



**Universidade de Brasília**  
**Instituto de Ciências Biológicas**  
**Programa de Pós-Graduação em Ecologia**

**O nicho da persistência valida todos os impactos do  
fogo nas lenhosas do Cerrado?**

Marcelle de Castro Cavalheiro

Brasília – DF

2025



**Universidade de Brasília**  
**Instituto de Ciências Biológicas**  
**Programa de Pós-Graduação em Ecologia**

# O nicho da persistência valida todos os impactos do fogo nas lenhosas do Cerrado?

Marcelle de Castro Cavalheiro

Tese de doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, do Instituto de Ciências Biológicas, da Universidade de Brasília (UnB) como requisito para obtenção do título de Doutora em Ecologia.

Orientadora: Prof<sup>ª</sup> Dr<sup>ª</sup> Heloisa Sinatora Miranda

Brasília – DF

2025

**Universidade de Brasília**  
**Instituto de Ciências Biológicas**  
**Programa de Pós-Graduação em Ecologia**

Tese de Doutorado

**MARCELLE DE CASTRO CAVALHEIRO**

Título

**O nicho da persistência valida todos os impactos do  
fogo nas lenhosas do Cerrado?**

**Banca examinadora:**

Profa. Dra. Heloisa Sinatora Miranda

Presidente - PPG Ecologia - UnB

Profa. Dra. Cássia Beatriz Rodrigues Munhoz

Membro titular - PPG Botânica - UnB

Profa. Dra. Alessandra Rodrigues Kozovits

Membro titular - Universidade Federal de Ouro Preto

Profa. Dra. Leticia Gomes da Silva

Membro titular – Universidade do Estado do Mato Grosso

Profa. Dra. Mercedes Maria da Cunha Bustamante

Suplente - PPG Ecologia - UnB

Brasília, julho de 2025

"Somewhere, something incredible is  
waiting to be known."

Carl Sagan

## AGRADECIMENTOS

Escrever esta parte da tese é como apertar um botão de pausa, respirar fundo e relembrar tudo o que foi viver este doutorado (certamente renderia um livro!). Quantos desafios, tropeços e recomeços, perrengues, renúncias e silêncio (porque sim, essa fase também é feita de muita introspecção), e quantas alegrias, encontros, descobertas e crescimento. Essa jornada exigiu além do estudo, muita força, paciência e fé.

Primeiramente, agradeço a Deus, esse impulso de fortaleza, que me trouxe sempre serenidade e luz.

Agradecer à minha família, minha base, especialmente ao meu pai, Luiz Carlos Cavalheiro, que lá atrás foi o grande incentivador para que eu cursasse o doutorado e à minha mãe, Teresinha Castro, pela compreensão, apoio e torcida constante em cada etapa. Ao meu irmão, Adail Cavalheiro pela parceria e a todos da família, que mesmo de longe, me deram força e celebraram cada conquista!

Agradecer de forma muito especial à minha orientadora, Profa Heloisa, que lá nos meus primeiros passos na graduação foi a responsável e a primeira pessoa a abrir as portas desse universo fascinante que é o *fazer ciência*. E foi paixão à primeira vista! Lembro-me dos primeiros campos, das primeiras experiências, da primeira queimada... e de como tudo aquilo aprimorou meu olhar curioso e encantado para o mundo natural. Obrigada por me mostrar que ciência não é só teoria e método - é curiosidade, inquietação, entrega e construção diária. Eu me formei e a vida até me levou por outros caminhos, mas meu coração nunca se afastou desse lugar onde a ciência habita. Anos depois, num reencontro inesperado (que hoje sei que não foi por acaso), nasceu mais um capítulo dessa nossa história, que agora se concretiza nesta tese. Obrigada por acreditar em mim, por me desafiar e me orientar com tanto rigor e dedicação. Sua exigência e formação me fizeram crescer e me trouxeram até aqui. E, claro, ao longo dessa

caminhada vieram também muitas conversas, conselhos, risadas e até as discussões, que ajudaram a lapidar meus passos para além dessa jornada científica.

Também não poderia deixar de agradecer à Profa Cristiane Ferreira, por toda colaboração e apoio ao longo dessa trajetória. Suas conversas, orientações e palavras de incentivo foram fundamentais durante todo esse processo. Cada troca, conselho e escuta me trouxeram confiança e contribuíram imensamente para a construção deste trabalho.

Aos professores Cássia Munhoz, Murilo Dias, Mercedes Bustamante, Beatriz Appezzato da Glória Pedro, Togni, José Roberto Pujol, Thomas Williams, Pavel Dodonov, Dulce Alves e Pedro Pequeno que de diferentes maneiras contribuíram com conhecimento, orientações e incentivos valiosos que tanto agregaram a este estudo. Aos técnicos do Departamento de Ecologia, em especial à Maria do Desterro, a quem eu carinhosamente chamo de Mary. Sou grata por toda força e ajuda nos campos, no laboratório e pelas boas conversas e risadas que tornaram essa caminhada mais especial.

Aos amigos, especialmente à Mariana Aquino, por fazer questão de estar tão perto durante todo esse processo, sempre com sua amizade verdadeira e palavras de força. Aqueles que o doutorado me deu de presente e levo para a vida: Alexandra Martins, Isabela Castro, Lorena Neno, Pedro Oliveira, Águeda Lourenço e entre outros, obrigada pelo apoio constante, pelas conversas e por celebrarem comigo as pequenas e grandes vitórias. E a todos os colegas e estagiários que cruzaram meu caminho, e entre conversas, risadas e desafios compartilhados, também tornaram essa caminhada mais leve e cheia de boas memórias.

Ao ICMBio, em especial à Cibele Barreto, pelo apoio institucional e pela viabilização da autorização que possibilitou a pesquisa no Parque Nacional de Brasília – DF. Minha sincera gratidão ao Sr. Manoel Eurípedes, chefe da brigada de combate de incêndios florestais do Parque Nacional de Brasília - DF, que organizou e conduziu,

junto à sua equipe, a queima prescrita, etapa fundamental e necessária para esta pesquisa, além de todo suporte logístico importante para o estudo. Estendo, ainda, meus agradecimentos a toda equipe da brigada do Parque, em especial aos brigadistas Edson José, Izmael Belo, Darley Silva, Jessica Fernandes e Luciano Alcantara, que tanto me ajudaram nos momentos essenciais.

Aos Departamentos de Ecologia, Botânica e Fitopatologia e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia pelo suporte institucional e pelo espaço de aprendizado e crescimento acadêmico. À CAPES, pelo financiamento da bolsa.

Com carinho e gratidão,

Marcelle de Castro Cavalheiro

## SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	1
LISTA DE TABELAS	4
RESUMO	5
ABSTRACT	7
INTRODUÇÃO GERAL	9
REFERÊNCIAS	14
<b>CAPÍTULO 1: O FOGO ESTIMULA O INVESTIMENTO REPRODUTIVO FLORAL ÀS CUSTAS DO CRESCIMENTO EM UM ARBUSTO DA SAVANA NEOTROPICAL</b>	19
RESUMO	19
ABSTRACT	21
INTRODUÇÃO	23
MATERIAL E MÉTODOS	26
RESULTADOS	34
DISCUSSÃO	39
CONCLUSÃO	46
REFERÊNCIAS	48
<b>CAPÍTULO 2: CUSTO DA PERSISTÊNCIA: FOGO REDUZ A QUALIDADE DAS SEMENTES E LIMITA O RECRUTAMENTO EM <i>CARYOCAR BRASILIENSE</i> CAMBESS</b>	61
RESUMO	61
ABSTRACT	63
INTRODUÇÃO	65
MATERIAL E MÉTODOS	69
RESULTADOS	76
DISCUSSÃO	84
CONCLUSÃO	92
REFERÊNCIAS	94
<b>CAPÍTULO 3: FOGO COMO FATOR LIMITANTE DA RECUPERAÇÃO ESTRUTURAL E REPRODUTIVA DE ESPÉCIES LENHOSAS DO CERRADO</b>	106
RESUMO	106
ABSTRACT	108
INTRODUÇÃO	110
MATERIAL E MÉTODOS	113

RESULTADOS	120
DISCUSSÃO	127
REFERÊNCIAS	135
CONSIDERAÇÕES FINAIS	144

## LISTA DE FIGURAS

### CAPÍTULO 1

Figura 1. Parcelas experimentais de Cerrado *sensu stricto* localizadas no Parque Nacional de Brasília, Brasília (DF), Brasil (A); Fase vegetativa e reprodutiva de *Protium ovatum* (B); Parcela com queima e sem queima (C). 28

Figura 2. Região espessa da estrutura subterrânea de *Protium ovatum*, usada para a coleta de reservas de carboidratos. 31

Figura 3. Distribuição do diâmetro (A) e da altura (B) dos indivíduos de *Protium ovatum* (N=40), nas parcelas sem queima e com queima, antes e um ano após-fogo, em áreas de Cerrado *sensu stricto* no Parque Nacional de Brasília, DF, Brasil. A queimada foi realizada ao final da estação seca de 2021. Pontos brancos referem-se à média de cada amostra. As letras indicam as comparações significativas entre as parcelas e os períodos ( $p < 0,05$ ); atenção para diferença na escala de y. 35

Figura 4. Intensidades das fenofases vegetativa (folhas maduras) e reprodutivas (floração e frutificação) de *Protium ovatum* (N=20) nas parcelas de Cerrado *sensu stricto* sem queima (azul) e com queima (laranja) no Parque Nacional de Brasília, DF, Brasil. A queimada foi realizada ao final da estação seca de 2021 (linha tracejada). As barras cinzas representam o período da estação chuvosa. Intensidades Fournier (adaptado): 0% (ausência do evento), 100% (ocorrência total da fenofase). As setas indicam as épocas das coletas para análise de carboidratos não estruturais; atenção para diferença na escala de y. 36

Figura 5. Sementes de *Protium ovatum* predadas pela vespa Bracon zuleidae.. 37

Figura 6. Concentração de carboidratos não estruturais (A), amido (B) e açúcares solúveis totais (C) em raízes de *Protium ovatum* nas parcelas sem queima e com queima, durante as fases pré-queima (vegetativa) e pós-queima: expansão de ramos/floração e frutificação, em áreas de Cerrado *sensu stricto* no Parque Nacional de Brasília, DF, Brasil. A queimada foi realizada ao final da estação seca. Os dados foram transformados em  $\log_{10}$  (N=5; média  $\pm$  SE); as letras maiúsculas representam diferença significativa entre as parcelas e as letras minúsculas, diferença significativa entre as fases ( $p < 0.05$ ); atenção para diferença na escala de y 38

### CAPÍTULO 2

Figura 1. Localização do Parque Nacional de Brasília e as parcelas experimentais (A); Fase vegetativa e reprodutiva de *Caryocar brasiliense* (B); parcelas com queima e sem queima (C). 71

Figura 2. Semente germinada de *Caryocar brasiliense* (A); estrutura radicular de semente de *Caryocar brasiliense* (B); semente de *Caryocar* 73

*brasiliense* considerada viável com a presença da plúmula (seta; C); semente de *Caryocar brasiliense* considerada inviável (vazias e sem a formação da plúmula; D).

Figura 3. Distribuição da altura (A), diâmetro (B), número de ramos (C) e área da copa (D) antes e 2 anos após a queima, de indivíduos de *Caryocar brasiliense* (N=40), nas parcelas sem queima e com queima em áreas de Cerrado *sensu stricto* no Parque Nacional de Brasília, DF, Brasil. Parcela foi queimada ao final da estação seca de 2021. Pontos brancos referem-se à média de cada amostra. As letras indicam as comparações significativas entre as parcelas e os períodos ( $p < 0,05$ ); atenção para diferença na escala de y. 78

Figura 4. Rebrotas basais de indivíduos de *Caryocar brasiliense*, que sofreram *topkill*, após queima realizada ao final da estação seca de 2021, em área de Cerrado *sensu stricto* no Parque Nacional de Brasília, DF, Brasil. GAM com intervalo de confiança de 95% ( $p < 0,05$ ). 79

Figura 5. Intensidades das fenofases vegetativa (folhas maduras; A) e flores abertas (B) e frutos maduros (C) dos indivíduos de *Caryocar brasiliense* (N=20), marcados nas parcelas sem queima (azul) e com queima (laranja) em áreas de Cerrado *sensu stricto* no Parque Nacional de Brasília, DF, Brasil. A parcela foi queimada ao final da estação seca de 2021. As barras cinzas representam os meses da estação chuvosa. Intensidades Fournier (adaptado): 0% (ausência do evento), 100% (ocorrência total da fenofase); atenção para diferença na escala de y. 81

Figura 6: Açúcares solúveis totais (A) e lipídios (B) encontrados nas sementes de *Caryocar brasiliense* produzidas na primeira safra após a queima, no Parque Nacional de Brasília, DF, Brasil, nas parcelas sem queima (SQ) e com queima (CQ). A parcela foi queimada ao final da estação seca de 2021. Asterisco indica diferença significativa entre tratamentos ( $p < 0,05$ ); atenção para diferença na escala de y. 83

Figura 7. Taxa de germinação (A) e viabilidade (B) das sementes de *Caryocar brasiliense* produzidas na primeira safra pós-queima, no Parque Nacional de Brasília, DF, Brasil, nas parcelas sem queima (SQ) e com queima (CQ). A parcela foi queimada ao final da estação seca de 2021. Asterisco indica diferença significativa entre tratamentos ( $p < 0,05$ ). 84

### CAPÍTULO 3

Figura 1. Parcelas experimentais de Cerrado *sensu stricto*, localizadas no Parque Nacional de Brasília, Brasília (DF), Brasil. 116

Figura 2: Rebrotas basais dos arbustos *Calliandra dysantha*, *Jacaranda ulei* e *Protium ovatum* (A); rebrotas basal e aérea de *Caryocar brasiliense* (B); rebrotas basal e aérea de *Dalbergia miscolobium* (C); rebrotas basal e aérea de *Kielmeyera coriacea* (D). 117

Figura 3. Distribuição do número de rebrotas basais (A), diâmetro (B) e altura (C) de *Caryocar brasiliense* (roxo; N =13) *Dalbergia miscolobium* (cinza; N = 22), *Kielmeyera coriacea* (dourado; N = 17), *Calliandra dysantha* (azul; N = 40) *Jacaranda ulei* (marrom; N = 40) e *Protium ovatum* (laranja; N = 40) e do diâmetro e comprimento (D) das rebrotas aéreas de *Caryocar brasiliense* (roxo; N = 25) *Dalbergia miscolobium* (cinza; N = 18) e *Kielmeyera coriacea* (dourado; N = 19), na parcela com queima em áreas de Cerrado *sensu stricto* no Parque Nacional de Brasília, DF, Brasil. A parcela foi queimada ao final da estação seca de 2021. A área sombreada representa o intervalo de confiança a 95%; atenção para escala em x e y.

122

Figura 4. Intensidades das fenofases vegetativa (Folhas maduras) dos indivíduos de *Caryocar brasiliense* (N=20), *Dalbergia miscolobium* (N=18), *Kielmeyera coriacea* (N=19), *Protium ovatum* (N=20), *Calliandra dysantha* (N=20) e *Jacaranda ulei* (N=20) e reprodutiva (Floração e Frutificação) dos indivíduos de *Caryocar brasiliense* (N=20) e *Protium ovatum* (N=20), marcados nas parcelas sem queima (azul) e com queima (laranja) em áreas de Cerrado *sensu stricto* no Parque Nacional de Brasília, DF, Brasil. A parcela foi queimada ao final da estação seca de 2021. As barras cinzas representam os meses da estação chuvosa e a linha pontilhada refere-se à ocorrência da queima. Intensidades Fournier (adaptado): 0% (ausência do evento), 100% (ocorrência total da fenofase); atenção para diferença na escala de x e y.

126

## LISTA DE TABELAS

### CAPÍTULO 1

Tabela 1. Composição percentual das reservas de açúcares solúveis totais nas raízes de *Protium ovatum* nas parcelas sem queima e com queima durante as fases pré-queima (vegetativa) e pós-queima (expansão de ramos/floração e frutificação), em áreas de Cerrado *sensu stricto* no Parque Nacional de Brasília, DF, Brasil. A queimada foi realizada ao final da estação seca (setembro/2021). 39

### CAPÍTULO 2

Tabela 1: Sementes de *Caryocar brasiliense* (N = 120) produzidas na primeira safra pós-queima, no Parque Nacional de Brasília, DF, Brasil, nas parcelas sem queima e com queima. A parcela foi queimada ao final da estação seca de 2021. 82

### CAPÍTULO 3

Tabela 1. Distribuição do diâmetro, altura, ramos primários e área da copa dos indivíduos de *Dalbergia miscolobium*, *Caryocar Brasiliense*, *Kielmeyera coriacea*, *Calliandra dysantha*, *Jacaranda ulei* e *Protium ovatum* nas parcelas sem queima (SQ) e com queima (CQ), antes da passagem do fogo em áreas de Cerrado *sensu stricto* no Parque Nacional de Brasília, DF, Brasil. 2021. Dados expressos em média  $\pm$  erro padrão, ( $p < 0,05$ ) (N=40). 121

Tabela 2. Respostas ao fogo dos indivíduos de *Dalbergia miscolobium*, *Caryocar brasiliense* e *Kielmeyera coriacea*, na parcela com queima em áreas de Cerrado *sensu stricto* no Parque Nacional de Brasília, DF, Brasil. A parcela foi queimada ao final da estação seca de 2021. 121

Tabela 3. Variáveis das rebrotas basais e aéreas dos indivíduos de *Dalbergia miscolobium*, *Caryocar Brasiliense*, *Kielmeyera coriacea*, na parcela com queima em áreas de Cerrado *sensu stricto* no Parque Nacional de Brasília, DF, Brasil. Parcela foi queimada ao final da estação seca de 2021. 123

Tabela 4. Distribuição do diâmetro, altura, ramos primários e área da copa dos indivíduos de *Dalbergia miscolobium*, *Caryocar Brasiliense*, *Kielmeyera coriacea*, *Calliandra dysantha*, *Jacaranda ulei* e *Protium ovatum* antes (Pré-queima) e após a passagem do fogo (pós-queima) em áreas de Cerrado *sensu stricto* no Parque Nacional de Brasília, DF, Brasil. A parcela foi queimada ao final da estação seca de 2021. Dados expressos em média  $\pm$  erro padrão, ( $p < 0,05$ ) (N=40). 125

## RESUMO

No Cerrado, o fogo é um distúrbio ecológico recorrente que atua como filtro seletivo moldando a composição e a dinâmica da vegetação. No entanto, o regime de queima tem se alterado devido a pressões antrópicas, com consequências ainda pouco compreendidas para os processos reprodutivos das espécies lenhosas. Embora muitas espécies apresentem alta capacidade de sobrevivência pós-queima, as alterações estruturais causadas pelo fogo e a permanência dos indivíduos no ambiente não garantem sua funcionalidade ecológica, nem sua contribuição para a recuperação populacional. Esse estudo investigou os efeitos do fogo no uso de reservas energéticas e os processos reprodutivos pós-fogo em seis espécies lenhosas do cerrado: *Caryocar brasiliense* Cambess., *Dalbergia miscolobium* Benth., *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc., *Protium ovatum* Engl., *Jacaranda ulei* Bureau & K.Schum. e *Calliandra dysantha* Benth. A pesquisa integrou aspectos estruturais, fenológicos, fisiológicos e reprodutivos, com foco na alocação de compostos energéticos radiculares, produção e qualidade das sementes produzidas na primeira safra pós-fogo. Para as espécies arbóreas, o fogo resultou em baixa mortalidade com máximo de 10% para *K. coriacea*, e ocorrência de *topkill* variando entre 32% (*C. brasiliense*) e 55% (*D. miscolobium*). Para todas as espécies arbóreas houve redução significativa na altura, diâmetro, número de ramos primários, área da copa e alterações nos padrões fenológicos. Apenas *C. brasiliense* floresceu no segundo ano após o fogo e os danos estruturais comprometeram a floração e a frutificação, resultando em redução de 78% na produção de sementes viáveis/ha. As sementes apresentaram menor massa e teor de carbono e lipídios. Já as espécies arbustivas não apresentaram mortalidade, com ocorrência de 100% de *topkill* e formação apenas de rebrotas basais. Assim como para as árvores, houve alterações na estrutura pós-fogo: as três espécies apresentaram

redução em altura, mas apenas *C. dysantha* recuperou o diâmetro pré fogo e apresentou redução significativa na área da copa (~ 75%). Somente *P. ovatum* apresentou floração estimulada pelo fogo, devido à alta remobilização de açúcares solúveis totais. Entretanto, a elevada predação verificada na fase pré dispersão das sementes pode limitar significativamente o recrutamento de novos indivíduos no local. Esse estudo reforça que a permanência, embora fundamental, não é suficiente para manter o funcionamento do sistema em ambientes com queimas frequentes. Ao integrar abordagens estruturais, ecológicas, reprodutivas e fisiológicas, os resultados deste estudo revelam a vulnerabilidade reprodutiva de espécies lenhosas do Cerrado após o fogo e indicam a necessidade de que estratégias de manejo considerem não apenas a permanência dos indivíduos no sistema, mas também sua capacidade funcional e a possibilidade de recrutamentos futuros ao estabelecer os intervalos de queima.

**Palavras-chave:** Cerrado, fogo, qualidade de sementes, carboidratos não estruturais, recrutamento

## ABSTRACT

In the Cerrado, fire is a recurring ecological disturbance that acts as a selective filter shaping vegetation composition and dynamics. However, fire regimes are changing due to anthropogenic pressures, which have consequences for the reproductive processes of woody species that are still poorly understood. Although many species exhibit high post-fire survival capacity, the structural changes caused by fire and the permanence of individuals in the environment do not guarantee their ecological functionality or their contribution to population recovery. This study investigated the effects of fire on energy reserve usage and the post-fire reproductive process in six Cerrado species: *Caryocar brasiliense* Camb., *Dalbergia miscolobium* Benth., *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc, *Protium ovatum* Engl., *Jacaranda ulei* Bureau & K.Schum., and *Calliandra dysantha* Benth. The research integrated structural, phenological, physiological, and reproductive aspects, focusing on the allocation of root energy reserves and the production and quality of seed from the first post-fire reproductive cycle. Among the tree species, fire resulted in low mortality, with a maximum of 10% in *K. coriacea*, and topkill rates ranging from 32% (*C. brasiliense*) to 55% (*D. miscolobium*). All tree species presented significant reductions in height, stem diameter, number of primary branches, canopy area, and changes in phenological patterns. Only *C. brasiliense* flowered in the second year after fire, and structural damage compromised flowering and fruiting, leading to a 78% reduction in the production of viable seeds per hectare. Seeds also showed reduced mass and lipid content. Shrub species exhibited no mortality but experienced 100% topkill, resprouting only from basal buds. As for the trees, post-fire structural changes occurred: all shrub species showed reduced height, but only *C. dysantha* regained pre-fire stem diameter and had a significant reduction (~ 75%) in the canopy area. Only *P.*

*ovatum* showed flowering stimulated by the fire with high remobilization of total soluble sugars. However, high seed predation may significantly limit the recruitment of new individuals in the area. This study reinforces that persistence, while essential, is not sufficient to maintain ecosystem functioning in frequently burned environments. By integrating structural, ecological, reproductive, and physiological approaches, the results of this study reveal the reproductive vulnerability of Cerrado woody species after fire and indicate the need for management strategies to consider not only the permanence of individuals in the system but also their functional capacity and the possibility of future recruitment when establishing burning intervals.

**Keywords:** Cerrado, fire, seed quality, non-structural carbohydrates, recruitment

## INTRODUÇÃO GERAL

O fogo é um dos principais fatores ecológicos que moldam a estrutura, composição e funcionamento dos ecossistemas de savana (Higgins et al. 2000; Pausas & Keeley 2014), incluindo Cerrado, segundo maior bioma do país. Presente há milhões de anos na história evolutiva da região (Simon et al. 2009), o fogo desempenhou papel central nos processos de seleção e manutenção das espécies vegetais (Bond & Keeley 2005). As adaptações morfofisiológicas observadas em grande parte na flora do Cerrado, como cascas espessas (Lawes et al. 2011; Pausas 2015), banco de gemas protegido, sistemas subterrâneos que armazenam reserva (Apezato-da-Glória et al. 2008; De Moraes et al. 2016; Pausas et al. 2018; Da Silva & Rossatto, 2019; Ott et al. 2019), cascas que protegem os frutos (Bicalho et al. 2016; Cirne & Miranda 2008), e capacidade de rebrota vigorosa (Bellingham & Sparrow, 2000; Clarke et al. 2013; Pausas & Keeley, 2017) são resultados de pressões seletivas que coevoluíram com os regimes naturais de fogo, caracterizados por baixa frequência, variando de 1 a 10 anos (França et al. 2007). Historicamente esses incêndios eram desencadeados por raios, especialmente no início da estação chuvosa (Ramos-Neto & Pivelo 2000; Menezes et al. 2022), quando a vegetação apresentava maior teor de umidade. Nessas condições, os incêndios apresentavam menor severidade e o maior intervalo entre os eventos garantia a recuperação estrutural, fenológica e fisiológica das espécies. No entanto, com a chegada do homem ao Planalto central, a cerca de 300 anos, e, principalmente, com a intensificação das atividades agropecuárias e uso da terra nas últimas décadas, houve um aumento na frequência e severidade dos incêndios, que passaram a ocorrer predominantemente na estação seca (Menezes et al. 2022; Spadoni et al. 2025), quando a biomassa vegetal, em especial o estrato rasteiro, está seco e altamente inflamável. Essas alterações no regime de fogo, impuseram novas pressões às espécies lenhosas do

Cerrado, cujas adaptações evoluíram sob condições de distúrbios menos severos, com menor recorrência. Como destacado por Pausas & Keeley (2009), as espécies não estão adaptadas ao fogo, mas sim, a um regime de fogo, do qual o afastamento pode resultar em consequências severas.

Para que as principais funções ecológicas sejam restabelecidas após o fogo, é necessário, primeiramente que os indivíduos sobrevivam ao evento. A mortalidade implica a saída definitiva desses indivíduos do sistema, reduzindo a densidade populacional. Por outro lado, aqueles que resistem ao fogo podem recuperar gradualmente suas estruturas ao longo do tempo. Entre os que sobrevivem, muitos sofrem *topkill* (morte da parte aérea), cuja ocorrência depende principalmente do diâmetro pré-queima (Hoffmann & Solbrig 2003; Hoffmann et al. 2009; Souchie et al. 2017; Gomes et al. 2021). Nesses casos, a recuperação ocorre através da formação de rebrotas basais, o que permite a reconstrução da biomassa perdida. A capacidade de rebrota, sustentada pelas reservas de carboidratos não estruturais armazenadas em órgãos subterrâneos, constitui um dos principais mecanismos de persistência das plantas após o fogo (Bellingham & Sparrow 2000; Bond & Midgley 2001; Clarke et al. 2013; Pausas et al. 2016). A reposição da parte aérea é fundamental para o restabelecimento do processo fotossintético e o reabastecimento das reservas energéticas (Bloom et al. 1985; Chapin et al. 1990). Além disso, a reconstrução da biomassa aérea determina o espaço disponível para a produção das estruturas reprodutivas, essenciais para o recrutamento de novos indivíduos (Gawryszewski et al. 2020). A floração e a frutificação sustentam as interações com polinizadores e dispersores, fundamentais para a viabilidade da reprodução sexuada e para a formação de bancos de sementes no solo (Carbone et al. 2025). As sementes representam uma etapa crítica do ciclo de vida das plantas, assegurando o recrutamento de novos indivíduos e a manutenção da

variabilidade genética das populações, além da possibilidade de colonização de novas áreas (Pausas & Keeley 2014; Zupo et al. 2021). Qualquer interrupção nesse ciclo, seja pela limitação na produção de sementes viáveis ou pela incapacidade de plântulas se estabelecerem pode comprometer a dinâmica populacional e, conseqüentemente, a integridade funcional do sistema. Embora estudos tenham documentado o estímulo do fogo à floração (Lamont & Downes 2011; Fidelis & Zironi 2021), ainda são escassos aqueles que investigam a qualidade de sementes produzidas após o distúrbio. Considerando que a floração representa apenas a primeira etapa do ciclo reprodutivo, torna-se evidente que a produção de sementes viáveis é condição necessária para o recrutamento e a continuidade das populações via estabelecimento de novas plântulas. Essa ênfase no papel das sementes, no entanto, precisa ser compreendida à luz das diferentes estratégias de reprodução.

Historicamente, o conceito do nicho de regeneração, proposto por Grubb (1977), buscou explicar a coexistência de espécies semelhantes que compartilham formas de vida, fenologia e habitat, mas diferem nos requisitos para o estabelecimento das plântulas. Embora a ecologia de sementes tenha sido amplamente estudada devido à sua importância para o crescimento populacional, a forma de persistência de indivíduos estabelecidos havia sido menos estudada. Inicialmente, o nicho de regeneração fundamentou a ideia de que a coexistência de espécies poderia ser explicada pela diferenciação das estratégias de recrutamento via sementes. Posteriormente, em 2001, Bond & Midgley propuseram o conceito do nicho da persistência, destacando que muitas espécies, especialmente em ambientes propensos a distúrbios, como o Cerrado, dependem mais da formação de rebrotas que a regeneração via sementes, para manter suas populações. Essa teoria refere-se à habilidade das plantas de sobreviverem a distúrbios severos, como os incêndios, reocupando rapidamente seu espaço através da

formação de rebrotas. No entanto, persistir no ambiente não garante a manutenção da funcionalidade ecológica de um indivíduo adulto estruturalmente alterado. A capacidade de rebrotar pode apresentar limites fisiológicos e ecológicos, e o consumo recorrente de reservas aumenta os custos associados à sobrevivência e à produção de flores e frutos (Chapin et al.1990; Wenk & Falster 2015), afetando tanto os ciclos reprodutivos subsequentes, quanto os novos recrutamentos. Nesse contexto, algumas diferenças entre formas de vida tornam-se evidentes. Arbustos, devido ao menor porte, encontram-se frequentemente dentro da zona de chama, que para o Cerrado *sensu stricto*, varia de 1,5 a 2,7 metros (Castro & Kauffmann 1998). Sua arquitetura relativamente simples, associada à presença de um banco de gemas e às reservas acumuladas nos órgãos subterrâneos favorecem uma recuperação eficiente da biomassa, em menor intervalo de tempo, e, conseqüentemente, a retomada dos processos fotossintéticos e as etapas reprodutivas. Árvores, frequentemente possuem copas acima da zona de chamas, contudo, estas podem sofrer danos parciais causados pela corrente convectiva (Michaletz & Johnson 2007). Além disso, a maior complexidade estrutural e o elevado custo energético associado à reconstrução da biomassa perdida tornam o processo de recuperação mais lento (Zardo & Henriques 2011; Gomes et al. 2021). Esses fatores contribuem para uma maior vulnerabilidade das árvores em cenários de incêndios recorrentes, podendo retardar ou até comprometer a retomada das funções reprodutivas, interações bióticas, fluxo gênico e a dinâmica de colonização de novas áreas. Essa distinção é importante para a compreensão dos impactos causados pelas mudanças no regime de fogo no Cerrado, sobretudo no que se refere à capacidade das espécies de se recuperarem ao longo do tempo. Diante disso, esta tese foi estruturada em três capítulos, voltados à investigação das respostas ao fogo de espécies lenhosas

considerando aspectos estruturais, fenológicos e reprodutivos, incluindo a qualidade de sementes.

O primeiro capítulo refere-se à espécie *Protium ovatum* Engl., e o objetivo foi investigar os efeitos do fogo na alocação e uso de carboidratos não estruturais radiculares (amido e açúcares solúveis totais) e sua relação com o sucesso reprodutivo, além de compreender como a recuperação pós-queima influencia a dinâmica de crescimento e reprodução. O segundo capítulo concentrou-se na espécie *Caryocar brasiliense* Cambess., árvore símbolo do Cerrado e teve como objetivo avaliar os efeitos do fogo sobre a produção e a qualidade das sementes produzidas na primeira safra, considerando os custos associados à recuperação estrutural. O terceiro capítulo contemplou seis espécies lenhosas do Cerrado (três arbustivas e três arbóreas), avaliando as alterações estruturais (altura, diâmetro, número de ramos, área da copa) e fenológicas (folhas maduras, floração e frutificação) em diferentes escalas temporais, permitindo compreender e comparar as respostas dessas espécies ao fogo.

Dessa forma, esta tese busca abordar os custos da persistência vegetativa em ambientes sujeitos a regimes de fogo alterados, como o Cerrado. Ao integrar resultados de espécies com diferentes formas de crescimento (arbustos e árvores), o estudo contribui para uma melhor compreensão das restrições associadas à regeneração pós-fogo e pode fornecer subsídios para a elaboração de estratégias de manejo do fogo. Queimadas com intervalos inferiores a 5 anos podem impactar significativamente a recuperação das espécies, e esses efeitos devem ser considerados em planos de conservação que assegurem a manutenção funcional das espécies lenhosas deste bioma.

## REFERÊNCIAS

- Appezzato-da-Glória, B., Cury, G., Soares, M. K. M., Rocha, R., & Hayashi, A. H. (2008). Underground systems of Asteraceae species from the Brazilian Cerrado. *the Journal of the torrey botanical society*, *135*(1), 103-113.
- Bellingham, P. J., & Sparrow, A. D. (2000). Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos*, *89*(2), 409-416.
- Bicalho, E. M., Rosa, B. L., Souza, A. E. D., Rios, C. O., & Pereira, E. G. (2016). Do the structures of macaw palm fruit protect seeds in a fire-prone environment?. *Acta Botanica Brasilica*, *30*(04), 540-548.
- Bloom, A. J., Chapin, F. S., & Mooney, H. A. (1985). Resource limitation in plants--an economic analogy. *Annual review of Ecology and Systematics*, 363-392.
- Bond, W. J., & Keeley, J. E. (2005). Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in ecology & evolution*, *20*(7), 387-394.
- Bond, W. J., & Midgley, J. J. (2001). Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in ecology & evolution*, *16*(1), 45-51.
- Carbone, L. M., Tavella, J., Marquez, V., Ashworth, L., Pausas, J. G., & Aguilar, R. (2025). Fire effects on pollination and plant reproduction: a quantitative review. *Annals of Botany*, *135*(1-2), 43-56.
- Chapin III, F. S., Schulze, E. D., & Mooney, H. A. (1990). The ecology and economics of storage in plants. *Annual review of ecology and systematics*, 423-447.
- 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 Journal of Plant Physiology*, *20*, 197-204.

- Clarke, P. J., Lawes, M. J., Midgley, J. J., Lamont, B. B., Ojeda, F., Burrows, G. E., ... & Knox, K. J. E. (2013). Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire. *New phytologist*, *197*(1), 19-35.
- Da Silva, B.H.P. & Rossatto, D.R. (2019) Are underground organs able to store water and nutrients? A study case in non-arboreal species from the Brazilian Cerrado. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, *31*, 413–421.
- De Castro, E. A., & Kauffman, J. B. (1998). Ecosystem structure in the Brazilian Cerrado: a vegetation gradient of aboveground biomass, root mass and consumption by fire. *Journal of tropical ecology*, *14*(3), 263-283.
- de Moraes, M. G., de Carvalho, M. A. M., Franco, A. C., Pollock, C. J., & Figueiredo-Ribeiro, R. D. C. L. (2016). Fire and drought: soluble carbohydrate storage and survival mechanisms in herbaceous plants from the Cerrado. *BioScience*, *66*(2), 107-117.
- Fidelis, A., & Zironi, H. L. (2021). And after fire, the Cerrado flowers: a review of post-fire flowering in a tropical savanna. *Flora*, *280*, 151849.
- França, H., Ramos-Neto, M. B., & Setzer, A. (2007). O fogo no Parque Nacional das Emas (Série Biodiversidade 27). *Brasília: MMA*, 1-140.
- Gawryszewski, F. M., Sato, M. N., & Miranda, H. S. (2020). Frequent fires alter tree architecture and impair reproduction of a common fire-tolerant savanna tree. *Plant Biology*, *22*(1), 106-112.
- Gomes, L., Lenza, E., Souchie, F. F., Pinto, J. R. R., Maracahipes-Santos, L., Furtado, M. T., ... & Silvério, D. (2021). Long-term post-fire resprouting dynamics and reproduction of woody species in a Brazilian savanna. *Basic and Applied Ecology*, *56*, 58-71.

- Grubb, P. J. (1977). The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological reviews*, 52(1), 107-145.
- Higgins, S.I., Bond, W.J. & Trollope, W.S. (2000) Fire, resprouting and variability: a recipe for grass–tree coexistence in savanna. *Journal of Ecology*, 88, 213–229.
- Hoffmann, W.A., Orthen, B. & Do Nascimento, P.K.V. (2003) Comparative fire ecology of tropical savanna and forest trees. *Functional Ecology*, 17, 720–726.
- Hoffmann, W. A., Adasme, R., Haridasan, M., T. de Carvalho, M., Geiger, E. L., Pereira, M. A., ... & Franco, A. C. (2009). Tree topkill, not mortality, governs the dynamics of savanna–forest boundaries under frequent fire in central Brazil. *Ecology*, 90(5), 1326-1337.
- Lamont, B. B., & Downes, K. S. (2011). Fire-stimulated flowering among resprouters and geophytes in Australia and South Africa. *Plant Ecology*, 212(12), 2111-2125.
- Lawes, M. J., Richards, A., Dathe, J., & Midgley, J. J. (2011). Bark thickness determines fire resistance of selected tree species from fire-prone tropical savanna in north Australia. *Plant Ecology*, 212(12), 2057-2069.
- Menezes, L. S., de Oliveira, A. M., Santos, F. L., Russo, A., de Souza, R. A., Roque, F. O., & Libonati, R. (2022). Lightning patterns in the Pantanal: Untangling natural and anthropogenic-induced wildfires. *Science of the total environment*, 820, 153021.
- Michaletz, S. T., & Johnson, E. A. (2007). How forest fires kill trees: a review of the fundamental biophysical processes. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 22(6), 500-515.
- Ott, J. P., Klimešová, J., & Hartnett, D. C. (2019). The ecology and significance of below-ground bud banks in plants. *Annals of Botany*, 123(7), 1099-1118.

- Pausas, J. G., & Keeley, J. E. (2009). A burning story: the role of fire in the history of life. *BioScience*, 59(7), 593-601.
- Pausas, J.G. & Keeley, J.E. (2014). Evolutionary ecology of resprouting and seeding in fire-prone ecosystems. *New Phytologist*, 204, 55–65.
- Pausas, J. G. (2015). Bark thickness and fire regime. *Functional Ecology*, 29(3), 315-327.
- Pausas, J. G., Pratt, R. B., Keeley, J. E., Jacobsen, A. L., Ramirez, A. R., Vilagrosa, A., ... & Davis, S. D. (2016). Towards understanding resprouting at the global scale. *New Phytologist*, 209(3), 945-954.
- Pausas, J. G., & Keeley, J. E. (2017). Epicormic resprouting in fire-prone ecosystems. *Trends in Plant Science*, 22(12), 1008-1015.
- Pausas, J. G., Lamont, B. B., Paula, S., Appezzato-da-Glória, B., & Fidelis, A. (2018). Unearthing belowground bud banks in fire-prone ecosystems. *New Phytologist*, 217(4), 1435-1448.
- Ramos-Neto, M. B., & Pivello, V. R. (2000). Lightning fires in a Brazilian savanna national park: rethinking management strategies. *Environmental management*, 26(6), 675-684.
- Simon, M.F., Grether, R., de Queiroz, L.P., Skema, C., Pennington, R.T. & Hughes, C.E. (2009). Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 20359-20364.
- Souchie, F. F., Pinto, J. R. R., Lenza, E., Gomes, L., Maracahipes-Santos, L., & Silvério, D. V. (2017). Post-fire resprouting strategies of woody vegetation in the Brazilian savanna. *Acta Botanica Brasilica*, 31, 260-266.

- Spadoni, G. L., Moris, J. V., Segura-Garcia, C., Pessoa, A. C., Jones, M. W., Machado, M. S., ... & Menor, I. O. (2025). Devegetation is a widespread driver of fire in the Brazilian Cerrado. *Journal of Environmental Management*, 385, 125637.
- Wenk, E. H., & Falster, D. S. (2015). Quantifying and understanding reproductive allocation schedules in plants. *Ecology and evolution*, 5(23), 5521-5538.
- Zardo, R. N., & Henriques, R. P. B. (2011). Growth and fruit production of the tree *Caryocar brasiliense* in the Cerrado of central Brazil. *Agroforestry Systems*, 82(1), 15-23.
- Zupo, T., Daibes, L. F., Pausas, J. G., & Fidelis, A. (2021). Post-fire regeneration strategies in a frequently burned Cerrado community. *Journal of Vegetation Science*, 32(1), e12968.

## CAPÍTULO 1

# O FOGO ESTIMULA O INVESTIMENTO REPRODUTIVO FLORAL ÀS CUSTAS DO CRESCIMENTO EM UM ARBUSTO DA SAVANA NEOTROPICAL

### RESUMO

O fogo, atua como filtro ecológico e tem um papel fundamental na estrutura, dinâmica, composição de espécies e funcionamento de ecossistemas como o Cerrado. Esse estudo investigou os efeitos do fogo na estrutura, reprodução e alocação de reservas de *Protium ovatum* Engl., durante o primeiro ano após a queima. Para isso, comparamos indivíduos das parcelas sem queima e com queima quanto à recuperação estrutural (altura, diâmetro, número de ramos, área da copa), eficiência reprodutiva (*fruit-set*), concentrações de amido e açúcares solúveis totais radiculares nas fenofases vegetativas e reprodutivas, bem como a viabilidade das sementes produzidas na primeira safra após o fogo. Um ano após a queima, os indivíduos da parcela com queima recuperaram a área da copa, mas não a altura e o diâmetro. A floração foi estimulada pelo fogo, embora a eficiência reprodutiva tenha sido similar entre as parcelas sem queima (6%) e com queima (5%). Durante todo o período de observação, não houve diferença significativa na concentração de amido radicular entre as parcelas, entretanto, nos indivíduos da parcela com queima houve redução de 85% entre as fases pré-queima e expansão de ramos/floração ( $p < 0,05$ ). Já os açúcares apresentaram diferenças significativas entre as parcelas e fenofases ( $p < 0,01$ ), com remobilização de 86% durante a fase de expansão de ramos/floração e redução de 72% na formação dos frutos na parcela com queima. A taxa de predação das sementes foi alta em ambas as parcelas: 94% na parcela sem queima e 91% na com queima e a viabilidade das sementes não predadas foi baixa e similar (3% e 2%, respectivamente). Apesar do aumento na produção de flores (38%) e frutos (60%) nos indivíduos queimados, a alta predação e viabilidade

reduzida das sementes podem comprometer o recrutamento de novos indivíduos. A redução pós-fogo no diâmetro e na altura dos indivíduos, associada a um aumento na frequência dos incêndios antrópicos pode impactar negativamente as populações de *P. ovatum* no Cerrado.

**Palavras chave:** *Protium ovatum*, rebrota, *fruit-set*, floração estimulada, carboidrato não estrutural, Cerrado

## ABSTRACT

Fire acts as an ecological filter and plays a crucial role in the structure, dynamics, species composition, and functioning of ecosystems such as the Cerrado. This study examined the effects of fire on the structure, reproduction, and reserve allocation of *Protium ovatum* Engl. during the first year after burning. To do this, we compared individuals from unburned and burned plots in terms of structural recovery (height, diameter, number of branches, canopy area), reproductive efficiency (fruit set), starch concentrations, and total soluble root sugars in both vegetative and reproductive phases, as well as seed viability from the first harvest after the fire. One year after burning, individuals from the burned plot regained canopy area but not height or diameter. Fire stimulated flowering, although reproductive efficiency remained similar between unburned (6%) and burned (5%) plots. Over the observation period, there was no significant difference in root starch concentration between the plots; however, in individuals from the burned plot, there was an 85% decrease between the pre-burn and branch expansion/flowering phases ( $p < 0.05$ ). Sugars showed significant differences between plots and phenophases ( $p < 0.01$ ), with 86% remobilization during the branch expansion/flowering phase and a 72% reduction in fruit formation in the burned plot. The seed predation rate was high in both plots: 94% in the unburned plot and 91% in the burned plot, with the viability of unpredated seeds being low and similar (3% and 2%, respectively). Despite the increase in flower (38%) and fruit (60%) production in burned individuals, high predation and reduced seed viability may hinder the recruitment of new individuals. The post-fire reduction in the diameter and height of individuals, combined with increased frequency of human-caused fires, could negatively affect *P. ovatum* populations in the Cerrado.

**Keywords:** *Protium ovatum*, regrowth, fruit set, stimulated flowering, non-structural carbohydrate, Cerrado

## INTRODUÇÃO

Em ambientes sujeitos a incêndios frequentes como o Cerrado, a capacidade das plantas recuperarem rapidamente a estrutura aérea perdida é um fator determinante para a sobrevivência e permanência no sistema (Bellingham & Sparrow 2000; Bond & Midgley 2001; Higgins et al. 2007). Arbustos exibem rápida regeneração pós-fogo, sendo comum algumas espécies apresentarem estímulo à floração e frutificação. Embora essas estratégias pós-fogo sejam documentadas (Rios et al. 2019; Pilon et al. 2021; Fidelis & Zironi 2021; Zupo et al. 2021), os mecanismos associados a essa rápida recuperação ainda são pouco explorados especialmente no que se referem às adaptações envolvidas.

O fogo, atuando como filtro ecológico, tem um papel fundamental na estrutura, dinâmica, composição de espécies (Higgins et al. 2000; Pausas & Keeley 2014) especialmente para ecossistemas caracterizados por uma marcante sazonalidade climática importante para a flamabilidade da vegetação (Bond & Midgley 2001). Para permanecerem no sistema e recrutarem, as espécies arbustivas desenvolveram adaptações como banco de gemas e compostos de reserva e água em órgãos subterrâneos que viabilizam a rápida formação de novas estruturas vegetativas (Clarke et al. 2013; Charles-Dominique et al. 2015; Pausas et al. 2016; Silva & Rossatto 2019; Bombo et al. 2023; Klimešová 2024). Apesar dessas adaptações, o desenvolvimento e o vigor das rebrotas também estão relacionados à disponibilidade de nutrientes no solo (Magaña-Hernández et al. 2020).

As diferentes fitofisionomias do Cerrado, savana brasileira, se distinguem pela densidade de lenhosas em um estrato graminoso, sendo a mais comum o Cerrado *sensu stricto* caracterizado por árvores baixas com arbustos e subarbustos esparsos, em meio a uma matriz graminosa (Ribeiro & Walter 1998). O fogo, considerado um dos

determinantes desta vegetação (Furley 1999; Coutinho 2000) está presente há milhões de anos (Simon et al. 2009) e, até cerca de 300 anos atrás, ocorriam naturalmente nos períodos de chuva iniciados por raios (Ramos-Neto & Pivello 2000; Menezes et al. 2022), com intervalos de 1 a 10 anos (França et al. 2007). Como consequência das alterações climáticas e da alta ocupação do Cerrado, as queimadas antrópicas têm alterado o regime de queima resultando em incêndios mais frequentes e severos, com intervalos de 2 a 4 anos (Coutinho 1990), agora concentrados nos meses secos do ano (Menezes et al. 2022).

O fogo no Cerrado é rápido, de superfície, consumindo  $\approx 94\%$  da vegetação do estrato rasteiro, e apresenta altura de chamas entre 1,5 m e 2,7 metros de altura, para Cerrado *sensu stricto* (Castro & Kauffmann 1998; Miranda et al. 2009). Os arbustos, por apresentarem suas copas contidas na zona de chama e, de forma geral não possuem casca espessa, são suscetíveis ao *topkill* e altas taxas de mortalidade (Archibald & Bond 2003; Hoffmann & Solbrig 2003; Medeiros & Miranda 2008). Diferente do *topkill*, a mortalidade de indivíduos impacta diretamente a estrutura da vegetação reduzindo a densidade e alterando a composição das espécies (Moreira et al. 2012). A recuperação dos indivíduos que sofrem *topkill* está relacionada à capacidade de alocar suas reservas para repor a biomassa aérea perdida (Schultz et al. 2009; Pausas & Keeley 2014; Pausas et al. 2018). Os arbustos, devido ao pequeno porte e menor biomassa, tendem a se recuperar mais rapidamente que as árvores. No entanto, em áreas com queimadas recorrentes, a regeneração pode ser mais lenta para espécies mais vulneráveis ao fogo (Sousa & Cunha 2018; Rios et al. 2019; Gomes et al. 2021). A restauração das estruturas vegetativas aéreas é necessária para o restabelecimento da área fotossintética, a reposição das reservas e a produção de estruturas reprodutivas, como flores e frutos (Bloom et al. 1985; Hoffmann et al. 2009).

Espécies lenhosas ajustam suas fenofases em resposta a fatores ambientais (Mantovani & Martins 1988; Lenza & Klink 2006; Oliveira 2008) no entanto, o fogo pode modificar esses padrões, tanto em sincronia e duração, como na intensidade dos eventos reprodutivos (Lucena et al. 2015; Dodonov et al. 2018; Fidelis & Zironi 2021). A resposta das espécies arbustivas ao fogo é variável: algumas apresentam estímulo à floração (Wigley et al. 2020), outras têm sua reprodução prejudicada (Dodonov et al. 2018; Gomes et al. 2021; Zironi et al. 2021) e há aquelas indiferentes à ocorrência de incêndios, cujos ciclos fenológicos permanecem inalterados (Lopes et al. 2009; Dodonov et al. 2018; Sousa e Cunha 2018). A floração, por si só, não assegura o sucesso reprodutivo, uma vez que o *fruit-set* pode ser influenciado por diversos fatores, incluindo a ocorrência do fogo (Ne'eman et al. 2000), ou seja, o aumento do número de flores não implica necessariamente em um aumento na frutificação e produção de sementes. Tal dissociação pode refletir um *trade-off* fisiológico decorrente do elevado custo energético associado à rebrota, que compromete a alocação de recursos para a produção das estruturas reprodutivas (Chapin 1990; Wenk & Falster 2015). Sendo assim, o sucesso reprodutivo depende, entre outros fatores, do estoque, da dinâmica de mobilização e da recomposição das reservas de carboidratos não estruturais, uma vez que os processos de recuperação vegetativa e de reprodução podem competir pelo uso desses recursos (Bloom et al 1985; Wenk & Falster 2015; El Omari 2022). Essa regulação metabólica é fundamental para equilibrar a oferta e a demanda de carbono tanto em escalas diárias, quanto sazonais (Hartmann & Trumbore 2016) sendo importante em condições normais ou de estresse prolongado (Ashworth et al. 1993; Bowen & Pate 1993; Rosas et al. 2013; Pratt et al. 2014; Piper & Paula 2020), podendo ser alterada pela ocorrência de fogo. Compreender a dinâmica de mobilização dos carboidratos, em especial as reservas de açúcares solúveis e amido, ao longo das fases

fenológicas é importante para entender como as plantas respondem e resistem a distúrbios como o fogo e quais são as implicações para a recuperação, permanência, sucesso reprodutivo e capacidade de ocupação de novas áreas.

Neste estudo, utilizamos *Protium ovatum* Engl., uma espécie arbustiva endêmica da vegetação do Cerrado, para investigar o impacto do fogo na sua recuperação, analisando o uso de reservas nas fenofases vegetativa e reprodutiva. Para isso, buscamos responder as seguintes questões: 1) Os indivíduos recuperaram sua estrutura pré-queima no intervalo de um ano após o fogo? 2) Qual o efeito do fogo na fenologia da espécie? 3) Como a intensidade de cada fenofase está associada ao uso das reservas? 4) Esse uso influencia a eficiência reprodutiva pós-fogo? Para responder essas questões acompanhamos, no primeiro ano após a queima, a recuperação da parte vegetativa, a fenofase reprodutiva, avaliamos a qualidade das sementes não predadas produzidas e os padrões de mobilização das reservas de carboidratos não estruturais na raiz.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **Espécie Estudada**

*Protium ovatum* Engl. (Burseraceae) é um arbusto sempre verde, endêmico do Cerrado, com altura variando entre 0,4 m e 4 m (Lima & Pirani 2005). A espécie apresenta relevância ambiental, sendo recomendada para programas de recomposição de áreas nativas de Cerrado (Ribeiro et al. 2023) e importância econômica, devido às propriedades medicinais atribuídas aos óleos essenciais extraídos de estruturas da planta (Alves et al. 2019; Sousa et al. 2021; Sousa et al. 2022). Floresce de abril a setembro e frutifica de setembro a outubro. Os frutos possuem de uma a três sementes, com pseudoarilo branco, carnoso e doce (Daly et al. 2022). A dispersão das sementes é zoocórica sendo realizada principalmente por aves (Batalha 2001). *Protium ovatum*

apresenta sistema subterrâneo espessado que permite a rebrota após a perda da parte aérea (Lima & Pirani 2005) e a reprodução clonal (Hoffmann e Solbrig 2003).

## **Área De Estudo**

O estudo foi realizado no Parque Nacional de Brasília (PNB), DF, (15°35'-15°45'Sul; 47°55'- 48°55'Oeste), em áreas de Cerrado *sensu stricto*. O clima predominante na região é Aw, na classificação de Köppen, com duas estações bem definidas: uma chuvosa (outubro a abril) e outra seca (maio a setembro). A precipitação média anual é 1.500 mm e temperatura média anual de 21°C (Alvares et al. 2013). O solo predominante na região é o Latossolo Vermelho-Amarelo distrófico, ácido e com alto teor de argila (Reatto et al. 1998). O parque possui um plano de Manejo Integrado do Fogo - MIF (Durigan & Ratter 2016; Schmidt et al. 2018) que visa implementar ações para controlar e prevenir grandes incêndios dentro da Unidade de Conservação.

## **Desenho experimental**

Selecionamos duas áreas de Cerrado *sensu stricto*, cada uma com 20 ha (400 m x 500 m), similares em estrutura da vegetação. As áreas, separadas por uma estrada de terra com 3 m de largura, estavam protegidas de queima por mais de 10 anos, período considerado suficiente para a recuperação da biomassa aérea pós-fogo da vegetação lenhosa do Cerrado (Gomes et al. 2020; Machida et al. 2021). No centro de cada área, foi demarcada uma parcela de 3 ha (300 m x 100 m), designadas como sem queima (SQ) e com queima (CQ; Figura 1). Em cada parcela foram marcados 40 indivíduos de *P. ovatum* distribuídos ao acaso, conforme método do quadrante errante (Catana 1963; Schutz et al. 2009) e mantendo distância mínima de

10 metros, para assegurar a independência entre eles. A parcela com queima foi queimada conforme cronograma estabelecido pelo PNB e foi realizada em setembro de 2021. A queima foi iniciada a favor do vento, no sentido longitudinal da área de 20 ha, para assegurar que ao atingir a parcela com queima (CQ), o fogo já estivesse acelerado, simulando um incêndio de Cerrado e permitindo que cada um dos 40 indivíduos fosse queimado independentemente, isto é, com velocidade de propagação, tempo de residência e intensidade diferentes e considerados, portanto, as unidades amostrais.

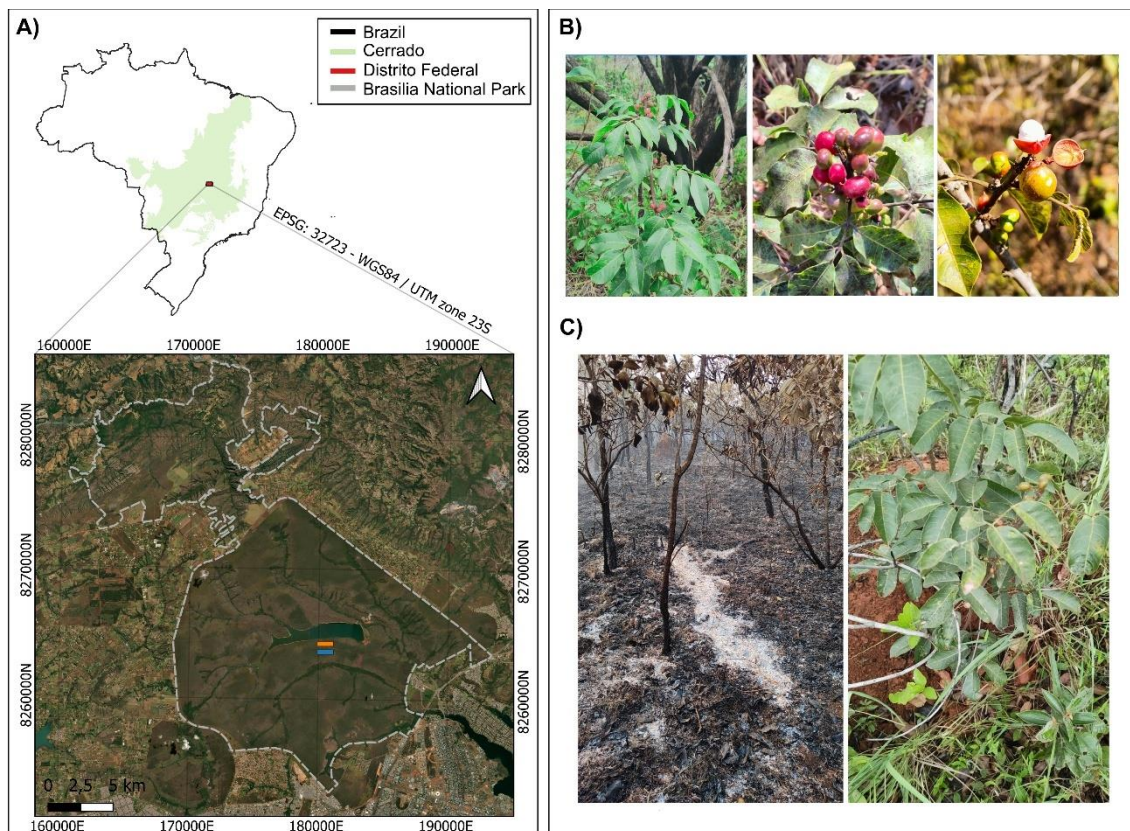


Figura 1. Parcelas experimentais de Cerrado *sensu stricto* localizadas no Parque Nacional de Brasília, Brasília (DF), Brasil (A); Fase vegetativa e reprodutiva de *Protium ovatum* Engl.(B); Parcela com queima e sem queima (C).

### Coleta de dados

Duas semanas antes da queima foram mensurados o diâmetro basal e a altura (do solo até a extremidade das folhas apicais) dos 40 indivíduos previamente marcados em cada uma das duas parcelas experimentais (SQ e CQ). Dentre estes, cinco indivíduos de

cada parcela foram sorteados para contar o número de ramos e mensurar a área da copa, conforme a metodologia de Castro e Kauffmann (1998). As medições foram repetidas um ano após a queima, período no qual o desenvolvimento das rebrotas já havia se estabilizado. Na parcela com queima (CQ), foram realizadas mensurações mensais do diâmetro, da altura e do número de rebrotas dos 40 indivíduos. Nos casos em que havia mais de uma rebrota, marcamos as duas mais vigorosas para substituição, caso uma delas morresse. Dos 35 indivíduos restantes, em cada parcela, sorteamos 20 para coleta de dados fenológicos. A fenologia foi observada mensalmente durante o período de 12 meses, utilizando a classificação das fenofases descritas por Felfili et al. (1999) e Klink & Lenza (2006): foliar (folhas maduras), floração (flores abertas) e frutificação (frutos maduros). As observações foram realizadas por meio de escala percentual adaptada de Fournier (1974), variando de 0% (ausência da fenofase) a 100% (ocorrência total da fenofase na copa). Dos 15 indivíduos restantes, 10 foram sorteados para avaliar a eficiência reprodutiva pós-fogo. Para isso, selecionamos um ramo com flores de cada indivíduo e contamos o número de flores abertas e o número de frutos maduros para estimar o *fruit-set* como em Gawryszewski et al. (2020).

## **Sementes**

Um ano após a queima, foram coletados 200 frutos maduros em cada parcela. Foi feita a remoção manual da casca e da polpa dos frutos, bem como o descarte de todas as sementes com sinais visíveis de predação. Das sementes restantes, 120 foram secas em estufa a 60°C por 72h e pesadas em balança de precisão (0.001 g) para obtenção da massa seca. Para o teste de germinação foram usadas seis réplicas com 20 sementes cada, dispostas em placas de Petri (15 cm de diâmetro), contendo papel filtro umedecido com água destilada. O experimento foi conduzido em câmara

de germinação sob temperatura alternada de 35/20 °C e fotoperíodo de 12 h, (adaptado de Musso et al. 2015), durante 60 dias. A viabilidade das sementes não germinadas foi avaliada por meio do teste de tetrazólio a 1% por 48h, seguindo padrão de coloração descrito por Lakon (1949). Ao final do experimento, as sementes foram seccionadas longitudinalmente e classificadas como predadas, inviáveis ou viáveis.

### **Reservas**

O conteúdo de amido e de açúcares solúveis (carboidratos não estruturais, CNE) foi estimado nas raízes dos mesmos indivíduos previamente selecionados para mensuração da área da copa. As amostragens foram realizadas em três momentos distintos ao longo do ciclo fenológico: (1) crescimento vegetativo, duas semanas antes da queimada (pré-queima), (2) após a expansão de ramos e floração, já que esses dois eventos ocorreram simultaneamente e (3) após a frutificação. As raízes foram escavadas manualmente e as amostras coletadas na porção mais espessa (Figura 2), utilizando-se um trado de incremento (0,45 cm de diâmetro × 30 cm de comprimento). Após a amostragem, para evitar contaminação, os orifícios foram vedados com cera de abelha e a estrutura subterrânea foi recoberta com solo retirado. As amostras foram secas por 48h a 60 °C e pulverizadas em nitrogênio líquido. O conteúdo de amido foi analisado pelo método enzimático de Amaral et al. (2007). O conteúdo e a composição dos açúcares solúveis totais (AST) foram determinados por extração etanólica, seguido por cromatografia de troca iônica de alta eficiência com detector de pulso amperométrico (Dionex ICS 3000, USA), coluna CarboPak PA-1 (Dionex Corporation, USA), eluído em água e NaOH 200 mM. Usamos um gradiente entre 30mM e 90 mM, por 45 minutos e curva padrão glicose.



Figura 2. Região espessa da estrutura subterrânea de *Protium ovatum*, de onde foram coletadas amostras para análise dos carboidratos não estruturais.

### **Análise de dados**

Para comparar os indivíduos das parcelas sem queima (SQ) e com queima (CQ) ajustamos modelos lineares generalizados (GLMs) com distribuição Gamma e função log apropriados para variáveis contínuas, estritamente positivas e assimétricas. As variáveis resposta foram o diâmetro (cm), a altura (cm) e a área da copa ( $m^2$ ) e o fator tratamento (SQ e CQ) foi incluído como variável preditora. A significância dos efeitos foi avaliada por teste de razão de verossimilhança (*Likelihood Ratio Test*). Para avaliar o efeito do fogo (CQ) ao longo do tempo ajustamos modelos generalizados mistos (GLMMs) com distribuição Gamma e função log. As variáveis resposta foram o diâmetro, a altura e a área da copa, tendo como preditor o período (pré e pós-queima). O indivíduo foi incluído como efeito aleatório, controlando a autocorrelação das medições repetidas (Zuur et al. 2007). A significância dos efeitos fixos foi avaliada por teste de razão de verossimilhança (*Likelihood Ratio Test*). Avaliamos o crescimento das rebrotas basais (diâmetro, altura) usando modelos aditivos generalizados (GAMs), com

distribuição normal e função identidade, apropriados para modelar relações não lineares entre as variáveis ao longo do tempo. A variável resposta foi o crescimento das rebrotas, tendo como preditor o tempo (meses). Para o número de rebrotas, aplicamos regressão de Poisson, com função log, adequada para dados de contagem. A variável resposta foi o número de rebrotas, tendo como preditor o tempo (meses). Quando detectada sobredispersão usamos família quasi-Poisson para correção. Todos os modelos foram avaliados quanto à adequação, incluindo verificação de resíduos, heterocedasticidade, multicolinearidade e autorrelação temporal, garantindo a confiabilidade das inferências. A significância do efeito do tempo (mês) foi avaliada por meio de análise de deviance (*Likelihood Ratio Test*). A estabilização das variáveis foi identificada por meio das derivadas das curvas suavizadas obtidas nos modelos GAM, considerando o intervalo de confiança de 95%. O crescimento foi considerado estabilizado quando esse intervalo incluiu o valor zero, indicando ausência de variação significativa ( $\alpha = 0,05$ ).

Para comparar as fenofases de folhas maduras, floração e frutificação entre os tratamentos usamos o teste de randomização baseado em permutações (RTPD – *Randomization Test for assessing Phenology Differences*), adequado para séries temporais fenológicas, já que considera a dependência temporal dos dados. Esse método permite avaliar diferenças tanto no índice de atividade (proporção de indivíduos ativos em cada fenofase, por data), quanto no índice de intensidade (intensidade média dessas fenofases por data). A abordagem consiste em calcular os índices para cada grupo ao longo do tempo, obter estatísticas resumo e compará-las com uma distribuição nula gerada a partir de 5000 permutações aleatórias dos tratamentos entre os indivíduos. A significância é determinada pela posição da diferença observada dentro dessa distribuição: valores extremos indicam efeito do tratamento, enquanto valores próximos da média sugerem ausência de diferença. O grau de sincronização foi avaliado por testes

de randomização, que compara o comprimento do vetor médio observado com aqueles obtidos por reordenações aleatórias. Valores significativamente maiores que os esperados indicam maior sincronização ou sazonalidade das fenofases (Dodonov et al. 2017).

Para compararmos a porcentagem de *fruit-set* entre as parcelas SQ e CQ, calculamos a razão entre o número de frutos maduros e o número de flores abertas por ramo, multiplicada por 100. A comparação foi feita por teste t de *Student* para duas amostras independentes, considerando o tratamento como fator comparativo e a taxa de *fruit-set* como variável resposta. Para comparar a massa das sementes entre tratamentos usamos modelo linear generalizado (GLM), adequados para variáveis contínuas, positivas e assimétricas, com distribuição Gamma e função de ligação log. Testes prévios de normalidade e inspeção dos resíduos indicaram assimetria, inviabilizando o uso de modelos lineares simples (LMs). A significância do efeito do tratamento foi avaliada por análise de *deviance* (teste da razão de verossimilhança). Para a predação de sementes, usamos modelo linear generalizado (GLM), com distribuição binomial e função logit, usando como variável resposta o número de sementes predadas e não predadas por placa, e como preditor, o tratamento. As estimativas obtidas em *log-odds* foram posteriormente convertidas para a probabilidade para facilitar a interpretação biológica dos resultados. Para avaliar as diferenças nas concentrações de amido, açúcares solúveis totais entre tratamentos e fenofases ajustamos modelos lineares mistos separados para cada composto. Os dados foram transformados pelo logaritmo decimal [ $\log_{10}(x + 1)$ ] para reduzir a assimetria e melhorar a homogeneidade da variância, selecionando o modelo mais adequado com base no critério AIC. Os modelos incluíram como efeitos fixos a fase fenológica, o tratamento e sua interação, e como efeito aleatório, o indivíduo, para controlar a pseudo-repetição. A significância dos efeitos foi

testada por ANOVA, aplicada aos efeitos ajustados. Comparações entre médias foram realizadas com teste de *emmeans*, ajustando os valores de *p* pelo método de *Tukey*, para controlar o erro do tipo I em comparações múltiplas. Como as análises foram conduzidas de forma independente para cada composto, não aplicamos correções adicionais, como *Bonferroni* ou *FDR*. A adequação dos modelos foi verificada pelos testes de Shapiro-Wilk (normalidade dos resíduos) e Levene (homocedasticidade). Todas as análises foram realizadas no R versão 4.4.2 (R Core Team, 2024), considerando  $p < 0,05$ , como nível de significância.

## RESULTADOS

Antes da queima todos os indivíduos apresentavam um único fuste. O diâmetro dos indivíduos em SQ ( $1,20 \pm 0,10$  cm) era significativamente maior que em CQ ( $0,90 \pm 0,06$  cm) ( $\chi^2 = 1.67$ ,  $df = 1$ ;  $p < 0,01$ ). Resultado semelhante foi observado para a altura ( $\chi^2 = 1.04$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0,01$ ) com médias de  $116 \pm 6$  cm em SQ e  $92 \pm 5$  cm em CQ. Não houve diferença na área da copa entre as parcelas (SQ =  $0,092 \pm 0,032$  m<sup>2</sup> e CQ =  $0,159 \pm 0,031$  m<sup>2</sup>).

Como consequência da queima, todos os indivíduos sofreram *topkill* e rebrotaram da base do fuste, passando a ser representados pela rebrota mais vigorosa. O número de rebrotas/indivíduo variou de um a sete ( $2 \pm 1$  rebrota/indivíduo) e estabilizou no terceiro mês pós-fogo, sem diferença entre os períodos pré e pós-queima. A queima afetou negativamente o diâmetro e a altura dos indivíduos em CQ. A expansão do diâmetro estabilizou a partir do quinto mês pós-queima, quando o intervalo de confiança da derivada incluiu zero. Após um ano, o diâmetro foi reduzido em 37% ( $0,57 \pm 0,03$  cm) em relação ao valor pré-queima ( $z = -128,88$ ,  $p < 0,001$ ; Figura 3A). A altura estabilizou a partir do sétimo mês pós-queima e, após um ano, os indivíduos

apresentavam  $47 \pm 3$  cm, sendo 49% menores que os valores pré-queima ( $z = -7,69$ ,  $p < 0,001$ ; Figura 3B). Apesar da redução no diâmetro e na altura, não houve diferença da área da copa um ano após a queima ( $0,132 \pm 0,025$  m<sup>2</sup>).

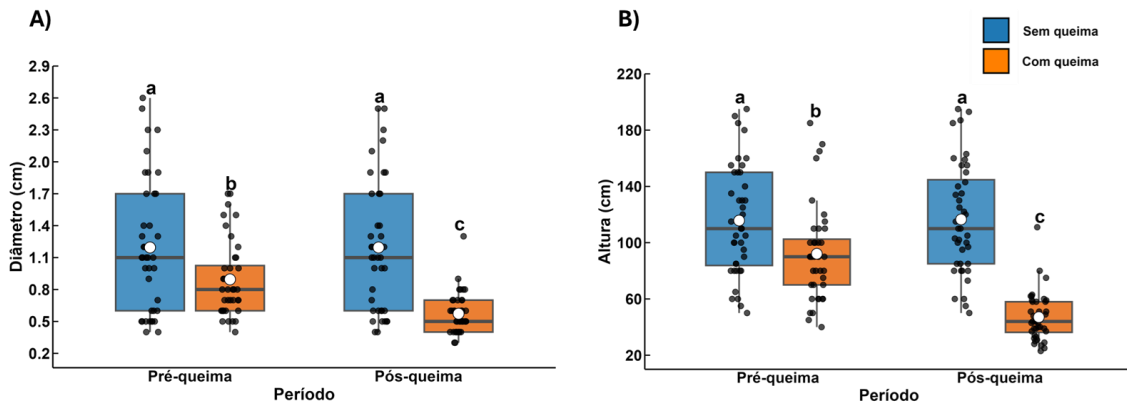


Figura 3. Distribuição do diâmetro (A) e da altura (B) dos indivíduos de *Protium ovatum* (N=40), nas parcelas sem queima e com queima, antes e um ano após-fogo, em áreas de Cerrado *sensu stricto* no Parque Nacional de Brasília, DF, Brasil. A queimada foi realizada ao final da estação seca de 2021. Pontos brancos referem-se à média de cada amostra. As letras indicam as comparações significativas entre as parcelas e os períodos ( $p < 0,05$ ); atenção para diferença na escala de y.

Nas duas parcelas a intensidade de folhas maduras alcançou cobertura máxima de 100% (Figura 4A). Os indivíduos em CQ rebrotaram no mês seguinte ao fogo (início da estação chuvosa), atingindo a expansão e maturação das folhas a partir do quinto mês pós-queima. A intensidade média da fenofase foi significativamente maior em CQ com 96% comparado à SQ, com 85% ( $p < 0,01$ ) e os índices de atividade não apresentaram diferenças. A abertura das flores ocorreu em sincronia à maturação das folhas em CQ. A intensidade média da floração variou entre os tratamentos sendo significativamente menor em SQ com 6% comparada à CQ (13%) ( $p < 0,05$ ). Em CQ a abertura das flores ocorreu em março, com máximo de floração de 37% em maio, resultando em  $82 \pm 19$  flor/ramo. Em SQ, a floração iniciou em fevereiro, com máximo de 27%, em abril, resultando em  $52 \pm 9$  flor/ramo (Figura 4B), sem diferença significativa entre as parcelas. A maturação dos frutos ocorreu no início da estação chuvosa, coincidindo com

o período de dispersão dos diásporos. A intensidade média de frutificação entre as parcelas não apresentou diferença significativa: 2% em SQ e 3% em CQ. A intensidade máxima de frutificação em CQ foi 4% em setembro, com  $2 \pm 1$  fruto maduro/ramo, enquanto em CQ foi de 9% em outubro com  $6 \pm 2$  fruto maduro/ramo (Figura 4C), sem diferença significativa entre as parcelas. O índice de atividade média e máxima das fenofases não apresentaram diferenças entre as parcelas. A queima não afetou o *fruit-set* entre as parcelas, sendo  $6 \pm 4$  % em SQ e  $5 \pm 2$  % em CQ.

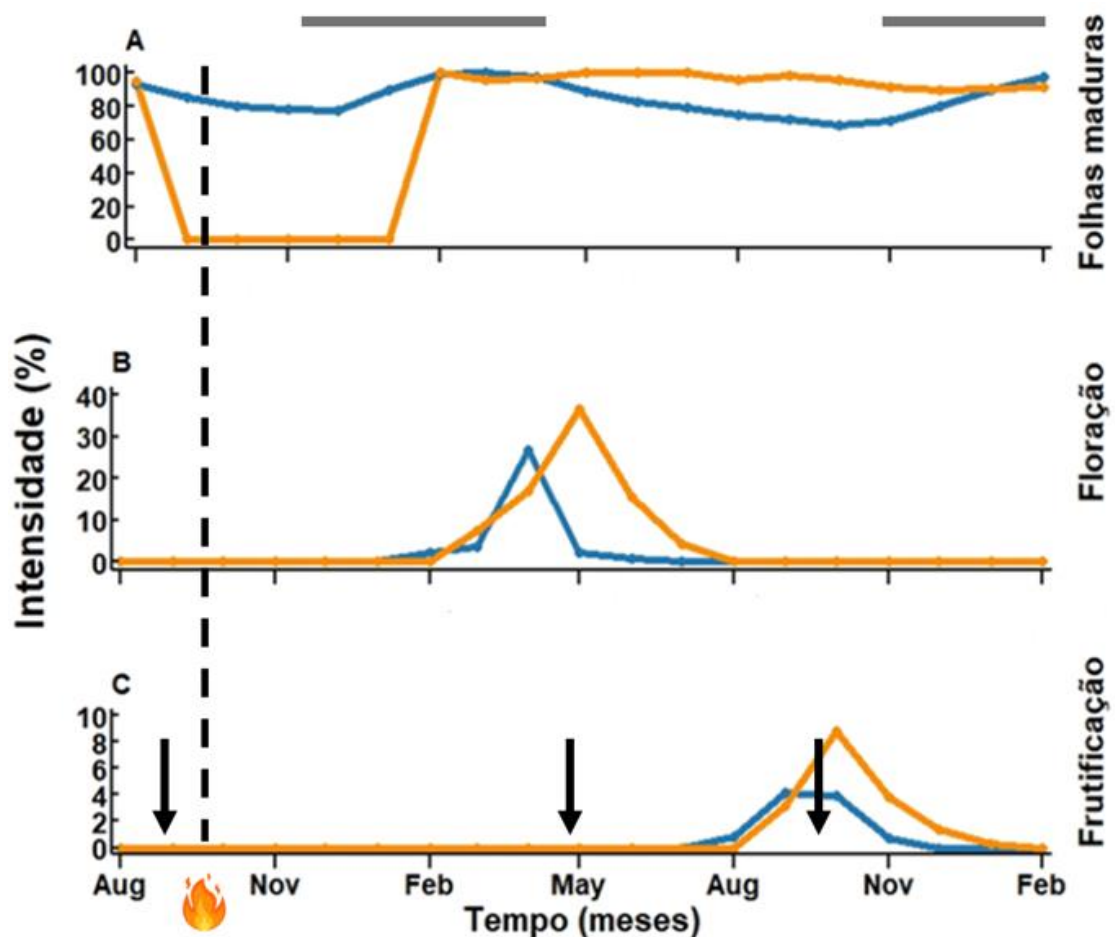


Figura 4. Intensidades das fenofases vegetativa (folhas maduras) e reprodutivas (floração e frutificação) de *Protium ovatum* (N=20) nas parcelas de Cerrado *sensu stricto* sem queima (azul) e com queima (laranja) no Parque Nacional de Brasília, DF, Brasil. A queimada foi realizada ao final da estação seca de 2021 (linha tracejada). As barras cinzas representam o período da estação chuvosa. Intensidades Fournier (adaptado): 0% (ausência do evento), 100% (ocorrência total da fenofase). As setas

indicam as épocas das coletas para análise de carboidratos não estruturais; atenção para diferença na escala de y.

A massa seca das sementes diferiu significativamente entre as parcelas, sendo  $0.032 \pm 0.013$  g em SQ e  $0.039 \pm 0.019$  g em CQ ( $\chi^2 = 2,58$ ;  $p < 0,001$ ). Nenhuma semente germinou durante o período de observação. A análise das sementes por secção revelou uma alta taxa de predação, que foi semelhante nas duas parcelas: 94% em SQ e 91% em CQ. Como consequência, 3% das sementes em SQ e 2% em CQ eram viáveis. A predação foi causada pela vespa fitófaga *Bracon zuleideae* (Figura 5), confirmada por meio da coleta em sementes infestadas e posterior identificação taxonômica.



Figura 5. Sementes de *Protium ovatum* predadas pela vespa *Bracon zuleideae*.

Antes da queima, não houve diferença significativa nas concentrações de amido ( $32,5 \pm 13,7$  mg·g<sup>-1</sup> em SQ e  $37,9 \pm 7,2$  mg·g<sup>-1</sup> em CQ) e açúcar solúvel total ( $0,8 \pm 0,1$  mg·g<sup>-1</sup> em SQ e  $2,0 \pm 1,0$  mg·g<sup>-1</sup> em CQ) nas raízes. Após a queima, o conteúdo total de CNE nas raízes não apresentou diferenças significativas ( $p > 0,05$ ) entre os indivíduos das parcelas SQ e CQ e nem entre os estádios fenológicos avaliados em cada parcela (Figura 6A). No entanto, variações no perfil de reservas acumuladas (amido e

AST) foram detectadas dentro de uma mesma parcela (CQ). Durante a fase de expansão de ramos e floração, observou-se um declínio significativo nos teores de amido ( $F = 4,67$ ;  $df = 2$ ;  $p < 0,05$ ) acompanhado por um aumento nos teores de AST ( $F = 10,97$ ;  $df = 2$ ;  $p < 0,01$ ). Essa dinâmica foi mais pronunciada nas raízes das plantas da parcela CQ em relação à SQ ( $p < 0,05$ ; Figura 6B, C), com teores médios de amido de  $28,3 \pm 20,7 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$  em SQ e  $4,7 \pm 4,5 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$  em CQ e com valores de AST de  $5,7 \pm 2,0 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$  em SQ e  $14,7 \pm 3,1 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$  em CQ.

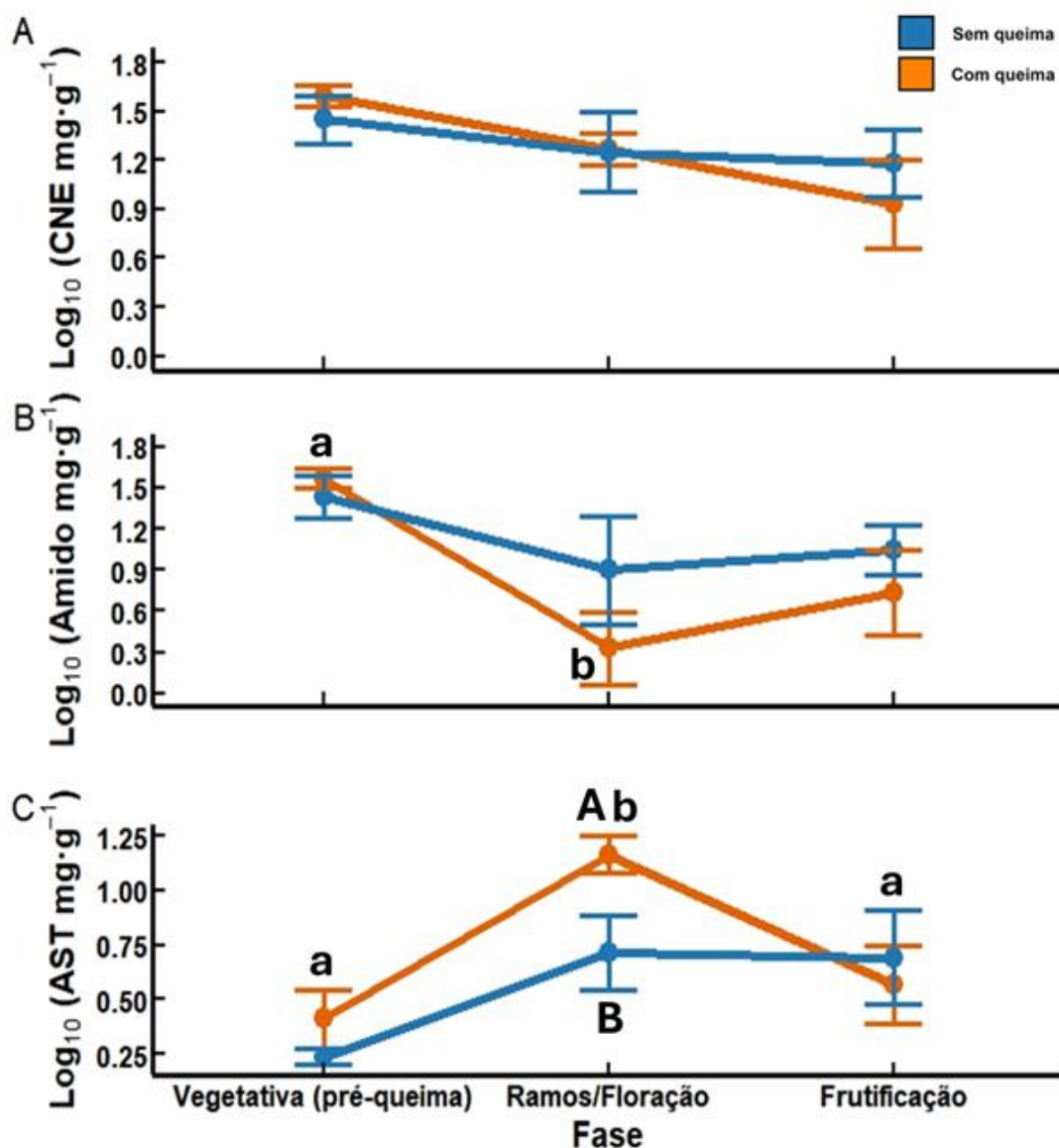


Figura 6. Concentração de carboidratos não estruturais (A), amido (B) e açúcares solúveis totais (C) em raízes de *Protium ovatum* nas parcelas sem queima e com queima, durante as fases pré-queima (vegetativa) e pós-queima: expansão de ramos/floração e frutificação, em áreas de Cerrado *sensu stricto* no Parque Nacional de

Brasília, DF, Brasil. A queimada foi realizada ao final da estação seca. Os dados foram transformados em  $\log_{10}$  (N=5; média  $\pm$  SE); as letras maiúsculas representam diferença significativa entre as parcelas e as letras minúsculas, diferença significativa entre as fases ( $p < 0.05$ ); atenção para diferença na escala de y.

A análise da composição dos AST nas raízes de *P. ovatum* revelou que a glicose e a frutose foram os monossacarídeos predominantes durante as fases vegetativa e de frutificação, respectivamente. Na fase de expansão de ramos e floração, foi observado aumento na concentração de sacarose (40% em SQ; 36% em CQ) entre os AST, indicando alterações na composição dos carboidratos solúveis ao longo das fenofases (Tabela 1).

Tabela 1. Composição percentual das reservas de açúcares solúveis totais nas raízes de *Protium ovatum* nas parcelas sem queima e com queima durante as fases pré-queima (vegetativa) e pós-queima (expansão de ramos/floração e frutificação), em áreas de Cerrado *sensu stricto* no Parque Nacional de Brasília, DF, Brasil. A queimada foi realizada ao final da estação seca (setembro/2021).

AST (%)	Sem queima			Com queima		
	Vegetativa (pré-queima)	Ramos/Floração	Frutificação	Vegetativa (pré-queima)	Ramos/Floração	Frutificação
Frutose	62	39	46	52	35	44
Glicose	30	21	37	37	29	46
Sacarose	8	40	17	11	36	10

## DISCUSSÃO

A persistência de espécies lenhosas em ecossistemas com regime de fogo periódico está associada ao desenvolvimento de estratégias fisiológicas e reprodutivas que garantam sua sobrevivência e regeneração pós-distúrbio. Neste estudo avaliamos o efeito do fogo na recuperação de *P. ovatum*, analisando as respostas estruturais e reprodutivas, a alocação estratégica de reservas subterrâneas e a qualidade das sementes

na primeira safra pós-queima, fornecendo novas perspectivas sobre seus mecanismos de adaptação e resposta ao regime de incêndios no Cerrado.

Antes da queima, os indivíduos em SQ apresentavam maiores valores de diâmetro e altura (Figura 3), no entanto, os indivíduos das duas parcelas estavam contidos na zona de chamas, que para o Cerrado *sensu stricto* é estimada em cerca de 2,7 metros (Castro & Kauffmann 1998). Todos os indivíduos em CQ sofreram *topkill* e rebrotaram após a passagem do fogo, a partir do banco de gemas subterrâneo, contrariando os resultados de Rios & Sousa-Silva (2017) que classificaram *P. ovatum* como uma espécie incapaz de rebrotar. Nossos resultados, no entanto, estão de acordo com Hoffmann & Solbrig (2003) que estimaram para indivíduos com diâmetro entre 3,7 cm e 4,6 cm, uma chance de 50% de sofrerem *topkill* em incêndios de baixa intensidade no Cerrado. Outros estudos, como os de Medeiros & Miranda (2005), Hoffmann et al. (2009) e Souchie et al. (2017) estimaram diâmetro mínimo de escape variando entre 5 cm e 20 cm para espécies lenhosas do Cerrado.

De modo geral, arbustos apresentam maior ocorrência de *topkill* por estarem contidos na zona da chama (Castro & Kauffmann 1998) e possuírem baixo investimento em casca espessa. A presença de banco de gemas em órgãos subterrâneos (Pausas et al. 2018; Ott et al. 2019; Ferraro et al. 2021) favorece a alta taxa de sobrevivência, mesmo após os danos causados pelo fogo, como reportado tanto para a vegetação do Cerrado (Medeiros & Miranda 2005; Hoffmann et al. 2009; Souchie et al. 2017) como para outras vegetações sujeitas a queimadas frequentes (Schmutz & Whitman 1962; Pratt et al. 2014).

A capacidade de rebrotar após eventos de *topkill* é uma importante adaptação ao fogo (Bellingham & Sparrow 2000; Clarke et al. 2013) associada à permanência do indivíduo no sistema (Bond & Midgley 2001). Esta estratégia é comum para vegetação

do Cerrado seja no estrato herbáceo (De Moares et al.2016), arbustivo (Hoffmann & Solbrig 2003; Gomes et al. 2021) ou arbóreo (Medeiros & Miranda 2005; Souchie et al. 2017) e em outras vegetações com ocorrência de queimadas frequentes (Clarke et al. 2013; Pausas et al. 2016). As rebrotas de *P. ovatum* foram produzidas no primeiro mês, estabilizando no terceiro mês pós-queima, provavelmente devido à proximidade da estação chuvosa que favorece, por meio das cinzas resultantes das queimadas, a disponibilidade de nutrientes e alterações químicas no solo. Cardinot (1996) reporta que o período de produção das rebrotas basais para *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc. e *Roupala montana* Aubl. foi maior após queimadas prescritas realizadas no início da estação seca (junho,  $\approx$  4 meses), que daquelas realizadas no final da estação seca (setembro,  $\approx$  3 meses). A rápida recuperação de *P. ovatum* evidencia sua capacidade de persistir em ambientes sujeitos ao fogo. Cinco meses após a queima, as rebrotas alcançaram o incremento máximo de diâmetro (0,5 cm) e, em sete meses, a máxima expansão dos ramos (39 cm). Mesmo com crescimento inferior ao período pré-queima, houve algum investimento estrutural, uma vez que para os indivíduos não queimados, não houve variação significativa do diâmetro e altura durante o período de observação, o que pode estar relacionado a variações sazonais ou à sua própria dinâmica de alocação de recursos. Ao final do primeiro ano pós-queima, o fogo resultou em alterações estruturais significativas, com redução de 37% no diâmetro e 49% na altura em relação aos valores pré-queima. Entretanto, no mesmo período a área da copa recuperou o valor pré-queima. Souza & Cunha (2018), reportaram que 5 anos não foram suficientes para que *Anacardium humile* A.St.-Hil., espécie arbustiva do Cerrado, recuperasse a estrutura pré-queima. Para as espécies lenhosas do Cerrado, Gomes et al. (2021) estimaram um período de 3 anos para que indivíduos com diâmetros  $\leq$  5 cm recuperem a biomassa pré-queima.

No quinto mês após a queima, os indivíduos em CQ atingiram maior intensidade de folhas maduras que permaneceram ao longo do ano, característica das espécies sempre verdes (Oliveira 1998, Lenza & Klink 2006; Silvério & Lenza 2010; Lacerda et al. 2018). A maior intensidade de folhas maduras em CQ pode ser consequência da ausência de renovação da copa no primeiro ano pós-queima (Figura 4A). O curto período para a expansão das folhas e a formação da área da copa sugerem uma rápida recuperação da área potencial de assimilação. No entanto, para *Miconia ligustroides* (DC.) Naudin e *Schefflera vinosa* (Cham. & Schltdl.) Frodin & Fiaschi, arbustos sempre-verdes, esse padrão não foi observado em até 2 anos após uma queimada (Lucena et al. 2015), os autores sugerem que queimadas realizadas na estação seca podem comprometer a produção de novas folhas e retardar a renovação da biomassa foliar.

A intensidade de floração variou tanto entre os meses, quanto entre as parcelas, concentrando-se no início na estação seca e foi maior em CQ (Figura 4B), sugerindo um estímulo positivo do fogo sobre a floração (*sensu* Wigley et al. 2020). Esse estímulo pode tanto se dar por antecipação da fenofase, como pelo aumento na produção de estruturas reprodutivas. De acordo com Fidelis & Zironi (2021), espécies arbustivas com floração estimulada pelo fogo são prevalentes no Cerrado, embora, com frequência, ocorram espécies indiferentes ao fogo como *Anacardium humile* e *Schefflera vinosa* (Dodonov et al. 2018; Sousa e Cunha 2018) e outras prejudicadas pelo fogo, como *Miconia albicans* (Sw.) Steud. (Dodonov et al. 2018). Além da maior produção de flores, o período de floração foi quatro meses mais longo em CQ, o que pode favorecer o sucesso reprodutivo ao ampliar a janela de polinização e o potencial de fluxo gênico. Para os frutos, a intensidade máxima em CQ foi duas vezes maior que em SQ e o período reprodutivo dois meses mais longos em CQ (Figura 4C). Fatores como a época da

primeira floração (Athayde & Morellato 2014), proximidade de fontes de recursos (e.g. caule principal; Wyatt 1982); taxa de polinização (Ne'eman et al. 2000; Bittencourt et al. 2011), duração do processo de polinização incluindo os intervalos entre os cruzamentos (Wyatt 1982) influenciam diretamente a formação de frutos. Em nosso estudo, embora tenhamos observado maior produção de flores e frutos em CQ, o fogo não afetou o *fruit-set*, com valores de 6% em SQ e 5% em CQ, no intervalo (2% a 15%) reportado para lenhosas do Cerrado (Gribel & Hay 1993; Silva et al. 1996; Gawryszewski et al. 2020) e para outras formações não savânicas (Wyatt 1982; James et al. 1994). No entanto, há evidências de que o fogo pode afetar negativamente o *fruit-set* como demonstrado por Ne'eman et al. (2000) para arbustos de vegetação mediterrânea. A relação entre fogo, polinização e reprodução pode ser um fator determinante para explicar a similaridade nas taxas de *fruit-set* para *P. ovatum* entre as parcelas avaliadas. Embora a queima tenha estimulado a floração da espécie, a semelhança nos valores de *fruit-set* sugere que a maior disponibilidade de flores não resultou em um aumento proporcional na polinização e frutificação (Carbone et al. 2024), provavelmente devido às limitações na atividade de polinizadores, competição entre flores ou restrições fisiológicas na formação dos frutos.

A capacidade de sustentar o investimento reprodutivo em *P. ovatum* parece estar associada à eficiência no acúmulo e na mobilização de reservas nas raízes. Embora os níveis totais de CNE não tenham variado significativamente entre os tratamentos e ao longo das fases fenológicas (Figura 6A), a composição dos tipos principais de reserva acumuladas pelas plantas variou em cada estágio avaliado, evidenciando a plasticidade metabólica da espécie.

Independentemente do tratamento (SQ ou CQ), o maior acúmulo de amido foi registrado durante a fase vegetativa (pré-queima), correspondendo a aproximadamente

90% do total de carboidratos não estruturais (CNE). Com a transição para as fases de expansão de ramos e floração, observou-se uma redução acentuada nos teores de amido, acompanhada de pequenas reduções nos níveis de glicose e frutose, além de um aumento proporcional na concentração de sacarose. Essa alteração sugere ativação de mecanismos de interconversão entre diferentes carboidratos, refletida no aumento dos açúcares solúveis totais (AST) nas raízes (Tabela 1). A sacarose, principal forma de transporte de carboidratos em plantas vasculares, atua como reserva de rápida mobilização e desempenha papel central na alocação de carbono entre órgãos fonte e dreno. Sua rápida redistribuição é essencial para sustentar processos fisiológicos com alta demanda energética, como brotação, alongamento tecidual e formação de estruturas reprodutivas (Lemoine 2013; Stein & Granot 2019). Além disso, a sacarose atua como molécula sinalizadora, regulando vias metabólicas e respostas adaptativas a estresses abióticos. A manutenção de níveis estáveis de carboidratos não estruturais (CNE), combinada com a capacidade eficiente de interconversão entre amido, sacarose e açúcares redutores nas raízes, confere às plantas maior plasticidade metabólica e resiliência fisiológica frente a distúrbios ambientais, como incêndios ou secas prolongadas (Hartmann & Trumbore 2016; O'Brien et al. 2020).

A dinâmica de depleção do amido, acompanhada do aumento proporcional no conteúdo de AST foi mais pronunciada nos indivíduos em CQ, que sofreram *topkill*, cuja redução no teor de amido ultrapassou 70%, em contraste com uma diminuição de aproximadamente 20% nos indivíduos em SQ (Figura 6B, C). Esses resultados são consistentes com respostas ao fogo observadas para outras espécies do Cerrado em que a rebrota e a retomada da atividade fotossintética são sustentadas por reservas rapidamente mobilizáveis (Hoffmann et al. 2003; de Moraes et al. 2016; Cozin et al. 2024). A maior depleção de amido nos indivíduos em CQ evidencia o alto custo

metabólico associado à reconstituição da copa e a produção de flores. Durante a frutificação, a estabilidade observada na relação entre amido e AST indica uma menor necessidade de mobilização de carboidratos a partir das raízes, possivelmente devido à contribuição crescente da assimilação fotossintética pelas folhas recém-formadas.

O uso e alocação desses carboidratos são essenciais não apenas para a formação de estruturas reprodutivas, mas também para o desenvolvimento das sementes (Bloom et al. 1985). A elevada predação causada pela vespa *B. zuleideae* (Figura 5) em ambas as parcelas (94% em SQ e 91% em CQ) inviabilizou a germinação e resultou em 3% (SQ) e 2% (CQ) de sementes viáveis. Apenas uma larva da vespa se desenvolve por semente de *P. ovatum* (Perioto et al. 2011) alimentando-se do endosperma. A alta predação pré e pós dispersão tem sido amplamente reportada para espécies do Cerrado: 60% para *P. towarens* (Flores et al. 2005), 88% para *Stryphnodendron adstringens* (Correa et al. 2012), 98% para *Maprounea guianensis* e 85% para *Siparuna guianensis* (Vaz Ferreira et al. 2018). Esses valores confirmam a alta limitação de recrutamento de sementes para espécies lenhosas do Cerrado, com valores superiores a 80% (Salazar et al. 2012). Embora *P. ovatum* tenha sido estimulado pelo fogo, mas não tenha apresentado floração massiva (*masting*), no período de estudo, o *masting* é conhecido como uma das estratégias adotadas por espécies zoocóricas para mitigar o impacto da predação, ao sincronizar a maturação das sementes, contribuindo para que algumas germinem antes de serem predadas (Downhower & Racine 1976). De acordo com Kelly (1994), a reprodução sincronizada e produção massiva de sementes é usada por muitas espécies como forma de evitar a predação, já que resulta em maior saturação dos predadores (Janzen 1971). Kelly & Sork (2002) argumentam que o *masting* está frequentemente relacionado a fatores seletivos, como a eficiência de polinização e a diminuição da pressão predatória, e pode ser influenciado por variações ambientais

como condições climáticas e pela disponibilidade de recursos, favorecendo a chance de sobrevivência das sementes em períodos de alta predação ou de distúrbios. Beck et al. (2024) acrescentam que a sincronização da reprodução entre plantas perenes também pode ser afetada por eventos de incêndios, alterando a dinâmica reprodutiva de algumas espécies. Contudo, ainda não se sabe se os padrões reprodutivos, em populações específicas, são contínuos ou variáveis em diferentes anos. A frutificação massiva poderia atuar como uma estratégia potencial para reduzir a perda dos diásporos e garantir a regeneração de populações lenhosas das savanas. No caso do *P. ovatum*, a reprodução clonal garante a persistência e manutenção da população, enquanto as poucas sementes viáveis asseguram a variabilidade genética e o recrutamento de novos indivíduos (Bond & Midgley 2003; Pausas & Keeley 2014). Apesar de não ter sido registrada frutificação massiva neste estudo, sabe-se que em outras espécies, a interação entre fogo e *masting* pode afetar tanto a produção, quanto à viabilidade das sementes, influenciando a regeneração da população. Essa estratégia pode favorecer a resiliência das espécies arbustivas do Cerrado, especialmente em ecossistemas propensos a incêndios recorrentes. Sugerimos que estudos futuros investiguem padrões reprodutivos em escalas temporais mais amplas e contemplem outras espécies arbustivas, de modo aprofundar a compreensão das estratégias de persistência vegetativa e dos fatores que influenciam a regeneração pós-fogo.

## CONCLUSÃO

Nossos resultados mostram que *P. ovatum* apresenta alta resiliência ao fogo evidenciada pela baixa taxa de mortalidade e rápido investimento em rebrotas, o que viabiliza sua permanência no sistema. Embora a queima tenha comprometido a recuperação da estrutura dos indivíduos, observamos que a floração foi estimulada

resultando em um aumento na produção de flores e frutos. No entanto, a alta taxa de predação das sementes, em ambos os tratamentos, pode limitar significativamente o recrutamento de novos indivíduos via reprodução sexuada, tornando a regeneração clonal o principal mecanismo para a persistência da espécie. Esse padrão foi observado em uma área queimada após uma década de proteção contra o fogo. Esse longo período sem queima possivelmente permitiu o acúmulo de reservas subterrâneas, favorecendo a resiliência estrutural e reprodutiva dos indivíduos após a queima. Entretanto, o aumento da frequência de incêndios antrópicos durante a estação seca pode comprometer a recuperação da espécie reduzindo a reposição de reservas, afetando a produção de rebrotas e limitando o recrutamento de novos indivíduos, o que impacta diretamente a variabilidade genética na população e a estrutura da vegetação, indicando a necessidade de investigar os impactos do fogo em outras espécies arbustivas do Cerrado.

## REFERÊNCIAS

- Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., Gonçalves, J.D.M. & Sparovek, G. (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22, 711–728.
- Alves, C. C. F., Oliveira, J. D., Estevam, E. B. B., Xavier, M. N., Nicolella, H. D., Furtado, R. A., ... & Miranda, M. L. D. (2019). Antiproliferative activity of essential oils from three plants of the Brazilian Cerrado: *Campomanesia adamantium* (Myrtaceae), *Protium ovatum* (Burseraceae) and *Cardiopetalum calophyllum* (Annonaceae). *Brazilian Journal of Biology*, 80(2), 290-294.
- Amaral, L.I.V., Gaspar, M., Costa, P.F., Aidar, M.P.M. & Buckeridge, M.S. (2007) Novo método enzimático rápido e sensível de extração e dosagem de amido em materiais vegetais. *Hoehnea*, 34, 425–431.
- Archibald, S. & Bond, W.J. (2003) Growing tall vs growing wide: tree architecture and allometry of *Acacia karroo* in forest, savanna, and arid environments. *Oikos*, 102, 3–14.
- Ashworth, E.N., Stirm, V.E. & Volenec, J.J. (1993) Seasonal variations in soluble sugars and starch within woody stems of *Cornus sericea* L. *Tree Physiology*, 13, 379–388.
- Athayde, E.A. & Morellato, L.P.C. (2014) Anthropogenic edges, isolation and the flowering time and fruit set of *Anadenanthera peregrina*, a cerrado savanna tree. *International Journal of Biometeorology*, 58, 443–454.
- Beck, J. J., McKone, M. J., & Wagenius, S. (2024). Masting, fire-stimulated flowering, and the evolutionary ecology of synchronized reproduction. *Ecology*, 105(4), e4261.

- Bellingham, P.J. & Sparrow, A.D. (2000) Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos*, 89, 409–416. Bittencourt Jr, N.S., Pereira Jr, E.J., de Souza São-Thiago, P. & Semir, J. (2011) The reproductive biology of *Cybistax antisiphilitica* (Bignoniaceae), a characteristic tree of the South American savannah-like “Cerrado” vegetation. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 206, 872–886. Bloom, A.J., Chapin, F.S. & Mooney, H.A. (1985) Resource limitation in plants—an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16, 363–392.
- Bombo, A.B., Appezzato-da-Glória, B., Martins, R. & Fidelis, A. (2023) Belowground organs and bud bank: Insights on morphoanatomical functional traits related to fire. *Folia Geobotanica*, 58, 259–273. Bond, W.J. & Midgley, J.J. (2001) Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 45–51.
- Bond, W. J., & Midgley, J. J. (2003). The evolutionary ecology of sprouting in woody plants. *International Journal of Plant Sciences*, 164(S3), S103-S114. Bowen, B.J. & Pate, J.S. (1993) The significance of root starch in post-fire shoot recovery of the resprouter *Stirlingia latifolia* R. Br. (Proteaceae). *Annals of Botany*, 72, 7–16.
- Carbone, L.M., Tavella, J., Marquez, V., Ashworth, L., Pausas, J.G. & Aguilar, R. (2025) Fire effects on pollination and plant reproduction: a quantitative review. *Annals of Botany*, 135, 43-56.
- Cardinot, G. K. (1998). Efeitos de diferentes regimes de queima nos padrões de rebrotamento de *Kielmeyera coriacea* Mart. e *Roupala montana* Aubl.; duas espécies típicas do cerrado. *Master's thesis, Universidade de Brasília, Brasília, Brazil*.

- Castro, E.A. de & Kauffman, J.B. (1998) Ecosystem structure in the Brazilian Cerrado: a vegetation gradient of aboveground biomass, root mass and consumption by fire. *Journal of Tropical Ecology*, 14, 263–283. <https://doi.org/10.1017/S0266467498000212>
- Catana, A.J. (1963) The wandering quarter method of estimating population density. *Ecology*, 44, 349–360.
- Chapin III, F.S., Schulze, E.D. & Mooney, H.A. (1990) The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21, 423–447.
- Charles-Dominique, T., Beckett, H., Midgley, G.F. & Bond, W.J. (2015) Bud protection: a key trait for species sorting in a forest–savanna mosaic. *New Phytologist*, 207, 1052–1060
- Clarke, P.J., Lawes, M.J., Midgley, J.J., Lamont, B.B., Ojeda, F., Burrows, G.E. & Knox, K.J.E. (2013) Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire. *New Phytologist*, 197, 19–35.
- Corrêa, V. S., Cerdeira, A. L., Fachin, A. L., Bertoni, B. W., Pereira, P. S., França, S. C., & Pereira, A. M. (2012). Geographical variation and quality assessment of *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville within Brazil. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 59, 1349-1356.
- Coutinho, L. M. (1990). Fire in the ecology of the Brazilian cerrado. In *Fire in the tropical biota: ecosystem processes and global challenges* (pp. 82-105). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.
- Cozin, B. B., Ferreira, T. C., Daibes, L. F., de Carvalho, I. F., Dos Santos, B. S., de Souza, R. P., ... & Martins, A. R. (2024). Unveiling the hidden reserves: allocation strategies associated with underground organs of Cerrado legumes in fire-prone savannas. *Functional Plant Biology*, 51(9)Daly, D.C., Perdiz, R.O.,

- Fine, P.V.A., Damasco, G., Martínez-Habibe, M.C. & Calvillo-Canadell, L. (2022) A review of Neotropical Burseraceae. *Brazilian Journal of Botany*, 45, 103–137.
- Da Silva, B.H.P. & Rossatto, D.R. (2019) Are underground organs able to store water and nutrients? A study case in non-arboreal species from the Brazilian Cerrado. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 31, 413–421.
- da Silva Rios, M. N., & Sousa-Silva, J. C. (2017). Grupos funcionais em áreas com histórico de queimadas em Cerrado sentido restrito no Distrito Federal. *Pesquisa Florestal Brasileira*, 37(91), 285-298.
- de Menezes Filho, A. C. P., Cristofoli, M., Ventura, M. V. A., Taques, A. S., Alves, I., & de Souza Castro, C. F. (2022). Óleo essencial dos pecíolos de *Protium ovatum* Engl.(Burseraceae) apresenta atividade bioativa e antifúngica?. *Brazilian Journal of Science*, 1(7), 26-36.
- De Moraes, M.G., Carvalho, M.A.M., Franco, A.C., Pollock, C.J. & Figueiredo-Ribeiro, R.C.N. (2016) Fire and drought: soluble carbohydrate storage and survival mechanisms in herbaceous plants from the cerrado. *BioScience*, 66, 107–117.
- de Sousa, W. C., Oliveira Filho, J. G., Alves, C. C., Forim, M. R., & Cazal, C. D. M. (2021). Chemical composition and antifungal potential of essential oils from different aerial parts of *Protium ovatum* Engl. *Australian Journal of Crop Science*, 15(4), 570-576.
- Dodonov P., Zanelli C.B. & Silva-Matos D.M. (2018) Efeitos de um incêndio acidental de estação seca sobre a fenologia reprodutiva de dois arbustos savânicos neotropicais. *Brazilian Journal of Biology* 78, 564–573.
- Downhower J.F. & Racine C.H. (1976) Darwin's finches and *Croton scouleri*: an analysis of the consequences of seed predation. *Biotropica* 8, 66–70.

- Durigan G. & Ratter J.A. (2016) The need for a consistent fire policy for Cerrado conservation. *Journal of Applied Ecology* 53, 11–15.
- El Omari B. (2022) Accumulation versus storage of total non-structural carbohydrates in woody plants. *Trees* 36, 869–881.
- Felfili J., Silva Júnior M.C., Dias B.J. & Rezende A.V. (1999) Estudo fenológico de *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville no cerrado sensu stricto da Fazenda Água Limpa no Distrito Federal, Brasil. *Brazilian Journal of Botany* 22, 83–90.
- Ferraro, A., da Silva, G. S., de Aguiar, C. L., & Appezzato-da-Glória, B. (2021). Evaluating belowground bud banks of native species from Cerrado: structural, chemical, and ecological approaches. *Flora*, 281, 151852.
- Fidelis A. & Zironi H.L. (2021) And after fire, the Cerrado flowers: A review of post-fire flowering in a tropical savanna. *Flora* 280, 151849.
- Flores, S., Nassar, J.M. & Quicke, D.L. (2005) Reproductive phenology and pre-dispersal seed-feeding in *Protium tovarense* (Burseraceae), with a description of the first known phytophagous “Bracon” species (Hymenoptera: Braconidae: Braconinae). *Journal of Natural History*, 39, 3663–3685.
- Fournier, L.A. (1974) Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba*, 24, 422–423.
- França, H., Ramos-Neto, M. B., & Setzer, A. (2007). O fogo no Parque Nacional das Emas (Série Biodiversidade 27). *Brasília: MMA*, 1-140.
- Furley, P.A. (1999) The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. *Global Ecology and Biogeography*, 8, 223–241. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.1999.00142.x>

- Gawryszewski, F.M., Sato, M.N. & Miranda, H.S. (2020) Frequent fires alter tree architecture and impair reproduction of a common fire-tolerant savanna tree. *Plant Biology*, 22, 106–112.
- Gomes, L., Miranda, H.S., Soares-Filho, B., Rodrigues, L., Oliveira, U. & Bustamante, M.M. (2020) Responses of plant biomass in the Brazilian savanna to frequent fires. *Frontiers in Forests and Global Change*, 3, 507710. Gomes, L., Lenza, E., Souchie, F.F., Pinto, J.R.R., Maracahipes-Santos, L., Furtado, M.T., Maracahipes, L. & Silvério, D. (2021) Long-term post-fire resprouting dynamics and reproduction of woody species in a Brazilian savanna. *Basic and Applied Ecology*, 56, 58–71.
- Gribel, R. & Hay, J.D. (1993) Pollination ecology of *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae) in Central Brazil cerrado vegetation. *Journal of Tropical Ecology*, 9, 199–211.
- Hartmann, H. & Trumbore, S. (2016) Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees – from what we can measure to what we want to know. *New Phytologist*, 211, 386–403.
- Higgins, S.I., Bond, W.J. & Trollope, W.S. (2000) Fire, resprouting and variability: a recipe for grass–tree coexistence in savanna. *Journal of Ecology*, 88, 213–229.
- Higgins S.I., Bond W.J., February E.C., Bronn A., Euston-Brown D.I., Enslin B., Govender N., Rademan L., O’Regan S., Potgieter A.L., Scheiter S., Sowry R., Trollope L., Trollope W.S. (2007) Effects of four decades of fire manipulation on woody vegetation structure in savanna. *Ecology*, 88, 1119–1125.
- Hoffmann, W. A. (1998). Post-burn reproduction of woody plants in a neotropical savanna: the relative importance of sexual and vegetative reproduction. *Journal of applied ecology*, 35(3), 422-433. Hoffmann, W.A., Orthen, B. & Do

- Nascimento, P.K.V. (2003) Comparative fire ecology of tropical savanna and forest trees. *Functional Ecology*, 17, 720–726. Hoffmann, W.A. & Solbrig, O.T. (2003) The role of topkill in the differential response of savanna woody species to fire. *Forest Ecology and Management*, 180, 273–286.
- Hoffmann, W. A., Adasme, R., Haridasan, M., T. de Carvalho, M., Geiger, E. L., Pereira, M. A., ... & Franco, A. C. (2009). Tree topkill, not mortality, governs the dynamics of savanna–forest boundaries under frequent fire in central Brazil. *Ecology*, 90(5), 1326-1337.
- James, C.D., Hoffman, M.T., Lightfoot, D.C., Forbes, G.S. & Whitford, W.G. (1994) Fruit abortion in *Yucca elata* and its implications for the mutualistic association with yucca moths. *Oikos*, 70, 207–216. Janzen, D.H. (1971) Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2, 465–492.
- Kelly, D. (1994) The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends in Ecology & Evolution*, 9, 465–470.
- Kelly, D. & Sork, V.L. (2002) Mast seeding in perennial plants: why, how, where? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 427–447. Klimešová, J. (2024) Belowground plant organs and their functional ecology. Introduction. *Folia Geobotanica*, 58, 205–207.
- Lacerda, D.M.A., Rossatto, D.R., Ribeiro-Novaes, É.K.M.D. & Almeida Jr, E.B.D. (2018) Reproductive phenology differs between evergreen and deciduous species in a Northeast Brazilian savanna. *Acta Botanica Brasilica*, 32, 367–375.
- Lakon, G. (1949) The topographical tetrazolium method for determining the germinating capacity of seeds. *Plant Physiology*, 24, 389–394.
- Lemoine, R., Camera, S. L., Atanassova, R., Dédaldéchamp, F., Allario, T., Pourtau, N., ... & Durand, M. (2013). Source-to-sink transport of sugar and regulation by

- environmental factors. *Frontiers in plant science*, 4, 272. Lenza, E. & Klink, C.A. (2006) Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. *Revista Brasileira de Botânica*, 29, 627–638.
- Lima, L. R., Pirani, J. R. (2005). Burseraceae. *Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo*, 4, 163-168. <https://www.infraestruturameioambiente.sp.gthartov.br/instituto-de-botanica/wp-content/uploads/sites/235/2016/02/Burseraceae.pdf>
- Lopes, S.F., do Vale, V.S. & Schiavini, E.I. (2009) Efeito de queimadas sobre a estrutura e composição da comunidade vegetal lenhosa do cerrado sentido restrito em Caldas Novas, GO. *Revista Árvore*, 33, 695–704. Lucena, I.C.D., Leite, M.B. & Matos, D.M.D.S. (2015) A deciduidade foliar indica a vulnerabilidade de espécies lenhosas ao fogo. *Revista Árvore*, 39, 59–68.
- Machida, W.S., Gomes, L., Moser, P., Castro, I.B., Miranda, S.C., da Silva-Júnior, M.C. & Bustamante, M.M.C. (2021) Long term post-fire recovery of woody plants in savannas of central Brazil. *Forest Ecology and Management*, 493, 119255
- Magaña-Hernández, E., Zuloaga-Aguilar, S., Cuevas-Guzmán, R. & Pausas, J.G. (2020) Variation in plant belowground resource allocation across heterogeneous landscapes: implications for post-fire resprouting. *American Journal of Botany*, 107, 1114–1121
- Mantovani, W.A.L.D.I.R. & Martins, F.R. (1988) Variações fenológicas das espécies do cerrado da Reserva Biológica de Moji Guaçu. *Revista Brasileira de Botânica*, 11, 101–112.
- Medeiros, M.B., & Miranda, H.S. (2005). Mortalidade pós-fogo em espécies lenhosas de campo sujo submetido a três queimadas prescritas anuais. *Acta Botanica Brasilica*, 19, 493–500. Medeiros, M.B., & Miranda, H.S. (2008). Post-fire

- resprouting and mortality in cerrado woody plant species over a three-year period. *Edinburgh Journal of Botany*, 65, 53–68. Menezes, L. S., de Oliveira, A. M., Santos, F. L., Russo, A., de Souza, R. A., Roque, F. O., & Libonati, R. (2022). Lightning patterns in the Pantanal: Untangling natural and anthropogenic-induced wildfires. *Science of the total environment*, 820, 153021.
- Miranda, H.S., Sato, M.N., Neto, W.N., & Aires, F.S. (2009). Fires in the cerrado, the Brazilian savanna. *Tropical Fire Ecology* (pp. 427–450). Springer.
- Moreira, B., Tormo, J., & Pausas, J. G. (2012). To resprout or not to resprout: factors driving intraspecific variability in resprouting. *Oikos*, 121(10), 1577-1584.
- Musso, C., Miranda, H. S., Aires, S. S., Bastos, A. C., Soares, A. M., & Loureiro, S. (2015). Simulated post-fire temperature affects germination of native and invasive grasses in cerrado (Brazilian savanna). *Plant Ecology & Diversity*, 8(2), 219-227.
- Ne'eman, G., Dafni, A., & Potts, S.G. (2000). The effect of fire on flower visitation rate and fruit set in four core-species in east Mediterranean scrubland. *Plant Ecology*, 146, 97–104.
- Oliveira, P.E.A.M. (2008). Fenologia e biologia reprodutiva de espécies do cerrado. In: Sano, S.M., Almeida, S.P. & Ribeiro J.F. (Eds), *Cerrado: ecologia e flora* (pp. 273–290), Embrapa Cerrados.
- Oliveira, P.O. (1998). Fenologia e biologia reprodutiva das espécies de cerrado. In: Sano, S.M. & Almeida, S.P. (Eds) *Cerrado: ambiente e flora*, (pp. 169–192). Embrapa-CPAC.
- Ott, J.P., Klimešová, J. & Hartnett, D.C. (2019). The ecology and significance of below-ground bud banks in plants. *Annals of Botany*, 123, 1099–1118. <https://doi.org/10.1093/aob/mcz051>

- Pausas, J.G., Keeley, J.E. & Schwilk, D.W. (2016) Flammability as an ecological and evolutionary driver. *Journal of Ecology*. <https://doi.10.1111/1365-2745.12691>.
- Pausas, J.G. & Keeley, J.E. (2014). Evolutionary ecology of resprouting and seeding in fire-prone ecosystems. *New Phytologist*, 204, 55–65.
- Pausas, J.G., Lamont, B.B., Paula, S., Appezzato-da-Glória, B. & Fidelis, A. (2018). Unearthing belowground bud banks in fire-prone ecosystems. *New Phytologist*, 217, 1435–1448.
- Perioto, N.W., Lara, R.I.R., Ferreira, C.S., Fernandes, D.R.R., Pedroso, E.D.C., Volpe, H.X.L. & Viel, S.R. (2011). A new phytophagous Bracon Fabricius (Hymenoptera, Braconidae) associated with *Protium ovatum* Engl.(Burseraceae) fruits from Brazilian savannah. *Zootaxa*, 3000, 59–65.
- Pilon, N.A.L., Cava, M.G.B., Hoffmann, W.A., Abreu, R.C.R., Fidelis, A. & Durigan, G. (2021). The diversity of post-fire regeneration strategies in the cerrado ground layer. *Journal of Ecology*, 109, 154–166.
- Piper, F. I., & Paula, S. (2020). The role of nonstructural carbohydrates storage in forest resilience under climate change. *Current Forestry Reports*, 6, 1-13.
- Pratt, R. B., Jacobsen, A. L., Ramirez, A. R., Helms, A. M., Traugh, C. A., Tobin, M. F., ... & Davis, S. D. (2014). Mortality of resprouting chaparral shrubs after a fire and during a record drought: physiological mechanisms and demographic consequences. *Global change biology*, 20(3), 893-907.
- O'Brien, M. J., Valtat, A., Abiven, S., Studer, M. S., Ong, R., & Schmid, B. (2020). The role of soluble sugars during drought in tropical tree seedlings with contrasting tolerances. *Journal of Plant Ecology*, 13(4), 389-397.

- Ramos-Neto, M. & Pivello, V. (2000). Lightning fires in a Brazilian Savanna National Park: rethinking management strategies. *Environmental Management*, 26, 675–684.
- Reatto, A., Correia, J.R., Spera, S.T. & Martins, É.D.S. (1998) Solos do bioma Cerrado: aspectos pedológicos. In: Sano, S.M. & Almeida, S.P. (Eds.), *Cerrado: ambiente e flora* (pp. 47–86). Embrapa-CPAC.
- Ribeiro, J.F. & Walter, B.M.T. (1998) Fitofisionomias do Bioma Cerrado. In: Sano, S.M. & Almeida, S.P. (Eds.), *Cerrado: ambiente e flora* (pp. 89–166). Embrapa-CPAC.
- Ribeiro, J.F., Kuhlmann, M., Ogata, R.S., Oliveira, M.C.D., Vieira, D.L.M., Sampaio, A.B., & Jose Felipe Ribeiro, C.M.K. (2023) *Guia de plantas do cerrado para recomposição da vegetação nativa*.
- Rios, M.N.D.S., Sousa-Silva, J.C. & Malaquias, J.V. (2018) Mudanças pós-fogo na florística e estrutura da vegetação arbóreo-arbustiva de um cerrado sentido restrito em Planaltina-DF. *Ciência Florestal*, 28, 469–482.
- Rosas, T., Galiano, L., Ogaya, R., Peñuelas, J., & Martínez-Vilalta, J. (2013) Dynamics of non-structural carbohydrates in three Mediterranean woody species following long-term experimental drought. *Frontiers in Plant Science*, 4, 400.
- Salazar, A., Goldstein, G., Franco, A. C., & Miralles-Wilhelm, F. (2012). Seed limitation of woody plants in Neotropical savannas. *Plant Ecology*, 213, 273–287.
- Schmidt, I.B., Moura, L.C., Ferreira, M.C., Eloy, L., Sampaio, A.B., Dias, P.A., & Berlinck, C.N. (2018) Fire management in the Brazilian savanna: first steps and the way forward. *Journal of Applied Ecology*, 55, 2094–2101.

- Schmutz, E. M., & Whitman, D. W. (1962). Shrub control studies in the oak-chaparral of Arizona. *Rangeland Ecology & Management/Journal of Range Management Archives*, 15(2), 61-67.
- Schutz, A.E.N., Bond, W.J. & Cramer, M.D. (2009) Juggling carbon: allocation patterns of a dominant tree in a fire-prone savanna. *Oecologia*, 160, 235–246. Silva, D. M. S., Hay, J. D., Morais, H. C., Miranda, H. S., Saito, C. H., & Dias, B. F. S. (1996). Sucesso reprodutivo de *Byrsonima crassa* (Malpighiaceae) após uma queimada em um cerrado de Brasília-DF. *Impactos de queimadas em áreas de cerrado e restinga*, 122-127.
- Silvério, D.V. & Lenza, E. (2010). Fenologia de espécies lenhosas em um cerrado típico no Parque Municipal do Bacaba, Nova Xavantina, Mato Grosso, Brasil. *Biota Neotropica*, 10, 205-216.
- Simon, M.F., Grether, R., de Queiroz, L.P., Skema, C., Pennington, R.T. & Hughes, C.E. (2009). Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 20359-20364.
- Souchie, F.F., Pinto, J.R.R., Lenza, E., Gomes, L., Maracahipes-Santos, L. & Silvério, D.V. (2017). Post-fire resprouting strategies of woody vegetation in the Brazilian savanna. *Acta Botanica Brasilica*, 31, 260-266.
- Sousa, D.G.E. & Cunha, H.F. (2019). Effect of fire on flowering and fruiting of *Anacardium humile* (Anacardiaceae) in Cerrado stricto sensu. *Revista Árvore*, 42. Stein, O., & Granot, D. (2019). An overview of sucrose synthases in plants. *Frontiers in plant science*, 10, 95. Vaz Ferreira, A., Bruna, E.M. & Vasconcelos, H.L. (2011). Seed predators limit plant recruitment in Neotropical savannas. *Oikos*, 120, 1013-1022.

- Wenk, E.H. & Falster, D.S. (2015). Quantifying and understanding reproductive allocation schedules in plants. *Ecology and Evolution*, 5, 5521–5538.
- Wigley, B. J., Charles-Dominique, T., Hempson, G. P., Stevens, N., TeBeest, M., Archibald, S., ... & Kruger, L. M. (2020). A handbook for the standardised sampling of plant functional traits in disturbance-prone ecosystems, with a focus on open ecosystems. *Australian Journal of Botany*, 68(8), 473-531.
- Wyatt, R. (1982). Inflorescence architecture: how flower number, arrangement, and phenology affect pollination and fruit-set. *American Journal of Botany*, 69, 585–594.
- Zironi, H., Ooi, M.K. & Fidelis, A. (2021). Fire-triggered flowering is the dominant post-fire strategy in a tropical savanna. *Journal of Vegetation Science*, 32, e12995.
- Zupo, T., Daibes, L.F., Pausas, J.G. & Fidelis, A. (2021). Post-fire regeneration strategies in a frequently burned Cerrado community. *Journal of Vegetation Science*, 32, e12968.
- Zuur AF, Ieno EN, Smith, GM. 2007. *Analysing ecological data* (Vol. 680). New York: Springer.

## CAPÍTULO 2

### CUSTO DA PERSISTÊNCIA: FOGO REDUZ A QUALIDADE DAS SEMENTES E LIMITA O RECRUTAMENTO EM *CARYOCAR BRASILIENSE* CAMBESS.

#### RESUMO

O fogo é um fator ecológico recorrente no Cerrado, desempenhando papel central na estruturação da vegetação. No entanto, sua frequência e severidade têm aumentado nas últimas décadas devido a pressões antrópicas, impondo novos desafios às espécies lenhosas, especialmente durante a fase reprodutiva. Embora os impactos do fogo sobre a estrutura e a fenologia de espécies arbóreas sejam relativamente bem documentados a etapa final do ciclo reprodutivo, caracterizada pela qualidade de sementes, fator crucial para a regeneração populacional, permanece negligenciada. Este estudo avaliou os efeitos de uma queima isolada sobre o desempenho reprodutivo de *Caryocar brasiliense* Cambess., espécie relevante do Cerrado, considerando danos estruturais, fenologia e a qualidade das sementes da primeira safra pós-fogo, com foco na viabilidade e conteúdo de reservas energéticas. Conduzimos um experimento comparativo em duas parcelas de 3 hectares em área de Cerrado *sensu stricto*, protegidas de fogo há mais de 10 anos. Uma das parcelas foi submetida à queima prescrita no final da estação seca. Durante dois anos, monitoramos alterações estruturais (*topkill*, diâmetro do caule, altura, perda de ramos primários e área da copa), as fenofases vegetativas e reprodutivas (brotamento, floração, frutificação), métricas reprodutivas (produção de flores e frutos, *fruit-set*) e variáveis relacionadas à qualidade das sementes (massa, germinação, viabilidade e os teores de amido, lipídios, açúcares solúveis totais, carbono e nitrogênio). Embora a sobrevivência pós-fogo tenha sido alta (95%), o desempenho reprodutivo foi

severamente comprometido, com redução de 78% de sementes viáveis por hectare em relação à parcela sem queima. O fogo causou danos estruturais significativos, como o *topkill* em 37,5% das plantas, perda de 28% dos ramos primários e redução de 55,6% na área da copa. A floração e frutificação foram retomadas somente dois anos após a queima, com apenas 58% dos indivíduos completando o ciclo reprodutivo na parcela com queima, em contraste com 90% à parcela sem queima, evidenciando o impacto do fogo sobre a reprodução da espécie. Embora a germinação não tenha diferido entre os tratamentos, as sementes da parcela com queima apresentaram menor massa, menor teor de carbono, menor teor de lipídios e viabilidade reduzida. Mesmo com elevada sobrevivência e capacidade de rebrotar após o fogo, *C. brasiliense* apresentou severas limitações reprodutivas, com efeitos sobre a produção e qualidade das sementes produzidas na primeira safra após a queima. Esses resultados mostram que a sobrevivência pós-fogo, por si só, não assegura a manutenção da funcionalidade ecológica da espécie, na fase pré-queima e que processos de regeneração podem ser ainda mais comprometidos com queimas frequentes. Desse modo, políticas de manejo do fogo no Cerrado devem considerar a vulnerabilidade reprodutiva de espécies arbóreas-chave, sugerindo que queimadas controladas em áreas com populações reprodutivamente sensíveis sejam espaçadas entre 5 e 10 anos, a fim de garantir a resiliência funcional dos ecossistemas savânicos.

**Palavras-chave:** Fogo, Cerrado, regeneração natural, reprodução, qualidade de sementes

## ABSTRACT

Fire is a recurring ecological factor in the Cerrado, playing a central role in shaping vegetation. However, its frequency and severity have increased in recent decades due to anthropogenic pressures, posing new challenges to woody species, especially during the reproductive phase. Although the impacts of fire on the structure and phenology of tree species are relatively well documented, the final stage of the reproductive cycle, characterized by seed quality, a crucial factor for population regeneration, remains neglected. This study evaluated the effects of a single burn on the reproductive performance of *Caryocar brasiliense* Cambess., a relevant species of the Cerrado, considering structural damage, phenology, and seed quality of the first post-fire crop, focusing on viability and energy reserve content. We conducted a comparative experiment on two 3-hectare plots in a Cerrado *sensu stricto* area, protected from fire for over 10 years. One of the plots was subjected to prescribed burning at the end of the dry season. For two years, we monitored structural changes (topkill, stem diameter, height, loss of primary branches, and canopy area), vegetative and reproductive phenophases (sprouting, flowering, fruiting), reproductive metrics (flower and fruit production, fruit set), and variables related to seed quality (mass, germination, viability, and starch, lipid, total soluble sugar, carbon, and nitrogen content). Although post-fire survival was high (95%), reproductive performance was severely compromised, with a 78% reduction in viable seeds per hectare compared to the unburned plot. The fire caused significant structural damage, such as topkill in 37.5% of plants, loss of 28% of primary branches, and a 55.6% reduction in canopy area. Flowering and fruiting resumed only two years after burning, with only 58% of individuals completing the reproductive cycle in the burned plot, in contrast to 90% in the unburned plot, evidencing the impact of fire on the reproduction of the species. Although germination

did not differ between treatments, seeds from the burned plot had lower mass, lower carbon content, lower lipid content, and reduced viability. Even with high survival and regrowth capacity after fire, *C. brasiliense* showed severe reproductive limitations, with effects on the production and quality of seeds produced in the first harvest after burning. These results show that post-fire survival alone does not ensure the maintenance of the ecological functionality of the species in the pre-fire phase and that regeneration processes may be further compromised by frequent fires. Thus, fire management policies in the Cerrado should consider the reproductive vulnerability of key tree species, suggesting that controlled burns in areas with reproductively sensitive populations should be spaced between 5 and 10 years apart in order to ensure the functional resilience of savanna ecosystems.

**Keywords:** Fire, Cerrado, natural regeneration, reproduction, seed quality

## INTRODUÇÃO

O fogo é um filtro ecológico determinante na modelagem da estrutura, da composição florística e das trajetórias evolutivas de ecossistemas savânicos ao redor do mundo (Bond and Keeley, 2005). No Cerrado, savana tropical mais biodiversa do planeta, o fogo atua como um distúrbio natural recorrente há cerca de 4 milhões de anos, moldando a arquitetura da vegetação e selecionando traços funcionais que conferem resiliência das espécies vegetais às condições de seca sazonal, baixa fertilidade dos solos e a alta frequência de incêndios (Wright *et al.*, 2004; Simon *et al.*, 2009; Hoffmann *et al.*, 2012; Pausas and Keeley, 2014). Até cerca de 11000 anos atrás, os incêndios eram iniciados por raios, que ocorriam com baixa frequência, queimando a vegetação de forma heterogênea (Ramos-Neto and Pivello, 2000; Fiedler *et al.*, 2004; França *et al.*, 2007) favorecendo a regeneração da vegetação e a manutenção dos ciclos ecológicos. Contudo, nas últimas décadas, alterações no regime de fogo causadas por atividades humanas, como a expansão agrícola, desmatamento e fragmentação de habitat intensificaram a frequência e a severidade, e alteraram a época das queimadas no Cerrado (Menezes *et al.*, 2022; Spadoni *et al.*, 2025). Esse novo cenário pode superar a capacidade adaptativa de muitas espécies nativas, especialmente as lenhosas, comprometendo a persistência das populações, afetando a reprodução sexuada e o recrutamento de novos indivíduos (Pausas and Keeley, 2014).

No Cerrado, os incêndios são de superfície e ocorrem com maior frequência durante a estação seca (maio a setembro), consumindo a biomassa morta do estrato herbáceo-graminoso, principal combustível do fogo (Miranda *et al.*, 2009), com chamas que variam entre 1,5 e 2,7 metros de altura, conforme a fitofisionomia (De Castro and Kauffman, 1998). Assim, arbustos e árvores de pequeno porte, cujas copas permanecem

dentro da zona de chama, estão mais suscetíveis ao *topkill* (Hoffmann and Solbrig, 2003; Hoffmann *et al.*, 2009). No entanto, aquelas cujas copas se encontram acima da zona de chamas também podem sofrer danos estruturais, devido a exposição à corrente convectiva (Michaletz and Johnson, 2007; Gawryszewski *et al.*, 2020). A severidade desses danos varia conforme as características morfofuncionais da espécie, como a espessura da casca (Lawes *et al.*, 2011), diâmetro do caule (Hoffmann *et al.*, 2009; Souchie *et al.*, 2017; Gomes *et al.*, 2021) além da frequência e severidade dos incêndios.

Para persistirem em ambientes sujeitos a incêndios recorrentes, como o Cerrado, as árvores desenvolveram adaptações morfológicas e fisiológicas, como cascas espessas (Lawes *et al.*, 2011; Pausas 2015), frutos que protegem as sementes das altas temperaturas (Bicalho *et al.*, 2016; Cirne and Miranda, 2008), órgãos subterrâneos que armazenam água e reservas, (Apezzato-da-Glória *et al.*, 2008; De Moraes *et al.*, 2016; Pausas *et al.*, 2018; Da Silva and Rossatto, 2019) e a capacidade de formar rebrotas a partir de gemas meristemáticas protegidas pela casca e em órgãos subterrâneos (Bellingham and Sparrow, 2000; Clarke *et al.*, 2013; Pausas and Keeley, 2017). Embora essas estratégias aumentem as chances de sobrevivência e permanência dos indivíduos no ambiente (Bond and Midgley, 2001), elas não asseguram, necessariamente, o sucesso reprodutivo, especialmente sob regimes de fogo alterados. Diferentemente do estrato herbáceo-subarbusivo, que apresenta rápida regeneração pós-fogo (Coutinho, 1990; Munhoz and Felfili, 2005; Massi *et al.*, 2017; Pilon *et al.*, 2018), o arbóreo enfrenta limitações mais severas e pouco investigadas. A recuperação das árvores é dificultada por crescimento lento, demandando anos ou décadas para restabelecer a biomassa e a estrutura pré-queima (Hoffmann and Solbrig, 2003; Souchie *et al.*, 2017; Gomes *et al.*, 2021; Machida *et al.*, 2021). Esse impacto estrutural prolongado representa um desafio ainda subestimado, principalmente quando se consideram os efeitos subsequentes na

reprodução neste cenário de mudanças climáticas. Em plantas lenhosas, a floração e frutificação dependem dos danos sofridos e da disponibilidade de reservas frequentemente limitadas nos períodos pós-queima (Chapin III *et al.*, 1990; Wenk and Falster, 2015; El Omari, 2022).

Estudos que avaliam os efeitos do fogo na fenologia reprodutiva de espécies arbóreas do Cerrado ainda são relativamente escassos e reportam respostas contrastantes, podendo ocorrer em diferentes momentos: no ano da queima ou até dois anos após o distúrbio, sem padrão claramente estabelecido (Hoffmann, 1998; Felfili *et al.*, 1999; Palermo and Miranda, 2012; Françoso *et al.*, 2014). Essa variedade de respostas dificulta sua classificação, diferentemente do que ocorre para o estrato rasteiro que apresenta padrões fenológicos facilmente definidos (Lamont and Downes, 2011). Mesmo que o ambiente pós-queima favoreça a floração em muitas espécies, isso não resulta necessariamente em maior formação de frutos. A eficiência reprodutiva depende de diversos fatores como a polinização efetiva, a integridade das estruturas florais e as condições ambientais no período reprodutivo (Cavalcante *et al.*, 2009; Carbone *et al.*, 2025), o que pode contribuir para a ausência de padrões consistentes na fenologia reprodutiva das lenhosas do Cerrado. Apesar disso, a eficiência reprodutiva, estimada por métricas como *fruit-set* ou *seed-set* nem sempre é alterada pelo fogo (Palermo and Miranda, 2012; Gawryszewski *et al.*, 2020; Carbone *et al.*, 2025). Embora flores e frutos representem etapas essenciais do ciclo reprodutivo, o recrutamento e a formação das plântulas são determinados pela qualidade das sementes produzidas, sendo importante para a recuperação e aumento da variabilidade genética das populações e ocupação de novas áreas (Pausas and Keeley, 2014; Zupo *et al.*, 2021).

Em ambientes naturais, as sementes produzidas na primeira safra pós-fogo, se desenvolvem sob influência de diversos fatores bióticos e abióticos que dificilmente

podem ser replicados em condições controladas. Durante as fases iniciais do ciclo de vida das plantas, especialmente em ambientes com forte sazonalidade e restrição hídrica como no Cerrado, a germinação e o estabelecimento das plântulas depende, em grande parte, das reservas acumuladas nas sementes (Bloom *et al.*, 1985; Bewley and Black, 1994; Ali and Elozeiri, 2017). O acúmulo e a alocação de reservas estão relacionadas à tolerância ao estresse e ao metabolismo energético das espécies (Leprince *et al.*, 1990; Hartmann *et al.*, 2018), influenciando a capacidade regenerativa dos indivíduos. Entre elas, os lipídios se destacam como fonte estratégica de energia, especialmente sob limitações ambientais severas (Dresen *et al.* 1989; Lima *et al.*, 2007; da Silva Sousa *et al.*, 2017). Estudos que investigam a qualidade das sementes produzidas na primeira safra pós-fogo, considerando não apenas sua germinação e viabilidade, mas também o conteúdo de reservas energéticas, são desconhecidos. Essa informação é particularmente importante para espécies que, embora possuam a capacidade de rebrotar, dependem do recrutamento via sementes. Compreender como o fogo afeta esse processo é essencial para avaliar a resiliência de espécies arbóreas frente aos atuais regimes de fogo do Cerrado. Este estudo teve como objetivo investigar os impactos de uma queimada na qualidade de sementes de *Caryocar brasiliense* Cambess., uma vez que as alterações na composição química e na viabilidade das sementes podem comprometer severamente o recrutamento e o estabelecimentos de novos indivíduos. Especificamente buscamos responder as seguintes questões: (1) O dano estrutural causado pelo fogo compromete a produção das estruturas reprodutivas? (2) Há diferença na qualidade de sementes produzidas nos indivíduos das parcelas sem queima e com queima? Para responder essas questões, monitoramos indivíduos de *C. brasiliense* durante dois anos, após uma queimada realizada ao final da estação seca. Avaliamos parâmetros estruturais,

fenológicos, *fruit-set* e variáveis relacionadas à qualidade das sementes produzidas na primeira safra pós-fogo, incluindo análises bioquímicas das reservas armazenadas.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **Espécie Estudada**

*Caryocar brasiliense* Cambess. (Caryocaraceae), conhecido como pequi, é uma árvore brevidecídua com ampla distribuição no Cerrado brasileiro, podendo atingir até 12 m de altura. Apresenta floração entre setembro e novembro (transição seca-chuva) e frutificação de outubro e janeiro (Françoso *et al.*, 2014). As inflorescências são racemos terminais com flores hermafroditas, polinizadas principalmente por morcegos. Os frutos são drupas com mesocarpo comestível (De Almeida *et al.*, 1998) contendo de uma a quatro sementes (de Melo, 1988; Dombroski *et al.*, 2010; da Silva and Leonel, 2017) com dispersão zoocórica. As sementes apresentam dormência física e fisiológica, resultando em germinação reduzida (Bernardes *et al.* 2008; Dombroski *et al.*, 2010). Ecologicamente, é uma das espécies arbóreas mais frequentes no Cerrado, presente em todos os distritos biogeográficos do bioma (Francoso *et al.*, 2020), desempenhando papel relevante na estrutura da vegetação e na dieta de diversos animais. Do ponto de vista socioeconômico, seus frutos são amplamente consumidos na alimentação humana, utilizados na produção de óleo com potencial para biocombustíveis e em artesanato (Santos *et al.*, 2013). Devido à beleza de suas flores e copa, a espécie é valorizada como planta ornamental, além de ser estratégica em ações de conservação e restauração ecológica (Aquino *et al.*, 2009).

### **Área de estudo**

Conduzimos o estudo no Parque Nacional de Brasília (PNB), Brasília, DF,

(15°35'-15°45'Sul; 47°55'- 48°55'Oeste), em áreas de Cerrado *sensu stricto*. O clima da região é tropical sazonal (Aw, segundo a classificação Köppen) com duas estações bem definidas: uma chuvosa, de outubro a abril, e outra seca, de maio a setembro. A precipitação média anual é 1500 mm e a temperatura média anual é 21°C (Alvares *et al.*, 2013). O solo predominante do parque é o Latossolo Vermelho-Amarelo distrófico, caracterizado por acidez elevada e alto teor de argila (Reatto *et al.*,1998). O parque adota estratégias de manejo baseadas no Plano de Manejo Integrado do Fogo (MIF; Durigan and Ratter, 2016; Schmidt *et al.*, 2018), que busca prevenir e controlar incêndios de grandes proporções na unidade de conservação e arredores.

### **Desenho experimental**

Selecionamos duas áreas contíguas de Cerrado *sensu stricto* com 20 hectares cada (400 m x 500m), similares em estrutura, separadas por uma estrada de terra com aproximadamente três metros de largura. As duas áreas estavam protegidas de queima por mais de 10 anos, considerado suficiente para a recuperação pós-fogo da vegetação lenhosa do Cerrado (Gomes *et al.*, 2021; Machida *et al.*, 2021). No centro de cada área demarcamos uma parcela de 3 hectares (300 m x 100 m): uma sem queima (SQ) e uma com queima (CQ) (Figura 1). Em cada parcela marcamos, ao acaso, 40 indivíduos com o método do quadrante errante (Catana 1963; Schutz *et al.*, 2009) respeitando uma distância mínima de 10 metros entre os indivíduos. A queimada prescrita foi realizada em setembro de 2021, final da estação seca, conforme o estabelecido pelo MIF do PNB. O fogo foi iniciado a favor do vento, no sentido longitudinal da área de 20 ha de modo a atingir a parcela experimental com maior intensidade, simulando um incêndio típico de Cerrado. Dessa forma, cada um dos

40 indivíduos foi submetido a diferentes velocidades de propagação, tempos de residência e intensidades do fogo, sendo considerados unidades amostrais.

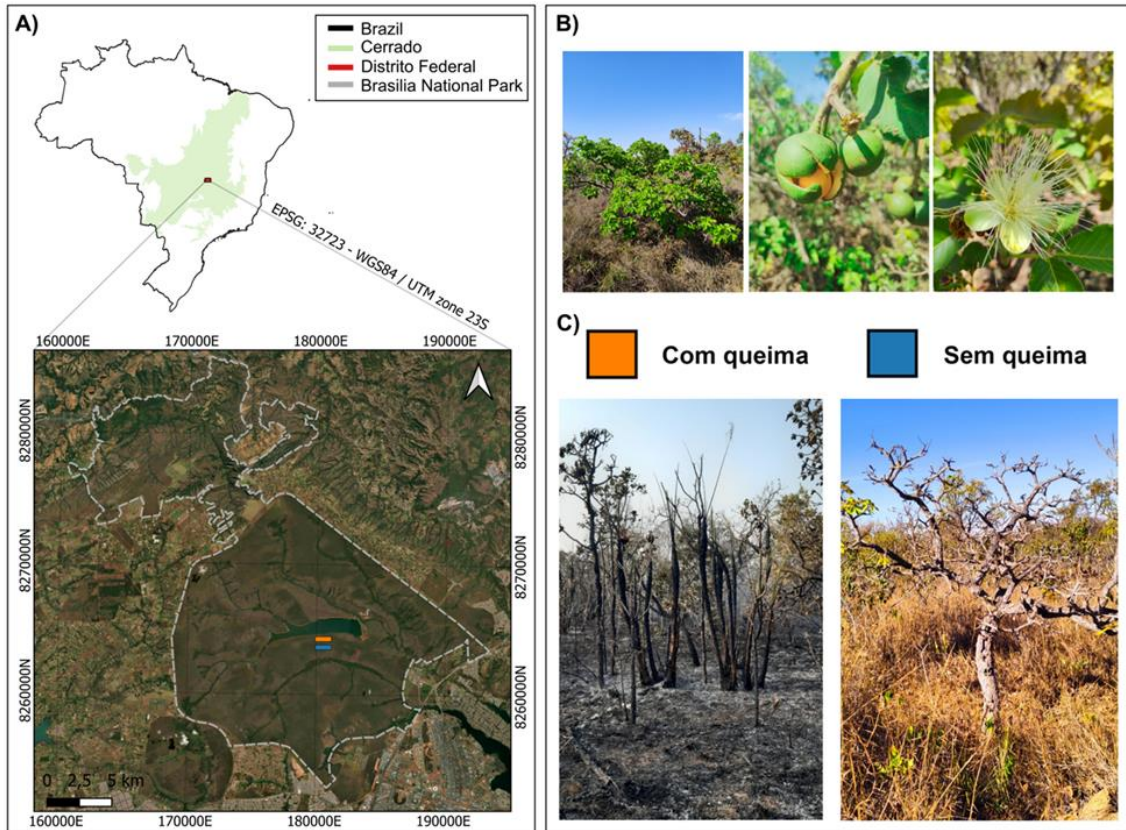


Figura 1. Localização do Parque Nacional de Brasília e as parcelas experimentais (A); Fase vegetativa e reprodutiva de *Caryocar brasiliense* (B); parcelas com queima e sem queima (C).

### Coleta de dados

Três semanas antes queima (pré-queima), registramos o diâmetro a 30 cm do solo e a altura (medida da superfície do solo até as folhas apicais) de 40 indivíduos previamente marcados em cada parcela (SQ e CQ). Desses, 20 indivíduos foram sorteados para o monitoramento fenológico, sendo cinco deles selecionados aleatoriamente para mensuração mensal da área da copa conforme De Castro and Kauffman (1998), e para contagem do número total de ramos primários. O período de avaliação foi de dois anos.

As observações fenológicas foram realizadas mensalmente ao longo dos dois anos de avaliação, seguindo a classificação proposta por Felfili *et al.*, (1999) e Lenza and Klink (2006), com as seguintes fenofases: folhas maduras (foliar), flores abertas (floração) e frutos maduros (frutificação). A intensidade das fenofases foi estimada com base no método adaptado de Fournier (1974), utilizando uma escala de 0% (ausência da fenofase) a 100% (ocorrência total na copa). Para estimar a eficiência reprodutiva (*fruit-set*), definida como a razão entre o número de frutos maduros e o número total de flores (Gawryszewski *et al.*, 2020), 10 indivíduos foram aleatoriamente selecionados por parcela dentre os 20 acompanhados para a fenologia. Em cada planta, foi marcado, ao acaso, um ramo primário contendo botões florais, no qual foi registrado o número de flores abertas e de frutos maduros. Para estimar os danos causados pelo fogo na estrutura da vegetação e calcular a taxa de mortalidade na parcela com queima (CQ), todos os indivíduos previamente marcados foram reavaliados dois anos após a queima, com registro do diâmetro e da altura. Nos cinco indivíduos sorteados inicialmente, também foram realizadas novas mensurações da área da copa e do número de ramos primários.

## **Sementes**

Das plantas que frutificaram, foram coletados 150 frutos maduros em cada parcela, SQ e CQ. Após triagem para exclusão de pirênios com sinais visíveis de predação ou deterioração, a polpa foi removida manualmente. Destes, foram sorteados 120 que tiveram seu comprimento, largura e massa fresca mensurados e foram posteriormente utilizados nos testes de germinação e viabilidade, e outros 50 foram sorteados para análise das reservas. Para o teste de germinação, os pirênios foram tratados com solução aquosa de ácido giberélico (GA3), 1,0 g.L<sup>-1</sup> por 48h e depois lavados com água destilada. Em seguida, foram dispostos em bandejas contendo

substrato vermiculita (oito réplicas x 15 sementes, por parcela). O experimento foi conduzido em câmara B.O.D., à temperatura constante (30°C), no escuro, por 60 dias (Carmona *et al.*, 2022). A germinação ocorreu com a emergência da parte aérea e formação das primeiras estruturas radiculares (Figura 2A, B). Ao final do experimento, as sementes não germinadas foram seccionadas transversalmente e submetidas ao teste de tetrazólio, a 1%, para determinar a viabilidade (Figura 2C, D; Lakon 1949).

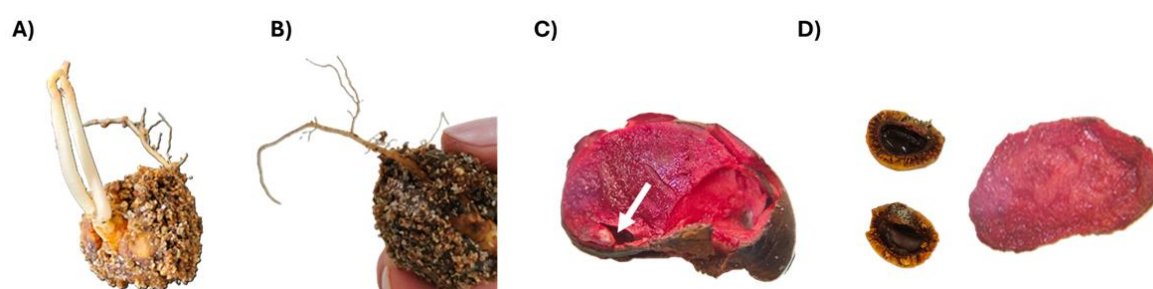


Figura 2. Semente germinada de *Caryocar brasiliense* (A); estrutura radicular de semente de *Caryocar brasiliense* (B); semente de *Caryocar brasiliense* considerada viável com a presença da plúmula (seta; C); semente de *Caryocar brasiliense* considerada inviável (vazias e sem a formação da plúmula; D).

As amêndoas obtidas de 50 pirênios coletados em cada parcela (SQ e CQ) foram secas em estufa a 60° C até peso constante e pulverizadas em nitrogênio líquido, para análise do conteúdo de reservas (amido, açúcares solúveis totais e lipídios). A composição dos açúcares solúveis foi realizada por cromatografia de troca iônica (Dionex ICS 3000), com detector eletroquímico, usando solução de hidróxido de sódio (NaOH) a 200 mM, como eluente. O sistema operou com gradiente de concentração entre 30mM e 90 mM, por 45 minutos, utilizando curva padrão de glicose. A concentração de amido foi determinada pelo método enzimático descrito por Amaral *et al.* (2007), com análise em leitor de microplacas a 505 nm e curva padrão de glicose. A determinação de carbono (C) e nitrogênio (N) foi feita em 100 mg de amostra seca, utilizando um analisador elementar por combustão (CNS, Leco). Os lipídios foram

extraídos pelo método gravimétrico proposto por Ramadan *et al.* (2009) e Metherel *et al.* (2009), com hexano como solvente extrator.

### **Análise de dados**

Para avaliar o efeito do fogo na estrutura dos indivíduos ajustamos modelos lineares generalizados (GLMs), com distribuição Gamma e função log, adequados para variáveis contínuas, positivas e assimétricas (variáveis resposta: altura, diâmetro e área da copa). Para a variável número de ramos, ajustamos GLMs com distribuição quasi-Poisson e função de ligação log, devido à presença de sobredispersão. O fator preditor foi o tratamento (sem queima e com queima) e a significância dos efeitos foi avaliada por análise de deviance, usando o teste da razão de verossimilhança (*Likelihood Ratio Test*; Zuur *et al.*, 2007). Para investigar o impacto do fogo ao longo do tempo ajustamos modelos lineares generalizados mistos (GLMMs), com as mesmas distribuições usadas nos GLMs: Gamma (log) para variáveis contínuas e quasi-Poisson para dados de contagem (número de rebrotas). As variáveis resposta forma o diâmetro, a altura, a área da copa e o número de rebrotas. O período (pré e pós-queima) foi incluído como efeito fixo e o indivíduo como efeito aleatório, controlando a autocorrelação das medições repetidas (Zuur *et al.*, 2007). O crescimento das rebrotas basais e aéreas (diâmetro, altura e comprimento), foi analisado por modelos aditivos generalizados (GAMs), com distribuição normal e função identidade, adequados para captar relações não lineares ao longo do tempo. Para o número de rebrotas basais aplicamos regressão de Poisson com função log, corrigindo a sobredispersão por meio da família quasi-Poisson. A significância do efeito temporal (mês) foi testada por análise de deviance com teste da razão de verossimilhança (*Likelihood Ratio Test*). A estabilização do crescimento foi

identificada pelas derivadas das curvas suavizadas (IC 95%). O crescimento foi estabilizado quando o intervalo incluiu zero ( $\alpha = 0,05$ ).

Comparamos as fenofases de folhas maduras, floração e frutificação entre os tratamentos usando o teste de randomização baseado em permutações (RTPD – *Randomization Test for assessing Phenology Differences*), adequado para séries temporais fenológicas, com dados irregulares e dependência temporal. Avaliamos diferenças nos índices de atividade (proporção de indivíduos ativos em cada fenofase), e intensidade (intensidade média dessas fenofases), considerando apenas os meses com ocorrência registrada. Calculamos os índices por tratamento, ao longo do tempo e comparamos com uma distribuição nula obtida a partir de 5000 permutações aleatórias dos tratamentos entre os indivíduos. A significância foi determinada pela posição da diferença observada nessa distribuição. Estimamos a sincronização fenológica a partir do comprimento do vetor médio de atividade fenológica, comparado às distribuições obtidas por reordenações aleatórias. (Dodonov *et al.*, 2017).

Para comparar as características morfológicas das sementes (comprimento, largura, peso e razão largura/comprimento) entre os tratamentos aplicamos Modelos Lineares Generalizados (GLMs), considerando o tratamento como fator preditor. As variáveis resposta com pressupostos atendidos foram modeladas com a família Gaussiana nos GLMs; para as demais optamos pela família Gamma com função log. A significância dos efeitos foi testada por razão de verossimilhança e diferenças entre tratamentos foram avaliadas com comparações múltiplas com ajuste de *Tukey*. A normalidade dos resíduos (teste de Shapiro-Wilk) e a homogeneidade das variâncias (teste de Levene) foram avaliadas apenas para variáveis com distribuição normal. Para germinação e viabilidade das sementes entre as parcelas usamos Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMMs), com distribuição binomial e função *logit*. O

tratamento foi incluído como efeito fixo e o fator “caixa” como efeito aleatório, controlando a dependência entre sementes da mesma unidade experimental. A significância dos efeitos fixos foi avaliada por razão de verossimilhança (distribuição qui-quadrado), e as estimativas foram convertidas de log-*odds* para probabilidade para facilitar a interpretação biológica. Para verificar o efeito do tratamento no teor de açúcares solúveis totais e lipídios nas sementes ajustamos Modelos Lineares Simples (LMs), considerando o tratamento como variável explicativa. Verificamos os pressupostos de normalidade e homoscedasticidade dos resíduos. Também usamos LMs para comparar as concentrações de carbono (C) e nitrogênio (N) entre os tratamentos, considerando essas reservas como variável resposta. Todas as análises foram realizadas no R 4.4.2 (R Core Team, 2024), adotando-se  $p < 0,05$ , como nível de significância.

## RESULTADOS

Antes da queima não foi encontrada diferença significativa entre a estrutura dos indivíduos nas duas parcelas: diâmetro  $12,3 \pm 0,6$  cm em SQ e  $10,6 \pm 0,7$  cm em CQ; altura  $3,4 \pm 0,1$  m em SQ e  $3,2 \pm 0,1$  m em CQ, número de ramos primários  $7,3 \pm 0,7$  ramo/indivíduo em SQ e  $6,4 \pm 0,5$  ramo/indivíduo em CQ e área da copa com  $6,8 \pm 1,3$  m<sup>2</sup> em SQ e  $5,8 \pm 1,0$  m<sup>2</sup> em CQ (Figura 3).

Em resposta ao fogo dois indivíduos morreram, 13 sofreram *topkill* e formaram rebrotas basais ( $4,7 \pm 0,3$  rebrota/indivíduo), quatro formaram basais e aéreas e o restante formaram apenas rebrotas aéreas. Os indivíduos que sofreram *topkill* tinham diâmetros entre 5 cm e 14 cm e os que morreram apresentavam 6 cm e 12 cm. A formação das rebrotas basais iniciou no primeiro mês pós-queima, com média de  $7,9 \pm 1,3$  rebrota/indivíduo registrada ao final do nono mês. No entanto, em decorrência do processo de autopoda observado ao longo do desenvolvimento das plantas, esse número

foi reduzido para  $4,2 \pm 0,6$  rebrota/indivíduo ao final de dois anos (Figura 4), com diâmetro de  $1,9 \pm 0,2$  cm e altura de  $0,96 \pm 0,07$  m. A ocorrência de *topkill* afetou diretamente a estrutura dos indivíduos, uma vez que nestas plantas, o fuste principal foi substituído pela rebrota mais vigorosa. Dois anos após a queima, devido ao *topkill*, o diâmetro médio dos indivíduos foi reduzido para  $8,1 \pm 0,1$  cm ( $\chi^2 = 9,19$ ;  $df = 1$ ;  $p < 0,01$ ) e a altura para  $2,6 \pm 0,2$  m ( $\chi^2 = 0,95$ ;  $df = 1$ ;  $p < 0,01$ ; Figura 3A e B). O número de ramos primários diminuiu para  $4,6 \pm 0,6$  ramo/indivíduo ( $z = -2,11$ ;  $p < 0,05$ ) e a área da copa reduziu 55,6% estabilizando em  $2,6 \pm 0,6$  m<sup>2</sup> ( $z = -4,66$ ;  $p < 0,01$ ; Figura 3C e D). Nesse mesmo período, as rebrotas aéreas apresentavam diâmetro de  $0,98 \pm 0,10$  cm e comprimento de  $42,4 \pm 1,0$  cm.

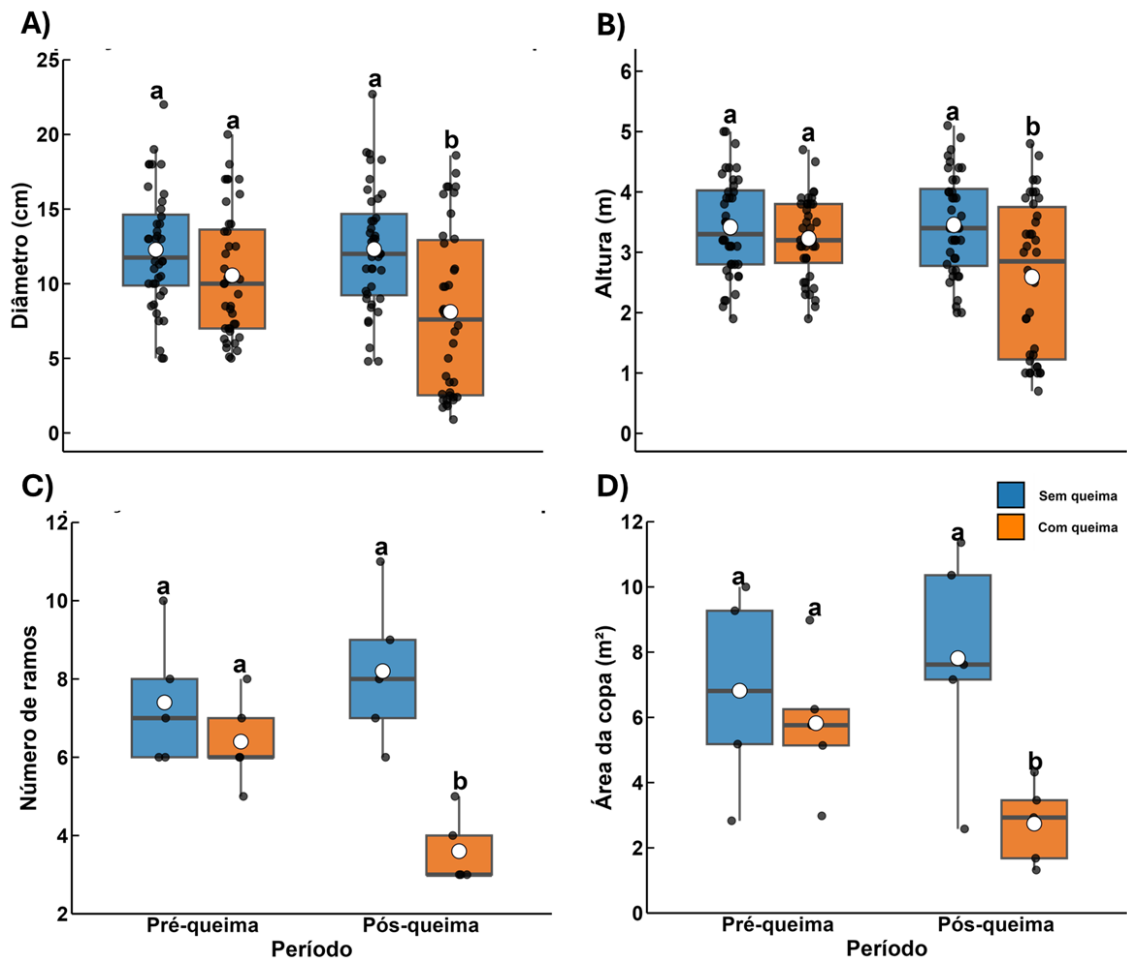


Figura 3. Distribuição da altura (A), diâmetro (B), número de ramos (C) e área da copa (D) antes e 2 anos após a queima, de indivíduos de *Caryocar brasiliense* (N=40), nas parcelas sem queima e com queima em áreas de Cerrado *sensu stricto* no Parque Nacional de Brasília, DF, Brasil. Parcela foi queimada ao final da estação seca de 2021. Pontos brancos referem-se à média de cada amostra. As letras indicam as comparações significativas entre as parcelas e os períodos ( $p < 0,05$ ); atenção para diferença na escala de y.

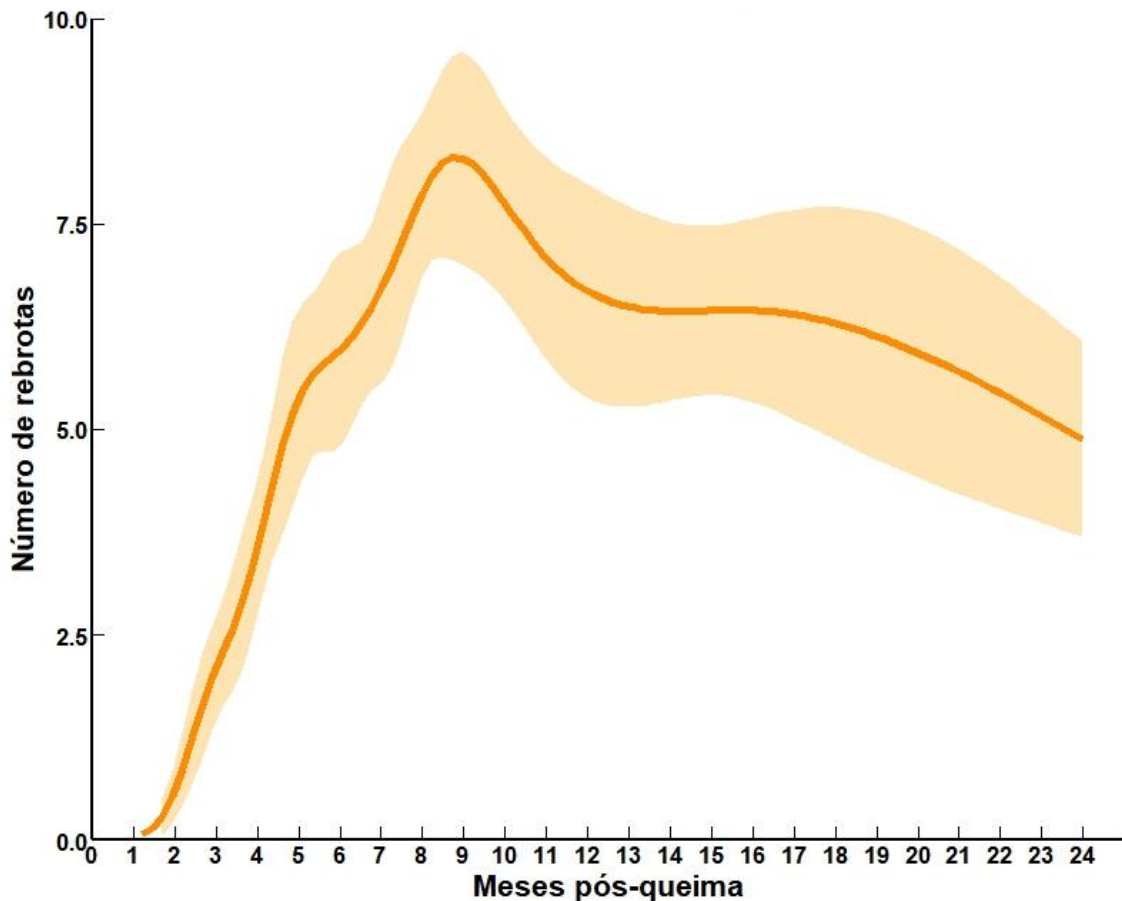


Figura 4. Rebrotas basais de indivíduos de *Caryocar brasiliense*, que sofreram *topkill*, após queima realizada ao final da estação seca de 2021, em área de Cerrado *sensu stricto* no Parque Nacional de Brasília, DF, Brasil. GAM com intervalo de confiança de 95% ( $p < 0,05$ ).

Na avaliação realizada no período pré-queima, os indivíduos de *C. brasiliense* se encontravam na fase de produção de folhas novas, sem diferença entre as duas parcelas ( $p < 0,05$ ), e apresentavam início da emissão de botões florais em ambas as áreas, indicando que se tratava de indivíduos em idade reprodutiva. A intensidade média de folhas maduras era de 20% na parcela sem queima (SQ) e 17% na parcela a ser queimada (CQ), refletindo o padrão brevidecídulo característico da espécie. Após a queima, ao longo de dois anos de monitoramento, os indivíduos das duas parcelas exibiram distintos padrões fenológicos para as fenofases vegetativa e reprodutiva. Em SQ os indivíduos de *C. brasiliense* apresentaram variação sazonal na intensidade de folhas maduras, alcançando 100% de intensidade máxima. Na parcela CQ, embora também tenha sido

registrado comportamento fenológico sazonal, a intensidade máxima de folhas maduras foi significativamente menor: no primeiro ano pós-queima o máximo atingiu 75% ( $p < 0,001$ ) e no segundo ano aproximadamente 86% ( $p < 0,001$ ; Figura 5A). A intensidade média de folhas maduras foi significativamente menor em CQ. No primeiro ano pós-fogo SQ apresentou 67% e CQ, 46% ( $p < 0,001$ ) e no segundo ano os valores foram 68% em SQ e 60% em CQ ( $p < 0,01$ ). Entretanto, não houve diferença para a frequência de indivíduos com folhas maduras entre as parcelas: 85% em SQ e 80% em CQ.

Os indivíduos de *C. brasiliense* da parcela SQ floresceram e frutificaram nos dois anos de acompanhamento. Em contraste, na parcela CQ, o fogo afetou negativamente a formação das estruturas reprodutivas, resultando na ausência de floração no primeiro ano após a queima. A retomada da atividade reprodutiva ocorreu apenas ao final do segundo ano, quando foram registradas floração e frutificação. Em ambas as parcelas, a floração ocorreu de forma síncrona durante a estação seca (Figura 5B). A floração foi mais intensa na parcela SQ em relação à CQ, com médias de 13% e 6%, respectivamente ( $p < 0,05$ ). No mesmo período de avaliação, os valores máximos de intensidade também foram registrados em SQ, alcançando 31%, enquanto em CQ o valor máximo foi 19% ( $p < 0,05$ ). Assim como para folhas maduras, não houve diferença na frequência de floração entre as parcelas: 67% em SQ e 48% em CQ. Apesar das diferenças na intensidade de floração entre as parcelas, o número médio de flores por ramo foi semelhante,  $7 \pm 2$  em SQ e  $6 \pm 1$  em CQ (Figura 5B). A maturação dos frutos e dispersão dos diásporos ocorreram de forma síncrona nas duas parcelas, durante a estação chuvosa. A intensidade máxima de frutificação foi significativamente maior em SQ, com 19%, comparada à CQ, 11% ( $p < 0,05$ ), assim como a intensidade média desta fenofase: 8% em SQ e 4% em CQ ( $p < 0,05$ ). Além disso, não houve diferença na

frequência de frutificação entre as parcelas: 59% em SQ e 43% em CQ;  $p < 0,05$ ). Semelhante ao padrão observado para a floração, não houve diferença no número médio de frutos por ramo, com valores de  $2 \pm 1$  em SQ e  $1 \pm 0$  em CQ (Figura 5C). Não houve diferença significativa no *fruit-set*, sendo 20% em SQ e 18% em CQ. No entanto verificamos que o fogo afetou negativamente o número de indivíduos que completaram o ciclo reprodutivo. Em SQ, apenas um indivíduo (5%) não floresceu, enquanto em CQ, esse número foi quatro vezes maior (20%). Entre aqueles que floresceram, mas não frutificaram, a proporção foi 5% em SQ, aumentando para o dobro em CQ. Como consequência, apenas 14 indivíduos (58,3%) completaram seu ciclo reprodutivo em CQ, contrastando com 18 (90%) em SQ.

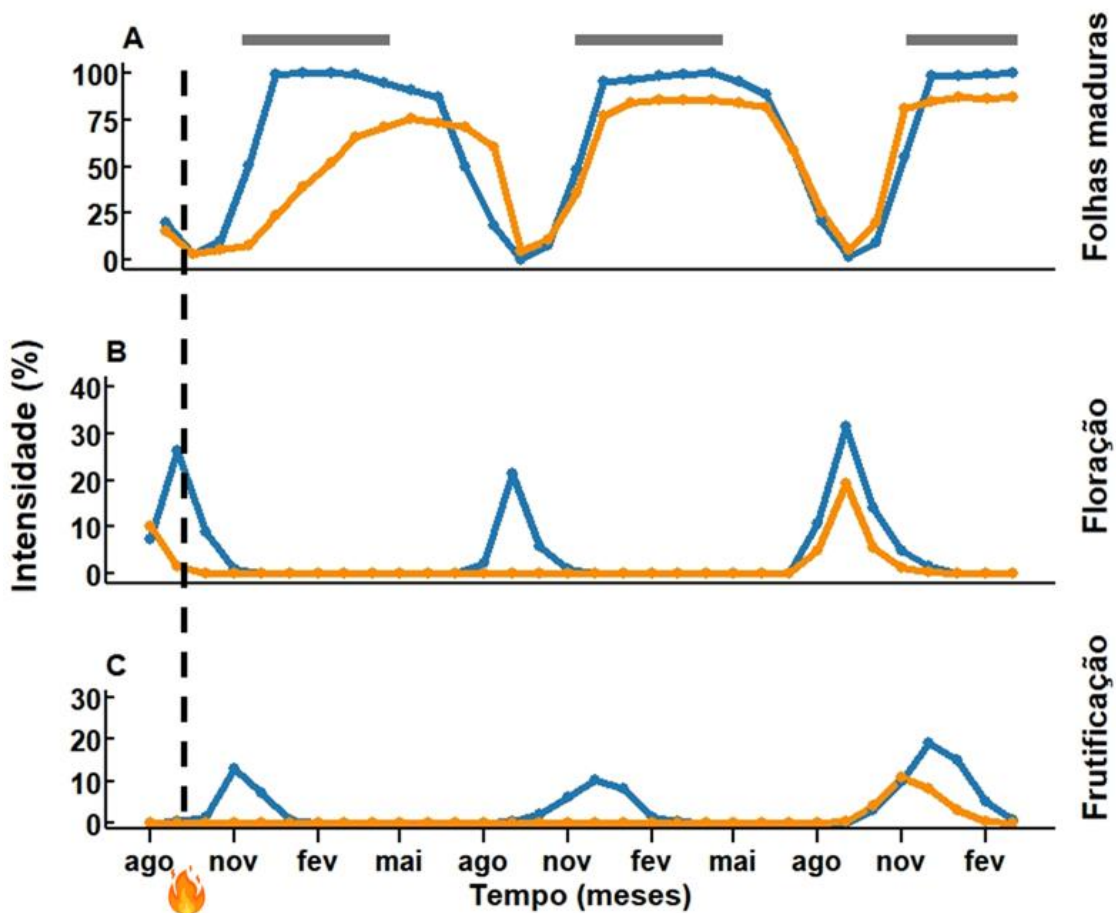


Figura 5. Intensidades das fenofases vegetativa (folhas maduras; A) e flores abertas (B) e frutos maduros (C) dos indivíduos de *Caryocar brasiliense* (N=20), marcados nas parcelas sem queima (azul) e com queima (laranja) em áreas de Cerrado *sensu stricto*

no Parque Nacional de Brasília, DF, Brasil. A parcela foi queimada ao final da estação seca de 2021. As barras cinzas representam os meses da estação chuvosa. Intensidades Fournier (adaptado): 0% (ausência do evento), 100% (ocorrência total da fenofase); atenção para diferença na escala de y.

As sementes coletadas dos indivíduos das duas parcelas exibiram dimensões semelhantes, sem diferença entre os valores de comprimento, largura e na razão largura/comprimento. No entanto, as sementes provenientes de CQ apresentaram massa seca 9% menor que as de SQ (Tabela 1) e menor conteúdo de carbono em relação às sementes produzidas em SQ ( $p < 0,05$ ). Não foi observada diferença no conteúdo de nitrogênio entre as sementes das duas parcelas (Tabela 1).

Tabela 1: Sementes de *Caryocar brasiliense* (N = 120) produzidas na primeira safra pós-queima, no Parque Nacional de Brasília, DF, Brasil, nas parcelas sem queima e com queima. A parcela foi queimada ao final da estação seca de 2021. Média  $\pm$  SE; \*Diferença significativa entre tratamentos ( $p < 0,05$ ).

Parâmetros	Sem queima	Com queima
Comprimento (cm)	3,00 $\pm$ 0,03	2,93 $\pm$ 0,04
Largura (cm)	2,29 $\pm$ 0,02	2,30 $\pm$ 0,03
Largura/comprimento	0,77 $\pm$ 0,01	0,79 $\pm$ 0,01
Massa (g)	4,5 $\pm$ 0,1*	4,1 $\pm$ 0,1
% C	61,3 $\pm$ 0,9*	59,4 $\pm$ 0,6
% N	3,9 $\pm$ 0,3	4,3 $\pm$ 0,3

Média  $\pm$  SE; \*Diferença significativa entre tratamentos ( $p < 0,05$ ).

As sementes apresentaram baixos teores de amido, inferiores a 0,1% da massa, ou abaixo do limite de detecção analítica. As concentrações de açúcares solúveis totais

(AST) nas sementes foram  $22 \pm 5 \text{ mg.g}^{-1}$  em SQ e  $12 \pm 3 \text{ mg.g}^{-1}$  em CQ, sem diferença significativa entre as parcelas (Figura 6A). A concentração de lipídios foi maior nas sementes produzidas em SQ ( $49 \pm 1\%$ ) que nas CQ ( $43 \pm 2\%$ ), representando uma diferença média de 5,4% ( $t = -2,464$ ;  $df = 15$ ;  $p < 0,05$ ; Figura 6B).

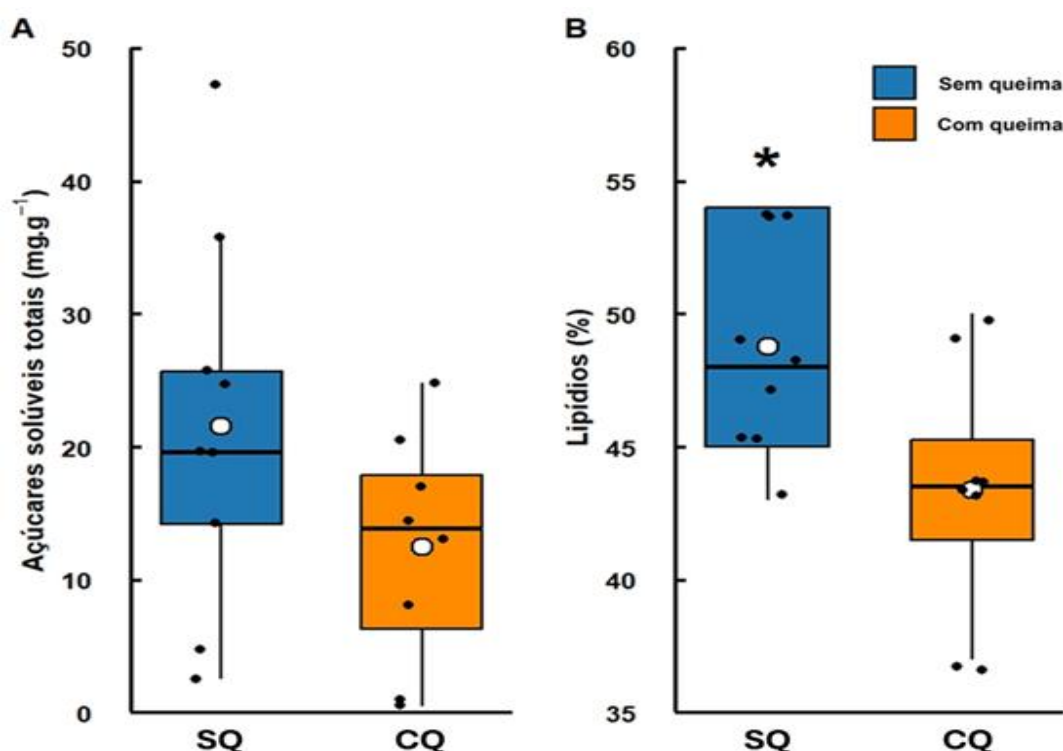


Figura 6: Açúcares solúveis totais (A) e lipídios (B) encontrados nas sementes *de Caryocar brasiliense* produzidas na primeira safra após a queima, no Parque Nacional de Brasília, DF, Brasil, nas parcelas sem queima (SQ) e com queima (CQ). A parcela foi queimada ao final da estação seca de 2021. Asterisco indica diferença significativa entre tratamentos ( $p < 0,05$ ); atenção para diferença na escala de y.

O tempo médio e a taxa de germinação das sementes não diferiram significativamente entre as parcelas, com valores de  $25,3 \pm 0,9$  dia e  $36,7 \pm 4,2\%$  em SQ, e  $26,3 \pm 1,5$  dia e  $33,3 \pm 8,0\%$  em CQ, respectivamente (Figura 7A). No entanto a viabilidade das sementes foi significativamente maior em SQ ( $88,3 \pm 2,4\%$ ), em comparação à CQ ( $68,3 \pm 5,9\%$ ;  $\chi^2 = 14,71$ ;  $p < 0,001$ ; Figura 7B).

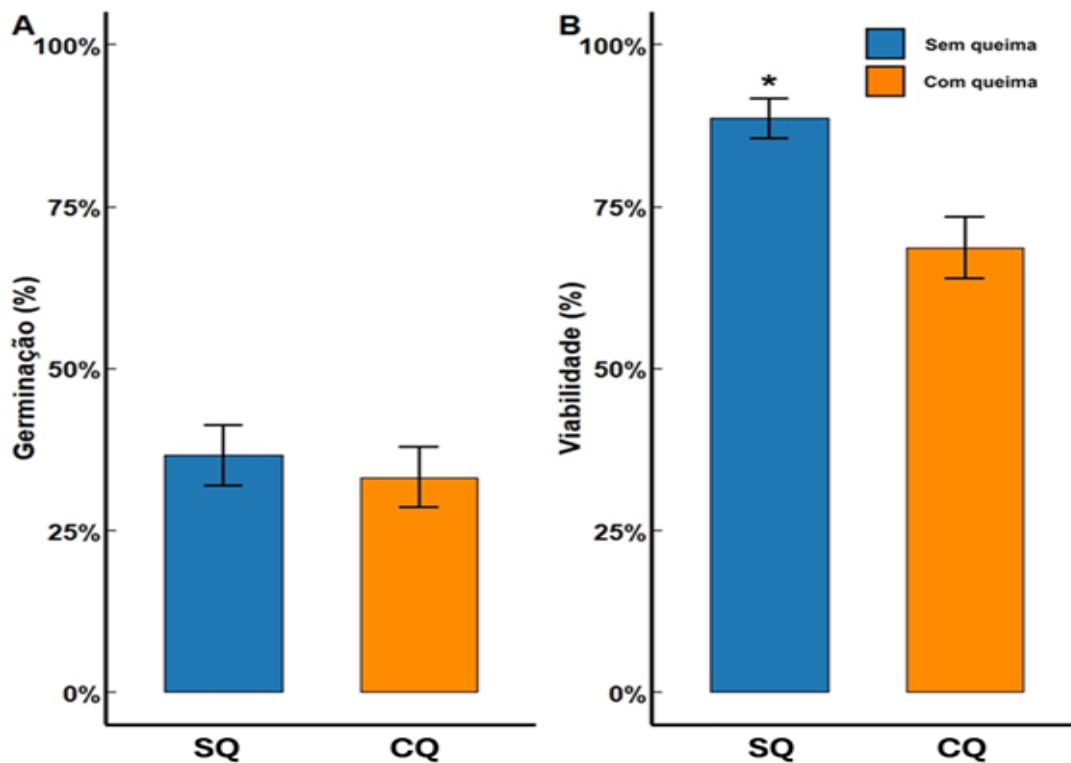


Figura 7. Taxa de germinação (A) e viabilidade (B) das sementes de *Caryocar brasiliense* produzidas na primeira safra pós-queima, no Parque Nacional de Brasília, DF, Brasil, nas parcelas sem queima (SQ) e com queima (CQ). A parcela foi queimada ao final da estação seca de 2021. Asterisco indica diferença significativa entre tratamentos ( $p < 0,05$ ).

## DISCUSSÃO

A ocorrência do fogo em ecossistemas savânicos representa um fator de perturbação cujos impactos extrapolam a simples permanência dos indivíduos no ambiente (Bellingham and Sparrow, 2000; Bond and Midgley, 2001). A sobrevivência após a queima não deve ser compreendida como indicativo de sucesso adaptativo. Em ambientes como o Cerrado, sujeito a distúrbios recorrentes, a permanência dos indivíduos pode mascarar danos estruturais, fenológicos, fisiológicos e reprodutivos que afetam profundamente a dinâmica populacional e a resiliência das espécies lenhosas. Embora alguns estudos relatem adaptações de espécies lenhosas em ambientes

propensos ao fogo como: cascas espessas (Lawes *et al.*, 2011; Pausas, 2015), frutos que protegem as sementes (Cirne and Miranda, 2008; Bicalho *et al.*, 2016), gemas que permitem a formação e desenvolvimento das rebrotas (Clarke *et al.* 2013; Charles-Dominique *et al.*, 2015; Chiminazzo *et al.*, 2021) e órgãos subterrâneos desenvolvidos e abastecidos de água e reservas (De Moraes *et al.*, 2016; Da Silva and Rossatto, 2019), nossos resultados mostram que os efeitos desse distúrbio podem ser amplos e negativos comprometendo etapas reprodutivas posteriores cruciais no ciclo de vida da espécie. A alteração da estrutura e dos ciclos fenológicos dos indivíduos indicam que a recuperação foliar demanda tempo e uso de recursos que podem afetar a formação das estruturas reprodutivas, com implicações diretas na qualidade das sementes produzidas na primeira safra pós-fogo reduzindo o potencial de recrutamentos futuros.

Dois anos após a passagem do fogo, a taxa de mortalidade foi 5%, sugerindo que a espécie é resistente a eventos isolados de queima, confirmando o reportado por Sato (2003) que registrou mortalidade de *C. brasiliense* de 4,8% e 10% somente após a terceira e a quinta queimadas bienais, em Cerrado *sensu stricto*, realizadas em setembro, final da estação chuvosa. Para queimadas realizadas em agosto, Medeiros e Miranda (2005) reportam 50% de mortalidade para indivíduos com diâmetros menores que 5 cm, após duas queimadas anuais, ressaltando que a frequência, época da queima e a estrutura são fatores que podem influenciar a resposta das espécies arbóreas ao fogo.

Para os demais indivíduos, os impactos foram diferenciados: 37,5% sofreram *topkill* e apresentavam diâmetro pré-queima entre 5 cm e 14 cm, intervalo considerado vulnerável, por Hoffmann *et al.* (2009) para espécies arbóreas do Cerrado. Segundo os autores, acima desse valor, a ocorrência de *topkill* é praticamente nula. Todos os indivíduos que sofreram *topkill* produziram rebrotas basais e tiveram o fuste original substituído pela rebrota mais vigorosa, resultando em redução significativa no seu

diâmetro e altura, refletindo uma reorganização estrutural associada ao processo de regeneração pós-fogo (Figura 3A, B). A espessura da casca, importante mecanismo de proteção ao fogo, está diretamente relacionada ao diâmetro do caule (Whelan, 1995; Hoffmann and Solbrig, 2003), portanto, a redução no diâmetro compromete a eficácia desse mecanismo. Como consequência, durante vários anos estes indivíduos estarão mais vulneráveis a futuras queimas (Dantas and Pausas, 2013). Além disso, essa redução na altura mantém os indivíduos dentro da zona de chama, estimada em aproximadamente 2,7 metros para Cerrado *sensu stricto* (De Castro and Kauffman, 1998).

Os indivíduos que não sofreram *topkill* formaram rebrotas aéreas e apresentaram danos estruturais significativos causados pela exposição direta às chamas ou à corrente convectiva (Michaletz and Johnson, 2007). Dois anos após a queima, foi registrada uma diminuição de 28% no número de ramos primários, acompanhada por uma redução de 55,6% na área da copa (Figura 3C, D). Essas perdas estruturais expressivas podem comprometer a área foliar disponível para o restabelecimento dos processos fotossintéticos necessários para as funções primárias da planta (Schutz *et al.*, 2009; Clarke *et al.*, 2013) e, conseqüentemente, o reabastecimento das reservas energéticas essenciais à reprodução (Chapin III *et al.*, 1990). Esses resultados reforçam que a sobrevivência da parte aérea não garante, por si só, a manutenção das funções ecológicas (fluxo de massa e energia e ciclagem e nutrientes) e dos ciclos reprodutivos das espécies a curto e médio prazos como sugerido por Gomes *et al.* (2020) e Machida *et al.* (2021).

O fogo impactou negativamente a fenologia vegetativa e reprodutiva dos indivíduos de *C. brasiliense*. Na parcela CQ, a formação das rebrotas aéreas e a emissão de novas folhas iniciaram-se já no primeiro mês pós-queima, sendo inicialmente

observada em apenas três indivíduos; nos demais, a retomada da atividade fenológica foi gradual. A análise da fenologia foliar mostrou que o impacto foi mais acentuado no primeiro ano pós-queima, quando a intensidade máxima de folhas maduras em CQ foi de 75%, não recuperando ao longo dos dois anos de observação a intensidade máxima registrada para SQ, que foi de 100% (Figura 5A). Esses resultados contrastam com os de Silvério *et al.* (2015) que relataram rápida recuperação da intensidade foliar já no primeiro ano pós-fogo, em áreas em Cerrado *sensu stricto*. Apesar de a atividade foliar parcial observada no primeiro ano pós-fogo, não houve registro de floração nem frutificação neste período (Figura 5B, C). A ausência destas fenofases em CQ, no primeiro ano, observada neste estudo também foi reportada por (Françoso *et al.*, 2014), refletindo os efeitos negativos e prolongados do fogo sobre a reprodução sexuada de *C. brasiliense*.

Em escala de comunidade, Gomes *et al.* (2021) relatam que, para lenhosas do Cerrado, a formação de estruturas reprodutivas tende a ser suprimida no ano da queima, comprometendo a reprodução. Os resultados obtidos para *C. brasiliense* nesse estudo corroboram esse padrão, ao reforçarem a estratégia apresentada para espécies arbóreas em que a recuperação das estruturas vegetativas precede os investimentos em estruturas reprodutivas (Wenk and Falster, 2015), como estratégia de sobrevivência e permanência no sistema (Bond and Midgley, 2001). Esses resultados destacam a importância de estudos de longo prazo (5 a 10 anos) para compreender os efeitos do fogo nos ciclos reprodutivos das espécies arbóreas do Cerrado.

A floração ocorreu de forma síncrona nas parcelas, concentrando-se na estação seca com intensidade máxima maior em SQ. A formação dos frutos também foi sincronizada, porém se concentrou na estação chuvosa favorecendo a dispersão dos diásporos (Oliveira, 2008). A intensidade máxima desta fenofase foi duas vezes maior

em SQ que em CQ (Figura 5B, C). No entanto, não houve diferença no número de flores e frutos por ramo entre as parcelas. A proporção de flores convertidas em frutos foi semelhante entre as parcelas (20% em SQ e 18% em CQ), indicando que a formação destes não foi comprometida pelo fogo. Embora os indivíduos em CQ produzam número flores e frutos semelhantes à SQ, as alterações estruturais causadas após o fogo como a redução significativa no número de ramos primários e na área da copa comprometeram o espaço disponível para a formação das estruturas reprodutivas, como mostrado por Gawryszewski *et al.* (2020) para *Vochysia elliptica*. Essas limitações influenciaram diretamente os processos reprodutivos da espécie. Considerando que as inflorescências de *C. brasiliense* são racemos terminais (Gribel and Hay, 1993; Silva Junior and Santos, 2005) a perda de ramos primários e secundários comprometeu a capacidade de emissão dessas inflorescências. Como resultado cada indivíduo em CQ produziu em média 31 flores e 7 frutos a menos que o de SQ, evidenciando prejuízo quantitativo da reprodução sexuada.

O impacto do fogo pode ir além da redução na produção de frutos e comprometer a qualidade das sementes, essencial para o sucesso da regeneração das espécies após distúrbios. Nos indivíduos em CQ, a capacidade de alocar recursos de forma eficiente para a reprodução pode ter sido limitada pela redução da área de copa funcional, consequência da alteração estrutural e da intensidade de folhas jovens que possuem menor capacidade fotossintética, e pela necessidade de mobilizar reservas para a reconstituição das partes vegetativas danificadas (Bloom *et al.*, 1985; Chapin III *et al.*, 1990; Wenk and Falster, 2015). Isso pode ter afetado as características físicas e fisiológicas das sementes.

No presente estudo, embora o comprimento e a largura dos pirênios tenham sido semelhantes entre as parcelas, com valores similares aos reportados por Vera *et al.*

(2007) (Tabela 1), aqueles provenientes de CQ apresentaram massa significativamente menor ( $p < 0,05$ ). Embora essas diferenças não tenham afetado o percentual de germinação de sementes sob condições controladas, podem representar um fator limitante ao desempenho das plantas em condições naturais. A redução no conteúdo total de carbono (C) nas sementes produzidas em CQ sugere menor aporte de compostos orgânicos durante a formação dos diásporos, possivelmente refletindo um *trade-off* entre alocação para regeneração vegetativa e o investimento reprodutivo após o fogo. Essa limitação na disponibilidade de C, associada à redução nas reservas, podem ter contribuído para a menor massa observada. A diminuição da massa e dos compostos de reservas, especialmente em espécies cujas sementes dependem fortemente do aporte inicial de recursos acumulados, como é caso de *C. brasiliense* que possui germinação lenta, podem impor restrições fisiológicas importantes (Bewley and Black 1994; Fenner and Kitajima 1999).

Esse comprometimento pode afetar o vigor e o crescimento inicial das plântulas (Moles and Westoby 2004) sobretudo em um ecossistema sazonal como o Cerrado, onde a disponibilidade hídrica e a competição por luz impõem desafios adicionais à regeneração (Nardoto *et al.*, 1998), com implicações diretas no recrutamento e, a longo prazo, na dinâmica de populações das espécies.

A germinação de sementes depende primariamente da disponibilidade de água e das condições ambientais adequadas, como temperatura e oxigenação (Bewley and Black, 1994). Importante destacar que, além de um processo germinativo lento, *C. brasiliense* apresenta em condições de campo taxas de germinação variáveis e baixas, próximas a 5% (Nasorry and da Cunha, 2012; da Silva and Leonel, 2017). Nesse contexto, embora cerca de 35% das sementes tenham germinado durante o experimento (Figura 7A), com estímulo à quebra de dormência (Gonçalves, 2013; da Silva Sousa *et*

*al.*, 2017), a viabilidade observada reflete de forma real o potencial germinativo e de estabelecimento em campo.

As sementes produzidas em CQ apresentaram viabilidade significativamente menor comparadas à SQ (Fig. 7B), indicando que o fogo comprometeu a qualidade fisiológica das sementes. Como consequência, cada indivíduo em SQ produziu 15 sementes boas, enquanto para CQ, esse valor caiu pela metade, correspondendo a 180 sementes viáveis/ha em SQ e apenas 39 sementes viáveis/ha em CQ, representando redução de 78% no potencial de recrutamento de novas plântulas. A baixa viabilidade em CQ pode estar relacionada a anomalias embrionárias, como ausência ou má formação da plúmula, essencial para o desenvolvimento das primeiras estruturas aéreas responsáveis pelo início da fotossíntese (Bewley and Black, 1994). A perda da biomassa aérea nos indivíduos em CQ pode ter comprometido a atividade fotossintética exigindo maior mobilização de reservas para a reconstituição da copa. Essa alocação de recursos pode ter afetado diretamente a qualidade fisiológica das sementes, reduzindo o investimento energético na produção de sementes viáveis.

A viabilidade e a massa das sementes são relacionadas às concentrações das reservas internas (Oliveira *et al.*, 2013; Castro *et al.*, 2024) essenciais para superar as primeiras fases da germinação. As concentrações de AST das sementes não apresentaram diferença entre as parcelas (Figura 6A). Embora raramente constituam a principal forma de carboidrato de reserva nas sementes, os açúcares desempenham papel essencial como fonte imediata de carbono prontamente disponível para sustentar os processos metabólicos iniciais da germinação e os primeiros estágios da plântula (Bewley and Black, 1994; Baskin and Baskin, 2014). Apesar da importância dos açúcares, os lipídios se destacam como as principais reservas energéticas em sementes oleaginosas como as de *C. brasiliense* (da Silva Sousa *et al.*, 2017) podendo representar

até metade da massa seca da amêndoa (Lima et al., 2007), atingindo cerca de 65% em espécies como *Caryocar coreacium* (Dresen et al., 1989).

Os lipídios majoritariamente armazenados como triacilgliceróis (TAGs), formados por ácidos graxos (AGs), constituem uma das principais fontes de carbono e energia para o metabolismo das sementes durante a germinação (Fenner and Kitajima, 1999; Baskin and Baskin, 2014; Franco et al., 2023). No presente estudo, as sementes produzidas em CQ apresentaram concentrações menores de lipídios, resultando uma diferença média de 5,4% em relação a SQ (Figura 6B). A redução dos teores lipídicos pode comprometer os processos importantes como a respiração e a expansão celular nas fases iniciais do crescimento (Ali and Elozeiri, 2017) afetando diretamente a emergência e o vigor das plântulas (Purkrtova et al., 2008). Esse resultado sugere uma limitação na alocação de recursos energéticos para as sementes em CQ, decorrente da necessidade de recuperação das estruturas afetadas pelo fogo. Embora *C. brasiliense* seja considerada uma espécie tolerante ao fogo, em termos de sobrevivência, os efeitos de um único evento de queima são duradouros. A permanência dos indivíduos não representa, por si só, êxito adaptativo, especialmente diante das severas limitações reprodutivas observadas e também da severidade das respostas de permanência em função do aumento da frequência do fogo. A regeneração natural do pequi depende exclusivamente das sementes; naturalmente limitada por uma baixa germinação e embriões imaturos, a espécie apresenta em áreas queimadas ainda menor produção e viabilidade das sementes o que implicará diretamente em redução no recrutamento de novos indivíduos. Mesmo nos casos em que a germinação ocorre, o cenário é agravado pelo lento crescimento dos indivíduos: plântulas de *C. brasiliense* com diâmetro de 0,6 cm podem demorar mais de 50 anos para atingir o diâmetro mínimo reprodutivo (7,3 cm), considerando o crescimento médio de 0,6 mm/ano (Zardo and Henriques, 2011).

Além disso, o restabelecimento da biomassa perdida no processo de *topkill* necessita de 17 a 65 anos, dependendo do diâmetro do indivíduo afetado (Gomes *et al.*, 2021). Nossos resultados reforçam os potenciais prejuízos à regeneração populacional de *C. brasiliense* em áreas submetidas ao fogo. A perda de estruturas reprodutivas, aliada à redução de massa, viabilidade e teor de lipídios das sementes, somada à lenta recuperação da biomassa evidencia que os efeitos do fogo prejudicam de forma duradora a funcionalidade ecológica desta espécie. Esse cenário se torna ainda mais preocupante frente às mudanças climáticas e alteração dos regimes de fogo de origem antrópica no Cerrado, caracterizados por maior frequência e severidade e ocorrerem em época distinta dos naturais (Silva *et al.*, 2011; IPAM and MapBiomass, 2024). A recorrência desses eventos ameaça os processos de regeneração natural das espécies nativas. Embora esse estudo tenha sido realizado com *C. brasiliense*, torna-se essencial ampliar as investigações para outras espécies arbóreas do Cerrado, a fim de subsidiar estratégias mais eficazes de conservação, restauração ecológica e manejo do fogo.

## CONCLUSÃO

Os resultados desse estudo demonstraram que o fogo afetou significativamente a estrutura e a dinâmica reprodutiva de *C. brasiliense*, com alterações na altura, diâmetro, número de ramos e área da copa, comprometendo a arquitetura dos indivíduos. Esse impacto estrutural causou diminuição expressiva na formação de folhas, flores e frutos, resultando em redução de 78% na produção de sementes viáveis/ha em CQ. Sementes mais leves, com menor teor de lipídios e embriões malformados indicam restrições fisiológicas importantes que podem comprometer tanto o recrutamento de novos indivíduos, como o vigor das plântulas formadas. Este estudo representa um avanço relevante ao investigar, pela primeira vez, a qualidade fisiológica das sementes

de uma espécie chave arbórea do Cerrado no primeiro ciclo reprodutivo pós-fogo, destacando seu papel central na manutenção da variabilidade genética e ocupação de novos espaços. Entretanto reconhecemos que a avaliação restrita à primeira safra após a queima representa uma limitação deste estudo. Recomendamos, portanto, o monitoramento dos ciclos reprodutivos subsequentes para esclarecer por quanto tempo os efeitos do fogo prevalecem nos atributos morfológicos, fisiológicos e funcionais das sementes. A intensificação dos incêndios antrópicos representa uma ameaça crescente à integridade de espécies arbóreas, agravando a vulnerabilidade daquelas com ciclos reprodutivos mais sensíveis e lentos, como *C. brasiliense*. Portanto, sugerimos que os programas de Manejo Integrado do Fogo incorporem criteriosamente o conhecimento dos ciclos reprodutivos das espécies, para garantir a conservação efetiva e duradoura dessas populações. Assim torna-se essencial ampliar as investigações para outras espécies arbóreas do Cerrado, a fim de subsidiar estratégias mais eficazes de preservação, restauração ecológica e manejo do fogo.

## REFERÊNCIAS

- Ali AS, Elozeiri AA. 2017. Metabolic processes during seed germination In: *Advances in Seed Biology*. InTechOpen, 141–166.
- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, De Moraes Gonçalves JL, Sparovek G. 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22: 711–728.
- Amaral LIV, Gaspar M, Costa PMF, Aidar MPM, Buckeridge MS. 2007. Novo método enzimático rápido e sensível de extração e dosagem de amido em materiais vegetais. *Hoehnea* 34: 425–431.
- Antunes EC, Zuppa Neto TO, Antoniosi Filho NR, Castro SS. 2006. Utilização do pequi (*Caryocar brasiliense* Camb) como espécie recuperadora de ambientes degradados no cerrado e fornecedora de matéria prima para a produção de biodiesel In: *I Congresso da Rede Brasileira de Tecnologia de Biodiesel*. Brasília.
- Appenzato-da-Glória B, Cury G, Soares MKM, Rocha R, Hayashi AH. 2008. Underground systems of Asteraceae species from the Brazilian Cerrado. *Journal of the Torrey Botanical Society* 135: 103–113.
- Aquino FDG, de Oliveira MC, Ribeiro JF, Passos FB. 2009. *Módulos para recuperação de Cerrado com espécies nativas de uso múltiplo*. Planaltina, DF: Embrapa Cerrados.
- Baskin C, Baskin JM. 2014. *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. San Diego: Academic Press.
- Bellingham PJ, Sparrow AD. 2000. Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos* 89: 409–416.
- Bernardes TG, Naves R V., Rezende CFA, Borges JD, Chaves LJ. 2008. Propagação sexuada do pequi (*Caryocar brasiliense* Camb.) estimulada por ácido giberélico. *Pesquisa Agropecuária*

- Tropical* 38: 71–77. Bewley JD, Black M. 1994. *Seeds: physiology of development and germination*. New York: Plenum Press.
- Bicalho EM, Rosa BL, Souza AED, Rios CO, Pereira EG. 2016. Do the structures of macaw palm fruit protect seeds in a fire-prone environment? *Acta Botanica Brasiliica* 30: 540–548.
- Bloom AJ, Chapin FS, Mooney HA. 1985. Resource limitation in plants--an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 363–392. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.16.1.363
- Bond WJ, van Wilgen BW. 1996. Surviving fires — vegetative and reproductive responses In: *Fire and Plants. Population and Community Biology Series*. Dordrecht: Springer.
- Bond WJ, Midgley JJ. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in ecology & evolution* 16: 45–51. DOI: 10.1016/S0169-5347(00)02033-4
- Bond W J, Keeley JE. 2005. Fire as a global ‘herbivore’: the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 20: 387–394. Carbone LM, Tavella J, Marquez V, Ashworth L, Pausas JG, Aguilar R. 2025. Fire effects on pollination and plant reproduction: a quantitative review. *Annals of Botany* 135: 43–56.
- Carmona R, Ferreira DFN, Da Costa TE, Júnior LCC, de Oliveira Júnior AA. 2022. Seed size and presence of thorns in *Caryocar brasiliense* on seedling emergence. *Bioscience Journal*, 38(e38010), 1981-3163.
- Catana AJ. 1963. The wandering quarter method of estimating population density. *Ecology* 44: 349–360.

- Cavalcante TRM, Naves R V., Franceschinelli E V., Silva RPD. 2009. Polinização e formação de frutos em araticum. *Bragantia* 68: 13–21. Chapin III FS, Schulze ED, Mooney HA. 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Annual review of ecology and systematics* 21: 423–447. Charles-Dominique T, Beckett H, Midgley GF, Bond WJ. 2015. Bud protection: a key trait for species sorting in a forest-savanna mosaic. *New Phytologist* 207: 1052–1060.
- Chiminazzo MA, Bombo AB, Charles-Dominique T, Fidelis A. 2021. Your best buds are worth protecting: Variation in bud protection in a fire-prone cerrado system. *Functional Ecology* 35: 2424–2434.
- Cirne P, Miranda HS. 2008. Effects of prescribed fires on the survival and release of seeds of *Kielmeyera coriacea* (Spr.) Mart.(Clusiaceae) in savannas of Central Brazil. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 20: 197–204.
- Clarke PJ, Lawes MJ, Midgley JJ, *et al.* 2013. Resprouting as a key functional trait: How buds, protection and resources drive persistence after fire. *New Phytologist* 197: 19–35.
- Coutinho LM. 1990. Fire in the ecology of the Brazilian cerrado In: *Fire in the tropical biota: ecosystem processes and global challenges*. Berlin: Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 82–105.
- da Silva BHP, Rossatto DR. 2019. Are underground organs able to store water and nutrients? A study case in non-arboreal species from the Brazilian Cerrado. *Theoretical and Experimental Plant Physiology* 31: 413–421.
- da Silva EC, Leonel L V. 2017. Avaliação da germinação de sementes de pequizeiro (*Caryocar brasiliense* Camb.) submetidas em diferentes concentrações de ácido giberélico. *Revista Cultura Agronômica* 26: 217–223. da Silva Sousa ÂM, Lopes PSN, Ribeiro LM, Andrade MS, Mercadante-Simões MO. 2017. Structural

- aspects of germination control in pyrenes of *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae). *Trees* 31: 887–902.
- Dantas VDL, Pausas JG. 2013. The lanky and the corky: fire-escape strategies in savanna woody species. *Journal of Ecology* 101: 1265–1272.
- De Almeida SP, Proença CE, Sano SM, Ribeiro JF. 1998. *Cerrado: espécies vegetais úteis*. Planaltina, DF: EMBRAPA-CPAC.
- De Castro EA, Kauffman JB. 1998. Ecosystem structure in the Brazilian Cerrado: a vegetation gradient of aboveground biomass, root mass and consumption by fire. *Journal of Tropical Ecology* 14: 263–283.
- de Melo JT. 1988. *Fatores relacionados com a dormência de sementes de pequi (Caryocar brasiliense Camb.)*. Master's Dissertation, Universidade de São Paulo, Brazil.
- de Moraes MG, de Carvalho MAM, Franco AC, Pollock CJ, Figueiredo-Ribeiro RDCL. 2016. Fire and drought: soluble carbohydrate storage and survival mechanisms in herbaceous plants from the Cerrado. *BioScience* 66: 107–117.
- de Resende Castro LM, Vinson CC, André MDSF, Williams TCR, Pereira LAR. 2024. *Qualea grandiflora* Mart. (Vochysiaceae) seed reserves and aluminum: Usage and mobilization during germination and seedling development. *Plant Species Biology* 39: 205–219. D
- Dombroski JLD, Paiva R, Alves JMC, *et al.* 2010. Physiologic dormancy breaking methods of *Caryocar brasiliense* Camb. *CERNE* 16: 131–136.
- Dresen H, Prasad RBN, Gülz PG. 1989. Composition of lipids of piqui (*Caryocar coriaceum* Wittm.) seed and pulp oil. *Zeitschrift für Naturforschung C* 44: 739–742.
- Durigan G, Ratter JA. 2016. The need for a consistent fire policy for Cerrado conservation. *Journal of Applied Ecology* 53: 11–15.

- El Omari B. 2022. Accumulation versus storage of total non-structural carbohydrates in woody plants. *Trees* 36: 869–881.
- Felfili J, Silva Júnior MCD, Dias BJ, Rezende A V. 1999. Estudo fenológico de *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville no cerrado sensu stricto da Fazenda Água Limpa no Distrito Federal, Brasil. *Brazilian Journal of Botany* 22: 83–90.
- Fenner M, Kitajima K. 1999. Seed and seedling ecology In: Pugnaire F, Valladares F, eds. *Handbook for functional plant ecology*. New York: CRC Press, 589–621.
- Fiedler NC, Azevedo INCD, Rezende A V., Medeiros MBD, Venturoili F. 2004. Efeito de incêndios florestais na estrutura e composição florística de uma área de cerrado sensu stricto na fazenda Água Limpa-DF. *Revista Árvore* 28: 129–138.
- Fournier L. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24: 422–423.
- França, H., Ramos-Neto, M. B., & Setzer, A. (2007). O fogo no Parque Nacional das Emas (Série Biodiversidade 27). *Brasília: MMA*, 1-140.
- Franco AC, de Melo RB, Ferreira CS, Williams TCR. 2023. Anemochorous and zoochorous seeds of trees from the Brazilian savannas differ in fatty acid content and composition. *AoB Plants* 15: plad042.
- Françoso RD, Dexter KG, Machado RB, et al. 2020. Delimiting floristic biogeographic districts in the Cerrado and assessing their conservation status. *Biodiversity and Conservation* 29: 1477–1500.
- Françoso R, Guaraldo ADC, Prada M, Paiva AO, Mota EH, Pinto JRR. 2014. Fenologia e produção de frutos de *Caryocar brasiliense* Cambess. E *Enterolobium gummiferum* (Mart.) J.F.Macbr. em diferentes regimes de queima. *Revista Árvore* 38: 579–590.

- Gawryszewski FM, Sato MN, Miranda HS. 2020. Frequent fires alter tree architecture and impair reproduction of a common fire-tolerant savanna tree (H Rennenberg, Ed.). *Plant Biology* 22: 106–112.
- Gomes L, Lenza E, Souchie FF, *et al.* 2021. Long-term post-fire resprouting dynamics and reproduction of woody species in a Brazilian savanna. *Basic and Applied Ecology* 56: 58–71.
- Gonçalves M. 2013. *Germinação de pequi (Caryocar brasiliense Camb.) em diferentes tratamentos térmicos*. Master's Dissertation, Universidade Federal de Goiás, Brazil.
- Gribel R, Hay JD. 1993. Pollination ecology of *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae) in Central Brazil cerrado vegetation. *Journal of Tropical Ecology* 9: 199–211.
- Hartmann H, Adams HD, Hammond WM, *et al.* 2018. Identifying differences in carbohydrate dynamics of seedlings and mature trees to improve carbon allocation in models for trees and forests. *Environmental and Experimental Botany* 152: 7–18.
- Hoffmann WA, Adasme R, Haridasan M, *et al.* 2009. Tree topkill, not mortality, governs the dynamics of savanna-forest boundaries under frequent fire in central Brazil. *Ecology* 90: 1326–1337.
- Hoffmann WA, Geiger EL, Gotsch SG, *et al.* 2012. Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: How plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecology Letters* 15: 759–768.
- Hoffmann WA, Solbrig OT. 2003. The role of topkill in the differential response of savanna woody species to fire. *Forest Ecology and Management* 180: 273–286.
- IPAM M. 2024. Monitor do Fogo: atualização de 2024.
- Lakon G. 1949. The topographical tetrazolium method for determining the germinating capacity of seeds. *Plant Physiology* 24: 389–394.

- Lamont BB, Downes KS. 2011. Fire-stimulated flowering among resprouters and geophytes in Australia and South Africa. *Plant Ecology* 212: 2111–2125.
- Lawes MJ, Adie H, Russell-Smith J, Murphy B, Midgley JJ. 2011. How do small savanna trees avoid stem mortality by fire? the roles of stem diameter, height and bark thickness. *Ecosphere* 2: art42.
- Lenza E, Klink CA. 2006. Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. *Revista Brasileira de Botânica* 29: 627–638.
- Leprince O, Bronchart R, Deltour R. 1990. Changes in starch and soluble sugars in relation to the acquisition of desiccation tolerance during maturation of *Brassica campestris* seed. *Plant, Cell & Environment* 13: 539–546.
- Lima AD, Silva AMDO, Trindade RA, Torres RP, Mancini-Filho JORGE. 2007. Composição química e compostos bioativos presentes na polpa e na amêndoa do pequi (*Caryocar brasiliense*, Camb.). *Revista Brasileira de Fruticultura* 29: 695–698.
- Lopes PSN, Pereira A V., Pereira EBC, Martins ER, Fernandes RC. 2016. *Caryocar brasiliense*: pequi. Espécies nativas da flora brasileira de valor econômico atual ou potencial: plantas para o futuro: Região Centro-Oeste.
- Machida WS, Gomes L, Moser P, *et al.* 2021. Long term post-fire recovery of woody plants in savannas of central Brazil. *Forest Ecology and Management* 493: 119255.
- Massi KG, Eugênio CUO, Franco AC. 2017. Post-fire reproduction of herbs at a savanna-gallery forest boundary in Distrito Federal, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 77: 876–886.
- Medeiros MBD, Miranda HS. 2005. Mortalidade pós-fogo em espécies lenhosas de campo sujo submetido a três queimadas prescritas anuais. *Acta Botanica Brasilica* 19: 493–500.

- Medeiros MB, Miranda HS. 2008. Post-fire resprouting and mortality in Cerrado woody plant species over a three-year period. *Edinburgh Journal of Botany* 65: 53–68.
- Menezes LS, de Oliveira AM, Santos FL, *et al.* 2022. Lightning patterns in the Pantanal: Untangling natural and anthropogenic-induced wildfires. *Science of The Total Environment* 820: 153021.
- Metherel AH, Taha AY, Izadi H, Stark KD. 2009. The application of ultrasound energy to increase lipid extraction throughput of solid matrix samples (flaxseed). *Prostaglandins, Leukotrienes and Essential Fatty Acids* 81: 417–423.
- Michaletz ST, Johnson EA. 2007. How forest fires kill trees: A review of the fundamental biophysical processes. *Scandinavian Journal of Forest Research* 22: 500–515.
- Miranda HS, Sato NS, Nascimento WN, Aires FS. 2009. Fires in the cerrado, the Brazilian savanna In: *Tropical Fire Ecology: Climate Change, Land Use and Ecosystem Dynamics*.427–450.
- Moles AT, Westoby M. 2004. Seed mass and seedling establishment after fire in Kuring-gai Chase National Park, Sydney, Australia. *Austral Ecology* 29: 383–390.
- Munhoz CBR, Felfili JM. 2005. Fenologia do estrato herbáceo-subarbustivo de uma comunidade de campo sujo na Fazenda Água Limpa no Distrito Federal, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 19: 979–988.
- Nardoto GB, Souza MP, Franco AC. 1998. Estabelecimento e padrões sazonais de produtividade de *Kielmeyera coriacea* (Spr) Mart. nos cerrados do Planalto Central: efeitos do estresse hídrico e sombreamento. *Brazilian Journal of Botany* 21(3): 313-319.
- Nasorry DC, da Cunha MF. 2012. Quebra da dormência e emergência de plântulas de sementes de pequi, *Caryocar brasiliense*. *Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável* 7: 46.

- Oliveira PEAM. 2008. Fenologia e biologia reprodutiva de espécies do Cerrado In: *Cerrado: ecologia e flora*. Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica, 273–290.
- Oliveira NCC, Lopes PSN, Ribeiro LM, Mercandante-Simões MO, Oliveira LAA, Silvério FO. 2013. Seed structure, germination, and reserve mobilization in *Butia capitata* (Arecaceae). *Trees* 27: 1633–1645.
- Oliveira PE, Silva JCS. 1993. Reproductive biology of two species of *Kielmeyera* (Guttiferae) in the cerrados of Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 9: 67–79.
- Palermo AC, Miranda HS. 2012. Efeito do fogo na produção de frutos de *Qualea parviflora* Mart.(Vochysiaceae) em cerrado sensu stricto. *Revista Árvore* 36: 685–693.
- Pausas JG, Keeley JE. 2014. Evolutionary ecology of resprouting and seeding in fire-prone ecosystems. *New Phytologist* 204: 55–65.
- Pausas JG. 2015. Bark thickness and fire regime. *Functional Ecology* 29: 315–327.
- Pausas JG, Keeley JE. 2017. Epicormic Resprouting in Fire-Prone Ecosystems. *Trends in Plant Science* 22: 1008–1015.
- Pausas JG, Lamont BB, Paula S, Appezzato-da-Glória B, Fidelis A. 2018. Unearthing belowground bud banks in fire-prone ecosystems. *New Phytologist* 217: 1435–1448.
- Pilon NA, Hoffmann WA, Abreu RC, Durigan G. 2018. Quantifying the short-term flowering after fire in some plant communities of a cerrado grassland. *Plant Ecology and Diversity* 11: 259–266.
- Purkrtova Z, Jolivet P, Miquel M, Chardot T. 2008. Structure and function of seed lipid body-associated proteins. *Comptes Rendus. Biologies* 331: 746–754.
- Ramadan MF, Kinni SG, Rajanna LN, Seetharam YN, Seshagiri M, Mörsel JT. 2009. Fatty

- acids, bioactive lipids and radical scavenging activity of *Celastrus paniculatus* Willd. seed oil. *Scientia Horticulturae* 123: 104–109.
- Ramos-Neto MB, Pivello VR. 2000. Lightning fires in a Brazilian Savanna National Park: Rethinking management strategies. *Environmental Management* 26: 675–684.
- Reatto A, Correia JR, Spera ST, Martins ÉDS. 1998. Solos do bioma Cerrado: aspectos pedológico In: *Cerrado: ambiente e flora*. Planaltina - DF: Embrapa-CPAC, 47–86.
- Ribeiro JF, Walter BMT. 2008. As principais fitofisionomias do bioma Cerrado In: Sano SM, Almeida SP, eds. *Cerrado: ecologia e flora*. Planaltina: Embrapa Cerrados.
- Santos FS, Santos RF, Dias PP, Zanão Jr LA, Tomassoni F. 2013. A cultura do Pequi (*Caryocar brasiliense* Camb.). *Acta Iguazu* 2: 46–57.
- Sato MN. 2003. Efeito a longo prazo de queimadas prescritas na estrutura da comunidade de lenhosas da vegetação do Cerrado *sensu stricto*. PhD Thesis, Universidade de Brasília, Brazil.
- Schmidt IB, Moura LC, Ferreira MC, *et al.* 2018. Fire management in the Brazilian savanna: First steps and the way forward. *Journal of Applied Ecology* 55: 2094–2101.
- Schutz AEN, Bond WJ, Cramer MD. 2009. Juggling carbon: Allocation patterns of a dominant tree in a fire-prone savanna. *Oecologia* 160: 235–246.
- Silva DM, de Paula Loiola P, Rosatti NB, Silva IA, Cianciaruso M V., Batalha MA. 2011. Os efeitos dos regimes de fogo sobre a vegetação de cerrado no Parque Nacional das Emas, GO: considerações para a conservação da diversidade. *Biodiversidade Brasileira* 1: 26–39.
- Silva Junior MCD, Santos GC. 2005. *100 árvores do cerrado: guia de campo*. Brasília: Rede de sementes do cerrado.

- Silvério D V., Pereira OR, Mews HA, Maracahipes-Santos L, Santos JOD, Lenza E. 2015. Surface fire drives short-term changes in the vegetative phenology of woody species in a Brazilian savanna. *Biota Neotropica* 15.
- Simon MF, Grether R, de Queiroz LP, Skema C, Pennington RT, Hughes CE. 2009. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 20359–20364.
- Souchie FF, Pinto JRR, Lenza E, Gomes L, Maracahipes-Santos L, Silvério D V. 2017. Post-fire resprouting strategies of woody vegetation in the Brazilian savanna. *Acta Botanica Brasilica* 31: 260–266.
- Spadoni GL, Moris J V., Segura-Garcia C, *et al.* 2025. Devegetation is a widespread driver of fire in the Brazilian Cerrado. *Journal of Environmental Management* 385.
- Vera R, de Souza ERB, Fernandes EP, *et al.* 2007. Caracterização física e química de frutos do pequi ( *Caryocar brasiliense* Camb.) oriundos de duas regiões no estado de Goiás, Brasil. *Pesquisa Agropecuária Tropical* 37: 93–99.
- Wenk EH, Falster DS. 2015. Quantifying and understanding reproductive allocation schedules in plants. *Ecology and Evolution* 5: 5521–5538.
- Whelan RJ. 1995. *The Ecology of Fire*. Cambridge university press.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, *et al.* 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821-827.
- Zardo RN, Henriques RPB. 2011. Growth and fruit production of the tree *Caryocar brasiliense* in the Cerrado of central Brazil. *Agroforestry Systems* 82: 15–23.
- Zupo T, Daibes LF, Pausas JG, Fidelis A. 2021. Post-fire regeneration strategies in a frequently burned Cerrado community. *Journal of Vegetation Science* 32.

Zuur AF, Ieno EN, Smith, GM. 2007. *Analysing ecological data* (Vol. 680). New York:  
Springer.

**CAPÍTULO 3**  
**FOGO COMO FATOR LIMITANTE DA RECUPERAÇÃO**  
**ESTRUTURAL E REPRODUTIVA DE ESPÉCIES LENHOSAS DO**  
**CERRADO**

**RESUMO**

O fogo é um distúrbio natural presente no Cerrado, contudo alterações recentes em seu regime, intensificadas por ações antrópicas, têm modificado a dinâmica regenerativa das espécies lenhosas. Neste estudo investigamos como árvores e arbustos respondem à queima, avaliando sua recuperação estrutural e fenológica e as implicações dessas respostas para a persistência dos indivíduos. Foram monitoradas três espécies arbustivas (*Calliandra dysantha* Benth., *Jacaranda ulei* Bureau & K. Schum. e *Protium ovatum* Engl.) e três arbóreas (*Caryocar brasiliense* Cambess., *Dalbergia miscolobium* Benth. e *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc.), quanto ao crescimento das rebrotas aéreas e basais e ao acompanhamento da fenologia vegetativa e reprodutiva, durante 12 meses para os arbustos e 30 meses para as árvores. O fogo resultou em baixa mortalidade nas árvores e causou *topkill* em 100% dos arbustos. Todas as espécies sofreram redução na altura, variando 15% em *C. brasiliense* a 50% em *J. ulei*. Houve perdas significativas no número de ramos primários (28% a 37%) e redução na área da copa, alcançando 55% em *K. coriacea* e 75% em *C. dysantha*. A recuperação foliar foi parcial nas árvores, que mantiveram menor cobertura na área queimada, enquanto os arbustos rapidamente restabeleceram sua cobertura foliar (*P. ovatum* e *C. dysantha*). Apenas duas espécies (*C. brasiliense* e *P. ovatum*) completaram seus ciclos reprodutivos durante o período de observação. Nossos resultados mostram que, embora a mortalidade tenha sido baixa, a recuperação estrutural e fenológica foi parcial e limitada, refletindo em perdas

funcionais que comprometem a reposição da biomassa e a reprodução sexuada em curto prazo. Em um cenário de aumento na frequência e severidade dos incêndios, essas limitações podem ameaçar a dinâmicas das populações e comunidades do Cerrado com alterações nos fluxos de massa e energia devido a perda de área fotossintetizante resultante da redução significativa na área da copa das espécies lenhosas. Destacamos, portanto, a importância de estratégias de manejo do fogo que garantam intervalos adequados entre as queimadas (5 a 10 anos), permitindo a recuperação funcional e reprodutiva das espécies lenhosas.

**Palavras - chave:** Cerrado, fogo, regeneração, estrutura, rebrota, fenologia, árvores, arbustos, recrutamento

## ABSTRACT

Fire is a natural disturbance present in the Cerrado, but recent changes in its regime, intensified by anthropogenic actions, have altered the regenerative dynamics of woody species. In this study, we investigated how trees and shrubs respond to burning, assessing their structural and phenological recovery and the implications of these responses for the persistence of individuals. Three shrub species (*Calliandra dysantha* Benth., *Jacaranda ulei* Bureau & K. Schum. and *Protium ovatum* Engl.) and three tree species (*Caryocar brasiliense* Cambess., *Dalbergia miscolobium* Benth. and *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc.) were monitored for aerial and basal regrowth and vegetative and reproductive phenology for 12 months for shrubs and 30 months for trees. The fire resulted in low mortality in trees and caused topkill in 100% of shrubs. All species suffered a reduction in height, ranging from 15% in *C. brasiliense* to 50% in *J. ulei*. There were significant losses in the number of primary branches (28% to 37%) and a reduction in canopy area, reaching 55% in *K. coriacea* and 75% in *C. dysantha*. Leaf recovery was partial in trees, which maintained lower coverage in the burned area, while shrubs quickly reestablished their leaf coverage (*P. ovatum* and *C. dysantha*). Only two species (*C. brasiliense* and *P. ovatum*) completed their reproductive cycles during the observation period. Our results show that, although mortality was low, structural and phenological recovery was partial and limited, reflecting functional losses that compromise biomass replacement and sexual reproduction in the short term. In a scenario of increased frequency and severity of fires, these limitations may threaten the dynamics of Cerrado populations and communities with changes in mass and energy flows due to the loss of photosynthetic area resulting from a significant reduction in the canopy area of woody species. We therefore highlight the importance of fire

management strategies that ensure adequate intervals between burns (5 to 10 years), allowing for the functional and reproductive recovery of woody species.

**Keywords:** Cerrado, fire, regeneration, structure, regrowth, phenology, trees, shrubs, recruitment

## INTRODUÇÃO

O fogo é um distúrbio ecológico chave nos ecossistemas savânicos, atuando como um filtro seletivo que molda a composição florística, a estrutura da vegetação e a evolução de traços funcionais associados à tolerância e recuperação pós-distúrbio (Bond & Keeley 2005; Pausas & Keeley 2014). No Cerrado, o fogo tem sido recorrente por milhões de anos, favorecendo espécies adaptadas a condições ambientais, como seca sazonal prolongada, solos pobres e queimas periódicas (Simon et al. 2009). Historicamente, os incêndios naturais ocorriam com menor frequência, de 1 a 10 anos e eram espacialmente irregulares e iniciados por raios (Ramos-Neto & Pivello 2000; França et al. 2007), favorecendo a regeneração das espécies e a manutenção dos ciclos ecológicos. Nas últimas décadas, no entanto, as ações humanas alteraram consideravelmente o regime de fogo, aumentando sua frequência e tornando os incêndios mais severos e homogêneos (Menezes et al. 2022; Spadoni et al. 2025). Esses novos padrões podem ultrapassar os limites de tolerância evolutiva das lenhosas, comprometendo sua capacidade de recuperação estrutural, afetando padrões fenológicos e reduzindo a reprodução sexuada das espécies (Pausas & Keeley, 2014). A coexistência das espécies lenhosas do Cerrado com o fogo favoreceu o desenvolvimento de adaptações morfológicas e fisiológicas que contribuem para sua persistência diante deste distúrbio recorrente, com algumas diferenças entre arbustos e árvores. As árvores, por atingirem maior porte e normalmente escaparem da zona de chama, investem em casca espessa (Charles-Dominique et al. 2015; Pausas 2015), frutos que protegem as sementes, tegumento espesso (Cirne & Miranda 2008), além de órgãos subterrâneos desenvolvidos e abastecidos de reservas e gemas (De Moraes et al. 2016; Pausas et al. 2018; Silva & Rossatto 2019). Já os arbustos, que são menores e permanecem integralmente na zona de chama, investem em estruturas que lhes conferem rápida

regeneração pós-fogo, como um banco de gemas protegido em órgãos subterrâneos, além do armazenamento de reservas (Clarke et al. 2013; Pausas et al. 2016; Klimešová 2024), garantindo a sobrevivência e o restabelecimento vegetativo, após eventos de *topkill* (Schutz 2009; Clarke et al. 2013; Pausas & Keeley 2014; Zeppel et al. 2015).

A formação de rebrota após o fogo representa um mecanismo essencial para a persistência das espécies lenhosas, especialmente em ambientes sujeitos a distúrbios como o Cerrado (Bellingham & Sparrow 2000; Bond & Midgley 2001; Pausas et al. 2016). Essas estratégias variam entre árvores e arbustos, refletindo adaptações às diferentes pressões seletivas impostas pelo fogo. Nas árvores, os indivíduos que sofrem *topkill* regeneram-se por meio de rebrotas basais (Hoffmann & Solbrig 2003; Clarke et al. 2013) e podem permanecer sem recrutar novos indivíduos por décadas (Gomes et al. 2021; Machida et al. 2021), até que todas suas estruturas sejam recuperadas e a altura mínima para reprodução, alcançada. Para os arbustos, esse tempo é consideravelmente menor devido ao menor porte e às estruturas energeticamente mais favoráveis. As árvores, quando escapam do *topkill* podem rebrotar a partir de gemas localizadas na copa ou nos ramos remanescentes possibilitando a recuperação de suas copas em menor intervalo de tempo (Clarke et al. 2013; Pausas & Keeley 2017), o que contribui para a reposição da área de assimilação, formação das estruturas vegetativas, reprodutivas e novos recrutamentos. Essas respostas impactam diretamente na estrutura e dinâmica das comunidades vegetais.

A fenologia das espécies lenhosas pode ser, em um primeiro momento, alterada pelo fogo, estimulando a floração (Fidelis & Zironi 2021), prejudicando ou sendo indiferente às espécies (Françoso et al. 2014; Dodonov et al. 2018), entretanto, essas respostas variam entre os estratos. Para os arbustos, há relatos de floração no mesmo ano da queima, com recuperação vegetativa precedendo a reprodutiva (Hoffmann 1998;

Franceschinelli et al. 2005; Silva & Santos, 2008; Sousa & Cunha 2018). Outros estudos reportam redução na produção de frutos no mesmo ano da queima (Sanaiotti & Magnusson, 1995; Hoffmann 1998; Franceschinelli et al. 2005). Para o estrato arbóreo há relatos de ausência de floração (Françoso et al. 2014) ou frutificação no ano seguinte a queima (Palermo & Miranda, 2012; Dodonov et al. 2018). Essas respostas fenológicas refletem a forma como as plantas ajustam o momento e a intensidade das fases reprodutivas e vegetativas em resposta aos danos causados pelo fogo. A ausência da fenofase pode ser explicada pelo balanço energético após a passagem do fogo e as reservas disponíveis no indivíduo. A alocação de recursos para repor as estruturas vegetativas, prioritariamente, pode comprometer a formação das estruturas reprodutivas, já que o custo para reprodução e crescimento são altos (Bloom et al. 1985; Wenk & Falster 2015; Capítulo 1). Isso pode variar conforme as condições ambientais e janelas de oportunidades que otimizem essa alocação, para maximizar a reprodução, principalmente em ambientes sujeitos a estresses periódicos (Bloom et al. 1985; El Omari 2022; Reed & Hood 2024).

O objetivo deste estudo foi investigar como o fogo influencia a recuperação estrutural e fenológica de espécies lenhosas do Cerrado, comparando três espécies arbóreas e três arbustivas. Especificamente, foram avaliados (1) os impactos do fogo sobre estrutura, considerando métricas como diâmetro, altura, número de ramos primários e área da copa dos indivíduos; (2) os padrões de recuperação vegetativa, por meio de caracterização e comparação dos tipos de rebrotas entre árvores e arbustos; (2) as respostas fenológicas, com foco nas fases vegetativa e reprodutiva, monitoradas durante 12 meses para os arbustos e 30 meses para as árvores.

## MATERIAL E MÉTODOS

### Espécies estudadas

O estudo foi realizado com seis espécies de ampla distribuição no Cerrado sendo três arbustivas (*Calliandra dysantha* Benth., *Jacaranda ulei* Bureau & K. Schum. e *Protium ovatum* Engl.) e três arbóreas (*Caryocar brasiliense* Cambess., *Dalbergia miscolobium* Benth. e *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc.). *Calliandra dysantha* é uma espécie brevidecídua, apresenta floração entre fevereiro e outubro com inflorescências dispostas em glomérulos. A frutificação ocorre de agosto a outubro com formação de 1 a 3 frutos em média, por planta contendo de três a sete sementes (WFO 2023). As sementes são pequenas, duras, lisas e apresentam dispersão autocórica. A altura da espécie varia de 0,6 a 1,5 m (Souza 2015). *Jacaranda ulei*, sempre verde, apresenta floração entre agosto e novembro e frutificação de setembro a janeiro, com possível sobreposição fenológica por até 60 dias (Ribeiro 2003). As flores são hermafroditas em forma de cálice e os frutos são lenhosos e marrons, podendo conter de 18 a 92 sementes (Ribeiro 2003), que são dispersas pelo vento. A espécie pode atingir aproximadamente 2 m de altura. *Protium ovatum*, sempre verde, floresce entre abril e setembro e frutifica de setembro a outubro. Os frutos contêm de uma a três sementes envoltas por um pseudoarilo branco e doce, dispersas principalmente por aves (Batalha 2001; Daly et al. 2022). Sua altura varia de 0,4 até 4 m (Lima & Pirani 2005). Apresenta reprodução clonal (Lima & Pirani 2005; Hoffmann & Solbrig 2003). *Caryocar brasiliense* é uma espécie brevidecídua, com floração entre setembro e novembro e a frutificação de outubro e janeiro, com pico em dezembro (Françoso et al. 2014). O fruto possui pericarpo espesso e carnudo com endocarpo espinhoso, que envolve de uma a quatro sementes (amêndoas) (WFO 2023), as quais apresentam dispersão zoocórica (Silva Junior, 2009). Pode atingir até 12 metros de altura e 68 cm de diâmetro. *Dalbergia*

*miscolobium*, brevidecídua (Braz et al. 2000), floresce de fevereiro a julho (Lenza & Klink 2006) e a frutifica de janeiro a agosto. Os frutos maduros são marrons e contêm uma a duas sementes (Sasaki 1995) que são dispersas pelo vento (Silva Júnior 2005; Lorenzi 1992). Pode atingir 16 m de altura e até 50 cm de diâmetro (Carvalho 2014). *Kielmeyera coriacea*, decídua (Lenza & Klink 2006), com floração de outubro a fevereiro e a frutificação em outubro. Os frutos são deiscentes, lenhosos e permanecem na árvore por até um ano (Oliveira & Silva 1993). As sementes são aladas (Silva-Junior 2005) e dispersas pelo vento (Oliveira & Silva 1993; Silva-Junior 2005). A altura varia entre três e seis metros e o diâmetro pode atingir até 33 cm (Silva-Junior 2005).

### **Área de Estudo**

O estudo foi realizado no Parque Nacional de Brasília (PNB), DF, Brasil (15°35' - 15°45' Sul; 47°55' - 48°55' Oeste), unidade de conservação de proteção integral. O Parque possui diversas fitofisionomias do Cerrado, destacando-se o Cerrado *sensu stricto*. O clima local segundo Köppen é AW com duas estações bem definidas: chuvosa (outubro a abril) e outra seca (maio a setembro), a precipitação média anual é de 1500 mm e a temperatura média anual é de 21°C (Álvares et al. 2013). Os solos predominantes são latossolos vermelho-amarelos distróficos, ácidos e com elevado teor de argila (Reatto et al. 1998).

### **Desenho experimental**

Foram selecionadas duas áreas contíguas de Cerrado *sensu stricto* com 20 ha cada (400 m × 500 m), semelhantes em estrutura da vegetação. Ambas estavam protegidas de queima por mais de 10 anos, considerado suficiente para a regeneração da vegetação lenhosa pós-fogo (Gomes et al. 2021; Machida et al. 2021) e separadas por

uma estrada de terra com 2,8 m de largura. No centro de cada área foi demarcada uma parcela de 3 ha (300 m x 100 m; Figura 1): uma permaneceu sem queima e a outra foi submetida à queima prescrita, conforme o Plano de Manejo Integrado do Fogo (MIF) do PNB, realizada no final da estação seca (setembro de 2021), durante a transição para a estação chuvosa. A queima foi conduzida pela brigada de incêndios do PNB, conforme protocolos do MIF, simulando um incêndio típico de Cerrado: de superfície, rápida propagação, baixa intensidade e curta duração (Miranda et al. 2009). O fogo foi iniciado a favor do vento, na borda da parcela, no sentido longitudinal, e percorreu a área de 20 ha até ser contido no lado oposto. O evento permitiu que ao atingir a parcela experimental o fogo já estivesse estabilizado, simulando um incêndio de Cerrado, permitindo assim que cada indivíduo fosse queimado de forma independente (tempos de residência, velocidade de propagação e intensidades diferentes), sendo, portanto, as unidades amostrais. Em cada parcela de 3 ha foram marcados aleatoriamente 40 indivíduos de cada espécie, conforme método de quadrantes móveis, conhecido como quadrante errante (*wandering-quarter*; Catana 1963; Schutz et al. 2009). Os indivíduos foram distribuídos com distância mínima de 10 metros entre si, para garantir a independência das amostras.

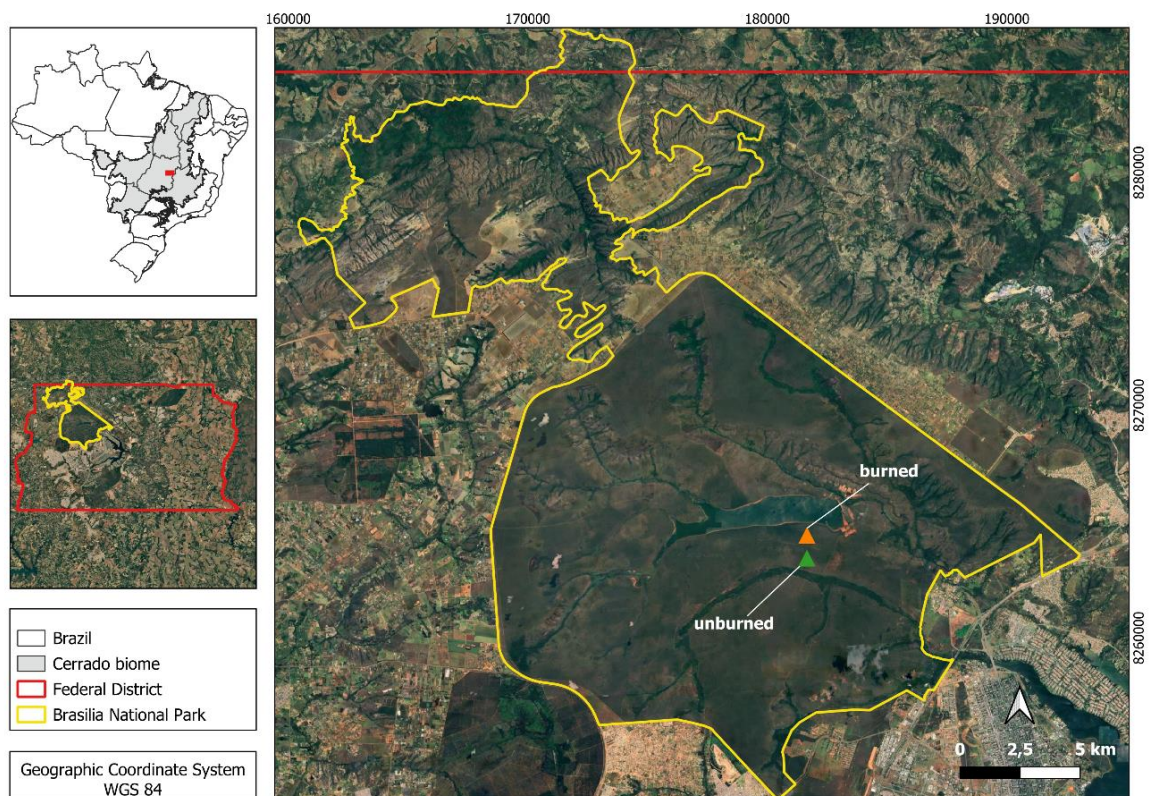


Figura 1. Parcelas experimentais de Cerrado *sensu stricto*, localizadas no Parque Nacional de Brasília, Brasília (DF), Brasil.

### Coleta de dados

Três semanas antes da queimada, em cada parcela, foram registrados o diâmetro basal para os arbustos, e o diâmetro a 30 cm do solo, para as árvores. Para o inventário só foram marcados os indivíduos arbóreos com diâmetro  $\geq 5,0$  cm a 30 cm do solo. A altura foi mensurada do solo até a extremidade das folhas apicais. Para cada espécie, cinco indivíduos foram sorteados aleatoriamente para mensuração da área da copa (De Castro & Kauffman 1998) e contagem do número de ramos primários. Para estimar os danos causados pelo fogo, incluindo mortalidade e *topkill*, todos os indivíduos foram inventariados para avaliar as alterações na estrutura (após um ano para os arbustos e dois anos e meio para as árvores).

## Rebrotas

Para aqueles que sofreram *topkill* foram contabilizadas todas as rebrotas basais (Figura 2) e marcadas as duas mais vigorosas para mensuração do diâmetro e altura. Nos indivíduos que não sofreram *topkill* foram marcadas duas rebrotas aéreas (Figura 2) para acompanhamento do diâmetro e comprimento. A marcação de duas rebrotas objetivou assegurar a continuidade do monitoramento, permitindo sua substituição, caso a mais vigorosa morresse. Para os arbustos o acompanhamento foi realizado por um ano com mensurações mensais e para as árvores o monitoramento se estendeu por dois anos e meio, com mensurações mensais no primeiro ano e semestrais a partir do segundo.

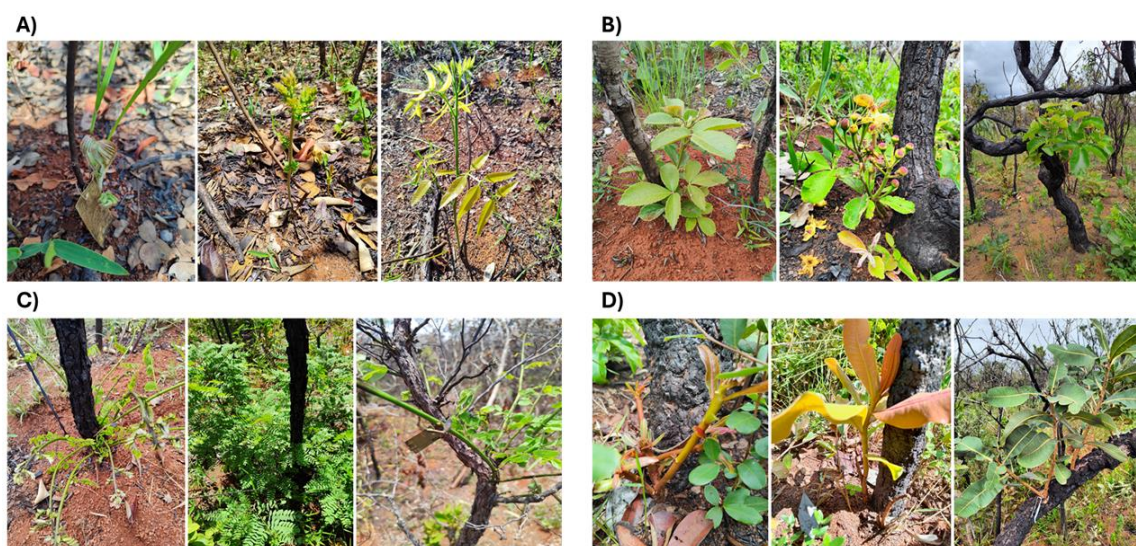


Figura 2: Rebrotas basais dos arbustos *Calliandra dysantha*, *Jacaranda ulei* e *Protium ovatum* (A); rebrotas basal e aérea de *Caryocar brasiliense* (B); rebrotas basal e aérea de *Dalbergia miscolobium* (C); rebrotas basal e aérea de *Kielmeyera coriacea* (D).

## Fenologia

Para os arbustos, 20 indivíduos de cada espécie foram sorteados para o acompanhamento da fenologia, com observações mensais ao longo de um ano. Para as espécies arbóreas, também foram inicialmente selecionados 20 indivíduos por espécie, no entanto, devido aos danos causados pelo fogo, alguns indivíduos sofreram *topkill* e

perderam a parte aérea. Assim, somente aqueles que mantiveram a copa ou produziram rebrotas aéreas foram acompanhados, com observações mensais durante o período de 2 anos e meio. As fenofases registradas incluem: foliar (folhas maduras), floração (flores abertas) e frutificação (frutos maduros) (Felfili et al. 1999; Klink & Lenza 2006). Os registros foram realizados de forma qualitativa (presença ou ausência da fenofase) e semiquantitativo, estimando a intensidade de cada fenofase (Bencke & Morellato 2002). Para o método semiquantitativo as observações foram realizadas por meio de escala percentual adaptada de Fournier (1974), variando de 0% (ausência da fenofase) a 100% (ocorrência total da fenofase na copa). Antes da queima, a fenofase de cada indivíduo foi quantificada, para comparação entre as parcelas.

### **Análise de dados**

Para comparar as parcelas sem queima (SQ) e com queima (CQ) usamos modelos lineares generalizados (GLMs) com distribuição Gamma e função de ligação logarítmica aplicados às variáveis contínuas e positivas: altura, diâmetro e área da copa. O fator preditor foi o tratamento (SQ e CQ). A significância do efeito do tratamento foi avaliada por análise de deviance, usando o teste da razão de verossimilhança (*Likelihood Ratio Test*). Para avaliar o efeito do fogo ao longo do tempo nessas mesmas variáveis ajustamos modelos lineares generalizados mistos (GLMMs) com distribuição Gamma e função de ligação logarítmica, considerando o período (pré e pós-queima) como efeito fixo e o indivíduo como efeito aleatório, para controlar a dependência das observações repetidas (Zuur et al. 2007). A significância dos efeitos foi testada por meio do teste de razão de verossimilhança. Para comparar o número de ramos entre as parcelas (SQ e CQ), usamos modelos lineares generalizados (GLMs), com distribuição Poisson e função de ligação log. Para analisar o efeito do período (pré e pós-queima) ajustamos

modelos lineares generalizados mistos (GLMMs), incluindo o período como efeito fixo e o indivíduo como efeito aleatório, para controlar a dependência das observações repetidas (Zuur et al. 2007). A significância do efeito do tratamento foi avaliada pelo teste de razão de verossimilhança (teste qui-quadrado). Para as variáveis de contagem (número de rebrotas) usamos distribuição Poisson ou quais-Poisson, para correção da sobredispersão. Para as variáveis contínuas e positivas, como diâmetro, altura e área da copa usamos com distribuição Gamma com função de ligação log. Analisamos o crescimento das rebrotas (diâmetro, altura e comprimento) ao longo do tempo com modelos aditivos generalizados (GAMs), que capturam relações não lineares entre as variáveis. Para as variáveis contínuas como diâmetro, altura e comprimento usamos distribuição gaussiana com função de ligação identidade e para o número de rebrotas, variável de contagem, aplicamos regressão de Poisson com função de ligação log, usando a família quase-poisson, para correção de sobredispersão. A estabilização do crescimento foi avaliada com base na derivada das funções suavizadas dos GAMs, considerando os intervalos de confiança ao nível de 95%. O crescimento foi considerado estabilizado quando o intervalo de confiança da derivada incluiu zero, indicando ausência de variação estatisticamente significativa ( $\alpha = 0,05$ ). Para comparar as fenofases de folhas maduras, floração e frutificação entre os tratamentos usamos um teste de randomização baseado em permutações (RTPD – *Randomization Test for assessing Phenology Differences*), por considerar a dependência temporal dos dados e avaliar diferenças tanto no índice de atividade (proporção de indivíduos ativos em cada fenofase, por data), quanto no índice de intensidade (intensidade média da fenofase por data). Essa abordagem consiste em calcular esses índices para cada grupo ao longo do tempo, obter estatísticas resumo (médias ou comprimento de vetores) e comparar a diferença observada entre os tratamentos com a distribuição de diferenças gerada a partir

de aleatorizações dos tratamentos entre os indivíduos. A significância é determinada pela posição da diferença observada em relação à distribuição nula: valores próximos à média indicam ausência de efeito do tratamento, enquanto valores extremos sugerem efeito significativo. Para o grau de sincronização fenológica avaliamos a uniformidade da distribuição temporal das fenofases em cada grupo por meio de testes de randomização, comparando o comprimento do vetor médio observado com os obtidos por reordenações aleatórias dos dados. Valores significativamente maiores que os esperados indicam maior sazonalidade ou sincronização (Dodonov et al. 2017). A adequação dos modelos foi verificada por meio da inspeção dos resíduos e testes de normalidade (Shapiro-Wilk), homoscedasticidade (Levene), sobredispersão e autocorrelação.

Todas as análises foram realizadas no R versão 4.4.2 (R Core Team, 2024), considerando  $p < 0,05$ , como nível de significância.

## RESULTADOS

Antes da queima, apenas *P. ovatum* apresentou diferenças significativas para diâmetro e altura entre os indivíduos de SQ e CQ (Tabela 1). A mortalidade após a queima foi baixa entre as espécies arbóreas variando de 0% a 10% (Tabela 2), e nenhum indivíduo arbustivo morreu. Entretanto, todos sofreram *topkill*. Entre as espécies arbóreas, a mortalidade ocorreu principalmente nos indivíduos com diâmetro entre 6,0 cm e 12,0 cm, variando de 0% para *D. miscolobium* a 10% para *K. coriacea*. O dano causado por *topkill* ocorreu nos indivíduos com diâmetro variando entre 5,0 cm e 14,0 cm e foi maior em *D. miscolobium* (55%; Tabela 2).

Tabela 1. Distribuição do diâmetro, altura, ramos primários e área da copa dos indivíduos de *Dalbergia miscolobium*, *Caryocar Brasiliense*, *Kielmeyera coriacea*, *Calliandra dysantha*, *Jacaranda ulei* e *Protium ovatum* nas parcelas sem queima (SQ) e com queima (CQ), antes da passagem do fogo em áreas de Cerrado *sensu stricto* no Parque Nacional de Brasília, DF, Brasil. 2021. Dados expressos em média  $\pm$  erro padrão, ( $p < 0,05$ ) (N=40).

Espécie	Parcelas	Diâmetro (cm)	Altura (m)	Ramos primários (ramos/indivíduo)	Área da Copa (m <sup>2</sup> )	p-valor
<b>Pré-queima</b>						
<i>D. miscolobium</i>	SQ	7,9 $\pm$ 0,4	4,1 $\pm$ 0,2	14,2 $\pm$ 0,7	1,3 $\pm$ 0,3	NS
	CQ	7,2 $\pm$ 0,3	3,8 $\pm$ 0,1	13,3 $\pm$ 1,8	1,1 $\pm$ 0,2	NS
<i>C. brasiliense</i>	SQ	12,3 $\pm$ 0,6	3,4 $\pm$ 0,1	7,3 $\pm$ 0,7	6,8 $\pm$ 1,3	NS
	CQ	10,6 $\pm$ 0,7	3,2 $\pm$ 0,1	6,4 $\pm$ 0,5	5,8 $\pm$ 1,0	NS
<i>K. coriacea</i>	SQ	6,3 $\pm$ 0,2	2,8 $\pm$ 0,1	14,2 $\pm$ 2,8	1,06 $\pm$ 0,22	NS
	CQ	6,2 $\pm$ 0,2	2,9 $\pm$ 0,1	10,8 $\pm$ 2,6	0,89 $\pm$ 0,03	NS
<i>C. dysantha</i>	SQ	0,44 $\pm$ 0,02	0,57 $\pm$ 0,03		0,05 $\pm$ 0,01	NS
	CQ	0,47 $\pm$ 0,02	0,56 $\pm$ 0,04		0,08 $\pm$ 0,02	NS
<i>J. ulei</i>	SQ	0,54 $\pm$ 0,03	0,62 $\pm$ 0,05		0,02 $\pm$ 0,01	NS
	CQ	0,58 $\pm$ 0,04	0,73 $\pm$ 0,07		0,01 $\pm$ 0,01	NS
<i>P. ovatum</i>	SQ	1,20 $\pm$ 0,10*	1,16 $\pm$ 0,06*		0,092 $\pm$ ,032	< 0,01
	CQ	0,90 $\pm$ 0,06	0,92 $\pm$ 0,05		0,159 $\pm$ ,031	

Tabela 2. Respostas ao fogo dos indivíduos de *Dalbergia miscolobium*, *Caryocar brasiliense* e *Kielmeyera coriacea*, na parcela com queima em áreas de Cerrado *sensu stricto* no Parque Nacional de Brasília, DF, Brasil. A parcela foi queimada ao final da estação seca de 2021.

Espécie	Indivíduos (N)		Número de rebrotas		
	Mortos	Topkill	de		
			A e B	B	A
<i>D. miscolobium</i>	0	22	2	22	16
<i>C. brasiliense</i>	2	13	4	13	21
<i>K. coriacea</i>	4	17	1	17	18

\* N = número de indivíduos; A = aérea e B = basal (N= 40)

As rebrotas basais (Figura 2A, B, C e D) apresentaram crescimento significativo ao longo do tempo em número, diâmetro e altura, tanto nas espécies arbóreas quanto nas arbustivas (Figura 3A, B, C). Nas espécies arbóreas, o crescimento foi mais acentuado até o nono mês, período em que também se observou o início da autopoda (Figura 3A).

A partir desse momento, os incrementos em altura e diâmetro tornaram-se mais lentos, porém sem sinais de estabilização (Figura 3B, C).

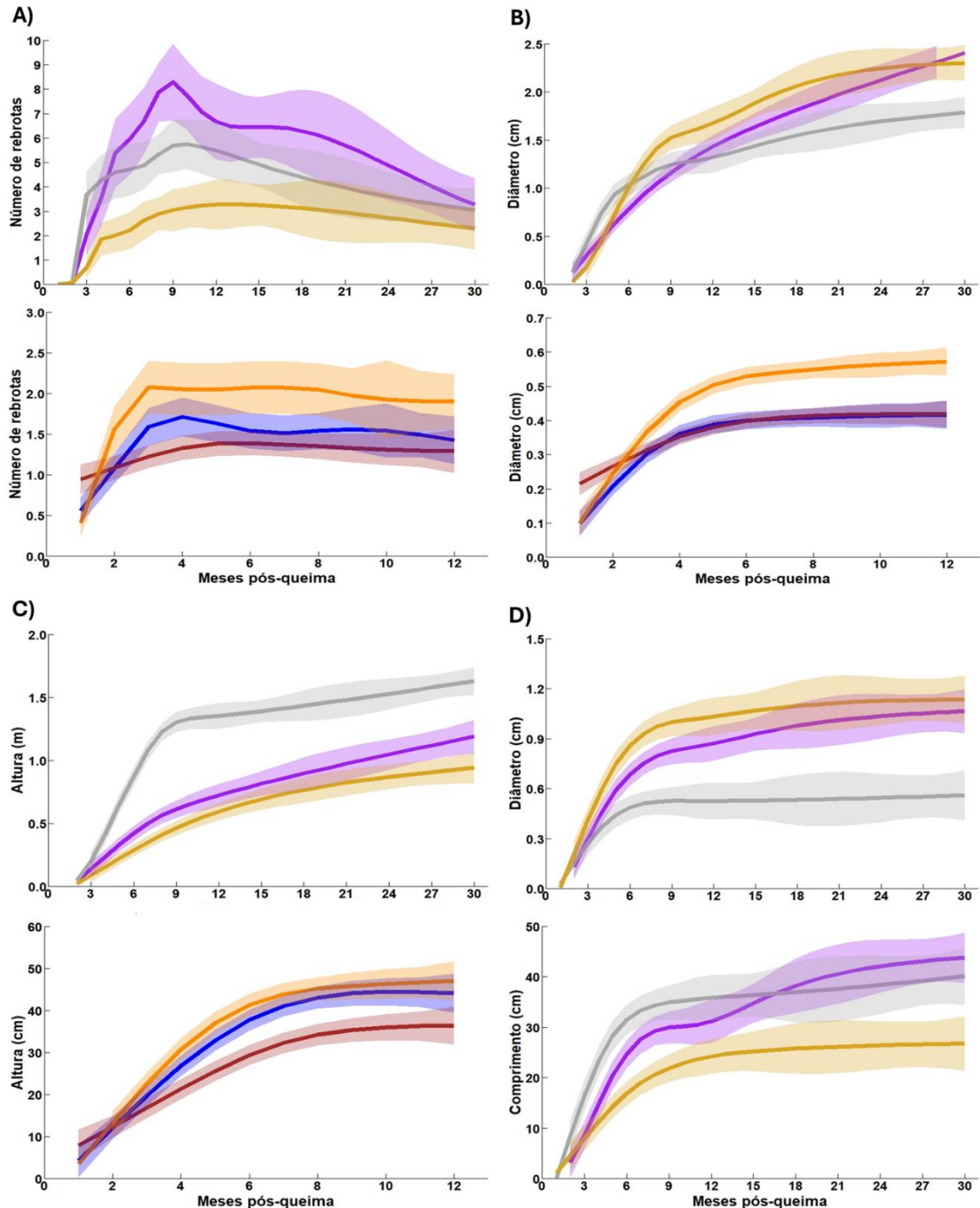


Figura 3. Distribuição do número de rebrotas basais (A), diâmetro (B) e altura (C) de *Caryocar brasiliense* (roxo; N=13) *Dalbergia miscolobium* (cinza; N= 22), *Kielmeyera coriacea* (dourado; N = 17), *Calliandra dysantha* (azul; N = 40) *Jacaranda ulei* (marrom; N = 40) e *Protium ovatum* (laranja; N = 40) e do diâmetro e comprimento (D) das rebrotas aéreas de *Caryocar brasiliense* (roxo; N = 25) *Dalbergia miscolobium* (cinza; N = 18) e *Kielmeyera coriacea* (dourado; N = 19), na parcela com queima em

áreas de Cerrado *sensu stricto* no Parque Nacional de Brasília, DF, Brasil. A parcela foi queimada ao final da estação seca de 2021. A área sombreada representa o intervalo de confiança a 95%; atenção para escala em x e y.

Ao final do nono mês, as rebrotas basais apresentavam  $0,64 \pm 0,07$  m de altura e  $1,20 \pm 0,10$  cm de diâmetro (*C. brasiliense*),  $1,29 \pm 0,08$  m e  $1,26 \pm 0,07$  cm (*D. miscolobium*) e  $0,46 \pm 0,05$  m e  $1,40 \pm 0,10$  cm (*K. coriacea*). Até os 30 meses, foram observados incrementos em crescimento e espessura nos indivíduos (Tabela 3). Diferentemente das árvores, os arbustos alcançaram o número máximo de rebrotas basais no terceiro mês pós-queima, com estabilização observada a partir desse período, para as três espécies avaliadas (Figura 3A). No entanto, o crescimento em altura e diâmetro dessas rebrotas continuou até o sexto mês, quando foi observada estabilização desses parâmetros. Nesse momento, as rebrotas basais de *C. dysantha* apresentavam  $0,39 \pm 0,01$  cm de diâmetro e  $38,8 \pm 2,9$  cm de altura e, correspondendo a 82% do diâmetro e 68% da altura pré-queima. Para *J. ulei*, o diâmetro era  $0,39 \pm 0,02$  cm e a altura  $31,7 \pm 2,6$  cm (67% e 43% respectivamente) enquanto em *P. ovatum*, os valores foram  $54 \pm 0,03$  cm de diâmetro e  $42,1 \pm 2,2$  cm de altura, equivalentes a 60% e 45% também permanecendo abaixo dos valores pré-queima.

Tabela 3. Variáveis das rebrotas basais e aéreas dos indivíduos de *Dalbergia miscolobium*, *Caryocar Brasiliense* e *Kielmeyera coriacea*, na parcela com queima em áreas de Cerrado *sensu stricto* no Parque Nacional de Brasília, DF, Brasil. Parcela foi queimada ao final da estação seca de 2021.

Espécie	Rebrotas basais			Rebrotas aéreas	
	Número	Diâm (cm)	Alt (m)	Diâm (cm)	Comp (cm)
<i>D. miscolobium</i>	$3,0 \pm 0,3$	$1,8 \pm 0,2$	$1,6 \pm 0,1$	$0,6 \pm 0,1$	$40 \pm 3$
<i>C. brasiliense</i>	$3,3 \pm 0,4$	$2,4 \pm 0,2$	$1,2 \pm 0,1$	$1,1 \pm 0,1$	$44 \pm 5$
<i>K. coriacea</i>	$2,3 \pm 0,2$	$2,3 \pm 0,2$	$0,9 \pm 0,1$	$1,1 \pm 0,1$	$27 \pm 4$

\*Diâm = diâmetro; Alt = altura; Comp = comprimento; Média  $\pm$  EP

Como consequência do *topkill*, os indivíduos passaram a ser representados pela rebrota mais vigorosa, resultando em redução significativa da estrutura, com variações nas seis espécies (Tabela 4). O crescimento das rebrotas aéreas variou significativamente ao longo do tempo (Figura 3A, B), com valores diferentes entre as espécies (Tabela 3). A estabilização do diâmetro ocorreu no intervalo entre seis e 18 meses pós-queima, para *D. miscolobium* e *K. coriacea* respectivamente. Quanto ao comprimento as três espécies estabilizaram seu incremento a partir do nono mês pós-queima (Figura 3D). A queima causou redução significativa no número de ramos primários, com perdas similares nas três espécies, variando de 28% a 37% em *C. brasiliense* e *K. coriacea*. Como consequência, a perda da área da copa foi ainda mais expressiva, alcançando valores entre 47% e 55% em *D. miscolobium* e *K. coriacea* respectivamente. Para as espécies arbustivas, somente *C. dysantha* não recuperou a área da copa com redução de 75% em relação ao valor pré-queima (Tabela 4).

A reprodução sexuada das espécies estudadas foi fortemente impactada pelo fogo e apenas duas – *C. brasiliense* e *P. ovatum* - completaram seus ciclos reprodutivos durante o período de observação. As demais espécies não apresentaram floração e frutificação em CQ, evidenciando a severidade dos efeitos do fogo sobre a fenologia reprodutiva (Figura 4). Quanto a fenologia vegetativa, foram observadas diferenças na intensidade e velocidade da recuperação foliar. Nas árvores, antes da queima, os indivíduos apresentavam baixa intensidade de folhas maduras, refletindo seus padrões de deciduidade. Em SQ, os indivíduos mantiveram a variação sazonal, alcançando até 100% de folhas maduras. Em CQ, a recuperação foliar foi parcial, especialmente no primeiro ano, quando *C. brasiliense* atingiu 75% de intensidade máxima, superando *D. miscolobium* (58%) e *K. coriacea* por (48%). No segundo ano, houve aumento da cobertura foliar, porém ainda menores que os indivíduos em SQ (*C. brasiliense* com

86%, *D. miscolobium* com 73% e *K. coriacea* com 65%; Figura 4). As diferenças foram significativas entre as áreas em ambos os anos ( $p < 0,001$ ). Para os arbustos, a recuperação foliar foi mais rápida. As três espécies rebrotaram no mês seguinte à queima e atingiram 100% de cobertura máxima de folhas maduras em CQ. *Protium ovatum* apresentou intensidade média significativamente maior em CQ (96%), comparado a UB (85%;  $p < 0,01$ ), sem diferenças nos índices de atividade.

Tabela 4. Distribuição do diâmetro, altura, ramos primários e área da copa dos indivíduos de *Dalbergia miscolobium*, *Caryocar Brasiliense*, *Kielmeyera coriacea*, *Calliandra dysantha*, *Jacaranda ulei* e *Protium ovatum* antes (Pré-queima) e após a passagem do fogo (pós-queima) em áreas de Cerrado *sensu stricto* no Parque Nacional de Brasília, DF, Brasil. A parcela foi queimada ao final da estação seca de 2021. Dados expressos em média  $\pm$  erro padrão, ( $p < 0,05$ ) (N=40).

Espécie	Diâmetro (cm)	Altura (m)	Ramos primários (ramos/indivíduo)	Área da Copa (m <sup>2</sup> )	p-valor
<b>Pré-queima</b>					
<i>D. miscolobium</i>	7,2 $\pm$ 0,3	3,8 $\pm$ 0,1	13,3 $\pm$ 1,8	1,1 $\pm$ 0,2	
<i>C. brasiliense</i>	10,6 $\pm$ 0,7	3,2 $\pm$ 0,1	6,4 $\pm$ 0,5	5,8 $\pm$ 1,0	
<i>K. coriacea</i>	6,2 $\pm$ 0,2	2,9 $\pm$ 0,1	10,8 $\pm$ 2,6	0,89 $\pm$ 0,03	
<i>C. dysantha</i>	0,47 $\pm$ 0,02	0,56 $\pm$ 0,04		0,08 $\pm$ 0,002	
<i>J. ulei</i>	0,58 $\pm$ 0,04	0,73 $\pm$ 0,07		0,01 $\pm$ 0,001	
<i>P. ovatum</i>	0,90 $\pm$ 0,06	0,92 $\pm$ 0,05		0,159 $\pm$ 0,031	
<b>Pós-queima</b>					
<i>D. miscolobium</i>	4,4 $\pm$ 0,5*	2,7 $\pm$ 0,2*	9,2 $\pm$ 1,8*	0,58 $\pm$ 0,15*	< 0,05
<i>C. brasiliense</i>	8,3 $\pm$ 0,1*	2,7 $\pm$ 0,2*	4,6 $\pm$ 0,6*	2,7 $\pm$ 0,6*	< 0,05
<i>K. coriacea</i>	4,4 $\pm$ 0,5*	1,96 $\pm$ 0,17*	6,8 $\pm$ 2,8*	0,40 $\pm$ 0,03*	< 0,05
<i>C. dysantha</i>	0,42 $\pm$ 0,02	0,43 $\pm$ 0,04*	1,40 $\pm$ 0,04	0,020 $\pm$ 0,005*	< 0,05
<i>J. ulei</i>	0,40 $\pm$ 0,02*	0,36 $\pm$ 0,03*	1,26 $\pm$ 0,03	0,009 $\pm$ 0,001	< 0,05
<i>P. ovatum</i>	0,57 $\pm$ 0,03*	0,47 $\pm$ 0,03*	2,0 $\pm$ 1,0	0,132 $\pm$ 0,025	< 0,05

\*Diferenças significativas entre os períodos pré e pós-queima.

O mesmo padrão ocorreu para *C. dyantha*, com intensidade máxima de 100% em CQ e 84% em SQ ( $p < 0,05$ ) e média de 76% em CQ contra 63% em SQ ( $p < 0,05$ ; Figura 3). *Jacaranda ulei* exibiu comportamento inverso: apesar da intensidade máxima ser maior em CQ (100%) que SQ (98%;  $p < 0,001$ ), a intensidade média foi significativamente maior em SQ (81% vs. 72% em CQ;  $p < 0,01$ ), assim como o índice de atividade (UB = 0,98; B = 0,90;  $p < 0,01$ ).

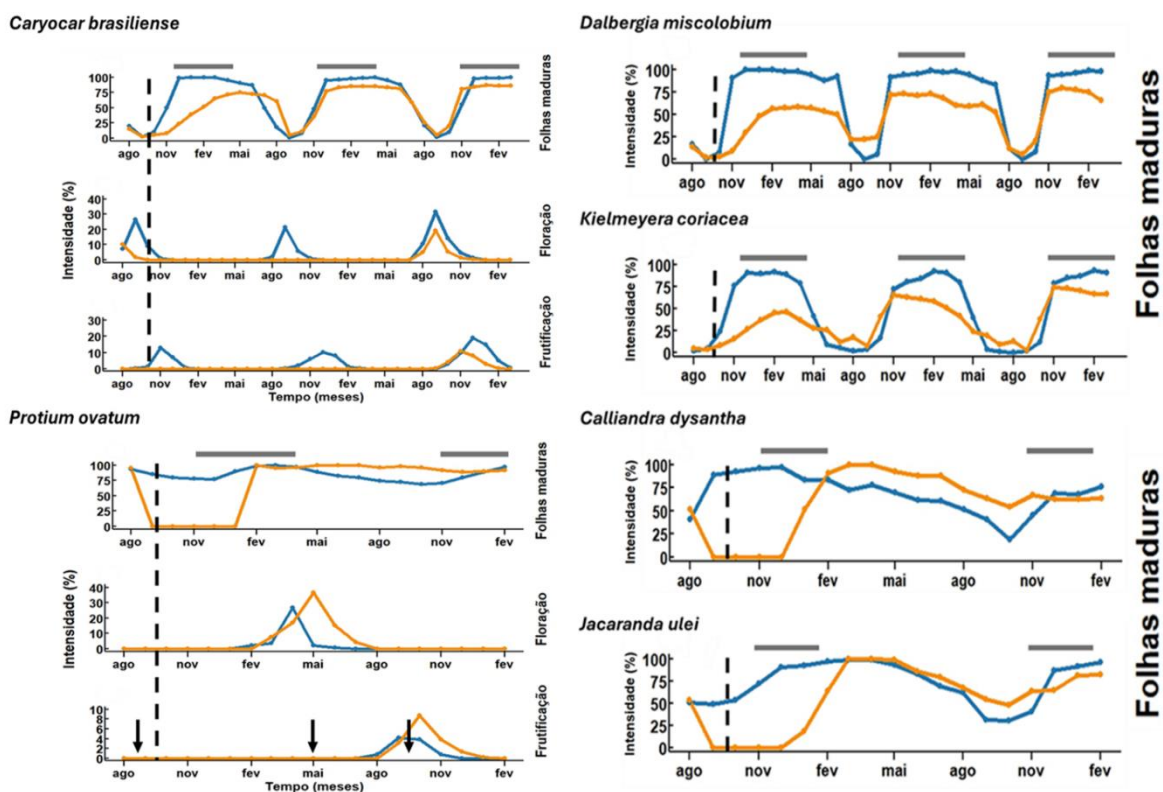


Figura 4. Intensidades das fenofases vegetativa (Folhas maduras) dos indivíduos de *Caryocar brasiliense* (N=20), *Dalbergia miscolobium* (N=18), *Kielmeyera coriacea* (N=19), *Protium ovatum* (N=20), *Calliandra dyantha* (N=20) e *Jacaranda ulei* (N=20) e reprodutiva (Floração e Frutificação) dos indivíduos de *Caryocar brasiliense* (N=20) e *Protium ovatum* (N=20), marcados nas parcelas sem queima (azul) e com queima (laranja) em áreas de Cerrado *sensu stricto* no Parque Nacional de Brasília, DF, Brasil. A parcela foi queimada ao final da estação seca de 2021. As barras cinzas representam os meses da estação chuvosa e a linha pontilhada refere-se à ocorrência da queima. Intensidades Fournier (adaptado): 0% (ausência do evento), 100% (ocorrência total da fenofase); atenção para diferença na escala de x e y.

*Caryocar brasiliense* apresentou atividade reprodutiva em CQ, embora com atraso de dois anos em relação a SQ e reduções significativas na intensidade de floração

e de frutificação. A floração ocorreu na estação seca e sincronizada entre as áreas, porém, apresentou intensidade máxima de significativamente maior ( $p < 0,05$ ) em SQ (31%) que em CQ (19%). Também a intensidade média foi maior em SQ (13%) que em CQ (6%;  $p < 0,05$ ). A frutificação ocorreu na estação chuvosa, também com redução na intensidade máxima (19% em SQ e 11% em CQ) e média (8% em SQ e 4% em CQ;  $p < 0,05$ ). Com estratégia diferente, *P. ovatum* apresentou floração já no primeiro ano pós-queima que foi sincronizada com a maturação foliar. A intensidade média de floração foi significativamente maior em CQ (13%) que em SQ (6%;  $p < 0,05$ ) e as máximas dessa fenofase foram de 37% e 27%, respectivamente. Assim como para *C. brasiliense*, a frutificação também ocorreu na estação chuvosa, entretanto, sem diferenças significativa na intensidade máxima e média (3% em CQ e 2% em SQ). Para *C. brasiliense*, o distúrbio reduziu significativamente a proporção de indivíduos que completaram o ciclo reprodutivo. O número de indivíduos que não floresceram foi baixo em SQ, correspondendo a 5% ( $n = 1$ ), enquanto em CQ, essa proporção foi quatro vezes maior atingindo 20% ( $n = 4$ ). Considerando os indivíduos que floresceram, mas não completaram o ciclo reprodutivo, ou seja, não frutificaram, SQ registrou 5%, enquanto em CQ, essa proporção foi o dobro. Consequentemente a proporção de indivíduos que completaram todo o ciclo foi 58,3% ( $n = 14$ ) em CQ, contrastando com 90% ( $n = 18$ ) em SQ. Por outro lado, *P. ovatum* demonstrou alto desempenho reprodutivo mesmo em CQ. A proporção de indivíduos que floresceram e frutificaram foi similar entre as parcelas, com 50% em CQ, e 45% em SQ.

## DISCUSSÃO

O fogo, distúrbio recorrente nos ambientes savânicos, exerce forte pressão seletiva sobre as espécies lenhosas, moldando diferentes estratégias de sobrevivência e

regeneração. Árvores e arbustos, embora apresentem adaptações que lhes permitem persistir após a queima (Cirne & Miranda 2008; Lawes et al. 2011; Clarke et al. 2013; Charles-Dominique et al. 2015; Pausas 2015; Bicalho et al. 2016; Pausas et al. 2016; Silva & Rossatto 2019; Klimešová 2024), exibiram respostas contrastantes pós distúrbio, refletindo estratégias funcionais distintas. Usando três espécies de árvores como modelo, nossos resultados mostram que, embora a mortalidade tenha sido baixa, um único evento de fogo simulado experimentalmente para representar um incêndio típico de Cerrado, foi suficiente para reduzir significativamente a estrutura dos indivíduos (Tabela 4), aumentando sua vulnerabilidade a futuros incêndios. Observamos redução de 39% no diâmetro do caule em *D. miscolobium* e 32% de altura em *K. coriacea*. O diâmetro do caule é um atributo estrutural fundamental na resistência ao fogo, por estar relacionado à espessura da casca, principal barreira contra o calor (Lawes et al. 2011; Pausas 2015; Souchie et al. 2017). Indivíduos com maior diâmetro possuem cascas mais espessas, que protegem tecidos vitais e favorece a manutenção da parte aérea (Whelan, 1995; Hoffmann & Solbrig, 2003). A redução do diâmetro, por sua vez, seja por dano direto após o fogo ou por *topkill*, seguido de rebrota basal, aumenta a vulnerabilidade a futuras queimadas (Dantas & Pausas, 2013). Essa sensibilidade é mais acentuada em indivíduos menores, como reportado por Medeiros e Miranda (2005), que registraram mortalidade acumulada de cerca de 37% após três queimadas anuais no Cerrado, sendo próxima de 50% para indivíduos com diâmetro entre 2 cm e 3 cm. No presente estudo, a baixa mortalidade (Tabela 2) pode estar relacionada ao fato dos indivíduos amostrados terem diâmetro  $\geq 5$  cm, faixa que, segundo Sato (2003), apresenta maior resistência ao fogo, com mortalidade significativa ocorrendo somente após queimadas bienais consecutivas. Além do diâmetro, a altura também influencia a exposição às chamas: indivíduos mais baixos permanecem por mais tempo dentro da

zona de chamas, estimada em ~2,7 metros para o Cerrado *sensu stricto* (De Castro & Kauffman 1998), aumentando o risco de danos severos como o *topkill*, e exigindo elevado investimento na reconstrução da biomassa aérea. No caso das árvores, o processo de recuperação é particularmente custoso e lento podendo levar décadas para que as rebrotas basais alcancem o tamanho mínimo reprodutivo (Zardo & Henriques 2011; Gomes et al. 2021; Machida et al. 2021). Durante esse período, os indivíduos permanecem vulneráveis dentro da zona de chama comprometendo sua contribuição reprodutiva para a população, com pior cenário em caso de novos eventos de fogo. Além disso, mesmo nos indivíduos que não sofreram *topkill*, os danos parciais, como a perda de ramos (de 28% em *C. brasiliense* a 37% em *K. coriacea*), e a redução da copa (de 47% em *D. miscolobium* a 55% em *K. coriacea*), decorrentes da corrente convectiva (Michaletz & Johnson, 2007) impactam negativamente a capacidade fotossintética e limitam o espaço físico disponível para a formação das estruturas reprodutivas (Gawryszewski et al. 2020).

Já os arbustos por esta estarem contidos na zona da chama (De Castro & Kauffman 1998) frequentemente sofrem *topkill*, acarretando perda total da biomassa aérea. Após a queima, essas espécies também apresentaram redução na estrutura em relação aos valores pré-queima (Tabela 4): o diâmetro diminuiu entre 31% em *J. ulei* e 36% em *P. ovatum*, enquanto a altura reduziu de 23% em *C. dysantha* a 50% em *J. ulei*. No entanto, os arbustos possuem elevada capacidade de recuperação, favorecida por seu pequeno porte e pelo menor custo energético associado à reconstrução de sua biomassa aérea (Hoffmann & Solbrig 2003). A rápida recuperação vegetativa está relacionada à presença de gemas subterrâneas e órgãos de reservas que permitem o desenvolvimento de novos tecidos após o fogo (Clarke et al. 2013; Charles-Dominique et al. 2015; Pausas

et al. 2016). Como resultado, as espécies recuperaram a área da copa, durante o período de observação, com exceção de *C. dysantha* que permaneceu com a copa reduzida.

Além dos efeitos do fogo na estrutura dos indivíduos, observamos impactos significativos na fenologia vegetativa e reprodutiva das espécies estudadas, afetando diretamente sua capacidade de regeneração populacional e recrutamentos de novos indivíduos. Apenas *Caryocar brasiliense* e *P. ovatum* completaram seus ciclos reprodutivos durante o período de observação, apesar dos impactos negativos causados pelo fogo sobre a reprodução sexuada dessas espécies (Capítulos 1 e 2). As demais espécies não floresceram em CQ, indicando uma limitação reprodutiva possivelmente relacionada às perdas estruturais e às demandas energéticas exigidas para recomposição da copa (Hodgkinson 1998; Wenk & Falster 2015; El omari 2022). A recuperação foliar, componente essencial para o restabelecimento da capacidade fotossintética e da produção e mobilização de reservas (Chapin 1990), apresentou variações importantes entre as espécies e formas de crescimento. Alguns estudos relatam que arbustos florescem já no primeiro ano após a queima, enquanto as árvores geralmente reiniciam a reprodução após dois anos (Sanaiotti & Magnusson 1995; Hoffmann 1998; Franceschinelli et al, 2005; Felfili et al. 1999; Françoso et al. 2014). No presente estudo, duas espécies arbóreas (*D. miscolobium* e *K. coriacea*) e dois arbustos (*C. dysantha* e *J. uli*) não responderam a esse padrão. No caso das árvores, a reconstrução das estruturas pode representar um custo energético consideravelmente elevado devido ao maior porte e à complexidade das estruturas, o que pode ter limitado a capacidade reprodutiva pós-distúrbio (Figura 4). *Caryocar brasiliense*, que apresentou a maior área de copa pós-fogo (2,7 m, Tabela 4), e maior intensidade máxima de folhas maduras, foi também a espécie com melhor desempenho reprodutivo após o fogo, ainda que com intensidades de floração e frutificação reduzidas em CQ. A maior área foliar disponível pode ter

favorecido a retomada da fotossíntese e, conseqüentemente, permitindo realocação mínima de recursos para a reprodução (Bloom et al. 1985; Wenk & Falster 2015). Entre os arbustos, embora a recuperação estrutural tenha ocorrido em menor intervalo de tempo, o padrão reprodutivo não foi uniforme. *Protium ovatum* foi a espécie arbustiva que apresentou a maior área de copa e recuperação foliar pós-queima (Tabela 4; Figura 4), sendo também a única espécie a florescer e frutificar, com maior intensidade de floração em CQ. Esses resultados sugerem ser uma espécie estimulada pelo fogo (Lamont & Downes 2011). Por outro lado *C. dysantha* foi o único arbusto que não recuperou sua copa, com ~25% da área pré-fogo, o que pode ter limitado sua produção de reservas, comprometendo a formação das estruturas reprodutivas (Bloom et al. 1985; Chapin 1990). Embora Fidelis & Zironi (2021) relatem floração estimulada pelo fogo para essa espécie, não houve registro desta fenofase para os indivíduos monitorados, exceto em alguns dentro das parcelas sem queima e com queima, sugerindo que a resposta reprodutiva pode ser variável. *Jacaranda ulei* apresentou o padrão mais contrastante: mesmo recuperando a área da copa após o fogo manteve a intensidade média foliar significativamente menor em CQ, que pode ter refletido um balanço energético desfavorável para garantir a reprodução. Esses resultados sugerem que além da recuperação da estrutura, a manutenção da atividade foliar ao longo do tempo parece ser importante para o reinício do processo reprodutivo, reforçando sua importância no período pós-distúrbio (Hodgkinson 1998; Schutz et al. 2009). Entre os arbustos estudados, *P. ovatum* apresentou estímulo à floração pós-fogo. *Calliandra dysantha* manteve-se indiferente entre as parcelas e *J. ulei* foi prejudicada pelo fogo, já que os indivíduos em SQ mantiveram seus ciclos reprodutivos durante o período de observação. As árvores, por sua diversidade de respostas relatadas na literatura, não foram classificadas quanto à resposta ao fogo, dada a variedade observada nas fenofases

de floração e frutificação ((Hoffmann 1998; Felfili et al. 1999; Palermo & Miranda 2012). Embora *C. brasiliense* e *P. ovatum* tenham frutificado após o fogo, a eficiência reprodutiva, *fruit-set*, permaneceu baixa nessas espécies (5% em CQ e 6% em SQ, *P. ovatum*; 18% em CQ e 20% em SQ, *C. brasiliense*). Isso indica que mesmo com variações na floração, outros fatores podem limitar o sucesso reprodutivo, sendo eles, a polinização que desempenha papel fundamental nesse processo (Bittencourt et al. 2011) e pode ter sido afetada pela redução de polinizadores, alterações na disponibilidade floral ou mudanças ambientais pós-fogo (Oliveira & Silva 1993; Carbone et al. 2024). Apesar do aumento na produção de flores por *P. ovatum* em CQ e redução na floração de *C. brasiliense* na parcela com queima, a taxa de frutificação foi semelhante, indicando que o fogo não alterou a eficiência reprodutiva, que foi preservada entre as parcelas (Capítulo 1 e 2).

Embora todas as espécies analisadas tenham apresentado capacidade de rebrotar (Tabela 2), a recuperação estrutural das rebrotas aéreas e basais variou consideravelmente entre as espécies, refletindo as diferentes estratégias de investimento no crescimento pós-fogo. *Dalbergia miscolobium* apresentou a maior proporção entre a altura e o comprimento (4,0) e entre o diâmetro basal e o aéreo (3,0), sugerindo um maior investimento no crescimento vertical, garantindo maiores chances de permanência no ambiente (Figura 3C; Souchie et al. 2017; Gomes et al. 2021). Já *C. brasiliense* mostrou um investimento mais equilibrado entre altura e comprimento (2,7) e entre ambos os diâmetros basal e aéreo (2,2), sugerindo maior conformidade entre a estrutura vertical e a copa, favorecendo a rápida reposição da área fotossintética, essencial para o retorno dos ciclos reprodutivos (Wenk & Falster 2015; El Omari 2022). Por fim, *K. coriacea* apresentou a menor altura (0,90 m) e comprimento (27 cm) com uma proporção 3,3 e ~2,1 para os diâmetros basal e aéreo. Esse padrão também sugere

que essa espécie pode priorizar o crescimento mais rápido da parte aérea, potencialmente para garantir a reconstrução do espaço físico da copa e retomar as funções fotossintéticas, ainda que com esforço basal mais moderado. Vale & Lopes (2010) relataram que, em sua área de estudo, *K. coriacea* foi a espécie menos abundante nas áreas queimadas e apresentou recuperação estrutural mais lenta e vulnerável em populações adultas, sugerindo limitações importantes frente a incêndios sucessivos.

Em contraste, os arbustos rebrotaram exclusivamente pela base e apresentaram uma rápida recuperação da copa, favorecendo a permanência dessas espécies no sistema (Bond & Midgley 2001; Pratt et al. 2014) e a retomada de sua funcionalidade em curto prazo, na ausência de novos incêndios

Nas árvores observamos a ocorrência de autopoda ao longo da recuperação pós-fogo. Até o nono mês, todas as espécies aumentaram o número de rebrotas, alcançando seu máximo de produção (Figura 3A). Após esse período, houve uma redução gradual, sugerindo o início da seleção estrutural quando indivíduos que sofreram *topkill* concentrarão seus recursos na rebrota mais vigorosa, que substituirá a parte aérea morta pelo fogo. A autopoda representa uma etapa crítica e importante responsável pelo restabelecimento estrutural e reprodutivo das espécies arbóreas. O vigor da rebrota e a recuperação da estrutura aérea também dependem do tamanho pré-fogo do indivíduo e do tipo de rebrota, basal ou aérea (Jaureguiberry et al. 2020). Diferente das árvores, os arbustos atingiram o máximo de rebrotas no terceiro mês pós fogo e a partir daí mantiveram-se estáveis ao longo do período (Figura 3A). Isso pode estar relacionado à sua arquitetura naturalmente mais ramificada e ao hábito de crescimento mais baixo, que não exige a formação de um tronco dominante. Dessa forma, a formação e o crescimento de múltiplos brotos podem ser suficiente para restaurar rapidamente a cobertura e a função da copa, garantindo a permanência dessas espécies no sistema em

curto prazo, desde que não ocorram novos eventos de fogo. Isso reflete as diferenças entre os estratos: enquanto os arbustos estabilizam o crescimento das rebrotas, as árvores apresentam padrão de crescimento contínuo (Figura 3C).

De fato, a capacidade de resistir pós-fogo, frequentemente interpretada como resiliência, representa somente um dos componentes necessários para garantir a continuidade da dinâmica populacional em ambientes sujeitos a perturbações recorrentes (Bond & Midgley 2001; Schutz et al. 2009; Clarke et al. 2013). Durante o período de observação, todas as espécies apresentaram custos evidentes associados à sobrevivência: quatro não retomaram a reprodução, *C. brasiliense* frutificou, mas com redução na quantidade e qualidade das sementes produzidas na primeira safra, e *P. ovatum* manteve seu ciclo reprodutivo ativo, porém à custa de um porte reduzido à metade (Capítulos 1 e 2). Esses resultados apontam para um cenário em que a persistência ao fogo, medida pela formação de rebrota e manutenção estrutural, não garantiu a restauração integral dos indivíduos, como o crescimento vigoroso e a reprodução eficiente. Assim, a persistência pós-distúrbio revelou-se um estágio vulnerável e incompleto do processo regenerativo, no qual a permanência dos indivíduos esconde perdas funcionais importantes e cria gargalos capazes de comprometer tanto a sustentabilidade das populações em longo prazo, quanto à restauração das funções vitais que sustentam o ciclo de vida das espécies lenhosas do Cerrado. Em um contexto de aumento da frequência dos incêndios no Cerrado, intensificado pela expansão de atividades humanas, essas perdas funcionais podem se agravar, ampliando os riscos para a diversidade. Portanto, os planos de manejo do fogo devem considerar não apenas a sobrevivência, mas também a recuperação funcional das espécies lenhosas, garantindo que os intervalos de queima permitam a retomada dos ciclos reprodutivos e recrutamento de novos indivíduos.

## REFERÊNCIAS

- Alvares, C. A., Stape, J. L., Sentelhas, P. C., Gonçalves, J. D. M., & Sparovek, G. (2013). Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische zeitschrift*, 22(6), 711-728.
- Batalha, M. A., & Mantovani, W. (2000). Reproductive phenological patterns of cerrado plant species at the Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): a comparison between the herbaceous and woody floras. *Revista Brasileira de Biologia*, 60, 129-145.
- Bellingham, P. J., & Sparrow, A. D. (2000). Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos*, 89(2), 409-416.
- Bencke, C. S., & Morellato, L. P. C. (2002). Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. *Brazilian Journal of Botany*, 25, 269-275.
- Bicalho, E. M., Rosa, B. L., Souza, A. E. D., Rios, C. O., & Pereira, E. G. (2016). Do the structures of macaw palm fruit protect seeds in a fire-prone environment?. *Acta Botanica Brasilica*, 30(04), 540-548.
- Bittencourt Jr, N. S., Pereira Jr, E. J., de Souza São-Thiago, P., & Semir, J. (2011). The reproductive biology of *Cybistax antisiphilitica* (Bignoniaceae), a characteristic tree of the South American savannah-like "Cerrado" vegetation. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 206(10), 872-886.
- Bloom, A. J., Chapin, F. S., & Mooney, H. A. (1985). Resource limitation in plants--an economic analogy. *Annual review of Ecology and Systematics*, 363-392.
- Bond, W. J., & Midgley, J. J. (2001). Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in ecology & evolution*, 16(1), 45-51.

- Bond, W. J., & Keeley, J. E. (2005). Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in ecology & evolution*, *20*(7), 387-394.
- 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 Botanica Brasilica*, *14*, 27-35.
- Carbone, L. M., Tavella, J., Marquez, V., Ashworth, L., Pausas, J. G., & Aguilar, R. (2025). Fire effects on pollination and plant reproduction: a quantitative review. *Annals of Botany*, *135*(1-2), 43-56.
- Carvalho, P., & Carvalho, P. E. R. (2014). Jacarandá-do-Cerrado: *Dalbergia miscolobium*.
- Catana, A. J. (1963). The wandering quarter method of estimating population density. *Ecology*, *44*(2), 349-360.
- Clarke, P. J., Lawes, M. J., Midgley, J. J., Lamont, B. B., Ojeda, F., Burrows, G. E., ... & Knox, K. J. E. (2013). Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire. *New phytologist*, *197*(1), 19-35.
- Charles-Dominique, T., Beckett, H., Midgley, G. F., & Bond, W. J. (2015). Bud protection: a key trait for species sorting in a forest–savanna mosaic. *New Phytologist*, *207*(4), 1052-1060.
- Chapin III, F. S., Schulze, E. D., & Mooney, H. A. (1990). The ecology and economics of storage in plants. *Annual review of ecology and systematics*, 423-447.
- 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 Journal of Plant Physiology*, *20*, 197-204.

- Daly, D. C., Perdiz, R. O., Fine, P. V., Damasco, G., Martínez-Habibe, M. C., & Calvillo-Canadell, L. (2022). A review of Neotropical Burseraceae. *Brazilian Journal of Botany*, *45*(1), 103-137.
- Dantas, V. D. L., & Pausas, J. G. (2013). The lanky and the corky: fire-escape strategies in savanna woody species. *Journal of Ecology*, *101*(5), 1265-1272.
- De Castro, E. A., & Kauffman, J. B. (1998). Ecosystem structure in the Brazilian Cerrado: a vegetation gradient of aboveground biomass, root mass and consumption by fire. *Journal of tropical ecology*, *14*(3), 263-283.
- de Moraes, M. G., de Carvalho, M. A. M., Franco, A. C., Pollock, C. J., & Figueiredo-Ribeiro, R. D. C. L. (2016). Fire and drought: soluble carbohydrate storage and survival mechanisms in herbaceous plants from the Cerrado. *BioScience*, *66*(2), 107-117.
- Dodonov, P., Zanelli, C. B., & Silva-Matos, D. M. (2017). Effects of an accidental dry-season fire on the reproductive phenology of two Neotropical savanna shrubs. *Brazilian Journal of Biology*, *78*, 564-573.
- El Omari, B. (2022). Accumulation versus storage of total non-structural carbohydrates in woody plants. *Trees*, 1-13.
- Felfili, J., Silva Júnior, M. C. D., Dias, B. J., & Rezende, A. V. (1999). Estudo fenológico de *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville no cerrado sensu stricto da fazenda Água Limpa no distrito federal, Brasil. *Brazilian Journal of Botany*, *22*, 83-90.
- Fidelis, A., & Zironi, H. L. (2021). And after fire, the Cerrado flowers: a review of post-fire flowering in a tropical savanna. *Flora*, *280*, 151849.
- Fournier, L. A. (1974). Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba Vol. 24, no. 4*.

- França, H., Ramos-Neto, M. B., & Setzer, A. (2007). O fogo no Parque Nacional das Emas (Série Biodiversidade 27). *Brasília: MMA*, 1-140.
- Franceschinelli, E. V., & Bawa, K. S. (2005). The post-fire effects on the outcrossing rate of a Brazilian savannah shrub, *Helicteres sacarolha* A. St.-Hil. *Brazilian Journal of Botany*, 28, 163-170.
- Françoso, R., Guaraldo, A. D. C., Prada, M., Paiva, A. O., Mota, E. H., & Pinto, J. R. R. (2014). Fenologia e produção de frutos de *Caryocar brasiliense* Cambess. e *Enterolobium gummiferum* (Mart.) JF Macbr. em diferentes regimes de queima. *Revista Árvore*, 38, 579-590.
- Gawryszewski, F. M., Sato, M. N., & Miranda, H. S. (2020). Frequent fires alter tree architecture and impair reproduction of a common fire-tolerant savanna tree. *Plant Biology*, 22(1), 106-112.
- Gomes, L., Lenza, E., Souchie, F. F., Pinto, J. R. R., Maracahipes-Santos, L., Furtado, M. T., ... & Silvério, D. (2021). Long-term post-fire resprouting dynamics and reproduction of woody species in a Brazilian savanna. *Basic and Applied Ecology*, 56, 58-71.
- Hodgkinson, K. C. (1998). Sprouting success of shrubs after fire: height-dependent relationships for different strategies. *Oecologia*, 115, 64-72.
- Hoffmann, W. A. (1998). Post-burn reproduction of woody plants in a neotropical savanna: the relative importance of sexual and vegetative reproduction. *Journal of applied ecology*, 35(3), 422-433.
- Hoffmann, W. A., & Solbrig, O. T. (2003). The role of topkill in the differential response of savanna woody species to fire. *Forest ecology and management*, 180(1-3), 273-286.

- Jaureguiberry, P., Cuchietti, A., Gorné, L. D., Bertone, G. A., & Díaz, S. (2020). Post-fire resprouting capacity of seasonally dry forest species—Two quantitative indices. *Forest Ecology and Management*, 473, 118267.
- Klimešová, J. (2024). Belowground plant organs and their functional ecology. Introduction. *Folia Geobotanica*, 58(3), 205-207.
- Lamont, B. B., & Downes, K. S. (2011). Fire-stimulated flowering among resprouters and geophytes in Australia and South Africa. *Plant Ecology*, 212, 2111-2125.
- Lawes, M. J., Richards, A., Dathe, J., & Midgley, J. J. (2011). Bark thickness determines fire resistance of selected tree species from fire-prone tropical savanna in north Australia. *Plant Ecology*, 212, 2057-2069.
- Lenza, E., & Klink, C. A. (2006). Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. *Brazilian Journal of Botany*, 29, 627-638.
- Lima, L. R., Pirani, J. R. (2005). Burseraceae. *Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo*, 4, 163-168. [https://www.infraestruturameioambiente.sp.gthartov.br/instituto de botânica/ wp-content/uploads/sites/235/2016/02/Burseraceae.pdf](https://www.infraestruturameioambiente.sp.gthartov.br/instituto_de_botanica/wp-content/uploads/sites/235/2016/02/Burseraceae.pdf)
- Lorenzi, H. (1992). Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil.
- Machida, W. S., Gomes, L., Moser, P., Castro, I. B., Miranda, S. C., da Silva-Junior, M. C., & Bustamante, M. M. (2021). Long term post-fire recovery of woody plants in savannas of central Brazil. *Forest Ecology and Management*, 493, 119255.
- Medeiros, M. B. D., & Miranda, H. S. (2005). Mortality of woody species in a campo sujo after three prescribed annual fires. *Acta Botanica Brasilica*, 19, 493-500.

- Menezes, L. S., de Oliveira, A. M., Santos, F. L., Russo, A., de Souza, R. A., Roque, F. O., & Libonati, R. (2022). Lightning patterns in the Pantanal: Untangling natural and anthropogenic-induced wildfires. *Science of the total environment*, 820, 153021.
- Miranda, H. S., Sato, N. S., Nascimento, W. N., & Aires, F. S. (2009). Fires in the cerrado, the Brazilian savanna. In 'Tropical Fire Ecology: Climate Change, Land Use and Ecosystem Dynamics'(Ed. MA Cochrane) pp. 427–450.
- Oliveira, P. E., & Silva, J. C. (1993). Reproductive biology of two species of *Kielmeyera* (Guttiferae) in the cerrados of Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 9(1), 67-79.
- Palermo, A. C., & Miranda, H. S. (2012). Effect of fire on the fruit production of *Qualea parviflora* Mart.(Vochysiaceae) in the cerrado. *Revista Árvore*, 36, 685-693.
- Pausas, J. G., & Keeley, J. E. (2014). Evolutionary ecology of resprouting and seeding in fire-prone ecosystems. *New Phytologist*, 204(1), 55-65.
- Pausas, J. G. (2015). Bark thickness and fire regime. *Functional Ecology*, 29(3), 315-327.
- Pausas, J. G., Pratt, R. B., Keeley, J. E., Jacobsen, A. L., Ramirez, A. R., Vilagrosa, A., ... & Davis, S. D. (2016). Towards understanding resprouting at the global scale. *New Phytologist*, 209(3), 945-954.
- Pausas, J. G., Lamont, B. B., Paula, S., Appezzato-da-Glória, B., & Fidelis, A. (2018). Unearthing belowground bud banks in fire-prone ecosystems. *New Phytologist*, 217(4), 1435-1448.
- Pratt, R. B., Jacobsen, A. L., Ramirez, A. R., Helms, A. M., Traugh, C. A., Tobin, M. F., ... & Davis, S. D. (2014). Mortality of resprouting chaparral shrubs after a

- fire and during a record drought: physiological mechanisms and demographic consequences. *Global change biology*, 20(3), 893-907.
- Ramos-Neto, M. B., & Pivello, V. R. (2000). Lightning fires in a Brazilian savanna national park: rethinking management strategies. *Environmental management*, 26, 675-684.
- Reatto, A., Correia, J. R., Spera, S. T., & Martins, É. D. S. (1998). Solos do bioma Cerrado: aspectos pedológicos. *Cerrado: ambiente e flora. Planaltina: Embrapa-CPAC*, 47-86.
- Reed, C. C., & Hood, S. M. (2024). Nonstructural carbohydrates explain post-fire tree mortality and recovery patterns. *Tree Physiology*, 44(2), tpad155.
- Ribeiro, M. D. F. (2003). Biologia reprodutiva e polinizacao de Jacaranda ulei Bureau & K Schum (Bignoniaceae).
- Sanaïotti, T. M., & Magnusson, W. E. (1995). Effects of annual fires on the production of fleshy fruits eaten by birds in a Brazilian Amazonian savanna. *Journal of Tropical Ecology*, 11(1), 53-65.
- Sasaki, R. M. (1995). *Dalbergia miscolobium Benth: aspectos da biologia reprodutiva e do estabelecimento de plantulas* (Doctoral dissertation, [sn]).
- Sato, M. N. (2003). Efeito a longo prazo de queimadas prescritas na estrutura da comunidade de lenhosas da vegetação do Cerrado sensu stricto. *Universidade de Brasília*.
- Schutz, A. E. N., Bond, W. J., & Cramer, M. D. (2009). Juggling carbon: allocation patterns of a dominant tree in a fire-prone savanna. *Oecologia*, 160, 235-246.
- Silva, B. H. P., & Rossatto, D. R. (2019). *Are underground organs able to store water and nutrients? A study case in non-arboreal species from the Brazilian Cerrado. Theor Exp Plant Physiol* 1–9.

- Silva Júnior, M. C. (2005). 100 árvores do cerrado: guia de campo. Brasília: Ed. *Rede de Sementes do Cerrado*, 278p.
- Simon, M. F., Grether, R., de Queiroz, L. P., Skema, C., Pennington, R. T., & Hughes, C. E. (2009). Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(48), 20359-20364.
- Souchie, F. F., Pinto, J. R. R., Lenza, E., Gomes, L., Maracahipes-Santos, L., & Silvério, D. V. (2017). Post-fire resprouting strategies of woody vegetation in the Brazilian savanna. *Acta Botanica Brasilica*, 31, 260-266.
- Souza, E. R. (2015). Calliandra In: Lista de Espécies da Flora do Brasil. *Jardim Botânico do Rio de Janeiro*. Disponível em < <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB82724>>.
- Spadoni, G. L., Moris, J. V., Segura-Garcia, C., Pessoa, A. C., Jones, M. W., Machado, M. S., ... & Menor, I. O. (2025). Devegetation is a widespread driver of fire in the Brazilian Cerrado. *Journal of Environmental Management*, 385, 125637.
- Vale, V. S., & Lopes, S. F. (2010). Efeitos do fogo na estrutura populacional de quatro espécies de cerrado. *Revista Nordestina de Biologia*, 45-53.
- Whelan, R. J. (1995). The ecology of fire Cambridge University Press. *New York*.
- Wenk, E. H., & Falster, D. S. (2015). Quantifying and understanding reproductive allocation schedules in plants. *Ecology and evolution*, 5(23), 5521-5538.
- WFO (2023): World Flora Online. Published on the Internet; <http://www.worldfloraonline.org>. Accessed on: 24 de novembro de 2023.
- Zeppel, M. J., Harrison, S. P., Adams, H. D., Kelley, D. I., Li, G., Tissue, D. T., ... & McDowell, N. G. (2015). Drought and resprouting plants. *New Phytologist*, 206(2), 583-589.

Zuur AF, Ieno EN, Smith, GM. 2007. *Analysing ecological data* (Vol. 680). New York:  
Springer.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados desta tese evidenciam que as espécies lenhosas do Cerrado persistem ao fogo por meio de estratégias distintas. Os arbustos estão sujeitos ao *topkill* e respondem com rebrota basal vigorosa, apresentando alterações estruturais de menor impacto. As árvores se mostram estruturalmente mais sensíveis com alterações marcantes necessitando de maiores intervalos para recuperação. Embora ambos os estratos apresentaram alta taxa de sobrevivência, a forma como respondem ao fogo é distinta, refletindo altos custos para os ciclos reprodutivos futuros, e, de forma ampla, para o funcionamento do sistema. *Protium ovatum*, espécie arbustiva, embora tenha apresentado redução no diâmetro e altura, apresentou maior investimento na produção de flores e frutos na parcela com queima, sem alteração na eficiência reprodutiva comparada à parcela sem queima. *Caryocar brasiliense*, espécie arbórea, apresentou alterações estruturais e fenológicas significativas, que resultaram em sementes menores, com menor viabilidade e menores concentrações de reservas em comparação à parcela sem queima. A análise comparativa para a recuperação pós-fogo da estrutura de arbustos e árvores destacou que as espécies de cada estrato responderam de forma semelhante. O fato de apenas uma espécie de cada estrato ter reproduzido durante o período de observação, reforça a necessidade de um intervalo maior que o da frequência atual de queimas. Esses resultados obtidos em uma área de preservação ambiental, dentro de um Parque Nacional, protegida de fogo por uma década, reforçam que mesmo um único incêndio pode acarretar impactos de longa duração. Sugerimos que estudos futuros ampliem o número de espécies arbóreas investigadas e diferentes intervalos de retorno do fogo, considerando o aumento de estudos que relatam adensamento de espécies lenhosas com a exclusão de queimadas. Nesse contexto, as políticas de Manejo Integrado do Fogo (MIF) precisam superar o objetivo focado na redução de biomassa

para combater grandes incêndios, e consolidar-se como ferramenta efetiva de conservação, alinhando a logística operacional à biologia das espécies e aos ciclos de regeneração natural. Reconhecer esses limites é fundamental para que o Cerrado, preserve não apenas sua riqueza de fitofisionomias e espécies, mas também a capacidade de sustentar os processos ecológicos, serviços ecossistêmicos, interações bióticas e fluxo gênico.