



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Departamento de Ecologia

EFEITOS DO FOGO NA REGENERAÇÃO de *Kielmeyera coriacea*
(Spr.) Mart. (Guttiferae) EM ÁREAS DE CERRADO *sensu stricto*:
MECANISMOS DE SOBREVIVÊNCIA E ÉPOCA DE QUEIMA

PAULO CIRNE DA SILVA

Prof. Dra Heloisa Sinátora Miranda
(Orientadora)

Brasília - 2002

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA

**EFEITOS DO FOGO NA REGENERAÇÃO de *Kielmeyera coriacea*
(Spr.) Mart. (Guttiferae) EM ÁREAS DE CERRADO *sensu stricto*:
MECANISMOS DE SOBREVIVÊNCIA E ÉPOCA DE QUEIMA**

Paulo Cirne da Silva

Prof. Dr^a Heloisa Sinátora Miranda
(Orientadora)

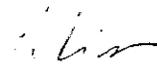
Tese apresentada ao Instituto de
Biologia, Programa de Pós Graduação
em Ecologia, da Universidade de
Brasília, como parte dos requisitos
necessários para a obtenção do título de
Doutor em Ecologia

BRASÍLIA

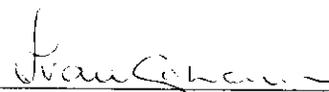
2002

Trabalho realizado junto ao Departamento de Ecologia do Instituto de Ciências Biológicas
da Universidade de Brasília, sob a orientação da Professora Heloisa Sinátora Miranda,
com suporte financeiro da Coordenação de Apoio ao Pessoal de Nível Superior (CAPES).

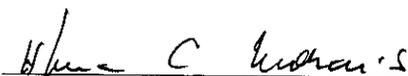
Aprovado por



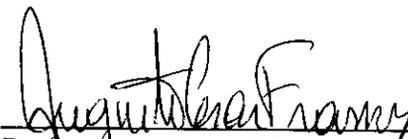
Professora Heloisa Sinátora Miranda
Professor Orientador



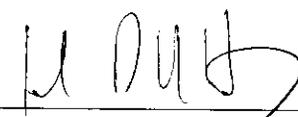
Professor Ivan Schiavini da Silva
Membro da Banca Examinadora



Professora Helena Castanheira de Moraes
Membro da Banca Examinado



Professor Augusto César Franco
Membro da Banca Examinadora



Professor John DuVall Hay
Membro da Banca Examinadora

Agradecimentos

- ✓ A Prof^a Dr^a Heloísa Sinátora Miranda pela orientação e dedicação durante a realização desta tese.
- ✓ Ao Prof. Dr. Fábio Scarano, do Departamento de Ecologia da UFRJ, pelos comentários e sugestões no texto e nas análises de dados.
- ✓ Ao Prof. Fabian Borghetti, do Departamento de Botânica da UnB, laboratório de Termobiologia, pelo apoio logístico e ajuda nos trabalhos de campo.
- ✓ Ao Prof. Dr. Rob Whelan, da Universidade de Wollongong, pelas sugestões concedidas.
- ✓ A Dr^a Vera Coradim, do Ibama, pelo auxílio nos trabalhos de campo e sugestões ao trabalho.
- ✓ Ao Prof. Dr. Flávio Mães, da Universidade de Campinas, por sugestões nas análises de dados.
- ✓ Ao Professor Dr. Paulo Eugênio, da Universidade de Uberlândia, por sugestões nas análises de dados e informações sobre a espécie.
- ✓ Ao Prof. Dr. Ivan Schiavini, da Universidade de Uberlândia, membro desta banca, por sugestões no texto e nas análises de dados.
- ✓ Ao Prof. Dr. Augusto Cesar Franco, do Departamento de Botânica da UnB, membro da banca desta tese, por sugestões no texto e nas análises de dados.
- ✓ A Prof. Dr^a Helena Castanheira de Moraes, do Departamento de Ecologia da UnB, membro da banca desta tese, por sugestões no texto e nas análises de dados.
- ✓ Ao Prof. Dr. John Du Vall Hay, do Departamento de Ecologia da UnB, membro da banca desta tese, por sugestões no texto e nas análises de dados.
- ✓ Ao Dr. José Carlos Souza e Silva, Embrapa, por sugestões no texto.
- ✓ Ao pesquisador Henrique Zaluar do departamento de Ecologia da UFRJ por sugestões nas análises.
- ✓ Ao Prof. Dr. Marcos Silveira da Universidade Federal do Acre por sugestões nas análises e ajuda nos trabalhos de campo.
- ✓ Ao pesquisador Saulo Andrade (Sauleira) do Departamento de Ecologia da UnB, pela apoio logístico na confecção da tese e ajuda nos trabalhos de campo.
- ✓ A pesquisadora Margarete Naomi Sato do Departamento de Ecologia da UnB pelo apoio logístico na confecção da tese e ajuda nos trabalhos de campo.

- ✓ A pesquisadora Flávia Pinto do IPAM pelos comentários durante a confecção desta dissertação.
- ✓ A Cristiane e a Beatriz Baker, ex-alunas do Departamento de Ecologia, pela ajuda nos trabalhos de campo.
- ✓ A Fabiana, do Departamento de Ecologia da UnB, pela amparo durante o período de elaboração da tese.
- ✓ A Dr^a Iracema Gonzales pela disponibilização das áreas de trabalho, e aos funcionários da Reserva Ecológica do IBGE.
- ✓ A Branca do Departamento de Botânica da UnB, pela ajuda nas análises.
- ✓ Ao Mardônio do Departamento de Ecologia pela ajuda no campo.
- ✓ A Maria José Gontijo da Sunny/Programa Natureza e Sociedade pelo financiamento de atividades realizadas na Universidade de Wollongong.
- ✓ A CAPES pela bolsa de pesquisa.
- ✓ Por fim, a todos os amigos que contribuíram direta ou indiretamente para a realização desta dissertação.

Índice

Índice de Tabelas	i
Índice de Figuras	ii
Resumo	v
Abstract	vii
Capítulo 1.	1
Introdução geral	1
Área de estudo	4
Espécie estudada	5
Capítulo 2. Estrutura de tamanho de <i>Kielmeyera coriacea</i> (Spr) Mart. em áreas de cerrado sensu stricto, Brasília, DF, submetidas ao fogo em diferentes estações	9
Resumo	9
Abstract	9
Introdução	10
Material e métodos	11
Área de estudo e espécie estudada	11
Resultados e Discussão	13
Considerações finais	18
Capítulo 3. Rebrotamento e dinâmica populacional de <i>Kielmeyera coriacea</i> (Spr) Mart. (Guttiferae) após queimadas prescritas em diferentes estações em áreas de cerrado sensu stricto	19
Resumo	19
Abstract	20
Introdução	21
Material e Métodos	22
Área de estudo e espécie estudada	22
Regeneração vegetativa	24
Regeneração sexuada	27
Resultados	29
Regeneração vegetativa	29
Regeneração sexuada	38
Discussão	47
Regeneração vegetativa	47
Regeneração sexuada	50
Considerações finais	54
CAPÍTULO 4. Efeitos de queimadas prescritas na sobrevivência e na liberação de sementes da arbustiva <i>Kielmeyera coriacea</i> (Spr) Mart. em savanas do Brasil Central	56
Resumo	56
Abstract	57
Introdução	57
Material e Métodos	59
Área de estudo	59
Espécie estudada	59
Papel dos frutos na atenuação das temperaturas e na sobrevivência das sementes	60

Efeito das queimadas na dispersão das sementes	61
Resultados	61
Papel dos frutos na atenuação das temperaturas e na sobrevivência das sementes	62
Efeito das queimadas na dispersão das sementes	62
Discussão	66
Papel dos frutos na atenuação das temperaturas e na sobrevivência das sementes	66
Efeito das queimadas na dispersão das sementes	68
Considerações finais	70
Considerações finais	71
Referências bibliográficas	102

Índice de Tabelas

- Tabela 2.1.** Números totais e densidades de indivíduos adultos e jovens de *Kielmeyera coriacea*, em três parcelas de cerrado *sensu stricto*, na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF, submetidas a queima a cada dois anos, desde 1992. As parcelas são queimadas sempre em junho, agosto e setembro, respectivamente, início, meio e final da estação seca e cada uma corresponde a um tratamento de fogo distinto. Os resultados deste estudo foram obtidos antes das queimadas em 1998. 14
- Tabela 3.1.** Rebrotamento epígeo e hipógeo de indivíduos de *Kielmeyera coriacea*, em diferentes classes de altura e respectivas porcentagens (entre parênteses), em relação ao total encontrado em cada classe, antes do fogo em três parcelas de cerrado *sensu stricto*, queimadas em diferentes épocas na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF. O rebrotamento foi observado conjuntamente nas três áreas, após as queimas em 1998 e em 2000. 33
- Tabela 3.2.** Rebrotamento epígeo e hipógeo de indivíduos de *Kielmeyera coriacea*, em diferentes classes de diâmetro basal, e, respectivas porcentagens (entre parênteses), em relação ao total encontrado em cada classe, antes do fogo em três parcelas de cerrado *sensu stricto*, queimadas em diferentes épocas na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF. O rebrotamento foi observado conjuntamente nas três áreas, após as queimas em 1998 e em 2000. 34
- Tabela 3.3.** Taxas de mortalidade de indivíduos de *Kielmeyera coriacea* após queimadas bienais, em áreas de cerrado *sensu stricto*, prescritas em 1998 e 2000, no início (junho; BP), no meio (agosto; BM) e no final (setembro; BT) da estação seca, na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF. As diferenças encontradas entre os tratamentos foram testadas por análises de tabela de contingência (χ^2 0,05,2 = 5,991) e quando estas foram significativas utilizou-se o teste "tipo Tukey de comparações múltiplas entre proporções (q 0,05∞3 = 3,314). * = diferenças significativas ($p < 0,05$) entre os tratamentos; NS = diferenças não significativas; n = número de indivíduos; (x) = mortalidade (%). 40

Índice de Figuras

- Figura 1.1.** Áreas de cerrado *sensu stricto* submetidas a queimadas prescritas bienais na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF. BP = queima no início da estação seca (junho); BM = queima no meio da estação seca (agosto); BT = queima no final da estação seca (setembro); SF = protegida de queima por cinco anos. 7
- Figura 1.2.** *Kielmeyera coriacea* em diferentes estágios do ciclo de vida. a = ramo com detalhes das folhas, botões florais e flores indivíduo; b = frutos abertos após o fogo com suas sementes aladas prontas para dispersarem; c = indivíduo jovem com rebrota hipógea; e = indivíduo adulto com rebrotamento epígeo. 8
- Figura 2.1.** Distribuições de frequência relativa de indivíduos de *Kielmeyera coriacea*, em classes de tamanho, encontrados em parcelas experimentais de cerrado *sensu stricto* submetidas ao fogo em diferentes épocas da estação seca, desde 1992, na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF. Cada parcela corresponde ao fogo em uma determinada época: BP = fogo em junho, n = 92; BM = fogo em agosto, n = 154; BT = fogo em setembro, n = 99. Os resultados deste estudo foram obtidos antes das queimadas em 1998. 16
- Figura 3.1.** Temperaturas na região do câmbio (internas = I) e na superfície (externas = E) do caule de um indivíduo jovem (J; altura = 90 cm) e um adulto (A; altura = 240 cm) de *Kielmeyera coriacea* durante uma queimada experimental, em agosto de 2000, em área de cerrado *sensu stricto* na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF. 30
- Figura 3.2.** Relações lineares significativas (n = 20; p < 0.05) entre a espessura da casca e o tamanho, em altura e diâmetro basal, de indivíduos de *Kielmeyera coriacea* encontrados em área de cerrado *sensu stricto* na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF. 31
- Figura 3.3.** Relações lineares significativas (p < 0,05) entre rebrotamento hipógeo (círculos abertos) e epígeo (fechados), em função do tamanho de indivíduos de *Kielmeyera coriacea*, separados em diferentes classes de altura. Para o total de cada classe, determinadas antes de queimadas prescritas, em diferentes épocas, em três parcelas de cerrado *sensu stricto* na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF, foram calculadas as porcentagens de indivíduos que rebrotaram em um padrão ou outro. O rebrotamento foi observado para o total de indivíduos das três áreas, após as queimas em 1998 (a) e em 2000 (b). 35
- Figura 3.4.** Relações lineares significativas (p < 0,05) entre rebrotamento hipógeo (círculos abertos) e epígeo (fechados), em função do tamanho de indivíduos de *Kielmeyera coriacea*, separados em diferentes classes de altura. Para o total de cada classe, determinadas antes de queimadas prescritas, em diferentes épocas, em três parcelas de cerrado *sensu stricto* na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF, foram calculadas as porcentagens de indivíduos que rebrotaram em um padrão ou outro. O rebrotamento foi observado para o total de indivíduos das três áreas, após as queimas

em 1998 (a) e em 2000 (b).

36

Figura 3.5. Estados fisiológicos de indivíduos de *Kielmeyera coriacea* amostrados antes de queimas bienais prescritas em áreas de cerrado *sensu stricto*, na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF, no começo (BP; junho), no meio (BM; agosto) e no final (BT; setembro) da estação seca. As análises foram realizadas para indivíduos adultos (> 150 cm de altura) (n = 83, 77 e 52 em BP, BM e BT, respectivamente) e jovens (< 150 cm de altura) (n = 69, 126 e 94, em BP, BM e BT, respectivamente). SC = indivíduos com folhas antigas e/ou senescentes ou sem folhas; GA = indivíduos com gemas foliares ou primórdios foliares; MV = indivíduos com folhas novas e/ou crescimento recente das porções aéreas.

37

Figura 3.6. Sobrevivência *Kielmeyera coriacea*, após o fogo no começo (junho; BP = círculos fechados), no meio (agosto; BM = círculos abertos) e no final (setembro; BT = quadrados) da estação seca, em áreas de cerrado *sensu stricto* na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF. Foram considerados indivíduos totais (a; n = 92, 154 e 99, para BP, BM e BT, respectivamente), indivíduos jovens (b; n = 68, 133 e 95, para BP, BM e BT, respectivamente) e adultos (c; n = 24, 21 e 14, para BP, BM e BT, respectivamente).

39

Figura 3.7. Números de ramos secundários (a), folhas (b), folhas por ramos secundários (c) e percentuais de cobertura em relação à altura individual (d), após queimadas bienais prescritas em áreas de cerrado *sensu stricto* na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF, no começo (junho; BP), no meio (agosto; BM) e no final da estação seca de 2000. Para a, b e c: quadrados fechados = média; barras verticais = desvio padrão; retângulos abertos = erro padrão. Para d: quadrados fechados = mediana; barras verticais = valores máximos e mínimos; retângulos abertos = quartiles inferiores e superiores. Letras diferentes correspondem a diferenças ($p < 0,05$) entre os tratamentos.

41

Figura 3.8. Relação linear significativa ($p = 0,0006$) entre a altura de indivíduos de *Kielmeyera coriacea*, separados em classes, e a porcentagem de indivíduos com flores, em cada classe determinada, e, não significativa, entre a altura e a porcentagem de indivíduos com frutos ($p = 0,1563$). Foram amostradas 200 plantas em quatro áreas de cerrado *sensu stricto* (50 em cada), submetidas a diferentes regimes de queima, na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF.

42

Figura 3.9. Proporções de indivíduos de *Kielmeyera coriacea* com flores (hachurado) e frutos, em áreas de cerrado *sensu stricto*, queimadas bienalmente, no começo (junho; BP), no meio (agosto; BM) e no final (setembro; BT) da estação seca, desde 1992, na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF. Os eventos reprodutivos foram acompanhados no ano seguinte as queimadas em 1998. Letras diferentes assinalam diferenças significativas (n = 50; $p < 0,05$) para as proporções encontradas entre os diferentes tratamentos. Acima das colunas estão indicadas as porcentagens de indivíduos que frutificaram em relação ao total que floresceu.

44

Figura 3.10. Taxas de passagem entre fases consecutivas do ciclo de vida de

Kielmeyera coriacea, desde a semeadura de sementes ($n = 400$), em 1998, após queimadas bienais prescritas em diferentes épocas do ano, em áreas de cerrado *sensu stricto* na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF, até a sobrevivência de plântulas decorrente passagem do fogo, cerca de dois anos após. BP = fogo em junho; BM = fogo em agosto; BT = fogo em setembro. G = Germinabilidades (lançamento das radículas ou cotilédones); Pls = estabelecimento de plântulas (abertura dos cotilédones); Ch1 = final da estação de chuvas subsequente a semeadura; Se1 = final da estação seca subsequente a Ch1; Ch2 = final da estação chuvosa subsequente a Se1; Fg2 = final da estação de chuvas subsequente às queimadas em 2000.

45

Figura 3.11. Sobrevivência de *Kielmeyera coriacea* a partir de sementes semeadas ($n = 400$) após o fogo em áreas de cerrado *sensu stricto* submetidas a queimadas bienais prescritas em diferentes épocas do ano, na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF. Círculos fechados = fogo em junho; círculos abertos = fogo em agosto; quadrados = fogo em setembro. S = semeadura das sementes; G = Germinabilidades (lançamento das radículas ou cotilédones); Pls = estabelecimento de plântulas (abertura dos cotilédones); Ch1 = final da estação de chuvas subsequente a semeadura; Se1 = final da estação seca subsequente a Ch1; Ch2 = final da estação chuvosa subsequente a Se1; Fg2 = final da estação de chuvas subsequente às queimadas em 2000.

46

Figura 4.1. Temperaturas externas (a), na superfície, e, internas (b), na região de inserção das sementes de três frutos de *Kielmeyera coriacea*, durante uma queimada prescrita em área de cerrado *sensu stricto* localizada na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF.

63

Figura 4.2. Duração das temperaturas acima de 60°C , externas (a), na superfície, e, internas (b), na região de inserção das sementes de três frutos de *Kielmeyera coriacea*, durante uma queimada prescrita em área de cerrado *sensu stricto* localizada na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF.

64

Figura 4.3. Medianas (quadrados) das proporções de frutos abertos por indivíduo de *Kielmeyera coriacea* em áreas de cerrado *sensu stricto* na Reserva Ecológica do IBGE, submetidas a queimadas bienais prescritas, no começo (BP) e no final da estação seca (BM). Foram realizadas observações quinzenais, em 1998, entre a quinzena anterior ao fogo em BP e a quinzena posterior ao fogo em BM. Diferenças significativas ($n = 15$; $p < 0,05$) entre as áreas foram encontradas apenas após o fogo em BP e até o fogo em BM. Barras verticais = quartiles inferiores e superiores.

65

Figura 4.4. Conteúdos médios de água ($\pm\text{DP}$) em frutos de *Kielmeyera coriacea* ($n = 10$) coletados em áreas de cerrado *sensu stricto*, na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF, submetidas a queimadas prescritas no início (junho; BP) e no meio (agosto; BM) da estação seca de 2000. Os resultados obtidos para BP1; BM e BP2, correspondem respectivamente a coletas realizadas em BP e em BM imediatamente antes das queimadas e quinze dias após o fogo em BP. BP3 corresponde aos frutos coletados em BP2, no momento em que abriram em laboratório sob condições naturais. Letras diferentes acima das barras denotam diferenças significativas ($p < 0,05$) entre os valores encontrados.

67

Resumo

O fogo é considerado um fator ecológico potencialmente envolvido na seleção de espécies e na dinâmica da vegetação do Cerrado, a savana neotropical do Brasil Central. Entretanto, pesquisas examinando o comportamento de populações vegetais em resposta a diferentes regimes de fogo são escassas neste bioma. Este estudo, foi desenvolvido em áreas de cerrado *sensu stricto* na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF, como parte de um projeto de longa duração para investigar os impactos de diferentes regimes de queima na vegetação do Cerrado (Projeto Fogo), e examinou processos envolvidos na regeneração de *Kielmeyera coriacea* (Spr.) Mart. Guttiferae após queimadas bienais prescritas durante a estação seca. Esta espécie, de ampla distribuição nas diferentes formações vegetais do Cerrado, apresenta habitus arbustivo ou arbóreo e padrões fenológicos fortemente relacionados a sazonalidade climática. No Capítulo 2 desta tese, foram examinadas as distribuições de tamanho de indivíduos de *K. coriacea* em áreas queimadas bienalmente, desde 1992, no começo (BP), no meio (BM) e no final (BT) da estação seca. No Capítulo 3, foram examinados seus padrões de rebrotamento, de sobrevivência e de produção de estruturas reprodutivas após o fogo e como estes padrões são afetados pelo tamanho do indivíduo. Além disto, examinou-se aspectos da dinâmica populacional de *K. coriacea* em BP, BM e BT. Por último, no Capítulo 4, foram examinados mecanismos envolvidos na capacidade de sobrevivência das sementes durante o fogo e variações nos períodos de abertura de frutos entre BP e BM. A maioria dos indivíduos foi encontrada nas primeiras classes de tamanho (até 100 cm em altura (h) e 30 mm em diâmetro basal, (db)), sendo as proporções de indivíduos jovens significativamente maiores ($p < 0,05$) em BT ($96,8 \pm 4,5\%$), quando comparadas às áreas BP ($70,8 \pm 6,6\%$) e BM ($85,3 \pm 10,0\%$). Considerando juntos indivíduos amostrados nas três áreas experimentais, encontrou-se uma alta sobrevivência tanto após as queimadas em 1998 quanto em 2000 (96,3 e 94,2%, respectivamente). Análises envolvendo a atenuação das temperaturas durante o fogo, na região do câmbio, demonstraram que a temperatura máxima neste tecido para um indivíduo jovem (78°C) foi superior a encontrado para um adulto (49°C). Foram encontradas relações lineares positivas entre a espessura da casca dos caules de *K. coriacea* e o tamanho do

indivíduo, sendo a capacidade de rebrotamento das porções aéreas proporcional ao tamanho. Embora a sobrevivência de indivíduos não tenha sido linearmente relacionada ao tamanho, foi observada uma redução maior no número de indivíduos adultos do que no de jovens. A mortalidade encontrada foi inferior em BP, quando comparada a BM e a BT, principalmente quando foi considerado separadamente o estágio adulto. De forma geral, na época das queimadas em BM e em BT, os indivíduos já haviam alocado recursos para a ativação de gemas, produção de folhas e/ou crescimento das porções aéreas antes do fogo, o que demanda um investimento adicional de recursos para o rebrotamento. A produção de estruturas reprodutivas para *K. coriacea* foi restrita a indivíduos maiores que 150 cm de altura e 45 mm de diâmetro basal. Considerando apenas os indivíduos adultos, a proporção de indivíduos em floração, em diferentes classes de tamanho, foi linearmente relacionada à h. Por outro lado, a proporção de indivíduos com flores em BT foi menor do que em BP ou em BM, o que pode ser explicado em função da menor produção de ramos secundários após o fogo na primeira. Após as queimadas em 1998, a germinação de sementes de *K. coriacea* em BP foi menor do que em BM ou BT, embora o recrutamento e a sobrevivência das plântulas, em períodos posteriores de chuva e seca e após o fogo, tenham sido similares entre os tratamentos. Durante o fogo, as temperaturas externas máximas de três frutos variaram entre 393°C a 734°C, enquanto que no interior dos frutos foram registrados valores máximos entre 61°C e 63°C. Sementes coletadas em frutos fechados antes das queimadas, no solo ou em frutos abertos durante o fogo, não germinaram em laboratório, enquanto que as sementes coletadas em frutos que abriram somente após o fogo apresentaram alta germinabilidade ($79 \pm 12\%$ em BP e $69 \pm 14\%$ em BM). Em BP e em BM, a abertura dos frutos foi mais intensa apenas após as queimadas. Efeitos negativos para a sobrevivência das sementes foram observados pela perda de viabilidade em frutos que não abriram após o fogo. *K. coriacea* apresentou mecanismos que a qualifica como uma espécie resistente e resiliente ao fogo. Entretanto, em regimes de alta frequência de queima, a época do fogo parece ser determinante na persistência de populações locais desta espécie. Os resultados encontrados demonstraram que tanto regeneração vegetativa, quanto sexuada, são potencialmente importantes para a manutenção da espécie nos regimes de queima considerados. Estudos de longo prazo, em nível de populações, incluindo diferentes componentes do regime de fogo, como frequência e época de queima, podem ser

importantes para o desenvolvimento de estratégias que visem o manejo e a conservação de áreas do Cerrado.

Abstract

Fire is considered an ecological factor potentially involved in species selection and vegetation dynamics of the Cerrado, the neotropical savannas of Central Brazil. Nevertheless, researches examining the performance of plant populations in response to different fire regimes are scarce for this biome. This study was developed in areas of cerrado *sensu stricto* at Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF, as part of long term ecological research (Projeto Fogo) and studied processes related to regeneration of *Kielmeyera coriacea* (Spr.) Mart. Guttiferae after prescribed biennial burning in the middle of the dry season of 1998 and 2000. This species is distributed in different physiognomies of Cerrado, exhibits shrub or tree habitus and phenological patterns highly related to climatic seasonality. Chapter 2 presents the individual size distribution of *K. coriacea* in areas burned, since 1992, in the beginning (BP), middle (BM) and the end (BT) of the dry season. In Chapter 3 it is presented the patterns for post-fire resprouting, survival rates, production of reproductive structures and the relations between these patterns and individual size. Moreover, it was examined aspects of population dynamics of *K. coriacea* in BP, BM and BT. In Chapter 4, the mechanisms involved in seed protection and survival during fire and the effect of fire on fruit opening are presented for BP and BM. Most individuals were in the first size classes (until 100 cm of height (h), and 30 mm of basal diameter (db), and the proportion of young individuals was significantly greater ($p < 0,05$) in BT ($96,8 \pm 4,5\%$), when compared to BP ($70,8 \pm 6,6\%$) and BM ($85,3 \pm 10,0\%$). Considering all individuals sampled in the three experimental areas, it was found a high survival rate after the 1998 and 2000 burning (96,3 e 94,2%, respectively). Temperature measurements to evaluate the insulation conferred by bark to the cambium demonstrated that maximum temperature at the cambium for a juvenile individual was greater than (78°C) to that measured in an adult (49°C). It was found linear and positive relationships between shoot bark thickness of *K. coriacea* and individual size, and the capacity of aerial resprouting was proportional to size. Although individual survival was not linearly related

to size, it was observed a greater reduction in the number of adult individuals than juvenile ones. The mortality was smaller in BP when compared to BM and BT, specially when considering only larger individuals. In general, before the fires in BM and BT, the individuals had already allocated resources to bud activation, leaf production and/or stem growth.. The production of reproductive structures was restricted to individuals bigger than 150 cm in height and 45 mm in basal diameter. Moreover, considering only adult plants, the proportions of flowering individuals in different height classes were linearly related to h, and the proportions of flowering individuals in BT was smaller than in BP or BM, which can be explained in function of the smaller secondary branches production in BT. After the 1998 burning, germination in BP was smaller than in BM or in BT, although seedling recruitment and survival, in the following rainy and dry season periods had been similar between the treatments. During fire, external maximum temperatures of fruits were in the range of 393°C to 734°C, while maximum fruit internal temperatures were between 61°C and 63°C. Seeds collected in closed fruits before burning, on soil or in opened fruits during fire did not germinate in laboratory, while those in fruits that opened only after fire showed a high germinability ($79 \pm 12\%$ in BP and $69 \pm 14\%$ in BM). In BP and BM, fruit opening was more intense after burning. Negative effects on seeds were observed for fruits that did not open after the fires (41.0% in BP and 34.4% in BM). *K. coriacea* has shown to be resistant and resilient in relation to fire. However, in a high frequency fire regime, season of fire seems to be determinant in persistence of local plant populations of this species. Even so, the results demonstrated that vegetative and sexual regeneration are potentially important to the maintenance of *K. coriacea* in the fire regime considered. Long-term researches, at population level, including different fire regime as frequency and season of burning can be important to the development of strategies aiming the management and conservation of Cerrado areas.

Capítulo 1

Introdução Geral

A ação recorrente do fogo é determinante na estruturação e na manutenção de sistemas naturais e seminaturais, podendo exercer uma importante pressão seletiva sobre as plantas (Whelan 1995; Bond & van Wilgen 1996). Nos Cerrados, a ocorrência de queimadas apresenta registros desde 32.000 anos A.P. (Oliveira 1992; Vicentini 1993, 1999), sendo o papel estruturador do fogo bem documentado nestes ambientes. Assim como outras savanas neotropicais da América do Sul, igualmente com sazonalidade climática (Medina & Silva 1990), o fogo, em adição à disponibilidade de água, é visto como um fator determinante na distribuição das espécies do Cerrado (Rawitscher 1948; Coutinho 1978; Sarmiento 1983; Sarmiento *et al.* 1985).

Embora o fogo afete todas as plantas, algumas espécies são favorecidas ou mesmo dependentes de sua recorrência para persistirem em longo prazo. (Bellingham 1998; Bond & Midgley 2001). A resistência e resiliência após o fogo podem ser determinadas tanto por fatores intrínsecos de uma espécie (i.e., padrões anatômicos, morfológicos, fisiológicos, estádios de crescimento) quanto extrínsecos, como os climáticos, físicos, regime de fogo (Lamont *et al.* 1991; Swaine *et al.* 1992; Matlack *et al.* 1993, Tyler 1995; Hanley & Fenner 1997). De forma geral, os danos causados pelo fogo nos tecidos vegetais são determinados em função do tempo de residência das altas temperaturas (Wright & Bayley 1982; Mercer *et al.* 1994), sendo o investimento de recursos para o isolamento de tecidos mais sensíveis um importante mecanismo para se evitar temperaturas letais. Neste contexto, muitas espécies são capazes de recolonizar áreas queimadas, em um *continuum* de mecanismos de regeneração que vão desde sementes tolerantes aos efeitos do fogo e/ou dependentes do calor para germinarem, até rebrotamento através de meristemas protegidos em partes vegetativas (Kauffman 1991; Sampaio *et al.* 1993; Nepstad *et al.* 1995; Tyler & D'Antonio 1995; Olson & Platt 1995).

A produção de meristemas e de gemas protegidas pelo isolamento térmico conferido pelo solo ou por camadas espessas de tecido lenhoso no caule, possibilita a sobrevivência tanto pelo rebrotamento a partir das porções subterrâneas quanto das porções aéreas (Rundel 1981; James 1984). Após o fogo, a presença de recursos armazenados nos órgãos subterrâneos permite o acesso imediato às reservas de energia

necessárias para o rebrotamento (Bowen & Pate 1993; Matlack *et al.* 1993). Neste contexto, as estruturas subterrâneas parecem assumir uma dupla função: a primeira, de caráter morfológico, é a de armazenar gemas para o rebrotamento e a segunda é a de armazenamento de carboidratos não estruturais e nutrientes (Canadell & López-Soria 1998). Usualmente, a regeneração vegetativa é associada à rápida rebrota e a altas taxas de crescimento e sobrevivência, levando muitas vezes à expansão populacional, individual ou modular (Brewer & Platt 1994a; Olson & Platt 1995; Cirne & Scarano 1996, 2001; Nascimento 1996). No entanto, danos aos tecidos meristemáticos, tamanho reduzido do banco de gemas, disponibilidade de reservas reduzida e intolerância às condições encontradas após o fogo podem limitar a capacidade de rebrotamento (Canadell & López-Soria 1998).

Para as espécies com pequena capacidade de regeneração vegetativa, a persistência após o fogo depende da habilidade em regenerar sexuadamente, existindo uma grande variabilidade, tanto inter- quanto intraespecífica, de padrões reprodutivos (Erikson 1989, Cain 1990, Ehrlén & Groenendael 2001). Mesmo em escalas locais, esta diversidade de mecanismos pode ser usualmente observada, pelo estabelecimento conjunto de plantas em diferentes estádios sucessionais (Goto *et al.* 1996; Richards & Lamont 1996). Nestes casos, o sucesso reprodutivo pode variar em função de fatores como o estágio do ciclo de vida ou tamanho do indivíduo (Gill & MacMahon 1986).

Em alguns casos a produção de flores e frutos (Cavalheiro & Miranda 1999; Brewer & Platt 1994b; Oliveira *et al.* 1996; Silva *et al.* 1996), o recrutamento de plântulas (Tyler 1995) e a dispersão dos diásporos são determinados pelo fogo (Lamont *et al.* 1991; Bradstock *et al.* 1994; Groom & Lamont 1997; Whelan *et al.* 1998). Embora nenhum embrião tolere a ação direta das chamas, a sobrevivência dos mesmos é provável pela formação de um banco de sementes protegido por camadas isolantes de solo (Zammit & Zedler 1988) ou pela produção de frutos lenhosos, de parede espessa e com alto conteúdo de água, que igualmente reduzem as temperaturas para as sementes (Judd 1993; Judd 1994; Mercer *et al.* 1994; Whelan & Brown 1998). A germinação e o estabelecimento podem ser favorecidos pela atuação direta do calor no solo e no banco de sementes, por mudanças na estrutura e nos níveis de nutrientes do solo e pela volatilização de aleloquímicos. Alterações na natureza das interações biológicas podem resultar em redução temporária de competição, aumento na disponibilidade de luz e de água, diminuição da interferência resultante da produção de químicos tóxicos e redução

temporária de herbivoria (Whelan 1985; Tyler 1995; Tyler & D'Antonio 1995; Hanley & Fenner 1997).

Entretanto, os efeitos do fogo são variáveis no espaço e no tempo. Diferenças climáticas, na quantidade, qualidade e distribuição vertical do combustível e no regime de fogo, por exemplo, são determinantes da intensidade, extensão e tipo do fogo e, conseqüentemente, da natureza das respostas biológicas (Brewer & Platt 1994a,b; Whelan & Tait 1995; Willians 1995). Por outro lado, as espécies que são selecionadas pelo fogo influenciam o comportamento das queimadas, determinando variações qualitativas e quantitativas no combustível disponível (Whelan 1995; Willians 1995). No caso do Cerrado, por exemplo, uma maior frequência de queima tende a reduzir a cobertura do componente arbóreo, aumentando a cobertura de gramíneas (Coutinho 1990). Nesta situação, espera-se uma maior intensidade e um menor tempo de residência do fogo (Miranda *et al.* 1993)

Muitos estudos têm demonstrado que a intensidade e a frequência das queimadas são determinantes na dinâmica de populações vegetais (Bradstock & Myerscough 1981; Bradstock & O'Connell 1988; Auld 1986; Willians 1995). Estudos considerando a época de ocorrência do fogo têm recebido menor atenção científica (Whelan & Tait 1995), embora padrões de sobrevivência, vigor de rebrotamento e sucesso reprodutivo, por exemplo, possam ser associados a este fator (Brewer & Platt 1994a,b). Espera-se que em áreas com clima sazonal, a época das queimadas seja um importante fator na distribuição das espécies (Bond 1984; Bond *et al.* 1984; Cowling & Lamont 1987; Lamont *et al.* 2000), podendo atuar conjuntamente com outros componentes do regime de fogo. Em áreas de cerrado *sensu stricto*, por exemplo, diferenças relacionadas à época do fogo na sobrevivência de espécies lenhosas só foram evidenciadas depois de três queimadas consecutivas (Sato *et al.* 1998).

O fogo é capaz de promover extinções de populações locais e de espécies com distribuições restritas ou endêmicas. Neste caso, pesquisas considerando os efeitos de diferentes componentes do regime de fogo sobre as plantas podem ser úteis para se evitar perdas de importante informação genética para a conservação futura da diversidade biológica (Keith 1996). No Cerrado, listado recentemente como um dos mais importantes *hotspots* de biodiversidade do mundo (Myers *et al.* 2000; Cardoso & Bates 2002), poucos estudos foram realizados neste sentido.

Este estudo, desenvolvido em áreas de cerrado *sensu stricto*, examina mecanismos de sobrevivência de estruturas vegetativas e sexuadas e padrões de

regeneração após o fogo da lenhosa *Kielmeyera coriacea* (spr.) Mart. (Guttiferae). Adicionalmente, a estrutura populacional e o sucesso da regeneração desta espécie serão analisados em áreas submetidas a queimadas prescritas em diferentes épocas ao longo da estação seca. O Capítulo 2 analisou os impactos de queimadas prescritas no início (BP), no meio (BM) e no final (BT) desta estação nas distribuições de tamanho desta espécie. No Capítulo 3, foram examinados os padrões de rebrotamento, de sobrevivência e de produção de estruturas reprodutivas após o fogo e como o tamanho do indivíduo é relacionado aos mesmos e, além disso, os efeitos da época de queima na dinâmica populacional da espécie. Foram feitas análises quanto ao vigor do rebrotamento, a sobrevivência de indivíduos em diferentes estádios de crescimento, o recrutamento de novos indivíduos, a produção de flores e frutos, a germinação e a sobrevivência de regenerantes sexuados, após o fogo em BP, BM e BT e após estações chuvosas e secas subsequentes aos mesmos. No Capítulo 4, foram examinados a sobrevivência das sementes de *K. coriacea* e o papel dos frutos na atenuação das altas temperaturas durante o fogo, bem como processos de abertura de frutos e liberação das sementes em BP e BM.

Área de estudo

Este estudo foi desenvolvido na Reserva Ecológica do IBGE – RECOR, 35 km ao sul de Brasília (15°56'41"S, 47°53'7"W), Distrito Federal, Brasil, que abrange uma área de 1360 ha em uma altitude de 1100 m. Assim como em outras áreas de Cerrado do Brasil Central, o clima é tropical e observa-se uma estação seca marcante entre maio e setembro. De acordo com os dados da estação meteorológica da Reserva, a média da precipitação anual total entre os anos deste estudo (1998-2001) foi de 1353 mm. A fisionomia da maior parte da área da reserva foi denominada como cerrado *lato sensu*, que se apresenta sob as formas de campo sujo, campo cerrado, cerrado *sensu stricto* (ou simplesmente cerrado) e cerradão (Pereira *et al.* 1993). Este estudo foi conduzido em áreas de cerrado, que corresponde à fisionomia mais comum de Cerrado no Brasil central (Dias 1992). Estas apresentam vegetação predominantemente aberta, com plantas arbustivas e arbóreas e um estrato herbáceo bem desenvolvido ocupado em sua maior parte por gramíneas (Ribeiro & Walter 1998).

A amostragem foi realizada em três parcelas de 500 m x 200 m, queimadas a cada dois anos desde 1992, quando estavam protegidas de queima por 18 anos, como

parte dos estudos do Projeto Fogo, que desenvolve, em longo prazo, pesquisas sobre os impactos de diferentes regimes de queima sobre a estrutura e funcionamento de ecossistemas do Cerrado (Figura 1.1). Nas parcelas, o fogo vem sendo aplicado em diferentes épocas do ano, respectivamente, no início, (segunda quinzena de junho - "precoce" - BP), no meio (primeira quinzena de agosto - "modal" - BM) e no final da estação seca (segunda quinzena de setembro - "tardia" - BT). Neste estudo, foram acompanhadas as queimadas realizadas nos anos de 1998 e 2000. Adicionalmente, uma quarta área de cerrado (SF), protegida há 5 anos contra o fogo, foi incluída nas análises envolvendo padrões gerais de produção de flores e frutos (Capítulo 2).

Espécie estudada

A espécie *Kielmeyera coriacea* (Spr.) Mart. (Guttiferae), conhecida popularmente como pau-santo (Figura 1.2), está distribuída em quase todas as regiões do Brasil, nos estados do Amazonas, Bahia, Distrito Federal, Goiás, Maranhão, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Pará, Piauí, São Paulo e Tocantins (Almeida *et al.* 1998). Esta planta, típica do Cerrado, é frequentemente encontrada em áreas de campo sujo, cerrado, cerradão mesotrófico e cerradão distrófico. Nestas áreas, atinge até 8 m de altura (Almeida *et al.* 1998), sendo os indivíduos reprodutivos, em geral, maiores que 1,5 m (Oliveira & Silva 1993). É uma das poucas espécies lenhosas que ocupam os primeiros lugares em valor de importância em áreas mais abertas do Cerrado (Aoki & Santos 1982, Ribeiro *et al.* 1985).

Os padrões fenológicos de *K. coriacea* estão intrinsecamente relacionados com a sazonalidade. É uma planta caducifólia, cujas folhas caem completamente durante um ou dois meses na estação seca (Oliveira & Silva 1993; Cardinot 1998; Nardoto *et al.* 1998). A floração ocorre predominantemente de setembro a janeiro, início e meio da estação chuvosa, e após a produção de frutos se observa um longo período de maturação, sendo as sementes anemocóricas liberadas apenas durante a próxima estação seca (Ribeiro *et al.* 1985; Oliveira 1998). A germinação é rápida e no começo da estação chuvosa. As plântulas mantêm os cotilédones por vários meses (Nardoto *et al.* 1998), alocando recursos predominantemente para as raízes, onde se observa um tecido parenquimático bem desenvolvido, que funciona como reservatório de água, e apresentam um lento crescimento das partes aéreas (Rizzini 1965, Oliveira & Silva 1993; Moireira & Klink 1998). Estas características aumentam as chances de

sobrevivência durante o período seco como consequência do rebrotamento recorrente a partir do sistema radicular (Oliveira & Silva 1993; Nardoto *et al.* 1998). Esta espécie apresenta, em diferentes estádios do seu ciclo de vida, uma alta capacidade de sobrevivência ao fogo (Figura 1.2b) (Oliveira & Silva 1993; Cardinot 1998; Nardoto *et al.* 1998).

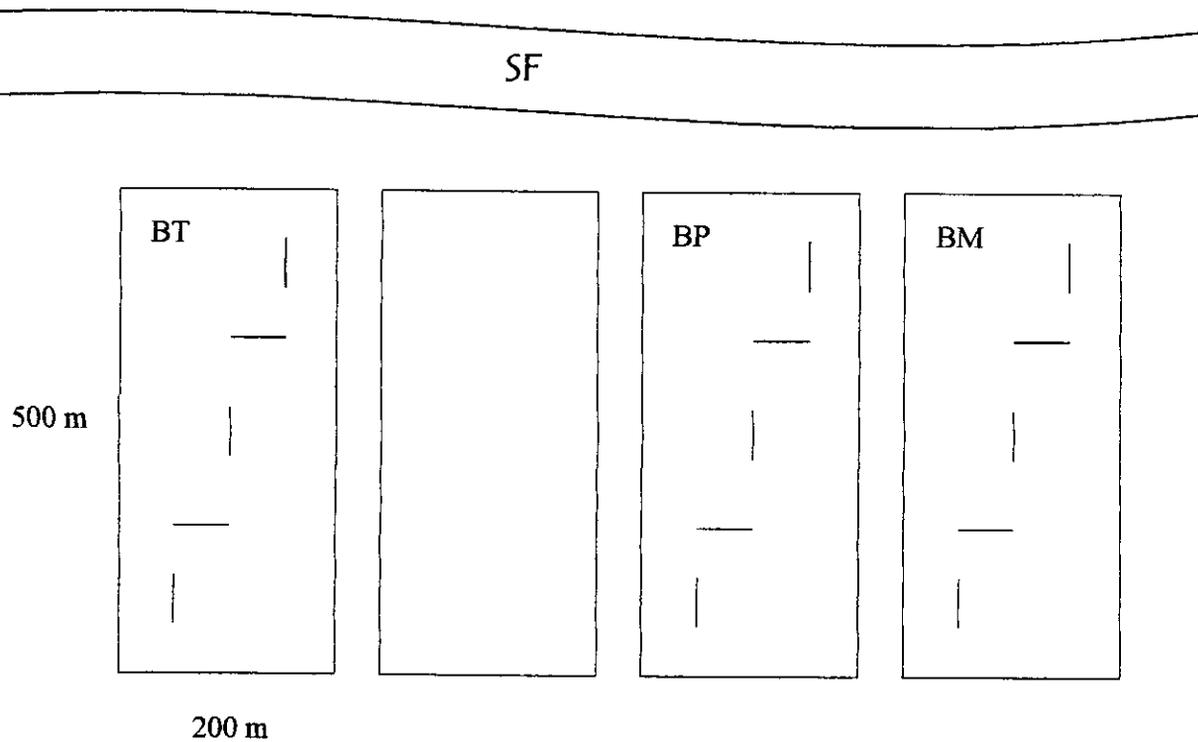


Figura 1.1. Áreas de cerrado *sensu stricto* submetidas a queimadas prescritas bienais na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF. BP = queima no início da estação seca (junho); BM = queima no meio da estação seca (agosto); BT = queima no final da estação seca (setembro); SF = protegida de queima por cinco anos



Figura 1.2. *Kielmeyera coriacea* em diferentes estágios do ciclo de vida. a = ramo com detalhes da folhas, botões florais e flores indivíduo; b = frutos abertos após o fogo com suas sementes aladas prontas para dispersarem; c = indivíduo jovem com rebrota hipógea; d = indivíduo adulto com rebrotamento epígeo.

Capítulo 2

Estrutura de tamanho de *Kielmeyera coriacea* (Spr) Mart. em áreas de cerrado *sensu stricto*, Brasília, DF, submetidas ao fogo em diferentes estações

Resumo

Em áreas com alta susceptibilidade a queimadas, como os Cerrados, as savanas neotropicais do Brasil Central, pesquisas envolvendo diferentes regimes de fogo em populações vegetais são raras. Em três parcelas (10 ha cada) de cerrado *sensu stricto* localizadas na Reserva Ecológica do IBGE (15°56'41"S, 47°53'7"W), Brasília – DF, foram analisados os efeitos de queimadas bienais prescritas realizadas no início (junho - BP), meio (agosto - BM) e final da estação seca (setembro - BT), na estrutura populacional de *Kielmeyera coriacea* (Spr.) Mart. (Guttiferae), uma árvore típica do Cerrado. Para cada tratamento, foram examinadas as distribuições de frequência relativa para indivíduos agrupados em sete classes de tamanho, em altura (h) e em diâmetro basal (db). A maioria dos indivíduos foi encontrada nas primeiras classes de tamanho (até 100 cm em h e 30 mm em db). As densidades foram de 460 ind.ha⁻¹ em BP, 770 ind.ha⁻¹ em BM e 495 ind.ha⁻¹ em BT. Embora tenham sido encontradas elevadas proporções de indivíduos de pequeno porte em todos os tratamentos, uma proporção significativamente maior ($p < 0,05$) de indivíduos pequenos foram encontrados em BT (96,8 ± 4,5 %) quando comparadas às áreas BP (70,8 ± 6,6 %) e BM (85,3 ± 10,0 %). Os resultados deste estudo demonstraram efeitos negativos do fogo em diferentes épocas, em regimes de alta frequência de queimadas, na estrutura populacional de *K. coriacea*.

Abstract

In fire-prone areas, like the Cerrado, the neotropical savanna of Central Brazil, few studies focused on the effects of different fire regimes on plant populations. In three plots (10 ha each) of cerrado *sensu stricto* at Reserva Ecológica do IBGE (15°56'41"S, 47°53'7"W), Brasília – DF, the effects of prescribed biennial burning, in early (June - BP), middle (August - BM) and late dry season (September - BT), on population structure of *Kielmeyera coriacea* (Spr.) Mart. (Guttiferae), a typical tree of Cerrado, was

investigated. For each treatment, the size frequency distributions of individuals distributed in seven classes of height (h) and basal diameter (db) was determined. Most individuals were in the first size class (≤ 100 cm for h and 30 mm for db). The densities of *K. coriacea* were 460 ind.ha⁻¹ in BP, 770 ind.ha⁻¹ in BM and 495 ind.ha⁻¹ in BT. Although it was found a high proportion of young individuals in all treatments, it was significantly higher ($p < 0,05$) for BT (96.8 ± 4.5 %) when compared to BP (70.8 ± 6.6 %) and BM (85.3 ± 10.0 %). The results found in this study point to negative effects of fire in different seasons, in a high frequency fire regime, in population structure of *K. coriacea*.

Introdução

O fogo é considerado um fator determinante na estrutura e no funcionamento de áreas com alta susceptibilidade a queimadas (Lamont *et al.* 1991; Whelan 1995; Bond & van Wilgen 1996), tais quais o Cerrado, a savana neotropical do Brasil Central. Neste bioma, existem evidências de queimadas desde 32000 anos A. P. (Vicentini 1993), e, assim, o fogo pode ser considerado um fator importante na dinâmica da vegetação, em adição a sazonalidade climática e a disponibilidade de água (Rawitscher 1948; Coutinho 1978; Sarmiento *et al.* 1985; Sato & Miranda 1996).

Em áreas submetidas a atividade recorrente do fogo, é bem conhecido que a dinâmica das populações vegetais pode variar em função da intensidade e da frequência de queima (Bradstock & Myerscough 1981; Auld 1986; Bradstock & O'Connell 1988; Whelan & Tait 1995; Willians 1995). A época de ocorrência das queimadas é um outro fator potencialmente importante em aspectos relacionados à estrutura e a dinâmica de populações vegetais, determinando, por exemplo, padrões de sobrevivência, vigor de rebrotamento e sucesso reprodutivo (Brewer & Platt 1994a,b). Embora alguns estudos neste sentido sejam relevantes, sobretudo em áreas apresentando sazonalidade climática (Bond 1984; Bond *et al.* 1984; Cowling & Lamont 1987; Lamont *et al.* 2000), este componente do regime de fogo tem recebido pouca atenção (Sato & Miranda 1996, Sato *et al.* 1998), para o Cerrado.

Mudanças nos regimes de fogo encontrados no passado podem ser determinantes de alterações na dinâmica de comunidade vegetais (Sandford *et al.* 1985). Evidências de tais alterações no regime de fogo do Cerrado foram observadas tanto em relação a

frequência (Vicentini 1999) como à época do fogo (Ramos-Neto & Pivello 2001). Neste contexto, pesquisas considerando padrões de estrutura de populações vegetais, em diferentes regimes de queima, podem ser úteis para a conservação da diversidade biológica, uma vez que fornecem elementos para a predição do comportamento de espécies e de populações locais (Keith 1996). Para as plantas do Cerrado, pouco se conhece acerca dos efeitos do fogo na dinâmica e na estrutura de populações (Matos 1994; Hoffmann 1996,1998; Felfili 1999,2000). Estes efeitos podem ser relevantes em função da interferência antrópica crescente neste bioma, listado como um dos mais importantes “hotspots” de biodiversidade do mundo (Myers *et al.* 2000; Cardoso & Bates 2002).

Este estudo investigou os efeitos de queimadas bienais prescritas, em diferentes épocas (início, meio e final da estação seca), na estrutura populacional de *Kielmeyera coriacea* (Spr.) Mart. (Guttiferae) em áreas de cerrado *sensu stricto*.

Material e métodos

Área de estudo e espécie estudada

Este estudo foi desenvolvido na Reserva Ecológica do IBGE – RECOR, 35 km ao sul de Brasília (15°56'41”S, 47°53'7”W), Distrito Federal, Brasil, que abrange uma área de 1360 ha em uma altitude de 1100 m. Assim como em outras áreas de Cerrado do Brasil Central, o clima é tropical e observa-se uma estação seca marcante entre maio e setembro. De acordo com os dados da estação meteorológica da Reserva, a média da precipitação anual total entre os anos de 1998 e 2001 foi de 1353 mm. A vegetação predominante na reserva é de cerrado *lato sensu*, que apresenta diferentes fisionomias em um gradiente de menores (campo limpo, campo sujo e campo cerrado) a maiores densidades de cobertura de plantas lenhosas (cerrado *sensu stricto* e cerradão). Este estudo foi conduzido em áreas de cerrado *sensu stricto*, ou simplesmente cerrado, a formação mais comum na Reserva (Pereira *et al.* 1993) e ao longo do Brasil Central (Dias 1992). Esta vegetação aberta apresenta arbustos e árvores dispersos e um estrato herbáceo bem desenvolvido composto principalmente de gramíneas (ver Eiten 1972; 1994 e Coutinho 1990 para terminologia).

Foram utilizadas três parcelas de 10 ha, queimadas experimentalmente a cada dois anos desde 1992, quando estavam protegidas de queima por 18 anos. A frequência

de queima utilizada neste estudo encontra-se no intervalo de 1 a 3 anos, considerado por Coutinho (1990) e Dias (1992) como mais comuns atualmente na região do Cerrado. As parcelas são parte de um projeto de pesquisa de longa duração - Projeto Fogo - que tem como objetivo investigar os impactos de diferentes regimes de queima sobre a estrutura e funcionamento de ecossistemas do Cerrado. Em cada área, as queimadas foram realizadas em diferentes estações ao longo da estação seca: junho (BP), início; agosto (BM), meio e setembro (BT), final da estação seca.

Kielmeyera coriacea (Spr.) Mart. (Guttiferae) é amplamente distribuída no Brasil tropical ao longo de áreas de Cerrado. É encontrada em fisionomias distintas, onde atinge até 8 m de altura (Almeida *et al.* 1998) e representa uma das poucas espécies lenhosas, típicas do bioma, dominante em áreas de campo, onde plantas lenhosas são menos abundantes (Aoki & Santos 1982; Ribeiro *et al.* 1985). A queda das folhas nesta planta decídua ocorre durante um ou dois meses durante a estação seca, sendo a produção de novas folhas mais intensa no final da mesma (Cardinot 1998; Oliveira & Silva 1993). A germinação é rápida e no começo da estação chuvosa. As plântulas mantêm os cotilédones por vários meses (Nardoto *et al.* 1998), alocando recursos predominantemente para as raízes, onde se observa um tecido parenquimático bem desenvolvido, que funciona como reservatório de água, e apresentam um lento crescimento das partes aéreas (Rizzini 1965, Oliveira & Silva 1993; Moireira & Klink 1998). Estas características aumentam as chances de sobrevivência durante o período seco como consequência do rebrotamento recorrente a partir do sistema radícula (Oliveira & Silva 1993; Nardoto *et al.* 1998).

Estrutura populacional e época de fogo

Em cada uma das três parcelas descritas na introdução geral (Figura 1.1; BP - fogo precoce, junho; BM - fogo modal, agosto; BT - fogo tardio, setembro), foram estabelecidos cinco transectos (50 m de comprimento e 8 m de largura), de modo a cobrir uma ampla variação espacial (Figura 2.1). Em 1998, antes dos tratamentos de fogo, todos os indivíduos (i.e., fustes independentes ou agregados a uma distância basal igual ou menor que 30 cm, segundo a classificação de Eiten & Sambuichi, (1996) de *K. coriacea* em cada transecto foram medidos quanto à altura (h) e ao diâmetro basal (db). Em casos de indivíduos com mais de um fuste, apenas o maior foi medido. Para cada parcela experimental, foram determinadas as distribuições de frequência relativa de indivíduos separados em distintas classes tamanho (h e db). As alturas determinadas

foram distribuídas em sete classes com amplitude de 50 cm, sendo que foram agrupados na primeira classe todos os indivíduos com $h < 50$ cm e na última classe todos aqueles com h maior ou igual a 300 cm. O mesmo procedimento foi adotado para os valores de db. Foram utilizadas sete classes com amplitude de 15 cm cada. Na primeira classe foram agrupados todos os indivíduos com $db < 15$ cm e na sétima aqueles com db maior ou igual a 90 mm.

Posteriormente, os indivíduos de *K. coriacea* foram classificados como jovens ou adultos, sendo os últimos definidos como plantas com altura igual ou superior a 1,5 m (esta categorização não corresponde a uma estimativa de idade, e foi baseada em observações realizadas por Oliveira & Silva, (1993), e em observações em campo, onde plantas em estágio reprodutivo foram encontradas apenas a partir desta altura). Posteriormente, as proporções médias de indivíduos jovens, em relação ao total de indivíduos presentes em cada transecto, foram comparadas entre os tratamentos (ANOVA; $p < 0,05$). Previamente, as proporções foram transformadas em arco-seno, resultando em normalização dos dados (Zar 1999).

Resultados e Discussão

As densidades de indivíduos nas parcelas experimentais, considerando conjuntamente jovens e adultos, foram de 460 ind.ha⁻¹ para BP, 770 ind.ha⁻¹ para BM e 465 ind.ha⁻¹ para BT (Tabela 2.1). Estas foram superiores à densidade de 82 ind.ha⁻¹ para BM e de 42 ind.ha⁻¹ para BT encontradas para *K. coriacea* por Sato *et al.* (1998) em BM e BT, após três queimadas bienais realizadas, desde 1992, nas mesmas parcelas experimentais deste estudo. Neste caso, as diferenças encontradas refletem o critério utilizado por Sato *et al.* (1998) de incluir no inventário apenas os indivíduos com diâmetro, a 30 cm de altura em relação ao solo, maior ou igual a 50 mm. Neste estudo, também foram inventariados todos os indivíduos com diâmetro inferior a 50 mm, aqui categorizadas como jovens. No entanto, as densidades dos adultos, de 120 ind.ha⁻¹ para BP, 100 ind.ha⁻¹ para BM e 20 ind.ha⁻¹ para BT (Tabela 2.1) são semelhantes aos apresentados por Sato *et al.* (1998). Ottmar (2001), em um inventário realizado em área de cerrado na Reserva Ecológica do IBGE, queimada há um ano, estimou uma densidade para indivíduos lenhosos 2819 ind.ha⁻¹. Neste caso, os indivíduos com diâmetro entre 20 e 30 mm (sem considerar, por exemplo, plantas com diâmetro menores que 20 mm, que para *K. coriacea* apresentaram alta frequência de ocorrência)

Tabela 2.1. Números totais e densidades de indivíduos adultos e jovens de *Kielmeyera coriacea*, em três parcelas de cerrado *sensu stricto*, na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF, submetidas a queima a cada dois anos, desde 1992. As parcelas são queimadas sempre em junho, agosto e setembro, respectivamente, início, meio e final da estação seca e cada uma corresponde a um tratamento de fogo distinto. Os resultados deste estudo foram obtidos antes das queimadas em 1998.

Época da queima	Número de indivíduos			Densidade (Ind./ha)		
	Total	Adultos	Jovens	Total	Adultos	Jovens
Junho	92	24	68	460	120	340
Agosto	154	20	134	770	100	670
Setembro	99	4	95	495	20	475

representaram 38% dos indivíduos amostrados, indicando que as plantas de menor porte constituem uma parcela representativa na densidade total do componente lenhoso das comunidades vegetais do Cerrado.

Para *K. coriacea*, isto foi demonstrado ainda pelas distribuições de tamanho encontradas nas três parcelas experimentais, onde foi observado uma alta frequência relativa de indivíduos nas primeiras classes, tanto de altura (h) quanto de diâmetro basal (db) (Figura 2.1) e reduções a partir da terceira classe (100 a 150 cm para h e 30 a 45 mm para db). Em contraste, as distribuições de tamanho encontradas para *K. coriacea* por Oliveira *et al.* (1989), em áreas de cerrado do Jardim Botânico de Brasília, próximas aos sítios amostrados neste trabalho, indicaram populações estáveis e auto regenerativas, possivelmente em função de uma menor frequência de fogo.

Proporções elevadas de indivíduos nos estádios iniciais do ciclo de vida podem refletir a ausência de condições favoráveis ao crescimento, reduzindo a probabilidade de passagem para estádios mais tardios (Fox 1977; Sarukhán & Piñero 1985). Este parece ser o caso de *Copaifera langsdorffii* em matas de galeria do Cerrado (Leite & Salomão 1993) e de *Apuleia leiocarpa* em áreas de cerrado (Leite & Hay 1989). Em regime com alta frequência de queimadas, Bradstock & Myerscough (1988) encontraram que as rebrotas das espécies *Banksia serrata* e *Isopogon anemonifolius* não atingiram estádios de crescimento superiores, em função do curto intervalo de tempo para o crescimento entre queimadas sucessivas. Para *K. coriacea*, o recrutamento de indivíduos para o estágio adulto, quando a sobrevivência das porções aéreas após o fogo é mais provável (Capítulo 3), parece ser similarmente limitado em regime de queimadas bienais. Além disso, a perda da parte aérea dos indivíduos de menor porte após o fogo, com rebrotamento a partir das porções subterrâneas (Cardinot 1998; ver também Capítulo 3), somada a mortalidade no estágio adulto, parecem ter contribuído para as elevadas proporções de plantas encontradas nos estádios juvenis. Assim como discutido por Oliveira & Silva (1993), estes indivíduos de menor porte estão na matriz gramínea e podem sofrer morte recorrente da parte aérea em função da seca e do fogo.

Apesar da maior densidade de indivíduos em BM, em relação à BP ou a BT, a densidade de adultos foi superior em BP e inferior em BT (Tabela 2.1). Os resultados da ANOVA apontaram para diferenças significativas ($F = 14,06149$; $p = 0,0007$) entre as proporções médias de indivíduos jovens nas três áreas (BP = $70,8 \pm 6,6\%$; BM = $85,3 \pm 10,0\%$; BT = $96,8 \pm 4,5\%$), sendo os valores encontrados para BT maiores do que em BP ($p = 0,0007$) ou em BM ($p = 0,0271$). Para estas últimas, não foram

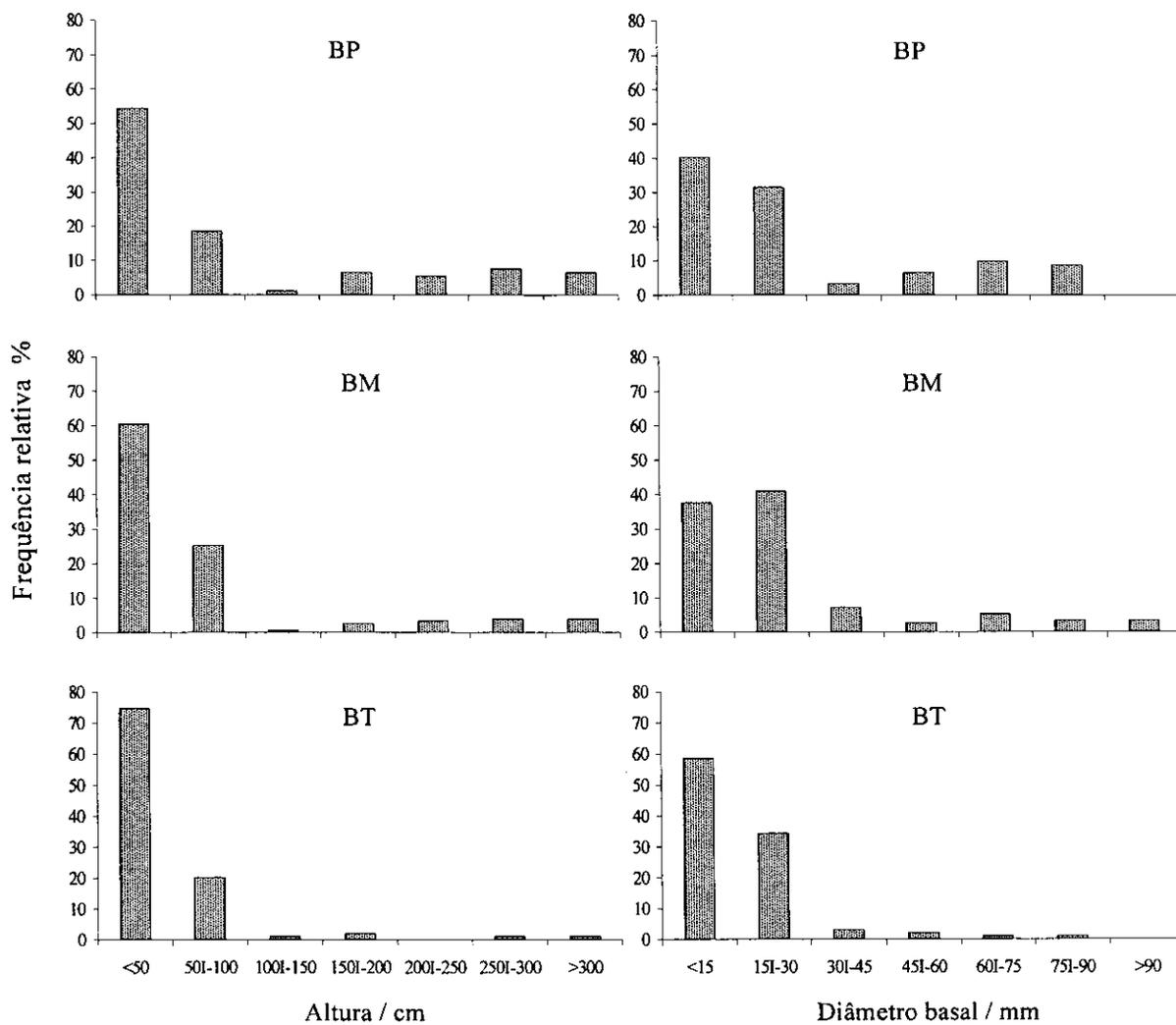


Figura 2.1. Distribuições de frequência relativa de indivíduos de *Kielmeyera coriacea*, em classes de tamanho, encontrados em parcelas experimentais de cerrado *sensu stricto* submetidas ao fogo em diferentes épocas da estação seca, desde 1992, na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF. Cada parcela corresponde ao fogo em uma determinada época: BP = fogo em junho, n = 92; BM = fogo em agosto, n = 154; BT = fogo em setembro, n = 99. Os resultados deste estudo foram obtidos antes das queimadas em 1998.

encontradas diferenças significativas ($p = 0,0991$). Apesar da ocorrência de queimadas naturais no Cerrado ser mais provável no final da estação seca e durante as chuvas, em função da ocorrência de raios (Ramos-Neto & Pivello 2000), uma alta frequência de queimadas nesta época resultou em um menor número de indivíduos adultos de *K. coriacea*, em contraste com as queimadas no início e no meio da estação seca, menos prováveis de ocorrerem naturalmente.

Variações no comportamento do fogo, em função de sua época de ocorrência, podem promover diferentes níveis de injúria em indivíduos (Keeley *et al.* 1998). Nestes casos, espera-se diferenças nos padrões de sobrevivência e rebrotamento após o fogo e consequentemente na dinâmica de populações (Cirne & Scarano 2001). A aplicação do fogo em épocas distintas pode determinar diferentes respostas populacionais, em função da história de vida das espécies, quando estas apresentam variações anuais nos padrões anatômicos, fisiológicos e comportamentais (Lamont *et al.* 1991; Swaine *et al.* 1992; Matlack *et al.* 1993, Tyler 1995; Whelan 1995; Hanley & Fenner 1997). No caso de *K. coriacea*, a perda de folhas e ramos após o fogo determina um investimento adicional dos recursos utilizados para o rebrotamento, especialmente na área queimada em setembro (Capítulo 3). A queda das folhas nesta planta decídua ocorre durante um ou dois meses durante a estação seca, sendo o lançamento de folhas novas e crescimento das partes aéreas mais intensa entre o meio e o final da mesma (Oliveira & Silva 1993; Cardinot 1998; Nardoto *et al.* 1998; Oliveira 1998). Nesta situação pode ocorrer depleção cumulativa de gemas e/ou redução das reservas para o rebrotamento com a repetição das queimadas (Pate *et al.* 1990, 1991; Keith 1996), contribuindo para uma menor capacidade de rebrotamento aéreo e maior mortalidade de indivíduos em estádios de crescimento superiores. Em contraste, crescimento aéreo e produção de novos módulos não é usual antes das queimadas em BP e BM, embora o investimento na produção de gemas ativas e primórdios foliares tenha sido observada em um grande número de indivíduos antes do fogo em BM (Capítulo 3).

Sato & Miranda (1996), em um dos únicos estudos no Cerrado incluindo a época do fogo como variável, não encontraram diferenças significativas nas taxas de mortalidade da vegetação lenhosa, em nível de comunidade, entre as mesmas três áreas deste estudo. Entretanto, estes são resultados obtidos após uma queimada. Ao analisar o impacto de três queimadas bienais nas áreas queimadas em agosto e setembro, Sato *et al.* (1998) encontraram uma taxa de mortalidade 10% maior em BT do que em BM. No mesmo estudo, a taxa de mortalidade para indivíduos de *K. coriacea*, com diâmetro

maior ou igual a 50 mm, foi superior para BT (50%) quando comparada a BM (36%), o que contribuiu para a menor proporção de indivíduos adultos encontrada na primeira. Estes resultados reforçam a idéia de que em áreas com atividade recorrente do fogo, análises considerando apenas um único evento de queima não garantem uma boa estimativa das respostas populacionais ao fogo.

Considerações finais

Para *Kielmeyera coriacea*, as distribuições de tamanho dos indivíduos, nas populações submetidas ao fogo no começo (BP), no meio (BM) e no final (BT) da estação seca, demonstraram uma alta concentração de plantas em estádios iniciais de crescimento, o que pode ser associado a alta frequência de queima, comum às três áreas. Além disso, a proporção de indivíduos jovens foi superior em BT e intermediária em BM, o que denota a importância da época de queima na estrutura populacional da espécie estudada. Este estudo demonstrou a importância da inclusão de componentes menos estudados do regime de fogo, como a época de queima, para se examinar possíveis variações nos padrões de estrutura populacional de espécies distribuídas em áreas, como o Cerrado, submetidas a queimas frequentes.

Capítulo 3

Rebrotamento e dinâmica populacional de *Kielmeyera coriacea* (Spr) Mart. (Guttiferae) após queimadas prescritas em diferentes estações em áreas de cerrado *sensu stricto*

Resumo

O fogo é considerado um importante fator ecológico na seleção de espécies e na dinâmica da vegetação do Cerrado. Este estudo foi realizado em áreas de cerrado *sensu stricto*, na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF, submetidas a queimadas bienais prescritas, em 1998 e 2000, no começo (BP), no meio (BM) e no final (BT) da estação seca, como parte de projetos de longa duração sobre efeitos do fogo na vegetação do Cerrado (Projeto Fogo). Foram investigados efeitos do fogo nos padrões de rebrotamento, na sobrevivência e na produção de estruturas reprodutivas de *Kielmeyera coriacea* e os efeitos da época de queima na dinâmica populacional da espécie (cada grupo de indivíduos em uma mesma parcela experimental – BP, BM e BT – foi considerado como uma população distinta). Durante o fogo, a temperatura máxima na região do câmbio de um indivíduo jovem (78°C) foi superior ao encontrado para um adulto (49°C). A perda das porções aéreas dos indivíduos ocorreu predominantemente em indivíduos jovens. Foram encontradas relações lineares positivas ($p < 0,05$) entre o tamanho e a espessura da casca de indivíduos. Embora a sobrevivência dos indivíduos não tenha sido linearmente relacionada ao tamanho, foi observada uma redução maior no número de indivíduos adultos do que no de jovens. A mortalidade encontrada foi inferior em BP, quando comparada a BM e a BT, principalmente quando foi considerado separadamente o estágio adulto. Em contraste a BP, os indivíduos em BM e em BT estavam em fase de crescimento durante as respectivas queimadas, sendo a sobrevivência nas últimas dependente do investimento adicional de recursos para o rebrotamento após o fogo. Foram encontradas relações positivas entre o tamanho de indivíduos e a produção de estruturas reprodutivas, sendo as proporções de indivíduos com flores maiores em BP e BM do que em BT. A produção de ramos secundários, após o fogo, foi menor em BT do que para BP e BM. Embora o estabelecimento e a sobrevivência das plântulas em períodos posteriores de seca e chuva e após o fogo não tenha sido diferente ($p > 0,05$) entre estas três áreas, a germinação em BP foi menor quando comparada a BM e a BT. Os resultados encontrados neste estudo demonstraram

que *K. coriacea* apresenta atributos que conferem resistência e resiliência ao fogo, sendo o tamanho de indivíduos determinante em seus padrões de regeneração. No entanto, a época da queimada, em regime de alta frequência de fogo, foi determinante em diferenças na dinâmica populacional da espécie.

Abstract

Fire is considered an important ecological factor for species selection and vegetation dynamics in Cerrado. This study was conducted in cerrado *sensu stricto* areas, at Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF, submitted to prescribed biennial burning in 1998 and 2000, in early (BP), middle (BM) and late (BT) dry season. The study was a part of long term research about fire effects on the Cerrado vegetation (Projeto Fogo). The fire effects on patterns of resprouting, survival and production of reproductive structures of *Kielmeyera coriacea*, and fire season effects in population dynamics of this species (each group of individuals in the same experimental plot – BP, BM and BT – was considered as a distinct population) were observed. During fire, maximum cambium temperature was higher for a juvenile (78°C) than for an adult plant (49°C). Death of shoots occurred predominantly in immature individuals. It was found a positive linear relationships ($p < 0,05$) between individual size and bark thickness. Although individual survival was not linearly related to size, it was observed a greater reduction in the number of adult individuals in relation to juvenile. The mortality was smaller in BP when compared to BM and BT. In contrast to BP, individuals in BM and in BT had already allocated resources for bud activation, production of new leaves and growth of aerial modules before fire, being the survival in BM and BT dependent on new resource investment to resprouting after fire. Positive relationships were found between individual size and production of reproductive structures. Proportions of flowering individuals were greater in BP and BM than in BT, where production of secondary branches, after burning, was smaller than to the other areas. Despite of the smaller seed germination in BP than in BM and BT, seedling establishment and survival in the succeeding rainy and dry periods were not different ($p > 0,05$) between the three areas. The results found in this study demonstrated that *K. coriacea* have attributes that confer resistance and resilience to fire, being the individual size a determinant in its regeneration patterns. The season of burning, in a high frequency fire regime, was considered a determinant on differences for population dynamics to this species.

Introdução

O Cerrado abrange as savanas neotropicais da porção central do Brasil. Em adição à sazonalidade climática e a disponibilidade de água, o fogo é um fator determinante na vegetação deste bioma (Coutinho 1978; Rawitscher 1948; Sarmiento 1983; Sarmiento *et al.* 1985), tendo evidências de ocorrência de queimadas desde 32.000 anos A.P. (Oliveira 1992; Vicentini 1993, 1999). Enquanto a recorrência das queimadas limita a distribuição de muitas espécies, outras são favorecidas e conseguem persistir em longo prazo em áreas com alta frequência de fogo (Bellingham 1998; Bond & Midgley 2001).

A capacidade de rebrotamento, a partir de gemas no caule e/ou nos sistemas subterrâneos, depende da habilidade em alocar recursos para tecidos de reserva, produção de gemas e isolamento térmico. Porções mais sensíveis da planta, caso de gemas e dos tecidos do câmbio, evitam as altas temperaturas pela produção de camadas isolantes de solo ou de casca, ou pela posição em estratos superiores onde não são atingidas pelas chamas (Rundel 1981; James 1984). Muitas vezes, o investimento em mecanismos de sobrevivência resulta em uma menor disponibilidade de recursos para o crescimento e a reprodução (Bond & van Wilgen 1996). Apesar disso, após o fogo, algumas espécies apresentam altas taxas de crescimento de ramos, folhas, fustes e do sistema radicular mediante a disponibilidade de recursos armazenados antes do fogo e/ou de compostos produzidos pela assimilação de folhas produzidas após a queima (Kauffman 1991; de Rouw 1993; Olson & Platt 1995; Nascimento 1996)

Para as espécies capazes de regenerar sexuadamente em áreas susceptíveis ao fogo, existe uma grande diversidade de mecanismos reprodutivos que podem variar tanto inter- quanto intraespecificamente (Erikson 1989, Cain 1990, Ehrlén & Groenendael 2001). Algumas plantas são dependentes do fogo para reproduzirem sexuadamente, que pode estimular a produção de flores e frutos (Oliveira *et al.* 1996; Silva *et al.* 1996) e atuar por mecanismos diretos e indiretos no recrutamento de plântulas (Tyler 1995). Por outro lado, diferenças como, no estágio do ciclo de vida ou de crescimento dos indivíduos podem ser determinantes na capacidade reprodutiva. Floração e frutificação, por exemplo, podem estar associados ao tamanho e/ou à idade do indivíduo e usualmente se observam relações positivas entre estes parâmetros (Erikson 1989; Cain 1990; Ehrlén & Groenendael 2001).

Diferenças na intensidade e na frequência das queimadas são determinantes na distribuição de espécies e na dinâmica de populações vegetais (Auld 1986; Bradstock & Myerscough 1981; Bradstock & O'Connell 1988; Whelan and Tait 1995; Willians 1995). Em áreas com clima sazonal, espera-se que a passagem do fogo em diferentes épocas também seja um importante fator no sucesso da regeneração das espécies (Lamont *et al.* 2000). No Cerrado, poucos estudos foram realizados neste sentido (Sato & Miranda 1996; Sato *et al.* 1998).

Estudos que considerem efeitos de diferentes regimes de fogo nos padrões de regeneração vegetal são importantes para o entendimento de questões evolutivas das espécies distribuídas em áreas submetidas a recorrência do fogo (Sun *et al.* 2001). Mudanças nos padrões do regime de queima predominantes no passado podem determinar diversos impactos sobre populações vegetais (Sandford *et al.* 1985). Uma vez que o fogo é capaz de promover extinções tanto de espécies como de populações locais, pesquisas neste sentido podem ser úteis para se evitar perdas de importante informação genética para a conservação da diversidade biológica no futuro (Keith 1996). Este é o caso do Cerrado, listado recentemente como um dos mais importantes "hotspots" de biodiversidade do mundo (Myers *et al.* 2000; Cardoso & Bates 2002).

Neste estudo foram examinados fatores relacionados à capacidade de isolamento térmico das porções aéreas, padrões de rebrotamento, de sobrevivência e de produção de flores e frutos de *Kielmeyera coriacea* (Spr.) Mart. (Guttiferae), em função do tamanho e do estágio de crescimento. Além disso, foram examinados os efeitos de queimadas prescritas em diferentes épocas (início, meio e final da estação seca) na dinâmica populacional da espécie. Para isto, o recrutamento, a sobrevivência e a mortalidade, bem como a produção de flores, frutos e o sucesso na germinação e no estabelecimento de novos indivíduos foram acompanhados nas três áreas, após as queimadas experimentais e ao longo de duas estações secas e chuvosas.

Material e métodos

Área de estudo e espécie estudada

Este estudo foi desenvolvido na Reserva Ecológica do IBGE – RECOR, 35 km ao sul de Brasília (15°56'41"S, 47°53'7"W), Distrito Federal, Brasil, que abrange uma área de 1360 ha em uma altitude de 1100 m. Assim como em outras áreas de Cerrado do Brasil Central, o clima é tropical e observa-se uma estação seca marcante entre maio e

setembro. De acordo com os dados da estação meteorológica da Reserva, a média da precipitação anual total entre os anos de 1998 e 2001 foi de 1353 mm. A vegetação predominante na reserva é de Cerrado *lato sensu*, sendo encontradas diferentes fisionomias em um gradiente de menores (campo sujo e campo cerrado) a maiores densidades de lenhosas (cerrado *sensu stricto* e cerradão). Este estudo foi conduzido em áreas de cerrado *sensu stricto* (ou simplesmente cerrado), a formação mais comum na Reserva (Pereira *et al.* 1993) e no Brasil Central (Dias 1992). Esta vegetação aberta apresenta arbustos e árvores baixas e tortuosas dispersos, com altura entre 3 e 6 m, e um estrato herbáceo bem desenvolvido, composto principalmente por gramíneas (ver Eiten 1972, 1994, Coutinho 1990; e Ribeiro & Walter 1998 para terminologia).

Foram utilizadas três parcelas de 10 ha, queimadas experimentalmente a cada dois anos desde 1992, quando estavam protegidas de queima por 18 anos. As parcelas são parte de um projeto de pesquisa de longa duração - Projeto Fogo - que tem como objetivo investigar os impactos de diferentes regimes de queima sobre a estrutura e funcionamento de ecossistemas do Cerrado. Em cada área, as queimadas têm sido realizadas bianualmente em diferentes épocas do ano: junho (BP), início da estação seca; agosto (BM), meio da estação seca e setembro (BT), final da estação seca. Neste estudo, foram consideradas as queimadas realizadas em 1998 (F1) e 2000 (F2).

Kielmeyera coriacea (Spr.) Mart. (Guttiferae) é amplamente distribuída no Brasil tropical. Pode ser encontrada em fisionomias distintas do Cerrado, onde atinge até 8 m de altura (Almeida *et al.* 1998). A queda das folhas nesta planta decídua ocorre durante um ou dois meses durante a estação seca, sendo a reposição de folhas novas e crescimento das partes aéreas mais intensa entre o meio e o final da mesma (Oliveira & Silva 1993; Oliveira 1998; Cardinot 1998; Nardoto *et al.* 1998). A germinação é rápida e no começo da estação chuvosa. As plântulas mantêm os cotilédones por vários meses (Nardoto *et al.* 1998), alocando recursos predominantemente para as raízes, onde se observa um tecido parenquimático bem desenvolvido, que funciona como reservatório de água, em contraste com o lento crescimento das partes aéreas (Rizzini 1965, Oliveira & Silva 1993; Moireira & Klink 1998). Estas características aumentam as chances de sobrevivência durante o período seco e o rebrotamento recorrente a partir do sistema radicular (Oliveira & Silva 1993; Nardoto *et al.* 1998). A floração ocorre predominantemente de setembro a janeiro, início e meio da estação chuvosa, e após a produção de frutos se observa um longo período de maturação, sendo as sementes anemocóricas liberadas apenas durante a próxima estação seca (Ribeiro *et al.* 1985).

Podem ser observados mais de um fuste por indivíduo, que será considerado neste estudo como fustes destacados ou agrupamentos de fustes, a uma distância basal igual ou inferior a 30 cm (segundo a classificação de Eiten e Sambuichi (1996)).

Regeneração vegetativa

Temperaturas internas e externas de indivíduos durante o fogo e espessura da casca em relação ao tamanho do indivíduo

Considerando que indivíduos em diferentes estádios do ciclo de vida da espécie estudada possam apresentar diferenças na habilidade de isolamento térmico dos tecidos do câmbio, as temperaturas externas (superfície do caule) e internas (região do câmbio) foram medidas para um indivíduo adulto e para um jovem durante o fogo em BM, em 1998. Foi considerada a altura de 150 cm como o limite crítico para a reprodução (Oliveira & Silva 1993). Assim, as temperaturas foram determinadas em um indivíduo apresentando 240 cm (14 mm de espessura da casca) de altura e outro com 90 cm de altura e 5 mm de espessura da casca. Os termômetros foram instalados no tronco a 60 cm do solo, altura onde ocorrem as temperaturas mais elevadas durante queimadas no Cerrado (Miranda *et al.* 1993). Foram utilizados termopares tipo K (chromel-alumel 30 swg), com as junções soldadas com arco voltaico para resistirem às altas temperaturas. As medidas foram determinadas a cada segundo e armazenadas em um registrador automático de dados ("data logger" 21X, Campbell Scientific, Inc. E.U.A.).

Foram medidas as espessuras das cascas (entre a superfície do caule e a região do câmbio) de 10 indivíduos jovens e 10 adultos (para os dois estádios de crescimento foram incluídos indivíduos de portes variados), com a utilização de paquímetro, sendo as amostras do caule retiradas a 60 cm do solo. Posteriormente, foram testadas as significâncias das regressões lineares entre o tamanho (altura – h e diâmetro basal – db) e a espessura da casca para os 20 indivíduos amostrados.

Padrões de rebrotamento e sobrevivência em relação ao tamanho do indivíduo

Após as queimadas de 1998 (F1) e de 2000 (F2), padrões gerais para as relações entre o tamanho dos indivíduos e os padrões de rebrotamento e de mortalidade de *K. coriacea* foram analisados, utilizando-se, conjuntamente, indivíduos de BP, BM e BT. Antes de F1, foram amostrados todos os indivíduos maiores ou iguais a 10 cm de altura encontrados em 5 transectos (50 m de comprimento e 8 m de largura) construídos em

cada área de estudo (distâncias mínimas entre transectos consecutivos = 50 m). Em BT, onde se encontrou um número reduzido de plantas de maior porte, foram incluídos ainda 10 indivíduos adultos fora dos transectos marcados. Antes de F2, foram utilizados os indivíduos amostrados previamente a F1, sobreviventes após as queimadas em 1998. Uma vez que as queimadas em F1 resultaram em mortalidade de indivíduos adultos nos cinco transectos estabelecidos em cada área (Capítulo 2), reduzindo o número amostral de plantas neste estágio, foram também marcados todos os indivíduos adultos encontrados a uma distância visual a partir de três transectos de 200 m de comprimento, construídos em cada parcela em 1999 e apresentando distâncias de 100 m entre si.

Antes de F1 e de F2, todos os indivíduos encontrados nos levantamentos realizados nas três áreas foram marcados permanentemente e medidos quanto a altura (h) e ao diâmetro basal (db). Posteriormente, as alturas determinadas antes de F1 e de F2 foram distribuídas em sete classes com amplitude de 50 cm, sendo que foram agrupados na primeira classe todos os indivíduos com $h < 50$ cm e na última classe todos aqueles com h maior ou igual a 300 cm. O mesmo procedimento foi adotado para os valores de db. Foram utilizadas sete classes com amplitude de 15 cm cada. Na primeira classe foram agrupados todos os indivíduos com $db < 15$ cm e na sétima aqueles com db maior ou igual a 90 mm. Nos casos de indivíduos com fustes múltiplos, o tamanho foi determinado pelas medidas dos fustes de maior altura.

Para F1 e F2, foram testadas as significâncias das regressões lineares entre o tamanho médio e: i) mortalidade dos indivíduos e ii) proporção de indivíduos rebrotados a partir das porções aéreas (rebrotamento epígeo = emissão de novos ramos e folhas a partir do caule) e subterrâneas (hipógeo = emissão de novos fustes a partir da base ou do solo), em relação ao total de indivíduos que rebrotaram. Um indivíduo foi considerado morto quando não se observou nenhum tipo de rebrotamento até o final da estação chuvosa subsequente às queimadas. Visando a obtenção de normalidade para as taxas de mortalidade e as proporções de ramos com rebrotamento epígeo e hipógeo, estas foram transformadas previamente em arco-seno (Zar 1999).

Estado fisiológico em relação à época de fogo

Variações temporais no estado fisiológico dos indivíduos de *K. coriacea* na época em que cada população estudada (BP, BM e BT) foi submetida ao fogo, foram determinadas antes de F2. Para isto, os indivíduos de *K. coriacea* amostrados antes de F1 (vivos na ocasião das queimadas em F2) e F2 (ver seção acima) foram caracterizados

em função de: i) ausência de folhas ou presença de folhas antigas e/ou senescentes (sem crescimento) - SC; ii) presença de gemas ativas ou primórdios foliares - GA; e iii) produção de novos módulos vegetativos (folhas e/ou ramos) e/ou crescimento de partes vegetativas - MV. Posteriormente, foram calculadas as proporções de indivíduos totais, de jovens e de adultos em cada categoria, em relação ao total de indivíduos amostrados nos diferentes tratamentos.

Dinâmica de regenerantes vegetativos e vigor de rebrotamento em relação à época de fogo

A dinâmica das populações estudadas (BP, BM e BT) foi analisada comparativamente quanto ao recrutamento, a sobrevivência e a mortalidade de indivíduos em diferentes intervalos de tempo. O recrutamento de novos indivíduos, acima de 10 cm de altura, em cada tratamento, foi acompanhado nos cinco transectos estabelecidos antes das queimadas em 1998 (F1). Para isto foram utilizados os seguintes períodos de amostragem: i) Fg1: após F1 (dezembro de 1998); ii) Ch1: após a estação de chuvas subsequente a F1 (abril de 1999); iii) Se1: após a estação seca subsequente a Ch1 (novembro de 1999); iv) Ch2: após a estação chuvosa subsequente a Se1 (abril de 2000); e v) Fg2: após a estação chuvosa subsequente às queimadas em 2000 (F2).

As taxas de sobrevivência, determinadas nos mesmos intervalos de tempo descritos no parágrafo acima, foram calculadas para os indivíduos marcados permanentemente antes de F1. Apenas as taxas calculadas para os adultos incluíram os 10 indivíduos fora dos transectos em BT. Estes 10 indivíduos foram incluídos em função do número reduzido de adultos nos cinco transectos construídos em BT. Posteriormente, foram elaboradas curvas de sobrevivência para o total de indivíduos amostrados e, separadamente, para os indivíduos jovens e adultos de cada população.

As taxas de mortalidade nos tratamentos realizados foram determinadas após F1 e F2, para os mesmos indivíduos considerados nas análises de sobrevivência descritas acima. Estas foram calculadas para o total de indivíduos (BP + BM + BT) e separadamente para indivíduos jovens e adultos de cada população e em relação aos números de indivíduos encontrados antes de cada queimada. Para cada população, foram determinadas as taxas de mortalidade cumulativa (S) (soma das mortalidades após F1 e F2) em relação ao número de indivíduos encontrados antes de F1. Posteriormente, as significâncias das diferenças entre as taxas de mortalidade nos períodos determinados foram testadas por análises de tabela de contingência e quando

estas foram significativas utilizou-se o teste “tipo Tukey de comparações múltiplas entre proporções” (Zar 1999).

Para examinar o vigor do rebrotamento dos indivíduos adultos nos diferentes tratamentos, foram sorteadas 20 plantas para cada população (amostradas nos três transectos construídos no ano seguinte a F1, ver subseção *Padrões de rebrotamento e sobrevivência em relação ao tamanho dos indivíduos*). Para cada planta, foi mensurado o número de ramos secundários, o número de folhas produzidas, o número de folhas por ramos secundários e a proporção de cobertura de novas folhas e/ou ramos em relação à altura dos indivíduos após F2 (no final da estação de chuvas subsequente, em abril de 2001). Visando comparar os valores encontrados entre as populações estudadas, as significâncias das diferenças entre os valores médios para os três primeiros parâmetros de vigor foram testadas pela ANOVA, enquanto que as diferenças entre as medianas para os últimos foram testadas pelo teste de Kruskal-Wallis. Para normalizar as amostras obtidas quanto ao número de ramos secundários e de folhas, os dados relativos a cada indivíduo foram previamente transformados em \log_{10} .

Regeneração sexuada

Produção de flores e frutos

Foram analisadas relações entre o tamanho dos indivíduos e a capacidade de produzir flores e frutos. Para isto, foram considerados, conjuntamente, indivíduos adultos (com altura maior ou igual a 150 cm, e db maior ou igual a 36 mm) de BP, BM e BT (encontrados nos três transectos de 200 m estabelecidos no seguinte a F1) e, adicionalmente, indivíduos visualizados a partir de três transectos de 200 m de comprimento construídos igualmente no ano seguinte a F1, em uma área de cerrado adjacente a BP, BM e BT, onde o fogo foi suprimido por cinco anos (doravante SF). Para cada um dos 50 indivíduos adultos amostrados em cada área citada, que foram marcados permanentemente antes de F2, foram anotadas, em intervalos semanais, às presenças de flores e frutos, o que se deu entre agosto e fevereiro, período reprodutivo da espécie estudada. Previamente, cada indivíduo foi medido quanto à altura (h) e ao diâmetro basal (db), sendo agrupados posteriormente em sete classes para cada parâmetro de tamanho. Para h, a amplitude das classes foi de 35 cm, sendo agrupados na sétima classe todos os indivíduos com h maior ou igual a 360 cm, e para db a amplitude foi de 10 mm, sendo agrupados na sétima classe aqueles com db maior ou igual a

96 mm. A seguir, foram testadas as significâncias das regressões lineares entre o tamanho médio (h e db) em cada classe e: i) a proporção de indivíduos com flores e ii) a proporção de indivíduos com frutos. Os valores encontrados foram determinados em relação ao total de indivíduos em cada classe, sendo previamente transformados em arco-seno (Zar 1999).

A capacidade de produzir estruturas reprodutivas em BP, BM e BT foram quantificadas e comparadas quanto às proporções de indivíduos com flores e frutos, em relação ao total de indivíduos amostrados em cada área. As significâncias entre as diferenças encontradas nos tratamentos foram testadas com o uso de tabelas de contingência e, quando estas foram significativas, utilizou-se o teste “tipo Tukey de comparações múltiplas entre proporções” (Zar 1999).

A eficiência na passagem de flor para fruto foi comparada entre BP e BM, sendo que 20 indivíduos em estágio reprodutivo foram amostrados em cada parcela. A partir de 20 flores marcadas em cada planta, foram calculadas as proporções de frutos formados por indivíduo, sendo a significância da diferença entre as medianas das proporções encontradas testada pelo teste de Mann-Whitney (Zar 1999). A área BT não foi incluída nestas análises, em vista da escassez de indivíduos com flores.

Germinação após o fogo e dinâmica de plântulas em diferentes épocas de fogo

Após F1, o sucesso na germinação, estabelecimento e sobrevivência de plântulas foi analisado, comparativamente, entre BP, BM e BT. Em cada área, no início da estação chuvosa de 1998 (outubro), 400 sementes (perfeitas e com cotilédones desenvolvidos) foram postas no campo para germinar, em 16 repetições com 25 sementes cada. As sementes foram coletadas em diferentes áreas da Reserva, sendo que para a obtenção de um lote homogêneo entre as áreas de estudo, estas foram misturadas. A germinação foi considerada iniciada quando se observou a emissão das radículas e/ou dos cotilédones, sendo o estabelecimento determinado aqui quando os últimos se abriram. As sementes foram inseridas na superfície do solo e protegidas contra a remoção pela chuva ou pelo vento por telas com calibre suficientemente estreito para que não ultrapassassem o mesmo e largo o bastante para não restringir a entrada do sol. Após a sementeira, foram calculadas as taxas de germinação (G) e de recrutamento de plântulas (Pls). As plântulas foram marcadas permanentemente para que fossem determinadas as taxas médias de mortalidade em cada área, considerando as estações chuvosas e secas subsequentes as queimadas em 1998 (F1) e a passagem do fogo em

2000 (F2). As taxas foram calculadas para os seguintes períodos: i) Ch1: após a estação de chuvas subsequente a F1 (abril de 1999); ii) Se1: após a estação seca subsequente a Ch1 (novembro de 1999); iii) Ch2: após a estação chuvosa subsequente a Se1 (abril de 2000); e iv) Fg2: após a estação chuvosa subsequente a F2 (abril de 2001). As taxas foram calculadas em relação aos números de sementes ou plântulas encontrados previamente a cada medida. As significâncias das diferenças entre as taxas calculadas para as três áreas foram testadas pela ANOVA, sendo os valores médios para cada repetição transformados previamente em arco-seno. As marcações de uma repetição em BM e duas em BT foram removidas acidentalmente e assim o número amostral foi diferente entre os tratamentos de fogo. Quando foram detectadas diferenças significativas entre as populações estudadas, seguiram-se comparações par a par pelo teste de Kruskal Wallis.

Para cada área, as taxas médias encontradas nos eventos de germinação, recrutamento e sobrevivência nos períodos de amostragem determinados no parágrafo acima, entre a semeadura e a estação chuvosa subsequente a F2, foram utilizadas para a elaboração de curvas de sobrevivência, considerando o total semeado para cada população.

Resultados

Regeneração vegetativa

Temperaturas internas e externas de indivíduos durante o fogo e espessura da casca em relação ao tamanho do indivíduo

Durante o fogo, as altas temperaturas encontradas na superfície dos caules dos indivíduos de *K. coriacea* foram fortemente atenuadas na região do câmbio (Figura 3.1). Ainda que a temperatura externa máxima de 898°C encontrada para o indivíduo adulto tenha sido maior que para o jovem (371°C), a temperatura máxima na região do câmbio do primeiro (49°C) foi inferior à encontrada no segundo (78°C). Indivíduos de maior porte tenderam a apresentar cascas mais espessas, como demonstrado pelas relações lineares significativas ($p < 0,05$) e positivas entre a espessura da casca e o tamanho individual, tanto para altura (h), quanto para diâmetro basal (db) (Figura 3.2).

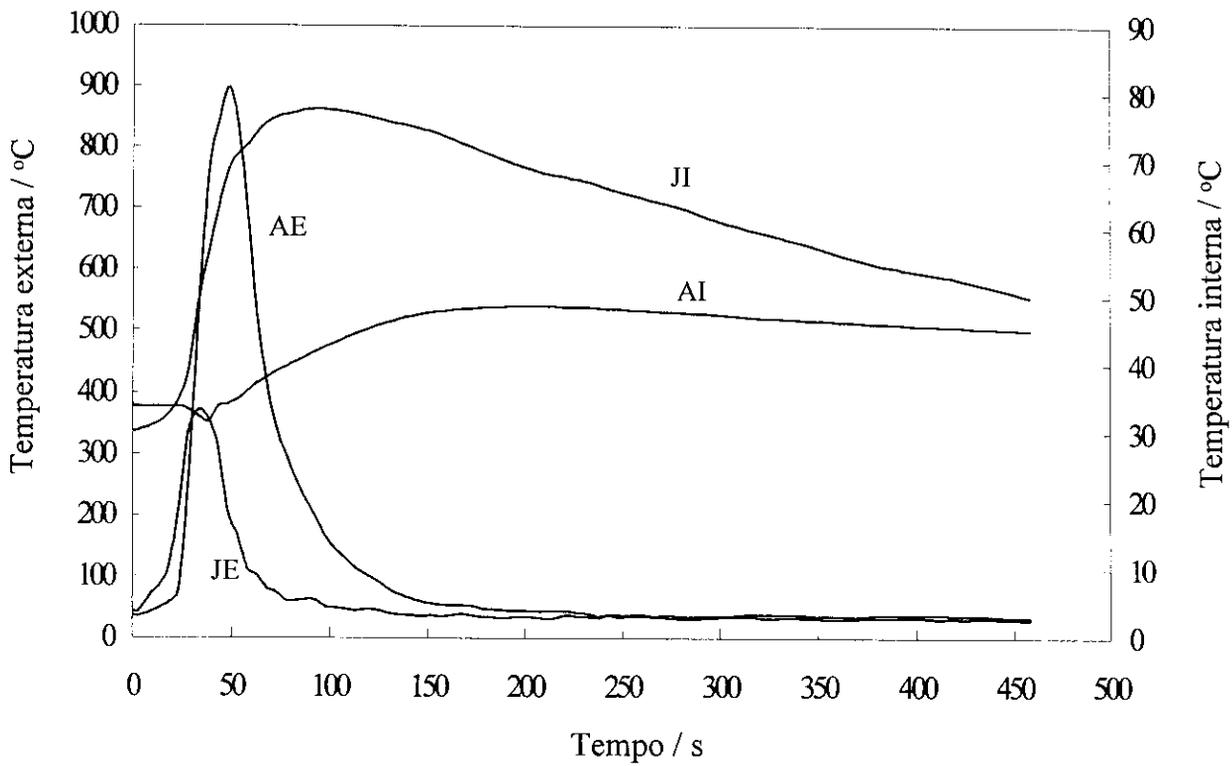


Figura 3.1. Temperaturas na região do câmbio (internas = I) e na superfície (externas = E) do caule de um indivíduo jovem (J; altura = 90 cm) e um adulto (A; altura = 240 cm) de *Kielmeyera coriacea* durante uma queimada experimental, em agosto de 2000, em área de cerrado *sensu stricto* na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF.

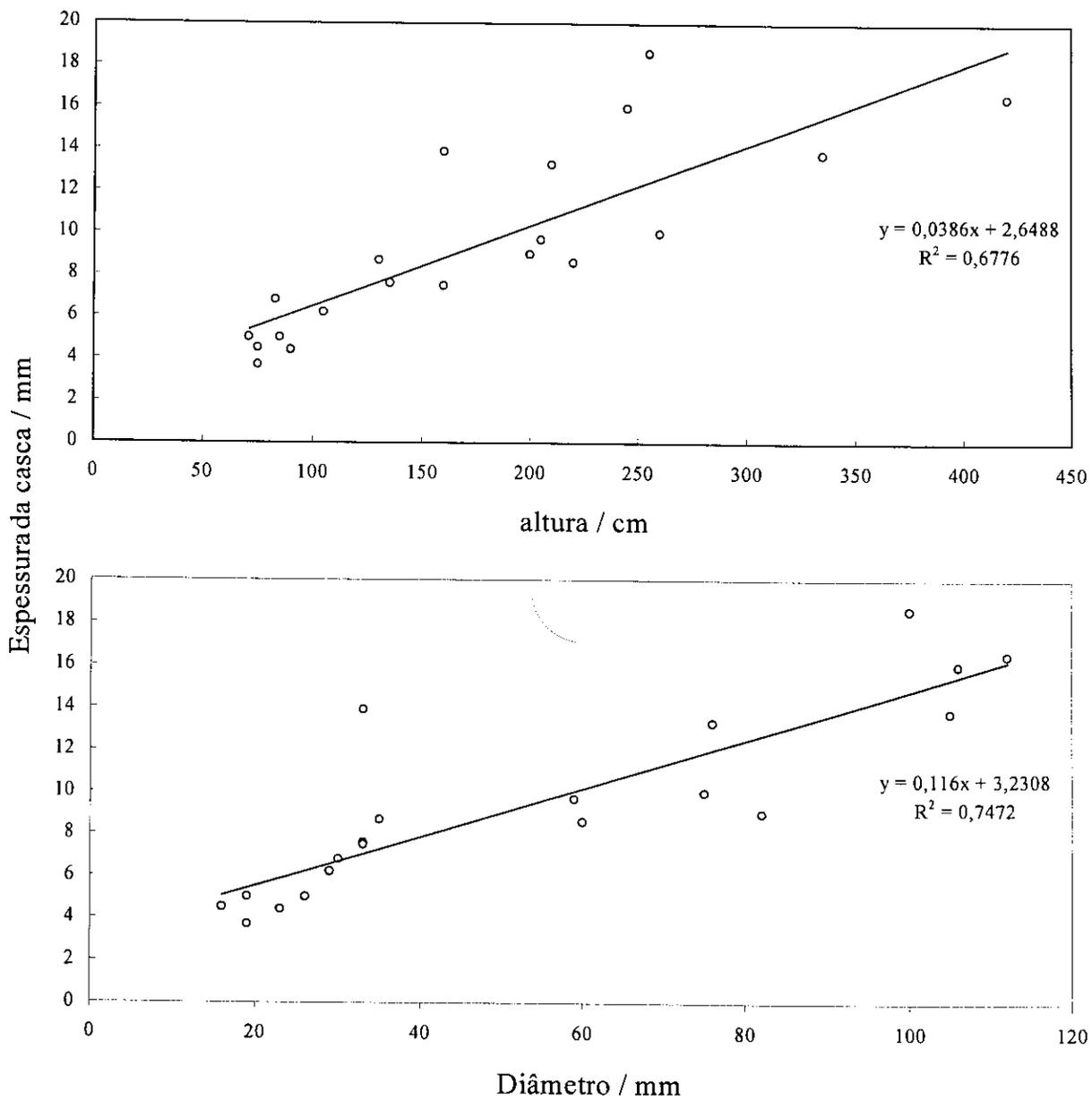


Figura 3.2. Relações lineares significativas ($n = 20$; $p < 0.05$) entre a espessura da casca e o tamanho, em altura e diâmetro basal, de indivíduos de *Kielmeyera coriacea* encontrados em área de cerrado *sensu stricto* na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF.

Sobrevivência e Padrões de rebrotamento em relação ao tamanho do indivíduo

O rebrotamento a partir das porções aéreas e/ou subterrâneas garantiu uma ampla sobrevivência de indivíduos de *K. coriacea* em todas as classes de tamanho consideradas (Tabelas 3.1 e 3.2). Nas três áreas, apenas 3,7% de um total de 355 e 5,8% de um total de 499 indivíduos amostrados, antes de F1 e F2, respectivamente, morreram após as queimadas. Embora tenham sido encontradas tendências para a redução na capacidade de rebrotamento individual com o aumento em tamanho, as regressões lineares entre mortalidade e tamanho não foram significativas, tanto após F1 (altura: $r = 0,637$; $p = 0,1236$; diâmetro basal: $r = 0,496$; $p = 0,2580$), quanto após F2 (h: $r = 0,666$; $p = 0,1022$; db: $r = 0,690$; $p = 0,086$).

Variações nos padrões de rebrotamento foram determinadas em relação ao tamanho. Foram encontradas relações lineares significativas ($p < 0,05$) e positivas entre o tamanho dos indivíduos em altura (Figuras 3.3) e diâmetro basal (Figura 3.4) e o rebrotamento a partir das porções aéreas e relações negativas entre o tamanho e o rebrotamento a partir das porções subterrâneas, tanto após F1 quanto F2. Após F1, a perda da parte aérea na terceira classe de tamanho foi relativamente alta tanto para h (66%) quanto para db (82%), enquanto que após F2, 83% dos indivíduos apresentando entre 100 e 150 cm de altura (h) e 75% entre 30 a 45 mm de diâmetro basal (db) apresentaram rebrotamento aéreo (Tabelas 3.1 e 3.2). Sendo assim, a terceira classe de tamanho foi determinada neste estudo como tamanho crítico para o rebrotamento.

Estado fisiológico em relação à época de fogo

Em BP, antes de F2, todos os indivíduos de *K. coriacea* foram encontrados na classe SC, que incluiu plantas sem folhas ou com folhas antigas e/ou senescentes (Figura 3.5). Antes do fogo em BM, 40% dos indivíduos jovens foram observados na classe SC, enquanto que 56% apresentaram gemas ativas ou primórdios foliares (GA) e 4% já haviam produzido folhas novas e/ou crescimento de ramos (MV) antes de F2. Quanto aos adultos de BM, 96% foram encontrados em GA e 4% em MV. Já em BT, todos os indivíduos foram encontrados em MV.

Dinâmica de regenerantes vegetativos e vigor de rebrotamento em relação à época de fogo

Após F1, não foram encontrados novos indivíduos acima de 10 cm de altura nas áreas estudadas. Reduções na sobrevivência dos indivíduos amostrados antes de F1 só

Tabela 3.1. Rebrotamento epígeo e hipógeo de indivíduos de *Kielmeyera coriacea*, em diferentes classes de altura e respectivas porcentagens (entre parênteses), em relação ao total encontrado em cada classe, antes do fogo em três parcelas de cerrado *sensu stricto*, queimadas em diferentes épocas na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF. O rebrotamento foi observado conjuntamente nas três áreas, após as queimas em 1998 e em 2000.

	Rebrotamento		Total de Rebrotas
	Epígeo	Hipógeo	
Após queimadas de 1998			
< 50	0 (0)	209 (100)	209
50 I-100	3 (4)	73 (97)	75
100 I-150	1 (34)	2 (67)	3
150 I-200	15 (88)	3 (18)	17
200 I-250	12 (100)	2 (17)	12
250 I-300	13 (93)	1 (7)	14
≥ 300	12 (100)	0 (0)	12
Total	56 (16)	290 (84)	342
Após queimadas de 2000			
< 50	4 (2)	209 (100)	193
50 I-100	16 (18)	73 (97)	88
100 I-150	5 (83)	2 (67)	6
150 I-200	36 (90)	3 (18)	40
200 I-250	51 (96)	2 (17)	53
250 I-300	53 (98)	1 (7)	54
≥ 300	49 (100)	0 (0)	49
Total	214 (44)	280 (58)	483

Obs: Em vista que alguns indivíduos apresentaram rebrotamento tanto epígeo quanto hipógeo, as somas dos valores encontrados para os dois padrões nem sempre corresponderam ao total amostrado.

Tabela 3.2. Rebrotamento epígeo e hipógeo de indivíduos de *Kielmeyera coriacea*, em diferentes classes de diâmetro basal, e, respectivas porcentagens (entre parênteses), em relação ao total encontrado em cada classe, antes do fogo em três parcelas de cerrado *sensu stricto*, queimadas em diferentes épocas na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF. O rebrotamento foi observado conjuntamente nas três áreas, após as queimas em 1998 e em 2000.

	Rebrotamento		Total de Rebrotas
	Epígeo	Hipógeo	
Após queimadas em 1998			
< 15	0 (0)	149 (100)	149
15 I-30	2 (2)	120 (99)	121
30 I-45	3 (18)	14 (82)	17
45 I-60	13 (81)	5 (31)	16
60 I-75	19 (95)	2 (10)	20
75 I-90	15 (100)	0 (0)	15
≥ 90	4 (100)	0 (0)	14
Total	56 (16)	290 (84)	342
Após queimadas de 2000			
< 15	0 (0)	119 (100)	119
15I-30	18 (11)	145 (92)	158
30I-45	6 (75)	2 (25)	8
45I-60	34 (92)	5 (14)	37
60I-75	67 (93)	9 (13)	72
75I-90	52 (100)	0 (0)	52
≥ 90	37 (100)	0 (0)	37
Total	214 (44)	280 (58)	483

Obs: Em vista que alguns indivíduos apresentaram rebrotamento tanto epígeo quanto hipógeo, as somas dos valores encontrados para os dois padrões nem sempre corresponderam ao total amostrado.

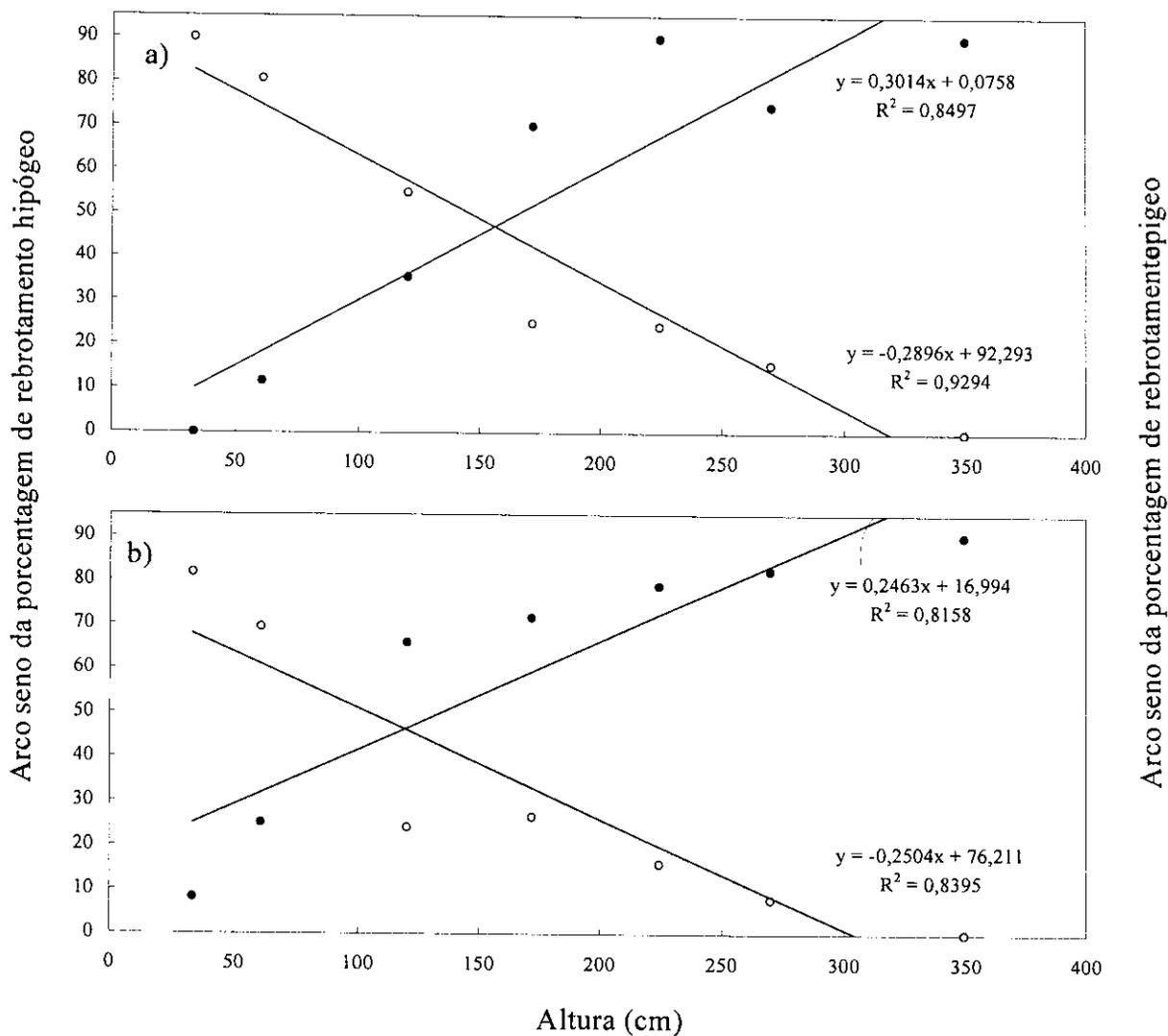


Figura 3.3. Relações lineares significativas ($p < 0,05$) entre rebrotamento hipógeo (círculos abertos) e epigeo (fechados), em função do tamanho de indivíduos de *Kielmeyera coriacea*, separados em diferentes classes de altura. Para o total de cada classe, determinadas antes de queimadas prescritas, em diferentes épocas, em três parcelas de cerrado *sensu stricto* na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF, foram calculadas as porcentagens de indivíduos que rebrotaram em um padrão ou outro. O rebrotamento foi observado para o total de indivíduos das três áreas, após as queimas em 1998 (a) e em 2000 (b).

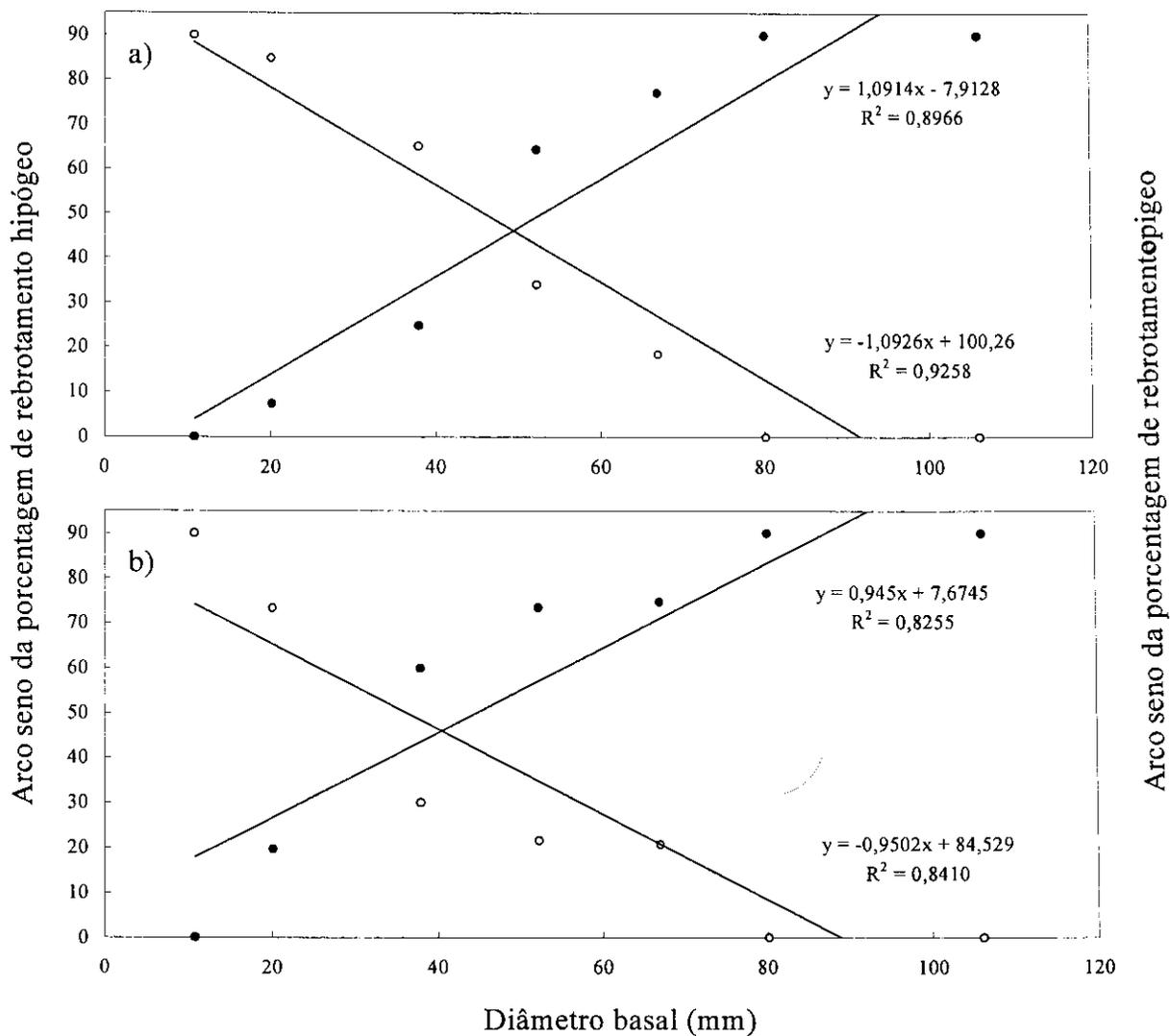


Figura 3.4. Relações lineares significativas ($p < 0,05$) entre rebrotamento hipógeo (círculos abertos) e epígeo (fechados), em função do tamanho de indivíduos de *Kielmeyera coriacea*, separados em diferentes classes de altura. Para o total de cada classe, determinadas antes de queimadas prescritas, em diferentes épocas, em três parcelas de cerrado *sensu stricto* na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF, foram calculadas as porcentagens de indivíduos que rebrotaram em um padrão ou outro. O rebrotamento foi observado para o total de indivíduos das três áreas, após as queimas em 1998 (a) e em 2000 (b).

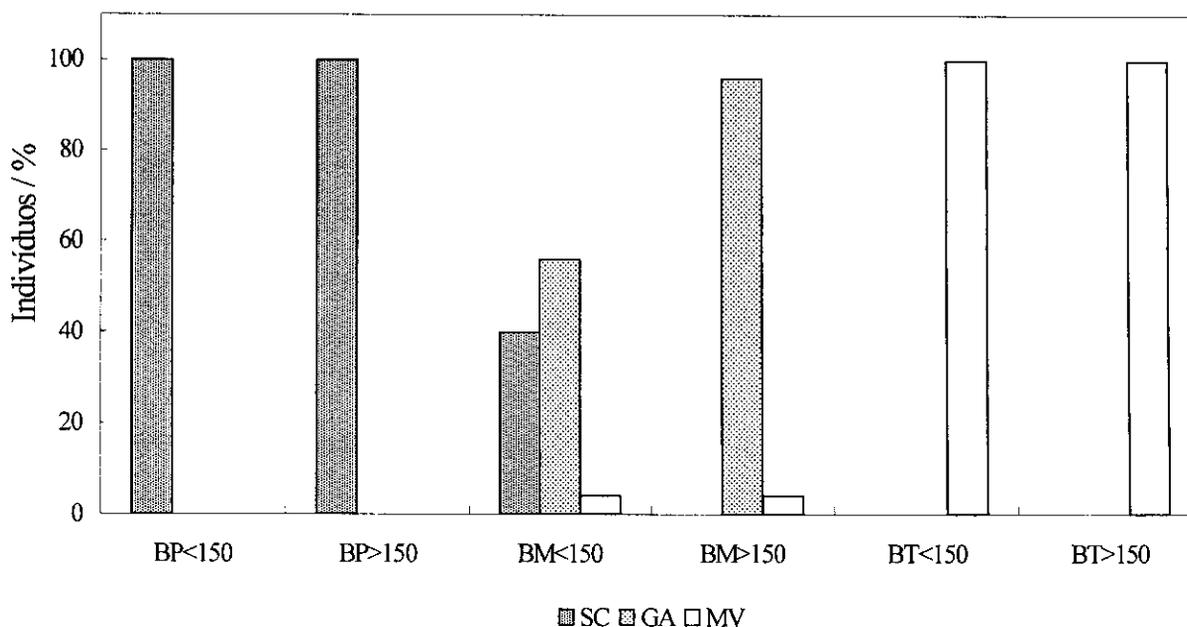


Figura 3.5. Estados fisiológicos de indivíduos de *Kielmeyera coriacea* amostrados antes de queimas bienais prescritas em áreas de cerrado *sensu stricto*, na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF, no começo (BP; junho), no meio (BM; agosto) e no final (BT; setembro) da estação seca. As análises foram realizadas para indivíduos adultos (> 150 cm de altura) (n = 83, 77 e 52 em BP, BM e BT, respectivamente) e jovens (< 150 cm de altura) (n = 69, 126 e 94, em BP, BM e BT, respectivamente). SC = indivíduos com folhas antigas e/ou senescentes ou sem folhas; GA = indivíduos com gemas foliares ou primórdios foliares; MV = indivíduos com folhas novas e/ou crescimento recente das porções aéreas.

foram observadas após o fogo (Figura 3.6). Considerando todos os indivíduos, a sobrevivência foi de 100% para BP, em todos os períodos considerados, enquanto para BM foram observadas reduções de 6,5 e 5,8% e para BT de 3,0 e 1,0% , respectivamente após F1 e F2 (Figura 3.6a). Para os indivíduos jovens (Figura 3.6b), após F1 e F2 foram observadas reduções de 4,5 e 3,8% para BM e de 3,2 e 1,9% para BT. Para os adultos, reduções na sobrevivência após o fogo foram de 19,0% tanto após F1 quanto F2 em BM e de 21,4 e 14,3% para BT após as respectivas queimadas (Figura 3.6c).

As taxas de mortalidade considerando todos os indivíduos amostrados antes de F1 foram maiores ($p < 0,05$) para BM do que para BP, tanto após F1 quanto F2 e quando se considerou a mortalidade cumulativa. Entre BP e BT e entre BM e BT não foram encontradas diferenças ($p > 0,05$) nas análises envolvendo o total de indivíduos amostrados (Tabela 3.3). Considerando apenas os indivíduos jovens, só foram encontradas diferenças significativas quando se consideraram as taxas cumulativas e apenas entre BP e BM. Quando se consideraram as taxas de mortalidade separadamente para o estágio adulto, não foram encontradas diferenças significativas após F1. No entanto, após F2, as taxas encontradas para BM foram significativamente maiores do que em BP e não significativas entre estas duas e BT. Quando se considerou a mortalidade cumulativa de indivíduos adultos, as taxas encontradas em BM e BT não foram significativamente diferentes entre si, embora os valores encontrados para estas duas tenham sido maiores do que para BP.

A média do número de ramos secundários produzidos após F2 foi a única estimativa do vigor do rebrotamento que apresentou diferenças ($p < 0,05$) entre as populações estudadas (Figura 3.7). Para esta, os valores encontrados em BT (12 ± 11) foram inferiores ($p < 0,05$) aos encontrados para BP (16 ± 9) e BM (31 ± 26). Os valores médios encontrados para o número de folhas, número de folhas por ramos secundários e das medianas do percentual de cobertura foram respectivamente de: 119 ± 60 ; 8 ± 4 ; 33 para BP; 185 ± 149 ; 7 ± 2 e 35 para BM e 99 ± 76 ; 9 ± 5 e 22 para BT.

Regeneração sexuada

Produção de flores e frutos

A regressão linear entre h e a porcentagem de indivíduos com flores foi significativa e positiva (Figura 3.8), enquanto que entre altura (h) e a porcentagem de

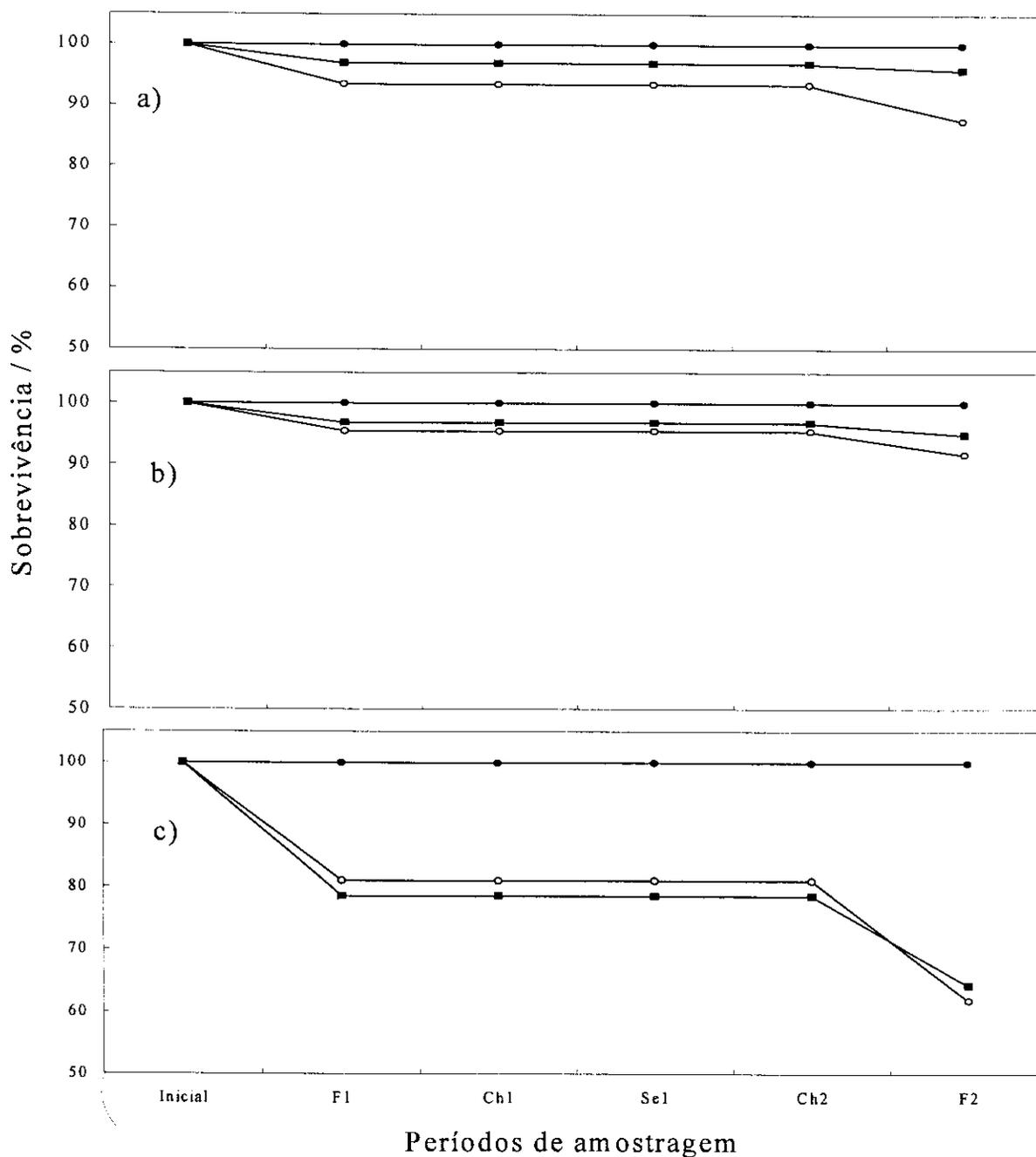


Figura 3.6. Sobrevivência *Kielmeyera coriacea*, após o fogo no começo (junho; BP = círculos fechados), no meio (agosto; BM = círculos abertos) e no final (setembro; BT = quadrados) da estação seca, em áreas de cerrado *sensu stricto* na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF. Foram considerados indivíduos totais (a; n = 92, 154 e 99, para BP, BM e BT, respectivamente), indivíduos jovens (b; n = 68, 133 e 95, para BP, BM e BT, respectivamente) e adultos (c; n = 24, 21 e 14, para BP, BM e BT, respectivamente).

Tabela 3.3. Taxas de mortalidade de indivíduos de *Kielmeyera coriacea* após queimadas bienais, em áreas de cerrado *sensu stricto*, prescritas em 1998 e 2000, no início (junho; BP), no meio (agosto; BM) e no final (setembro; BT) da estação seca, na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF. As diferenças encontradas entre os tratamentos foram testadas por análises de tabela de contingência (χ^2 0,05,2 = 5,991) e quando estas foram significativas utilizou-se o teste “tipo Tukey de comparações múltiplas entre proporções (q 0,05∞3 = 3,314). * = diferenças significativas (p < 0,05) entre os tratamentos; NS = diferenças não significativas; n = número de indivíduos; (x) = mortalidade (%).

	n (x) BP	n (x) BM	n (x) BT	χ^2	q BP x BM	q BP x BT	q BM x BT
Após as queimadas de 1998							
Jovens	68 (0)	133 (4,5)	95 (3,2)	3,113 ^{NS}			
Adultos	24 (0)	21 (19,0)	14 (21,4)	5,492 ^{NS}			
Total	92 (0)	154 (6,5)	99 (3,0)	6,906*	4,546*	2,659 ^{NS}	1,662 ^{NS}
Após as queimadas de 2000							
Jovens	69 (0)	127 (3,9)	94 (1,1)	4,414 ^{NS}	4,414 ^{NS}		
Adultos	23 (0)	17 (23,5)	11 (18,2)	6,000*	3,817*	2,902 ^{NS}	0,380 ^{NS}
Total	92 (0)	144 (6,3)	96 (1,0)	9,301*	4,725*	2,109 ^{NS}	2,461 ^{NS}
Após as duas queimadas							
Jovens	68 (0)	133 (8,3)	95 (4,2)	6,611*	4,509*	2,815 ^{NS}	1,674 ^{NS}
Adultos	24 (0)	21 (38,1)	14 (35,7)	11,461	5,455*	4,690*	0,171 ^{NS}
Total	92 (0)	154 (12,3)	99 (4,0)	15,628*	6,683*	3,163 ^{NS}	3,281 ^{NS}

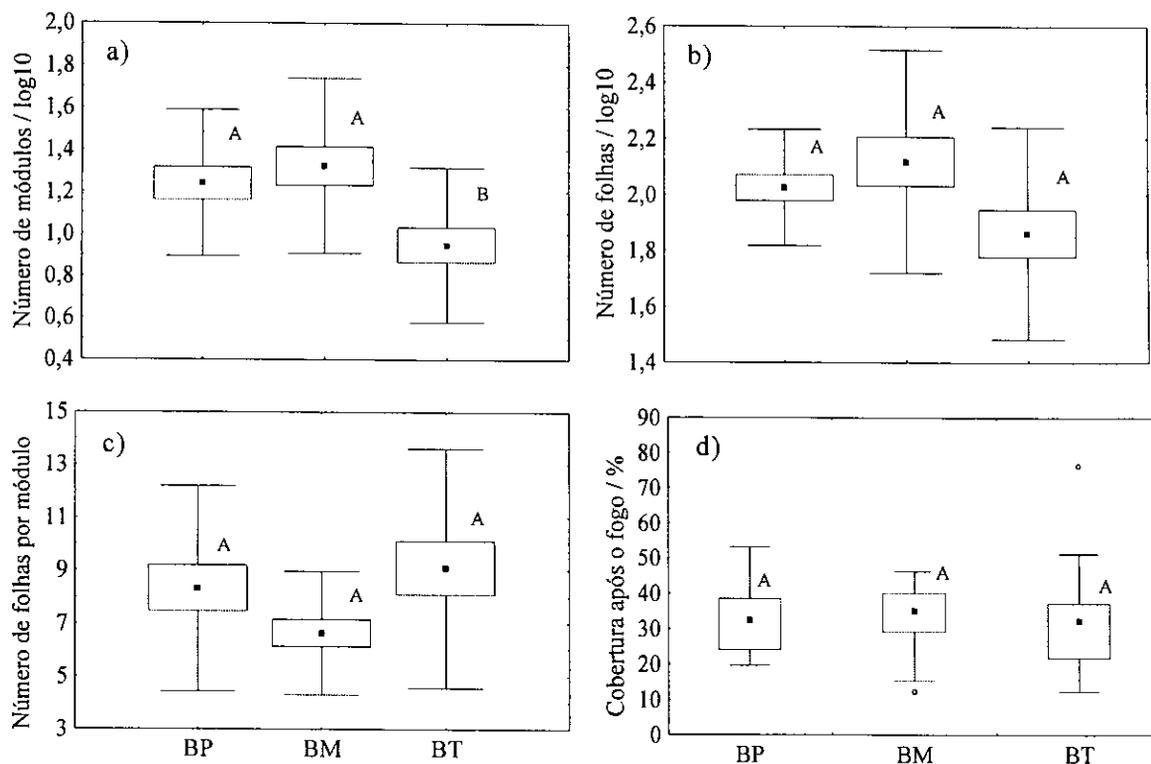


Figura 3.7. Números de ramos secundários (a), folhas (b), folhas por ramos secundários (c) e percentuais de cobertura em relação à altura individual (d), após queimadas bienais prescritas em áreas de cerrado *sensu stricto* na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF, no começo (junho; BP), no meio (agosto; BM) e no final da estação seca de 2000. Para a, b e c: quadrados fechados = média; barras verticais = desvio padrão; retângulos abertos = erro padrão. Para d: quadrados fechados = mediana; barras verticais = valores máximos e mínimos; retângulos abertos = quartiles inferiores e superiores. Letras diferentes correspondem a diferenças ($p < 0,05$) entre os tratamentos.

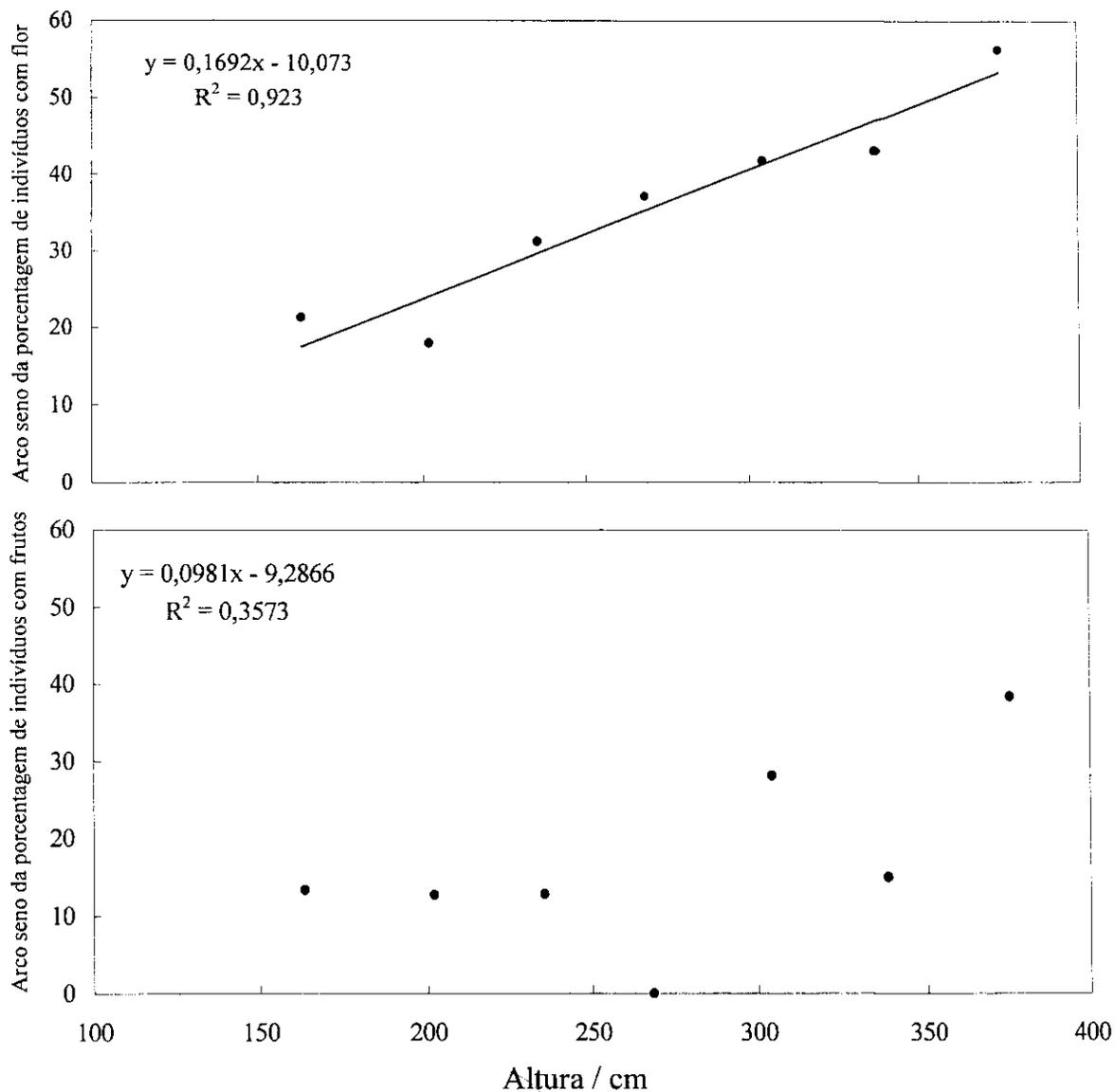


Figura 3.8. Relação linear significativa ($p = 0,0006$) entre a altura de indivíduos de *Kielmeyera coriacea*, separados em classes, e a porcentagem de indivíduos com flores, em cada classe determinada, e, não significativa, entre a altura e a porcentagem de indivíduos com frutos ($p = 0,1563$). Foram amostradas 200 plantas em quatro áreas de cerrado *sensu stricto* (50 em cada), submetidas a diferentes regimes de queima, na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF.

indivíduos com frutos não foi encontrada relação linear significativa ($p > 0,05$). Por outro lado, as regressões lineares testadas entre diâmetro basal (db) e a produção de flores e frutos não foram significativas ($p > 0,05$).

Foram encontradas diferenças significativas ($p < 0,05$; $\chi^2 = 24,712$; G.L. = 2) entre as proporções de indivíduos com flores nas áreas BP (48%), BM (34%) e BT (4%). Diferenças significativas entre as áreas (Figura 3.9) foram apontadas adicionalmente entre BP e BT ($p < 0,05$; SE =4,03; $q = 7,73$) e entre BM e BT ($p < 0,05$; SE =4,03; $q = 5,74$), ao contrário do encontrado entre BP e BM ($p > 0,05$; SE =4,03; $q = 1,99$). No entanto, as proporções de indivíduos com frutos encontrados em BP (12%), BM (8%) e BT (2%) não foram significativamente diferentes ($p > 0,05$).

As pequenas proporções de indivíduos com frutos, em relação ao número de indivíduos com flores, demonstraram que entre a floração e a frutificação ocorrem reduções, sobretudo em BP, no número de indivíduos em estágio reprodutivo. Além disto, apenas 2,0% das flores marcadas em BP e 1,5% em BM desenvolveram frutos e não foram encontradas diferenças ($p > 0,05$) entre as proporções (mediana = 0) de frutos desenvolvidos por indivíduo, a partir das flores marcadas nas duas áreas.

Germinação após o fogo e dinâmica de plântulas em diferentes épocas de fogo

As sementes semeadas em BP, BM e BT, germinaram prontamente nas três áreas de estudo, sendo isto observado predominantemente em novembro de 1998, início da primeira estação de chuvas após a semeadura. As germinabilidades encontradas foram significativamente diferentes entre as três áreas ($F = 7,45564$; $p < 0,05$), sendo inferiores em BP e equivalentes em BM. No entanto, após a germinação, as taxas de recrutamento e sobrevivência encontradas até o final da estação de chuvas após as queimadas em 2000, não foram significativamente diferentes ($p > 0,05$) entre si (Figura 3.10).

As curvas de sobrevivência para BP, BM e BT demonstraram um comportamento bastante semelhante para as três áreas (Figura 3.11). Reduções mais acentuadas na sobrevivência foram observadas entre a semeadura e o final da estação chuvosa subsequente, sobretudo para BP. Nas três parcelas, foi observado ainda uma alta sobrevivência após o fogo.

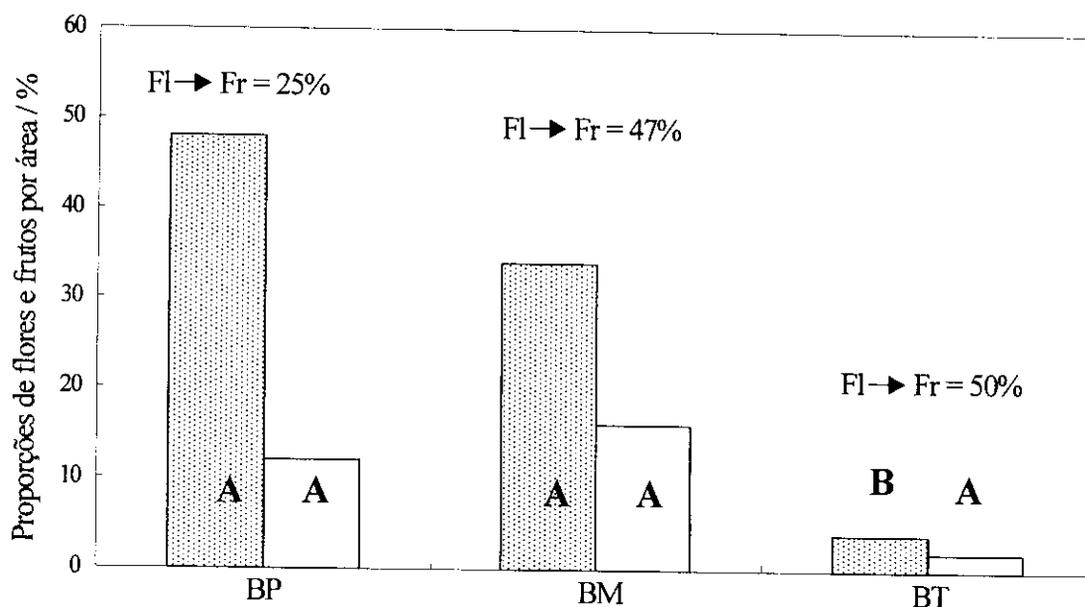


Figura 3.9. Proporções de indivíduos de *Kielmeyera coriacea* com flores (hachureado) e frutos, em áreas de cerrado *sensu stricto*, queimadas bienalmente, no começo (junho; BP), no meio (agosto; BM) e no final (setembro; BT) da estação seca, desde 1992, na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF. Os eventos reprodutivos foram acompanhados no ano seguinte as queimadas em 1998. Letras diferentes assinalam diferenças significativas ($n = 50$; $p < 0,05$) para as proporções encontradas entre os diferentes tratamentos. Acima das colunas estão indicadas as porcentagens de indivíduos que frutificaram em relação ao total que floresceu.

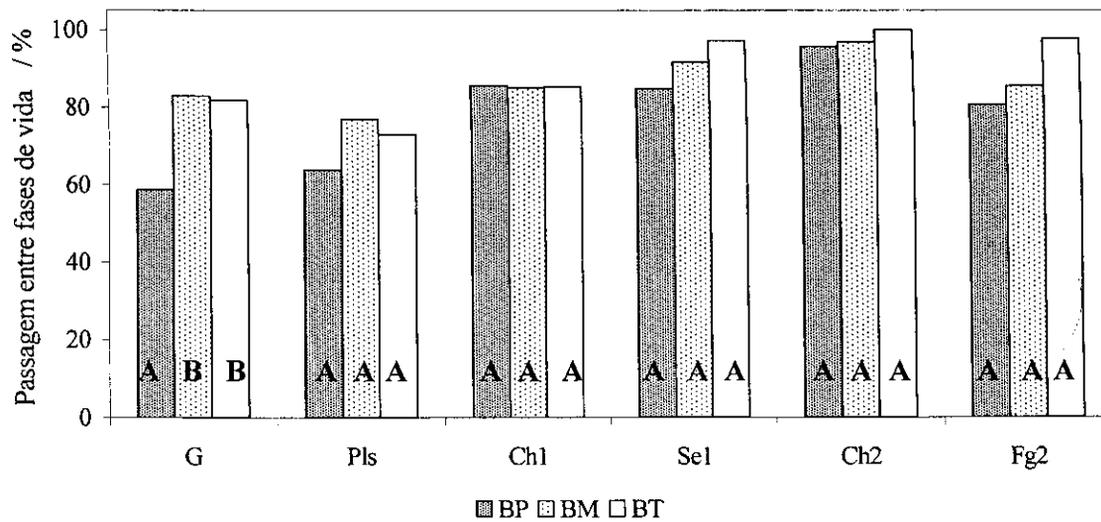


Figura 3.10. Taxas de passagem entre fases consecutivas do ciclo de vida de *Kilmeyera coriacea*, desde a semeadura de sementes ($n = 400$), em 1998, após queimadas bienais prescritas em diferentes épocas do ano, em áreas de cerrado *sensu stricto* na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF, até a sobrevivência de plântulas decorrente passagem do fogo, cerca de dois anos após. BP = fogo em junho; BM = fogo em agosto; BT = fogo em setembro. G = Germinabilidades (lançamento das radículas ou cotilédones); Pls = estabelecimento de plântulas (abertura dos cotilédones); Ch1 = final da estação de chuvas subsequente a semeadura; Se1 = final da estação seca subsequente a Ch1; Ch2 = final da estação chuvosa subsequente a Se1; Fg2 = final da estação de chuvas subsequente às queimadas em 2000.

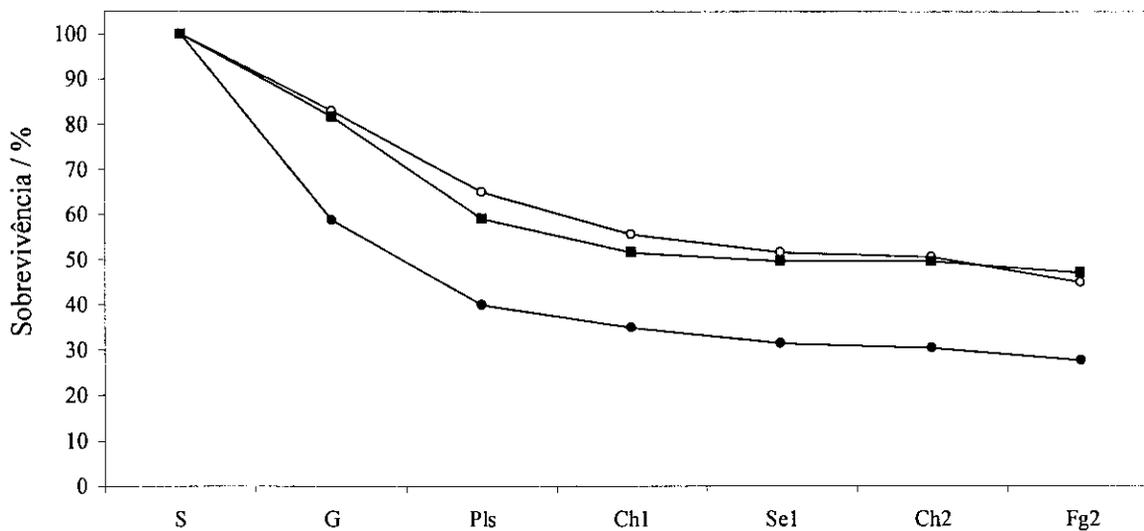


Figura 3.11. Sobrevivência de *Kielmeyera coriacea* a partir de sementes semeadas (n = 400) após o fogo em áreas de cerrado *sensu stricto* submetidas a queimas bienais prescritas em diferentes épocas do ano, na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF. Círculos fechados = fogo em junho; círculos abertos = fogo em agosto; quadrados = fogo em setembro. S = semeadura das sementes; G = Germinabilidades (lançamento das radículas ou cotilédones); Pls = estabelecimento de plântulas (abertura dos cotilédones); Ch1 = final da estação de chuvas subsequente a semeadura; Se1 = final da estação seca subsequente a Ch1; Ch2 = final da estação chuvosa subsequente a Se1; Fg2 = final da estação de chuvas subsequente às queimadas em 2000.

Discussão

Regeneração vegetativa

Para *K. coriacea* foi encontrada uma alta sobrevivência e resiliência nos tratamentos de fogo realizados, o que já havia sido observado por Cardinot (1998). No Cerrado, o rebrotamento observado para a espécie estudada pode ser considerado um caráter dominante na regeneração vegetal após o fogo (Coutinho 1990; Armando 1994; Sato & Miranda 1996; Sato *et al.* 1998; Rocha e Silva 1999). Neste tipo de ambiente, submetido à queimadas recorrentes, o rebrotamento irá depender da capacidade das plantas em alocar recursos para o isolamento do caule e dos sistemas subterrâneos, bem como para tecidos de reserva (Bowen & Pate 1993).

A capacidade de rebrotamento pode ser determinada em função de variações morfológicas dos indivíduos. Algumas espécies, por exemplo, perdem ou reduzem a capacidade de rebrotamento com o aumento em tamanho e/ou em função do estágio de ciclo de vida dos indivíduos (Hodgkinson 1998; Bond & Midgley 2001), enquanto que para outras, a sobrevivência individual é positivamente associada ao tamanho (Ehrlén & Groenendael 2001). Para *K. coriacea*, não foram encontradas relações lineares significativas entre o tamanho e a mortalidade do indivíduo, embora a tendência para estas tenha sido positiva. Por outro lado, as curvas de sobrevivência e as taxas de mortalidade após o fogo em BM e BT demonstraram maiores reduções de indivíduos adultos do que jovens. Sendo o fogo potencialmente determinante em reduções na espessura das camadas de casca do caule das plantas do Cerrado (Guedes 1993; Rocha e Silva & Miranda 1996), reduzindo a capacidade de evitar as altas temperaturas, e nos níveis de recursos no compartimento individual de *K. coriacea* (Cardinot 1998), a alta frequência de queima nas áreas estudadas parece ser determinante na mortalidade encontrada para a espécie estudada, principalmente no estágio adulto. Neste caso, o fogo promoveu reduções na altura dos indivíduos, sendo o mesmo encontrado para outras espécies do Cerrado (Armando 1994), levando, em alguns casos, ao entouceiramento de indivíduos (Ramos 1990).

As relações positivas entre rebrotamento aéreo e tamanho dos indivíduos de *K. coriacea* apontam para diferenças na capacidade de isolamento térmico dos indivíduos dependentes do tamanho e/ou do estágio de ciclo de vida. De fato, a temperatura máxima na região do câmbio do indivíduo adulto não ultrapassou 50 °C, enquanto que

para o jovem atingiu 78 °C. No segundo caso, as temperaturas encontradas são consideradas letais (acima de 60 °C) para os tecidos do câmbio (Whelan 1995). O rebrotamento epígeo para *K. coriacea* foi observado foi superior a 50% (Tabelas 3.1 e 3.2) apenas a partir da terceira classe de tamanho (100 a 150 cm para altura - h; 30 a 45 mm para diâmetro basal - db). Portanto, esta foi considerada a amplitude de tamanho crítico para a sobrevivência das porções aéreas de *K. coriacea*.

O rebrotamento aéreo depende do investimento em camadas de casca, que atua aumentando o tempo necessário para se atingir temperaturas críticas em partes sensíveis das plantas (Gill & Ashton 1968). Na terceira classe de tamanho, as espessuras das cascas dos indivíduos, considerados na Figura 3.2, foram de 6,2 a 8,7 mm para h e de 6,8 a 13,9 mm para db. Estes resultados estão de acordo com as espessuras críticas, entre 6 a 8 mm, determinadas por Guedes (1993) e Rocha e Silva & Miranda (1996), para uma efetiva proteção do câmbio de espécies lenhosas do Cerrado. Deve-se considerar que após F1 (queimadas em 1998), a perda da parte aérea na terceira classe de tamanho foi alta. Neste caso, considerando F1 e F2, uma maior sobrevivência das porções aéreas foi observada mais regularmente apenas após a quarta classe de tamanho (indivíduos adultos = 150 a 200 cm para h; 45 a 60 mm para db), onde as espessuras das cascas variaram entre 7,5 e 18,6 mm para h e 9 e 18,6 mm para db.

A sobrevivência das porções subterrâneas de *K. coriacea*, necessária para o rebrotamento epígeo e hipógeo, parece ser garantida tanto pela produção de casca em seus rizomas quanto pelo isolamento térmico conferido pelo solo (ver Rundel 1981). Fatores como o baixo tempo de residência do fogo no Cerrado são determinantes na atenuação das temperaturas no solo, que de forma geral não ultrapassam 60 °C a 1 cm de profundidade (Coutinho 1978; Miranda *et al.* 1993; Dias 1994; Castro Neves & Miranda 1996).

A sobrevivência das porções subterrâneas de *K. coriacea*, necessária para o rebrotamento epígeo e hipógeo, parece ser garantida tanto pela produção de casca em seus rizomas, quanto pelo isolamento térmico conferido pelo solo (ver Rundel 1981). O baixo tempo de residência do fogo no Cerrado é importante ao considerarmos os valores das temperaturas no solo, que de forma geral não ultrapassam 60°C a 1 cm de profundidade (Coutinho 1978; Miranda *et al.* 1993; Dias 1994; Castro Neves & Miranda 1996).

Os rebrotamentos epígeo e hipógeo para *K. coriacea* variaram em sentidos opostos quando relacionados ao tamanho dos indivíduos, sendo este tipo de associação

negativa frequentemente encontrada após o fogo (Brewer & Platt 1994a). Cirne & Scarano (2001), por exemplo, encontraram relações negativas, em nível do indivíduo, entre a produção de novos rametes de *Andira legalis* e a proporção de rametes que perderam a parte aérea (considerada como nível de injúria após o fogo). Nestes casos, o estímulo fisiológico para a ativação do rebrotamento aéreo parece suprimir a produção de novos fustes, apontando para algum tipo de compensação ou para a inibição correlativa de meristemas. Por outro lado, a perda do crescimento apical pode estimular a atividade de gemas nas porções subterrâneas, mediante balanço hormonal (Phillips 1975; Wareing & Phillips 1978). Alternativamente, a alocação de recursos para a regeneração aérea pode reduzir a disponibilidade para o rebrotamento subterrâneo (Brewer & Platt 1994a).

Ainda que tenham sido determinados padrões gerais para o rebrotamento de *K. coriacea*, a dinâmica após as queimadas foi variável entre os tratamentos. A aplicação do fogo em épocas distintas pode promover variações na estrutura e na dinâmica de populações (Brewer & Platt 1994a,b), determinando direta ou indiretamente diferentes níveis de injúria às plantas (Keeley *et al.* 1998). Neste estudo, os indivíduos submetidos ao fogo no início da estação seca (BP) apresentaram 100% de sobrevivência em todos os intervalos de tempo considerados, enquanto que nas queimadas realizadas no meio (BM) e no final da seca (BT), foram observadas reduções na sobrevivência imediatamente após F1 e F2, predominantemente para os adultos. Adicionalmente, as taxas de mortalidade encontradas para indivíduos jovens foram, em geral, maiores em BM; intermediárias em BT e inferiores em BP. Neste caso, as áreas com menor sobrevivência de indivíduos foram aquelas queimadas em épocas de maior probabilidade de queimadas naturais, no meio e principalmente no final da estação seca (Ramos-Neto & Pivello 2000). Diferenças na dinâmica das populações estudadas podem ser explicada em função de variações sazonais no comportamento e conseqüentemente na severidade local do fogo (Wright & Bayley 1982; Keeley *et al.* 1998). Contudo, relações entre o comportamento do fogo e à sazonalidade do Cerrado ainda não estão bem estabelecidas.

Efeitos da estação de queima sobre uma espécie são fortemente relacionados a variações sazonais em seus padrões anatômicos, fisiológicos e comportamentais (Lamont *et al.* 1991; Swaine *et al.* 1992; Matlack *et al.* 1993; Tyler 1995; Hanley & Fenner 1997). O rebrotamento após o fogo tende a ser mais efetivo quando as reservas armazenadas estão em níveis máximos, como em períodos sem crescimento (Bond &

van Wilgen 1996). Este foi o caso de BP, onde todos os indivíduos amostrados antes de F2 apresentaram ausência de folhas ou folhas antigas e/ou senescentes, enquanto que em BM foram observadas, de forma geral, gemas ativas e primórdios foliares e em BT, folhas novas expandidas e/ou crescimento de ramos. O rebrotamento após o fogo em BM e em BT implica em um investimento adicional de recursos para a regeneração vegetativa, o que pode promover, de forma cumulativa, depleção de gemas e/ou redução das reservas para o rebrotamento (Pate *et al.* 1990, 1991; Keith 1996). A menor sobrevivência em BP e BM parece resultar de efeitos aditivos da época do fogo e da alta frequência aplicada, uma vez que os tratamentos vêm sendo realizados bienalmente desde 1992. Considerando um único evento de queima, Sato & Miranda (1996), não encontraram diferenças na mortalidade de espécies lenhosas em BP, BM e BT, embora após a repetição de três queimadas bienais tenha sido determinada maior mortalidade em BT do que em BM (Sato *et al.* 1998).

Enquanto que a persistência das três populações estudadas pareça ser determinada pela capacidade de rebrotamento, o recrutamento de novos indivíduos parece exercer um papel secundário na mesma, ao menos na escala de tempo utilizada, como observado pela ausência de novos indivíduos nos três tratamentos realizados. Para isto, deve-se considerar que o crescimento das plântulas de *K. coriacea* é lento (Oliveira & Silva 1993) e adicionalmente, as plântulas recrutadas após o fogo devem crescer o suficiente para atingir o tamanho de inclusão de 10 cm, utilizado neste estudo, entre queimadas bienais sucessivas (Oliveira & Silva 1993; Nardoto *et al.* 1998).

Regeneração sexuada

A produção de estruturas reprodutivas sexuais para *K. coriacea* foi restrita à indivíduos a partir de 150 a 200 cm para h e 45 a 60 mm para db, o que corrobora o encontrado por Oliveira & Silva (1993). Adicionalmente, foram encontradas relações lineares positivas entre a altura dos indivíduos e a produção de flores, considerando apenas os indivíduos adultos. Limitações dependentes do tamanho e/ou da idade para a floração são frequentes em áreas suscetíveis ao fogo (Gill & McMahon 1986). Lamont *et al.* (2000) encontraram, similarmente ao observado para *K. coriacea*, que a floração da espécie *Xanthorrhoea preissii* após o fogo foi associada ao tamanho e foi independente do sítio, da estação de queima ou do ano. Um maior tamanho do indivíduo pode determinar aumento na atividade fotossintética, na capacidade de armazenamento

e na disponibilidade e alocação de recursos para a reprodução (Law *et al.* 2000; Ehrlén & Groenendael 2001; Sun *et al.* 2001). No entanto, a capacidade de produção de estruturas reprodutivas pode diminuir com o tempo e/ou a idade e assim, o investimento adicional em altura nem sempre irá determinar aumentos na capacidade de floração (Lamont & Runciman 1993). Sendo o fogo potencialmente indutor da redução de módulos vegetativos e da mortalidade de gemas, conseqüentemente da floração futura, o investimento em altura pode diminuir o risco de danos durante o fogo, em função de uma maior proteção em estratos superiores da planta (Setterfield 1997). Neste caso, o investimento em altura pode ser mais vantajoso do que em diâmetro para a produção de flores, o que explicaria a ausência de relações significativas entre esta e o diâmetro basal dos indivíduos de *K. coriacea*.

Após a iniciação da floração, um maior tamanho não parece implicar necessariamente em uma maior disponibilidade de recursos para a reprodução e parece exercer uma menor influência nas taxas de fecundidade de *K. coriacea*. Para esta, a produção de frutos foi independente tanto da altura quanto do diâmetro basal. No entanto, um ajuste não linear poderia implicar em uma relação significativa e positiva entre as variáveis consideradas, o que, contudo, não foi testado. Resultados semelhantes foram encontrados para *Xanthorrhoea preissii* (Lamont *et al.* 2000), onde o tamanho das inflorescências e das flores, bem como a produção de frutos, não foram relacionados ao tamanho dos indivíduos. Fatores como herbivoria e eficiência na polinização, entre outros, são potencialmente determinantes na produção de estruturas reprodutivas e não foram considerados neste estudo (Bawa 1990).

Para *K. coriacea*, a época de aplicação do fogo parece ser adicionalmente determinante na produção de estruturas reprodutivas, como encontrado para muitas espécies em áreas com recorrência do fogo (Platt *et al.* 1988). No âmbito populacional, a produção de flores e frutos depende da presença de indivíduos adultos e, neste contexto, espera-se que uma maior mortalidade de adultos em BM e BT reduza continuamente a capacidade reprodutiva destas populações com a repetição dos tratamentos nestas áreas.

Por outro lado, fatores que afetem negativamente o vigor do rebrotamento após o fogo podem reduzir a capacidade de produção de flores por planta, quando esta é dependente do número de módulos ativos produzidos por indivíduo (Whelan 1995). Este parece ser o caso de BT, onde a produção de ramos secundários em ao nível do indivíduo, foi menor do que o encontrado para as outras áreas. Adicionalmente, a

produção de novas folhas e/ou crescimento de ramos antes do fogo em BT pode resultar em uma menor disponibilidade de recursos para a produção de flores nesta área. Embora existam *trade-offs* entre a alocação de recursos para crescimento, a regeneração sexuada e assexuada (Sun *et al.* 2001), a alocação de recursos para a ativação de gemas e primórdios foliares antes do fogo em BM não determinou diferenças significativas nas proporções de indivíduos com flores quando comparada a BP, embora o valor encontrado para a primeira (48%) tenha sido superior ao encontrado para a segunda (34%).

Embora o fogo possa estimular (Coutinho 1976; Johnson *et al.* 1994; Oliveira *et al.* 1996; Silva *et al.* 1996; Hoffmann 1998) ou reduzir a floração (Miyaniishi & Kellman 1986; Hoffmann 1998), no caso estudado, a floração após o fogo não parece ser influenciada por este agente. Oliveira & Silva (1993), em áreas de cerrado próximas às consideradas neste estudo, no Jardim Botânico de Brasília, encontraram valores similares (37%) para a espécie em uma área sem fogo recente. O mesmo pode ser considerado quanto à proporção de indivíduos com frutos, sendo o valor de 12% encontrado por Oliveira & Silva (1993) similar aos encontrados em BP e BM, de 12% e 8%, respectivamente. Embora a proporção de indivíduos com frutos em BT tenha sido consideravelmente (2%) do que o encontrado para BP e BM, não foram encontradas diferenças significativas entre as três áreas. As eficiências na passagem de flor para fruto para BP (2,0%) e BM (1,5%), respectivamente 2,0 e 1,5%, foi menor do que o observado por Oliveira & Silva (1993) que registraram valores de 5,7% para *K. coriacea*, embora para *K. speciosa* a eficiência neste processo tenha sido de apenas 0,84%.

Reduções na cobertura vegetal com o fogo podem ser desfavoráveis para as plântulas de algumas espécies do Cerrado (Hoffmann 1996). No entanto, o sombreamento parece limitar a produtividade das plântulas de *K. coriacea* durante a estação chuvosa (Nardoto *et al.* 1998). Por outro lado, a sobrevivência encontrada no presente estudo foi semelhante ao encontrado por Oliveira & Silva (1993) em áreas sem queima recente. Estes autores categorizaram a germinação das sementes de *K. coriacea* quando observaram o aparecimento de plântulas, e neste caso os dados encontrados (germinabilidade = 40%) foram similares ao observado em BP (40%), e pouco abaixo do encontrado para BM (65%) e BT (59%) para o recrutamento de plântulas (Pls). Considerando a germinação quando se observou o aparecimento dos cotilédones ou das radículas, o valor observado para BP foi significativamente menor do que para as outras

áreas, o que aponta para o efeito da época do fogo nas taxas de germinação de *K. coriacea*.

Reduções notáveis na sobrevivência, em relação ao número inicial de sementes introduzido em cada área, foram observadas entre a semeadura e o fim da primeira estação chuvosa após a mesma. Resultados semelhantes foram observados por Nardoto *et al.* (1998) para plântulas de *K. coriacea* transplantadas em áreas de campo sujo e para *Dalbergia miscolobium* por Franco *et al.* (1996) em áreas de campo sujo e cerrado. Alta taxa de mortalidade foi registrada para *K. coriacea* a primeira apenas durante a segunda estação seca e foi atribuída à predação por tatus do gênero *Dasypus* (Nardoto *et al.* 1998). Como observado por Nardoto *et al.* (1998) e também por Oliveira & Silva (1993), as plântulas de *K. coriacea* perderam as folhas e/ou toda a parte aérea durante a seca, rebrotando no início da estação chuvosa a partir de gemas subterrâneas ou aéreas. De forma semelhante, os resultados de Franco *et al.* (1996) demonstraram que *Dalbergia miscolobium* não apresentou crescimento da parte aérea e reduziu o número de folhas durante a seca.

A alta sobrevivência encontrada neste estudo para as plântulas de *K. coriacea* está associada aos seus padrões de alocação de recursos, sendo observado, nos estágios iniciais de crescimento desta espécie, um maior investimento para os sistemas subterrâneos de reserva, possibilitando o rebrotamento após períodos de seca e o fogo (Oliveira & Silva 1993; Nardoto *et al.* 1998). Moreira & Klink (2000), por exemplo, encontraram uma razão próxima de 9 para as relações entre raiz/parte aérea de plântulas de *K. coriacea*, decorridos sete meses após a germinação. Um investimento desproporcional de recursos para a parte aérea de *K. coriacea* foi similarmente descrito por Rizzini (1965) e Oliveira & Silva (1993). No caso das plântulas de *Dalbergia miscolobium*, espécie típica do Cerrado, Franco *et al.* (1996) sugerem que embora a seca e o fogo sejam determinantes, respectivamente, na produtividade e na mortalidade de plântulas, os indivíduos desta espécie parecem acumular reservas suficientes para sobreviverem aos distúrbios mencionados quando atingem estágios de crescimento superiores, após o primeiro ano de vida. Para outras plantas do Cerrado, padrões de alocação de recursos semelhantes foram observados, embora pareça existir uma grande variação interespecífica nas taxas encontradas (Moreira & Klink 2000).

Embora no passado os fatores físicos atuantes no Cerrado fossem considerados uma limitação à regeneração sexuada, diferentes mecanismos possibilitam a ocorrência da mesma. Fatores como o sincronismo entre os períodos de germinação e

estabelecimento e a sazonalidade climática, sobretudo quanto ao período de chuvas, parecem contribuir para o sucesso reprodutivo de um grande número de espécies (Labouriau *et al.* 1964; Handro 1969; Válio & Morais 1966). Redução da respiração celular com a redução das porções aéreas, compartimentação e compactação da estrutura foliar, crescimento radicular rápido e investimento em órgãos de reserva, por exemplo, permitem o estabelecimento em solos oligotróficos, profundos, de grande dessecação superficial estacional e com textura limitante ao movimento vertical de água, características encontradas no Cerrado (Rizzini & Heringer 1962; Labouriau *et al.* 1964; Handro 1969; Poggiani 1974; Paviani & Haridasan 1988; Oliveira & Silva 1993).

Considerações finais

Um menor tamanho do indivíduo implicou em uma menor capacidade de isolamento térmico para a sobrevivência das partes aéreas de *K. coriacea*, como observado pelas temperaturas mais elevadas na região do câmbio do indivíduo jovem. Isto determinou diferentes padrões de rebrotamento para os indivíduos desta espécie, predominantemente a partir das porções subterrâneas (em indivíduos de menor porte) e a partir das porções aéreas à medida em que um maior tamanho é adquirido. Adicionalmente, a espessura da casca dos indivíduos, que pode ser associada à capacidade de isolamento das porções aéreas, foi positivamente relacionada ao tamanho. No entanto, uma maior mortalidade foi observada em indivíduos adultos, resultando em reduções no tamanho de indivíduos no âmbito populacional, especialmente nas queimadas no meio (BM) e no final (BT) da estação seca. Neste caso, os resultados encontrados apontaram para diferenças na dinâmica populacional da espécie, determinadas pela época do fogo. Em BM e em BT, um investimento adicional de recursos é necessário para compensar as perdas associadas aos impactos negativos das altas temperaturas nas porções aéreas dos indivíduos de *K. coriacea*. Produção de estruturas reprodutivas, principalmente a capacidade de floração foram similarmente determinadas pelo tamanho dos indivíduos e pela época do fogo. Como o fogo em BM e em BT resultou em altas taxas de mortalidade, tanto após os experimentos em 1998 quanto em 2000, o número de indivíduos em estágio reprodutivo tende a diminuir com as queimadas consecutivas. Em BT, a produção de flores e frutos, considerando unicamente indivíduos adultos, foi fortemente reduzida, o que pode ser explicado em função da menor produção de ramos secundários após o fogo. No entanto, após a

introdução de sementes nas três parcelas experimentais, a germinação e a sobrevivência de plântulas, mesmo com a passagem do fogo, foi relativamente alta em BT, assim como nas outras duas parcelas experimentais. Os resultados encontrados demonstraram que tanto regeneração vegetativa, quanto sexuada, são potencialmente importantes para a regeneração da espécie nos regimes de queima considerados.

CAPÍTULO 4

Efeitos de queimadas prescritas na sobrevivência e na liberação de sementes de *Kielmeyera coriacea* (Spr) Mart. em savanas do Brasil Central

Resumo

Efeitos do fogo na abertura dos frutos e na sobrevivência das sementes de *Kielmeyera coriacea* (Spr) Mart. (Guttiferae) foram investigados em duas parcelas de 10 ha de cerrado *sensu stricto*, Brasil Central, onde queimadas prescritas têm sido realizadas a cada dois anos desde 1992. A primeira foi queimada em junho (BP), começo da estação seca, e a segunda em agosto (BM), meio da estação seca, de 1998. Nas áreas submetidas aos tratamentos de fogo, as proporções de frutos abertos por indivíduo de *K. coriacea* (n = 15 indivíduos) foram determinadas para indivíduos marcados antes das queimadas, em intervalos quinzenais, entre a quinzena anterior ao fogo em BP e a quinzena posterior ao fogo em BM. A parcela BM serviu de controle, sem fogo, para as observações realizadas em BP. Adicionalmente, a sobrevivência das sementes foi observada após o fogo nas duas áreas e as temperaturas internas e externas de frutos foram medidas durante a queimada em BM. Antes do fogo em BP, uma grande proporção de frutos fechados foi encontrada nas duas áreas. Enquanto que a maior parte dos frutos em BP abriu na quinzena posterior a queimada na mesma, no mesmo período a maior parte permaneceu fechada em BM, onde os frutos abriram de forma contínua ao longo da estação seca acompanhado de redução no conteúdo de água dos mesmos. Uma abertura de frutos mais significativa em BM foi observada na quinzena posterior ao fogo nesta área, similar ao observado em BP dois meses antes. Nas duas áreas, sementes coletadas em frutos fechados antes das respectivas queimadas não germinaram, enquanto que sementes coletadas em frutos que abriram após o fogo apresentaram altas germinabilidades médias (n = 10; BP = 79 ± 12 %; BT = 69 ± 14 %). Sementes no solo ou em frutos abertos apresentaram-se não viáveis após a exposição ao fogo. Durante a passagem da frente de fogo, as temperaturas externas máximas dos frutos estiveram no intervalo de 393 °C a 734 °C, enquanto que no interior dos frutos valores máximos entre 61 °C e 63 °C foram registrados. Por outro lado, foram encontrados efeitos negativos do fogo para as sementes, tais quais perda de viabilidade em frutos que não abriram após o fogo e longo tempo de espera no solo entre a dispersão e o início da estação chuvosa.

Além de atuar acelerando a dispersão, o fogo também parece acelerar a maturação das sementes de *K. coriacea*.

Abstract

Fire effects on fruit opening and seed survival of the shrub *Kielmeyera coriacea* were investigated in two 10-ha plots of cerrado *sensu stricto* of Central Brazil, where prescribed burning was applied every two year since 1992. The first plot was burnt in June (BP), early part of the dry season, and the second in August (BM), middle of the dry season of 1998. Proportions of opened fruits per individual of *K. coriacea* (n = 15 individuals) were assessed, in two-week intervals for marked individuals. Measurements were taken between the fortnight before BP fire and the fortnight after BM fire and, in this case, BM was considered a control to the observations in BP. Additionally, seed survival was observed after fire in both areas and internal and external fruit temperatures were measured during BM fire. Before BP fire, a great proportion of closed fruits was found both in BP and BM. While most fruits in BP open in the fortnight after the respective burning, in the same period most fruits remained closed in BM, where fruits opened continuously during the dry season and it was observed reductions in water content. Similarly to BP, most fruits in BM opened in the fortnight after the fire in this area. In both areas, seeds collected in closed fruits before the burning did not germinate, while the ones collected in opened fruits after the burning showed a high mean germinability (n = 10; BP = 79 ± 12 %; BM = 69 ± 14 %). Seeds in the soil or in opened fruits during the burning lost all viability. Maximum external temperatures during fire (between 393 and 734°C) were strongly attenuated inside the fruits (between 61 and 63°C). Negative fire effects to the seeds were viability loss in fruits that did not open after burning and an increase in the time lag between dispersal and the beginning of the wet season. In addition to accelerating dispersion, fire also seemed to accelerate seed maturation *K. coriacea*.

Introdução

Em muitas comunidades vegetais, o fogo é considerado um importante fator seletivo sobre as plantas (Lamont *et al.* 1991; Swaine *et al.* 1992; Matlack *et al.* 1993; Tyler 1995; Hanley & Fenner 1997). Espécies menos resistentes aos seus efeitos diretos

e indiretos tendem a ser suprimidas, enquanto outras são favorecidas e conseguem se manter no espaço e no tempo (Whelan 1995; Bond & van Wilgen 1996). De forma geral, a viabilidade dos módulos sexuais ou vegetativos de uma planta irá depender da amplitude e da duração das temperaturas experimentadas (Wright & Bailey 1982), e do desenvolvimento de mecanismos de resistência (comportamentais, anatômicos, morfológicos e fisiológicos) contra as altas temperaturas (Rundel 1981; Whelan 1995).

No caso das sementes, o isolamento térmico pode ser atingido, por exemplo, pela disposição dos frutos na planta, agregados ou protegidos por folhas e/ou ramos (Judd & Ashton 1991; Judd 1993) e pela formação de um banco protegido pelo solo (Lamont & Baker 1988; Zammit & Zedler 1988; Auld & O'Connell 1991). Embora a viabilidade possa ser igualmente garantida no interior de frutos lenhosos, de parede espessa e com alto conteúdo de água (Judd 1994; Mercer *et al.* 1994; Bell & Williams 1998), poucos estudos consideraram a importância destes fatores (Lamont *et al.* 1991; Whelan & Brown 1998), sobretudo em condições naturais (Judd 1993; Bradstock *et al.* 1994; Mercer *et al.* 1994).

Para algumas espécies, além da resistência adquirida pelas sementes contra temperaturas extremas, a abertura dos frutos e a subsequente dispersão são ainda dependentes do fogo (Lamont *et al.* 1991; Whelan *et al.* 1998; Groom & Lamont 1997). Para plantas do Cerrado como *Kielmeyera coriacea* (Spr) Mart. Guttiferae, estes processos são usualmente relacionados à sazonalidade climática (Oliveira & Silva 1993) e não foram descritas tais relações de dependência do fogo. No entanto, Coutinho (1977) relatou a abertura dos frutos e a dispersão das sementes logo após o mesmo para espécies anemocóricas do estrato herbáceo subarbustivo.

Somado à passagem periódica do fogo, considera-se que a dinâmica das comunidades vegetais do Cerrado, típicas de savana, é determinada pela estação seca bem definida (cerca de 90% das chuvas ocorrem entre outubro a abril) e pela disponibilidade de água (Rawitscher 1948; Coutinho 1978; Sarmiento *et al.* 1985; Sato & Miranda 1996). No Cerrado, queimadas naturais ou iniciadas pelo homem apresentam registros desde 32000 anos A.P. (Vicentini 1993), ocorrendo durante toda a estação seca, predominantemente em seu final. Neste contexto, pesquisas que considerem os efeitos de diferentes regimes de fogo na reprodução das plantas deste Bioma, listado recentemente como um dos mais importantes "hotspots" de biodiversidade do planeta (Myers *et al.* 2000; Cardoso & Bates 2002), são essenciais a sua conservação.

Este estudo, realizado em áreas de cerrado *sensu stricto*, investigou o papel dos frutos de *K. coriacea* na atenuação das temperaturas internas experimentadas pelas sementes e na sobrevivência destas após o fogo. Além disso, foram analisados os efeitos de queimadas no início (BP) e no meio da estação seca (BM) na dinâmica de liberação de sementes desta espécie (neste caso, BM serviu de controle, sem fogo, para as observações após o fogo em BP). As seguintes questões foram dirigidas: i) as altas temperaturas externas durante o fogo são atenuadas no interior dos frutos de *K. coriacea*?; ii) as sementes presentes no solo, em frutos abertos ou fechados durante o fogo sobrevivem após o mesmo? iii) o fogo em diferentes épocas altera os padrões fenológicos de dispersão das sementes?

Material e métodos

Área de estudo

Este estudo foi desenvolvido na Reserva Ecológica do IBGE – RECOR, 35 km ao sul de Brasília (15°56'41"S, 47°53'7"W), Distrito Federal, Brasil, que abrange uma área de 1360 ha em uma altitude de 1100 m. De acordo com os dados da estação meteorológica da Reserva, a média da precipitação anual total entre os anos deste estudo (1998-2001) foi de 1353 mm. A vegetação predominante é de cerrado *lato sensu*, em um gradiente variando entre fisionomias menos densas (campo limpo, campo sujo e campo cerrado) e de maior cobertura vegetal (cerrado *sensu stricto* e cerradão). Foram utilizadas duas áreas contíguas de cerrado *sensu stricto*, a formação mais comum de Cerrado na reserva (Pereira *et al.* 1993), que apresenta vegetação aberta composta de arbustos e árvores dispersos e um estrato herbáceo bem desenvolvido, coberto predominantemente por gramíneas (ver Eiten 1972, 1994 e Coutinho 1990 para terminologia). Estas têm sido submetidas bianualmente ao fogo desde 1992, quando estavam protegidas de queima por 18 anos. As parcelas são parte de um projeto de pesquisa de longa duração (Projeto Fogo) com o objetivo de investigar os efeitos do fogo na vegetação do Cerrado. Na primeira parcela (BP), o fogo é aplicado sempre em junho, início da estação seca, e na segunda (BM) sempre em agosto, meio da seca.

Espécie Estudada

Kielmeyera coriacea, está distribuída em quase todas as regiões do Brasil, ocorrendo nos estados do Amazonas, Bahia, Distrito Federal, Goiás, Maranhão, Mato

Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Pará, Piauí, São Paulo e Tocantins (Almeida *et al.* 1998). É encontrada em diferentes formações do Cerrado, atingindo até 8 m de altura (Almeida *et al.* 1998) e representa uma das poucas espécies lenhosas que ocupam os primeiros lugares em valor de importância em áreas mais abertas deste Bioma (Aoki & Santos 1982; Ribeiro *et al.* 1985). Seus padrões fenológicos estão intrinsecamente relacionados com a sazonalidade. Apresenta queda completa das folhas durante um ou dois meses durante a estação seca, sendo a floração predominantemente entre setembro a janeiro, início e meio da estação chuvosa. Após um longo período de maturação dos frutos, as sementes, anemocóricas, são liberadas durante a próxima estação seca, predominantemente no final, quando são dispersas pelo vento (Ribeiro *et al.* 1985; Oliveira & Silva 1993).

Papel dos frutos na atenuação das temperaturas e na sobrevivência das sementes

O papel dos frutos de *K. coriacea* na atenuação das temperaturas decorrentes do fogo foi analisado pela mensuração das temperaturas externas (na superfície dos frutos) e internas (na região de inserção das sementes) de três frutos presentes em diferentes indivíduos, durante a queimada experimental em BM. A posição das sementes no interior dos frutos foi calibrada em laboratório, onde foram medidos o comprimento e a largura de frutos, bem como as espessuras de suas paredes, da superfície até a área *core* das sementes. A partir dos comprimentos e das larguras dos frutos medidos no campo, estimou-se a profundidade onde os sensores foram inseridos. As alturas dos frutos amostrados variou entre 2,0 m e 2,3 m, que correspondeu à altura média ($2,1 \pm 0,8$ m) para os frutos amostrados previamente nas parcelas BP e BM. As temperaturas foram obtidas a cada segundo, utilizando-se termopares tipo K (chromel-alumel 30 swg) com as junções soldadas com arco voltaico para resistir às altas temperaturas e foram armazenadas em um registrador automático de dados ("data logger" 21X, Campbell Scientific, Inc. E.U.A.).

Após o fogo, nas duas áreas, a sobrevivência das sementes foi analisada mediante a determinação das germinabilidades médias de sementes retiradas em frutos que abriram após as queimadas. Em cada área foram utilizadas 10 repetições com 10 sementes cada, coletadas em diferentes frutos e indivíduos. As sementes foram postas para germinar em placas de Petri contendo filtros de papel, ambos previamente esterilizados. Os valores para cada repetição foram transformados em arco-seno visando testar possíveis diferenças entre as germinabilidades encontradas em BP e BM (teste t;

Zar 1999). Seguindo o mesmo método, as germinabilidades das sementes retiradas de frutos fechados coletados no dia e antes das queimadas foram calculadas para se determinar a viabilidade e o estágio de maturação das sementes antes do fogo em cada área. Para se avaliar os impactos do fogo sobre sementes presentes em frutos abertos, a mesma metodologia foi novamente utilizada. Adicionalmente, observou-se a germinabilidade pós-fogo de 300 sementes (coletadas em frutos abertos antes do fogo) colocadas na superfície do solo antes da queimada em BM. As sementes foram divididas em três grupos contendo 100 sementes e protegidas por uma armação de arame cujo tamanho da malha era menor do que o tamanho das sementes, impedindo que fossem retiradas do local pelas correntes convectivas formadas durante a passagem do fogo.

Efeito das queimadas na dispersão das sementes

Para analisar o efeito do fogo e da época do fogo na dinâmica de abertura de frutos e na época da dispersão de sementes de *K. coriacea*, quinze indivíduos apresentando pelo menos três frutos cada foram marcados em cada área. Para cada indivíduo foi calculado quinzenalmente a proporção de frutos abertos, entre a quinzena anterior à queimada em BP e a quinzena posterior à queimada em BM, sendo os valores encontrados em cada amostragem comparados entre si (Mann-Whitney). Neste caso, os resultados encontrados antes do fogo em BM foram utilizadas como controle (sem fogo) para o observado após o fogo em BP.

Para se analisar possíveis relações entre a abertura de frutos e a perda de água dos mesmos, foi determinado o conteúdo relativo médio em frutos fechados coletados em BP e em BM no dia e anteriormente ao fogo (respectivamente BP1 e BM) e 15 dias após o fogo em BP (BP2). Para 10 frutos coletados em BP, 15 dias após a queimada, o conteúdo relativo de água foi determinado no momento em que começaram a abrir em laboratório, após secagem em condições naturais (BP3). Em cada caso foram utilizados 10 frutos, sendo as medidas de peso fresco determinadas ainda no campo, e as de peso seco em laboratório após secagem em estufa a 80°C, até atingir peso constante. Os valores encontrados foram posteriormente transformados em arco-seno (Zar 1999) e comparados entre si (ANOVA).

Resultados

Papel dos frutos na atenuação das temperaturas e sobrevivência das sementes após o fogo

Durante o fogo na área BP, as temperaturas externas máximas dos frutos foram em média $597 \pm 180^{\circ}\text{C}$, variando entre 393 e 734°C . As temperaturas internas máximas no interior dos frutos variaram entre 61 e 63°C com valor médio de $62 \pm 1^{\circ}\text{C}$ (Figura 4.1), valores superiores ao observado em um fruto longe da frente de fogo (29°C). Temperaturas acima de 60°C foram registradas por um curto período de tempo (Figura 4.2) tanto na superfície ($106 \pm 19\text{s}$) quanto no interior dos frutos ($99 \pm 12\text{s}$).

Os valores de germinabilidade das sementes coletadas em frutos que só abriram após as queimadas foram altos, tanto em BP ($79 \pm 12\%$) quanto em BM ($69 \pm 14\%$), não sendo significativamente diferentes ($t = 1,725$; $p > 0,05$). As sementes presentes em frutos que abriram antes da queimada ou aquelas que estavam na superfície do solo, mas não foram consumidas pelas chamas, não germinaram nos testes em laboratório. Similarmente, as sementes coletadas imediatamente antes das queimadas em BP e em BP, em frutos fechados, não germinaram.

Efeito das queimadas prescritas na dispersão das sementes

Antes do fogo aplicado no início da estação seca, foram encontrados apenas 3 indivíduos (20,0% do total) com frutos abertos em BP e 1 indivíduo (6,7%) na mesma situação em BM (Figura 3). Após o fogo em BP, foi observado um aumento acentuado na porcentagem de frutos abertos por indivíduo na área queimada. Esta porcentagem se manteve inalterada até o final da estação chuvosa subsequente, resultando em diferenças significativas ($p < 0,05$) entre as duas áreas. Embora tenham sido observados aumentos gradativos na proporção de frutos abertos em BM, após o fogo em BP, diferenças significativas ($p < 0,05$) entre as proporções de frutos abertos nas duas áreas foram observadas até a segunda queimada. Posteriormente a esta, observou-se de forma semelhante ao encontrado em BP, uma abertura mais significativa dos frutos em BM (Figura 4.3). Um total de 41,2% dos frutos amostrados em BP e 34,4% em BM não abriram até o final da estação chuvosa subsequente.

Os conteúdos médios de água dos frutos coletados no dia do fogo em BP (BP1), quinze dias após o fogo (BP2), dos frutos coletados em BP2, no momento em que abriram em laboratório (BP3) e dos frutos coletados no dia da queimada em BM (BM), foram significativamente diferentes entre si ($F = 16,38$; $p < 0,05$; $n = 10$). Os resultados

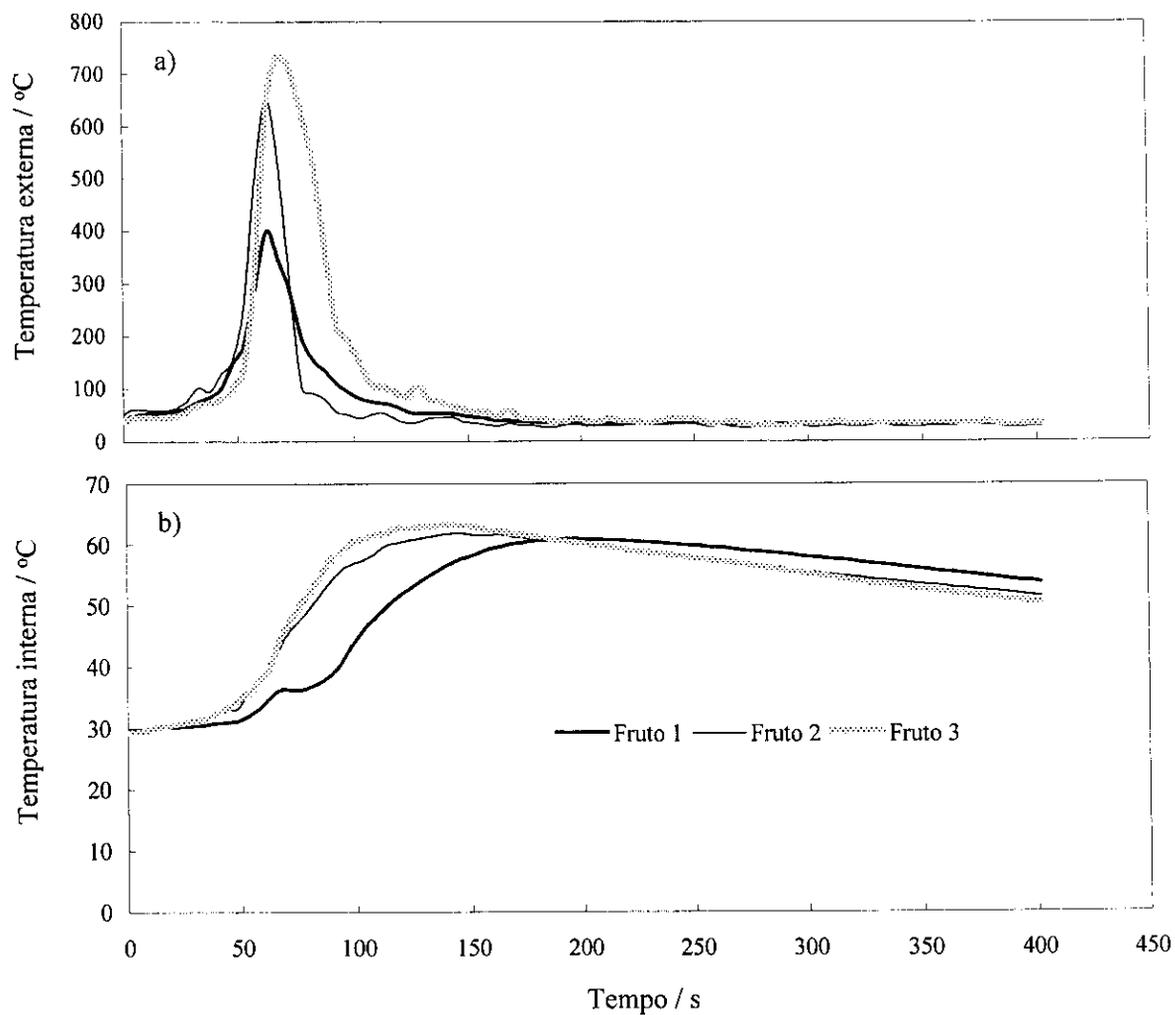


Figura 4.1. Temperaturas externas (a), na superfície, e, internas (b), na região de inserção das sementes de três frutos de *Kielmeyera coriacea*, durante uma queimada prescrita em área de cerrado *sensu stricto* localizada na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF.

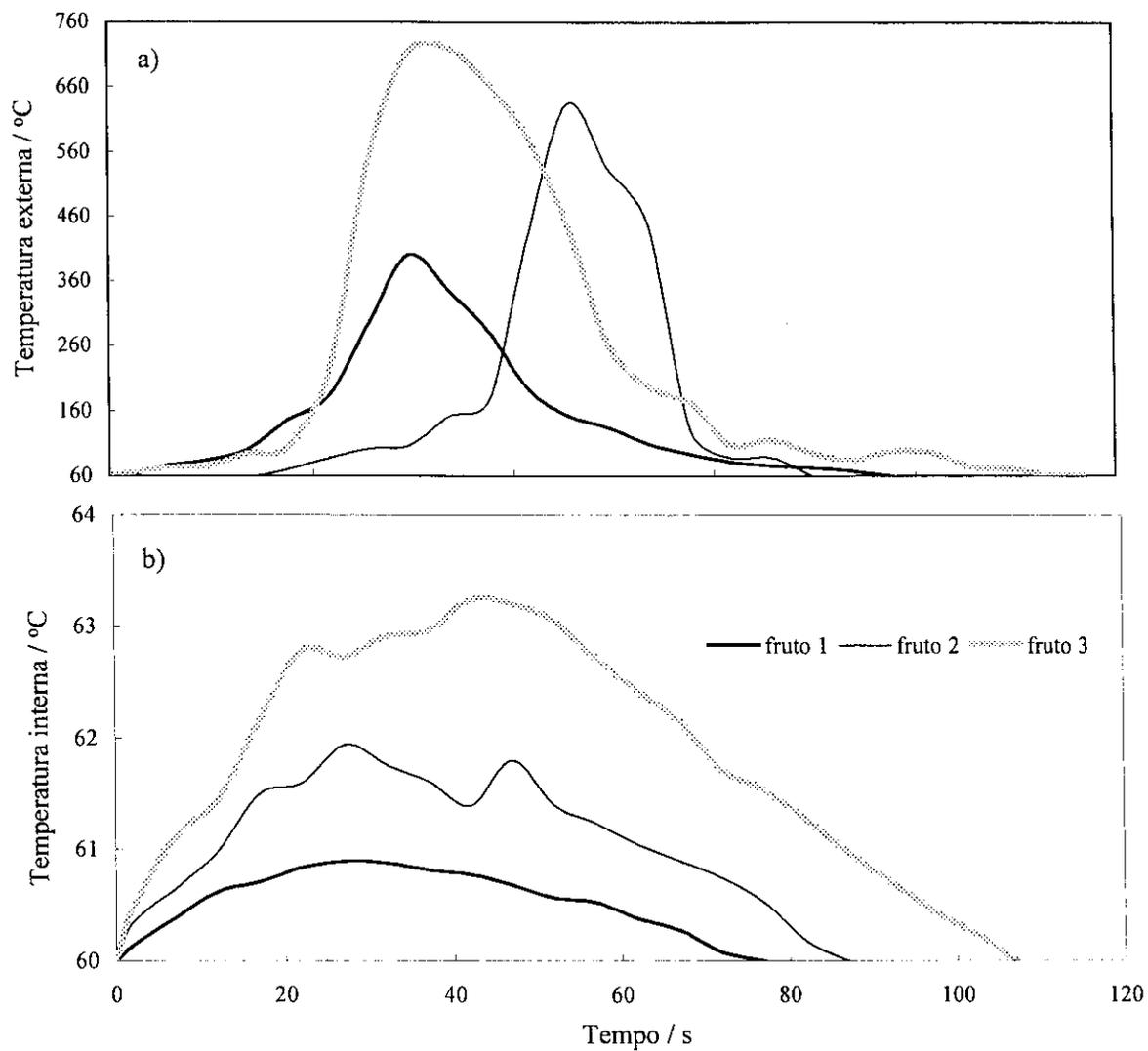


Figura 4.2. Duração das temperaturas acima de 60 °C, externas (a), na superfície, e, internas (b), na região de inserção das sementes de três frutos de *Kielmeyera coriacea*, durante uma queimada prescrita em área de cerrado *sensu stricto* localizada na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF.

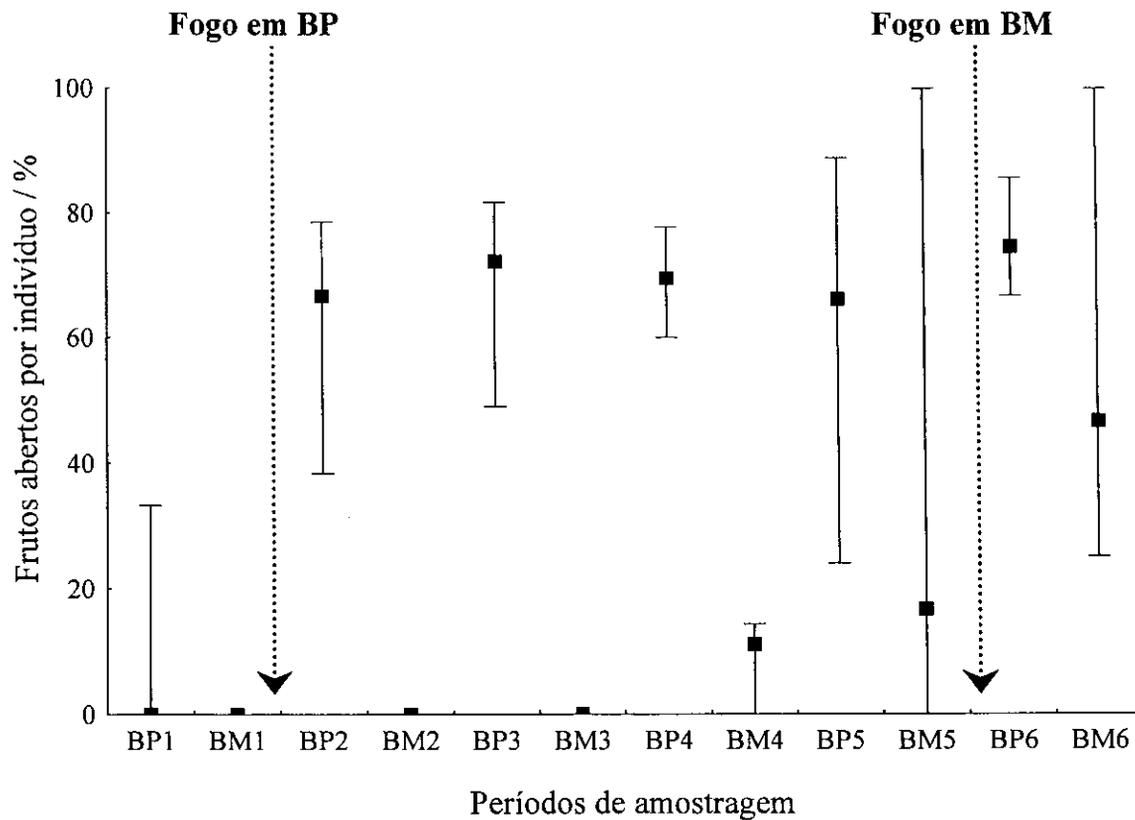


Figura 4.3. Medianas (quadrados) das proporções de frutos abertos por indivíduo de *Kielmeyera coriacea* em áreas de cerrado *sensu stricto* na Reserva Ecológica do IBGE, submetidas a queimadas bienais prescritas, no começo (BP) e no final da estação seca (BM). Foram realizadas observações quinzenais, em 1998, entre a quinzena anterior ao fogo em BP e a quinzena posterior ao fogo em BM. Diferenças significativas ($n = 15$; $p < 0,05$) entre as áreas foram encontradas apenas após o fogo em BP e até o fogo em BM. Barras verticais = quartiles inferiores e superiores.

encontrados indicam uma redução no conteúdo de água ao longo da estação seca e após o fogo em BP (Figura 4.4).

Discussão

Papel dos frutos na atenuação das temperaturas e sobrevivência das sementes após o fogo

Durante o fogo, se espera que as temperaturas e suas respectivas durações no interior dos frutos sejam proporcionais à temperatura externa e a sua duração (Ashton 1986; Judd & Ashton 1991; Judd 1993, 1994; Mercer *et al.* 1994). Embora tenham sido encontradas temperaturas de até 720 °C na superfície dos frutos de *K. coriacea*, no interior dos mesmos estas não ultrapassaram 63°C. Por outro lado, a curta duração das temperaturas internas acima de 60°C foi proporcional à permanência das temperaturas externas acima deste limite. Bradstock *et al.* (1994), em um dos únicos estudos que mediram as temperaturas de frutos em queimadas experimentais, encontraram temperaturas externas para *Hackea dactiloides* tão altas (cerca de 720°C) quanto às experimentadas pelos frutos de *K. coriacea*, embora as temperaturas internas máximas (149°C) e o tempo de exposição a temperaturas acima de 60°C tenham sido superiores para a primeira.

No caso estudado, as temperaturas experimentadas pelas sementes de *K. coriacea* estiveram abaixo do limite letal de 70°C determinado por (Mercer *et al.* 1994) para uma ampla variedade de sementes, o que se refletiu na alta germinabilidade daquelas presentes em frutos que estavam fechados durante o fogo. As sementes em frutos abertos ou na superfície do solo foram inviabilizadas, o que era esperado em função da exposição direta às chamas (Judd & Ashton 1991).

Um alto conteúdo de água é um importante fator para a proteção dos tecidos mais sensíveis a elevações nas temperaturas. Vines (1968), encontrou uma relação positiva entre a capacidade de isolamento térmico do câmbio caulinar e o conteúdo de água da casca. Para *K. coriacea*, o conteúdo de água dos frutos foi elevado quando comparado a espécies como *Hackea dactiloides*, cujos frutos apresentam funcionalidade similar na proteção às sementes (Bradstock *et al.* 1994). Uma menor difusividade térmica da água implica na retenção parcial do calor (*partial thermal arrest*), evitando grandes aumentos na temperatura. Adicionalmente, o calor latente necessário para sua e vaporização atua

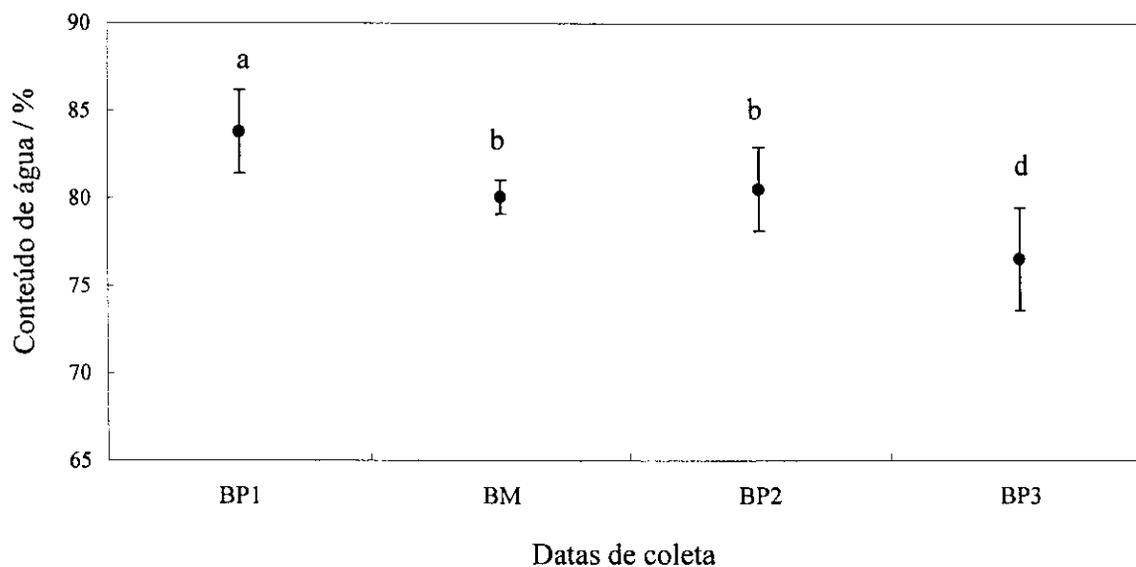


Figura 4.4. Conteúdos médios de água (\pm DP) em frutos de *Kielmeyera coriacea* ($n = 10$) coletados em áreas de cerrado *sensu stricto*, na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF, submetidas a queimadas prescritas no início (junho; BP) e no meio (agosto; BM) da estação seca de 2000. Os resultados obtidos para BP1; BM e BP2, correspondem respectivamente a coletas realizadas em BP e em BM imediatamente antes das queimadas e quinze dias após o fogo em BP. BP3 corresponde aos frutos coletados em BP2, no momento em que abriram em laboratório sob condições naturais. Letras diferentes acima das barras denotam diferenças significativas ($p < 0,05$) entre os valores encontrados.

inibindo o aquecimento a temperaturas superiores a 100°C, até que o tecido seque (Judd 1993; Judd 1994; Mercer *et al.* 1994). A liberação do vapor de água, do interior para o exterior dos frutos, forma ainda uma capa externa responsável pela redução da perda de água, embora as correntes convectivas durante a passagem do fogo possam remove-la rapidamente (Judd 1994).

Em combinação com a água, o isolamento térmico para as sementes, está associado à produção de frutos de maior porte e lenhosos (Bradstock *et al.* 1994; Judd 1994; Groom & Lamont 1997; Whelan & Brown 1998). Judd (1994), por exemplo, encontrou uma relação linear entre o diâmetro de frutos e as taxas de aumento nas temperaturas internas. Para *Eucalyptus regnans*, o pequeno tamanho dos frutos (3 mm de diâmetro) implicou em perda de viabilidade das sementes quando expostos a temperaturas externas de 250°C por períodos de 15 a 30 s (Judd & Ashton 1991). Em um modelo experimental considerando diferentes tamanhos de frutos e valores de difusividade térmica, Mercer *et al.* (1994) encontraram que temperaturas externas de apenas 100 °C durante 10 a 20 s foram letais para as sementes em frutos com tamanho comparável aos de *Eucalyptus regnans*. Embora as sementes coletadas em frutos que abriram apenas após o fogo em BP e em BM estivessem maduras, aquelas coletadas em frutos fechados antes das queimadas, em BM, dois meses após os testes de germinação após o fogo em BP, não germinaram, sugerindo a atuação do fogo em sua maturação. A ausência de germinação antes do fogo poderia indicar que as sementes estavam imaturas ou dormentes. Posteriormente, a dormência poderia ser quebrada por efeitos diretos e/ou indiretos das queimadas, como inativação de inibidores de germinação e/ou liberação de substâncias químicas promotoras da germinação (Bell & Williams 1998; Whelan & Brown 1998). Entretanto, o fogo não representa um fator essencial para a abertura dos frutos ou na capacidade de germinação de *K. coriacea*. Mesmo sem sua ocorrência, as sementes não apresentam dormência no momento da dispersão e altas taxas de germinação já foram citadas para a espécie (Oliveira & Silva 1993).

Efeito das queimadas prescritas na dispersão de sementes

Na ausência do fogo, a abertura dos frutos e a subsequente dispersão das sementes de *K. coriacea* ocorrem ao longo da estação seca, predominantemente em seu final (Ribeiro *et al.* 1985, Oliveira & Silva 1993) quando as condições de vento e a

baixa umidade favorecem a dispersão anemocórica (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1983). Isto está ainda em sincronia com o início da estação chuvosa, necessária à germinação das sementes (Oliveira & Silva 1993). Neste estudo, a abertura dos frutos foi antecipada para a primeira quinzena após o fogo na área BP, enquanto que em BM a maior parte dos frutos permaneceu fechada no mesmo período. Embora na área BM um aumento acentuado de frutos abertos tenha sido registrado na primeira quinzena após a queimada, a falta de um tratamento controle (sem fogo) para esta área não permite separar, neste caso, os efeitos do fogo dos padrões fenológicos de *K. coriacea*, que provavelmente atuam de forma combinada.

A abertura dos frutos após o fogo pode ocorrer em função do dessecamento promovido pelas altas temperaturas (Gill 1976; Bradstock & Myerscough 1981; Judd 1994). Danos causados por temperaturas superiores a 70°C no câmbio de indivíduos de menor porte, potencialmente frutíferos de *K. coriacea*, podem ainda interromper o suprimento de água para os frutos. No caso estudado, foi encontrado um maior conteúdo relativo de água em frutos fechados antes do fogo em BP do que em BM ou em BP 15 dias após a respectiva queimada (BP2). Adicionalmente, os frutos coletados em BP2 abriram em laboratório apenas após apresentarem conteúdos relativos de água similar à perdas de água observadas após o fogo. Possivelmente, isto ocorre naturalmente (sem o fogo) durante a estação seca, paralelamente à tendência na redução da umidade relativa do ar, o que responderia pela abertura gradativa e crescente dos frutos na área BM até a passagem do fogo.

O significado adaptativo da dispersão sincrônica após o fogo, como observado em BP e em BM, pode ser explicado pela exploração de condições favoráveis à germinação e ao estabelecimento encontradas frequentemente após o fogo (Whelan 1985; Lamont *et al.* 1991; Bradstock *et al.* 1994). Nesta situação, podem ocorrer aumentos nos níveis de nutrientes e alterações na estrutura do solo, volatilização de aleloquímicos e alterações na natureza das interações biológicas resultando em redução temporária de competição, aumento na disponibilidade de luz e de água, diminuição da interferência resultante da produção de químicos tóxicos e redução temporária de herbivoria (Tyler 1995; Tyler & D'Antonio 1995; Hanley & Fenner 1997). Sementes de espécies anemocóricas, como *K. coriacea*, podem ainda ser dispersas em maiores distâncias em função da perda da cobertura vegetal até a passagem do fogo (Coutinho 1990).

Entretanto, os resultados encontrados apontam para diferentes possibilidades de mortalidade para as sementes de *K. coriacea*, determinadas pela interação entre a época do fogo e seus padrões fenológicos. A abertura dos frutos antes do fogo, 13,2% do total em BP e 22,4 % em BM, implica em mortalidade no solo ou no interior de frutos abertos durante a queimada. Embora não tenha sido considerado o fogo no final da estação seca, após o final do período de dispersão das sementes de *K. coriacea* (Oliveira & Silva 1993), espera-se que a mortalidade das sementes seja ainda maior nesta situação. Por outro lado, 41,0% dos frutos em BP e 34,4% em BM não abriram após o fogo, inviabilizando as sementes. Proporções maiores de frutos de *K. coriacea* danificados pelo fogo foram registradas por Landim & Hay (1996). Considerando estes dois fatores, as sementes presentes em um total de 54,2% dos frutos amostrados em BP e 56,8 % em BM foram inviabilizadas com as queimadas. Por outro lado, sendo o sucesso das sementes freqüentemente maximizado quando a germinação ocorre logo após a dispersão (Bond 1984; Cowling & Lamont 1987; Whelan & Tait 1995), a abertura sincrônica dos frutos após o fogo no início e menos intensamente no meio da seca, implica ainda em riscos em função do tempo de exposição no solo até a chegada das chuvas (cerca de 4 meses para BP e de 2 meses para BM).

Considerações finais

Os resultados encontrados neste estudo, demonstraram que, para *Kielmeyera coriacea*, a produção de frutos lenhosos e com alto conteúdo de água conferem uma alta capacidade de atenuação das temperaturas decorrentes do fogo. Após as queimadas no início (BP) e no meio (BM) da estação seca, as sementes presentes no interior dos frutos apresentaram uma alta germinabilidade, ao contrário das sementes presentes em frutos abertos ou expostas no solo durante o fogo. Além disso, a maturação das mesmas foi mais rápida com o fogo. Por outro lado, a abertura dos frutos, conseqüentemente a liberação das sementes, que se sucedeu continuamente durante a estação seca (conforme observado na parcela BM), ocorreu precocemente após a queimada em BP, apontando para o papel do fogo nestes processos. Embora a dispersão das sementes antes do fogo, bem como a não abertura de frutos, observados para BP e BM, sejam fatores negativos ao sucesso reprodutivo de *K. coriacea*, os resultados deste estudo apontaram para mecanismos que viabilizam a regeneração sexuada desta espécie após o fogo no Cerrado.

Considerações finais

O fogo é um distúrbio recorrente no Cerrado. Entretanto, poucos estudos abordaram seus efeitos nas distribuições de plantas deste bioma, sobretudo considerando regimes de queimadas distintos, sendo que estudos na escala de indivíduos e populações são ainda mais escassos. Esta pesquisa, examinou diferentes aspectos relacionados a importância do fogo na regeneração de *Kielmeyera coriacea* (Spr.) Mart. Guttiferae, em áreas de cerrado *ss*, a formação mais comum do Cerrado ao longo do Brasil Central, visando determinar mecanismos que sejam potencialmente determinantes na regeneração desta espécie. Em um regime de alta frequência de fogo, compatível com o encontrado atualmente para o Cerrado, foram considerados os efeitos de queimadas bienais prescritas em diferentes épocas durante a estação seca em processos atuantes no sucesso de populações de *K. coriacea*.

No capítulo 2 foi encontrado que a estrutura populacional de *K. coriacea* foi diferente entre áreas submetidas a queimadas bienais prescritas no início (BP), no meio (BM) e no final (BT) da estação seca, sendo demonstrada uma reduzida proporção de indivíduos adultos, sobretudo em BT. No capítulo 3 foi demonstrado que, após os diferentes tratamentos de fogo em 1998 e 2000, podem ocorrer reduções no número de indivíduos adultos, sobretudo para BM e BT. Neste capítulo, foi encontrado ainda que o tamanho dos indivíduos foi determinante em processos envolvidos na regeneração de *K. coriacea* após o fogo, tanto vegetativa quanto sexuada. Um menor porte foi associado a menor capacidade de isolamento térmico para os tecidos do câmbio, à perda das porções aéreas e rebrotamento predominantemente subterrâneo após o fogo. Adicionalmente, plantas menores apresentaram menor capacidade de produção de flores e frutos. Por outro lado, a mortalidade foi maior em plantas adultas do que jovens e ocorreu apenas após as queimadas, sendo que o fogo no começo e no final da estação seca resultou em uma menor sobrevivência de indivíduos, sobretudo neste estágio. A maior parte dos indivíduos em BM e BT estava no estágio de crescimento na ocasião das respectivas queimadas, como observado pela produção de gemas ativas, primórdios foliares folhas novas e crescimento de módulos vegetativos. Considerando que o fogo promove perda da cobertura vegetal, a sobrevivência de indivíduos nestas últimas queimadas pode ser limitada pela necessidade do investimento adicional de recursos para o rebrotamento. A área BP apresentou ainda maiores proporções de indivíduos adultos

com flores e frutos, embora entre esta e a área queimada no meio da estação seca não tenham sido encontradas diferenças significativas. Para a área queimada no final da seca, a escassez de indivíduos adultos com flores e frutos parece refletir ainda uma menor produção de ramos secundários após o fogo. Por outro lado, os processos de germinação, estabelecimento e sobrevivência de plântulas foram bastante semelhantes entre as três áreas. Uma maior mortalidade foi observada logo nos primeiros meses após a semeadura, sendo que as plântulas apresentaram uma alta capacidade de rebrotamento, tanto após a perda de folhas durante a estação seca quanto após as queimadas. No Capítulo 4, foi demonstrado ainda que a produção de frutos lenhosos e com alto conteúdo de água conferem isolamento térmico para as sementes, que sobrevivem após o fogo apenas no interior dos frutos. Por outro lado, a liberação das sementes em períodos mais precoces ao longo da estação seca ocorreu mais intensamente apenas após o fogo.

Os resultados encontrados neste estudo demonstraram que tanto regeneração vegetativa, quanto sexuada, são potencialmente importantes para o sucesso de *K. coriacea* nos regimes de queima considerados. No Cerrado, estudos que consideram a atividade do fogo sobre as plantas são importantes para o conhecimento de sua estrutura e funcionamento, embora, no presente, sejam raros. Os resultados encontrados demonstraram a importância de estudos ecológicos de longo prazo, em nível de populações, incluindo diferentes componentes do regime de fogo, como frequência e época de queima. Estudos desta natureza podem auxiliar, por exemplo, na previsão dos efeitos decorrentes de alterações nos regimes de fogo predominantes no passado na distribuição futura das plantas do Cerrado. Uma vez que o fogo pode promover extinções de espécies e populações locais, estas pesquisas podem ainda criar ferramentas úteis para o manejo e a conservação das formações vegetais encontradas, bem como se evitar perdas de importante informação genética para o futuro.

Referências bibliográficas

- Almeida, P.D.; Proença, C.E.B.; Sano, S.M. & Ribeiro, J.F. 1998. *Cerrado: Espécies Vegetais Úteis*. EMBRAPA - CPAC, Planaltina.
- Aoki, H. & Santos, I.R. 1982. Características dos estratos arbustivos e arbóreos do Distrito Federal. *Silvicultura em São Paulo*, 16: 626-639.

- Armando, M. 1994. *O impacto do fogo na rebrota de algumas espécies de árvores do Cerrado*. Tese de Mestrado, Universidade de Brasília, Brasília.
- Ashton, D.H. 1986. Viability of seeds of *Eucalyptus obliqua* and *Leptospermum juniperinum* from capsules subjected to a crown fire. *Australian Forestry*, 49: 28-35.
- Auld, T.D. 1986. Population dynamics of the shrub *Acacia suaveolens* (Sm.) Willd: fire and the transition to seedlings. *Australian Journal of Ecology*, 11: 373-385.
- Auld, T.D. & O'Connell, M.A. 1991. Predicting patterns of post-fire germination in 35 eastern Australian Fabaceae. *Australian Journal of Ecology*, 16: 53-70.
- Bawa, K.S. 1990. Reproductive ecology of tropical forest plants: management issues. In: *Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants*. K.S. Bawa & M. Hadley (Eds.). Unesco. Paris. pp. 3-13.
- Bell, D.T. & Williams, D.S. 1998. Tolerance of thermal shock in seeds. *Australian Journal of Botany*, 46: 221-223.
- Bellingham, P.J. 1998. Shrub succession and invasibility in a New Zealand montane grassland. *Australian Journal of Ecology*, 23: 562-573.
- Bond, W.J. 1984. Fire survival on Cape Proteaceae – influence of fire season and seed predators. *Vegetatio*, 56: 65-74.
- Bond, W.J.; Vlok, J.; & Viviers, M. 1984. Variations in seedling recruitment of Cape Proteaceae after fire. *Journal of Ecology*, 72: 209-221.
- Bond, W.J. & van Wilgen, B.W. 1996. *Fire and Plants*. Chapman & Hall, London.
- Bond, W.J. & Midgley, J.J. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology and Evolution*, 16: 45-51.
- Bowen, M.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.
- Bradstock, R.A. & Myerscough, P.J. 1981. Fire effects on seed release and the emergence and establishment of seedlings in *Banksia ericifolia* L.f. *Australian Journal of Botany*, 29: 521-531.
- Bradstock, R.A. & Myerscough, P.J. 1988. The survival and population response to frequent fires of two resprouters *Banksia serrata* and *Isopogon anemonifolius*. *Australian Journal of Botany*, 36: 415-431.
- Bradstock, R.A. & O'Connell, M.A. 1988. Demography of woody plants in relation to fire: *Banksia ericifolia* L.f. and *Petrophile pulchella* (Schrad) R.Br. *Australian Journal of Ecology*, 13: 505-518.

- Bradstock, R.A.; Gill, A.M.; Hastings, S.M. & Moore, P.H.R. 1994. Survival of serotinous seedbanks during bushfires: comparative studies of *Hakea* species from southeastern Australia. *Australian Journal of Ecology*, 19, 276-282.
- Brewer, J.S. & Platt, W.J. 1994a. Effects of fire season and soil fertility on clonal growth in a pyrophilic forb, *Pityopsis graminifolia* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 81: 805-814.
- Brewer, J.S. & Platt, W.J. 1994b. Effects of fire season and herbivory on reproductive success in a clonal forb, *Pityopsis graminifolia*. *Journal of Ecology*, 82: 665-675.
- Cain, M.L. 1990. Patterns of *Solidago altissima* ramet growth and mortality: the role of below-ground ramet connections. *Oecologia*, 82: 201-209.
- Canadell, J. & López-Soria, L. 1998. Lignotuber reserves support regrowth following clipping of two Mediterranean shrubs. *Functional Ecology*, 12: 31-38.
- 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*. Tese de Mestrado, Universidade de Brasília, Brasília.
- Cardoso, J.M. & Bates, J.M. 2002. Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: a tropical savanna hotspot. *BioScience*, 52: 225-233.
- Castro Neves, B.M. & Miranda, H.S. 1996. Temperatura do solo em um campo sujo de cerrado durante uma queimada prescrita. In: *Anais do VII Simpósio sobre o Cerrado*. R.C. Pereira; L.C.B. Nasser (Eds.). pp. 396-399.
- Cavalheiro, M.C. & Miranda, H.S. 1999. Estudo da produção de flores em áreas de campo sujo de cerrado, submetidas a diferentes regimes de queima, Brasília, DF. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, Volume, 11: 82.
- Cirne, P. & Scarano, F.R. 1996. Rebrotamento após o fogo de *Andira legalis* (Leguminosae) em restinga fluminense. In: *Impactos do Fogo em Áreas de Cerrado e Restinga*. H.S. Miranda, C.H. Saito & B.F.S. Dias (Orgs.). ECL/UnB. Brasília. pp. 128-136.
- Cirne, P. & Scarano, F.R. 2001. Resprouting and growth dynamics after fire of the clonal shrub *Andira legalis* (Leguminosae) in a sandy coastal plain in southeastern Brazil. *Journal of Ecology*, 89: 351-357.
- Coutinho, L.M. 1976. *Contribuição ao conhecimento do papel ecológico das queimadas na floração de espécies do Cerrado*. Tese de Livre Docência, Universidade de São Paulo, São Paulo.

- Coutinho, L.M. 1977. Aspectos ecológicos do fogo no Cerrado. II As queimadas e a dispersão de sementes em algumas espécies anemocóricas do estrato herbáceo subarbustivo. *Boletim Botânico, Universidade de São Paulo*, 5: 57-64.
- Coutinho, L.M. 1978. O conceito de cerrado. *Revista Brasileira de Botânica*, 1: 17-23.
- Coutinho, L.M. 1990. Fire in the ecology of the Brazilian Cerrado. In: *Fire in the Tropical Biota – Ecosystem Process and Global Challenges*. J.G. Goldammer (Ed.). Ecological studies. Vol. 8A. Springer-Verlag, Berlin. pp. 82-105.
- Cowling, R.M. & Lamont, B.B. 1987. Post-fire recruitment of four co-occurring *Banksia* species. *Journal of Applied Ecology*, 24: 645-648.
- Dias, B.F.S. 1992. Cerrado: uma caracterização. In: *Alternativas de Desenvolvimento dos Cerrados: manejo e conservação dos recursos naturais renováveis*. B.F.S. Dias (Ed.). FUNATURA/IBAMA, Brasília. pp.15-26.
- Dias, I.F.O. 1994. *Efeitos da queimada no regime térmico do solo e na produção primária de um campo sujo de Cerrado*. Tese de Mestrado, Universidade de Brasília, Brasília.
- Ehrlén, J. & van Groenendael, J. 2001. Storage and the delayed costs of reproduction in the understorey perennial *Lathyrus vernus*. *Journal of Ecology*, 89: 237-246.
- Eiten, G. 1972. The Cerrado vegetation of Brazil. *The Botanical Review*, 38: 201-341.
- Eiten, G. 1994. Vegetação do Cerrado. In: *Cerrado: Caracterização, Ocupação e Perspectivas*. M.N. Pinto (Org.). Editora Universidade de Brasília, Brasília. pp.17-73.
- Eiten, G. & Sambuich, R.H.R. 1996. Effect of long term periodic fire on plant diversity in a cerrado. In: *Anais do VII Simpósio sobre o Cerrado/Proceedings of the 1st International Symposium on Tropical Savannas*. R.C. Pereira & L.C.B. Nasser (Eds.). Embrapa – CPAC, Planaltina. pp. 46-55.
- Erikson, O. 1989. Seedling dynamics and life histories in clonal plants. *Oikos*, 55: 231-238.
- Felfili, J.M.; Silva Jr., 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. *Revista Brasileira de Botânica*, 22:83-90.
- Felfili, J.M.; Rezende, A.V.; Silva Jr., M.C. & Silva, M.A. 2000. Changes in the floristic composition of cerrado sensu stricto in Brazil over a nine-year period. *Journal of Tropical Ecology*, 16:579-590.

- Fox, J.F. 1977. Alternation and coexistence of tree species. *American Naturalist*, 111: 69-89.
- Franco, A.C.; Souza, M.P. & Nardoto, G.B. 1996. Estabelecimento e crescimento de *Dalbergia miscolobium* Benth. em áreas de capó sujo e cerrado no D.F. *Anais do Simpósio Impacto de Queimadas sobre os Ecossistemas e Mudanças Globais*. pp.84-92.
- Gill, A.M. & Ashton, D.H. 1968. The role of bark type in relative tolerance to fire of three central Victorian Eucalypts. *Australian Journal of Botany*, 16: 491-498.
- Gill, A.M. 1976. Fire and the opening of *Banksia ornata* F. Muell. follicles. *Australian Journal of Botany*, 24: 329-337.
- Gill, A.M.; McMahon, A. 1986. A postfire chronosequence of cone, follicle and seed production in *Banksia ornata*. *Australian Journal of Botany*, 34: 425-433.
- Goto, Y.; Yoshitake, T.; Okano, M. & Shimada, K. 1996. Seedling regeneration and vegetative resprouting after fires in *Pinus densiflora* forests. *Vegetatio*, 122: 157-165.
- Gottsberger, G. & Silberbauer-Gottsberger, I. 1983. Dispersal and distribution in the cerrado vegetation of Brazil. *Sondersband des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg* 7: 315-352.
- Groom, P.K. & Lamont, B.B. 1997. Fruit-seed relations in *Hakea*: serotinous species invest more dry matter in predispersal seed protection. *Australian Journal of Ecology*, 22, 352-355.
- Guedes, D.M. 1993. *Resistência das árvores do Cerrado ao fogo: papel da casca como isolante térmico* Tese de Mestrado, Universidade de Brasília, Brasília.
- Handro, W. 1969. *Contribuição ao estudo da unidade de dispersão e da plântula de Andira humilis Mart.ex Benth. (Leguminosae-Lotoidae)*. Tese de doutorado, Universidade de Brasília, Brasília.
- Hanley, M.E. & Fenner, M. 1997. Seedling growth of four fire-following Mediterranean plant species deprived of single mineral nutrients. *Functional Ecology*, 11: 398-345.
- Hodgkinson, K.C. 1998. Sprouting success of shrubs after fire: height-dependent relationships for different strategies. *Oecologia*, 115: 64-72.
- Hoffmann, W. 1996. The effects of fire and cover on seedling establishment in neotropical savanna. *Journal of Ecology*, 84: 383-393.

- Hoffmann, W. 1998. Post-burn reproduction of woody plants in a neotropical savanna: the relative importance of sexual and vegetative reproduction. *Journal of Applied Ecology*, 35:422-433.
- James, S. 1984. Lignotubers and burls – their structure, function and ecological significance in Mediterranean ecosystems. *Botanical Review*, 50, 227-266.
- Johnson, K.A.; Morrison, D.A. & Goldsack, G. 1994. Post-fire flowering patterns in *Blandfordia nobilis* (Liliaceae). *Australian Journal of Botany*, 42: 49-60.
- Judd, T.S. & Ashton, D.H. 1991. Fruit clustering in the Myrtaceae: seed survival in capsules subjected to experimental heating. *Australian Journal of Botany*, 39: 241-245.
- Judd, T.S. 1993. Seed survival in small myrtaceous capsules subjected to experimental heating. *Oecologia*, 93: 576-581.
- Judd, T.S. 1994. Do small myrtaceous seed-capsules display specialized insulating characteristics which protect seed during fire? *Annals of Botany*, 73: 33-38.
- Kauffman, J.B. 1991. Survival by sprouting following fire in tropical forests of the eastern Amazon. *Biotropica*, 23: 219-224.
- Keeley, J.E.; Keeley, M.B. & Bond, W.J. 1998. Stem demography and post-fire recruitment of a resprouting serotinous conifer. *Journal of Vegetation Science*, 10: 69-76.
- Keith, D. 1996. Fire-driven extinction of plant populations: a synthesis of theory and review of evidence from Australian vegetation. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, 116: 37-78.
- Labouriau, L.G.; Válio, I.M. & Heringer, E.P. 1964. Sobre os sistemas reprodutivos de plantas dos Cerrados. *Anais da Academia Brasileira de Ciência*, 36:449-464.
- Lamont, B.B. & Baker, M.J. 1988. Seed bank dynamics of a serotinous, fire-sensitive *Banksia* species. *Australian Journal of Botany*, 36: 193-203.
- Lamont, B.B.; Le Maitre, D.C.; Cowling, R.M. & Enright, N.J. 1991. Canopy seed storage in woody plants. *Botanical Review*, 57: 277-317.
- Lamont, B.B. & Runciman, H.V. 1993. Fire may stimulate flowering, branching, seed production and seedling establishment in two Kangaroo paws (Haemodoraceae). *Journal of Applied Ecology*, 30: 256-264.
- Lamont, B.B.; Swanborough, P.W. & Ward, D. 2000. Plant size and season of burn affect flowering and fruiting of the grastree *Xanthorrhoea preissii*. *Austral Ecology*, 25: 268-272.

- Landim, M.F. & Hay, J.D. 1996. Impacto do fogo sobre alguns aspectos da biologia reprodutiva de *Kielmeyera coriacea* MART. *Revista Brasileira de Biologia*, 56: 127-134.
- Law, B.; Mackowski, C.; Schoer, L. & Tweedie, T. 2000. Flowering phenology of myrtaceous trees and their relation to climatic, environmental and disturbance variables in northern New South Wales. *Austral Ecology*, 25: 160-178.
- Leite, A.M.C. & Hay, J.D. 1989. Regeneração natural de Garapa, *Apuleia leiocarpa* (Vag.) Macbr., numa Reserva Genética. *Ciência & Cultura*, 41: 804-807.
- Leite, A.M.C. & Salomão, A. N. 1993. Estrutura populacional de regenerantes de Copaíba (*Copaifera langsdorffii* Desf.) em mata ciliar do Distrito Federal. *Acta Botânica Brasílica*, 6: 123-134.
- Matlack, G.R.; Gibson, D.J. & Good, R.E. 1993. Regeneration of the shrub *Gaylussacia baccata* and associated species after low-intensity fire in an Atlantic coastal plain forest. *American Journal of Botany*, 80: 119-126.
- Matos, M.R.B. 1994. *Efeito do Fogo sobre os Regenerantes de Blepharocalyx salicifolius H. B. K. (Myrtaceae) em Cerrado Aberto, Brasília, DF*. Tese de Mestrado, Universidade de Brasília, Brasília.
- Medina, E. & Silva, J.F. 1990. Savannas of northern South América: a steady state regulated by water-fire interactions on a background of low nutrient availability. *Journal of Biogeography*, 17: 403-413.
- Mercer, G.N.; Gill, A.M. & Weber, R.O. 1994. A time-dependent model of fire impact on seed survival in woody fruits. *Australian Journal of Botany*, 42: 71-81.
- Miranda, A.C.; Miranda, H.S.; Dias, I.F.O. & Dias, B.F. 1993. Soil and air temperatures during prescribed cerrado fires in Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 9: 313-320.
- Miyaniishi, K. & Kellman, M. 1986. The role of fire in the recruitment of two neotropical savanna shrubs, *Miconia albicans* and *Clidemia sericea*. *Biotropica*, 18: 224-230.
- Moreira, A.G. & Klink, C.A. 2000. Biomass allocation and growth of the tree seedlings from two contrasting Brazilian savannas. *Ecotropicos*, 13: 45-51.
- Myers, N.; Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G.; da Fonseca, G.A.B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 24: 853-858.
- Nardoto, G.B.; Souza, M.P & Franco, A.C. 1998. Estabelecimento e padrões sazonais de produtividade de *Kielmeiera coriacea* (Spr) Mart. nos cerrados do Planalto

- Central: efeitos do estresse hídrico e sombreamento. *Revista Brasileira de Botânica*, 21, 313-319.
- Nascimento, M.T. 1996. Rapid resprouting following fire in juveniles of *Metrodorea pubescens* (Rutaceae) in a mesophytic forest in central Brazil. *Ciência e Cultura*, 48, 182-183.
- Nepstad, D.C.; Jipp, P.; Moutinho, P.; Negreiros, G. & Vieira, S. 1995. Forest recovery following pasture abandonment in Amazonia: canopy seasonality, fire resistance and ants. In: *Evaluating and monitoring the health of large-scale ecosystems*. D.J. Rapport, C.L. Gaudet & P. Calow (Eds.). Springer Verlag, Heidelberg. pp. 333-349.
- Oliveira, P.E.; Ribeiro, J.F. & Gonzales, M.I. 1989. Estrutura e distribuição espacial de uma população de *Kielmeyera coriacea* Mart. (Guttiferae) em cerrados de Brasília. *Revista Brasileira de Botânica*, 12: 39-47.
- Oliveira, P.E. 1992. *A palynological record of late quaternary vegetational and climatic change in Southern Brazil*. Tese de Doutorado, Ohio State University, Ohio.
- Oliveira, P.E. & Silva, J.C.S. 1993. Reproductive biology of two species of *Kielmeyera* (Guttiferae) in the cerrados of Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 1: 67-79.
- Oliveira, R.S.; Batista, J.A.N.; Proença, C.E.B. & Bianchetti, L. 1996. Influência do fogo na floração de espécies de *Orquidaceae* em cerrado. *Anais do Simpósio Impacto das Queimadas sobre os Ecossistemas e Mudanças Globais*. pp. 61-67.
- Oliveira, P.E. 1998. Fenologia e biologia reprodutiva das espécies de Cerrado. In: *Cerrado: Ambiente e Flora*. S.J. Sano & S.P. de Almeida (Eds.). Embrapa – CPAC, Planaltina. pp. 169-192.
- Olson, M.S. & Platt, W. 1995. Effects of habitat and growing season fires on resprouting of shrubs in longleaf pine savannas. *Vegetatio*, 119: 101-118.
- Ottmar, R.D.; Vihnanek, R.E.; Miranda, H.S.; Sato, M.N. & Andrade, S.M.A. 2001. *Stereo photo series for quantifying Cerrado fuels in Central Brazil – Vol I*. USDA. Pacific Northwest research Station, General Technical Report 519. USA.
- Pate, J.S.; Froend, R.H. & Bowen, B.J. 1990. Seedling growth and storage characteristics of seeder and resprouter species of Mediterranean-type ecosystems of S.W. Australia. *Annals of Botany*, 65: 585-601.
- Pate, J.S.; Meney, K.A. & Dixon, K.W. 1991. Contrasting growth and morphological characteristics of fire-sensitive (obligate seeder) and fire-resistant (resprouter)

- species of Restionaceae (S. hemisphere restiads) from South-Western Australia. *Australian Journal of Botany*, 39: 505-525.
- Paviani, T.I. & Haridasan, M. 1988. Tuberosidade em *Vochysia Thyrsoides* Pohl. (Vochysiaceae). *Ciência e Cultura*, 40: 998-1003.
- Pereira, B.A.; Silva, M.A. & Mendonça, R.C. 1993. *Reserva Ecológica do IBGE, Brasília (DF): Lista das Plantas Vasculares*. IBGE, Rio de Janeiro. 44p.
- Phillips, I.D.J. 1975. Apical dominance. *Annual Reviews of Plant Physiology*, 26, 341-367.
- Platt, W.J.; Evans, G.W. & Davis, M.M. 1988. Effects of fire season on flowering of forbs and shrubs in longleaf pine forests. *Oecologia*, 76: 353-363.
- Poggiani, F. 1974. Efeito de alguns nutrientes sobre o crescimento de inicial de duas espécies arbóreas do Cerrado. *Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais*, 8: 3-12.
- Ramos, A.E. 1990. *O efeito de queima sobre a vegetação lenhosa do Cerrado*. Tese de Mestrado, Universidade de Brasília, Brasília.
- Ramos-Neto, M.B. & Pivello, V.R. 2000. Lightning fires in a Brazilian savanna national park: rethinking management strategies. *Environmental Management*, 26:675-684.
- Rawitscher, F. 1948. The water economy of the vegetation of the "campos cerrados" in Southern Brazil. *Journal of Ecology*, 36: 237-268.
- Ribeiro, J.F. & Walter, B.M.T. 1998. Fitofisionomias do bioma Cerrado. In: *Cerrado: Ambiente e Flora*. S.M. Sano & S.P. Almeida (Eds.). Embrapa – CPAC, Planaltina. pp. 89-168.
- Ribeiro, J.F.; Silva, J.C & Batmanian, G.J. 1985. Fitosociologia de tipos fisionômicos do Cerrado em Planaltina-DF. *Revista Brasileira de Botânica*, 8: 131-142.
- Richards, M.B. & Lamont, B.B. 1996. Post-fire mortality and water relations of three congeneric shrub species under extreme water stress - a trade-off with fecundity? *Oecologia*, 107: 53-60.
- Rizzini, C.T. 1965. Experimental studies on seedling development of cerrado woody plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 52: 410-426.
- Rizzini, C.T & Heringer, E.P. 1962. Studies on the undergrounds organs of trees and shrubs from Southern Brazilian savannas. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 34: 235-247.
- Rocha e Silva, E.P. & Miranda, H.S. 1996. Temperatura do câmbio de espécies lenhosas do Cerrado durante queimadas prescritas. In: *Anais do VII Simpósio sobre o Cerrado*. R.C Pereira; L.C.B. Nasser (Eds.). Brasília. pp. 396-399.

- Rocha e Silva, E.P. 1999. Efeito do Regime de Queima na taxa de mortalidade e estrutura da vegetação lenhosa de campo sujo de Cerrado. Tese de Mestrado, Universidade de Brasília, Brasília.
- de Rouw, A. 1993. Regeneration by sprouting in slash and burn rice cultivation, Taï rain forest, Côte d'Ivoire. *Journal of Tropical Ecology*, 9: 387-408.
- Rundel, P.W. 1981. Fire as an ecological factor. In: *Enciclopedia of Plant Physiology 12 A. Physiological Plant Ecology I*. O.L. Lange; C.B. Osmond & H. Ziegler (Eds.). Springer Verlag, Heidelberg. p.p. 501-538.
- Sampaio, E.V.S.B.; Salcedo, I.H. & Kauffman, J.B. 1993. Effect of different fire severities on coppicing of caatinga vegetation in Serra Talhada, PE, Brasil. *Biotropica*, 25, 452-460.
- Sandford Jr., R.L.; Saldarriaga, J.; Clark, K.E.; Uhl, C. & Herrera, R. 1985. Amazon rain-forest fires. *Science*, 227: 53-55.
- Sarmiento, G. 1983. The savannas of Tropical América. In *Ecosystems of the World: Tropical Savannas*, Bourlière, F. (Ed.). Elsevier, Amsterdam. pp. 245-288.
- Sarmiento, G.; Goldstein, G. & Meizer, F. 1985. Adaptative strategies of woody species in neotropical savannas. *Biological Review*, 60: 315-355.
- Sarukhán, J. & Piñero, D. 1985. *Plant demography: a community-level interpretation. Studies on Plant Demography*. W. James (Ed.). Academic Press, London.
- Sato, M.N. & Miranda, H.S. 1996. Mortalidade de plantas lenhosas do cerrado *sensu stricto* submetidas a diferentes regimes de queima. In: *Impactos do Fogo em Áreas de Cerrado e Restinga*. H.S. Miranda, C.H. Saito & B.F.S. Dias (Orgs.). ECL/UnB. Brasília. pp. 102-111.
- Sato, M.N.; Garda, A.A. & Miranda, H.S. 1998. Effects of fire on the mortality of woody vegetation in Central Brazil. In: *Proceedings of the 14th Conference on Fire and Forest Meteorology*. Universidade de Coimbra/ADAE. Coimbra. pp. 1777-1783.
- Setterfield, S.A. 1997. The impact of experimental fire regimes on seed production in two tropical eucalypt species in northern Australia. *Australian Journal of Ecology*, 22: 279-287.
- Silva, D.M.S.; Hay, J.D. & Morais, H.C. 1996. Sucesso reprodutivo de *Byrsonima crassa* (Malpighiaceae) após uma queimada em um cerrado de Brasília - DF. In: *Impactos do Fogo em Áreas de Cerrado e Restinga*. H.S. Miranda, C.H. Saito & B.F.S. Dias (orgs.). ECL/UnB. Brasília. pp. 128-136.

- Sun, S.; Gao, X. & Cai, Y. 2001. Variations in sexual and asexual reproduction of *Scirpus mariqueter* along an elevational gradient. *Ecological Research*, 16: 263-274.
- Swaine, M.D.; Hawthorne, W.D. & Orgle, T.K. 1992. The effects of fire exclusion on savanna vegetation at Kpong, Ghana. *Biotropica*, 24, 166-172.
- Tyler, C.M. 1995. Factors contributing to postfire seedling establishment in chaparral: direct and indirect effects of fire. *Journal of Ecology*, 83: 1009-1020.
- Tyler, C.M. & D'Antonio, C.M. 1995. The effects of neighbors on the growth and survival of shrub seedlings following fire. *Oecologia*, 102: 255-264.
- Válio, I.F. & Morais, V. 1966. Sobre o sistema reprodutivo de plantas dos Cerrados. II *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 38: 219-224.
- Vicentini, K.R.C.F. 1993. *Análise Palinológica de uma Vereda em Cromínia-Go*. Tese de Mestrado, Universidade de Brasília., Brasília.
- Vicentini, K.R.C.F. 1999. *História do Fogo no Cerrado: uma análise palinológica*. Tese de Doutorado, Universidade de Brasília, Brasília.
- Vines, R.G. 1968. Heat transfer through bark, and the resistance of trees to fire. *Australian Journal of Botany*, 16: 499-514.
- Zammit, C.A. & Zedler, C.R. 1988. The influence of dominant shrubs, fire, and time since fire on soil seed banks in mixed chaparral. *Vegetatio*, 75: 175-187.
- Wareing, P.F. & Phillips, I.D.J. 1978. *The control of growth and differentiation in plants* (2nd ed.). Pergamon, New York.
- Whelan, R.J. 1985. Patterns of recruitment to plant populations after fire in Western Australia and Florida. *Proceedings of the Ecological Society of Australia*, 14: 169-178.
- Whelan, R.J. 1995. *The Ecology of Fire*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Whelan, R.J. & Tait, I. 1995. Responses of plant populations to fire: fire season as an understudied element of fire regime. *Calm Science Supplement*, 4: 147-150.
- Whelan, R.J. & Brown, C.L. 1998. The role of *Callistemon* fruits and infructescences in protecting seeds from heat in fires. *Australian Journal of Botany*, 46: 235-239.
- Whelan, R.J.; De Jong, N.H. & von Der Burg, S. 1998. Variation in bradyspory and seedling recruitment without fire among populations of *Banksia serrata* (Proteaceae). *Australian Journal of Ecology*, 23: 121-128.
- Willians, R.J. 1995. Tree mortality in relation to fire intensity in a tropical savanna of the Kakadu region, Northern Territory, Australia. *Calm Science Supplement*, 4: 77-82.

Wright, S.J. & Bailey, A.W. 1982. *Fire Ecology*. John Wiley & Sons, New York.

Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. 3rd. Edition. Prentice Hall, New Jersey.