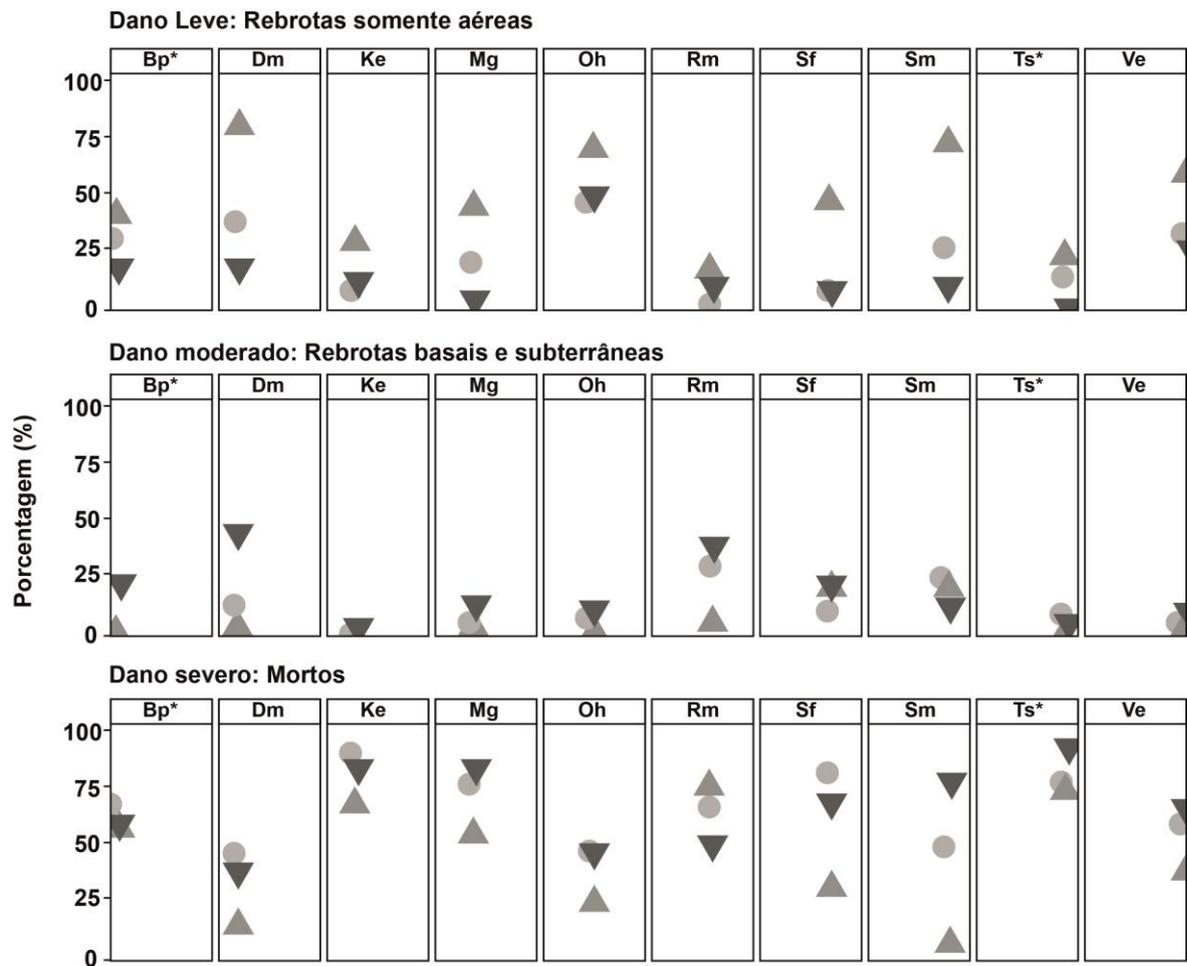
**Figura 4.** Altura (média  $\pm$  ep) de indivíduos lenhosos em cerrado sentido restrito após cada queimada bienal em junho (J) e setembro (S). São mostradas apenas as espécies com  $n$  suficiente para o teste estatístico e com variação significativa ( $p < 0,05$ ) na altura média;  $a$  e  $b$  = variação entre o inventário inicial em 1992 e os sobreviventes em 2004; \* = diferença entre altura de vivos (▲) e mortos (▼) após cada queima. Oh *Ouratea hexasperma*; Bp *Byrsonima pachyphylla*; Mg *Myrsine guianensis*.

**Tabela 4.** Efeitos do fogo com a sexta queimada prescrita em regime bienal em 10 espécies lenhosas de cerrado sentido restrito, realizadas no início (junho P), meados (agosto M) e final da estação seca (setembro S), a primeira em 1992, na Reserva Ecológica do IBGE, DF, Brasil. As espécies estão apresentadas em ordem crescente de espessura média de casca. Valores são apresentados em porcentagem.

Queima	Tipo de dano	Espécies									
		Bp	Dm	Rm	Oh	Sf	Mg	Sm	Sp	Kc	Ve
Junho	Leve (Aa)	91,7	87,0	29,0	92,6	65,2	45,2	79,3	75,0	29,1	88,5
	Moderado (topkill)	0,0	4,3	9,0	0,7	26,1	3,2	20,7	0,0	4,0	3,8
	Severo (morte)	8,3	8,7	62,0	6,7	8,7	51,6	0,0	25,0	69,1	7,7
Agosto	Leve (Aa)	47,1	48,2	4,0	76,6	15,0	55,6	32,0	30,8	31,3	73,7
	Moderado (topkill)	0,0	16,1	68,0	7,5	23,0	11,1	28,0	15,4	0,0	10,5
	Severo (morte)	52,9	35,7	28,0	15,9	62,0	0,0	40,0	53,8	68,8	15,8
Setembro	Leve (Aa)	41,7	25,9	14,0	75,0	16,9	18,2	11,4	0,0	62,5	40,0
	Moderado (topkill)	50,0	63,0	56,0	13,9	59,3	54,5	14,3	33,3	12,5	13,3
	Severo (morte)	8,3	11,1	31,0	11,1	23,7	27,3	74,3	66,7	25,0	46,7
$\chi^2$ e p		Inv.	12,866 0,002	11,050 0,004	5,185 n.s.	16,672 0,000	0,861 n.s.	36,336 0,000	2,259 n.s.	7,776 0,02	9,339 0,01

Bp *Byrsonima pachyphylla*, Dm *Dalbergia miscolobium*, Kc *Kielmeyera coriacea*, Mg *Myrsine guianensis*, Oh. *Ouratea hexasperma*, Rm *Roupala montana*, Sm *Schefflera macrocarpa*, Ts *Tachigali subvelutina*, Sf *Styrax ferrugineus*, Ve *Vochysia elliptica*; Aa = rebrotas aéreas; topkill = morte da parte aérea com rebrotas basais. Inv. = Teste inválido, três contagens esperadas menores que cinco.

Após seis queimadas bienais, a taxa de sobrevivência é menor em comparação à primeira queimada, com aumento de rebrotas basais e subterrâneas. Diferentes respostas das espécies aos danos, e que não foram vistas na primeira queimada, se apresentaram com o efeito acumulado de cada regime de fogo. Cada uma das seis queimas apresentou taxa de mortalidade específica e não constante. As diferenças significativas entre os tratamentos surgiram ao longo do tempo com o aumento no número de queimadas e ficam mais evidentes quando comparamos o tipo de rebrota predominante em cada regime de fogo (proporção de indivíduos e não número de rebrotas por indivíduo; Figura 5), a mortalidade acumulada e o recrutamento de indivíduos para a classe de diâmetro > 5cm.



**Figura 5.** Porcentagem de indivíduos com rebrotas aéreas ou rebrotas aéreas-basais-subterrâneas e mortos para cada espécie, acumuladas após seis queimadas prescritas bienais. Queima no início (junho - ▲), meio (agosto - ●) e final da estação seca (setembro - ▼), na Reserva Ecológica do IBGE, DF, Brasil. \* não há diferença significativa entre os diferentes regimes de queima. Bp *Byrsonima pachyphylla*, Dm *Dalbergia miscolobium*, Kc *Kielmeyera coriacea*, Mg *Myrsine guianensis*, Oh. *Ouratea hexasperma*, Rm *Roupala montana*, Sm *Schefflera macrocarpa*, Ts *Tachigali subvelutina*, Sf *Styrax ferrugineus*, Ve. *Vochysia elliptica*.

Em relação ao recrutamento de novos indivíduos (Tabela 5), no início da seca as queimadas parecem afetar menos as espécies de menor porte como *Dalbergia miscolobium* e *Ouratea hexasperma*, lembrando que esta foi a com maior número de indivíduos no primeiro inventário. O número de indivíduos recrutados foi significativamente diferente nos três tratamentos para essas duas espécies, sendo, respectivamente, 24, 3 e 0 ( $\chi^2 = 19,603$  e  $p < 0,0001$ ); 51, 16 e 7 ( $\chi^2 = 6,4395$  e  $p < 0,05$ ). Para *B. pachyphylla* o recrutamento foi de 16 (junho), 12 (agosto) e 9 (setembro) sem diferença significativa entre os tratamentos. O número de recrutas para as demais espécies variou de 0 a 7 com o fogo em junho; 0 a 3 em agosto e 0 a 2 em setembro.

**Tabela 5.** Número de indivíduos recrutados ao final de seis queimadas bienais comparado ao número total de mortos. Queimadas realizadas no início (junho J), meados (agosto A) e final da estação seca (setembro S), a primeira em 1992, na Reserva Ecológica do IBGE, DF, Brasil.

Espécies /Parâmetros	Recrutadas			$\chi^2$ para recrutamento	Nº de mortos		
	J	A	S		J	A	S
<i>Byrsonima pachyphylla</i>	16	12	9	n.s	15	18	17
<i>Dalbergia miscolobium</i>	24	3	0	19,603 e $p = 0,000$	7	34	15
<i>Kielmeyera coriacea</i>	7	1	0	n.s.	39	59	37
<i>Myrsine guianensis</i>	6	0	0	Inv	17	19	47
<i>Ouatea hexasperma</i>	51	16	7	6,395 e $p = 0,04$	45	83	26
<i>Roupala montana</i>	1	0	1	Inv	62	39	27
<i>Schefflera macrocarpa</i>	2	1	0	Inv	2	15	35
<i>Sclerolobium paniculatum</i>	2	0	0	Inv	20	23	23
<i>Styrax ferrugineus</i>	0	0	0	Inv	21	26	114
<i>Vochysia elliptica</i>	2	3	2	n.s.	15	26	14

n.s. = não significativo, Inv = teste inválido pela presença de valores = 0.

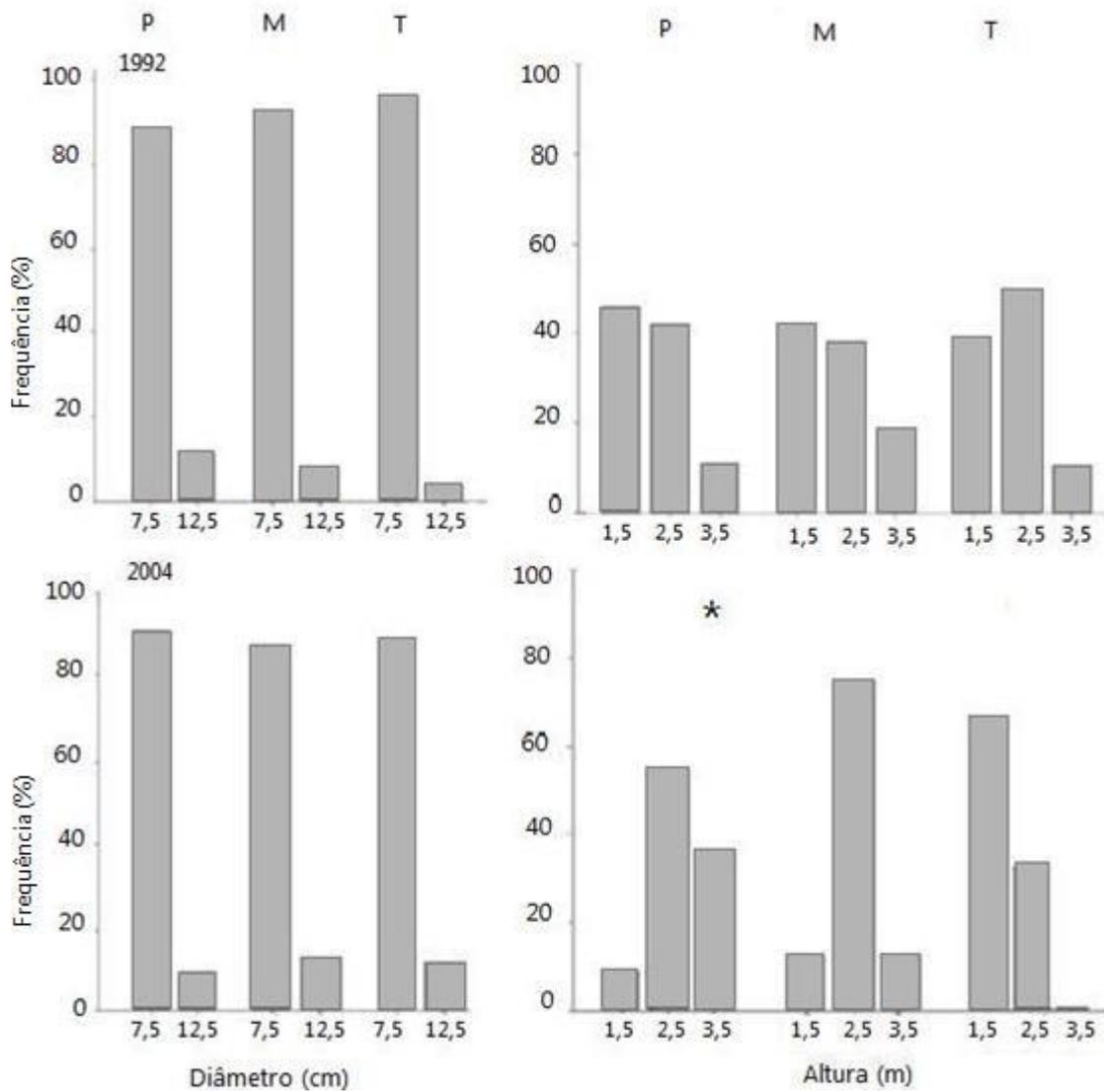
Ao final dos tratamentos, a mortalidade de indivíduos e a perda de caules por *topkill* resultou em alterações significativas nas distribuições de altura e diâmetro em comparação com as obtidas no inventário inicial (Figuras 6 a 15). As maiores alterações foram registradas para a altura ( $\chi^2$  significativo para oito espécies, Tabela 6), porém, não foi significativo para classes de diâmetro para *B. pachyphylla*, *D. miscolobium*, *T. subvelutina* e *V. elliptica*. Em outros dois casos, *R. montana* e *S. ferrugineus*, as rebrotas basais e/ou subterrâneas não atingiram o diâmetro mínimo de 5 cm para entrar no inventário, impedindo a comparação estatística entre 1992 e 2004.

Para *B. pachyphylla*, não foi observada alteração na distribuição de diâmetro entre a primeira e última queimada prescrita. Entretanto, houve redução significativa na altura dos indivíduos que sobreviveram às seis queimadas bienais (Figura 6;  $\chi^2 = 19,1$   $p = 0,01$ ). Nas áreas submetidas às queimas precoces e modais prevaleceram os indivíduos mais altos e com apenas rebrotas aéreas, enquanto que na tardia há dominância das rebrotas basais e subterrâneas. Para *Dalbergia miscolobium* houve diferença significativa na distribuição de altura ente 1992 e 2004. Nos tratamentos de junho e agosto houve aumento no número de indivíduos na classe de 1,5 m e redução daqueles com maior altura, isto é, entre 5,5 m e 6,5 m (Figura 7;  $\chi^2 = 206,9$   $p = 0,001$ ). Os resultados de ambas as espécies indicam maior severidade do fogo em agosto e setembro, com *topkill* ou mortalidade mesmo dos indivíduos mais altos (ver Tabela 3 e Figura 6).

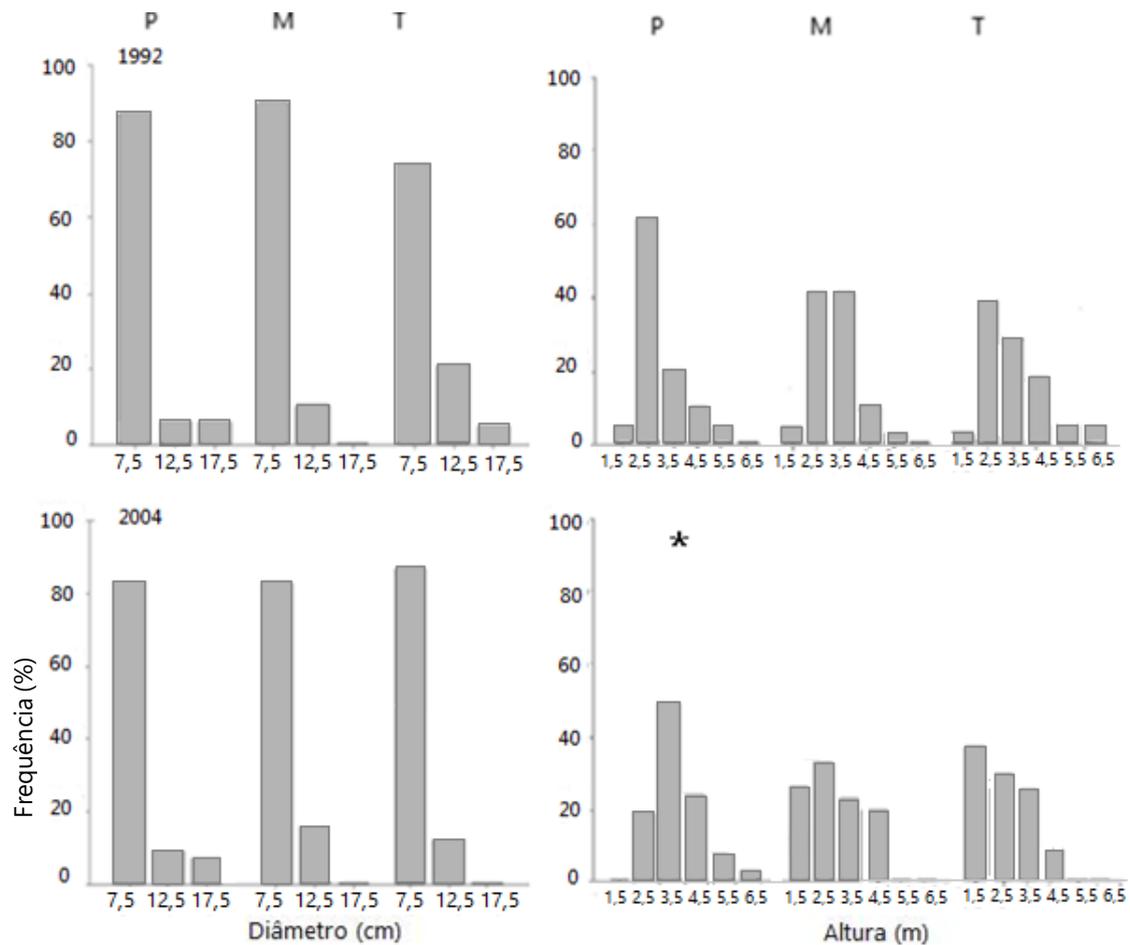
**Tabela 6.** Relação entre distribuição de altura e diâmetro para 10 espécies lenhosas do Cerrado após 18 anos de proteção contra queima (1992) e após seis queimadas bienais prescritas (2004) em diferentes épocas: Início (junho – precoce), meio (agosto – modal) e final da estação seca (setembro - tardia) em cerrado sentido restrito na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília Brasil.

Espécies	Diâmetro (cm)	Altura (m)
<i>Byrsonima pachyphylla</i>	$\chi^2 = 2,729$ $p = 0,74$ (n.s.)	$\chi^2 = 19,131$ $p = 0,01$
<i>Dalbergia miscolobium</i>	$\chi^2 = 7,181$ $p = 0,20$ (n.s.)	$\chi^2 = 206,893$ $p = 0,000$
<i>Kielmeyera coriacea</i>	$\chi^2 = 13,366$ $p = 0,02$	$\chi^2 = 33,881$ $p = 0,000$
<i>Myrsine guianensis</i>	$\chi^2 = 39,146$ $p = 0,000$	$\chi^2 = 19,893$ $p = 0,05$
<i>Ouratea hexasperma</i>	$\chi^2 = 20,448$ $p = 0,000$	$\chi^2 = 73,169$ $p = 0,000$
<i>Schefflera macrocarpa</i>	$\chi^2 = 90,852$ $p = 0,000$	$\chi^2 = 154,218$ $p = 0,01$
<i>Sclerolobium paniculatum</i>	$\chi^2 = 6,719$ $p = 0,80$ (n.s.)	$\chi^2 = 67,317$ $p = 0,000$
<i>Vochysia elliptica</i>	$\chi^2 = 2,100$ $p = 0,30$ (n.s.)	$\chi^2 = 59,924$ $p = 0,000$
<i>Styrax ferrugineus</i>	Teste não realizado. O conjunto de sobreviventes inclui indivíduos com rebrotas basais ou subterrâneas que não entraram no inventário final porque os diâmetros eram < 5 cm.	
<i>Roupala montana</i>		

(n.s.) = não significativo.  $\chi^2$  = divergência entre a distribuição dos dados em 1992 e 2004, o valor apresentado refere-se a uma única tabela de  $\chi^2$  com o conjunto de parâmetros e épocas para a espécie.

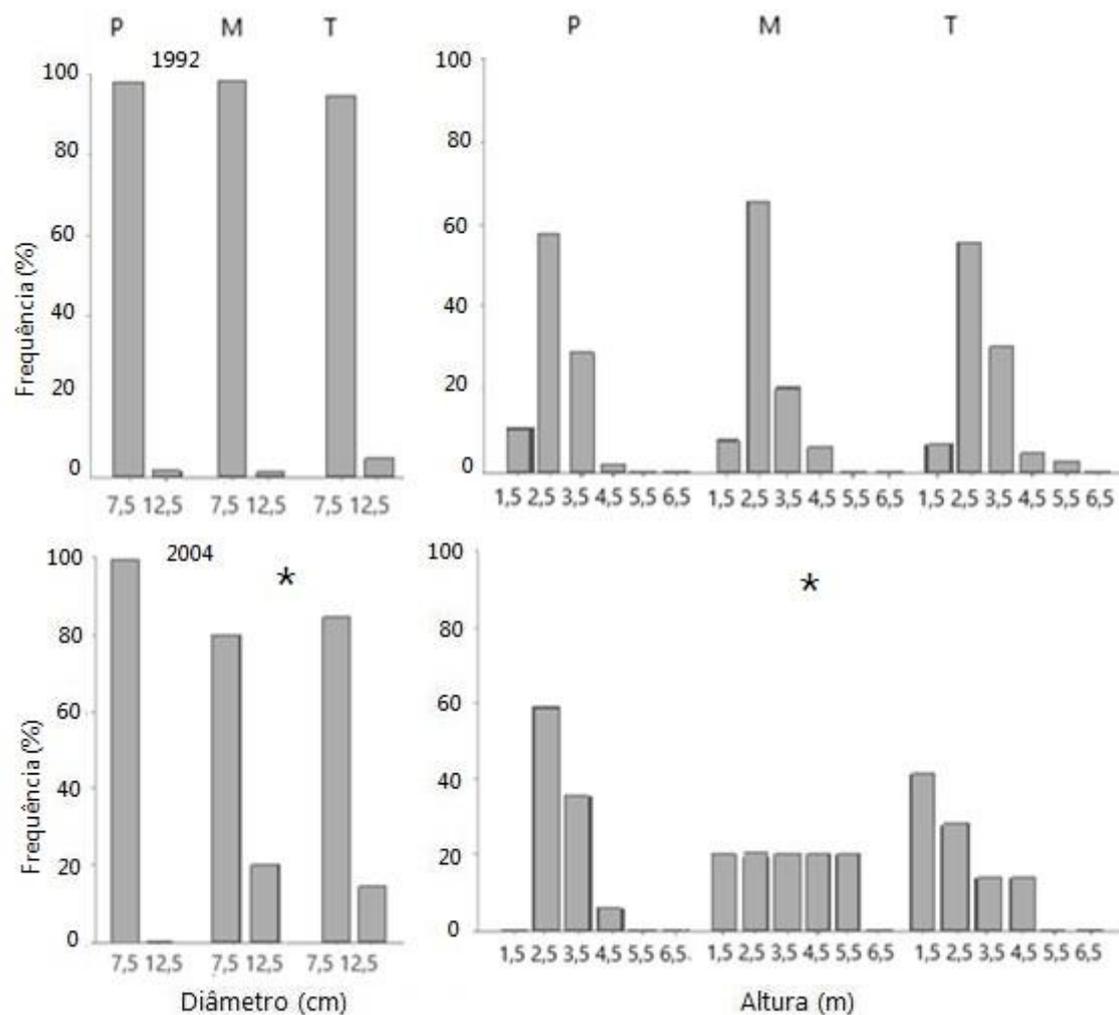


**Figura 6.** Frequência inicial (18 anos sem fogo) e final (após seis queimas bienais) de diâmetro e altura dos indivíduos de *Byrsonima pachyphylla* em área de cerrado sentido restrito, na Reserva Ecológica do IBGE, DF, Brasil. P, M e T representam os tratamentos com queima no início (junho – precoce), meio (agosto – modal) e final da estação seca (setembro - tardia). \* = diferença significativa entre a distribuição antes da primeira queima (1992) e a após a última queima (2004;  $p < 0,05$ )



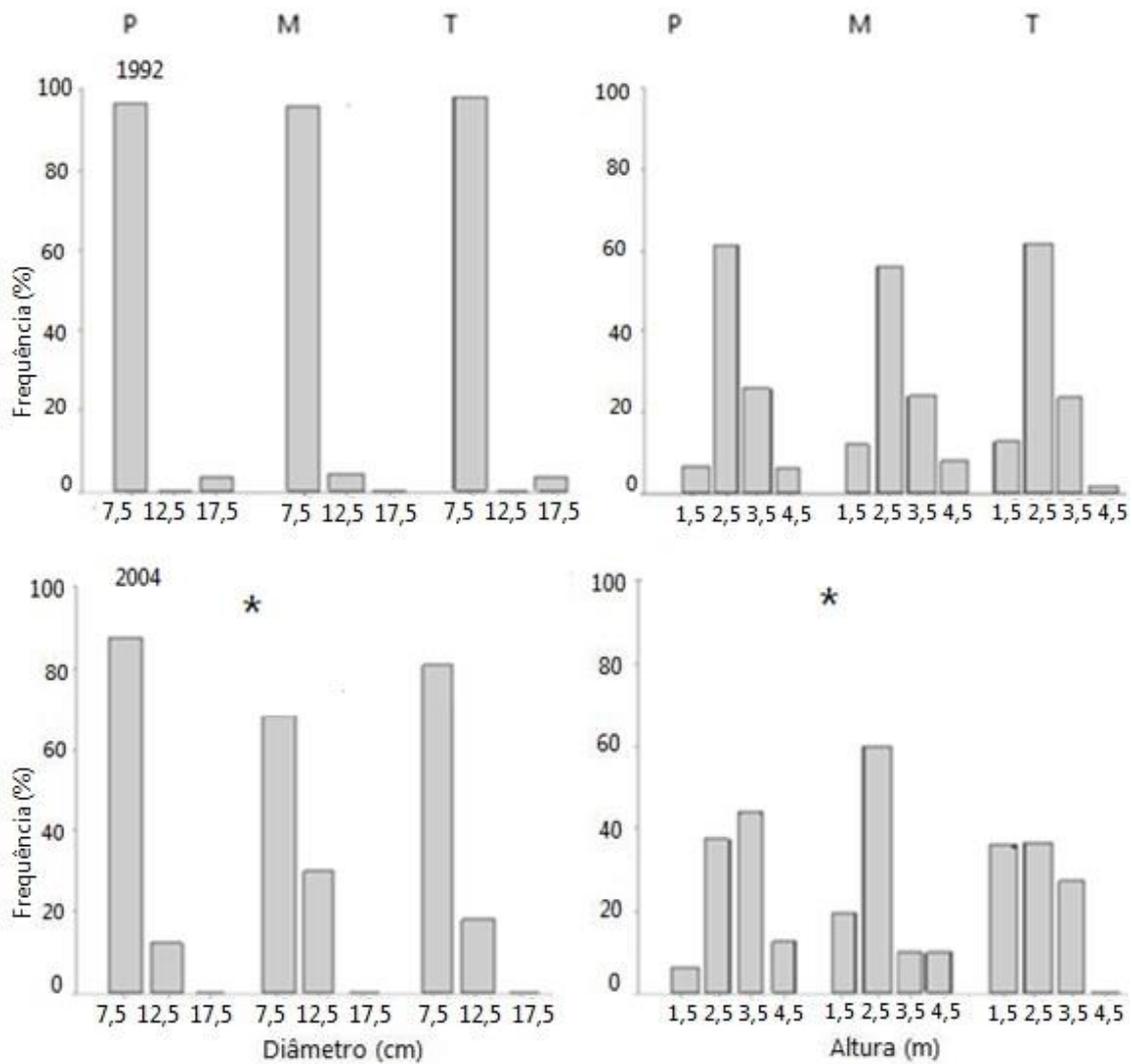
**Figura 7.** Frequência inicial (18 anos sem fogo) e final (após seis queimas bienais) de diâmetro e altura dos indivíduos de *Dalbergia miscolobium* em área de cerrado sentido restrito, na Reserva Ecológica do IBGE, DF, Brasil. P, M e T representam os tratamentos com queima no início (junho – precoce), meio (agosto – modal) e final da estação seca (setembro - tardia). \* = diferença significativa entre a distribuição antes da primeira queima (1992) e a após a última queima (2004).

*Kielmeyera coriacea* foi uma das cinco espécies que apresentaram diferença significativa tanto para diâmetro quanto para altura (Figura 8;  $\chi^2 = 13,4$   $p = 0,02$  e  $\chi^2 = 33,8$   $p = 0,000$ ). Nos tratamentos com queima modal e tardia houve aumento na porcentagem de indivíduos com diâmetro médio de 12,5 cm. O fogo em regime bienal resultou em alta taxa de mortalidade para essa espécie, especialmente com a queima precoce e a modal (Tabela 4), mas, de forma geral, aqueles com maior diâmetro sobreviveram. A classe de altura de 2,5 m era a mais representativa em 1992, sendo a classe mais afetada com a mortalidade no final das seis queimadas (2004), em especial o tratamento de agosto.



**Figura 8.** Frequência inicial (18 anos sem fogo) e final (após seis queimas bienais) de diâmetro e altura dos indivíduos de *Kielmeyera coriacea* em área de cerrado sentido restrito, na Reserva Ecológica do IBGE, DF, Brasil. P, M e T representam os tratamentos com queima no início (junho - precoce), meio (agosto - modal) e final da estação seca (setembro - tardia). \* = diferença significativa entre a distribuição antes da primeira queima (1992) e a após a última queima (2004;  $p \leq 0,05$ ).

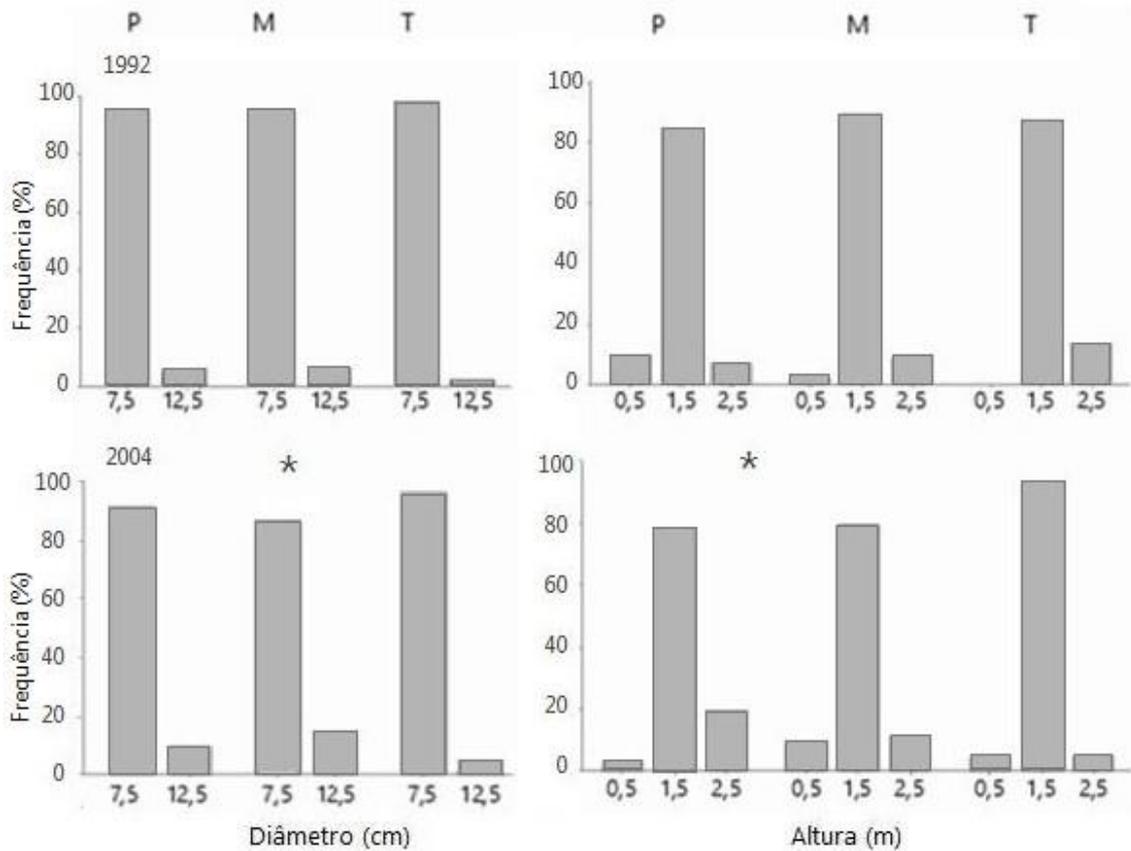
*Myrsine guianensis* apresentou diferença significativa tanto para a distribuição de diâmetro (Figura 9;  $\chi^2 = 39,0$   $p = 0,000$ ) quanto de altura ( $\chi^2 = 19,8$   $p = 0,05$ ) entre os anos de 1992 e 2004. As diferentes taxas de mortalidade e de *topkill* para as diferentes épocas de queima (Tabela 4 e Figura 5) alteraram de forma diferenciada a distribuição de altura. A classe de altura 1,5 m aumentou significativamente na área com queima tardia, refletindo maior habilidade para rebrota basal/subterrânea (Figura 5). A alteração no diâmetro se deu principalmente pela exclusão dos indivíduos na classe de maior diâmetro médio (17,5 cm).



**Figura 9.** Frequência inicial (18 anos sem fogo) e final (após seis queimas bienais) de diâmetro e altura dos indivíduos de *Myrsine guianensis* em área de cerrado sentido restrito, na Reserva Ecológica do IBGE, DF, Brasil. P, M e T representam os tratamentos com queima no início (junho – precoce), meio (agosto – modal) e final da estação seca (setembro - tardia). \* = diferença significativa entre a distribuição antes da primeira queima (1992) e a após a última queima (2004;  $p \leq 0,05$ ).

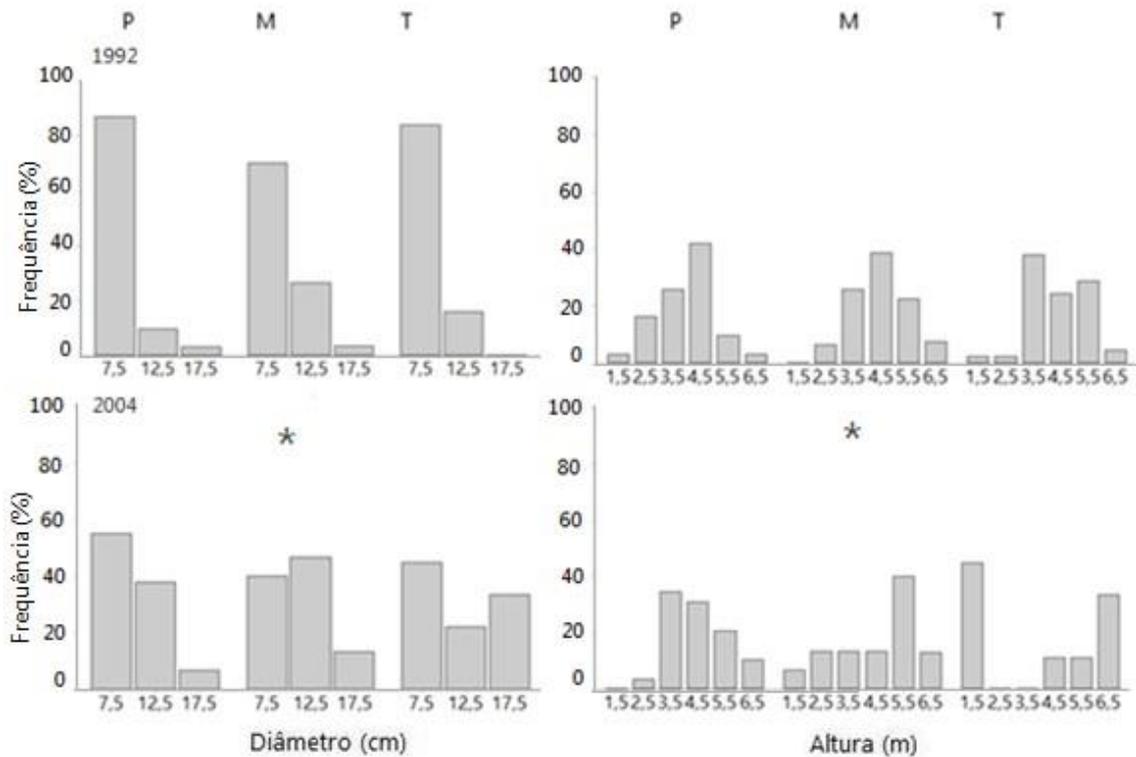
Como *O. hexasperma* apresenta menor altura do que as demais espécies estudadas, foi incluída a classe de 0,5 m para contemplar todos os indivíduos que atingiram o diâmetro mínimo para inclusão no inventário inicial. Nesta espécie predominaram os danos leves (Tabela 4 e Figura 5) por isso há pouca diferença visível na distribuição de diâmetro e altura (Figura 10). Como já mostrado anteriormente (Figura 3 e 4), além de os sobreviventes ao fogo serem aqueles com maior diâmetro e altura, houve também aumento no porte dos indivíduos ao longo dos 12 anos de estudo. Por isso há mais indivíduos com diâmetro médio de 12,5 cm e altura de 2,5 m no final do que no início em todos os tratamentos ( $\chi^2 = 20,4$   $p = 0,000$  e  $\chi^2 = 73,1$   $p = 0,000$  respectivamente). O *topkill* e a presença de rebrotas basais e subterrâneas

com o fogo de agosto e de setembro explica o aumento nas classes de altura mais baixas (0,5 m e 1,5 m), indicando severidade um pouco maior de fogo nessas duas épocas.



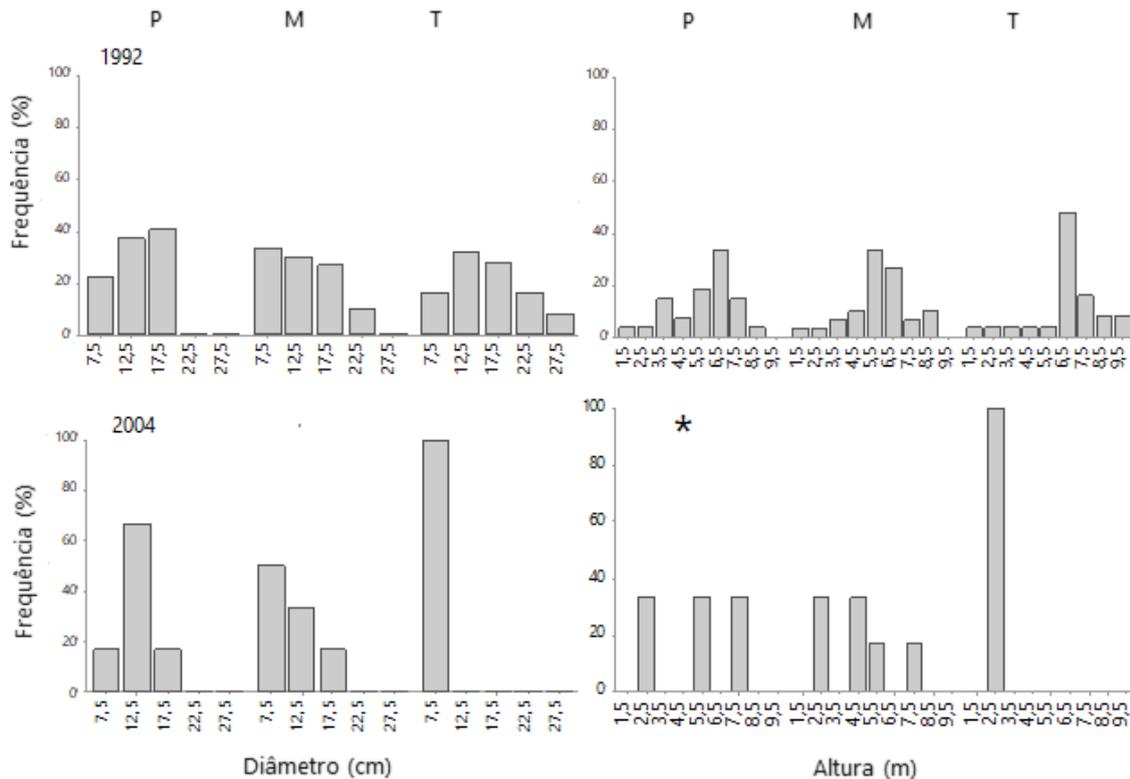
**Figura 10.** Frequência inicial (18 anos sem fogo) e final (após seis queimas bienais) de diâmetro e altura dos indivíduos de *Ouratea hexasperma* em área de cerrado sentido restrito, na Reserva Ecológica do IBGE, DF, Brasil. P, M e T representam os tratamentos com queima no início (junho – precoce), meio (agosto – modal) e final da estação seca (setembro - tardia). \* = diferença significativa entre a distribuição antes da primeira queima (1992) e a após a última queima (2004;  $p \leq 0,05$ ).

Para *S. macrocarpa* os diferentes tratamentos resultaram em mortalidade também diferente (Figura 5). A mortalidade para os indivíduos submetidos à queima precoce foi baixa, entretanto foi de 40,0% para aqueles submetidos à queima modal e de 72,4% à tardia. Isso juntamente com os valores *topkill* e os baixos valores dos diâmetros das rebrotas basais resultaram em diferenças significativas para as distribuições de diâmetro ( $\chi^2 = 90,0$   $p = 0,000$ ) e altura ( $\chi^2 = 154,2$   $p = 0,000$ ; Figura 11)



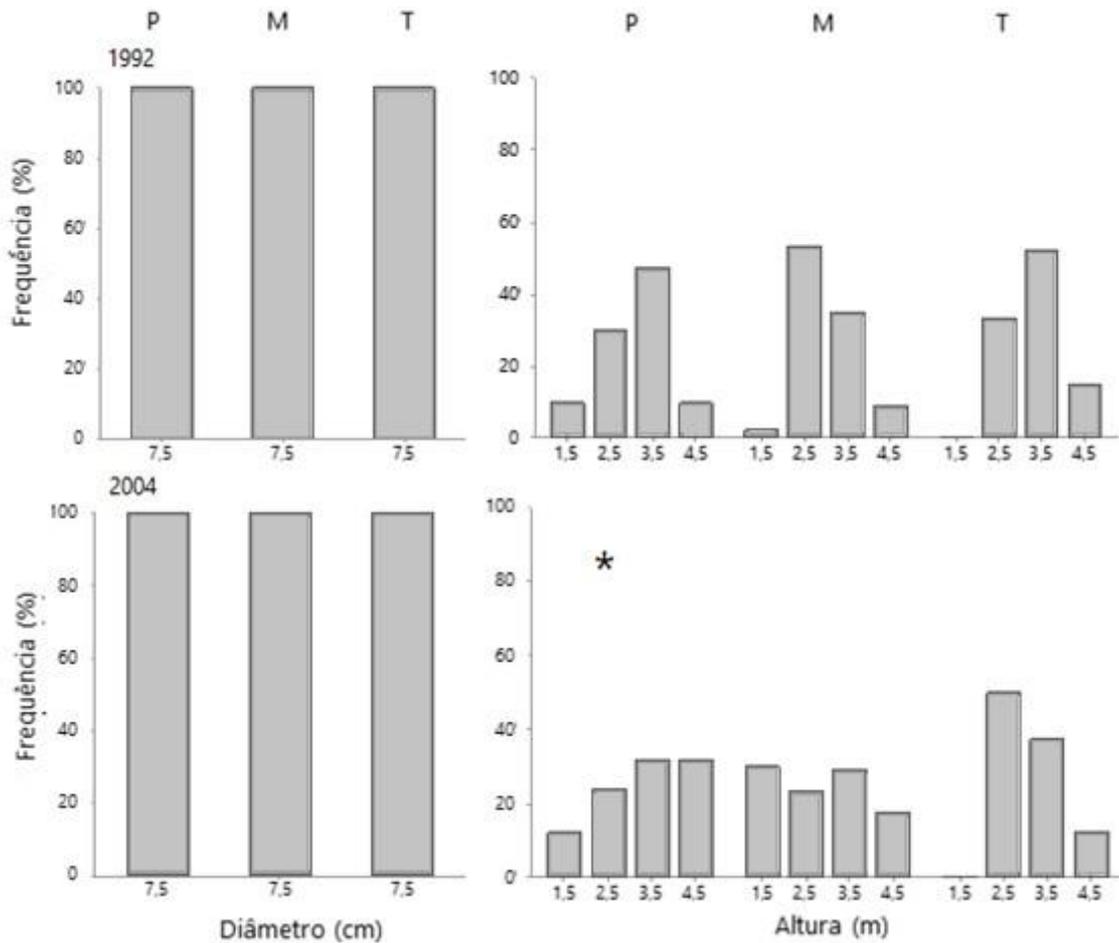
**Figura 11.** Frequência inicial (18 anos sem fogo) e final (após seis queimas bienais) de diâmetro e altura dos indivíduos de *Schefflera macrocarpa* em área de cerrado sentido restrito, na Reserva Ecológica do IBGE, DF, Brasil. P, M e T representam os tratamentos com queima no início (junho – precoce), meio (agosto – modal) e final da estação seca (setembro-tardia). \* = diferença significativa entre a distribuição antes da primeira queima (1992) e a após a última queima (2004;  $p \leq 0,05$ ).

*Tachigali subvelutina* é a espécie com maior amplitude de distribuição de diâmetro e altura entre as 10 estudadas, com presença de indivíduos com mais de 15 cm de diâmetro e 6 m de altura em 1992 (Figura 12). A taxa de mortalidade foi alta nos três tratamentos (Figura 4), sendo que na parcela precoce não houve rebrotas basais ou subterrâneas no final das seis queimadas e na parcela tardia não houve rebrota aérea para essa espécie (Tabela 4). As diferentes mortalidades e o número de caules destruídos (morte + *topkill*) resultaram nas diferenças significativas na altura ( $\chi^2 = 67,3$   $p = 0,000$ ). Essa mortalidade resultou na eliminação de cinco das seis classes de diâmetro que existiam antes do tratamento com queima em setembro e mais uma classe antes do tratamento com queima em agosto.



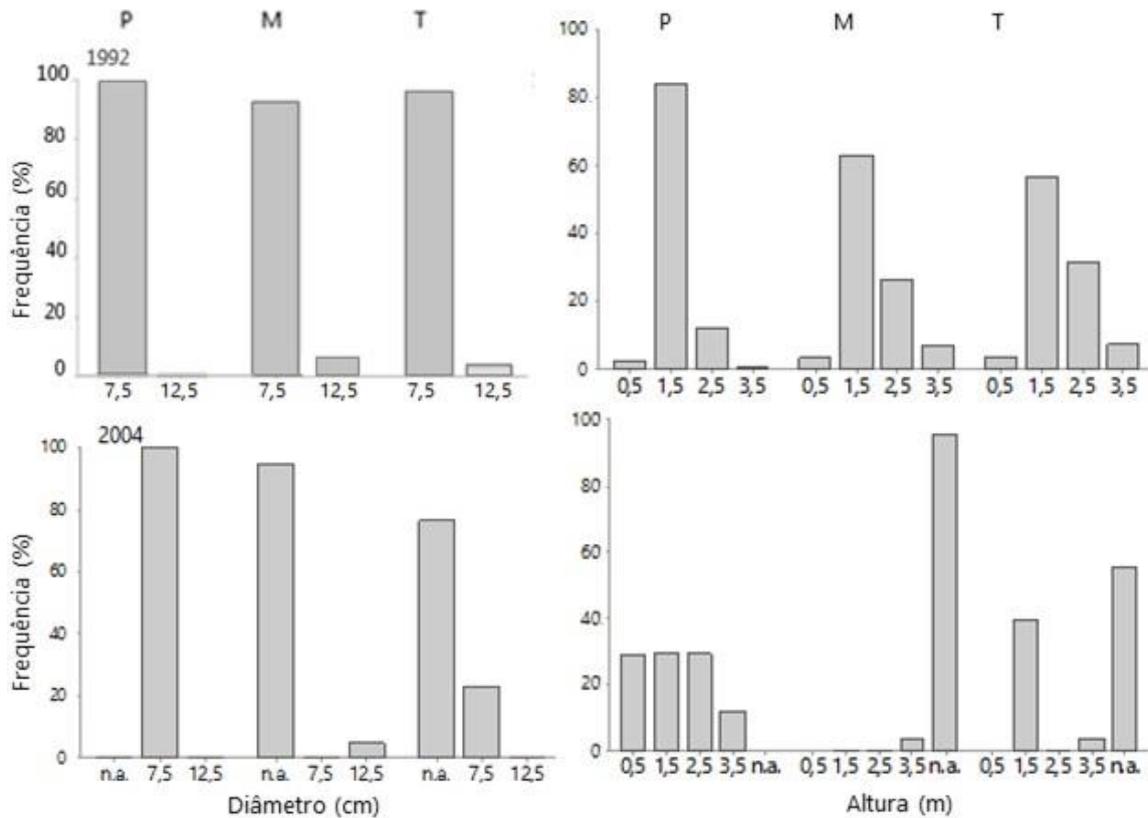
**Figura 12.** Frequência inicial (18 anos sem fogo) e final (após seis queimas bienais) de diâmetro e altura dos indivíduos de *Tachigali subvelutina* em área de cerrado sentido restrito, na Reserva Ecológica do IBGE, DF, Brasil. P, M e T representam os tratamentos com queima no início (junho – precoce), meio (agosto – modal) e final da estação seca (setembro - tardia).  $\chi^2$  inválido para as classes de diâmetro, seis contagens esperadas menores que 1; \* = diferença significativa entre a distribuição antes da primeira queima (1992) e a após a última queima (2004;  $p \leq 0,05$ ).

Para *V. elliptica* o diâmetro dos indivíduos antes dos tratamentos estava entre 5,0 cm e 10,0 cm, sendo representados em uma única classe para apresentar consistência com o método utilizado para as demais espécies. Não houve diferença significativa entre as frequências de diâmetros iniciais e finais ( $\chi^2 = 2,1$   $p = 0,3$ , Figura 13), mas houve diferença significativa entre as frequências de alturas ( $\chi^2 = 59,9$   $p = 0,000$ , Figura 13). O aumento na frequência de indivíduos com altura média de 4,5 m após as seis queimadas em junho é justificado pela baixa mortalidade e baixo *topkill* para essa época, com rebrotas aéreas presente em 88,5 % dos sobreviventes (Tabela 4). Por outro lado, alteração na distribuição de altura após queimadas em agosto e setembro pode estar relacionada com mortalidade maior e com *topkill* mais frequente comparada com junho (Tabela 4, Figura 5).



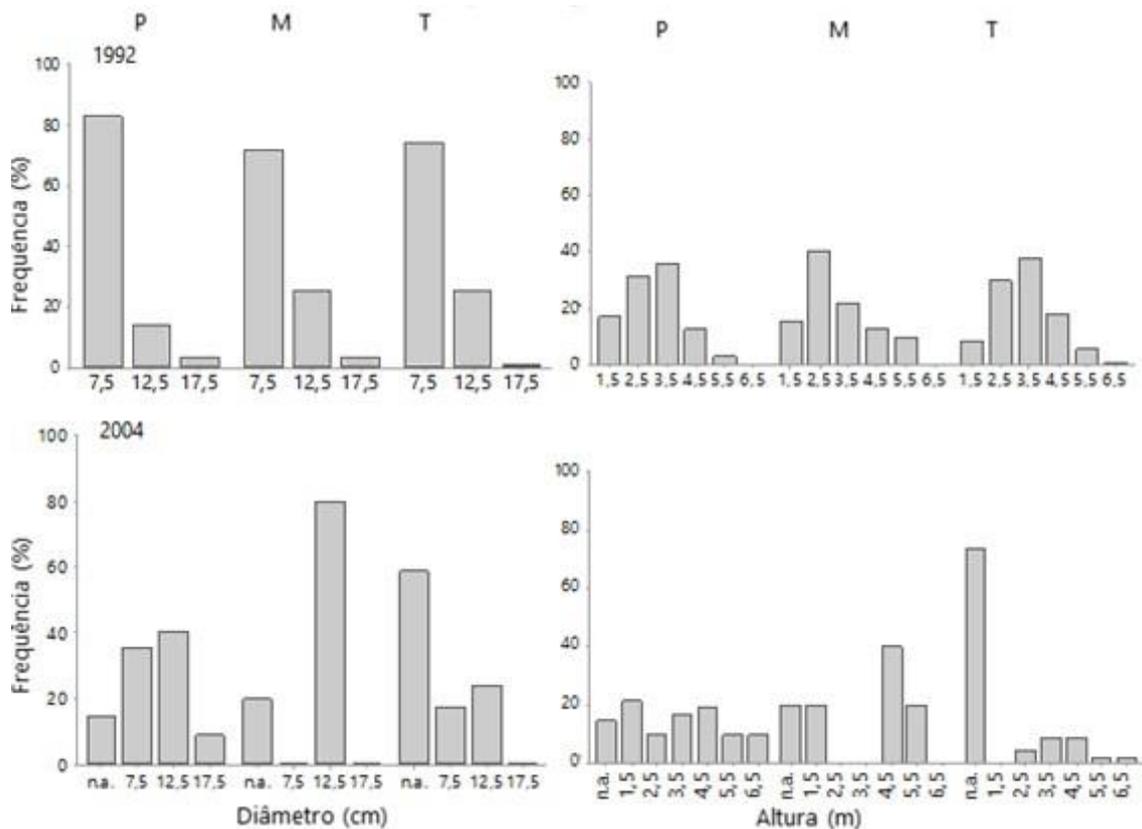
**Figura 13.** Frequência inicial (18 anos sem fogo) e final (após seis queimas bienais) de diâmetro e altura dos indivíduos de *Vochysia elliptica* em área de cerrado sentido restrito, na Reserva Ecológica do IBGE, DF, Brasil. P, M e T representam os tratamentos com queima no início (junho – precoce), meio (agosto – modal) e final da estação seca (setembro tardia). \* = diferença significativa entre a distribuição antes da primeira queima (1992) e a após a última queima (2004;  $p \leq 0,05$ ).

Assim como para *O. hexasperma* (Figura 10), para *R. montana* foi incluída uma classe menor de altura que contemplasse todos os indivíduos com diâmetro mínimo de inclusão no inventário de 1992 e que apresentaram altura média de 0,5 m. Os indivíduos de *R. Montana* responderam de forma diferenciada às queimadas precoce, modal e tardia, ainda assim o número de caules destruídos, isto é, mortos mais *topkill*, é muito alto: 71% em precoce, 96% em modal e 87% em tardia (Tabela 4 e Figura 5). Além da diferenciação em tipo de dano houve diferenciação também no porte das rebrotas. Após o fogo no meio e no final da estação seca, as rebrotas basais e/ou subterrâneas eram a maioria dos sobreviventes e não tinham a espessura mínima de diâmetro para entrar no inventário (classe n.a., Figura 14). Isso impediu a comparação estatística ( $\chi^2$ ) entre 1992 e 2004 para esta espécie.



**Figura 14.** Frequência inicial (18 anos sem fogo) e final (após seis queimas bienais) de diâmetro e altura dos indivíduos de *Roupala montana* em área de cerrado sentido restrito, na Reserva Ecológica do IBGE, DF, Brasil. P, M e T representam os tratamentos com queima no início (junho –precoce), meio (agosto – modal) e final da estação seca (setembro - tardia). *n.a.* são os indivíduos com rebrotas basais e/ou subterrâneas que não atingiram o diâmetro mínimo de 5 cm para entrar no inventário. Não foi realizado o Teste de Qui-Quadrado nesse caso.

Para finalizar, *S. ferrugineus*, que também respondeu de forma diferenciada às queimadas precoce, modal e tardia em termos de mortalidade e sobrevivência com rebrotas aéreas; o número de *topkill* foi similar nas três épocas. As queimadas precoces foram menos prejudiciais já que os sobreviventes pertencem a todas as classes de altura (Figura 15) e a destruição de caules (mortalidade + *topkill*) está abaixo de 50% (Figura 5). Nas queimadas de agosto e setembro os indivíduos com altura > 2,5 m (Figura 15) são os sobreviventes com rebrotas aéreas (15% e 17% respectivamente, Tabela 4), enquanto que os de menor porte em sua maioria ou morreram ou sofreram *topkill*. Assim como para *R. montana*, após o fogo no meio e no final da estação seca, as rebrotas basais e/ou subterrâneas eram a maioria dos sobreviventes e não tinham a espessura mínima de diâmetro para entrar no inventário (classe *n.a.*, Figura 15), impedindo a comparação estatística ( $\chi^2$ ) entre 1992 e 2004.



**Figura 15.** Frequência inicial (18 anos sem fogo) e final (após seis queimas bienais) de diâmetro e altura dos indivíduos de *Styrax ferrugineus* em área de cerrado sentido restrito, na Reserva Ecológica do IBGE, DF, Brasil. P, M e T representam as parcelas com queima no início (junho – precoce), meio (agosto – modal) e final da estação seca (setembro - tardia). *n.a.* são os indivíduos com rebrotas basais e/ou subterrâneas que não atingiram o diâmetro mínimo de 5 cm para entrar no inventário. Não foi realizado o Teste de Qui-Quadrado nesse caso.

## Discussão

Em termos de fenologia vegetativa, as decíduas *D. miscolobium* e *K. coriacea* têm a fase de queda foliar coincidindo com as três épocas de queima estudadas (junho, agosto e setembro) e o brotamento foliar acontecendo em duas épocas (agosto e setembro). Ambas as espécies tiveram diferenças significativas na mortalidade entre as épocas de queima, havendo mais sobreviventes em junho, ou seja, antes do brotamento. As duas semidecíduas tiveram respostas diferentes quanto à época de queima: para *S. ferrugineus* o brotamento inicia-se em setembro e a maior sobrevivência foi com o fogo de junho; para *R. montana* o brotamento inicia-se em julho e a maior sobrevivência foi com o fogo de setembro. Não houve diferença de danos entre épocas de queima para as espécies sempre verdes *B. pachyphylla* e *T.*

*subvelutina*, mas *M. guianensis*, *O. hexasperma*, *S. macrocarpa* e *V. elliptica* seguiram o padrão geral de menor mortalidade com o fogo de junho.

Em termos de fenologia reprodutiva, observou-se maior impacto das queimas de agosto e setembro em comparação com junho, tanto com danos diretos aos indivíduos, quanto com impactos no recrutamento. O fogo no fim da estação seca pode causar danos diretos às novas folhas e ramos, além de flores, frutos ou sementes já dispersas, conforme relatado em Hoffmann (1998) para *M. guianensis* e *R. montana* e outras espécies do Cerrado. Porém, houve sete casos de recrutamento próximo de zero e mesmo para aquelas em que floração e frutificação ocorrem em quase todos os meses do ano, como *S. ferrugineus* (semidecídua) e *V. elliptica* (sempre verde). As queimas precoces não coincidem com a fase mais intensa de floração de *B. pachyphylla*, *D. miscolobium* e *O. hexasperma* e essas são as únicas em que o recrutamento foi maior do que a mortalidade ao final dos três tratamentos. No caso de *D. miscolobium*, os frutos são produzidos no fim de uma estação chuvosa e a germinação ocorre logo no início da próxima, ou seja, o fogo tardio afeta diretamente as plântulas, com altas taxas de *topkill* e mortalidade. Porém, com dois anos de idade as plântulas já são capazes de rebrotar na base (Braz et al., 2009) justificando em parte essa ter sido a espécie com maior quantidade de recrutas nos três tratamentos com fogo a cada dois anos.

Com a primeira queimada após 18 anos de proteção contra o fogo, a maior parte das espécies teve mortalidade abaixo de 10% tanto com o tratamento de junho quanto o de setembro, ou seja, próxima aos valores normais encontrados na comunidade vegetal protegida do fogo ou que passou por apenas uma queima, conforme apresentado por Aquino et al. (2007), Souza (2010), Mews et al. (2011), Gomes et al. (2016) e Souchie et al. (2017). Por outro lado, a mortalidade ficou acima de 10% com o pós-queima de agosto para a maioria das espécies. Quando comparamos esses resultados com os descritos em outros trabalhos para a comunidade lenhosa, a mortalidade por espécie varia de 0 a 100% para fogo bienal em junho e agosto e de 0 a 41% para fogo bienal em setembro (Sato, 2003). Quando o cerrado típico é protegido do fogo, a taxa de mortalidade anual da comunidade vegetal fica abaixo de 10% para árvores e arbustos (Aquino et al., 2007; Souza, 2010; Mews et al., 2011). São poucos os valores que temos na literatura para mortalidade anual em áreas queimadas, mas, por exemplo, Gomes et al. (2016) apresentam mortalidade anual de 4,92% após um incêndio em setembro em área que estava protegida contra o fogo há 20 anos. Souchie et al. (2017) apresentam mortalidade anual de 4% em área queimada após 5 anos de proteção e Ribeiro et al. (2012) apresentam mortalidade anual de 2% em área queimada após 5 anos de proteção e de 4% para áreas queimadas com mais frequência. No presente trabalho, as taxas de

mortalidade ficaram entre 0 e 34,6% conforme a espécie e época de queima, ou seja, se assemelham com a mortalidade que ocorre normalmente em áreas não perturbadas pelo fogo.

O diâmetro e altura parecem ter influenciado pouco na sobrevivência na primeira queimada, já que vivos e mortos não diferiram nestes parâmetros nos três tratamentos, ao contrário da espessura absoluta da casca (Figura 2). Apesar de estes fatores serem listados na literatura como importantes para maior resistência física às chamas (Lawes et al., 2011a; Brando et al., 2012; Simon and Pennington, 2012; Belcher, 2013; Lawes et al., 2013; Rosell et al., 2014), é possível que o diâmetro mínimo de inclusão no inventário tenha sido determinante, já que quando se incluem indivíduos com diâmetro  $< 5$  cm, o fogo em campo sujo após 26 anos de proteção resulta em mortalidade de 22,5% na comunidade de lenhosas (Medeiros & Miranda, 2008), ao passo que, independentemente da época, a mortalidade é de aproximadamente 12% de indivíduos da comunidade lenhosa com diâmetro  $\geq 5$  cm (Sato, 2003; Miranda et al., 2012).

Em relação à resistência física às chamas associada ao coeficiente angular da relação entre espessura da casca e diâmetro (Tabela 2), a classificação de sensibilidade e resistência que propusemos inicialmente não explica totalmente os resultados observados para cada espécie. Classificada como resistente ao fogo, *O. hexasperma* foi a única com diferença significativa de danos entre os tratamentos; em junho morreram os indivíduos com altura  $< 1$  m, mas não houve diferença no diâmetro de vivos e mortos em qualquer dos três tratamentos. Na ausência de fogo, a taxa de mortalidade para esta espécie fica entre 0,8 e 3,0% ao ano (Aquino et al. 2007; Souza 2010; Mews et al. 2011), ou seja, muito próxima dos valores que identificamos com a primeira queima. A mortalidade ficou acima de 10% em junho para três espécies, sendo uma de porte médio com casca fina (*B. pachyphylla*), uma de porte médio com casca espessa (*K. coriacea*) e uma de porte grande com casca intermediária (*T. subvelutina*). O diâmetro e a altura dos sobreviventes de cada espécie não diferiram dos que morreram, apesar de a literatura descrever que há ao menos dois mecanismos físicos de sobrevivência ao fogo: ter caule espesso com casca isolante para proteger o câmbio das altas temperaturas ou atingir mais altura para livrar as gemas apicais das chamas (Guedes, 1993; Gignoux et al., 1997; Hoffmann et al., 2009).

Também quando comparamos mortalidade e *topkill* com a espessura relativa da casca das 10 espécies estudadas, a faixa de menor porcentagem de caules destruídos (mortos + *topkill*  $\leq 30\%$ ) inclui apenas a espécie de grande porte *S. macrocarpa* nos três tratamentos. A faixa intermediária de caules destruídos (mortos + *topkill* entre 31% e 60%) incluiu a maioria das espécies, tanto as de casca mais fina quanto as de casca mais espessa, diferentes

coeficientes angulares, alturas e diâmetros. A maior porcentagem de caules destruídos (mortos + *topkill*  $\geq 60\%$ ) ocorreu para *R. montana* e principalmente com o fogo de agosto.

Embora Lawes et al. (2011b) e Dantas et al. (2013) argumentem que a espessura da casca é a principal característica a oferecer proteção contra as altas temperaturas, Guedes (1993) mostra que é preciso associar a espessura da casca mais ao tempo de duração da temperatura das chamas ou a intensidade do fogo. Ou seja, cascas finas (3 mm) protegem o indivíduo de uma passagem de fogo rápida (tempo de residência = 0,7 min), mas para o fogo lento (1,5 min) é necessário casca mais espessa (10 mm). Cascas intermediárias (6 mm) protegeriam o indivíduo de exposição a temperaturas de até 380°C, mas é preciso casca grossa (>16 mm) para a proteção a temperaturas de 780°C, temperatura comum em queimadas no Cerrado (Sato, 2003; Miranda et al., 2010). Nos resultados apresentados, a menor espessura média de casca foi de  $2,9 \pm (0,9)$  mm para *B. pachyphylla* e a maior espessura média foi de  $12,4 \pm (6,1)$  mm para *K. coriacea*, ou seja, resistentes a fogo rápido a baixas temperaturas, mas suscetíveis a danos com fogo de maior temperatura.

Lawes et al. (2011a) também demonstraram que a maior sobrevivência pós-fogo em savana australiana estava mais relacionada à espessura absoluta da casca do que com o diâmetro e a altura. No entanto, tendo atingido certa espessura de casca, é possível que a destruição de caules seja maior naqueles mais largos do que nos mais altos, pois estes têm suas gemas vegetativas acima da zona das chamas (Lawes et al., 2011ab). O que observamos para *O. hexasperma* com a primeira queimada está corroborando esta ideia. Além disso, a arquitetura da casca, com presença de reentrâncias e cristas, pode interferir na suscetibilidade do câmbio (Vale & Elias, 2014) porque a temperatura na crista é maior do que no vale (Agee, 1996) e as espécies que estudamos variam em termos de arquitetura de casca.

O baixo número de mortos, os danos concentrados na parte apical e o vigor das rebrotas justificam por que não se verificam diferenças no diâmetro e altura e da vegetação na primeira queimada. Lopes et al. (2009) também relataram que um evento de fogo não altera a estrutura pré-fogo da vegetação em cerrado sentido restrito, mantendo-se o padrão da classe de diâmetro entre 4,7 até 9,7 cm e de altura entre 0,5 e 3,5 m como as classes mais numerosas; no inventário o diâmetro mínimo de análise era de 5 cm a 30 cm do solo. Por outro lado, Meira Junior et al. (2017) observaram diferença na estrutura vertical da comunidade arbustivo-arbórea de campo sujo com a presença de fogo quando o critério de inclusão no inventário foi altura > 0,10 m e diâmetro ao nível do solo < 5,0 cm. Neste caso, a altura pode ser determinante porque vários indivíduos estão na zona da armadilha de fogo, ou seja, a até 60 cm do solo, onde ocorrem as temperaturas mais altas em queimadas do Cerrado (Miranda

et al. 2010).

Em relação à recuperação pós-fogo após a primeira queimada após 18 anos de proteção, as maiores taxas de rebrotas somente aéreas foram nos tratamentos de junho e setembro. Este tipo de rebrota é mais importantes do que as rebrotas basais e subterrâneas porque restauram mais rapidamente a capacidade fotossintética da planta (Lawes et al 2011a) e facilitam o escape da zona de chama. As espécies mais altas *S. macrocarpa* e *T. subvelutina* tiveram as maiores porcentagens de rebrotas aéreas, ambas com casca fina de acordo com a classificação de Souchie et al. (2017). As maiores porcentagens de indivíduos com rebrotas basais e/ou subterrâneas foram para as de casca fina e menor altura *O. hexasperma* e *R. montana*. Souchie et al. (2017) mostraram que a espessura da casca e o diâmetro do tronco explicam melhor os tipos de rebrota (aérea, basal ou subterrânea) em espécies do Cerrado. Aquelas com casca mais fina (< 10 mm) tendem a ter rebrotas hipogêas e epigêas, enquanto as de casca espessa (16 mm) tendem a ter mais rebrotas epigêas. Nos resultados que apresentamos, somente alguns indivíduos tem casca > 16 mm (*K. coriacea* e *V. elliptica*), a maioria tem casca mais fina, o que justifica todas as espécies terem rebrotas hipogêas e epigêas combinadas.

A taxa de sobrevivência superior a 65% na primeira queimada e representada em sua maioria por rebrotas aéreas nos permite inferir que uma única queimada, independentemente da época em que ocorre, pode causar apenas danos leves na vegetação lenhosa de cerrado sentido restrito mesmo ocorrendo após longo período sem fogo. Vale lembrar que estamos tratando daqueles indivíduos com diâmetro  $\geq 5$  cm, sendo considerado o diâmetro mínimo para escape das altas temperaturas (Medeiros & Miranda, 2005). A mortalidade e *topkill* são altas para diâmetros mais finos (Medeiros & Miranda, 2005; Hoffmann et al., 2009). Porém, as taxas de recuperação foram diminuindo conforme os efeitos do fogo foram se acumulando. Enquanto na primeira queimada nove espécies apresentaram danos semelhantes entre as épocas, após seis queimadas bienais foram apenas duas espécies (*B. pachyphylla* e *T. subvelutina*), evidências de redução na capacidade de rebrotar.

Com as seis queimadas bienais em junho, a mortalidade acumulada ficou abaixo de 10% apenas para *S. macrocarpa*. Com as seis queimadas bienais em agosto, a menor mortalidade acumulada chegou próximo dos 50% (*D. miscolobium* e *O. hexasperma*). Com o fogo bienal em setembro, a menor mortalidade acumulada foi próxima a 40% (*D. miscolobium*) e a maior taxa foi próxima a 100% (*T. subvelutina*). Estes casos exemplificam que a mortalidade acumulada nas queimadas bienais foi maior do que a causada pela primeira queimada e que nem sempre o maior porte garante maior sobrevivência. O aumento das taxas de mortalidade com o aumento da frequência de queimadas já foi relato em outros trabalhos

(Medeiros & Miranda, 2005; Aquino et al., 2007; Ribeiro et al., 2012). Cinco queimadas bienais podem causar entre 39% e 45% de mortalidade de indivíduos lenhosos em cerrado sentido restrito a depender da época do fogo (Sato, 2003).

Antes de iniciarmos os tratamentos, as classes diamétricas e altimétricas mais comuns para as dez espécies estavam de acordo com o observado na literatura. Almeida et al. (2014) reporta que, quando o diâmetro mínimo no inventário é de 5 cm, o cerrado sentido restrito tem a maioria das árvores com diâmetro entre 5 e 8,5 cm e num padrão de J invertido; a maioria dos indivíduos tem altura entre 1,5 m e 4,5 m e a classe entre 1,5 m e 2,5 m é a mais numerosa, mas pequenas alterações na frequência entre classes são comuns por causa da presença do fogo ou por outros motivos. Porém, os tratamentos que aplicamos, independentemente da época de fogo, causaram alteração significativa entre as classes de altura e diâmetro, tanto em função da perda de indivíduos quanto redução no porte dos caules após *topkill* sucessivo.

Foram poucos os casos possíveis de se verificar estatisticamente um aumento na média de altura ou diâmetro dos sobreviventes no final dos tratamentos comparando-se com o primeiro inventário. A distribuição dos mortos por diâmetro ou altura nem sempre obedeceu ao previsto de morte de indivíduos com menor porte. Principalmente no pós-fogo bienal de junho parece haver uma seleção dos indivíduos maiores de *B. pachyphylla*, *K. coriacea* e *O. hexasperma*, assim como algum crescimento desses sobreviventes, mas o mesmo não se pode afirmar para queimadas bienais de agosto e setembro. Estas três espécies tinham altura e diâmetro médios iniciais de até 3 m e 7 cm, respectivamente. Por outro lado, alturas maiores que 5 m e diâmetros maiores que 13 cm não garantiram a sobrevivência de 96% dos indivíduos de *T. subvelutina*. A casca não ofereceu proteção ao caule diante de queimadas bienais neste caso e quando ocorrem danos ao câmbio, os custos fisiológicos de alocação de carbono e balanço hídrico parecem ser fatores que desfavorecem árvores mais altas como esta (Zhang et al., 2009).

Dentre os sobreviventes, houve mais indivíduos com rebrotas aéreas do que rebrotas basais e/ou subterrâneas. Notam-se diferenças interespecíficas na capacidade de rebrotar assim como já foi reportado em outros estudos (Medeiros & Miranda, 2008; Vale & Lopes, 2010; Massi & Franco, 2016; Souchie et al., 2017). Ribeiro et al. (2012) mostram que o padrão de rebrota após o fogo no cerrado sentido restrito relacionou-se com a frequência de queimadas e com o tamanho dos indivíduos, havendo mais rebrotas basais em indivíduos de menor porte e mais rebrotas aéreas em indivíduos das maiores classes de tamanho. Ao final de seis queimadas bienais em junho, a maior porcentagem de indivíduos com rebrotas somente

aéreas foi para a espécie de maior porte *D. miscolobium* e a menor porcentagem foi para espécie de menor porte *R. montana*. Ao final de seis queimadas bienais em agosto, a maior porcentagem de indivíduos com rebrotas somente aéreas foi para espécie de maior porte *V. elliptica* e a menor porcentagem foi para *R. montana* novamente. Ao final de seis queimadas bienais em setembro, a maior porcentagem de indivíduos com rebrotas somente aéreas foi para a espécie de menor porte *O. hexasperma* e a menor porcentagem foi para a espécie de porte intermediário *M. guianensis* e a de grande porte *T. subvelutina*. *Roupala montana* e *S. ferrugineus* já haviam sido consideradas como sensíveis ao fogo em outros trabalhos, uma vez que a abundância aumentou com a proteção contra o fogo frequente (Hoffmann, 1999; Moreira, 2000; Almeida et al., 2014), e aqui esta sensibilidade se manifestou também na alteração da estrutura vertical e sobrevivência.

Em comparação com as outras nove espécies aqui estudadas, *K. coriacea* foi a com menor proporção final de indivíduos com rebrota, apresentando alta mortalidade. Mesmo que estudos descrevam rápido crescimento das rebrotas em comparação com outras espécies, tal como *O. hexasperma* (Vale & Lopes, 2010), ocorre redução no número de rebrotas por indivíduo após queimadas anuais (Medeiros & Miranda, 2008). Meira Junior et al. (2017) também disseram que esta espécie tem regeneração prejudicada pelo fogo. Por outro lado, os mesmos autores disseram que *Myrsine guianensis* é uma das espécies lenhosas com maior capacidade de regeneração natural pós-fogo, mas com queimadas bienais a mortalidade ultrapassou 50%. *Ouratea hexasperma* apresenta redução no número de rebrotas por indivíduo pós-fogo anual (Medeiros & Miranda, 2008), mas no presente trabalho é uma das que tem menor taxa de mortalidade após queimadas bienais, com prevalência dos indivíduos de maior porte. *Vochysia elliptica* tem a capacidade de sobrevivência em comparação às demais espécies justificada pela maior altura, a casca espessa e a habilidade de rebrota basal/subterrânea. As rebrotas basais e/ou subterrâneas de *R. montana* e *S. ferrugineus* com diâmetros < 5 cm e possivelmente classe de altura < 1,5 m simbolizam a redução da estrutura vertical da vegetação por causa de *topkill*. A análise específica demonstrou que nove entre dez espécies de cerrado sentido restrito apresentaram o mesmo padrão de mortalidade em cada um dos três regimes de fogo bienais que foi identificado na comunidade por Sato (2003).

Essas perdas causadas pelo fogo não tiveram reposição no intervalo de estudo, pois o recrutamento para a classe de diâmetro  $\geq 5$  cm foi bem abaixo da mortalidade. O *topkill* e consequente perda de altura e diâmetro na vegetação causa impactos na reprodução por sementes e recrutamento uma vez que a floração em plantas pode ocorrer somente após a planta ultrapassar certo limiar de altura e diâmetro (Hoffmann, 1996, 1998; García-Núñez et

al., 2001). Por exemplo, para a vegetação do Cerrado, *K. coriacea* tem floração a uma altura média de 2,4 m ( $\pm 0,45$ ) (Oliveira & Silva, 1993) enquanto *Palicourea rigida* e *Byrsonima crassifolia* tem um limiar crítico de 4 cm de diâmetro basal e 1 m de altura para florescerem (García-Núñez et al., 2001). Além disso, Palermo (2011) mostra que durante queimadas a proteção oferecida por frutos pequenos como os de *Qualea parviflora* às sementes será mais eficiente quanto mais alto na copa o fruto estiver. Consequentemente, a redução no porte dos indivíduos pode, via perda de frutos ou redução na viabilidade de sementes, alterar significativamente a dinâmica das populações via recrutamento de novos indivíduos.

Mesmo que a reprodução por sementes seja estimulada com a passagem do fogo em algumas espécies (Palermo & Miranda, 2012), os diferentes graus de dano acumulados com as queimadas bienais justificam em parte o baixo número de recrutas porque afetam a estrutura reprodutiva dos indivíduos e também a produção de flores e frutos (Hoffmann, 1998; Hoffmann & Solbrig, 2003; Palermo & Miranda, 2012). Também ocorre o impacto do fogo sobre sementes, estabelecimento de plântulas e juvenis (Hoffmann, 1996; Geiger et al., 2011). A proteção do embrião ocorre por características do fruto (Cirne e Miranda 2008) e das sementes (Gómez-González et al., 2011) e distúrbios frequentes exercem pressão seletiva para alterar a frequência de manifestação de algumas dessas características fenotípicas. O fogo antrópico seleciona sementes com maior presença de pelos, casca mais espessa e forma menos arredondada (Gómez-González et al., 2011), assim como pode favorecer maior presença de gemas vegetativas (banco de gemas) conforme o regime do distúrbio e custos e benefícios para a manutenção dessas gemas (Vesk and Westoby, 2004; Clarke et al., 2013, 2015).

Ainda que a reprodução vegetativa se apresente como vantagem adaptativa se o fogo é frequente (Hoffmann 1998), as gerações futuras ficam comprometidas quando há perda na produção de sementes por impactos nas estruturas de reprodução sexuada, com diversos efeitos cascata na população e na comunidade inter-relacionada (Knapp et al., 2009; Pavlovic et al., 2011) e gera especial preocupação no Cerrado porque pouquíssimas sementes de lenhosas são encontradas no banco de sementes (Salazar et al., 2011; Andrade & Miranda, 2014). Nos trabalhos realizados por Salazar et al. (2011), *K. coriacea*, *O. hexasperma* e *S. ferrugineus* estavam entre as espécies identificadas na chuva de sementes, mas não estavam entre as espécies do banco de sementes no solo. Além disso, o banco de sementes no Cerrado é transiente, com a germinação ocorrendo geralmente até o fim da primeira estação chuvosa após a dispersão das sementes (Andrade & Miranda, 2014). Esta discussão juntamente com os resultados que apresentamos sobre impactos do fogo com a primeira queimada e seis queimadas acumuladas, mais os dados do recrutamento reforçam a importância de longo

período sem fogo para a manutenção de espécies lenhosas no Cerrado.

Como um exemplo do que foi discutido anteriormente, para *K. coriacea*, o número de juvenis que atingiram diâmetro  $\geq 5$  cm em 2004 chega a ser 60 vezes menor que o número de mortos, independentemente da época de queima. O estabelecimento de plântulas desta espécie não mostra diferenças com ou sem a presença do fogo como ocorre com outras espécies (Hoffmann 1996), tendo alta capacidade de sobreviver e rebrotar após um evento de fogo na estação seca (Oliveira e Silva 1993); os frutos são bons isolantes térmicos das sementes (Cirne & Miranda, 2008); a germinação não é alterada após exposição a altas temperaturas (Ribeiro et al., 2013) e a dispersão das sementes é antecipada após a ocorrência do fogo (Cirne & Miranda, 2008), mas todas essas estratégias não foram suficientes para garantir o recrutamento em queimadas bienais consecutivas.

Por tudo que apresentamos, demonstramos que os efeitos negativos do fogo (mortalidade, *topkill* e alteração na estrutura vegetal) se acumulam com uma maior frequência de fogo, sugerindo que intervalos de queima mais longos são necessários para maior sobrevivência e recrutamento de espécies lenhosas no Cerrado. Recomenda-se ainda uma alternância nas épocas de queimas em caso de queimas prescritas, pois de modo geral o fogo durante ou logo após um estágio de maior crescimento ou renovação foliar pode ser mais prejudicial para os indivíduos já existentes, uma vez que os novos tecidos estão mais vulneráveis, assim como as reservas de carboidrato e energia da planta já foram gastas, dificultando a recuperação dos danos (Minnich, 2006; Wright and Clarke, 2007; Knapp et al., 2009).

O regime bienal de fogo é bastante prejudicial para a vegetação lenhosa, sendo um regime comum no Cerrado. Em diversas unidades de conservação neste bioma, a frequência de fogo varia bastante, podendo prevalecer a anual (Parque Nacional da Serra da Canastra), bienal (Parque Nacional das Nascentes do Rio Parnaíba), trienal, quadrienal ou uma vez a cada cinco anos (Parque Nacional de Brasília) (Xavier 2016, dados não publicados). Porém, nem sempre exatamente a mesma área é afetada nessa frequência quando olhamos para uma escala territorial menor. No Parque Nacional da Serra do Cipó e na Área de Proteção Ambiental Morro da Pedreira, por exemplo, estudos revelaram que em 30 anos apenas 1% dos registros de fogo ocorreram mais do que nove vezes no mesmo local, 51% dos registros de fogo ocorreram entre 1 e 4 vezes, sugerindo frequência de fogo a cada 7 anos no mesmo local (Alvarado et al., 2017). Ou seja, mosaicos de áreas queimadas em diferentes frequências e escalas parecem estar contribuindo para a manutenção de espécies lenhosas no Cerrado, ainda que as frequências anual e bienal de fogo predominem no bioma.

## Conclusão

Longo período de proteção ao fogo não resultou em alta mortalidade da vegetação após a primeira queimada tanto em junho, quanto em agosto e setembro, sugerindo que incêndios ou queimas prescritas em agosto e setembro podem ser ecologicamente aceitáveis num intervalo maior de fogo, aqui a avaliação foi em relação a 18 anos de proteção.

Qualquer um dos três regimes de fogo avaliados (bienal em junho, bienal em agosto ou bienal em setembro) leva a altas taxas de mortalidade e prejudica o sucesso reprodutivo das 10 espécies estudadas, havendo menor impacto do fogo bienal em junho apenas para *O. hexasperma*, *B. pachyphylla* e *D. miscolobium*, com resposta diferenciada no nível de espécie pelo grau de dano à estrutura aérea, associado à fenologia. Apenas *O. hexasperma* e *D. miscolobium* tiveram recrutamento superior ( $n > 2$  indivíduos) à mortalidade e apenas no período precoce, corroborando outros estudos em que se mostram danos à reprodução sexuada de árvores sob regime de fogo frequente.

A espessura de casca, a altura, a fenologia e a época de fogo são fatores que contribuíram para as diferenças específicas na resistência ao fogo. Indivíduos mais altos têm vantagem na sobrevivência desde que a casca seja espessa o suficiente para a proteção do câmbio. Por outro lado, indivíduos mais baixos podem se recuperar após *topkill* se a habilidade de rebrotar se mantém mesmo com o fogo frequente. Há casos em que nem mesmo a casca espessa, maior porte e habilidade de rebrota conferem resistência ao fogo bienal, mesmo no início da estação seca.

O regime bienal de fogo mesmo na época precoce é inadequado para a conservação de espécies lenhosas. O período de fogo precoce analisado foi junho, mas é possível que a intensidade dos impactos do fogo seja diferente no decorrer da estação chuvosa, seja pelo comportamento do fogo, seja pela fenologia da vegetação. Alternar épocas de queima é uma forma de variar os impactos do fogo em cada espécie considerando que há uma variação interespecífica de fases fenológicas e de resposta ao fogo, vide exemplo de *R. montana*. Por tudo isso, rejeitamos as hipóteses de que o fogo no início da estação seca resulta em menor mortalidade para todas as espécies e de que uma única queimada após longo tempo de proteção contra o fogo resulta em mortalidade elevada.

## Referências

Agee, J. K. 1996. Fire ecology of Pacific Northwest forests. Island press.

Almeida, R.F., Fagg, C.W., Oliveira, M.C., Munhoz, C.B.R., Lima, A.S., Oliveira, L.S.B., 2014. Mudanças florísticas e estruturais no cerrado *sensu stricto* ao longo de 27 anos (1985-2012) na Fazenda Água Limpa, Brasília, DF. *Rodriguésia* 65, 1–19.

Alvarado, S.T., Fornazari, T., Cóstola, A., 2017. Drivers of fire occurrence in a mountainous Brazilian Cerrado savanna: Tracking long-term fire regimes using remote sensing. *Ecol. Indic.* 78, 270–281.

Andrade, L.A.Z., Miranda, H.S., 2014. The dynamics of the soil seed bank after a fire event in a woody savanna in central Brazil. *Plant Ecol.* 215, 1199–1209.

Aquino, F.D.G., Walter, B.M.T., Ribeiro, J.F., 2007. Dinâmica de populações de espécies lenhosas de Cerrado, Balsas, Maranhão. *Rev. Árvore* 31, 793–803.

Araújo, J.F., Haridasan, M., 2007. Relação entre deciduidade e concentrações foliares de nutrientes em espécies lenhosas do cerrado. *Rev. Bras. Botânica* 30, 533–542.

Barradas, A.C.S., Borges, M.A., Costa, M.M., 2015. O manejo do fogo na Estação Ecológica de Serra Geral do Tocantins (EESGT) - Relatório de gestão. ICMBio, Rio da Conceição.

Bauer, D., Goetz, M.N.B., Müller, A., Schmitt, J.L., 2012. Fenologia de três espécies de *Myrsine* L. em floresta secundária semidecídua no Sul do Brasil. *Rev. Árvore* 36, 859–868.

Becker, R.L., Fawcett, R.S., 1998. Seasonal carbohydrate fluctuations in hemp dogbane (*Apocynum cannabinum*) crown roots. *Weed Sci.* 358–365.

Belcher, C.M., 2013. Understanding fire regimes and the ecological effects of fire, in: Claire M. Belcher. (Ed.), *Fire Phenomena and the Earth System: An Interdisciplinary Guide to Fire Science*. John Wiley & Sons, Ltd., pp. 97–124.

Bond, W.J., 2008. What limits trees in C4 grasslands and savannas? *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 39, 641–59.

Bond, W.J., Midgley, J.J., 2003. The evolutionary ecology of sprouting in woody plants. *Int. J. Plant Sci.* 164, 103–114.

Brando, P.M., Nepstad, D.C., Balch, J.K., Bolker, B., Christman, M.C., Coe, M., Putz, F.E., 2012. Fire-induced tree mortality in a neotropical forest: the roles of bark traits, tree size, wood density and fire behavior. *Glob. Chang. Biol.* 630–641.

Braz, M.S.S., Souza, V.C., Andrade, L.A. Bruno, R.L.A., Oliveira, L.S.B., Silva, J.M., 2009. Caracterização morfológica de frutos, sementes e plântulas de jacarandá-da-bahia (*Dalbergia nigra* (Vell.) Fr. All.ex. Benth) Leguminosae-Papilionoideae. *Rev. Bras. Ciências Agrárias* 4, 67–71.

Braz, V.S., Kanegae, M.F., Franco, A.C., 2000. Estabelecimento e desenvolvimento de

*Dalbergia miscolobium* Benth. em duas fitofisionomias típicas dos cerrados do Brasil central. *Acta Bot. Brasilica* 14, 27–35.

Cirne, P., Miranda, H.S., 2008. Effects of prescribed fires on the survival and release of seeds of *Kielmeyera coriacea* (Spr.) Mart. (Clusiaceae) in savannas of Central Brazil. *Brazilian J. Plant Physiol.* 20, 197–204.

Clarke, P.J., Lawes, M.J., Midgley, J.J., Lamont, B.B., Ojeda, F., Burrows, G.E., Enright, N.J., Knox, K.J.E., 2013. Resprouting as a key functional trait: How buds, protection and resources drive persistence after fire. *New Phytol.* 197, 19–35.

Clarke, P.J., Lawes, M.J., Murphy, B.P., Russell-Smith, J., Nano, C.E.M., Bradstock, R.,

Enright, N.J., Fontaine, J.B., Gosper, C.R., Radford, I., Midgley, J.J., Gunton, R.M., 2015. A synthesis of postfire recovery traits of woody plants in Australian ecosystems. *Sci. Total Environ.* 534, 31–42.

Conceição, AA & Pivello, V., 2011. Biomassa combustível em campo sujo no entorno do Parque Nacional da Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. *Biodiversidade Bras. Ano I*, 146–160.

Coutinho, L.M., 1982. Ecological effects of fire in Brazilian Cerrado. *Ecol. Stud.* 42, 273–291.

Dantas, V.L., Pausas, J.G., 2013. The lanky and the corky: fire-escape strategies in savanna woody species. *J. Ecol.* 1265–1272.

Dantas, V.L., Pausas, J.G., Batalha, M.A., Loiola, P.P., Cianciaruso, M.V., 2013. The role of fire in structuring trait variability in Neotropical savannas. *Oecologia* 487–494.

Dias, B.F.S., Miranda, H.S., 2010. O Projeto Fogo, in: Miranda, H.S. (Ed.), *Efeitos do Regime do Fogo sobre a Estrutura de Comunidades de Cerrado: Resultados do Projeto Fogo*. Brasília, p. 145.

Drewa, P.B., 2003. Effects of fire season and intensity on *Prosopis glandulosa* Torr. var. *glandulosa*. *Int. J. Wildl. Fire* 12, 147–157.

Durigan, G., Ratter, J.A., 2016. The need for a consistent fire policy for Cerrado conservation. *J. Appl. Ecol.* 11–15.

Fiaschi, P., Pirani, J.R., 2007. Estudo taxonômico do gênero *Schefflera* J.R. Forst. & G. Forst. (Araliaceae) na Região Sudeste do Brasil. *Bol. Botânica da Univ. São Paulo*.

Fidelis, A., Pivello, V.R., 2011. Deve-se usar o fogo como instrumento de manejo no Cerrado e Campos Sulinos? *Biodiversidade Bras.* 1, 12–25.

França, H., Ramos Neto, M.B., Setzer, A., 2007. O fogo no Parque Nacional das Emas,

Série Biodiversidade, v. 27.

Franco, A.C., Bustamante, M., Caldas, L.S., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Kozovits, A.R., Rundel, P., Coradin, V.T.R., 2005. Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees - Struct. Funct.* 19, 326–335.

Freitas, M.F., Kinoshita, L.S., 2015. *Myrsine* (Myrsinoidae - Primulaceae) no Sudeste e Sul do Brasil. *Rodriguésia* 66, 167–189.

García-Núñez, C., Azócar, A., Silva, J.F., 2001. Seed production and soil seed bank in three evergreen woody species from a neotropical savanna. *J. Trop. Ecol.* 563–576.

Geiger, E.L., Gotsch, S.G., Damasco, G., Haridasan, M., Franco, A.C., Hoffmann, W.A., 2011. Distinct roles of savanna and forest tree species in regeneration under fire suppression in a Brazilian savanna. *J. Veg. Sci.* 22, 312–321.

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

Gomes, L., Maracahipes, L., Reis, S.M., Marimon, B.S., Marimon, B.H., Lenza, E., 2016. Dynamics of the woody vegetation of two areas of cerrado *sensu stricto* located on different substrates. *Rodriguesia* 67, 859–870.

Gómez-González, S., Torres-Díaz, C., Bustos-Schindler, C., Gianoli, E., 2011. Anthropogenic fire drives the evolution of seed traits. *Proc. Natl. Acad. Sci. United States of Am.* 108, 18743–18747.

Gonçalves, D.J.P., Shimizu, G.H., Yamamoto, K., Semir, J. 2017. Vochysiaceae na região do Planalto de Diamantina, Minas Gerais, Brasil. *Rodriguésia* 68, 159-193.

Govender, N., Trollope, W.S.W., Van Wilgen, B.W., 2006. The effect of fire season, fire frequency, rainfall and management on fire intensity in savanna vegetation in South Africa. *J. Appl. Ecol.* 43, 748–758.

Guedes, D.M., 1993. Resistência das árvores do cerrado ao fogo: papel da casca como isolante térmico. Universidade de Brasília.

Higgins, S.I., Bond, W.J., February, E.C., Bronn, A., Euston-Brown, D.I.W., Enslin, B., Govender, N., Rademan, L., O'Reagan, S., Potgieter, A.L.F., Scheiter, S., Sowry, R., Trollope, L., Trollope, W.S.W., 2007. Effects of four decades of fire manipulation on woody vegetation structure in savanna. *Ecology* 88, 1119–1125.

Hodgkinson, K.C., 1998. Sprouting success of shrubs after fire: height dependent relationships for different strategies. *Oecologia* 115, 64–72.

Hoffmann, W.A., 2002. Direct and indirect effects of fire on radial growth of cerrado savanna trees. *J. Trop. Ecol.* 18, 137–142.

Hoffmann, W.A., 1999. Fire and population dynamics of woody plants in a neotropical savanna: matrix model projections. *Ecology* 80, 1354–1369.

Hoffmann, W.A., 1996. The effects of fire and cover on seedling establishment in a neotropical savanna. *J. Ecol.* 84, 383–393.

Hoffmann, W.A., Adasme, R., Haridasan, M., De Carvalho, M.T., Geiger, E.L., Pereira, M.A.B., Gotsch, S.G., Franco, A.C., 2009. Tree topkill, not mortality, governs the dynamics of savanna-forest boundaries under frequent fire in central Brazil. *Ecology* 90, 1326–1337.

Hoffmann, W.A., Geiger, E.L., Gotsch, S.G., Rossato, D., Silva, L.C.R., Lau, O.L., Haridasan, M., Franco, A.C., 2012. Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecol. Lett.* 759–768.

Hoffmann, W.A., Solbrig, O.T., 2003. The role of topkill in the differential response of savanna woody species to fire. *For. Ecol. Manage.* 180, 273–286.

Hoffmann, W. A., Orthen, B. Nascimento, P.K. V, 2003. Comparative fire ecology of tropical savanna and forest trees. *Funct. Ecol.* 17, 720–726.

IBGE, 2004. Reserva Ecológica do IBGE - Ambiente e plantas vasculares. IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro.

ICMBio, 2014. I Seminário Internacional sobre Manejo Integrado do Fogo em Áreas Protegidas no Brasil. Brasília.

Jono, V., Locosselli, G.M., Ceccantini, G., 2013. The influence of tree size and microenvironmental changes on the wood anatomy of *Roupala rhombifolia*. *IAWA* 34, 88–106.

Keeley, J.E., Pausas, J.G., Rundel, P.W., Bond, W.J., Bradstock, R.A., 2011. Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends Plant Sci.* 16, 406–411.

Knapp, E.E., Estes, B.L., Skinner, C.N., 2009. Ecological effects of prescribed fire season: a literature review and synthesis for managers. Albany.

Kuhlmann, E., 1951. Aspectos gerais da vegetação do Alto São Francisco. *Rev. Bras. Geogr.* 465–472.

Kutschenko, D.C., 2009. Fenologia e caracterização de frutos e sementes de um cerrado *sensu stricto*, Jardim Botânico de Brasília, Distrito Federal, Brasil, com ênfase nas espécies com síndrome ornitocórica. Universidade de Brasília.

Lamont, B.B., Wiens, D., 2003. Are seed set and speciation rates always low among species that resprout after fire, and why? *Evol. Ecol.* 17, 277–292.

Lawes, M.J., Adie, H., Russell-Smith, J., Murphy, B., Midgley, J.J., 2011a. How do

small savanna trees avoid stem mortality by fire? The roles of stem diameter, height and bark thickness. *Ecosphere* 2, 1–13. <https://doi.org/10.1890/ES10-00204.1>

Lawes, M.J., Midgley, J.J., Clarke, P.J., 2013. Costs and benefits of relative bark thickness in relation to fire damage: a savanna/forest contrast. *Journal Ecol.* 517–524

Lawes, M.J., Richards, A., Dathe, J., Midgley, J.J., 2011b. Bark thickness determines fire resistance of selected tree species from fire-prone tropical savanna in north Australia. *Plant Ecol.* 2057–2069. <https://doi.org/10.1007/s11258-011-9954-7>

Lenza, E., Klink, C.A., 2006. Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. *Rev. Bras. Botânica* 29, 627–638.

Lopes, S.D.F., Vale, V.S. do, Schiavini, I., 2009. Efeito de queimadas sobre a estrutura e composição da comunidade vegetal lenhosa do cerrado sentido restrito em Caldas Novas, GO. *Rev. Árvore* 33, 695–704.

Lucena, I.C. de, Leite, M.B., Matos, D.M. da S., 2015. A deciduidade foliar indica a vulnerabilidade de espécies lenhosas ao fogo. *Rev. Árvore* 39, 59–68.

Maracahipes, L., Marimon, B.S., Lenza, E., Marimon-Junior, B.H., De Oliveira, E.A., Mews, H.A., Gomes, L., Feldpausch, T.R., 2014. Post-fire dynamics of woody vegetation in seasonally flooded forests (impucas) in the Cerrado-Amazonian Forest transition zone. *Flora Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants* 209, 260–270.

Massi, K.G., Franco, A.C., 2016. How does resprouting response differ among three species of savanna trees and in relation to plant size? *Acta Bot. Brasilica* 30, 693–699.

Medeiros, M.B., Miranda, H.S., 2008. Post-fire resprouting and mortality in Cerrado woody plant species over a three-year period. *Edinburgh J. Bot.* 65, 53–68.

Medeiros, M.B., Miranda, H.S., 2005. Mortalidade pós-fogo em espécies lenhosas de campo sujo submetido a três queimadas prescritas anuais. *Acta Bot. Brasilica* 19, 493–500.

Meira, M.S.J., Pereira, I.M., Machado, E.L.M., Mota, S. da L.L., Ribeiro, P.S.S. de P., Otoni, T.J.O., 2017. Impacto do Fogo em Campo Sujo no Parque Estadual do Biribiri, Minas Gerais, Brasil. *Floresta e Ambient.* 24, 1–9.

Mews, H.A., Marimon, B.S., Maracahipes, L., Franczak, D.D., Marimon-Junior, B.H., 2011. Dinâmica da comunidade lenhosa de um Cerrado Típico na região Nordeste do Estado de Mato Grosso, Brasil. *Biota Neotrop.* 11, 73–82.

Miranda, H.S., Neto, W.N., Neves, B.M. de C., 2010. Caracterização das queimadas de Cerrado, in: Miranda, H.S. (Ed.), *Efeitos Do Regime de Fogo Sobre a Estrutura de Comunidades de Cerrado: Projeto Fogo*. Ibama, Brasília.

Miranda, H.S., Sato, M.N., Neto, W.N., Aires, F.S., 2009. Fires in the Cerrado, the

Brazilian savanna, in: Cochrane, M.A. (Ed.), *Tropical Fire Ecology: Climate Change, Land Use and Ecosystem Dynamics*. Springer-Praxis, pp. 427–450.

Moraes, A.C. da S., 2011. Fenologia, síndromes de polinização e dispersão e potencial hídrico de espécies lenhosas de cerrado, Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. Universidade Estadual de Feira de Santana.

Moreira, A.G., 2000. Effects of fire protection on savanna structure in central Brazil. *J. Biogeogr.* 27, 1021–1029.

Myers, R.L., 2006. Living with Fire—Sustaining ecosystems & livelihoods through Integrated Fire Management. Global Fire Initiative. The Nature Conservancy, Tallahassee.

Naves-Barbiero, C.C., Franco, A.C., Bucci, S.J., Goldstein, G., 2000. Fluxo de seiva e condutância estomática de duas espécies lenhosas sempre-verdes no campo sujo e cerrado. *Rev. Bras. Fisiol. Veg.* 12, 119–134.

Oliveira, P.E., Silva, J.C.S., 1993. Reproductive biology of two species of *Kielmeyera* (Guttiferae) in the cerrados of Central Brazil. *J. Trop. Ecol.* 9, 67.

Oliveira, P.E.A.M. de, 2008. Fenologia e biologia reprodutiva das espécies de Cerrado. *Cerrado Ecol. e Flora* 408.

Oliveira, P.E.A.M. de, Moreira, A.G., 1992. Anemocoria em espécies de cerrado e mata de galeria de Brasília, DF. *Rev. Bras. Botânica* 15, 163–174.

Palermo, A.C., 2011. Efeitos do fogo na sobrevivência de sementes e na produção de frutos de *Qualea parviflora* Mart. (Vochysiaceae). Universidade de Brasília.

Palermo, A.C., Miranda, H.S., 2012. Efeito do fogo na produção de frutos de *Qualea parviflora* Mart. (Vochysiaceae) em cerrado sensu stricto. *Rev. Árvore* 36, 685–693.

Palhares, D., Franco, A.C., Zaidan, L.P., 2010. Respostas fotossintéticas de plantas do cerrado nas estações seca e chuvosa. *Rev. Bras. Biociências* 8, 213–220.

Pausas, J.G., 2015. Bark thickness and fire regime. *Funct. Ecol.* 315–327.

Pavlovic, N.B., Leicht-Young, S.A., Grundel, R., 2011. Short-term effects of burn season on flowering phenology of savanna plants. *Plant Ecol.* 212, 611–625.

Pessoa-queiroz, R., Morais, H.C. De, Diniz, I.R., 2008. Abundance and temporal distribution of *Gonioterma exquisita* Duckworth (Lepidoptera, Elachistidae, Stenomatinae) on *Byrsonima pachyphylla* Griseb. (Malpighiaceae) in the Brazilian Cerrado. *Rev. Bras. Entomol.* 52, 62–67.

Pirani, F.R., Sanchez, M., Pedroni, F., 2009. Fenologia de uma comunidade arbórea em cerrado sentido restrito, Barra do Garças, MT, Brasil. *Acta Bot. Brasilica* 23, 1096–1110.

Pires, I.P., Marcati, C.R., 2005. Anatomia e uso da madeira de duas variedades de

*Tachigali subvelutina* Vog. do Sul do Maranhão, Brasil. Acta Amaz. 19, 669–678.

Pivello, V.R., 2011. The use of fire in the Cerrado and Amazonian rainforests of Brazil: Past and present. Fire Ecol. 7, 24–39.

Premoli, A.C., Steinke, L., 2008. Genetics of sprouting: effects of long-term persistence in fire-prone ecosystems. Mol. Ecol. 17, 3827–3835.

Ramos-Neto, M.B., Pivello, V.R., 2000. Lightning fires in a Brazilian Savanna National Park: Rethinking management strategies. Environ. Manage. 26, 675–684.

Ratter, J.A., Bridgewater, S., Ribeiro, J.F., 2003. Analysis of the floristic composition of the Brazilian Cerrado vegetation III: comparison of the woody vegetation of 376 areas. Edinburgh J. Bot. 60, 57–109.

Ribeiro, J. F., & Walter, B.M.T., 1998. Fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano, S. M., Almeida, S. P. Cerrado Ambiente e Flora. Embrapa, Brasília

Ribeiro, L.C., Pedrosa, M., Borghetti, F., 2013. Heat shock effects on seed germination of five Brazilian savanna species. Plant Biol. 15, 152–157.

Ribeiro, M.N., Sanchez, M., Pedroni, F., Peixoto, K.S., 2012. Fogo e dinâmica da comunidade lenhosa em cerrado sentido restrito, Barra do Garças, Mato Grosso. Acta Bot. Brasilica 26, 203–217.

Roberto Goodland, 1971. A physiognomic analysis of the “Cerrado” vegetation of Central Brazil. J. Ecol. 59, 411–419.

Rosell, J.A., Gleason, S., Méndez-Alonso, R., Chang, Y., Westoby, M., 2014. Bark functional ecology: evidence for tradeoffs, functional coordination, and environment producing bark diversity. New Phytol. 486–497.

Ruckman, E.M., Schwinning, S., Lyons, K.G., 2012. Effects of phenology at burn time on post-fire recovery in an invasive C4 grass. Restor. Ecol. 20, 756–763.

Russell-Smith, J., Murphy, B.P., Meyer, C.P., Cook, G.D., Maier, S., Edwards, A.C., Schatz, J., Brocklehurst, J., 2009. Improving estimates of savanna burning emissions for greenhouse accounting in northern Australia: limitations, challenges, application. Int. J. Wildl. Fire 18, 1–18.

Ryan, C.M., Williams, M., 2011. How does fire intensity and frequency affect Miombo woodland tree populations and biomass? Ecol. Appl. 21, 48–60.

Salazar, A., Goldstein, G., Franco, A.C., Miralles-Wilhelm, F., 2011. Timing of seed dispersal and dormancy, rather than persistent soil seed-banks, control seedling recruitment of woody plants in Neotropical savannas. Seed Sci. Res. 21, 103–116.

Santos, T.R.R. dos, 2016. Atributos funcionais e genética de populações de quatro

espécies lenhosas em áreas de cerrado rupestre e cerrado típico. Universidade de Brasília.

Sato, M.N., 2003. Efeito a longo prazo de queimadas prescritas na estrutura de comunidade de lenhosas da vegetação do cerrado sensu stricto. Universidade de Brasília.

Schmidt, I.B., Fidelis, A., Miranda, H.S., Ticktin, T., 2016. How do the wets burn? Fire behavior and intensity in wet grasslands in the Brazilian savanna. *Brazilian J. Bot.*

Sheil, D., May, R.M., 1996. Mortality and recruitment rate evaluations in heterogeneous tropical forests. *J. Ecol.* 91–100.

Silva Junior, M.C. da, 2005. 100 árvores do Cerrado: guia de campo. Rede de Sementes do Cerrado, Brasília.

Silvério, D.V., Bulhão, C.F., 2009. Fenologia reprodutiva e biometria de frutos e sementes de três espécies de *Byrsonima* Rich. ex Kunth (Malpighiaceae) no Parque do Bacaba, Nova Xavantina - Mato Grosso. *Rev. Biol. Neotrop.* 6, 55–73.

Simon, M.F., Pennington, T., 2012. Evidence for adaptation to fire regimes in the tropical savannas of the Brazilian Cerrado. *Int. J. Plant Sci.* 173, 711–723.

Souchie, F.F., Pinto, J.R.R., Lenza, E., Gomes, L., Maracahipes-Santos, L., Silvério, D., 2017. Post-fire resprouting strategies of woody vegetation in the Brazilian savanna. *Acta Bot. Brasilica* 31, 260-266.

Souza, A.J.B., 2010. Estrutura e dinâmica da vegetação lenhosa de Cerrado sensu stricto no período de 19 anos, na Reserva Ecológica do IBGE, Distrito Federal, Brasil. Universidade de Brasília.

Spagnol, M., 2013. Variação sazonal do acúmulo de carboidratos e área foliar específica em *Styrax ferrugineus* Ness & Mart., *Styrax camporum* Pohl. e *Styrax pohlii* A. DC. (Styracaceae) em áreas do cerrado paulista. Universidade Estadual Paulista.

splink [WWW Document], n.d. URL [www.splink.org.br](http://www.splink.org.br)

Sugihara, N.G., Wagtendonk, J.W. van, Fites-Kaufman, J., Shaffer, K.E., Thode, A.E. (Eds.), 2006. Fire in California's ecosystems. University of California Press, Berkeley and Los Angeles.

Vale, A.T. do, Elias, P.S., 2014. Nível de proteção térmica da casca de quatro espécies lenhosas e a relação da arquitetura da casca com a transferência de calor. *Ciência Florestal*, St. Maria 24, 979–987.

Vale, V.S. do, Lopes, S.F., 2010. Efeitos do fogo na estrutura populacional de quatro espécies de plantas do Cerrado. *Rev. Nord. Biol.* 19, 45–53.

Van Wilgen, B.W., Viviers, M., 1985. The effect of season of fire on serotinous proteaceae in the western cape and the implications for fynbos management. *South African*

For. J. 133, 49–53.

Vesk, P.A., Westoby, M., 2004. Funding the bud bank: a review of the costs of bus. *Oikos* 1, 200–208.

Whelan, R.J. 1995. *The ecology of fire*. Cambridge studies in ecology, New York.

Wilgen, B.W. Van, Govender, N., Forsyth, G.G., Kraaij, T., 2011. Towards adaptive fire management for biodiversity conservation: experience in South African national parks. *Koedoe* 53.

Wilgen, B.W. van, Higgins, K.B., Bellstedt, D.U., 1990. The role of vegetation structure and fuel chemistry in excluding fire from forest patches in the fire-prone Fynbos shrublands of South Africa. *J. Ecol.* 78, 210–222.

Wright, B.R., Clarke, P.J., 2007. Resprouting responses of *Acacia* shrubs in the Western Desert of Australia – fire severity, interval and season influence survival. *Int. J. Wildl. Fire* 317–323.

Zhang, Y.J., Meinzer, F.C., Hao, G.Y., Scholz, F.G., Bucci, S.J., Takahashi, F.S.C., Villalobos-Vega, R., Giraldo, J.P., Cao, K.F., Hoffmann, W.A., Goldstein, G., 2009. Size-dependent mortality in a Neotropical savanna tree: The role of height-related adjustments in hydraulic architecture and carbon allocation. *Plant, Cell Environ.* 32, 1456–1466.