

Os Efeitos dos Regimes de Fogo sobre a Vegetação de Cerrado no Parque Nacional das Emas, GO: Considerações para a Conservação da Diversidade

Danilo Muniz da Silva¹, Priscilla de Paula Loiola¹, Natalia Bianca Rosatti¹, Igor Aurélio Silva²,
Marcus Vinicius Cianciaruso³ & Marco Antônio Batalha¹

Recebido em 28/3/2011 – Aceito em 20/5/2011

RESUMO – O fogo é um importante agente evolutivo que pode causar alterações florísticas, filogenéticas e funcionais nas comunidades vegetais de cerrado, alterando a composição do solo e modificando as interações interespecíficas. Aqui discutimos os efeitos do fogo sobre a vegetação de cerrado e levantamos sugestões para o seu manejo em unidades de conservação. Com especial ênfase para trabalhos realizados no Parque Nacional das Emas, na fisionomia de campo cerrado, compilamos os seguintes resultados: em maiores frequências de fogo (queimadas anuais ou bienais) ocorre agrupamento fenotípico, diminuição da competição, diminuição da biomassa vegetal e enriquecimento dos solos; em menor frequência (sem queimadas há doze anos), há maior competição entre as espécies e grande acúmulo de biomassa seca. Além disso, diferentes regimes de fogo suportam diferentes composições florísticas, com grupos de espécies exclusivos em cada regime, tanto de espécies herbáceo-subarbustivas quanto de arbustivo-arbóreas. Portanto, sugerimos que seja mantido um mosaico com diferentes regimes de fogo e que se evitem áreas de cerrado sem queimadas por muitos anos.

Palavras-chave: biomassa vegetal, diversidade filogenética, diversidade funcional, manejo, solo.

ABSTRACT – (Fire regime effects on cerrado vegetation in the Emas National Park: ideas for diversity conservation). Fire is an important evolutionary agent that can cause floristic, phylogenetic, and functional changes in cerrado plant communities, altering the composition of the soil and modifying interspecific interactions. Here, we discuss the effects of fire on cerrado vegetation and suggest actions for reserve management. With particular emphasis on research in the Emas National Park, in savanna physiognomy, we compiled the following results: in higher frequencies, annual or biennial burnings, there are phenotypic grouping, decreased competition, reduced plant biomass, and soil enrichment; in lower frequency, without burnings for 12 years, there are increased competition and higher accumulation of dry biomass. Furthermore, different fire regimes support different floristic compositions, with groups of herbaceous and wood species unique to each regime. Therefore, we suggest that a mosaic of different fires regimes should be kept and that areas without fire for many years should be avoided.

Keywords: functional diversity, management, phylogenetic diversity, plant biomass, soil.

¹ Universidade Federal de São Carlos/UFscar, Departamento de Botânica/DB, Laboratório de Ecologia Vegetal, Rodovia Washington Luís, km 235, CP 676, São Carlos, SP, Brasil, 13565-905. E-mails: danilomunizdasilva@yahoo.com.br, priscilla.loiola@gmail.com, narosatti@gmail.com, marcobat@uol.com.br

² Universidade Estadual de Campinas/Unicamp, Departamento de Biologia Vegetal, Instituto de Biologia/IB, Rua Monteiro Lobato 255, CP 6109, Campinas, SP, Brasil, 13083-970. E-mail: igor6cordas@yahoo.com.br

³ Universidade Federal de Goiás/UFG, Departamento de Ecologia/DE, Rodovia Goiânia – Nerópolis, km 13, CP 131, Goiânia, GO, Brasil, 74001-970. E-mail: cianciaruso@gmail.com

Introdução

O fogo é um importante agente evolutivo para as plantas (Bond & Midgley 1995, Schwilk & Ackerly 2001) e tem um papel importante na distribuição de savanas no mundo (Bond *et al.* 2005). As queimadas têm ocorrido nesse tipo vegetacional há pelo menos 25 milhões de anos (Bond *et al.* 2003), associadas ao surgimento e à diversificação das gramíneas C_4 em várias linhagens independentes (Christin *et al.* 2008). Gramíneas C_4 apresentam uma adaptação no processo de fotossíntese, que lhes confere maior produtividade em temperaturas altas e baixos teores de CO_2 (Christin *et al.* 2008), portanto são bem adaptadas às savanas e apresentam uma íntima relação com a dinâmica de queimadas nesses ambientes. Isso porque as gramíneas C_4 acumulam biomassa rapidamente sob alta incidência de luz e verões úmidos, tornando-se altamente inflamáveis nos invernos secos (Bond & Keeley 2005). Entretanto, evidências de assinaturas isotópicas em dentes fossilizados de mamíferos (paleodietas), partículas de carvão e altas concentrações de pólen em sítios paleobotânicos de diferentes continentes indicam que essas linhagens de gramíneas se tornaram dominantes somente há 8 milhões de anos (Cerling *et al.* 1997, Latorre *et al.* 1997). Conseqüentemente, as queimadas tornaram-se mais frequentes, passando a ocorrer várias vezes em uma década em uma dada área (Bond & Keeley 2005). A expansão sincrônica de vegetações dominadas por gramíneas em diferentes partes do mundo é considerada como o marco do surgimento do moderno bioma savânico (Beerling & Osborne 2006). Nos últimos 10.000 anos, contudo, queimadas antrópicas geralmente associadas à agropecuária têm expandido as áreas de vegetação propensa ao fogo em todo o mundo (Bowman 1998, Brooks *et al.* 2004), embora essa causa deva ser mais recente na América do Sul e Austrália. Atualmente, formações vegetais propensas ao fogo, como as savanas, cobrem cerca de 40% da superfície terrestre (Bond *et al.* 2005).

Savanas são formações tropicais e subtropicais, em que o componente herbáceo-subarbusivo, quase contínuo, é interrompido por arbustos e árvores em densidades variáveis; em que o fogo é frequente; e em que os principais padrões de crescimento estão fortemente associados às estações úmida e seca alternantes (Bourlière & Hadley 1983). As savanas possuem uma grande variação em sua fisionomia, na qual a proporção de espécies arbóreas e herbáceas muda temporal e espacialmente (Bourlière & Hadley 1983), associada, dentre outros fatores, ao fogo (Moreira 2000). Na América do Sul, a maior região de savana encontra-se no domínio do Cerrado, que ocupava originalmente cerca de 2 milhões de quilômetros quadrados equivalentes a 22% do território nacional, sendo o segundo maior domínio vegetacional brasileiro (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006). O clima é estacional, com verão chuvoso e inverno seco (Am, Aw ou Cwa, Köppen 1931). Nesse domínio, como o nome indica, predomina a vegetação de cerrado, que vai de uma fisionomia campestre até fisionomias florestais, passando por várias fisionomias savânicas (Coutinho 1990). No Cerrado, o registro fóssil mais antigo de ocorrência de fogo é de 32.000 anos atrás (Ledru 2002), período anterior à chegada do homem nas Américas (Cooke 1998, mas veja Gidon & Delibrias 1986). Contudo, o fogo ocorre provavelmente com uma frequência maior há pelo menos 10.000 anos, associado a práticas indígenas de caça e manejo de espécies vegetais (Miranda *et al.* 2002). Além disso, atualmente o fogo é usado no Cerrado para a transformação de áreas naturais em campos agrícolas e para a renovação de pastagens (Miranda *et al.* 2002).

Como em outras savanas, as espécies de cerrado evoluíram com o fogo (Simon *et al.* 2009). A grande maioria das espécies é capaz de rebrotar após uma queimada (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006), aparentemente essa é a estratégia ecológica mais comum entre as espécies savânicas (Bond & Midgley 2001). Além disso, as espécies arbóreas de formações savânicas do cerrado normalmente apresentam uma casca espessa que protege os tecidos internos de altas temperaturas (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006). Entretanto, a capacidade de rebrota pode ser muito limitada pelo regime de fogo, por exemplo, queimadas anuais diminuem a altura e diâmetro das rebrotas aumentando a taxa de mortalidade (Medeiros & Miranda 2008). Poucas rebrotas que sobrevivem a queimadas subsequentes conseguem atingir classes de tamanho

maiores, e não há tempo para produção de casca protetora entre queimadas anuais (Medeiros & Miranda 2008). O fogo também promove a morte e prejudica o estabelecimento de plântulas de espécies arbóreas, reduz o crescimento radial, pode matar rebrotas e diminuir a reprodução sexual pela destruição direta de estruturas sexuais, o que reduz a produção de sementes no ano subsequente (Hoffman 1996, 1998, 2002). Além disso, o fogo pode causar a morte da copa, limitando o tamanho das árvores. Dependendo da frequência, o fogo pode impedir que os indivíduos atinjam classes de tamanho maiores prejudicando assim o sucesso reprodutivo (Hoffmann *et al.* 2009). No entanto, queimadas frequentes, anuais ou bienais, tendem a favorecer a dominância e expansão de algumas espécies herbáceas e subarbustivas (Moreira 2000, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006). Algumas espécies herbáceas têm a produção de sementes estimulada por queimadas frequentes (Sarmiento 1992). Consequentemente, o fogo modifica a estrutura da vegetação de cerrado, favorecendo as espécies herbáceas em detrimento das espécies arbóreas (Moreira 2000, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006).

Nas vegetações sujeitas a queimadas frequentes, como na vegetação mediterrânea, o fogo atua como um importante filtro ambiental, selecionando as espécies que podem ocorrer na comunidade (Pausas & Verdú 2005, Verdú & Pausas 2007). Nesse sentido, a frequência de fogo pode determinar a similaridade ecológica e o grau de parentesco das espécies vegetais coocorrentes (Webb *et al.* 2002, Slingsby & Verboom 2006). Os filtros ambientais selecionam aquelas espécies que podem persistir dentro de uma comunidade com base nas suas tolerâncias às condições abióticas (Weiher & Keddy 1995). Consequentemente, os filtros ambientais tendem a reunir espécies coocorrentes com nichos similares, ou seja, espécies com traços funcionais similares (Chase 2003, Fukami *et al.* 2005). Nesse caso, os filtros ambientais promovem uma atração fenotípica na comunidade (Webb *et al.* 2002, Cianciaruso *et al.* 2009). Se esses traços funcionais forem conservados ao longo da evolução das linhagens de espécies (isto é, apresentarem sinal filogenético; Prinzing *et al.* 2001) e, consequentemente, as espécies aparentadas compartilharem traços funcionais, os filtros ambientais tendem a reunir espécies mais aparentadas, promovendo uma atração filogenética na comunidade (Webb *et al.* 2002, Cianciaruso *et al.* 2009). Entretanto, quando os traços funcionais não forem conservados ao longo da evolução das linhagens e as espécies filogeneticamente distantes compartilharem traços, os filtros ambientais tendem a reunir espécies menos aparentadas, promovendo uma dispersão filogenética na comunidade (Webb *et al.* 2002, Cianciaruso *et al.* 2009).

Nesta revisão, apresentamos os principais resultados de uma série de estudos com as abordagens funcional e a filogenética sobre o efeito de diferentes frequências de queimadas na estrutura da vegetação de cerrado, todos conduzidos no Parque Nacional das Emas, GO. Nosso principal objetivo é oferecer subsídios teóricos para orientar as práticas de manejo do fogo em áreas naturais. Duas medidas de diversidade associadas a essas abordagens, a diversidade funcional e a diversidade filogenética, possuem propriedades importantes que podem auxiliar na seleção de práticas de manejo (Cianciaruso *et al.* 2009). A diversidade funcional está potencialmente relacionada com o funcionamento e a manutenção dos processos ecológicos das comunidades (Petchey & Gaston 2006). Comunidades com uma elevada diversidade funcional devem apresentar maior produtividade, resistência a plantas invasoras e resiliência a distúrbios (Petchey & Gaston 2006). Por sua vez, a diversidade filogenética é uma medida indireta da informação genética de toda a comunidade (May 1990). A extinção de uma espécie sem parentes próximos em uma comunidade tende a levar a uma perda maior de informação genética do que a extinção de uma espécie com parentes próximos (Vamosi & Wilson 2008). Portanto, se um dos objetivos da conservação biológica for assegurar a manutenção dos processos ecológicos e da informação genética das comunidades naturais, o manejo do fogo deve ser orientado para maximizar a diversidade funcional e filogenética do cerrado (ver Cianciaruso *et al.* 2009, Carvalho *et al.* 2010). Sendo assim, aqui descrevemos a variação (1) da diversidade funcional e filogenética da comunidade de plantas, (2) dos traços funcionais, (3) da biomassa vegetal e (4) das características do solo de cerrado em diferentes frequências de queimadas.

O fogo no Parque Nacional das Emas

O Parque Nacional das Emas é uma unidade de conservação no domínio do Cerrado, com 132.941 ha (Unesco 2001). O clima é tropical úmido, com verão chuvoso e inverno seco (Aw, Köppen 1931). A estação seca se estende de junho a agosto e a estação chuvosa de setembro a maio. A quantidade de chuva anual média é de 1.745 mm, e a média de temperatura anual é de 24,6°C. No parque, as fisionomias abertas de cerrado predominam (68,1% de sua área), mas formações mais fechadas também ocorrem (25,1%). Outros tipos vegetacionais também aparecem no parque, como campos úmidos (4,9%) e florestas ripárias e semidecíduas (1,2%, Ramos-Neto & Pivello 2000). Em geral, os solos são pobres em nutrientes, bem drenados e ácidos (Silva & Batalha 2008).

Até 1984, o Parque Nacional das Emas era queimado anualmente na estação seca para promover a renovação de pastagens naturais (França *et al.* 2007). A partir desse ano, o parque foi cercado, o gado retirado e uma política de exclusão do fogo foi estabelecida (Ramos-Neto & Pivello 2000). Como consequência, com o acúmulo de biomassa seca, queimadas catastróficas passaram a ocorrer a cada 3-4 anos, atingindo aproximadamente 80% da área do parque (Ramos-Neto & Pivello 2000). Desde 1994, cerca de 10 km² de aceiros preventivos têm sido queimados anualmente no final da estação úmida, e uma brigada de combate ao fogo trabalha no parque durante a estação seca para impedir que queimadas antrópicas se espalhem. Com isso, havia poucas ocorrências de extensas queimadas antrópicas na estação seca no parque (menos de 2,2% da área total do parque de 1994 a 2003), e as maiores queimadas naturais provocadas por raios atingiam menos de 30% da área total (França *et al.* 2007). A frequência de queimadas em uma mesma área era em média de 6-7 anos (França *et al.* 2007). Recentemente, porém, ocorreram dois grandes incêndios no Parque: um em 2005, que queimou aproximadamente 50% da reserva, e outro em 2010, que queimou aproximadamente 98%. No Parque Nacional das Emas, a dominância do capim-flecha (*Tristachya leiostachya* Nees.) contribui majoritariamente para o acúmulo de biomassa aérea ao longo dos anos, que funciona como combustível (França *et al.* 2007). Esse grande acúmulo de biomassa seca apresenta uma retroalimentação positiva com a ocorrência de queimadas no Parque (Ramos-Neto & Machado 1996, Cianciaruso *et al.* 2010). As queimadas naturais, causadas por raios e geralmente durante a estação chuvosa, são as mais comuns no Parque das Emas (Ramos-Neto & Pivello 2000, França *et al.* 2007). Já os incêndios de causas antrópicas tendem a ocorrer durante a estação seca, e devido ao maior acúmulo de biomassa seca no solo, podem ter maior abrangência e intensidade (França *et al.* 2007).

Coleta de dados

Amostramos as espécies herbáceo-subarbustivas e arbustivo-arbóreas em três sítios de cerrado com fisionomias semelhantes (campo cerrado, Coutinho 1978), mas com diferentes históricos de queimadas no Parque Nacional das Emas: um aceiro queimado anualmente nos últimos dez anos (18°18'50''S - 52°54'00''W), um aceiro queimado aproximadamente a cada dois anos (18°19'01''S - 52°54'10''W), e um sítio protegido do fogo há 12 anos (18°17'28''S - 52°53'41''W). Os aceiros foram queimados intencionalmente pela brigada de combate ao fogo, para evitar que o fogo se espalhasse no interior do parque. As três áreas amostradas estavam há menos de 2km de distância entre si.

No final da estação chuvosa de 2006, nós amostramos 1.000 indivíduos arbustivos ou arbóreos e 500 indivíduos herbáceos ou subarbustivos em cada sítio por meio do método do ponto quadrante. Nós identificamos as espécies comparando o material coletado com uma coleção de referência do Parque Nacional das Emas (Batalha & Martins 2002), e com exsicatas depositadas nos herbários da Universidade Estadual de Campinas e Universidade de Brasília. Para algumas espécies do componente herbáceo-subarbustivo a identificação em nível específico não foi possível, e nós as classificamos como morfoespécies (Loiola *et al.* 2010).

Medimos oito traços funcionais das espécies arbustivo-arbóreas, incluindo altura da copa, altura da planta, área basal, área foliar específica, concentração de nitrogênio e fósforo foliares, conteúdo de massa seca foliar, densidade específica dos ramos e espessura da casca, (ver Silva & Batalha 2010a) e cinco traços funcionais das espécies herbáceas, incluindo altura, área basal, área foliar específica, modo de dispersão e forma de crescimento (Loiola *et al.* 2010). Lançamos também 20 parcelas de 50cm x 50cm, nas quais amostramos todo material vegetal acima do solo exceto árvores (com diâmetro maior do que 3cm no nível do solo). Dividimos esse material entre biomassa seca e grupos funcionais da seguinte forma: (1) biomassa seca, composta por material morto incluindo serapilheira; (2) biomassa aérea total da gramínea dominante *Tristachya leiostachya* Nees; (3) outro grupo com as outras gramíneas; e (4) um terceiro grupo com pequenos indivíduos arbustivos ou arbóreos, com menos de 3cm de diâmetro na altura do solo (Cianciaruso *et al.* 2010).

Além disso, caracterizamos o solo nesses três sítios (medindo pH, alumínio, cálcio, fósforo, magnésio e potássio trocáveis, capacidade de troca catiônica, concentração total de nitrogênio, fósforo disponível, matéria orgânica, saturação de bases, saturação de alumínio, soma de bases e conteúdo de areia, silte e argila, Silva & Batalha 2008). Para maiores detalhes sobre as coletas, veja Silva & Batalha (2008), Cianciaruso *et al.* (2010), Loiola *et al.* (2010) e Silva & Batalha (2010a, 2010b).

Construímos dendrogramas funcionais a partir dos traços amostrados (Cianciaruso *et al.* 2009) e árvores filogenéticas a partir de uma mega-árvore de referência (Webb & Donoghue 2005). Essa mega-árvore contém as relações filogenéticas entre as famílias e gêneros de angiospermas. A partir dela, é possível estabelecer as relações de parentesco para as espécies que amostramos (Webb & Donoghue 2005). Com os dendrogramas funcionais e as árvores filogenéticas, calculamos então medidas de diversidade funcional e diversidade filogenética para as áreas com diferentes regimes de fogo. Essas são medidas mais detalhadas de biodiversidade, porque levam em consideração as diferenças nas características funcionais e nas relações de parentesco entre as espécies, respectivamente (Cianciaruso *et al.* 2009). Para maiores detalhes sobre o cálculo dessas medidas e as análises que fizemos, veja Cianciaruso *et al.* (2009), Loiola *et al.* (2010) e Silva & Batalha (2010b).

Variações fenotípicas da comunidade vegetal

O fogo pode causar alterações fenotípicas, florísticas e funcionais nas espécies vegetais do cerrado. Em uma escala espacial pequena, quando a frequência de queimadas foi menor, observamos uma dispersão fenotípica das espécies e, quando a frequência de queimadas foi maior, ocorreu uma atração fenotípica das espécies (Fig. 1, Silva & Batalha 2010a, Silva *et al.* 2010). Essa dispersão fenotípica é esperada em comunidades essencialmente moldadas pela competição, como em áreas com menores frequências de queimadas. As áreas queimadas anualmente (nos aceiros) promovem uma atração fenotípica das espécies, provavelmente porque as queimadas frequentes agem como filtro ambiental, selecionando espécies capazes de sobreviver e tolerar as condições abióticas derivadas da queima frequente (Silva *et al.* 2010). Atrações fenotípicas associadas ao fogo também foram observadas na vegetação mediterrânea (Pausas & Verdú 2008). Em outras comunidades, a competição também leva à dispersão fenotípica de espécies (por exemplo, pradarias, dunas de areia, florestas de carvalho e florestas tropicais - ver Silva & Batalha 2010a para referências). Em relação às espécies herbáceo-subarbustivas, entretanto, as diferentes frequências de queimadas alteram a composição florística sem alterar a diversidade funcional (Loiola *et al.* 2010). Dessa forma, o componente herbáceo-subarbustivo parece ser mais estável em termos funcionais do que em termos florísticos. Portanto, frequências anuais de fogo tendem a reduzir a diversidade funcional das comunidades arbóreas de cerrado, reduzindo consequentemente algumas funções ecológicas da comunidade.

Alguns trabalhos em savanas sugerem que as queimadas frequentes devem diminuir o número de indivíduos e espécies arbóreas presentes na comunidade (San José & Fariñas 1991, Moreira 2000, Miranda *et al.* 2002). O menor número de espécies de cerrado na área queimada

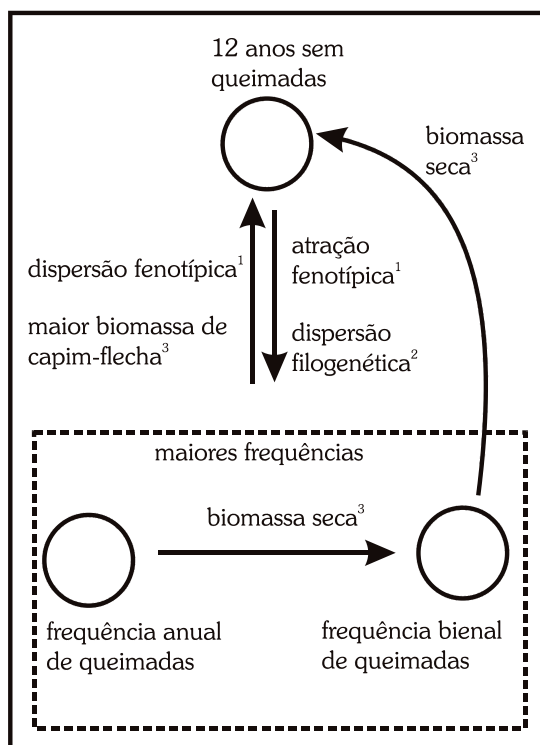


Figura 1 – Esquema das relações entre frequências de queimadas e diversidade biológica em comunidades vegetais de cerrado no Parque Nacional das Emas. A direção da seta indica aumento da variável. 1 = Silva & Batalha 2010a, 2 = Silva & Batalha 2010b, 3 = Cianciaruso *et al.* 2010.

Figure 1 – Schematic relationships between fire frequencies and biological diversity in cerrado plant communities in the Emas National Park. Arrow directions indicate increase of the variable. 1 = Silva & Batalha 2010a, 2 = Silva & Batalha 2010b, 3 = Cianciaruso *et al.* 2010.

anualmente, em relação à área protegida do fogo, suporta essa previsão (Silva & Batalha 2010b). Contudo, quando comparamos a similaridade entre áreas de cerrado com diferentes regimes de fogo de uma série de estudos encontramos elevada similaridade florística (índices de Sørensen variando de 0,43 a 0,95, ver Silva & Batalha 2010b para listas de sítios). Essa elevada similaridade sugere que as espécies arbustivo-arbóreas são de certa maneira muito resilientes ao fogo (Silva & Batalha 2010b). Portanto, o fogo tem em geral um papel importante na seleção de fenótipos e na composição de espécies de áreas savânicas de cerrado. A diversidade funcional do componente herbáceo-subarbusitivo parece não ser afetada por elevadas frequências de fogo, mas queimadas frequentes reduzem a diversidade funcional das espécies arbóreas.

Variações da estrutura filogenética da comunidade

O fogo pode modificar a estrutura filogenética das comunidades de plantas de cerrado. Embora tenhamos encontrado traços funcionais conservados (por exemplo, forma de vida, conteúdo de nitrogênio e fósforo foliares, espessura da casca) na filogenia das plantas de cerrado, queimadas frequentes reuniram espécies filogeneticamente distantes (Fig. 1, Silva & Batalha 2010b). Ainda que isso resulte em uma diversidade filogenética maior quando comparada com áreas com queimadas menos frequentes, não podemos afirmar que o fogo aumenta a diversidade filogenética das comunidades. O fogo, na verdade, parece excluir homoganeamente espécies de todas as principais linhagens de plantas, sem excluir, contudo, linhagens inteiras. Esse efeito diluidor do fogo se deve ao fato de que o fogo é frequente (mais de uma vez por década) no cerrado há pelo menos 5 milhões de anos (Simon *et al.* 2009), o que é um tempo longo o bastante para a

evolução de respostas ecológicas ao fogo em diferentes linhagens, como a capacidade de rebrotar rapidamente. A grande maioria das espécies encontradas nas formações savânicas do cerrado podem rebrotar após a remoção completa de suas partes aéreas (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006). Por outro lado, a capacidade de rebrota é diferente entre as fisionomias de cerrado, e a rebrota pode não ser eficiente para manter a estrutura e composição de espécies da vegetação (Miranda & Sato 2005, Medeiros & Miranda 2008). Em formações vegetais sujeitas ao fogo, como as formações vegetais mediterrâneas, algumas adaptações específicas a altas frequências de fogo, como a germinação após o fogo, estão concentradas em algumas famílias (Cistaceae e Fabaceae, por exemplo, em Verdú & Pausas 2007). No cerrado, contudo, adaptações associadas ao fogo estão distribuídas em várias linhagens. Portanto, a maior parte da diversidade filogenética do cerrado pode ser mantida mesmo em frequências anuais de fogo.

O fogo e a biomassa vegetal

Cianciaruso *et al.* (2010) compararam a variação da biomassa seca e de três grupos funcionais do componente herbáceo-subarbusitivo (capim-flecha, *Tristachya leiostachya* Ness., que é a espécie dominante nas fisionomias abertas do parque; outras gramíneas e dicotiledôneas) em relação aos regimes de fogo. O fogo altera a biomassa vegetal e, dessa forma, modifica os padrões de dominância e as interações entre as espécies (Cianciaruso *et al.* 2010). De modo geral, o fogo reduz a biomassa seca, enquanto que em áreas protegidas a biomassa total é maior (Fig. 1, Cianciaruso *et al.* 2010). Além disso, a exclusão do fogo aumenta a dominância do capim-flecha e a exclusão competitiva de outras gramíneas: a biomassa do capim-flecha aumenta com a exclusão do fogo enquanto que a biomassa de outras gramíneas é menor na área protegida (Cianciaruso *et al.* 2010). Em áreas queimadas anualmente, a biomassa do capim-flecha é negativamente relacionada às dos outros grupos funcionais, indicando também exclusão competitiva de outras gramíneas (Cianciaruso *et al.* 2010).

A proporção da biomassa de capim-flecha em relação à biomassa viva total é duas vezes maior nas áreas protegidas, enquanto que a biomassa de outras gramíneas é menor e a de dicotiledôneas não varia em relação às outras áreas (Fig. 1, Cianciaruso *et al.* 2010). Portanto, o risco de grandes incêndios será maior se grandes proporções das áreas de reserva estiverem há muito tempo sem queimadas, pois nessas áreas a biomassa seca e a biomassa da espécie dominante aumentam (Cianciaruso *et al.* 2010). Independentemente da estação de queima, o fogo consome mais de 90% do combustível disponível (Pivello *et al.* 2010), então essa acumulação de biomassa deve resultar em incêndios mais severos. Incêndios severos prejudicam o componente arbustivo-arbóreo (Moreira 2000) e podem se espalhar rapidamente cobrindo vastas áreas (Ramos-Neto & Pivello 2000, França *et al.* 2007). Assim, sugerimos que se evite a formação de grandes áreas sem queimadas por muitos anos, por exemplo, utilizando queimadas prescritas ou manejando as queimadas naturais (para maior discussão veja a seção “Considerações para o Manejo” abaixo). Ressalvamos que nossos dados provêm de estudos em campo cerrado, portanto não podemos generalizar para fisionomias mais fechadas, que poderiam ser examinadas em estudos futuros.

O ciclo de vida do capim-flecha está intimamente relacionado à dinâmica de fogo no Parque Nacional das Emas (Ramos-Neto & Pinheiro-Machado 1996). A maior proporção da biomassa seca é formada por folhas mortas de capim-flecha e, como a biomassa viva de capim-flecha e a biomassa seca total estão relacionadas positivamente, a produção de combustível está intimamente relacionada a essa espécie dominante (Cianciaruso *et al.* 2010). Ademais, a ampla dominância de capim-flecha diminui a biomassa de outras gramíneas, indicando intensa competição, que pode resultar em perda de diversidade (Cianciaruso *et al.* 2010). Como o capim-flecha se beneficia de queimadas (Ramos-Neto & Pinheiro-Machado 1996, Ramos-Neto & Pivello 2000), pode haver uma retroalimentação positiva entre a acumulação de biomassa de capim-flecha e a frequência de queimadas. Desse modo, é importante dedicar mais atenção à variação da biomassa do capim-flecha. Embora essa dominância de uma espécie pareça não ser regra para o cerrado, pelo menos para o Parque Nacional das Emas onde essa relação com o capim-flecha e os incêndios já foi

aventada (Ramos-Neto & Pinheiro-Machado 1996, Cianciaruso *et al.* 2010) e em outros locais onde tal relação de dominância seja encontrada em estudos futuros, sugerimos o monitoramento da biomassa de espécies de gramíneas dominantes como uma medida do grau de risco de incêndio nas unidades de conservação.

Além da frequência de fogo, é importante levar em conta a época da queimada. Enquanto que queimadas naturais ocorrem durante a estação chuvosa e queimam áreas menores, queimadas antrópicas ocorrem em geral na estação seca e queimam grandes proporções de áreas (Ramos-Neto & Pivello 2000). A biomassa seca de gramíneas aumenta no final da estação seca, pois as gramíneas acumulam biomassa durante a estação chuvosa e secam do meio ao final da estação seca, quando a temperatura máxima do ar é maior (Pivello *et al.* 2010). Assim, fogo com chamas mais quentes ocorre em queimadas bienais no meio da estação seca e em queimadas quadrienais, sendo as linhas de fogo mais intensas e a propagação do fogo mais ampla associadas à maiores temperaturas do ar durante o mês da queimada (Pivello *et al.* 2010). Portanto, as queimadas prescritas deveriam ocorrer no começo do inverno (entre o final de maio e o começo de junho) quando ainda há maior umidade no ar e no solo (Pivello *et al.* 2010).

O fogo e o solo

Tanto as plantas mudam as condições de solo quanto o solo muda as condições para o estabelecimento das plantas. Por sua vez, o fogo altera essas interações por interferência em ambos os componentes. O fogo modifica as condições do solo de muitas maneiras, por exemplo, pela deposição de cinzas, redução da acidez, disponibilização de nutrientes e elevação da temperatura (veja referências em Silva & Batalha 2008, Pivello *et al.* 2010). Além disso, o fogo interage com a vegetação alterando a dinâmica populacional das espécies e removendo potenciais competidores (Hoffmann 1996, 1998, 2002). Por isso, fogo e solo estão entre os principais determinantes da ocorrência e a variação fisionômica do cerrado (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006).

No Parque Nacional das Emas, áreas com diferentes regimes de fogo apresentam diferenças nas características do solo e na composição específica (Silva & Batalha 2008). Áreas com maiores frequências de fogo apresentam maiores valores de fertilidade de solo, com mais matéria orgânica, nitrogênio, magnésio, argila e silte (Silva & Batalha 2008). Por outro lado, áreas mais protegidas possuem menor fertilidade, com solos mais ácidos e com mais alumínio, e as áreas com queimadas intermediárias possuem maior saturação por bases, menores capacidade de troca catiônica e saturação por alumínio (Silva & Batalha 2008). Dessa forma, fogo e solo interagem, criando condições específicas para o estabelecimento de espécies com diferentes requisitos nutricionais e resistência ao fogo (Silva & Batalha 2008).

Em uma área de cerrado da Reserva Ecológica do IBGE em Brasília, Pivello *et al.* (2010) compararam regimes experimentais de fogo de um projeto de longa duração sobre queimadas prescritas. Pivello *et al.* (2010) analisaram a composição do solo e características do fogo em cinco áreas de campo sujo (uma área protegida do fogo, uma área com queimadas quadrienais e três áreas com queimadas bienais no começo, no meio e no final da estação seca). Os diferentes regimes de fogo apresentam diferenças nas características do solo, sendo as áreas protegidas as mais diferentes das demais (Pivello *et al.* 2010). As áreas protegidas apresentam solos mais ácidos, com mais nitrogênio e mais matéria orgânica, e os efeitos das queimadas no solo persistem pelo menos por dois anos (Pivello *et al.* 2010). Se, por um lado, as características do fogo (intensidade e taxa de propagação) são mais afetadas pela época da queimada do que pela frequência, por outro, a disponibilidade de nutrientes no solo varia segundo a frequência de fogo (Pivello *et al.* 2010). Portanto, ações de manejo devem se preocupar tanto com a estação em que as queimadas ocorrem quanto com a frequência do fogo.

Embora a riqueza de espécies seja menor na área queimada anualmente, cada regime de fogo possui um grupo de espécies exclusivas (Silva & Batalha 2008, Loiola *et al.* 2010). Por exemplo, em relação às espécies arbóreas, sete espécies ocorreram exclusivamente nos sítios com queimadas

anuais, quatro ocorreram nos sítios queimados a cada dois anos, e seis espécies ocorreram apenas nos sítios há 12 anos sem queimadas - para listas de espécies que ocorreram apenas em um regime de queimada, veja Silva & Batalha (2008), Loiola *et al.* (2010). O fogo também altera a estrutura física do solo, sendo maiores frequências de fogo relacionadas a mais argila e silte e menos areia (Silva & Batalha 2008). Por sua vez, a proporção de areia e a saturação por alumínio são os fatores do solo que explicam a maior parte na variação da composição florística (Silva & Batalha 2008). A composição florística varia entre os diferentes regimes de fogo tanto em relação às espécies arbustivas e arbóreas quanto em relação às espécies herbáceo-subarbustivas (Silva & Batalha 2008, Loiola *et al.* 2010). Dessa forma, destacamos a importância de se manterem áreas com diferentes regimes de fogo.

Espécies mais resistentes ao fogo podem ocorrer em áreas com solos mais férteis com a remoção de competidores, enquanto que menores frequências de fogo favorecem espécies menos resistentes, possivelmente melhores competidores e adaptadas a maiores níveis de alumínio (Silva & Batalha 2008). Portanto, para maximizar o número de espécies protegidas, sugerimos a manutenção de diferentes regimes de fogo nas reservas de cerrado, seja por manejo direto seja por queimadas naturais. Além disso, como o fogo remove a cobertura vegetal e a serapilheira e aumenta os níveis de nutrientes disponíveis, cria habitats propícios para invasão de espécies exóticas que podem entrar por áreas anualmente queimadas e posteriormente dominar outras áreas (Milberg *et al.* 1999). Ressalva-se que os incêndios ocorreriam nessas áreas com ou sem manejo e que a invasão de espécies pode ser um problema mesmo com mudanças de manejo do fogo. Sendo assim, medidas de monitoramento e controle de espécies invasoras devem ser implementadas especialmente nos aceiros.

Considerações para o manejo

O fogo altera as relações funcionais e pode comprometer as funções ecológicas associadas principalmente às árvores (Silva & Batalha 2010a, 2010b, Silva *et al.* 2010). Além disso, o fogo muda a interação das plantas com o solo. Por exemplo, fogo pode favorecer leguminosas, que por sua vez modificam a fixação de nitrogênio, ou interagir com pH e alumínio, limitando recursos para a plantas (Silva & Batalha 2008). Dessa forma, diferentes frequências de fogo aumentam a heterogeneidade ambiental e conseqüentemente a diversidade beta, ou seja, a diversidade entre sítios no cerrado (Silva & Batalha 2008). Assim, para preservar o maior número de espécies sugerimos manter áreas com diferentes frequências de fogo em áreas protegidas de cerrado, atentando para a possibilidade de invasão biológicas em áreas com maiores frequências de fogo, como os aceiros (Silva & Batalha 2008).

A exclusão do fogo leva ao aumento da biomassa seca e pode resultar em incêndios catastróficos se grandes áreas estiverem sem fogo por muito tempo (Ramos-Neto & Pivello 2000, Cianciaruso *et al.* 2010). Espécies dominantes de gramíneas podem se favorecer do fogo em um processo de retroalimentação positiva (Ramos-Neto & Pinheiro-Machado 1996, Cianciaruso *et al.* 2010). Além disso, a biomassa seca aumenta no final da estação seca, quando pode haver queimadas mais severas (Pivello *et al.* 2010). Assim, sugerimos o manejo para evitar grandes extensões de áreas sem queimadas e monitoramento da acumulação de biomassa das espécies dominantes.

O Parque Nacional das Emas passou por uma série de mudanças no seu manejo, desde queimadas recorrentes antes da criação do parque, passando por um período de supressão total do fogo, até o atual regime que permite queimadas naturais (França *et al.* 2007, veja a seção “O fogo no Parque Nacional das Emas” acima). Entretanto, no final de 2010, houve novamente um grande incêndio que queimou quase a área total do Parque. Sem dúvida, a política de permitir queimadas naturais na unidade evitou os grandes incêndios trienais que ocorriam no passado (Ramos-Neto & Pivello 2000, França *et al.* 2007), porém essa prática não deve ser suficiente para o eficiente manejo do fogo. Uma possível alternativa seria a criação de blocos de queimadas. Por exemplo, o Parque Nacional de Kruger, uma reserva de savana africana, passou por uma série de

mudanças de manejo, incluindo queimadas prescritas, regime de queimadas causadas por raios e, atualmente, há uma combinação de queimadas prescritas e queimadas causadas por raios (van Wilgen *et al.* 2004).

No Parque Nacional de Kruger, a mudança para o regime de queimadas causadas por raios levou a menor heterogeneidade das áreas, maior proporção de área queimada durante a estação seca e aumento da intensidade do fogo (van Wilgen *et al.* 2004; Govender *et al.* 2006). Porém, a área queimada em um dado ano e o intervalo entre queimadas estão relacionados à pluviosidade e não aos diferentes manejos (van Wilgen *et al.* 2004). Embora a intenção da mudança do manejo, adotando apenas a queima por raios, fosse diminuir a intensidade do fogo, ela aumentou no período de queimadas naturais (Govender *et al.* 2006). Pela experiência dessa reserva, apenas o regime de queimadas por causas naturais de raios não consegue evitar grandes queimadas de alta intensidade nem gerar a heterogeneidade para manutenção da biodiversidade, pois parte dos incêndios é de origem antrópica (van Wilgen *et al.* 2004; Govender *et al.* 2006). A situação não é diferente nas reservas de cerrado que estão sujeitas a incêndios antrópicos (como o Parque das Emas, a Serra da Canastra e o Jalapão). Nesse sentido, para um manejo eficiente, poderia se utilizar um regime misto com blocos de queimadas prescritas combinados com queimadas naturais, e combate a incêndios antrópicos na estação seca (Tabela 1). Sugerimos, ainda, que as queimadas prescritas ocorram no final da estação chuvosa ou no início da seca (Pivello *et al.* 2010). Para isso, seria necessário monitorar os dados climáticos, como a temperatura, a umidade do ar e a pluviosidade nos anos anteriores, além de dados sobre o regime e intensidade de fogo, e biomassa acumulada das gramíneas mais abundantes para decidir quanto e quando queimar. Contudo, recomendamos cautela nas mudanças de manejo, como o estabelecimento de estudos prévios para prever os resultados das mudanças e de monitoramento de longo prazo.

Tabela 1 – Consequências de diferentes regimes de fogo mantidos por diferentes ações de manejo no cerrado e em savanas africanas.

Table 1 – Consequences of different fire regimes under different management in Brazilian and African savannas.

Queimadas anuais	Exclusão total do fogo	Queimadas naturais	Mosaicos de queimadas
Perda de espécies mais sensíveis ao fogo. Exposição do solo, possibilitando a entrada de espécies invasoras. Perda de diversidade funcional.	Acúmulo de biomassa, resultando em incêndios catastróficos em média a cada três anos. Aumento da dominância com exclusão de espécies menos competitivas.	Formação de mosaico de áreas com diferentes frequências de fogo, algumas das quais extensas áreas sem queimadas por muitos anos que se tornam sujeitas a fogos antrópicos na estação seca.	Manutenção de espécies exclusivas de cada regime de fogo. Áreas com diferentes biomassas evitam que o fogo se espalhe e podem servir de refúgio para fauna em casos de incêndios.

Particularmente para o caso do Parque Nacional das Emas, já há estudos de longo prazo (França *et al.* 2007) e há ameaças suficientes para justificar uma mudança de manejo. Nesse caso, seria necessário continuar com os trabalhos de monitoramento por satélite para elaborar mapas com as frequências de queimadas e tempo desde a última queima (França *et al.* 2007). Adicionalmente, seria necessário medir a biomassa de gramíneas em vários pontos do parque para elaborar mapas de distribuição de biomassa que deverá ser monitorada *in situ* anualmente. A riqueza, a densidade de árvores e a composição florística das áreas poderão ser medidas inicialmente e acompanhada periodicamente, por exemplo, a cada 10 anos para avaliar os efeitos desse manejo em longo prazo. A determinação das áreas do mosaico deverá ser feita por profissionais de diversas áreas, junto

a uma revisão do plano de manejo, para determinar aspectos práticos de riscos e metas. Porém, podemos sugerir que algumas áreas deverão ter baixas frequências de fogo (a fim de preservar espécies mais sensíveis ao fogo), que poderão ser rodeadas por áreas com maiores frequências e menores tempos desde a última queimada para evitar grandes áreas com muita biomassa.

Agradecimentos

Agradecemos à equipe do Parque Nacional das Emas pela ajuda logística e permissão de pesquisa; e a dois revisores anônimos pelas valiosas contribuições para o artigo.

Referências bibliográficas

- Beerling, D.J. & Osborne, C.P. 2006. The origin of the savanna biome. **Global Change Biology**, 12(11): 2023-2031.
- Bond, W.J. & Midgley, J.J. 1995. Kill thy neighbour: an individualistic argument for the evolution of flammability. **Oikos**, 73(1): 79-85.
- Bond, W.J. & Midgley, J.J. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. **Trends in Ecology and Evolution**, 16(1): 45-51.
- Bond, W.J. & Keeley, J.E. 2005. Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems. **Trends in Ecology and Evolution**, 20(7): 387-394.
- Bond, W.J.; Midgley, G.F. & Woodward, F.I. 2003. The importance of low atmospheric CO₂ and fire in promoting the spread of grasslands and savannas. **Global Change Biology**, 9(7): 973-982.
- Bond, W.J.; Woodward, F.I. & Midgley, G.F. 2005. The global distribution of ecosystems in a world without fire. **New Phytologist**, 165(2): 525-538.
- Bourlière, F. & Hadley, M. 1983. Present-day savannas: an overview, p. 1-17. In: Goodall, D.W. (org.) **Ecosystems of the world – tropical savannas**. Elsevier. 17p.
- Bowman, D.M.J.S. 1998. The impact of Aboriginal landscape burning on the Australian biota. **New Phytologist**, 140(3): 385-410.
- Brooker, R.W.; Maestre, F.T.; Callaway, R.M.; Lortie, C.L.; Cavieres, L.; Kunstler, G.; Liancourt, P.; Tielbörger, K.; Travis, J.M.J.; Anthelme, F.; Armas, C.; Coll, L.; Corcket, E.; Delzon, S.; Forey, E.; Kikvidze, Z.; Olofsson, J.; Pugnaire, F.; Quiroz, C.L.; Saccone, P.; Schifffers, K.; Seifan, M.; Touzard, B. & Michalet, R. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present and the future. **Journal of Ecology**, 96(1): 18-34.
- Brooks, M.L.; D'Antonio, C.M.; Richardson, D.M.; Grace, J.B.; Keeley, J.E.; DiTomaso, J.M.; Hobbs, R.J.; Pellant, M. & Pyke, D. 2004. Effects of invasive alien plants on fire regimes. **Bioscience**, 54(7): 677-688.
- Canales, J.; Trevisan, M.C.; Silva, J.F.; Caswell, H. 1994. A demographic study of an annual grass (*Andropogon brevifolius* Schwartz) in burnt and unburnt savanna. **Acta Oecologica**, 15(3): 261-274.
- Cerling, T.E.; Harris, J.M.; MacFadden, B.J.; Leakey, M.G.; Quade, J.; Eisenmann, V. & Ehleringer, J.R. 1997. Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary. **Nature**, 389:153-158.
- Chase, J.M. 2003. Community assembly: when should history matter? **Oecologia**, 136(4): 489-498.
- Christin, P.A.; Besnard, G.; Samaritani, E.; Duvall, M.R.; Hodkinson, T.R.; Savolainen, V. & Salamin, N. 2008. Oligocene CO₂ decline promoted C₄ photosynthesis in grasses. **Current Biology**, 18(1): 37-43.
- Carvalho, R.A.; Cianciaruso, M.V.; Trindade-Filho, J.; Sagnori, M.D. & Loyola, R.D. 2010. Drafting a blueprint for functional and phylogenetic diversity conservation in the Brazilian Cerrado. **Natureza & Conservação**, 8(2):171-176.
- Cianciaruso, M.V.; Silva, I.A. & Batalha, M.A. 2009. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a ecologia de comunidades. **Biota Neotropica**, 9(3): 93-103.



- Cianciaruso, M.V.; Silva, I.A. & Batalha, M.A. 2010. Aboveground biomass of functional groups in the ground layer of savannas under different fire frequencies. **Australian Journal of Botany**, 58(3): 169-174.
- Cooke, R. 1998. Human settlement of central America and northernmost South America (14,000–8000 BP). **Quaternary International**, 49-50: 177-190.
- Coutinho, L.M. 1978. O conceito de Cerrado. **Revista Brasileira de Botânica**, 1(1): 17-23.
- Coutinho, L.M. 1990. Fire in the ecology of the Brazilian cerrado. In: Goldammer, J.G. (ed.). **Fire in the tropical biota**. Springer. 22p.
- França, H., M.B. Ramos-Neto, A. Setzer. 2007. **O fogo no Parque Nacional das Emas**. Instituto do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (Ibama). 140p.
- Fukami, T.; Bezemer, T.M.; Mortimer, S.R. & van der Putten, W.H. 2005. Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. **Ecology Letters**, 8(12): 1283-1290.
- Gidon, N. & Delibrias, G. 1986. Carbon-14 dates point to man in the Americas 32,000 years ago. **Nature**, 321: 769-771.
- Gottsberger, G. & Silberbauer-Gottsberger, I. 2006. **Life in the cerrado: a South American tropical seasonal vegetation. Vol. 1. Origin, structure, dynamics and plant use**. Reta Verlag. 277p.
- Govender, N.; Trollope, W.S.W. & van Wilgen, B.W. 2006. The effect of fire season, fire frequency, rainfall and management on fire intensity in savanna vegetation in South Africa. **Journal of Applied Ecology**, 43(4): 748–758.
- Grime, J.P. 2001. **Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties**. John Wiley & Sons. 456 p.
- Hoffmann, W.A. 1996. The effects of fire and cover on seedling establishment in a neotropical savanna. **Journal of Ecology**, 84(3):383– 393.
- Hoffmann, W.A. 1998. Post-burn reproduction of woody plants in a neotropical savanna: the relative importance of sexual and vegetative reproduction. **Journal of Applied Ecology**, 35(3):422–433.
- Hoffmann, W.A. 2002. Direct and indirect effects of fire on radial growth of cerrado savanna trees. **Journal Tropical Ecology**, 18(1):137–142.
- Hoffmann, W.A.; Adasme, R.; Haridasan, M.; Carvalho, M.T.; Geiger, E.L.; Pereira, M.A.B.; Gotsch, S.G. & Franco, A.C. 2009. Tree topkill, not mortality, governs the dynamics of savanna–forest boundaries under frequent fire in central Brazil. **Ecology**, 90(5): 1326-1337.
- Köppen, W. 1931. **Grundriss der Klimakunde**. Gruyter. 388p.
- Lamb, E.G.; Kembel, S.W. & Cahill Jr., J.F. 2009. Shoot, but not root, competition reduces community diversity in experimental mesocosms. **Journal of Ecology**, 97(1): 155-163.
- Latorre, C.; Quade, J. & McIntosh, W.C. 1997. The expansion of C₄ grasses and global change in the late Miocene: Stable isotope evidence from the Americas. **Earth and Planetary Science Letters**, 146: 83-96.
- Ledru, M.P. 2002. Late Quaternary history and evolution of the cerrados as revealed by palynological records, p. 33-50. In: Oliveira, P.S. & Marquis, R.J. (orgs.). **The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna**. Columbia University Press. 424p.
- Lieberman, M. & Lieberman, D. 2007. Nearest-neighbor tree species combinations in tropical forest: the role of chance, and some consequences of high diversity. **Oikos**, 116(3): 377-386.
- Loiola, P.P.; Cianciaruso, M.V.; Silva, I.A. & Batalha, M.A. 2010. Functional diversity of herbaceous species under different fire frequencies in Brazilian savannas. **Flora**, 205(10): 674-681.
- May, R.M. 1990. Taxonomy as destiny. **Nature**, 347: 129-130.
- Milberg, P.; Lamont, B.B. & Perez-Fernandez, M.A. 1999. Survival and growth of native and exotic composites in response to a nutrient gradient. **Plant Ecology**, 145(1):125–132.

- Miranda, H.S.; Bustamante, M.M.C. & Miranda A.C. 2002. The fire factor, p. 51-68. In: Oliveira, P.S. & Marquis, R.J. (orgs.). **The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna**. Columbia University Press. 424p.
- Moreira, A.G. 2000. Effects of fire protection on savanna structure in Central Brazil. **Journal of Biogeography**, 27(4): 1021-1029.
- Oliveira-Filho, A.T. & Ratter, J.A. 1995. A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. **Edinburgh Journal of Botany**, 52(2): 141-194.
- Pausas, J.G. & Verdú, M. 2005. Plant persistence traits in fire-prone ecosystems of the Mediterranean Basin: a phylogenetic approach. **Oikos**, 109(1): 196-202.
- Pausas, J.G. & Verdú, M. 2008. Fire reduces morphospace occupation in plant communities. **Ecology**, 89(8): 2181-2186.
- Perry, G.L.W.; Enright, N.J.; Miller, B.P. & Lamont, B.B. 2009. Nearest-neighbour interactions in species-rich shrublands: the roles of abundance, spatial patterns and resources. **Oikos**, 118(2): 161-174.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. **Ecology Letters**, 9(6): 741-758.
- Pivello, V.R.; Oliveras, I.; Miranda, H.S.; Haridasan, M.; Sato, M.N. & Meirelles, S.T. 2010. Effect of fires on soil nutrient availability in an open savanna in Central Brazil. **Plant and Soil**, 337(1-2): 111-123.
- Prinzing, A.; Durka, W.; Klotz, S. & Brandl, R. 2001. The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism. **Proceedings of the Royal Society of London B**, 268: 2383-2389.
- Ramos-Neto, M.B. & Pinheiro-Machado, C. 1996. O capim-flecha (*Tristachya leiostachya* Ness.) e sua importância na dinâmica do fogo no Parque Nacional das Emas, p. 68-75. In: Miranda, H.S.C.; Saito, H. & Dias, B.F.S. (eds.). **Impactos de queimadas em áreas de cerrado e restinga**. UnB/ECL. 187p.
- Ramos-Neto, M.B. & Pivello, V.R. 2000. Lightning fires in a Brazilian savanna National Park: rethinking management strategies. **Environmental Management**, 26(6): 675-684.
- San José, J.J. & Fariñas, M.R. 1991. Changes in tree density and species composition in a protected *Trachypogon* savanna protected for 25 years. **Acta Oecologica**, 12(3): 237-247.
- Sarmiento, G. 1992. Adaptive strategies of perennial grasses in South America savannas. **Journal of Vegetation Science**, 3(3): 325-336.
- Schwilk, D.W. & Ackerly, D.D. 2001. Flammability and serotiny as strategies: correlated evolution in pines. **Oikos**, 94(2): 326-336.
- Silva, D.M. & Batalha, M.A. 2008. Soil-vegetation relationships in cerrados under different fire frequencies. **Plant and Soil**, 311(1-2): 87-96
- Silva, I.A. & Batalha, M.A. 2010a. Woody plant species co-occurrence in Brazilian savannas under different fire frequencies. **Acta Oecologica**, 36(1): 85-91.
- Silva, I.A. & Batalha, M.A. 2010b. Phylogenetic structure of Brazilian savannas under different fire regimes. **Journal of Vegetation Science**, 21(6): 1003-1013.
- Silva, I.A.; Carvalho, G.H.; Loiola, P.P.; Cianciaruso, M.V.; & Batalha, M.A. 2010. Herbaceous and shrubby species co-occurrences in Brazilian savannas: the roles of fire and chance. **Community Ecology**, 11(1): 97-104.
- Simon, M.F.; Grether, R.; Queiroz, L.P.; Skema, C.; Pennington, R.T. & Hughes, C.E. 2009. Recent assembly of the Cerrado, a Neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. **Proceedings of the National Academy of Science USA**, 106(48): 20359-20364.
- Slingsby, J.A. & Verboom, G.A. 2006. Phylogenetic relatedness limits co-occurrence at fine spatial scales: evidence from the Schoenoid sedges (Cyperaceae: Schoeneae) of the Cape Floristic Region, South Africa. **American Naturalist**, 168(1): 14-27.



Unesco (United Nations Educational, Scientific, and Cultural Organization). 2001. **Cerrado protected areas: Chapada dos Veadeiros and Emas National Parks. Unesco.** URL <<http://www.unesco.org/whc/sites/1035.htm>>. (acesso em 11 de maio de 2011).

Vamosi, J.C. & Wilson, J.R.U. 2008. Nonrandom extinction leads to elevated loss of angiosperm evolutionary history. **Ecology Letters**, 11(10): 1047-1053.

Van Wilgen, B.W.; Govender, N.; Biggs, H.C.; Ntsala, D. & Funda, X.N. 2004. Response of savanna fire regimes to changing fire management policies in a large African National Park. **Conservation Biology**, 18(6): 1533–1540.

Verdú, M. & Pausas, J.G. 2007. Fire drives phylogenetic clustering in Mediterranean Basin woody plant communities. **Journal of Ecology**, 95(6): 1316-1323.

Webb, C.O.; Ackerly, D.D.; McPeck, M.A. & Donoghue, M.J. 2002. Phylogenies and community ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 33: 475-505.

Webb, C.O. & Donoghue, M.J. 2005. Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. **Molecular Ecology Notes**, 5(1): 181-183.

Weiher, E. & Keddy, P.A. 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. **Oikos**, 74(1): 159-164.