



Universidade do Estado do Rio de Janeiro
Centro Biomédico
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes

Helena Roland Rodrigues Lima

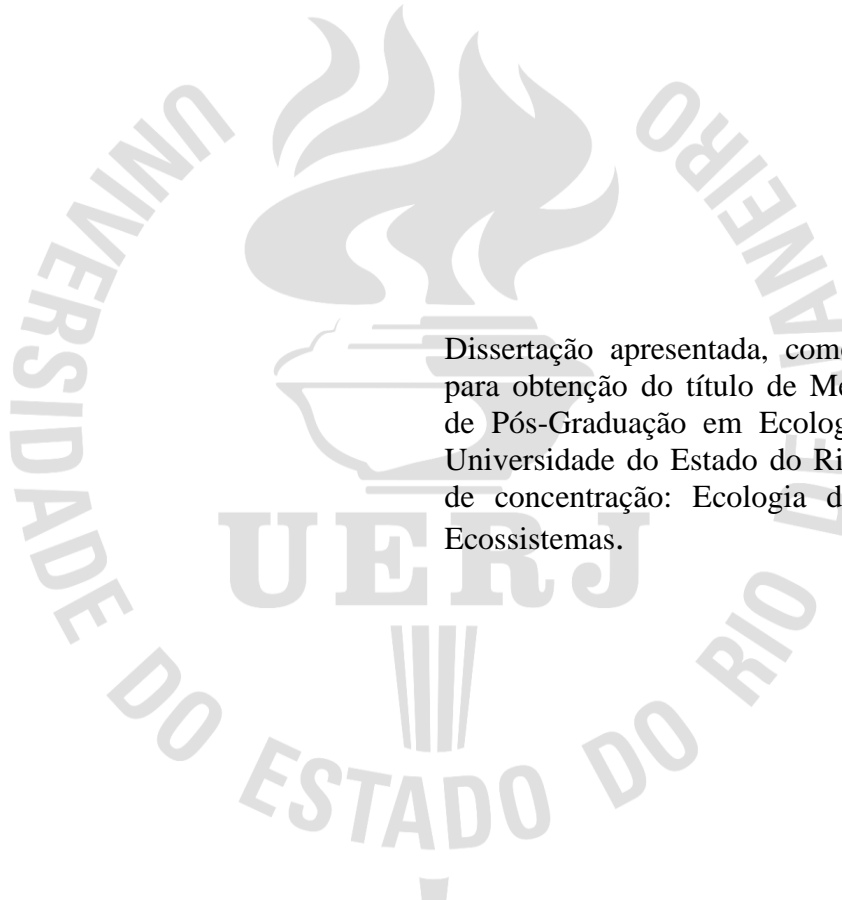
**A importância de características de flamabilidade para compreensão de
resistência e resiliência de comunidades vegetais ao fogo e à seca**

Rio de Janeiro

2021

Helena Roland Rodrigues Lima

A importância de características de flamabilidade para compreensão de resistência e resiliência de comunidades vegetais ao fogo e à seca



Dissertação apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre, ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução da Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Área de concentração: Ecologia de Comunidades e Ecossistemas.

Orientador: Prof. Dr. Bruno Henrique Pimentel Rosado

Rio de Janeiro

2021

CATALOGAÇÃO NA FONTE
UERJ / REDE SIRIUS / BIBLIOTECA CTC-A

L732 Lima, Helena Roland Rodrigues
A importância de características de flamabilidade para compreensão de resistência e resiliência de comunidades vegetais ao fogo e à seca/ Helena Roland Rodrigues Lima. – 2021.
67f. : il.

Orientador: Bruno Henrique Pimentel Rosado
Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) - Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes.

1. Plantas – Efeito da seca – Parque Nacional de Itatiaia (RJ e MG) - Teses.
2. Incêndios florestais – Parque Nacional de Itatiaia (RJ e MG) - Teses. I. Rosado, Bruno Henrique Pimentel. II. Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes. III. Título.

CDU 581(815.3)

Patricia Bello Meijinhos CRB7/5217 -Bibliotecária responsável pela elaboração da ficha catalográfica

Autorizo, apenas para fins acadêmicos e científicos, a reprodução total ou parcial desta dissertação, desde que citada a fonte.

Assinatura

Data

Helena Roland Rodrigues Lima

A importância de características de flamabilidade para compreensão de resistência e resiliência de comunidades vegetais ao fogo e à seca

Dissertação apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre, ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução da Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Área de concentração: Ecologia de Comunidades e Ecossistemas

Aprovada em 19 de fevereiro de 2021.

Orientador:

Prof. Dr. Bruno Henrique Pimentel Rosado
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes- UERJ

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Bruno Henrique Pimentel Rosado
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes - UERJ

Prof^ª. Dra. Immaculada Oliveras Menor
Universidade de Oxford

Prof. Dr. André Tavares Côrrea Dias
Universidade Federal do Rio de Janeiro

Rio de Janeiro

2021

DEDICATÓRIA

*Á todos os meus professores,
sem os quais eu não teria encontrado
inspiração e força para escolher
a carreira que sigo hoje*

AGRADECIMENTOS

“O que é mais importante,” perguntou o grande urso, “a jornada ou o destino?”

“A companhia”, disse o pequeno dragão.

Autor desconhecido

Há um tempo atrás eu li esse provérbio e a minha experiência no mestrado apenas me confirmou a importância das relações pessoais para a formação do ser humano. Dentro de todas as maneiras de se realizar um mestrado, sozinha está entre as que eu considero humanamente impossível. Por isso, gostaria de agradecer a todas as pessoas que contribuíram, de alguma forma, para que o meu mestrado fosse uma época de muito aprendizado e satisfação.

À Capes pela concessão da bolsa de estudos e a FAPERJ por ter sido contemplada no programa “Bolsa Nota 10” e pela concessão da bolsa de estudos. Ao FUNBIO e ao Instituto Humanize pela oportunidade de receber o apoio financeiro ao ser selecionada no edital “Bolsas FUNBIO – Conservando o Futuro”, ainda que, devido a condições atípicas relacionadas a epidemia de COVID-19, eu tenha sido impossibilitada de realizar os campos e fazer uso da verba.

A equipe do Parque Nacional do Itatiaia por todo o apoio e hospitalidade, especialmente ao Léo Nascimento e ao Marcelo Souza Motta.

Ainda que não existam palavras suficientes no mundo para agradecê-lo, ao meu orientador Bruno H. P. Rosado que foi muito além de contribuir com a minha formação intelectual. Sua amizade, sensibilidade e empatia com seus alunos me mostram a profissional que desejo ser e me inspiram a ser uma pessoa melhor. Obrigada por acreditar em mim quando eu mais precisei, nos momentos em que eu mesma não acreditava.

Um agradecimento mais que especial a minha mãe, por ser minha eterna fonte de inspiração, por nunca medir esforços para me ajudar e me apoiar no caminho que escolhi. Pelas doses diárias de amor, café e bolo sem as quais eu não estaria aqui.

Ao meu pai, por todo apoio, por ter me mostrado a Biologia e a importância de estudar e aprender coisas novas.

Á toda a minha família pelo amor e apoio incondicional, por ter proporcionado um ambiente em que eu me sentisse livre e capaz para fazer minhas escolhas profissionais. Um agradecimento especial à minha irmã Janaína Matida por ser um exemplo feminino de profissional e compartilhar suas experiências comigo.

Á todas as minhas amigas(incluindo as minhas amadas irmãs, Ana, Janaína, Maia e Isabella, e as minhas queridas boas-íntimas, Lena e Marinês) pelo apoio, por me fazerem sentir amada, me ajudarem a acreditar mais em mim e me proporcionarem tantos momentos de amor e felicidade. Em especial à minha amiga Júlia Drummond, que se tornou minha parceira de laboratório e que desde então, sobram demonstrações de apoio e incentivo mútuo e ao meu amigo Kauan, pela paciência e boa vontade para tirar muitas dúvidas sobre o R.

Á todos os integrantes do laboratório de Ecologia Vegetal por me acolherem de coração aberto e proporcionarem um ambiente de trabalho tão amistoso. Em especial à Júlia Drummond, Yan Moraes, Bianca Zorger e Yan Nunes pelas ajudas e risadas nos trabalhos de campo, ao Thiago Amorim pela paciência, solicitude e ajuda imensurável com o R e a Iláine Matos por ter compartilhado comigo resultados da sua tese que possibilitaram a escrita da minha dissertação.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução da UERJ, a todo o corpo docente e às secretárias do PPGEE, Verusca e Sônia.

Aos professores do III Curso de Campo em Ecologia de Floresta do Sul da Bahia da Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC), por proporcionarem uma experiência única de aprendizado que foi crucial o meu desenvolvimento profissional.

Ao André Dias, pela suas imensuráveis e necessárias contribuições como revisor.

RESUMO

LIMA, Helena Roland Rodrigues. *A importância de características de flamabilidade para compreensão de resistência e resiliência de comunidades vegetais ao fogo e à seca*. 2021.68f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) - Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2021.

As mudanças climáticas têm alterado extensivamente o ambiente e dentre seus efeitos previstos está o aumento de eventos de seca e fogo. Neste sentido, o modo como as espécies lidam com estes fatores pode determinar os padrões de dominância das espécies em uma comunidade vegetal. A compreensão dos mecanismos de respostas das espécies ao fogo depende da inclusão de características funcionais (morfológicas, fisiológicas e fenológicas mensuradas no nível do indivíduo). Este trabalho buscou compreender quais são as características de resistência ao fogo, qual sua relação com os padrões de dominância das espécies e com as características de resistência a seca. A primeira hipótese é que as espécies mais resistentes ao fogo serão aquelas com maior resistência à seca indicando uma convergência das espécies para lidar com diferentes fatores a partir de uma sobreposição de estratégias. A segunda hipótese é que as espécies dominantes serão as mais inflamáveis, mas que apresentam maior investimento em estratégias de resiliência. O estudo foi desenvolvido nos Campos de Altitude do Parque Nacional de Itatiaia, localizado no estado do Rio de Janeiro, Brasil. As características funcionais de flamabilidade de 12 espécies foram medidas através de testes de ignição e combustão. Foram realizadas regressões lineares e uma análise de Componentes Principais para compreender a relação entre características de flamabilidade com características de resiliência, resistência à seca e frequência relativa das espécies. Diferentemente do esperado, as espécies mais resistentes à seca apresentaram uma alta flamabilidade decorrente de altas taxas máximas de combustão e grande proporção de biomassa queimada, e essas espécies foram as mais frequentes dos Campos de Altitude. Apesar disso, essa maior flamabilidade não está associada a uma maior resiliência. Esse estudo demonstrou que a flamabilidade deve ser encarada como uma variável teórica multidimensional e que o uso de características funcionais de flamabilidade fornece evidências mais concretas à respeito do fogo como fator chave na estruturação das comunidades vegetais. A maior frequência das espécies mais inflamáveis pode ser explicada a partir de uma estratégia rapidamente-inflamável, que promove uma maior proteção das suas gemas e tecidos meristemáticos, enquanto a explicação da diferença encontrada nos padrões de resiliência das espécies deve ser investigada a partir de outros fatores, como a proporção de reserva de carbono presente nos tecidos vegetais. Além disso, o estudo demonstrou que analisar em conjunto a resposta das espécies ao fogo e à seca pode proporcionar uma explicação mais robusta sobre os padrões de dominância encontrados, uma vez que existe uma alta probabilidade desses fatores co-ocorrerem. Portanto, considerando o contexto de mudanças climáticas, estudos que busquem compreender as diferentes dimensões da flamabilidade a partir de uma integração com a resposta à seca se mostram importantes, uma vez que as respostas das plantas a esses fatores estão associadas.

Palavras-chave: Flamabilidade. Seca. Comunidade vegetal. Resistência. Resiliência.

ABSTRACT

LIMA, Helena Roland Rodrigues. *The importance of flammability traits for understanding the resistance and resilience of plants communities to drought and fire*. 2021.68f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) - Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2021.

Climate change has extensively altered the environment and among its predicted effects are increases in drought and fire events. Thereby, the way species deal with these factors can determine the patterns of dominance of species in a plant community. Understanding response mechanisms of the species to fire can be aided through on the inclusion of functional characteristics (morphological, physiological and phenological measured at the individual level). This work aimed to understand what the characteristics of fire resistance are, as well as assessing the relationship between the patterns of dominance of the species and their characteristics of drought resistance. The first hypothesis is that the species most resistant to fire will exhibit higher drought resistance indicating a convergence of the species to deal with different factors from an overlap of strategies. The second hypothesis is that the dominant species will be the most flammable, but have greater investment in resilience strategies. The study was carried out in the Highland Grasslands of Itatiaia National Park, located in the state of Rio de Janeiro, Brazil. The functional characteristics of flammability of 12 species were measured through ignition and combustion tests. Linear regressions and principal component analysis were performed to understand the relationship between flammability characteristics and characteristics of resilience, drought resistance and relative frequency of species. Contrasting to the expectations/hypotheses, the species more resistant to drought presented a high flammability due to high maximum combustion rates and a large proportion of burned biomass, and these species were the most frequent in the Highland Grasslands. Nevertheless, this increased flammability was not associated with greater resilience. This study demonstrates that flammability should be considered as a multidimensional theoretical variable and that the use of functional characteristics of flammability provides more concrete evidence about fire as a key factor in structuring plant communities. The higher frequency of the most flammable species can be explained by a rapidly-flammable strategy, which promotes greater protection of their gems and meristematic tissues. On the other hand, difference found in the patterns of resilience of the species could be explained by other factors, such as the proportion of carbon reserve present in plant tissues. In addition, the study demonstrated that analyzing the response of species to both fire and drought can provide a more robust explanation of the patterns of dominance, since there is a high probability of these factors co-occurring. In the light of climate change, studies that seek to jointly understand the different dimensions of flammability through an integration with response to drought are crucial, since the responses of plants to these factors are associated.

Keywords: Flammability. Drought. Plant community. Resistance. Resilience.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Previsões relativas às hipóteses 1 e 2	23
Figura 2 – Localização da área de estudo	24
Figura 3 - Efeito da seca sob a vegetação dos campos de altitude do Parque Nacional do Itatiaia	25
Figura 4 - A vegetação dos Campos de Altitude do Parque Nacional do Itatiaia (Rio de Janeiro, Brasil)	27
Figura 5 - Esquema do teste de ignição	30
Figura 6 – Esquema do teste de combustão	33
Figura 7 - Conteúdo relativo de água no momento da ignição das espécies da comunidade vegetal do PNI. Letras distintas indicam diferença significativas entre médias (i.e., MLG, $p < 0,05$)	38
Figura 8 - Teor de umidade do combustível no momento da ignição das espécies da comunidade vegetal do PNI. Letras distintas indicam diferença significativas entre médias (i.e., MLG, $p < 0,05$)	39
Figura 9 - Ponto de maior perda de biomassa das espécies da comunidade vegetal do PNI. Letras distintas indicam diferença significativas entre médias (i.e., MLG, $p < 0,05$)..	40
Figura 10 - Taxa máxima de combustão das espécies da comunidade vegetal do PNI. Letras distintas indicam diferença significativas entre médias (i.e., MLG, $p < 0,05$)	41
Figura 11 - Porcentagem de biomassa queimada das espécies da comunidade vegetal do PNI. Letras distintas indicam diferença significativas entre médias	42
Figura 12 - Análise de Componentes Principais com as características funcionais de flamabilidade	45
Figura 13 - Análise de Componentes Principais com as características funcionais de resistência à seca e ao fogo	47

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Espécies coletadas, suas respectivas famílias, hábitos e frequências relativas	28
Tabela 2 – Características de resposta à seca e seus significados funcionais	31
Tabela 3 – Os valores das espécies para as características funcionais de resiliência e resistência à seca	32
Tabela 4 – Os valores das espécies para as características funcionais de flamabilidade	37
Tabela 5 – Resultados da análise de modelos lineares generalizados (MLG) e da Anova parcial (ANOVA _p) realizadas para as características funcionais de flamabilidade	38
Tabela 6 – Resultados das regressões lineares entre características de flamabilidade e frequência relativa, características de resiliência e de resistência à seca. Em negrito, as regressões que apresentaram uma relação significativa.....	44
Tabela 7 – Autovalores gerados pela Análise de Componentes Principais das características funcionais de flamabilidade	46
Tabela 8 – Autovalores gerados pela Análise de Componentes Principais das características de resistência à seca e ao fogo	48
Tabela 9 - Resultados das regressões lineares entre os scores das espécies nos eixos 1 e 2 das Análises de Componentes Principais	49

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

ACP	Análise de componentes principais
AEF	Área específica da folha
AF	Área da folha
ANOVA _p	Análise de variância parcial
CMSF	Conteúdo de massa seca foliar
CR	Capacidade de rebrotar
CRA _{ig}	Conteúdo relativo de água no momento da ignição
CRA _{ppt}	Conteúdo relativo de água no ponto de perda de turgor
DPV	Déficit de pressão de vapor
MLG	Modelos lineares generalizados
PBQ	Porcentagem de biomassa queimada
PMPB	Ponto de maior perda de biomassa
PNI	Parque Nacional de Itatiaia
TMC	Taxa máxima de combustão
TUC _{ig}	Teor de água do combustível no momento da ignição
UC	Unidade de Conservação
VR	Vigor de rebrota
Ψ_{ppt}	Potencial hídrico no ponto de perda de turgor

SUMÁRIO

	INTRODUÇÃO	12
1	CONTEXTUALIZAÇÃO TEÓRICA	12
1.1	Objetivo	22
1.2	Hipóteses	22
2	MATERIAIS E MÉTODOS	24
2.1	Área de coleta	24
2.2	Espécies amostradas	27
2.3	Características de resiliência e de resistência à seca	28
2.4	Características funcionais de flamabilidade	29
2.4.1	<u>Teste de ignição</u>	29
2.4.2	<u>Teste de combustão</u>	33
2.5	Análises estatísticas	34
3	RESULTADOS	36
3.1	Características funcionais de flamabilidade	36
3.2	Análise da variância entre as espécies de acordo com as características funcionais de flamabilidade	36
3.3	Regressões lineares das características de flamabilidade com a frequência relativa, características de resiliência e de resistência à seca	42
3.4	Análise de Componentes Principais	45
4	DISCUSSÃO	51
	CONCLUSÃO	59
	REFERÊNCIAS	60

INTRODUÇÃO

1. CONTEXTUALIZAÇÃO TEÓRICA

As ações antrópicas têm alterado ambientes naturais, afetando diretamente padrões de distribuição e abundância das espécies e interferindo nos ciclos biogeoquímicos (Chapin et al. 2000). Um dos catalisadores mais acentuados destas ações é relacionado ao aumento da concentração de dióxido de carbono e outros gases responsáveis pelo efeito estufa, com o consequente aumento da temperatura do ar (Chapin et al. 2000). De acordo com o IPCC (2014), no pior cenário projetado, a temperatura global pode ter um aumento de até 4,8°C até 2100. Os modelos globais indicam uma alteração do ciclo da água, pois o aumento da temperatura acarreta mudanças nos padrões de precipitação e evaporação, resultando em um aumento da sazonalidade, da frequência de eventos extremos (Huntington, 2006; Hegerl et al. 2019) e da aridez global (Yuan et al. 2019). Esse panorama tem como consequência uma maior frequência e intensidade dos eventos de seca em âmbito global (Dai, 2011), fazendo com que muitas áreas que atualmente já são afetadas por secas sazonais se tornem ainda mais áridas (IPCC, 2014). Pelo fato da propagação de incêndios depender diretamente de fatores climáticos a quantidade e frequência de precipitação, temperatura e umidade do ar, o aumento dos eventos de seca podem levar a intensificação de um outro fator: o fogo (Dale et al. 2001).

Devido ao fato de mudanças no regime de fogo e o aumento da intensidade e frequência das secas estar dentro do quadro de mudanças climáticas previstas (IPCC, 2014), estudos sobre os efeitos dessas alterações ambientais se mostram importantes já que elas podem levar a extinção de espécies. Isso ocorre porque as características que levam ao sucesso em determinadas condições ambientais não necessariamente levarão ao sucesso caso essas condições mudem (Garnier et al. 2016). No Brasil, a busca pela descrição das respostas das espécies é especialmente relevante considerando que é o país com o maior número de espécies no mundo (Scarano, 2019). Além disso, as previsões indicam que até no melhor cenário, o país tem alta probabilidade de ter um aumento de pelo menos 2°C na sua temperatura média até o final no século e no pior cenário, um acréscimo de 4 °C ou mais (Scarano, 2019). De acordo com o IPCC (2014), um aumento de 1°C já seria suficiente para causar efeitos negativos sobre os ecossistemas. Portanto, uma grande fração de espécies vegetais enfrenta o aumento do risco de extinção durante e além do século XXI, pois a

maioria das espécies não é capaz de mudar sua faixa geográfica de forma suficientemente rápida para acompanhar as elevadas taxas de mudanças climáticas projetadas para a maioria das paisagens (IPCC, 2014). Entre as áreas do país que estão previstas para sofrerem os maiores impactos, estão as áreas cobertas pelo bioma da mata atlântica, devido a sua longa história de destruição e seu alto grau de biodiversidade (Joly et al. 2014; Scarano, 2019). O cenário se mostra ainda mais desfavorável para as regiões montanhosas: espécies nos topos das montanhas sofrem um risco ainda maior de serem extintas devido ao seu alto isolamento (IPCC, 2014). Dentro do bioma mata atlântica e isolados acima de 1800–2000 metros de altitude no sudeste no Brasil, estão os campos de altitude (Safford, 1999b). Os maiores remanescentes destes sistemas de topo de montanha são encontrados em quatro parques nacionais – sendo um deles o Parque Nacional de Itatiaia, localizado no complexo da serra da Mantiqueira no sul do estado do Rio de Janeiro (Safford, 1999b). São considerados campos úmidos subalpinos que possuem uma vegetação constituída predominantemente por gramíneas e arbustos, com elevado número de espécies endêmicas (Safford, 1999a). O clima é amplamente dominado por influências subtropicais e temperadas, possuindo sazonalidade climática fortemente marcada (Safford, 1999a). No inverno, ocorre uma estação seca de um a três meses, e associado a esse período está a ocorrência das queimadas, que constituem a maior preocupação dos gestores das unidades de conservação presentes nesses ambientes (Safford, 2001).

De acordo com Aximoff e Rodrigues (2011), os campos de altitude sofrem há mais de um século com a presença do fogo e a vegetação ressecada durante a estação seca facilita a ocorrência desse distúrbio. Além disso, muitos proprietários rurais com terras inseridas em áreas campestres que fazem fronteira com os campos utilizam fogo em seu manejo, aumentando o risco do fogo atingir áreas protegidas. Em particular o Parque Nacional do Itatiaia apresenta ao longo de sua história episódios de incêndios extensos e duradouros, e Aximoff & Rodrigues (2011) sugerem padrão de ocorrência trienal para os grandes incêndios, ainda que em áreas não sobrepostas. Segundo Safford (2001), as espécies do estrato herbáceo, como as gramíneas, são as que se restabelecem mais rapidamente e dominam o ambiente pós-fogo em detrimento de outras espécies de crescimento mais lento. Apesar de toda a biodiversidade encontrada atualmente no parque ser resultante de um longo histórico de convívio com o fogo, o aumento da intensidade e frequência de sua ocorrência podem acarretar mudanças significativas na composição da vegetação de campos de altitude (Aximoff e Rodrigues, 2011; Safford 2001). Ainda de acordo com o autor, a frequência dos

incêndios tem aumentando pela ação humana e pouco se sabe sobre o regime natural de fogo da região. Apesar disso, Safford (1999) identificou similaridades climáticas e vegetacionais entre os campos de altitude do Brasil e os páramos andinos, regiões montanhosas que ocorrem a altitudes ainda maiores. Dessa maneira, Cochrane (2009) relata que evidências de incêndios recentes em áreas que não têm presença humana, e incêndios antigos que antecedem sua ocupação mostram que o fogo natural nessas regiões é possível considerando os raios como fonte de ignição. Muitas dessas regiões experimentam uma alta frequência de tempestades com raios, porém, pelo fato das tempestades ocorrerem no verão, época em que normalmente a vegetação está úmida, a maioria dos pesquisadores consideram muito baixa a probabilidade dos raios iniciarem incêndios nos páramos. No entanto, uma grande complexidade de fatores meteorológicos, geográficos e ecológicos determinam essas regiões, existindo a possibilidade de raios ocorrerem sem a presença de chuva, além da possibilidade do incêndio começar em pequenas manchas de vegetação seca que podem queimar sem necessariamente produzir chamas por semanas até que as condições climáticas permitam o início das chamas.

Apesar do fogo ser considerado parte fundamental de determinados ecossistemas, uma mudança no seu regime e intensidade pode ter consequências negativas para ecossistemas naturais (McLauchlan et al. 2020). Mundialmente, áreas que tiveram o maior aumento nos índices de perigo de incêndio no período de 1979 a 2013 foram locais aonde a temperatura, umidade, e regime de precipitação sofreram as alterações mais expressivas (Jolly et al. 2015). Nas florestas dos Estados Unidos, um aumento no déficit de pressão de vapor (DPV) – que também tem aumentado globalmente e, por si só, contribui para a mortalidade vegetal em função da maior perda de água (Grossiord et al. 2020) - foi responsável por praticamente dobrar a área atingida pelo fogo, levando a um adicional de 4,2 milhões de hectares queimados no período de 1979 a 2015 (Abatzoglou e Williams, 2016). Particularmente, em 2002, ocorreu o pior incêndio da história do estado do Colorado (EUA), em um ano de seca severa com valores muito altos de DPV (Seager et al. 2015). O aumento da flamabilidade de um sistema está relacionado ao fato da vegetação, que atua como combustível para os incêndios, se tornar mais seca durante os períodos de maior aridez (Nolan et al. 2020). Devido ao alto calor específico da água, uma grande quantidade de energia é necessária para que ela passe do estado líquido para vapor. Enquanto toda a água não é evaporada, a energia presente no sistema fica concentrada na mudança de estado físico da água e a temperatura do combustível não ultrapassa a temperatura do calor latente da água - 100°C (Cochrane, 2009). Dessa maneira, a temperatura necessária para promover a ignição da

biomassa vegetal – em torno de 350 °C - não é atingida até que toda a água seja removida dos tecidos vegetais. Isso significa que um menor conteúdo de água diminui a energia necessária para que a ignição ocorra (Cochrane, 2009). Além disso, a maior mortalidade e queda foliar relacionadas a seca (Chaves et al. 2003; Nepstad et al. 2001) aumenta a quantidade de combustível na forma de serrapilheira (i.e. galhos e folhas), que atingem níveis ainda mais baixos de desidratação (Nolan et al. 2020) e proporcionam uma rápida combustão (Brando et al. 2014). De acordo com Cochrane (2009), o alto teor de umidade de sistemas de alta biomassa como as florestas tropicais, contribuem fortemente para que elas possam existir com uma rara presença de fogo. Devido a sua alta produtividade, há uma grande quantidade de combustível potencial para ser incendiado, mas esses combustíveis não estão disponíveis para queimar a não ser que ocorram condições de secas muito severas (Cochrane, 2009). Nesse contexto, durante a seca de 2007 no sudeste da Amazônia, uma maior mortalidade de árvores e área de floresta queimada foi associada a condições microclimáticas atipicamente secas e quentes, além da maior quantidade e baixo teor de umidade nos combustíveis finos (<13%) (Brando et al. 2014).

De acordo com a definição de Grime (1977), o fogo pode ser classificado como um distúrbio, uma vez que a sua passagem é frequentemente associada a uma alta perda de biomassa (McLauchlan et al. 2020; Brando et al. 2019; Brando et al. 2014, Cochrane, 2003; Nepstad et al. 2001), sendo um dos mais importantes processos atuantes na diversidade dos ecossistemas terrestres (Bond et al. 2005). Os incêndios consomem os combustíveis vivos e mortos dos vegetais, podendo levar a mortalidade imediata através da combustão de partes imprescindíveis para a sobrevivência da planta (Bär et al. 2019). O fogo também tem efeitos que não são imediatamente letais, como a necrose nas folhas ou nos tecidos de condução devido ao calor, mas que podem posteriormente causar um colapso em vias fisiológicas fundamentais, além de aumentar a suscetibilidade a ataques bióticos. (Bär et al. 2019). Por exemplo, uma necrose no floema de uma árvore pode interromper o aporte de carbono para as raízes, e quando suas reservas acabam a produção de raízes finas cessa e a árvore morre por estresse hídrico (Michaletz e Johnson, 2007). A temperatura considerada necessária para causar a desnaturação de proteínas e necrose de tecidos vegetais é de 60°C e temperaturas das chamas nos incêndios florestais podem chegar até 1000°C (Michaletz e Johnson, 2007). Além disso, a passagem do fogo em florestas pode causar modificações microclimáticas (i.e. acréscimo no DPV) promovendo o aumento da mortalidade mesmo depois dele já ter se extinguido e levando a um feedback positivo para o próprio fogo (Brando et al. 2014). A

derrubada de árvores causada pelos incêndios resulta na abertura do interior da floresta para um maior aquecimento e aridez, além de causar uma maior deposição de combustíveis mortos no chão da floresta, o que resulta em um sistema mais inflamável (Nepstad et al. 2001). O modo como as plantas respondem ao fogo e os seus efeitos sob um ecossistema variam de acordo com as características do seu regime local, que são determinados pela sua frequência, intensidade, altura e duração (Archibald et al. 2013; McLauchlan et al., 2020).

Os aumentos do evento de seca são uma preocupação para a ecologia pois a água é crucial para a sobrevivência das plantas e para seu crescimento, assim como para a captação de carbono para a fotossíntese. A definição do termo seca pode variar de acordo com o interesse do estudo (Slette et al. 2019) mas comum a todos os tipos de seca é o fato deles resultarem de um decréscimo da disponibilidade de água para um determinado processo (Wilhite e Glantz, 1985). Essa maior escassez hídrica pode ocorrer tanto pela diminuição da entrada de água no sistema (i.e. decréscimo nas taxas de precipitação), como pelo aumento da sua demanda (i.e. acréscimo nas taxas de evapotranspiração; Fu & Feng, 2014). Dessa maneira, pelo fato das plantas enfrentarem, através dos seus estômatos, a demanda conflitante de absorver gás carbônico da atmosfera enquanto limitam a perda de água, os mecanismos para tolerar períodos de maior escassez hídrica podem levar a limitação do seu crescimento (McDowell et al. 2008). Por exemplo, para diminuir a perda de água algumas plantas reduzem sua condutância estomática (McDowell et al. 2008), podendo levar a uma diminuição da taxa fotossintética e menor incremento de biomassa (Zhao et al. 2013). Um experimento de exclusão de chuva na Amazônia demonstrou que a produtividade primária diminuiu significativamente (41%) em resposta a uma seca intensa e prolongada (Brando et al. 2008). Apesar de muitas plantas possuírem estratégias para lidar com épocas de menor disponibilidade de água (Gupta et al. 2020), esses mecanismos para tolerar o déficit hídrico podem falhar quando esses períodos são muito severos, e o sistema hidráulico ser danificado (Brando et al. 2019). Um dano no sistema hidráulico da planta pode levá-la a perder folhas ou galhos (Brando et al. 2019), e em casos mais extremos podem resultar na morte do indivíduo por falha hidráulica (McDowell et al. 2008). Além disso, a seca pode causar a morte de plantas deixando-as mais suscetíveis a ataques de agentes bióticos (i.e. insetos, patógenos) e por privação de carbono quando a atividade fotossintética diminui drasticamente em função do fechamento estomático (McDowell et al. 2008). Essa relação positiva entre a severidade da seca e taxas de mortalidade é observada em estudos nas florestas da Amazônia (Brando et al. 2014; Nepstad et al. 2007) e em análises globais incluindo diversos biomas (Greenwood et al.

2017). Nesse contexto, a seca pode levar indivíduos e espécies ao stress já que induz a uma limitação na produção de biomassa da planta, mas também pode se tornar um distúrbio, ao causar a sua perda parcial ou total (Grime, 1977)

A dimensão da diversidade biológica que trata das características associadas com a resposta das plantas aos fatores ambientais, como recursos e distúrbios, e das características que determinam o efeito das plantas sobre o funcionamento dos ecossistemas é chamada de diversidade funcional (Lavorel e Garnier 2002). A diversidade funcional é medida através da variação dos valores das características dos indivíduos que co-ocorrem (Dias et al. 2013). Dessa forma, as características funcionais podem ser definidas como qualquer característica morfológica, fisiológica ou fenológica que afete o fitness mensurável a nível individual (Violle et al. 2007). A abordagem funcional se mostra extremamente importante para compreender os efeitos que as mudanças ambientais previstas para o futuro terão sobre as espécies, pois sua dimensão depende da caracterização das respostas das espécies aos fatores ambientais. Neste sentido, características funcionais possuem uma relevância ecológica e por isso podem ser usadas para descrever respostas nos níveis de população, comunidades e ecossistema (Rosado et al. 2016a). Dessa maneira, características hidráulicas têm sido relatadas como boas descritoras da resposta das plantas à seca, pois refletem o modo como as plantas utilizam esse recurso a partir de uma abordagem mecânica e podem descrever a capacidade das plantas em lidar com a menor disponibilidade hídrica (Brodribb, 2017). Por exemplo, a perda de turgor é um eficiente indicador de estresse hídrico da planta, pois o turgor é responsável pela expansão e estrutura de todas as células vegetais e sua perda resulta diretamente na perda da função celular (Martin et al. 2001). Consequentemente, o potencial hídrico no qual ocorre o ponto de perda de turgor (Ψ_{ppt}) é considerado uma característica chave para descrever a tolerância das plantas à seca (Bartlett et al. 2015). Quanto mais negativo o Ψ_{ppt} das folhas de uma planta, por exemplo -10 MPa, maior a sua tolerância à seca já que ela será capaz de manter processos fisiológicos em função da manutenção do turgor celular, mesmo em elevado grau de déficit hídrico (Bartlett et al. 2012). Já as características que medem as respostas das plantas ao fogo, denominadas características de flamabilidade, devem ser capazes de descrever o quão inflamáveis são os tecidos vegetais. A flamabilidade é amplamente definida como a propensão à queima de um determinado material (Pérez-Harguindeguy et al. 2013), e possui quatro propriedades: ignição, combustão, sustentabilidade e consumibilidade (Anderson, 1970; Martin, 1994). Dessa forma, a propensão à queima de um organismo é medida através do quão fácil ele atinge a ignição, o quão intensa é sua

combustão, o tempo em que o fogo se sustenta aceso em seus tecidos, e pela proporção do seu material que é consumido pelo fogo (Anderson, 1970, Martin et al. 1994). A flamabilidade das espécies varia de acordo com suas características físicas, químicas e estruturais (Keeley et al. 2011) que resultarão em diferentes capacidades de absorver e transferir calor (Michaletz e Johnson, 2007). Devido ao fato da flamabilidade ser fortemente influenciada pelo conteúdo de água do combustível, características que influenciam na manutenção do status hídrico de uma planta podem estar associadas a resposta das plantas ao fogo (Nolan et al. 2020). Dessa forma, uma característica funcional como Ψ_{ppte} conteúdo relativo de água da folha no momento da ignição (i.e. que demonstra o quanto de água a planta teve que perder para que acendesse) se mostram eficientes para descrever a resposta das espécies ao fogo (Cardoso et al. 2018) e podem ser um reflexo da resposta das plantas à seca.

A interação de diferentes respostas à múltiplos fatores, bióticos e abióticos, ocorre pois esses fatores atuam simultaneamente sobre os indivíduos, e a resposta de um organismo envolve uma combinação de características que integra diferentes aspectos do ambiente (Garnier et al. 2016). Porém, pelo fato dos organismos possuírem uma potencialidade limitada em relação as suas respostas evolutivas, essas combinações de características resultam em demandas conflitantes (i.e. *trade-offs*) que moldam o fitness dos indivíduos em um determinado local (Grime e Pierce, 2012). Dessa maneira, é possível fazer previsões de conjuntos viáveis de características que impactam o fitness e a sobrevivência das plantas, resultando no agrupamento funcional das espécies que refletem as estratégias ecológicas. Esse conceito promove a síntese de informações relativas a um número de características e espécies, potencializando a produção do conhecimento a partir da abordagem comparativa. Dentre os modelos propostos para explicar o agrupamento funcional das plantas, está a teoria do triângulo “CSR” criado por Grime (1977). De acordo com essa teoria, as principais forças seletivas que determinam as estratégias dos organismos são a disponibilidade de recursos do ambiente e a frequência e intensidade dos distúrbios a qual ele está exposto (Grime & Pierce, 2012). A teoria triangular CSR foi um aprimoramento do modelo r/K desenvolvido por MacArthur e Wilson (1967), que considerava que os organismos estavam divididos entre os que investiam sua energia na otimização da obtenção de recursos (seleção K) e os que usavam sua energia principalmente para se reproduzir (seleção r). Nesse contexto, Grime (1977) questionou se a vantagem dos organismos K poderia ser não apenas pela sua alta capacidade de adquirir recursos em ambientes produtivos, mas pela habilidade de persistir em condições de escassez de recursos (Grime e Pierce, 2012). A partir dessa ideia, Grime (1977)

postulou a existência de três estratégias primárias em função da combinação de dois fatores: distúrbio e disponibilidade de recursos: i) ambientes com alta disponibilidade de recursos e baixa intensidade de distúrbios, que selecionam organismos competidores (C); ii) ambientes com baixa disponibilidade de recursos, e baixa frequência de distúrbios, que selecionam organismos de vida longa tolerantes ao estresse (S) causado pela baixa produtividade do ambiente iii) ambientes com alta disponibilidade de recursos porém com alta intensidade de distúrbio, que selecionam organismos ruderais, com alta capacidade regenerativa (R). Dessa maneira, houve o reconhecimento da estratégia S situada no extremo do uso conservativo dos recursos, a estratégia R situada no extremo do uso aquisitivo dos recursos e a estratégia C ocupando uma posição intermediária.

A partir dessas observações, Pierce et al. (2017) criaram um método para calcular as estratégias propostas por Grime (1977) baseado em três características funcionais: área da folha (AF) –representando o eixo relacionado ao tamanho –área específica da folha (AEF) e o conteúdo de massa seca foliar (CMSF) - indicando os dois extremos do espectro econômico foliar (Díaz et al 2016). Desse modo, as espécies podem ser posicionadas no triângulo CSR com base nas suas proporções de cada uma das três estratégias. Dessa maneira, de acordo com o pressuposto formado pela teoria de Grime (1977), essas três características podem ser utilizadas para descrever o uso de recurso das plantas. Por exemplo, valores mais altos de CSMF combinados a menores valores de AF, associados a redução na transpiração, estão ligados a uma taxa de crescimento relativa mais lenta, e conseqüentemente, a uma estratégia conservativa do uso de recursos (Wright et al. 2004) e por isso refletem a reposição das plantas a disponibilidade hídrica (Engelbrecht e Kursar, 2003).

Grime (1977) postulou que organismos ruderais possuem uma estratégia aquisitiva de obtenção de recursos, ou seja, possuem altas taxas de aquisição de recursos e de reprodução. Por isso, de maneira geral, a estratégia R é relacionada a mecanismos de resiliência, que é a capacidade de recuperar rapidamente sua função após períodos desfavoráveis. (O’Grady et al. 2013). Uma característica que proporciona uma rápida recuperação de biomassa, aspecto de uma estratégia aquisitiva e tem sido uma das principais características associadas a mecanismos de resiliência ao fogo e a seca é a capacidade de rebrotar, evidenciando a importância da inclusão das características regenerativas nos estudos sobre resposta a perturbações ambientais (Pausas & Keeley, 2017; Zeppel et al. 2015). Já os organismos de estratégia S, que possuem uma baixa taxa de reprodução e estratégia conservativa de obtenção de recursos, investem sua energia para persistir durante períodos desfavoráveis sem que haja

perda de função, e estão associados a mecanismos de resistência (O'Grady et al. 2013). Possuir uma casca espessa, por exemplo, pode ser resultado de uma estratégia conservativa de obtenção dos recursos pois representa um investimento em proteção de tecidos vitais e tem sido relatada como uma característica de resistência tanto à seca quanto ao fogo (Maracahipes et al. 2018; Ratnam et al. 2019). Os mecanismos que proporcionam a sobrevivência das espécies a frente as perturbações ambientais determinam a estabilidade da comunidade em que estão inseridas. Consequentemente, a estabilidade de uma comunidade pode estar relacionada a sua capacidade de manter a sua composição e biomassa diante das mudanças ambientais (resistência) ou a capacidade de recuperar essa composição e biomassa (resiliência - Grime, 2000). Nesse contexto, uma comunidade pode atingir uma alta estabilidade a partir de dois diferentes mecanismos: uma alta resistência ou alta resiliência, que representam indivíduos com estratégias distintas no espectro triangular CSR.

O processo de montagem das comunidades locais é visto como o resultado do efeito de sucessivos fatores ambientais que agem como filtros sobre o pool regional de espécies, representados pelas condições climáticas, regime de distúrbio e pelas interações bióticas operando em escalas espaciais diferentes (Diaz, 1998). O conjunto de fatores ambientais que permitem que uma espécie satisfaça suas necessidades mínimas a ponto de uma população local crescer (características de resposta), somado aos efeitos que essa espécie exerce sobre esses mesmos fatores (características de efeito) define o seu nicho ecológico (Chase e Leibold, 2003; Rosado et al. 2016a). Apesar de haver um extenso debate na ecologia que discute a importância de processos estocásticos na estruturação das comunidades vegetais, é possível observar padrões espaciais na variação de características que fornecem evidências de processos não-neutros influenciando nessas distribuições (Díaz et al. 2016; Keeley et al. 2011; Rosado et al. 2016b, Cavender-Bares et al. 2004). O conceito de nicho ecológico nos auxilia na compreensão da importância dos filtros ambientais na montagem das comunidades e é o que nos possibilita fazer previsões relacionadas a mudanças climáticas. Nesse contexto, as características de resposta a seca, sejam elas de resistência (Bartlett et al. 2015) ou resiliência (Zeppel et al. 2015), têm se mostrado importantes para a determinação de padrões nas comunidades vegetais, e consequentemente, essenciais para prever impactos que serão causados pela provável diminuição da disponibilidade hídrica. O mesmo pode ser dito para o fogo: estudos tem relatado a importância desse fator para estruturação das comunidades de plantas (Cavender-Bares e Reich, 2012; Peterson e Reich, 2008) e diferenças nos *feedbacks* da vegetação e taxas de recuperação pós incêndio influenciam como diferentes paisagens irão

responder a uma intensificação da sua atividade a medida que temperatura aumenta (McLauchlan et al. 2020; Safford, 2001). Possuir uma alta flamabilidade, por exemplo, tem sido relatada como um mecanismo que oferece vantagens em comunidades dependentes do fogo e que pode ter evoluído como uma adaptação (Bond e Midgley, 1995; Keeley et al. 2011). Gagnon et al. (2010) sugere que em regimes de fogo frequentes e de baixa intensidade, características que proporcionam baixa resistência ao fogo e se traduzem em uma combustão rápida podem acelerar a passagem do fogo e reduzir a mortalidade de órgãos ou sementes abaixo do solo. Além disso, quando de alta intensidade, poderia aumentar os danos causados a possíveis competidores, contribuindo para a sobrevivência de espécies que possuam características regenerativas, como a capacidade de rebrotar (Bond e Midgley, 1995). Em terras áridas e semiáridas, a distribuição de arbustos e gramíneas é, em grande parte, controlada pela frequência do fogo, pois o aumento da sua frequência cria uma vantagem competitiva a favor das gramíneas. Assim, um *feedback* positivo é formado, pois um aumento da frequência de fogo leva a condições mais favoráveis para gramíneas que, por sua vez, mantêm o estado de alta frequência de fogo devido à sua maior flamabilidade (Hély et al. 2019).

Diante de todo o cenário exposto acima, a comunidade vegetal dos Campos de Altitude do Parque Nacional de Itatiaia se mostra um eficiente objeto de estudo para investigação da resposta das plantas ao fogo e a seca. Principalmente, devido as previsões realizadas por Lyra et al. (2018) para a região aonde o PNI está inserido, que indicam um aumento na temperatura de até 8°C até o final do século no pior cenário e uma forte redução da precipitação durante a estação chuvosa (dezembro a fevereiro). Apesar de haver um aumento da precipitação na época seca (junho a agosto) tornando o mês de julho o mais chuvoso, uma redução da precipitação anual em mais de 50% é prevista com aumento de dias secos consecutivos. Além disso, ocorrerá um aumento dos dias com onda de calor e dos extremos de precipitação. É importante ressaltar que os campos de altitude possuem uma grande vulnerabilidade as mudanças climáticas, associada à sua distribuição geográfica restrita e disjunta e aos seus altos índices de endemismo (Assis e de Mattos, 2016). Além disso, migração altitudinal tem sido relatada como resposta de diversas espécies as mudanças climáticas, o que não é possível para as que já ocorrem nas mais regiões mais altas (Assis e de Mattos, 2016). Somado a isso, apesar de haver muita informação sobre os impactos que a seca ou o fogo tem sobre a vegetação, medir respostas baseadas no impacto de perturbações agindo separadamente, não captam possíveis alterações causadas por interações entre múltiplos tipos

de perturbação (Batllori et al. 2017). Ainda que esses fatores ambientais sejam constantemente associados e existam evidências indicando uma convergência da resposta das espécies a esses filtros, a influência de possíveis interações entre estresses e distúrbios na montagem das comunidades vegetais permanece como uma lacuna na ecologia.

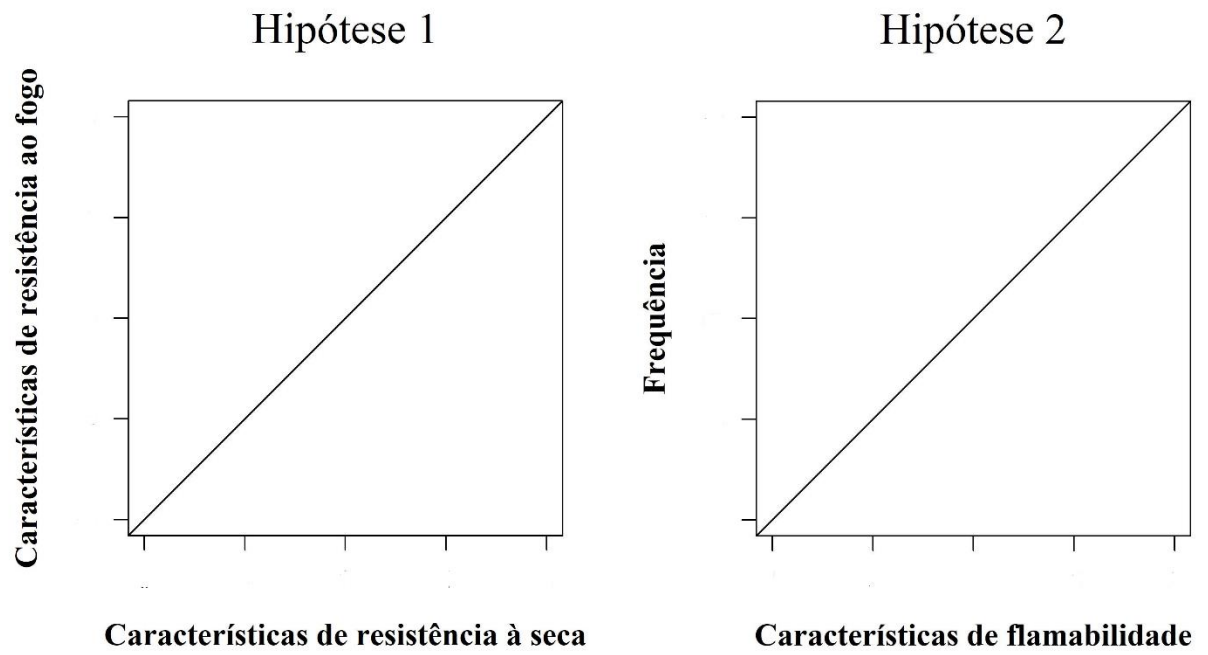
1.1 **Objetivo:**

O objetivo desse trabalho é reconhecer quais são as espécies que possuem características funcionais que fornecem maior resistência ao fogo, observar se são as mesmas espécies com características de tolerância a seca, e com isso descobrir quais são as plantas que possuem maior vulnerabilidade diante desse cenário de mudanças climáticas que tem como consequência o aumento da seca e do fogo.

1.2 **Hipóteses:**

A minha primeira hipótese é que as espécies mais resistentes ao fogo serão aquelas com maior resistência à seca indicando uma convergência das espécies para lidar com diferentes fatores a partir de uma sobreposição de estratégias (Figura 1). A segunda hipótese é que as espécies dominantes serão que apresentam características mais inflamáveis, mas que estarão com maior capacidade de rebrota e crescimento rápido, representando o investimento em estratégias de resiliência. Em contrapartida, espécies mais tolerantes ao fogo (e seca) serão menos dominantes por investirem em tecidos e estratégias de sobrevivência. (Figura 1)

Figura 1 - Previsões relativas às hipóteses 1 e 2:



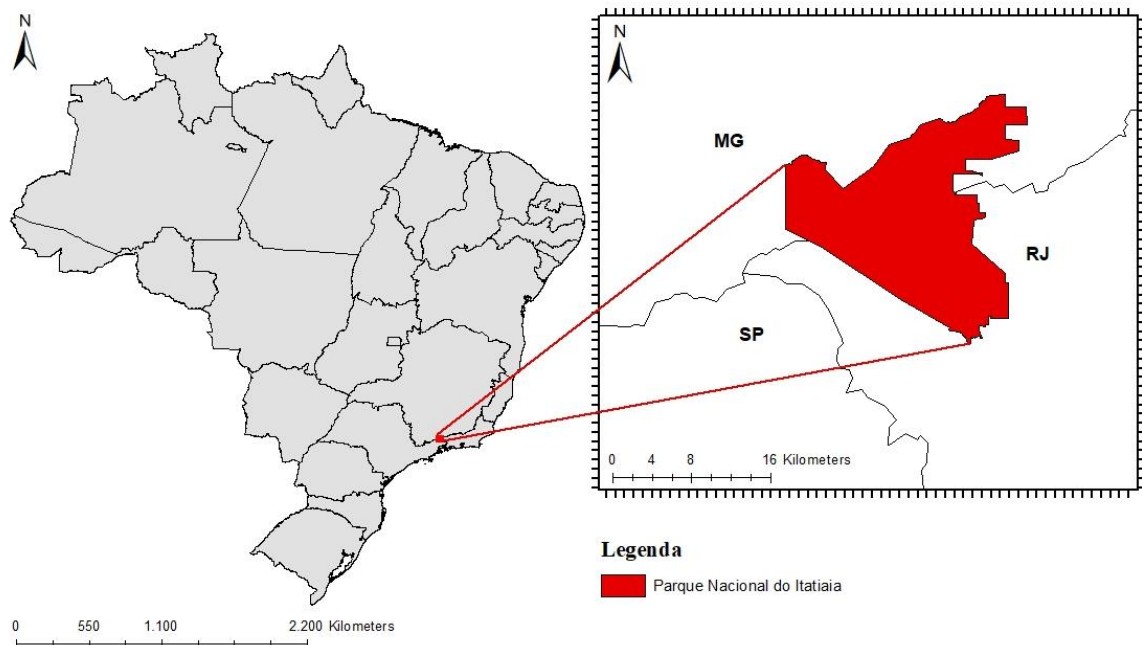
Fonte: A autora, 2020.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Área de coleta:

O estudo foi desenvolvido nos campos de altitude do Parque Nacional de Itatiaia – PNI (Figura 2), que foi a primeira unidade de conservação criada no Brasil e protege um expressivo remanescente do Bioma Mata Atlântica (Tomzhinski et al. 2012). Sua prioridade para conservação se deve a sua extensa variação altitudinal que permite abrigar ecossistemas diversos, desde áreas de floresta ombrófila densa até campos de altitude (Tomzhinski et al. 2012). Além disso, nessa região nascem rios afluentes de duas importantes bacias hidrográficas do país: as do Rio Paraíba do Sul e Paraná (Tomzhinski et al. 2012). A parte alta do PNI está localizada na porção central da Serra da Mantiqueira, entre os municípios de Itatiaia (RJ) e Itamonte (MG).

Figura 2 - Localização da área de estudo:



Legenda: a unidade de conservação federal do Parque Nacional do Itatiaia (PNI - 22°22'24,3"S 44°42'16,9"O) indicada em vermelho, aonde está inserida a área de estudo. O PNI está localizado na divisa entre os estados do Rio de Janeiro (RJ), Minas Gerais (MG) e São Paulo (SP).

Fonte: A autora, 2020.

O planalto Itatiaia tem altitude média de cerca de 2400 m, apresenta uma média de temperatura anual de 18°C, precipitação média anual de 2400 mm e clima marcadamente sazonal (Segadas-Vianna & Dau 1965; Safford 1999). A estação seca ocorre entre junho e agosto com a precipitação atingindo <50mm por mês. Durante a estação seca, chove apenas 5,7% da quantidade média anual de precipitação e no mês de julho, que é o mais seco, a precipitação é dez vezes menor que no mês mais chuvoso (Segadas-Vianna e Dau, 1965). Durante o período seco a radiação aumenta, a taxa de evaporação média ultrapassa em 100 mm a taxa de precipitação e é em torno do dobro da que ocorre na estação chuvosa (Figura 3, Segadas-Vianna e Dau, 1965). No inverno, temperaturas abaixo de 0°C são comuns e ocorrem aproximadamente 56 dias de geada (Alves et al. 2016, Segadas-Vianna e Dau. 1965). Estas áreas apresentam um alto índice de erosão como consequência das elevadas altitudes e do relevo movimentado, estas áreas apresentam um alto índice de erosão, e afloramentos rochosos são comumente observados (Benites, 2007). Os solos são rasos e finos, por vezes formado apenas por uma camada orgânica sobre a rocha (Benites, 2007) e nessas áreas mais elevadas ou com maior declividade predominam os Neossolos Litólicos (Giovanetti-Alves, 2016). Fragmentos que possuem vegetação arbustiva e arborea ocorrem sobre solos mais espessos (cerca de 1 m ou mais de profundidade) e um pouco menos arenosos, chamados Cambissolos Húmicos (Benites, 2007).

Figura 3 - Efeito da seca sob a vegetação dos campos de altitude do Parque Nacional do Itatiaia:



Legenda: A – a espécie *Paepalanthus itatienses* no início da estação seca, em junho de 2019. B – a espécie *Paepalanthus itatienses* no final da estação seca, em agosto de 2019.

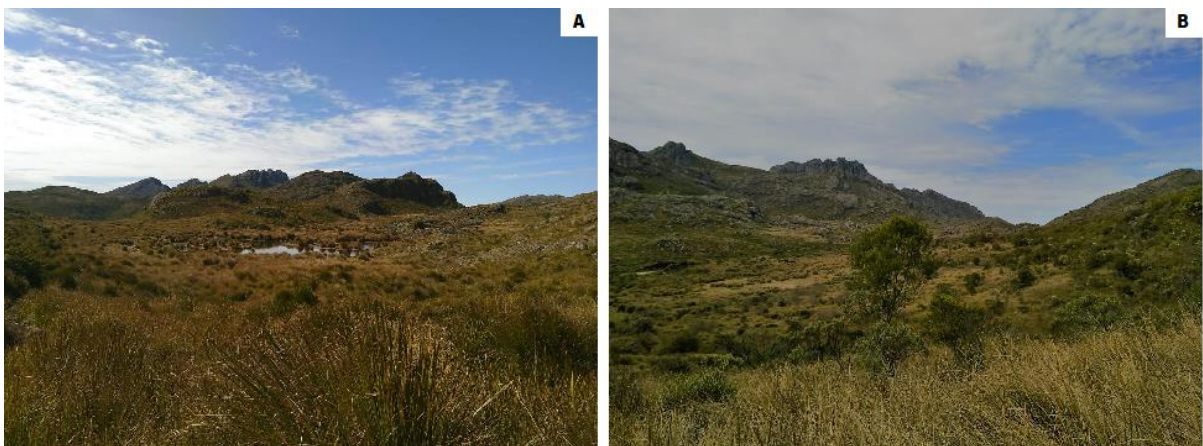
Fonte: A autora, 2019.

Além disso, como mencionado anteriormente, nessa UC também são relatados eventos de queimada e os meses considerados mais críticos para o fogo no PNI são os meses de julho, agosto, setembro e outubro, com o pico de números de ocorrências em agosto e maior área queimada em setembro (Aximoff e Rodrigues, 2011; Tomzhinski et al. 2012). Tomzhinski et al. (2012) relata que os ambos os meses são críticos para os incêndios no PNI, mas a primeira quinzena de setembro representa a parte final do período seco, quando o teor de umidade da vegetação apresenta seus níveis mais baixos devido a baixa pluviosidade dos meses antecedentes. Grande parte dos anos com incêndios de grande proporção aconteceram em anos em que a precipitação acumulada de julho, agosto e setembro foram mais baixas que a média (Tomzhinski et al. 2012). No período de 2001 a 2008, mais de 3.000ha foram queimados e foram relatados 237 incêndios, mais que o dobro do número de incêndios que ocorreram desde a criação da UC até o ano de 2000 (Aximoff e Rodrigues, 2011). Todavia, o número de incêndios não está relacionado com a extensão da área queimada, já que em 1988 um único incêndio queimou uma área de 4.000ha (Aximoff e Rodrigues, 2011). O setor que apresenta maior incidência de queimadas é a parte norte do PNI, que compreende áreas acima de 1600m, o que por consequência torna os campos de altitude a fitofisionomia mais atingida pelo fogo nessa UC (Aximoff e Rodrigues, 2011). Essa área sofre com os impactos das atividades agropecuárias do seu entorno e com a situação fundiária irregular de terras dentro do PNI (Aximoff e Rodrigues, 2011).

A vegetação da parte alta do PNI distingue-se fitofisionomicamente da formação florestal que origina sua matriz por fatores relacionados ao clima e às condições do solo (Rizzini, 1997). Segundo Giovanetti-Alves (2016) ocorre uma predominância da forma de vida hemicriptófita (44%), seguida por nanofanerófitos (35%), geófitos (8%), caméfitos (8%), terófitos (4%) e lianas (1%). Safford (2007) relatou uma taxa de endemismo de 7% para o planalto do PNI. A flora foi descrita por Brade (1956), que observou uma área de predominância da fisionomia campestre (Figura 4), onde ocorrem principalmente ervas e arbustos, com algumas árvores isoladas ou formando ilhas de vegetação em locais específicos. Entre as famílias com maior número de espécies estão as famílias Poaceae e Asteraceae. As três espécies consideradas dominantes são as gramíneas *Chusquea pinifolia*, e *Cortaderia Modesta*, além da Cyperaceae *Machaerina ensifolia* comumente encontrada em conjunto com a segunda formando um pseudotronco. Entre as espécies arbustivas o gênero *Baccharis* é especialmente representado, mas além dele se encontram também, por exemplo,

representantes da família Melastomataceae e Myrtaceae, muitas vezes misturadas com *Chusquea pinifolia* ou formando ilhas de vegetações com árvores maiores como as do gênero *Roupala* sp. ou *Weinmania* sp. Poucas espécies trepadeiras são encontradas e as poucas árvores nestas altitudes são cobertas de líquens e musgos. Além disso encontram-se subarbustos e ervas com folhas ou ramos em forma de roseta, como *Eryngium glaziovianum* e *Paepalanthus itatiaiensis*. Brade (1956) observou que a maioria das plantas tem características xerofíticas que as possibilitam resistir, não só à insolação forte e aos ventos, com também às épocas secas dos meses de inverno. Além disso, muitas plantas se regeneraram e floresceram após o fogo, principalmente representantes das famílias Poaceae, Cyperaceae e Asteraceae (Aximoff, 2007). Em relação as espécies dominantes, *Cortaderia modesta*, *Machaerina ensifolia* e *Chusquea Pinifolia* rebrotam logo após o incêndio (Aximoff, 2007), sendo que as duas primeiras têm floração induzida pelo fogo (Brade 1956).

Figura 4 - A vegetação dos Campos de Altitude do Parque Nacional do Itatiaia (Rio de Janeiro, Brasil):



Legenda: A - os campos graminóides dos campos de altitude do Parque Nacional do Itatiaia, B – a vegetação arbustiva dos campos de altitude do Parque Nacional do Itatiaia.

Fonte: A autora, 2019.

2.2 Espécies amostradas:

O presente projeto utilizou 13 espécies (Tabela 1) que apresentam diferentes hábitos e diferentes graus de frequência relativa na área de estudo. As coletas foram realizadas no período de maio a agosto de 2019.

Tabela 1 - Espécies coletadas, suas respectivas famílias, hábitos e frequências relativas:

Espécie	Família	Hábito	F (%)
<i>Achyrocline satureioides</i> (Lam.) DC.	Asteraceae	Herbácea	10,67
<i>Baccharis uncinella</i> DC.	Asteraceae	Arbusto	33
<i>Chionolaena capitata</i> (Baker) Freire	Apocynaceae	Subarbusto	9
<i>Chusquea pinifolia</i> (Nees) Nees	Poaceae	Herbácea	19,33
<i>Cortaderia modesta</i> (Döll.) Hack	Poaceae	Herbácea	80
<i>Eryngium glaziovianum</i> Urb	Apiaceae	Herbácea	49
<i>Gamochaeta purpurea</i> (L.) Cabrera	Asteraceae	Herbácea	1,67
<i>Hypochaeris lutea</i> (Vell.) Britton	Asteraceae	Herbácea	1,67
<i>Leptostelma maximun</i> D. Don	Asteraceae	Herbácea	8,33
<i>Machaerina ensifolia</i> (Boeckeler) T. Koyama	Cyperaceae	Herbácea	83,67
<i>Mikania glaziovii</i> Baker	Asteraceae	Liana	2
<i>Paepalanthus itatiaiensis</i> Ruhland	Eriocaulaceae	Herbácea	14,33
<i>Pleroma hospita</i> (Schrank et Mart. ex DC.) Triana	Melastomataceae	Arbusto	47,33

Legenda: Os dados de frequência relativa (F) foram obtidos por Matos et al. (2020).

Fonte: A autora, 2020.

2.3 Características de resiliência e de resistência à seca:

As medidas das características de resiliência e resistência à seca (Tabela 2 e 3) foram realizadas por Matos et al. (2020). Foram coletados ramos (ou o indivíduo inteiro para herbáceas) de 10 indivíduos por espécie e rehidratados por 2h. Cinco folhas maduras (excluindo o pecíolo) foram amostradas por indivíduo para determinar a massa fresca saturada de água (0,01 g), e posteriormente foram escaneadas (resolução de 300 dpi) para obter a área da folha (LA), usando o software Image J versão 1.48, e estufa a 50 °C por 72 h foi usada para determinar a massa seca. AF, massa fresca e seca foram então usadas para obter a área específica da folha (AEF), e o conteúdo de massa seca foliar (CMSF). O conteúdo relativo de água no ponto de turgor (CRAppt) e o potencial de água da folha no ponto de perda de turgor (Ψ_{ppt}) foram obtidos a partir de curvas de pressão-volume geradas para cinco indivíduos por espécie durante a estação seca (Jun-Ago 2017), utilizando a técnica de secagem de banco (Turner, 1988). A capacidade (CR) e vigor de rebrota (CR) foram medidos a partir de cinco indivíduos por espécie. CR é a porcentagem de indivíduos que rebrotaram um ano após a

biomassa acima do solo ter sido cortada, calculado como: (número total de indivíduos que rebrotaram)*100/número total de indivíduos cortados (dados não publicados). VR foi obtido através do corte e secagem da biomassa acima do solo (a 50 °C durante oito dias), usada para obter a biomassa seca inicial acima do solo (Bi). Um ano depois, os indivíduos foram cortados novamente para obter a biomassa seca que rebrotou acima do solo (Br). O vigor de rebrota foi calculado como $VR = Br*100/Bi$.

2.4 Características funcionais de flamabilidade:

2.4.1 Teste de ignição

Para o teste de ignição foram coletadas amostras de folhas de 100 indivíduos de cada espécie. Essas amostras foram colocadas em um saco preto e reidratadas por um período de pelo menos 2 horas. A única espécie que não foi contemplada por esse teste foi *Hypochaeris lutea* (Vell.) Britton, devido ao número muito baixo de indivíduos encontrados. O teste de ignição foi baseado na metodologia proposta por Cardoso et al. (2018), no qual as amostras foram pesadas todos os dias, até o dia em que metade das amostras apresentaram ignição. Após a ignição, as amostras foram para a estufa e foi determinado conteúdo relativo de água no dia da ignição (CRAig - equação 1), calculado com base nos valores de massa seca e na massa do dia da coleta, considerado como o máximo conteúdo relativo de água alcançado. O teor de umidade do combustível no momento da ignição (TUCig - equação 2) também foi calculado a partir da massa seca:

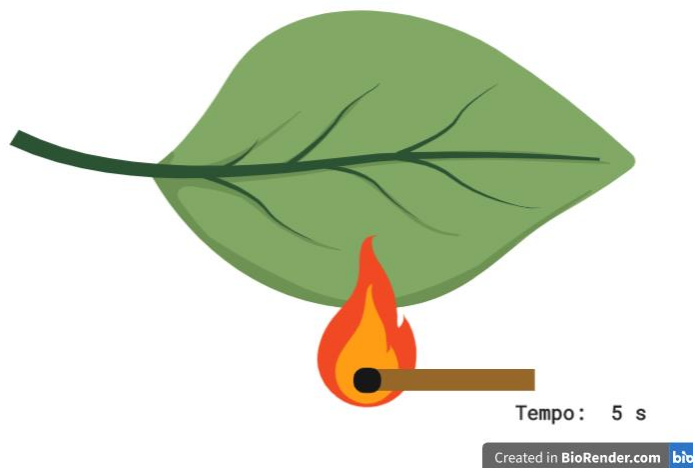
$$CRAig \% = \left(\frac{M_{ignição} - M_{seca}}{M_{máx} - M_{seca}} \right) \cdot 100 \quad (1)$$

$$TUCig \% = \left(\frac{M_{ignição} - M_{seca}}{M_{seca}} \right) \cdot 100 \quad (2)$$

Onde $M_{máx}$ é a massa obtida no dia da coleta das amostras, $M_{ignição}$ é a massa obtida no dia em que as espécies apresentaram ignição, e a M_{seca} é a massa obtida após as amostras irem para a estufa. A ignição foi feita ao segurar um fósforo aceso na região central das folhas

de um subconjunto das amostras (dez amostras por dia) por 5 segundos (Figura 5), e observando em que dia, e, portanto, em qual conteúdo relativo de água metade das amostras tiveram ignição. Esse teste foi realizado, para todas as espécies, dentro do abrigo Rebouças (2350m de altitude) localizado no PNI.

Figura 5 - Esquema do teste de ignição:



Fonte: A autora através da plataforma biorender. Acesso em julho de 2020 <<https://biorender.com/>>

Tabela 2 - Características de resposta à seca e seus significados funcionais:

Características	Abreviação	Unidade	Significado funcional
<u>Econômicas</u>			
Área da folha (Leaf area)	AF	mm ²	Área unilateral de uma folha; AF menor diminui a superfície transpirante da folha e, conseqüentemente a taxa de perda de água durante a seca (Markesteijn e Poorter 2009).
Conteúdo de massa seca foliar (Leaf dry matter content)	CMSF	%	CMSF mais alto está ligado a uma taxa de crescimento relativa mais lenta, folha com vida útil mais longa, uma estratégia conservativa de uso de recursos. Além disso, está ligado a presença de paredes celulares mais grossas e rígidas, o que permite a manutenção de turgor e minimiza os danos celulares durante a seca (Engelbrecht e Kursar 2003).
Área específica da folha (Specific leaf area)	AEF	mm ² mg ⁻¹	Área unilateral de uma folha dividida por sua massa seca; AEF representa o custo de construção de uma unidade da área da folha. Baixos valores de AEF sob condições secas podem estar ligados à mecanismos de resistência à seca através de um estratégia conservativa de uso de recursos. (Vendramini et al. 2002, Wright et al. 2004).
<u>Hidráulicas</u>			
Conteúdo relativo de água no ponto de perda de turgor (Relative water content at turgor loss point)	CRAppt	%	Conteúdo relativo de água na qual a célula perde o turgor. A manutenção de altos valores de CRAppt permite o fechamento dos estômatos antes que níveis perigosos de desidratação celular sejam atingidos, já que conteúdos de água muito baixos podem causar danos estruturais na parede e a interrupção de processos metabólicos inibindo a produção de ATP, RuBP e proteínas (Bartlett et al. 2012)
Potencial hídrico da folha no ponto de perda de turgor (Leaf water potential at the turgor loss point)	Ψppt	MPa	Valores de Ψppt mais negativos estão ligados à resistência à seca e à capacidade da folha em manter sua condutância estomatal e absorção de carbono para fotossíntese em condições mais secas (Bartlett et al. 2012).
<u>Regenerativas</u>			
Capacidade de Rebrotar (Resprout ability)	CR	%	A capacidade relativa de uma espécie vegetal (medida através da porcentagem de indivíduos que rebrotaram um ano após a biomassa acima do solo ter sido cortada) em regenerar sua biomassa após a destruição da maior parte da sua biomassa acima do solo, a partir de reservas de tecidos vegetais basais ou abaixo do solo; Espera-se que espécies que crescem em ambientes mais secos e/ou com presença de fogo tenham maior habilidade de rebrotar, especialmente porque as oportunidades para estabelecimento de mudas são limitadas sob essas condições (Pausas et al. 2015).
Vigor de Rebrotar (Resprout Vigor)	VR	%	A porcentagem de biomassa recuperada dos indivíduos que rebrotaram em relação a sua biomassa inicial. Vigor de rebrotar é relacionado com a capacidade de sustentar os custos de manutenção e evitar o esgotamento das suas reservas e portanto, deve ser positivamente correlacionado com a probabilidade de sobrevivência das plantas após um distúrbio como a seca ou fogo (Moreira et al. 2012).

Fonte: Tabela adaptada da tese de Matos, I. S (2019).

Tabela 3 - Os valores das espécies para as características funcionais de resiliência e resistência a seca:

Características funcionais associadas a resistência a seca e resiliência				
Espécies	AF (mm²)	AEF (mm² mg⁻¹)	CMSF (%)	CRAppt (%)
<i>Achyrocline satureoides</i>	169,86 ± 51,3	11,22 ± 1,9	30,39 ± 5,0	55,94 ± 6,3
<i>Baccharis uncinella</i>	39,49 ± 10,4	9,15 ± 0,8	43,58 ± 3,6	66,33 ± 10,1
<i>Chionoloena capitata</i>	7,12 ± 1,6	19,02 ± 1,4	42,52 ± 7,6	77,09 ± 11,4
<i>Chusquea pinifolia</i>	39,32 ± 8,0	11,32 ± 1,0	53,88 ± 3,7	83,25 ± 2,5
<i>Cortaderia modesta</i>	2728,1 ± 983,2	6,65 ± 1,9	42,49 ± 2,8	80,87 ± 3,5
<i>Eryngium glaziovianum</i>	3918,8 ± 1311,1	7,08 ± 1,2	32,17 ± 2,2	94,26 ± 2,3
<i>Gamochaeta purpúrea</i>	224,71 ± 145,8	12,51 ± 1,2	28,96 ± 1,5	78,05 ± 6,2
<i>Hipochaeris Lutea</i>	393,86 ± 168,7	34,8 ± 9,6	16,17 ± 3,5	84,62 ± 3,7
<i>Lepstotelma maximum</i>	4587,59 ± 2654,4	21,36 ± 16,6	15,96 ± 6,6	77,16 ± 5,8
<i>Machaerina Ensifolia</i>	5738,6 ± 2241,9	3,67 ± 0,3	34,57 ± 3,6	89,29 ± 3,3
<i>Mikania glaziovii</i>	771,74 ± 415,1	17,8 ± 3,7	30,41 ± 3,9	80,41 ± 5,8
<i>Paepalanthus itatiensis</i>	892,74 ± 172,5	7,69 ± 0,5	29,17 ± 2,4	86,48 ± 6,5
<i>Pleroma hospita</i>	125,8 ± 35,1	8,64 ± 1,3	39,46 ± 1,6	76,24 ± 5,7

Espécies	Ψppt (MPa)	CR (%)	VR (%)
<i>Achyrocline satureoides</i>	-2,06 ± 0,24	40	2,85 ± 3,0
<i>Baccharis uncinella</i>	-2,13 ± 0,14	0	0,00 ± 0,0
<i>Chionoloena capitata</i>	-1,14 ± 0,30	20	9,67 ± 0,0
<i>Chusquea pinifolia</i>	-3,18 ± 0,13	33,33	0,56 ± 0,0
<i>Cortaderia modesta</i>	-2,83 ± 0,12	100	25,28 ± 33,2
<i>Eryngium glaziovianum</i>	-1,92 ± 0,22	100	35,84 ± 21,9
<i>Gamochaeta purpúrea</i>	-1,83 ± 0,31	100	103,35 ± 110,1
<i>Hipochaeris Lutea</i>	-1,74 ± 0,10	100	103,27 ± 119,3
<i>Lepstotelma maximum</i>	-1,65 ± 0,28	80	93,83 ± 70,0
<i>Machaerina Ensifolia</i>	-2,28 ± 0,48	100	36,74 ± 30,3
<i>Mikania glaziovii</i>	-1,60 ± 0,12	40	298,51 ± 342,3
<i>Paepalanthus itatiensis</i>	-1,70 ± 0,63	80	44,06 ± 13,9
<i>Pleroma hospita</i>	- 2,3 ± 0,18	80	27,73 ± 10,7

Legenda: As características são área foliar (AF), área específica da folha (AEF), conteúdo de massa seca foliar (CMSF), conteúdo relativo de água no ponto de perda do turgor (CRAppt), potencial hídrico no ponto de perda do turgor (Ψppt), capacidade de rebrotar (CR) e vigor de rebrota (VR). Os valores são as médias ± desvio padrão. As colunas que só possuem um valor representam características que possuem apenas um valor para a espécie. Todos os valores das características funcionais de resistência a seca e resiliência foram obtidos por Matos et al. (2020). Fonte: A autora, 2020.

2.4.2 Teste de combustão

O objetivo do teste foi calcular a taxa máxima de combustão (TMC), e a porcentagem de biomassa queimada (PBQ). Foram coletadas amostras de 10 indivíduos de cada espécie. As amostras foram padronizadas em massas iniciais que variaram de 9,95 a 10,5g (Cardoso et al. 2018). No entanto para algumas espécies de menor tamanho (*Eryngium glaziovianum*, *Gamochaeta purpurea*, *Hypochaeris lutea*, *Leptostelma maximun*, *Mikania glaziovii*) não foi possível utilizar essa padronização de massa inicial de modo que os valores variaram dentro do intervalo de 0,61g a 8,33g. Todas as amostras foram secas em estufa 50 °C por pelo menos três dias antes. Após esse período cada amostra foi colocada em cima de uma balança de precisão, e iniciada a queima da mesma com um fósforo e feita a filmagem do decaimento da massa no display da balança ao longo do tempo (Cardoso et al. 2018; Figura 6). A variação de massa no vídeo foi registrada a cada 0,2 s realizada através do programa Free Video to JPG Converter.

Figura 6 - Esquema do teste de combustão:



Fonte: A autora através da plataforma biorender. Acesso em julho de 2020 <<https://biorender.com/>>

2.5 Análises estatísticas

Para o cálculo da taxa máxima de combustão (TMC), a variação de biomassa em função do tempo e os valores dos pontos de inflexão das curvas sigmoidais foram extraídos através da função `drm` do pacote `drc`, no software R. O ponto de inflexão da curva representa um ponto no eixo tempo (x) no qual a biomassa está sendo perdida mais rapidamente (Ponto de maior perda de biomassa – PMPB). Portanto, foi realizada uma regressão linear com os três segundos de dados acima e abaixo deste ponto, que representa o valor de inclinação da reta no qual a taxa de combustão da planta é máxima (Cardoso et al. 2018). Além disso, os valores de porcentagem de biomassa queimada (PBQ) foram extraídos para determinar a consumibilidade das espécies.

Para verificar a variação das espécies de acordo com sua flamabilidade, foi feita a comparação entre as médias das espécies para cada característica. A normalidade e homogeneidade dos dados foram testadas a partir do teste de Shapiro-Wilker e teste de Levene, respectivamente. Como os dados não atenderam ao pressuposto da normalidade e homogeneidade, utilizou-se modelos lineares generalizados (MLG) para então empregá-los em uma análise de variância parcial (ANOVA_p) (Crawley, 2007). Quando a análise de variância indicou diferenças significativas, o teste de Tukey foi realizado para determinar as diferenças entre as médias ao nível de significância de 0,05.

A fim de analisar a relação entre características de flamabilidade e dominância, para cada uma das características de flamabilidade foi feita uma regressão linear com a frequência relativa. Quando as regressões entre flamabilidade e frequência apresentaram uma relação significativa ($p < 0,05$), foram feitas regressões lineares par a par entre as características de flamabilidade e as características de resiliência (CR e VR). O mesmo foi feito para analisar a relação entre resistência à seca e ao fogo, para cada uma das características de resistência à seca (AF, AEF, CMSF, CRA_{ppt} e Ψ_{ppt}) foram realizadas regressões lineares as características de flamabilidade. Na realização das regressões lineares, as características de flamabilidade foram consideradas independentes em relação a frequência e as características de resiliência, mas dependentes quando relacionadas com as características de resistência à seca. Uma vez que a flamabilidade de uma espécie pode ser descrita a partir de diferentes características, foi realizada uma Análise de Componentes Principais apenas com características de flamabilidade e uma Análise de Componentes Principais para analisar a

relação entre características de flamabilidade e características de resistência à seca. A partir dessas duas Análises de Componentes Principais foram extraídos os scores de cada espécie em cada um dos eixos e realizada uma regressão linear entre a frequência relativa das espécies e seus scores em cada eixo. Dos eixos que obtiveram uma relação significativa com a frequência ($p < 0,05$) foram realizadas regressões lineares entre os scores das espécies e as características de resiliência (Rosado & de Mattos 2010). Não foi possível incluir a espécie *Hypochoeris luteanas* Análises de Componentes Principais pois esta não possuía valores para CRAig e TUCig, portanto essa análise foi realizada com 12 espécies. Todas as análises foram realizadas no software R versão 4.0.2 e R studio 1.3.1093.

3 RESULTADOS

3.1 Características funcionais de flamabilidade:

As características de flamabilidade medidas nesse trabalho foram o conteúdo relativo de água no momento da ignição (CRAig), o teor de umidade do combustível no momento da ignição (TUCig), o ponto de maior perda de biomassa (PMPB), a taxa máxima de combustão (TMC) e a porcentagem de biomassa queimada (PBQ) (Tabela 4). Mais da metade das espécies obteve o valor máximo de CRAig, $100,0 \pm 0,0$, e a espécie que obteve o menor valor foi *Machaerina Ensifolia* com $26,49 \pm 5,7$ (Tabela 4). Para TUCig, a espécie que atingiu o maior valor foi *Gamochaeta purpúrea*, com $286,9 \pm 43,4$, e o menor valor foi obtido pela espécie *Machaerina Ensifolia*, com $42,09 \pm 12,8$ (Tabela 4). Em relação a PMPB, os valores variaram entre $25,96 \pm 10,9$ para *Baccharis uncinella* e $9,15 \pm 6,8$ para *Hipochaeris Lutea* (Tabela 4).. Já para TMC, a única espécie que teve o valor acima de 1 foi *Cortaderia modesta*, atingindo o valor de $1,08 \pm 0,24$, enquanto o menor valor foi $0,03 \pm 0,03$ obtido pela espécie *Gamochaeta purpúrea* (Tabela 4). Por último, os valores para PBQ variaram entre $94,68 \pm 2,6$ e $30,21 \pm 15,3$, para as espécies *Cortaderia modesta* e *Gamochaeta purpúrea* respectivamente (Tabela 4).

3.2 Análise da variância entre as espécies de acordo com as características funcionais de flamabilidade:

A análise de variância indicou diferenças significativas para todas as características funcionais de flamabilidade (Tabela 5). De acordo com o teste de Tukey, uma das características que demonstrou menor variação entre as espécies foi o CRAig (Figura 7), indicando que mais da metade das espécies tiveram ignição com 100% do seu conteúdo relativo de água.

Tabela 4 - Os valores das espécies para as características funcionais de flamabilidade:

Características funcionais de flamabilidade					
Espécies	CRAig (%)	TUCig (%)	PMPB (s)	TMC(g.s⁻¹)	PBQ (%)
<i>Achyrocline satureoides</i>	100,0 ± 0,0	156,5 ± 31,5	12,87 ± 3,4	0,50 ± 0,19	87,15 ± 6,3
<i>Baccharis uncinella</i>	100,0 ± 0,0	119,6 ± 23,5	25,96 ± 10,9	0,46 ± 0,18	90,39 ± 5,9
<i>Chionoloena capitata</i>	100,0 ± 0,0	144,8 ± 41,8	19,62 ± 6,1	0,36 ± 0,18	81,66 ± 10,4
<i>Chusquea pinifolia</i>	100,0 ± 0,0	101,1 ± 13,6	22,99 ± 10,7	0,23 ± 0,13	72,45 ± 19,9
<i>Cortaderia modesta</i>	59,35 ± 10,9	122,0 ± 53,8	15,96 ± 2,1	1,08 ± 0,24	94,68 ± 2,6
<i>Eryngium glaziovianum</i>	100,0 ± 0,0	158,5 ± 28,5	15,70 ± 6,52	0,24 ± 0,13	66,25 ± 8,1
<i>Gamochaeta purpúrea</i>	100,0 ± 0,0	286,9 ± 43,4	14,67 ± 13,9	0,03 ± 0,03	30,21 ± 15,3
<i>Hipochaeris Lutea</i>	-	-	9,15 ± 6,8	0,06 ± 0,04	43,36 ± 17,2
<i>Lepstotelma maximum</i>	42,37 ± 16,3	190,9 ± 77,5	23,15 ± 22,9	0,13 ± 0,11	36,13 ± 17,1
<i>Machaerina Ensifolia</i>	26,49 ± 5,7	42,09 ± 12,8	20,92 ± 2,6	0,97 ± 0,28	92,14 ± 6,9
<i>Mikania glaziovii</i>	100,0 ± 0,0	275,4 ± 34,0	12,74 ± 6,2	0,34 ± 0,29	54,46 ± 19,3
<i>Paepalanthus itatiensis</i>	46,86 ± 12,0	86,6 ± 28,5	14,98 ± 5,1	0,30 ± 0,18	55,89 ± 11,9
<i>Pleroma hospita</i>	100,0 ± 0,0	141 ± 13,8	21,8 ± 8,3	0,55 ± 0,19	83,26 ± 9,7

Legenda: As características são conteúdo relativo de água no momento da ignição (CRAig), teor de umidade do combustível no momento da ignição (TUCig), ponto de maior perda de biomassa (PMPB), taxa máxima de combustão (TMC), porcentagem de biomassa queimada (PBQ). Os valores são as médias ± desvio padrão

Fonte: A autora, 2020.

As espécies que obtiveram os menores valores para essas características foram *Machaerina Ensifolia* (26,49 ± 5,7) e *Cortaderia modesta* (59,35 ± 10,9), que mostraram diferença entre si e para todas as outras espécies. O TUCig mostrou uma alta variação entre as espécies (Figura 8), sendo os maiores valores, das espécies *Gamochaeta purpúrea* (286,9 ± 43,4) e *Mikania glaziovii* (275,4 ± 34,0) os que mais diferiram do restante das espécies. Muitas espécies foram semelhantes em relação a PMPB (Figura 9), com a média mais baixa para a espécie *Hipochaeris Lutea* (9,147 ± 6,8) e mais alta para a espécie *Baccharis uncinella* (25,96 ± 10,9), que diferiram entre si mas não diferiram do restante das espécies. A TMC também demonstrou ter uma alta variabilidade entre as espécies (Figura 10), e apesar das espécies *Machaerina Ensifolia* (20,92 ± 2,6) e *Cortaderia modesta* (15,96 ± 2,1) apresentarem os maiores valores, essa diferença não foi significativa em relação a grande parte das espécies. Para PBQ não foi observada uma alta variação (Figura 11), sendo as espécies *Gamochaeta purpúrea* (30,21 ± 15,3) e *Lepstotelma maximum* (36,13 ± 17,1) iguais entre si e as mais diferentes do restante das espécies.

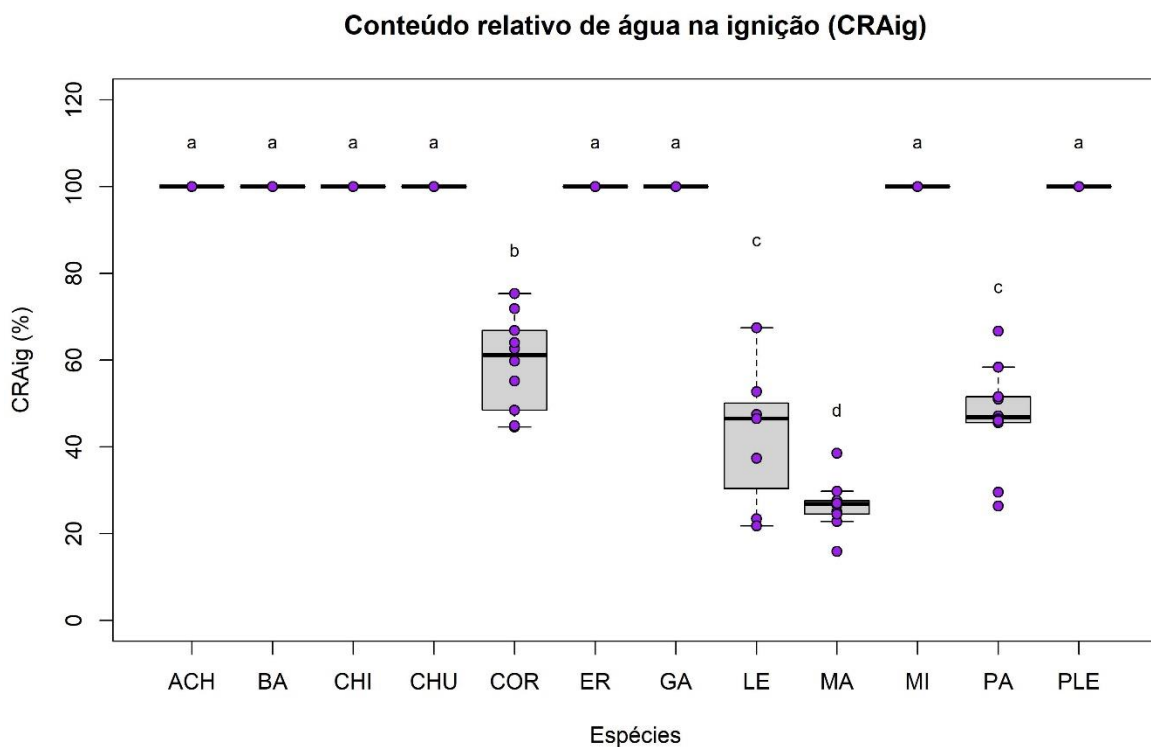
Tabela 5 - Resultados da análise de modelos lineares generalizados (MLG) e da Anova parcial (ANOVA_p) realizadas para as características funcionais de flamabilidade:

Resultados ANOVA parcial (MLG):			
Característica	X²	GL	P
CRAig	887,15	11	< 0,001
TUCig	399,12	11	< 0,001
PMPB	42,90	12	< 0,001
TMC	245,65	12	< 0,001
PBQ	166,67	12	< 0,001

Legenda: As características são o conteúdo relativo de água no momento da ignição (CRAig), teor de umidade do combustível no momento da ignição (TUCig), ponto de maior perda de biomassa (PMPB), taxa máxima de combustão (TMC), porcentagem de biomassa queimada (PBQ).

Fonte: A autora, 2020.

Figura 7 - Conteúdo relativo de água no momento da ignição das espécies da comunidade vegetal do PNI. Letras distintas indicam diferença significativa entre médias (i.e., MLG, $p < 0,05$):

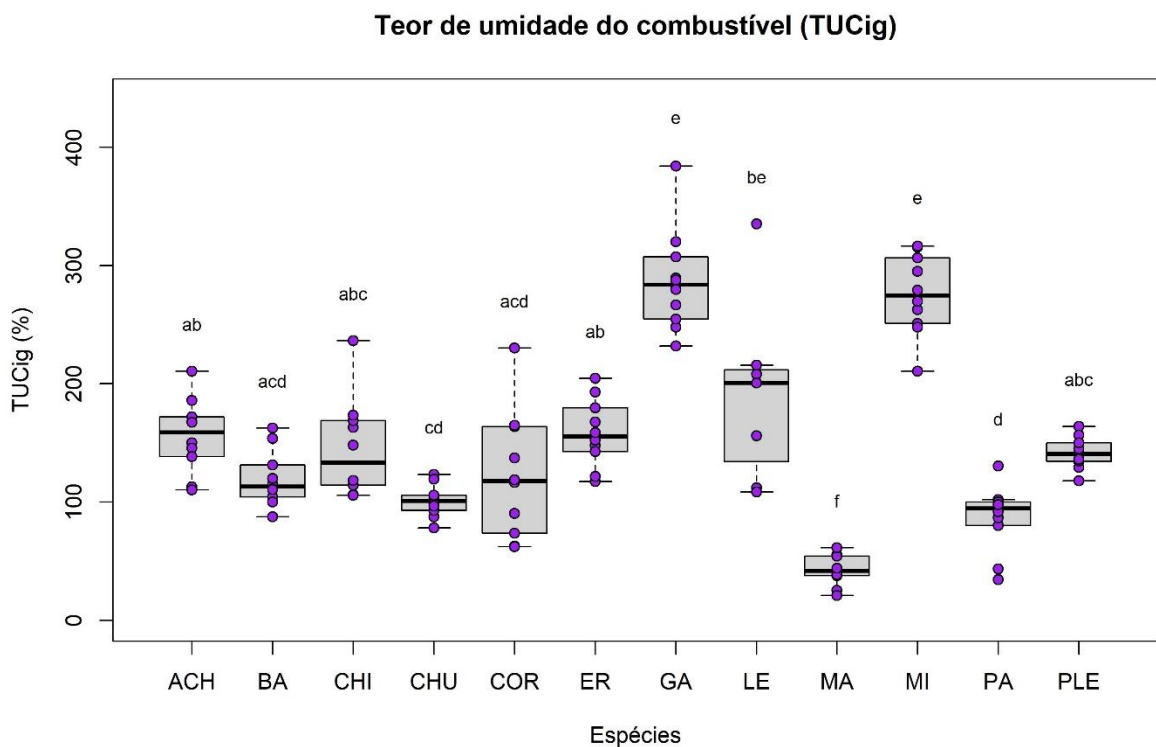


Legenda: Valores de conteúdo relativo de água no momento da ignição (CRAig) para as espécies *Achyrocline satureoides* (ACH), *Baccharis uncinella* (BA), *Chionoloena capitata* (CHI), *Chusquea pinifolia* (CHU),

Cortaderia modesta (COR) *Eryngium glaziovianum* (ER), *Gamochaeta purpúrea* (GA), *Hipochaeris Lutea* (HI) *Lepstotelma maximum* (LE), *Machaerina Ensifolia* (MA), *Mikania glaziovii*, (MI) *Paepalanthus itatiensis* (PA) *Pleroma hospital* (PLE).

Fonte: A autora, 2020.

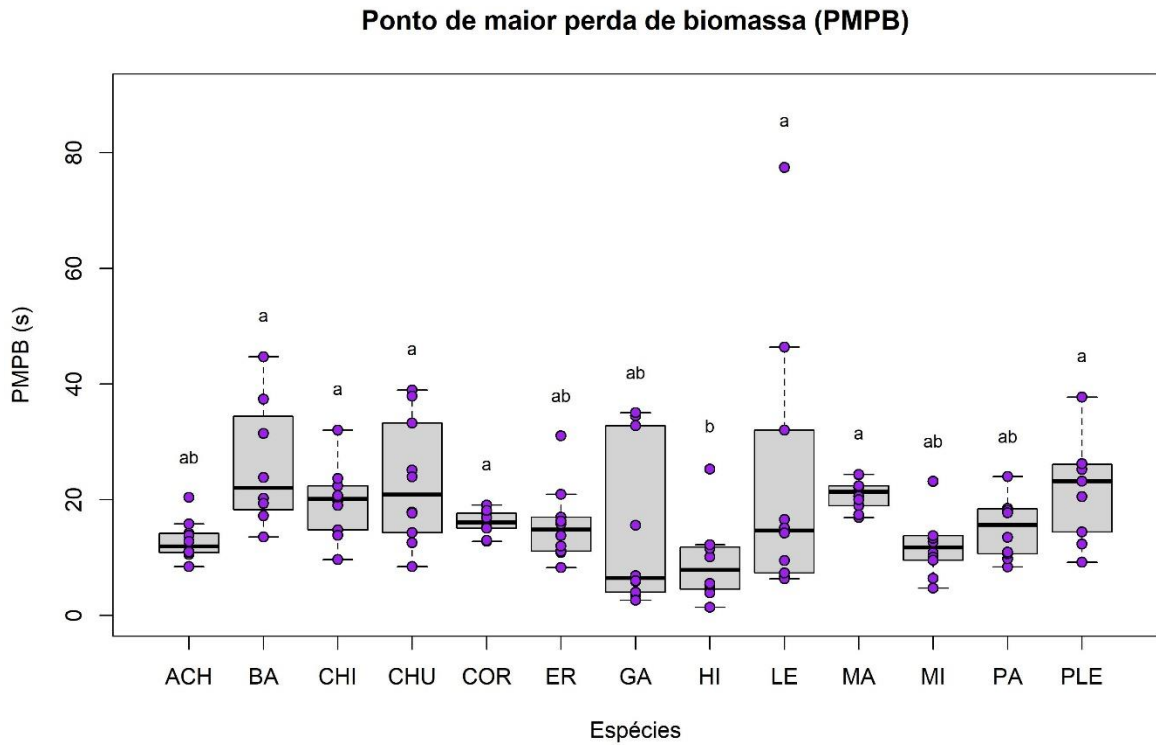
Figura 8 - Teor de umidade do combustível no momento da ignição das espécies da comunidade vegetal do PNI. Letras distintas indicam diferença significativas entre médias (i.e., MLG, $p < 0,05$):



Legenda: Valores do teor de umidade do combustível (TUCig) para as espécies *Achyrocline saturoides* (ACH), *Baccharis uncinella* (BA), *Chionoloena capitata* (CHI), *Chusquea pinifolia* (CHU), *Cortaderia modesta* (COR) *Eryngium glaziovianum* (ER), *Gamochaeta purpúrea* (GA), *Hipochaeris Lutea* (HI) *Lepstotelma maximum* (LE), *Machaerina Ensifolia* (MA), *Mikania glaziovii*, (MI) *Paepalanthus itatiensis* (PA) *Pleroma hospital* (PLE). Letras distintas indicam diferença significativas entre médias (i.e., GLM, $p < 0,05$).

Fonte: A autora, 2020.

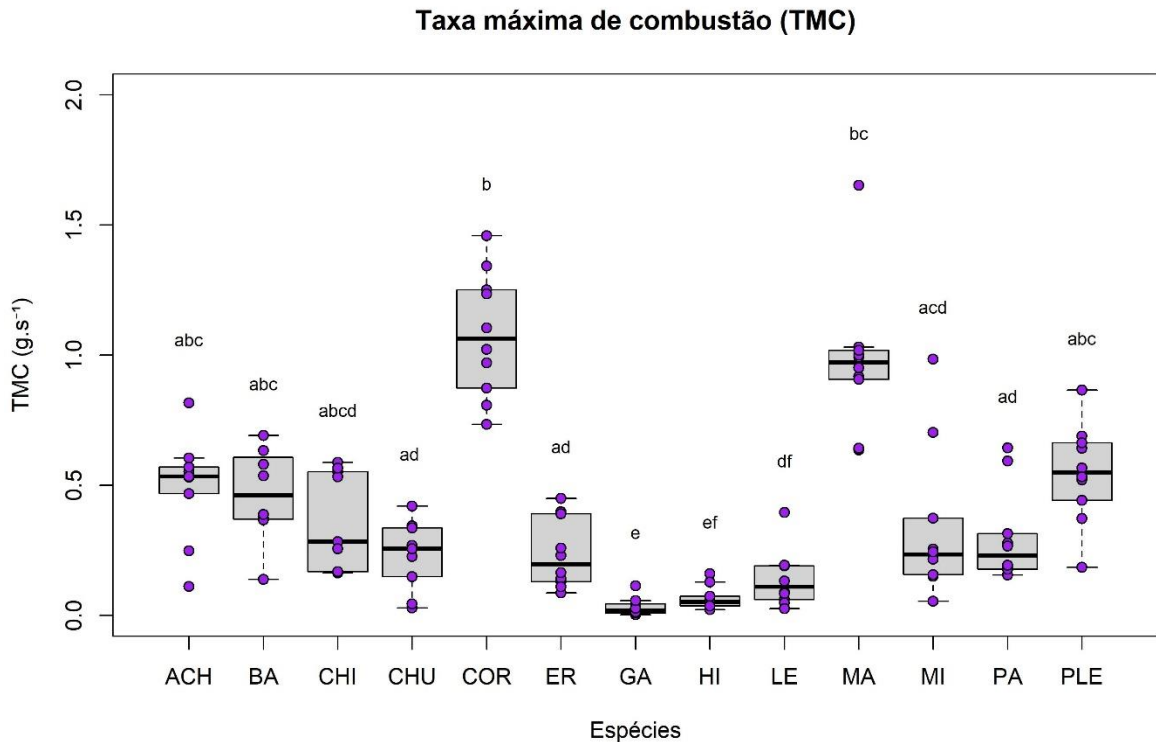
Figura 9 - Ponto de maior perda de biomassa das espécies da comunidade vegetal do PNI. Letras distintas indicam diferença significativa entre médias (i.e., MLG, $p < 0,05$):



Legenda: Valores do ponto de maior perda de biomassa (PMBP) para as espécies *Achyrocline saturoides* (ACH), *Baccharis uncinella* (BA), *Chionoloena capitata* (CHI), *Chusquea pinifolia* (CHU), *Cortaderia modesta* (COR) *Eryngium glaziovianum* (ER), *Gamochaeta purpúrea* (GA), *Hipochaeris Lutea* (HI) *Lepstotelma maximum* (LE), *Machaerina Ensifolia* (MA), *Mikania glaziovii*, (MI) *Paepalanthus itatiensis* (PA) *Pleroma hospital* (PLE). Letras distintas indicam diferença significativa entre médias (i.e., GLM, $p < 0,05$).

Fonte: A autora, 2020.

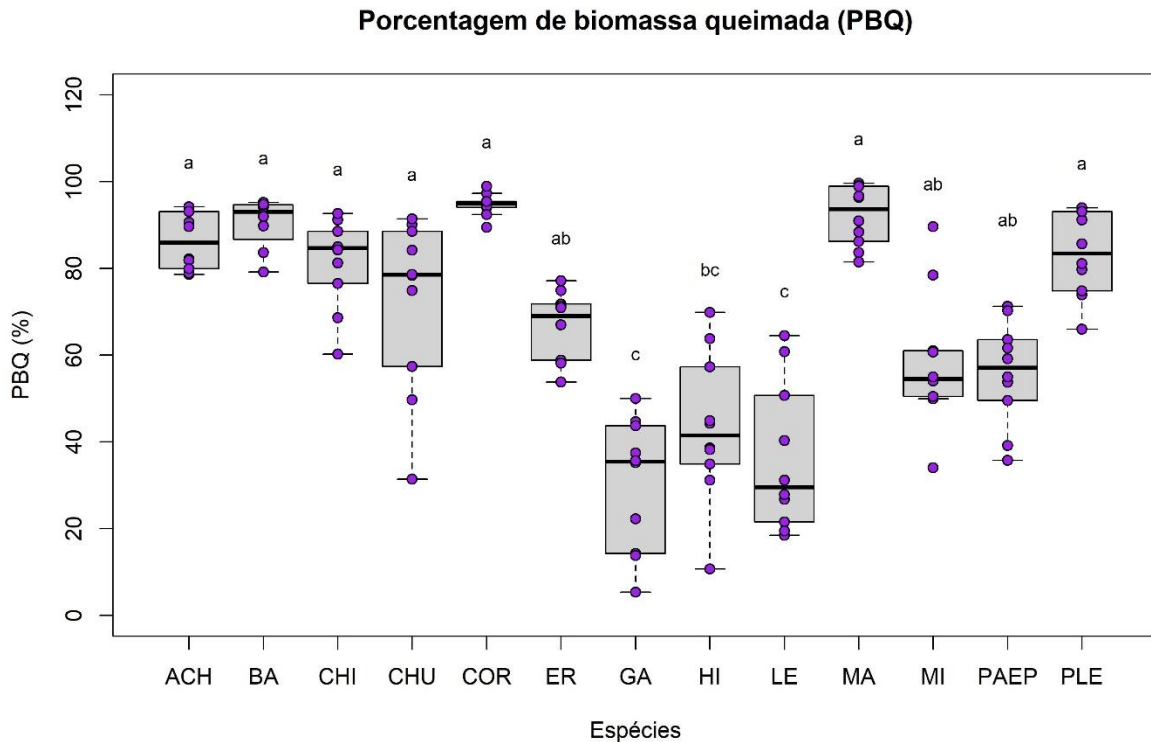
Figura 10 - Taxa máxima de combustão das espécies da comunidade vegetal do PNI. Letras distintas indicam diferença significativa entre médias (i.e., MLG, $p < 0,05$):



Legenda: Valores da taxa máxima de combustão para as espécies (TMC) para as espécies *Achyrocline satureoides* (ACH), *Baccharis uncinella* (BA), *Chionoloena capitata* (CHI), *Chusquea pinifolia* (CHU), *Cortaderia modesta* (COR), *Eryngium glaziovianum* (ER), *Gamochaeta purpúrea* (GA), *Hipochaeris lutea* (HI), *Lepstotelmum maximum* (LE), *Machaerina ensifolia* (MA), *Mikania glaziovii* (MI), *Paepalanthus itatiensis* (PA), *Pleroma hospital* (PLE). Letras distintas indicam diferença significativa entre médias (i.e., GLM, $p < 0,05$).

Fonte: A autora, 2020.

Figura 11 - Porcentagem de biomassa queimada das espécies da comunidade vegetal do PNI. Letras distintas indicam diferença significativas entre médias (i.e., MLG, $p < 0,05$):



Legenda: Valores da porcentagem de biomassa queimada (PBQ) para as espécies *Achyrocline satureoides* (ACH), *Baccharis uncinella* (BA), *Chionoloena capitata* (CHI), *Chusquea pinifolia* (CHU), *Cortaderia modesta* (COR) *Eryngium glaziovianum* (ER), *Gamochaeta purpúrea* (GA), *Hipochaeris Lutea* (HI) *Lepstotelma maximum* (LE), *Machaerina Ensifolia* (MA), *Mikania glaziovii*, (MI) *Paepalanthus itatiensis* (PA) *Pleroma hospital* (PLE). Letras distintas indicam diferença significativa entre médias (i.e., GLM, $p < 0,05$).

Fonte: A autora, 2020.

3.3 Regressões lineares das características de flamabilidade com a frequência relativa, características de resiliência e de resistência a seca:

Das características de flamabilidade, a que mostrou ter o maior efeito sobre a frequência quando realizada a regressão linear foi a TMC (Tabela 6 - Regressão 3; $y = -3,616 + 77,572x$; $R^2 = 0,732$, $p < 0,05$). Em seguida, observamos a PBQ (Tabela 6- Regressão 5; $y = -32,351 + 0,879x$; $R^2 = 0,46$ $p < 0,05$) e o TUCig (Tabela 6 - Regressão 2; $y = 67,9645 - 0,2504x$; $R^2 = 0,462$, $p < 0,05$). As demais relações entre características de flamabilidade e frequência não foram significativas ($p < 0,05$). As regressões lineares entre as características

de flamabilidade (somente as que explicaram a frequência significativamente) e as características de resiliência, mostraram que a única relação significativa foi entre TUCig e VR (Tabela 6– Regressão 7; $y = -69,6992 + 0,8295x$; $R^2 = 0,505$, $p = 0,010$). Das regressões lineares das características de resistência à seca e as características de flamabilidade, as que se mostraram significativas foram as entre AF e CRAig (Tabela 6 - Regressão 12; $y = 97,6232 - 0,1021x$ ($R^2 = 0,550$, $p < 0,05$) e entre CMSF e PBQ (Tabela 6 - Regressão 26; $y = 19,636 + 1,439x$; $R^2 = 0,478$, $p < 0,05$). Em seguida, temos as relações entre AEF e TUCig (Tabela 6 - Regressão 18; $y = 62,527 + 7,904x$; $R^2 = 0,364$, $p < 0,05$) e entre AEF e TMC (Tabela 6 - Regressão 20; $y = 0,7008 - 0,0226x$; $R^2 = 0,350$, $p < 0,05$) e entre AEF e PBQ (Tabela 6 - Regressão 21; $y = 88,51 - 1,537x$; $R^2 = 0,329$, $p < 0,05$).

Tabela 6 - Resultados das regressões lineares entre características de flamabilidade e frequência relativa, características de resiliência e de resistência a seca. Em negrito, as regressões que apresentaram uma relação significativa:

Características	N.º	a	b	r ²	P	F	GL
CRAig x Frequência	1	65,3799	-0,4371	0,185	0,163	2,270	10
TUCig x Frequência	2	67,9645	-0,2504	0,379	0,033	6,096	10
TMC x Frequência	3	-3,616	77,572	0,732	0,000	30,100	11
PMPB x Frequência	4	-3,641	1,767	0,094	0,308	1,141	11
PBQ x Frequência	5	-32,351	0,879	0,462	0,011	9,437	11
TUCig x CR	6	63,4999	0,0062	0,000	0,970	0,002	10
TUCig x VR	7	-69,6992	0,8295	0,505	0,010	10,219	10
TMC x CR	8	63,05	10,23	0,008	0,766	0,093	11
TMC x VR	9	89,29	-72,25	0,081	0,345	0,972	11
PBQ x HA	10	104,3733	-0,5445	0,116	0,254	1,449	11
PBQ x VR	11	198,763	-2,029	0,315	0,046	5,051	11
AF x CRAig	12	97,6232	-0,1021	0,55	0,006	12,204	10
AF x TUCig	13	167,3534	0,0095	0,076	0,387	0,819	10
AF x PMPB	14	17,1057	0,0004	0,028	0,586	0,314	11
AF x TMC	15	0,3140	0,0001	0,14	0,207	1,801	11
AF x PBQ	16	67,7199	0,0004	0,001	0,909	0,014	11
AEF x CRAig	17	68,365	1,137	0,047	0,499	0,493	10
AEF x TUCig	18	62,527	7,904	0,364	0,038	5,73	10
AEF x PMPB	19	20,7924	-0,2328	0,15	0,191	1,945	11
AEF x TMC	20	0,7008	-0,0226	0,35	0,033	5,922	11
AEF x PBQ	21	88,51	-1,537	0,329	0,04	5,401	11
CMSF x CRAig	22	40,694	1,149	0,154	0,208	1,815	10
CMSF x TUCig	23	263,538	-3,155	0,186	0,162	2,278	10
CMSF x PMPB	24	9,6188	0,2398	0,264	0,072	3,946	11
CMSF x TMC	25	-0,1485	0,0124	0,174	0,157	2,311	11
CMSF x PBQ	26	19,636	1,439	0,478	0,009	10,087	11
CRAppt x CRAig	27	163,373	-1,042	0,136	0,238	1,575	10
CRAppt x TUCig	28	255,006	-1,305	0,034	0,565	0,354	10
CRAppt x PMPB	29	22,4706	-0,0598	0,014	0,703	0,153	11
CRAppt x TMC	30	0,4924	-0,0011	0,001	0,911	0,013	11
CRAppt x PBQ	31	113,3208	-0,5681	0,062	0,411	0,732	11
Ψppt x CRAig	32	85,398	2,018	0,002	0,904	0,015	10
Ψppt x TUCig	33	263,56	54,27	0,177	0,173	2,157	10
Ψppt x PMPB	34	11,917	-2,867	0,095	0,306	1,15	11
Ψppt x TMC	35	-0,1416	-0,2688	0,206	0,12	2,849	11
Ψppt x PBQ	36	30,98	-18,41	0,196	0,129	2,689	11

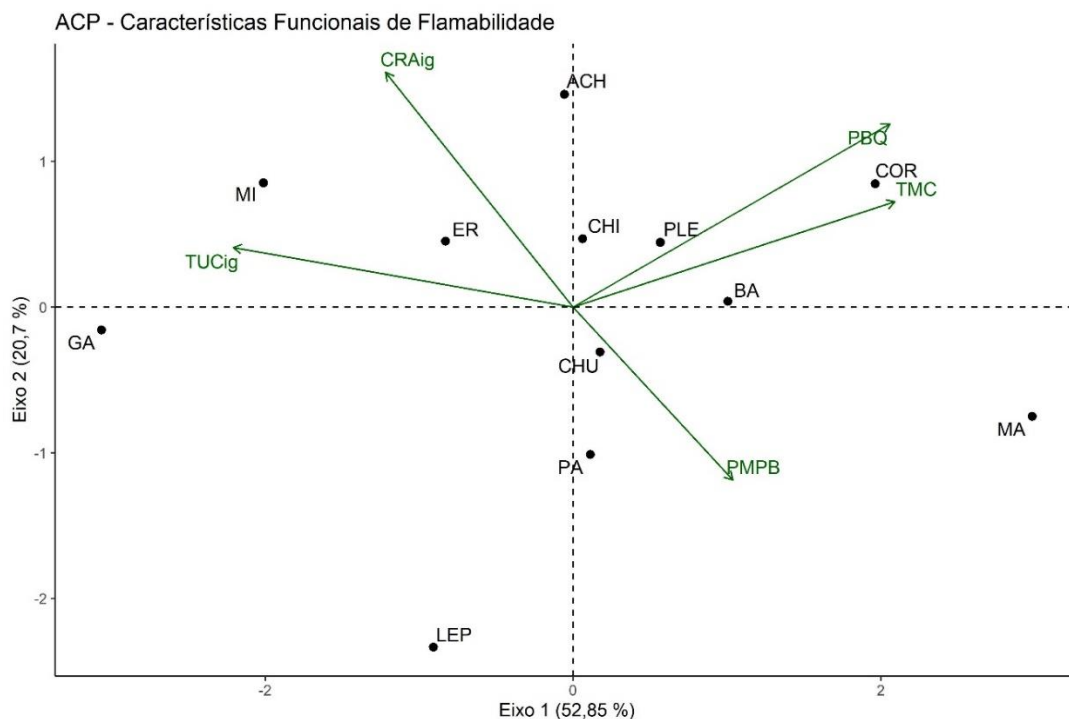
Legenda: a = valor de interceptação da reta, b = inclinação da reta, R^2 = valor de r-quadrado, p = valor da estatística p, f = valor da estatística f, e GL = graus de liberdade. As características são área foliar (AF), área específica da folha (AEF), conteúdo de massa seca foliar (CMSF), conteúdo relativo de água no ponto de perda do turgor (CRAppt), potencial hídrico no ponto de perda do turgor (Ψ_{ppt}), habilidade de rebrotar (HR) e vigor de rebrota (VR), conteúdo relativo de água no momento da ignição (CRAig), teor de umidade do combustível no momento da ignição (TUCig), ponto de maior perda de biomassa (PMPB), taxa máxima de combustão (TMC), porcentagem de biomassa queimada (PBQ).

Fonte: A autora, 2020.

3.4 Análise de Componentes Principais:

O primeiro e o segundo eixo do ACP para características funcionais de flamabilidade explicaram 52,85% e 20,7% da variação entre as espécies (Figura 12). TUCig, TMC e PBQ foram as características que obtiveram os maiores autovalores no primeiro eixo, enquanto CRAig, PBQ e PMPB tiveram os maiores autovalores no segundo eixo. No eixo 1, as características TMC e PBQ se mostraram positivamente relacionadas, e ambas negativamente relacionadas a TUCig. No eixo 2, foi observada uma relação positiva entre CRAig e PBQ, enquanto ambas foram negativamente relacionadas a PMPB.

Figura 12 - Análise de Componentes Principais com as características funcionais de flamabilidade:



Legenda: As características são o conteúdo relativo de água no momento da ignição (CRAig), teor de umidade do combustível no momento da ignição (TUCig), ponto de maior perda de biomassa (PMPB), taxa máxima de combustão (TMC), porcentagem de biomassa queimada (PBQ) e as espécies *Achyrocline satureoides* (ACH), *Baccharis uncinella* (BA), *Chionoloena capitata* (CHI), *Chusquea pinifolia* (CHU), *Cortaderia modesta* (COR) *Eryngium glaziovianum* (ER), *Gamochaeta purpúrea* (GA), *Hipochaeris Lutea* (HI) *Lepstotelma maximum* (LE), *Machaerina Ensifolia* (MA), *Mikania glaziovii*, (MI) *Paepalanthus itatiensis* (PA) *Pleroma hospital* (PLE). Os autovalores para as eixos e para as características estão expressos na Tabela 7.

Fonte: A autora, 2020.

Tabela 7 - Autovalores gerados pela Análise de Componentes Principais das características funcionais de flamabilidade:

ACP - Características funcionais de flamabilidade		
Eixos	CP1	CP2
Autovalores	2,643	1,035
Porcentagem da variância	52,852	20,696
Porcentagem de variância acumulada	52,852	73,548
Autovetores:		
CRAig	-0,304	0,643
TUCig	-0,551	0,163
PMPB	0,259	-0,474
TMC	0,522	0,289
PBQ	0,514	0,502

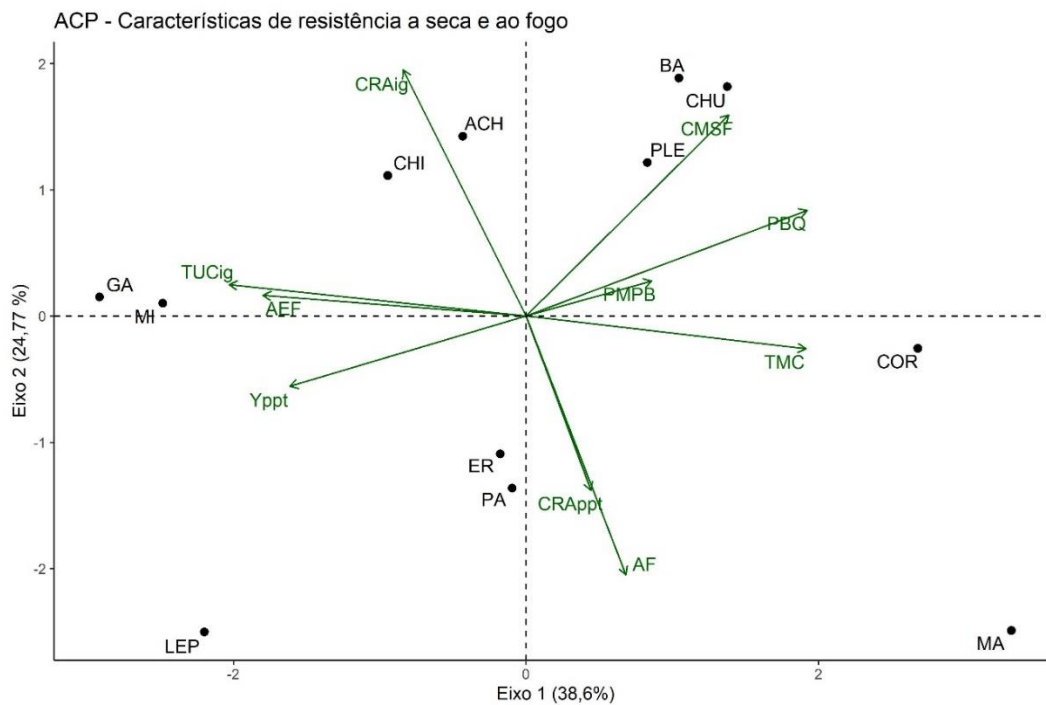
Legenda: CP1 = Componente Principal 1, CP2 = Componente Principal 2, as características são o conteúdo relativo de água no momento da ignição (CRAig), teor de umidade do combustível no momento da ignição (TUCig), ponto de maior perda de biomassa (PMPB), taxa máxima de combustão (TMC), porcentagem de biomassa queimada (PBQ).

Fonte: A autora, 2020.

O primeiro e o segundo eixo da ACP para características funcionais de resistência a seca e ao fogo explicaram 38,6 e 24,77% da variação entre as espécies (Figura 13). TUCig, PBQ, TMC, AEF e Ψ_{ppt} foram as características que obtiveram os maiores scores no primeiro eixo, enquanto AF, CRAig, CMSF e CRAppt tiveram os maiores scores para o segundo eixo. No eixo 1, as características TMC E PBQ se mostraram positivamente relacionadas, e ambas negativamente relacionadas com TUCig AEF e Ψ_{ppt} , que foram positivamente relacionadas entre si. No eixo 2, uma relação positiva entre CRAig e CMSF foi observada, enquanto ambas

foram negativamente relacionadas AF e CRAppt, que foram positivamente relacionadas entre si.

Figura 13 - Análise de Componentes Principais com as características funcionais de resistência à seca e ao fogo:



Legenda: Características - área foliar (AF), área específica da folha (AEF), conteúdo de massa seca foliar (CMSF), conteúdo relativo de água no ponto de perda do turgor (CRAppt), potencial hídrico no ponto de perda do turgor (Ψ ppt), conteúdo relativo de água no momento da ignição (CRAig), teor de umidade do combustível no momento da ignição (TUCig), ponto de maior perda de biomassa (PMPB), taxa máxima de combustão (TMC), porcentagem de biomassa queimada (PBQ). Espécies - *Achyrocline saturoides* (ACH), *Baccharis uncinella* (BA), *Chionoloena capitata* (CHI), *Chusquea pinifolia* (CHU), *Cortaderia modesta* (COR) *Eryngium glaziovianum* (ER), *Gamochaeta purpúrea* (GA), *Hipochaeris Lutea* (HI) *Lepstotelma maximum* (LE), *Machaerina Ensifolia* (MA), *Mikania glaziovii*, (MI) *Paepalanthus itatiensis* (PA) *Pleroma hospital* (PLE). Os autovalores para as eixos e para as características gerados pela análise estão expressos na Tabela 8.

Fonte: A autora, 2020.

Tabela 8 - Autovalores gerados pela Análise de Componentes Principais das características de resistência à seca e ao fogo:

ACP - Características de resistência à seca e ao fogo		
Eixos	CP1	CP2
Autovalores	3,860	2,477
Porcentagem da variância	38,599	24,771
Porcentagem de variância acumulada	38,599	63,370
Autovetores:		
AF	0,148	-0,554
AEF	-0,389	0,044
CMSF	0,300	0,430
Ψppt	-0,350	-0,151
CRAppt	0,096	-0,373
CRAig	-0,182	0,527
TUCig	-0,440	0,067
PMPB	0,186	0,075
TMC	0,414	-0,070
PBQ	0,416	0,226

Legenda: CP1 = Componente Principal 1, CP2 = Componente Principal 2, as características são área foliar (AF), área específica da folha (AEF), conteúdo de massa seca foliar (CMSF), conteúdo relativo de água no ponto de perda do turgor (CRAppt), potencial hídrico no ponto de perda do turgor (Ψ ppt), habilidade de rebrotar (HR) e vigor de rebrota (VR), conteúdo relativo de água no momento da ignição (CRAig), teor de umidade do combustível no momento da ignição (TUCig), ponto de maior perda de biomassa (PMPB), taxa máxima de combustão (TMC), porcentagem de biomassa queimada (PBQ).

Fonte: A autora, 2020.

A partir do ACP apenas com as características de flamabilidade, foram extraídos os scores de cada espécie e realizada uma regressão linear com a frequência relativa das espécies. A regressão linear entre o eixo 1 e a frequência relativa (Tabela 9 – Regressão 37) indicou que 64% da variação encontrada na frequência relativa das espécies foi explicada pelas características de flamabilidade ($y = 29,86 + 14,25x$; $R^2 = 0,64$ e $p < 0,05$). A regressão entre os scores do eixo 1 da ACP que combina tanto as características de resistência à seca quanto as de resistência ao fogo apresentou uma relação positiva com a frequência relativa das espécies (Tabela 9 – Regressão 39; $y = 29,86 + 12,74x$; $R^2 = 0,74$ e $p < 0,05$). Sobre a relação entre flamabilidade e resiliência, as relações significativas encontradas foram entre o eixo 1 da ACP de flamabilidade com VR (Tabela 9 – Regressão 42; $y = 56,53 - 29,29x$; $R^2 =$

0,33 e $p = 0,05$), e entre o eixo 1 da ACP de características de resistência a seca e ao fogo com VR (Tabela 9 – Regressão 42; $y = 56,53 - 24,87x$; $R^2 = 0,34$ e $p < 0,05$).

Tabela 9 - Resultados das regressões lineares entre os scores das espécies nos eixos 1 e 2 das Análises de Componentes Principais:

Características	N.º	a	b	R²	p	f	GL
ACP1 - Flamabilidade x Frequência	37	29,86	14,25	0,636	0,002	17,465	10
ACP 2 - Flamabilidade x Frequência	38	29,861	2,698	0,008	0,77	0,09	10
ACP 1- Flamabilidade e Seca x Frequência	39	29,86	12,74	0,742	0	28	10
ACP 2 - Flamabilidade e Seca x Frequência	40	29,861	-5,225	0,08	0,372	0,871	10
ACP1 - Flamabilidade x CR	41	64,4444	0,3953	0,000	0,956	0,003	10
ACP1 - Flamabilidade x VR	42	56,53	-29,29	0,327	0,052	4,855	10
ACP 1- Flamabilidade e Seca x HR	43	64,444	1,968	0,012	0,738	0,118	10
ACP 1- Flamabilidade e Seca x VR	44	56,53	-24,87	0,344	0,045	5,249	10

Legenda: a = valor de interceptação da reta, b = inclinação da reta, R^2 = valor de r-quadrado, p = valor da estatística p, f = valor da estatística f, e GL = graus de liberdade. As características são capacidade de rebrotar (CR) e vigor de rebrota (VR).

Fonte: A autora, 2020.

4 DISCUSSÃO:

Os resultados foram diferentes do esperado o que possibilita uma nova compreensão de como a resposta das plantas à seca e ao fogo interagem e atuam nos padrões de dominância de uma comunidade vegetal. A primeira hipótese levantada nesse trabalho foi a de que as espécies mais resistentes à seca seriam também as espécies mais resistentes ao fogo. No entanto, as espécies mais resistentes à seca apresentaram uma alta flamabilidade.

Menores valores de Ψ_{ppt} estão ligados à resistência à seca pois indicam que a perda de turgor, e a consequente interrupção de processos fisiológicos, ocorre em potenciais hídricos mais negativos (Bartlett et al. 2012). Valores mais baixos de AEF também estão associados a maior resistência a seca pois podem representar uma estratégia conservativa de recursos, uma vez que essa característica representa o custo de construção das folhas em termos de carbono (Wright et al. 2004). Pelo fato da espessura foliar ser um dos componentes que determinam a AEF, menores valores de AEF podem representar folhas mais espessas, que foram as espécies que apresentaram a maior taxa máxima de combustão (TMC) e maior porcentagem de biomassa queimada (PBQ). Esse resultado contraria a ideia de que folhas mais finas tem maior flamabilidade devido a maior razão superfície-volume foliar (Bond e van Wildgen, 1996). Porém, pelo fato de AEF ser produto tanto da espessura quanto da densidade foliar, menores valores de AEF podem estar associados a outro componente da flamabilidade que é o teor de umidade do combustível (TUC). Menores AEF podem estar associados a uma menor razão água/matéria seca da folha e, portanto, resultando em menores teores de umidade do combustível (TUC). De fato, encontramos uma relação positiva entre AEF e o teor de umidade do combustível no momento da ignição (TUCig). Plantas com menores valores de AEF possuíam menor TUCig, ou seja, uma menor razão água/massa seca da sua folha no momento da ignição. Portanto, uma vez que as espécies mais resistentes a seca, que possuem os menores valores de AEF e Ψ_{ppt} , atingem uma razão de água/matéria seca baixa o suficiente para terem ignição (menores valores de TUCig), elas também apresentam maiores taxas de combustão e maiores proporções de biomassa queimada (maiores valores de TMC e PBQ). Esses resultados demonstram que ser mais resistente à seca pode aumentar a flamabilidade do sistema, o que nos indica mais um caminho de como a intensificação da seca, devido ao quadro de mudanças climáticas, pode ocasionar um aumento da frequência ou intensidade dos incêndios, alterando o regime de fogo local. Uma vez que esse cenário

selecione espécies mais resistentes à seca, esse resultado nos mostra que a relação da seca e do fogo se dá não só porque os eventos de seca representam uma menor disponibilidade hídrica do sistema, o que por si só já aumentaria a sua flamabilidade, mas também por selecionar espécies com altas taxas de combustão e proporção de biomassa queimada.

A segunda hipótese levantada é a de que as espécies mais frequentes seriam as mais inflamáveis, o que estaria associado a mecanismos de resiliência, ou seja, as dominantes seriam as espécies com uma alta capacidade de se regenerar após a passagem do fogo. De fato, a flamabilidade explicou 64% da frequência relativa das espécies, e quando analisadas em conjunto com as características de resistência a seca, explicaram 74% da frequência das espécies. Portanto, espécies com características associadas à maior resistência à seca (menor AEF, Ψ_{ppt} , TUCig), e maior flamabilidade (maiores TMC e PBQ) tendem a ser as mais frequentes. Porém, diferentemente do esperado, as espécies mais inflamáveis e frequentes não foram as espécies que apresentaram maior resiliência, cuja as variáveis operacionais utilizadas nesse estudo foram a capacidade de rebrotar (CR) e o vigor de rebrota (VR). Na verdade, o vigor de rebrota (VR), apresentou uma relação negativa com a flamabilidade. Isso pode ter ocorrido pois o efeito do fogo sobre VR pode ser diferente dos efeitos de outros distúrbios sobre esta capacidade (de Dios, 2020). A capacidade de rebrotar pura e simplesmente a qualquer distúrbio, pode não refletir a capacidade de rebrotar após o fogo, o que contraria a visão de Grime (1977), uma vez que sua teoria supõe que as espécies R tem a mesma capacidade de se regenerar independentemente do tipo de distúrbio. Segundo de Dios, (2020) e Pausas et al. (2015), diferentemente de outros distúrbios, o fogo consiste em uma remoção de biomassa junto a um estresse térmico em volta dos tecidos que foram diretamente consumidos. A habilidade e vigor de rebrota pós-incêndio estariam, portanto, relacionados ao grau de proteção térmica das gemas (de Dios, 2020). Consequentemente, espécies que normalmente rebrotam após outros distúrbios podem ter sua habilidade ou vigor de rebrota diminuídos pelos efeitos letais das temperaturas de um incêndio, uma vez que suas gemas e meristemas não se encontram devidamente protegidos (Pausas, 2015). Keating (1998) realizou um experimento testando os efeitos de queima e do corte das plantas do páramos no Parque Nacional de Podocarpus, no Equador e observou que a altura recuperada por essas espécies nas áreas que foram queimadas foi significativamente maior do que nas áreas em que foram cortadas. Portanto, experimentos que comparem a capacidade das espécies rebrotarem a partir de uma remoção mecânica da biomassa e a partir da sua queima no PNI seriam úteis para esclarecer essas ideias. Além disso, alguns autores apontam que a capacidade de rebrotar

após um incêndio é determinada por outros fatores, como a quantidade de carboidratos estocados em reservas (Bowen e Pate, 1993; Clarke; 2013; Pate et al., 1990). Estoque ou reserva de carbono, de acordo com Chapin et al. (1990), é a formação de compostos de carbono não estruturais que podem ser futuramente mobilizados para sustentar a biossíntese. Esse processo prepara a planta para emergências imprevisíveis, como distúrbios que afetam a absorção ou a necessidade de carbono (Chapin et al. 1990). Pate et al. 1990 encontrou que a quantidade de amido presente nos tecidos vegetais é significativamente maior nas raízes das espécies que tem a capacidade de rebrotar após o fogo. Portanto, a capacidade dessas espécies de recuperar a sua biomassa pode ser governada pela reserva de carboidratos restantes após uma época de menor disponibilidade hídrica ou após a passagem do fogo, por exemplo (O'Grady et al. 2013). Assim, a concentração de carboidratos nos tecidos vegetais, principalmente abaixo do solo, pode ser uma importante característica de resiliência a ser investigada para compreender a regeneração das espécies do PNI após o fogo.

Segundo Pausas et al. (2017), uma maneira de facilitar a compreensão do conceito de flamabilidade seria encará-la como uma variável teórica que é composta por várias dimensões. Essas dimensões, por serem medidas através de diferentes características, podem ser independentes entre si ou até mesmo negativamente correlacionadas. Esta abordagem, portanto, remete à ideia das dimensões de variação de características funcionais (Westoby et al. 2002). Pausas et al. (2017) levanta quais seriam as três principais dimensões que compõem a flamabilidade das plantas: A primeira associada a ignitabilidade (facilidade em ter ignição), a segunda associada com a velocidade da combustão e a taxa de propagação da chama (combustibilidade), e a terceira associada a quantidade de calor liberada (sustentabilidade). Essas três dimensões explicam a chance de uma planta começar a queimar, o quão rápida e o quão intensa é a sua perda de biomassa durante a queima. No entanto, a inclusão das dimensões da flamabilidade em abordagens que buscam associar os seus graus de relação com outras dimensões funcionais como o espectro econômico foliar, e de resistência à seca, por exemplo, é ainda incipiente. Cornelissen et al. (2017) demonstraram que as características dos órgãos vegetais vivos, principalmente aquelas ligadas ao espectro econômico e ao espectro da forma e tamanho das plantas estão fortemente ligados à dinâmica da formação da serrapilheira, e conseqüentemente, aos padrões de decomposição e regimes de fogo de uma comunidade. Grootemaat et al. (2015) analisou como as características morfológicas foliares influenciam na flamabilidade e taxas de decomposição de 32 espécies e observou que AEF foi o preditor mais forte para o tempo necessário para ignição (proxie para ignitabilidade), e a

massa seca da folha o preditor mais importante para a duração da chama (proxie para sustentabilidade). Além disso, foi observado que essas duas características de flamabilidade, usadas como variáveis operacionais para representar dois eixos distintos: o da ignitabilidade e sustentabilidade, não foram correlacionadas entre si. Murray e Philips (2013) analisaram as diferenças da flamabilidade entre folhas de espécies exóticas e nativas a partir da ignitabilidade, e observou que as folhas das espécies exóticas, maiores e com valores mais altos para AEF, apresentaram menor tempo de ignição somente quando secas. Quando frescas, não foi encontrada diferença significativa entre a ignitabilidade das folhas das espécies nativas e exóticas, reforçando o papel do conteúdo de água do combustível na determinação da ignitabilidade.

Nesta dissertação, medimos diferentes dimensões da flamabilidade, e de fato a ignitabilidade, representada pelo teor de umidade do combustível no momento da ignição (TUCig), foi negativamente correlacionada com a taxa máxima de combustão (TMC) e com a porcentagem de biomassa queimada (PBQ), que juntas expressam a dimensão da combustibilidade. Essa visão multidimensional da flamabilidade oferece uma explicação do motivo pelo qual nossos resultados contrariaram a ideia de que folhas finas tem maior flamabilidade devido a maior razão superfície-volume (Bond e van Wilgen, 1996). Isso pode ter ocorrido pois a razão superfície-volume da folha está associada positivamente apenas com uma das dimensões da flamabilidade, a ignitabilidade. Ou seja, folhas mais finas tem maior facilidade de ter ignição, mas não necessariamente são aquelas que tem maior taxa de combustão e proporção de biomassa queimada. Tendo em vista todo o exposto acima, as espécies mais frequentes nos Campos de Altitude são aquelas que possuem baixa ignitabilidade, mas essas espécies também perdem sua biomassa rapidamente e em grandes proporções uma vez que o fogo se inicia, ou seja, possuem uma alta combustibilidade.

Uma vez que encontramos uma relação do fogo com o padrão de dominância das espécies, sabemos que uma alteração do seu regime possivelmente irá acarretar mudanças na estrutura da vegetação. Dessa maneira, esse resultado indica como o quadro de mudanças climáticas, que prevê uma diminuição da entrada de água e um aumento na sua demanda para a região da Serra da Mantiqueira (Lyra et al. 2018) pode alterar o regime de fogo e a estrutura das comunidades vegetais dos Campos de Altitude. Como as espécies que tendem a ser mais frequentes são as mais resistentes à seca, com baixa ignitabilidade e alta combustibilidade, possivelmente o aumento da intensidade e frequência dos eventos de seca e fogo causará o aumento da frequência dessas espécies e tornará a vegetação mais inflamável, embora com

menor ignitabilidade o que ressalta o caráter múltiplo da flamabilidade. Como essa maior flamabilidade se deve em grande parte as altas velocidades de combustão, isso significa que potencialmente, esses incêndios terão maiores taxas de propagação e conseqüentemente, maiores áreas queimadas (Pausas et al. 2017). Isso aumenta a chance do fogo atingir áreas que ainda não foram afetadas pela sua presença e alcançar espécies de menor frequência que não apresentam mecanismos para sobreviver aos seus efeitos.

Pausas et al. (2017) também propõe que as três principais dimensões da flamabilidade definem três estratégias que permitem a persistência das espécies em ambientes propensos ao fogo: a estratégia não-inflamável, a estratégia rapidamente-inflamável e a estratégia calorosamente-inflamável. As espécies não-inflamáveis seriam espécies com baixa ignitabilidade e/ou baixas taxas de propagação e liberação de calor, espécies rapidamente-inflamáveis seriam aquelas com alta ignitabilidade e combustão rápida, enquanto as espécies calorosamente-inflamáveis são as que produzem chamas com altas temperaturas e maior tempo de residência (i.e. tempo que o fogo permanece no mesmo ponto – Cochrane, 2009). De acordo com os nossos resultados as espécies mais frequentes dos Campos de Altitude possuem características relacionadas a duas das estratégias levantadas por Pausas et al. (2017): a baixa ignitabilidade da estratégia não-inflamável (menores valores para TUCig) e as altas taxas de combustão da estratégia rapidamente-inflamável (maiores valores para TMC). Podem ser levantadas hipóteses distintas de como essas estratégias poderiam afetar a performance ecológica das espécies nos Campos de Altitude. Como a ignitabilidade foi positivamente correlacionada com a resistência à seca, sugerimos que, em algum grau, há uma convergência na capacidade de resistir à seca e ao fogo. Conseguir manter o turgor sob potenciais hídricos mais baixos (Yppt), e não atingir a ignição enquanto não perde água em proporções suficientes (TUCig), pode representar uma resistência a ignição enquanto processos fisiológicos importantes para a sobrevivência e crescimento estão sendo mantidos. Em contrapartida, possuir alta combustibilidade, representada por uma alta taxa máxima de combustão (TMC) e alta porcentagem de biomassa queimada (PBQ), pode aumentar a resistência de um indivíduo através da diminuição do tempo de residência do fogo e conseqüentemente, redução dos danos causados a tecidos meristemáticos e raízes que estão próximas ou abaixo do solo (Gagnon, 2010). Dessa maneira, a estratégia rapidamente-inflamável pode estar associada a um mecanismo de proteção dos tecidos essenciais de danos causados por incêndios de altas temperaturas e longa duração. Pausas et al. (2017) levanta que

essa estratégia é típica de plantas que queimam durante o fogo (diferentemente de espécies não-inflamáveis), mas que sobrevivem pois a suas gemas não são danificadas.

O autor ainda aponta que em alguns casos, essa estratégia é relacionada com a floração pós-fogo. De fato, as duas espécies mais frequentes do PNI, *Machaerina Ensifolia* e *Cortaderia Modesta*, tem sua florações estimuladas pelo fogo (Brade, 1956; Safford, 2007) além de possuírem densas touceiras que proporcionam um isolamento de altas temperaturas e proteção contra danos físicos internos causados pelo fogo (Safford, 2001). Como descrito por Brade (1956), a outra *Machaerina ensifolia* é encontrada constantemente associada a *Cortaderia Modesta*, o que pode sugerir que esta espécie dominante do PNI também se beneficia dos mecanismos de proteção contra possíveis danos causados pelo fogo promovido por *Cortaderia Modesta*. Além disso, quando a taxa máxima de combustão (TMC) e a porcentagem de biomassa queimada (PBQ) foram analisadas separadamente, elas foram as características que apresentaram a maior relação com a frequência relativa, ainda que as espécies mais dominantes não tenham apresentado valores significativamente maiores que grande parte das espécies. Portanto, no que diz respeito a flamabilidade, a dimensão relacionada a velocidade da combustão (combustibilidade) é a que mais está associada à dominância das espécies. Apesar disso, o tempo em que as espécies atingiram a maior velocidade de combustão não teve relação com a frequência e muitas espécies não diferiram significativamente em relação ao ponto de maior perda de biomassa (PMPB). Ainda, mais da metade das espécies teve ignição com 100% do seu conteúdo relativo de água, característica que não contribuiu para explicar a frequência. O fato de TUCig estar entre as características que mais contribuíram para explicar a variação das espécies, indica que mais do que apenas a quantidade de água em si presente no tecido, determinante para a flamabilidade é a proporção de quantidade de água em relação a massa seca.

A ideia da flamabilidade como um fator determinante para a evolução das plantas é muito criticada pois alguns autores alegam que não existem características que influenciam exclusivamente a flamabilidade (Bowman et al. 2014). Muitas características químicas e estruturais constantemente relacionadas a flamabilidade tem valor adaptativo para outras pressões seletivas (i.e. herbivoria ou seca – Pausas et al. 2017). Por exemplo, uma maior quantidade de compostos orgânicos voláteis pode aumentar a ignitabilidade das folhas, no entanto, também desempenham um papel importante na defesa contra a herbivoria (Bowman et al. 2014). Pelo fato de existirem tantas características que potencialmente afetam a flamabilidade, é razoável afirmar que o fogo tem sido um grande motor da evolução das

plantas (de Dios, 2020). Porém, inferências mais robustas acerca do efeito do fogo na resposta das plantas podem ser feitas com o uso de características que representam a resultante final de um agrupamento de características que, individualmente, são associadas a outros fatores, mas em conjunto, podem refletir a resposta da planta ao fogo. Dessa maneira, nós demonstramos que o uso de características funcionais de flamabilidade podem fornecer evidências mais concretas à respeito do fogo como fator chave para a estruturação das comunidades vegetais. Além disso, uma limitação ao estudar a flamabilidade tem sido a tendência de considerá-la como uma variável teórica de apenas uma dimensão, mas compreender sua multidimensionalidade facilita a explicação de problemas levantados pelos céticos da flamabilidade (Pausas et al. 2017). Por exemplo, Midgley (2013) encontrou inconsistências ao aplicar os modelos de Bond & Midgley (1995) e Gagnon et al. (2010) para um determinado conjunto de espécies, porém uma vez que existam diferentes estratégias de flamabilidade, esses modelos podem estar relacionados a conjuntos de espécies diferentes (Pausas et al. 2017). Outra questão é a de que o fogo teria se tornado um fator predominante somente após o surgimento da vida humana, e por isso ele não poderia ser considerado como um fator importante na história evolutiva das plantas. Porém, evidências de que o fogo tem sua origem ligada à origem das plantas tem sido levantadas (Pausas e Keeley, 2009). Uma vez que as plantas são responsáveis por dois dos três elementos essenciais à existência do fogo: oxigênio e combustível, antes do aparecimento de organismos fotossintéticos, a atmosfera não tinha oxigênio suficiente, e antes do aparecimento das plantas terrestres, faltavam combustíveis. O terceiro elemento, uma fonte de calor, provavelmente foi disponível em toda a história do planeta através de raios ou vulcões, por exemplo (Pausas e Keeley, 2009). Dessa maneira foram encontrados registros, como fragmentos de troncos de árvores carbonizados, que fornecem evidências da importância do fogo para as plantas em épocas pré-humanas, como no Jurássico (Pausas e Keeley, 2009). Segundo Keeley e Rundel (2005), o fogo foi responsável pela propagação de gramíneas C4 durante o Mioceno. Ao aumentar a produtividade de gramíneas C4 por causar a abertura das florestas, em um processo de *feedback*, a produtividade elevada de gramíneas C4 aumentava a carga de combustível altamente inflamável. Atualmente, segundo Hély et al. (2019) em terras áridas e semiáridas, a distribuição de arbustos e gramíneas é em grande parte controlada pela frequência do fogo, pois o aumento da sua frequência cria uma vantagem competitiva a favor das gramíneas. Além disso, a importância do fogo está sendo revelada em tentativas de modelar o padrão global da vegetação atual sem levá-lo em consideração (Bond et. al. 2005). Foi encontrado que vários ecossistemas considerados dependentes do fogo (e.g. savanas tropicais) tem

características climáticas que oferecem potencial para sustentar outro tipo de vegetação, e apenas não o fazem pela presença do fogo (Bond et al. 2005). Todavia, pelo fato das plantas terem que responder simultaneamente à diversos fatores ambientais, é provável que suas características evoluíram em resposta a múltiplos fatores (de Dios, 2020). A importância dos fatores climáticos para a estruturação das comunidades vegetais já é bem estabelecida, e apesar da co-ocorrência do fogo com a seca, abordagens para compreender a flamabilidade muitas vezes não levam em consideração a resposta das plantas à menor disponibilidade hídrica (Nolan et al. 2020). Recentemente, Pivaroff et al. (2019) encontraram que características associadas ao acesso à água e a regulação do seu uso foram determinantes críticos do TUC entre as espécies. Por isso, analisar em conjunto a resposta das espécies ao fogo e à seca pode proporcionar uma explicação mais robusta sobre os padrões de dominância encontrados, uma vez que há uma grande probabilidade da planta também ter que responder à seca em locais aonde o fogo ocorre. Nesse trabalho, nós demonstramos que as respostas das plantas à seca afeta a sua flamabilidade e, por isso, tanto a seca quanto o fogo tem sido fatores importantes para moldar a estrutura da comunidade vegetal dos Campos de altitude.

CONCLUSÃO

- A resposta das plantas à seca, nos Campos de Altitude, está relacionada com a resposta das plantas ao fogo, e as espécies mais resistentes à seca apresentaram uma alta flamabilidade decorrente de altas taxas máximas de combustão e grande proporção de biomassa queimada (alta combustibilidade).
- As espécies mais frequentes dos Campos de Altitude foram as espécies mais resistentes à seca e com elevada flamabilidade decorrente de altas taxas máximas de combustão e proporções de biomassa queimada. Apesar disso, essa alta flamabilidade não está associada a uma maior resiliência. A maior frequência das espécies mais inflamáveis pode ser explicada a partir de uma estratégia rapidamente-inflamável, que promove uma maior proteção das suas gemas e tecidos meristemáticos, enquanto a explicação da diferença encontrada nos padrões de resiliência das espécies deve ser investigada a partir de outros fatores, como a proporção de reserva de carbono presente nos tecidos vegetais.
- Nós demonstramos que encarar a flamabilidade como uma variável teórica multidimensional e o uso de características funcionais de flamabilidade fornece evidências mais concretas a respeito do fogo como fator chave para a estruturação das comunidades vegetais. Além disso, demonstramos que analisar em conjunto a resposta das espécies ao fogo e à seca pode proporcionar uma explicação mais robusta sobre os padrões de dominância encontrados, uma vez que existe uma alta probabilidade desses fatores co-ocorrerem. Portanto, considerando o contexto de mudanças climáticas, estudos que busquem uma maior compreensão das dimensões da flamabilidade a partir de uma integração com a resposta à seca se mostram extremamente importantes, uma vez que as respostas das plantas a esses fatores estão associadas.

REFERÊNCIAS

- Abatzoglou, J. T., & Williams, A. P. (2016). Impact of anthropogenic climate change on wildfire across western US forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *113*(42), 11770–11775. <https://doi.org/10.1073/pnas.1607171113>
- Anderson, H. E. (1970). Forest fuel ignitibility. *Fire Technology*, *6*(4), 312–319. <https://doi.org/10.1007/BF02588932>
- Archibald, S., Lehmann, C. E. R., Gómez-Dans, J. L., & Bradstock, R. A. (2013). Defining pyromes and global syndromes of fire regimes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *110*(16), 6442–6447. <https://doi.org/10.1073/pnas.1211466110>
- Assis, M. V., & de Mattos, E. A. (2016). Vulnerabilidade da vegetação de campos de altitude às mudanças climáticas. *Oecologia Australis*, *20*(2), 24–36. <https://doi.org/10.4257/oeco.2016.2002.03>
- Aximoff, I. and de Carvalho Rodrigues, R., 2011. Histórico dos incêndios florestais no Parque Nacional do Itatiaia. *Ciência Florestal*, *21*(1), 83-92.
- Aximoff, I. Relatório de Impactos do fogo na vegetação do Planalto do Itatiaia. Parque Nacional do Itatiaia, Instituto Chico Mendes/ MMA, outubro de 2007. Disponível em http://www.ibama.gov.br/parna_itatiaia. Acesso em julho de 2020.
- Bär, A., Michaletz, S. T., & Mayr, S. (2019). Fire effects on tree physiology. *New Phytologist*, *223*(4), 1728–1741. <https://doi.org/10.1111/nph.15871>
- Bartlett, M. K., Zhang, Y., Yang, J., Kreidler, N., Sun, S. et al. (2015). Drought tolerance as a driver of tropical forest assembly: resolving spatial signatures for multiple processes. *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/15-0468.1>
- Bartlett, Megan K., Scoffoni, C., & Sack, L. (2012). The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: A global meta-analysis. *Ecology Letters*, *15*(5), 393–405. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01751.x>
- Batllori, E., De Cáceres, M., Brotons, L., Ackerly, D.D., Moritz, M.A. and Lloret, F. (2017). Cumulative effects of fire and drought in Mediterranean ecosystems. *Ecosphere*, *8*(8), e01906. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1906>
- Benites, V.D.M., Caiafa, A.N., Mendonça, E.D.S., Schaefer, C.E. and Ker, J.C., 2012. Solos e vegetação nos complexos rupestres de altitude da Mantiqueira e do Espinhaço. *Floresta e ambiente*, *10*(1):76-85.
- Bond, W. J., & Scott, A. C. (2010). Fire and the spread of flowering plants in the Cretaceous. *New Phytologist*, *188*(4), 1137-1150. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03418.x>

- 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.
- Bond, W. J. van Wilgen B. W; (1996). Fire and Plants. Population and Community Biology Series, v. 14. <https://doi.org/10.1007/1978-94-009-1499-5>.
- Bond, W. J., & Midgley, J. J. (1995). Kill Thy Neighbour: An Individualistic Argument for the Evolution of Flammability. *Oikos*, *73*(1), 79. <https://doi.org/10.2307/3545728>
- Bowen, B. J., & Pate, J. S. (1993). The significance of root starch in post-fire shoot recovery of the resprouter *Stirlingia latifolia* R. Br.(Proteaceae). *Annals of Botany*, *72*(1), 7-16. <https://doi.org/10.1006/anbo.1993.1075>
- Bowman, D. M., French, B. J., & Prior, L. D. (2014). Have plants evolved to self-immolate?. *Frontiers in plant science*, *5*, 590. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00590>
- Brade, A.C. (1956) A flora do Parque Nacional do Itatiaia. *Bol. Parque Nacional do Itatiaia*, *5*, 1–112.
- Brando, Paulo M., Paolucci, L., Ummenhofer, C. C., Ordway, E. M., Hartmann, H., Cattau, M. E., et al. (2019). Droughts, Wildfires, and Forest Carbon Cycling: A Pantropical Synthesis. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, *47*(1), 555–581. <https://doi.org/10.1146/annurev-earth-082517-010235>
- Brando, Paulo Monteiro, Balch, J. K., Nepstad, D. C., Morton, D. C., Putz, F. E., Coe, M. T., et al. (2014). Abrupt increases in Amazonian tree mortality due to drought-fire interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *111*(17), 6347–6352. <https://doi.org/10.1073/pnas.1305499111>
- Brando, Paulo M., Nepstad, D. C., Davidson, E. A., Trumbore, S. E., Ray, D., & Camargo, P. (2008). Drought effects on litterfall, wood production and belowground carbon cycling in an Amazon forest: Results of a throughfall reduction experiment. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *363*(1498), 1839–1848. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.0031>
- Brodribb, T. J. (2017). Progressing from ‘functional’ to mechanistic traits. *New Phytologist*, *215*(1), 9–11. <https://doi.org/10.1111/nph.14620>
- Cardoso, A. W., Oliveras, I., Abernethy, K. A., Jeffery, K. J., Lehmann, D., Edzang Ndong, J. et al. (2018). Grass Species Flammability, Not Biomass, Drives Changes in Fire Behavior at Tropical Forest-Savanna Transitions. *Frontiers in Forests and Global Change*, *1*(November), 1–14. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2018.00006>
- Cavender-Bares, J., & Reich, P. B. (2012). Shocks to the system: Community assembly of the oak savanna in a 40-year fire frequency experiment. *Ecology*, *93*(8 SPEC. ISSUE), 52–69. <https://doi.org/10.1890/11-0502.1>
- Cavender-Bares, J., Kitajima, K. and Bazzaz, F.A., (2004). Multiple trait associations in relation to habitat differentiation among 17 Floridian oak species. *Ecological Monographs*, *74*(4), 635-662. <https://doi.org/10.1890/03-4007>

- Chapin III, F. S., Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., et al. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, *405*(6783), 234–242. <https://doi.org/10.1038/35012241>
- Chapin III, F. S., Schulze, E. D., & Mooney, H. A. (1990). The ecology and economics of storage in plants. *Annual review of ecology and systematics*, *21*(1), 423–447. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.21.110190.002231>
- Chase, J.M. and Leibold, M.A., 2003. *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press.
- Chaves, M. M., Maroco, J. P., & Pereira, J. S. (2003). Understanding plant responses to drought - From genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*, *30*(3), 239–264. <https://doi.org/10.1071/FP02076>
- Cochrane, M. A. (2003). Fire science for rainforests. *Nature*, *421*(6926), 913–919. <https://doi.org/10.1038/nature01437>
- Cochrane, M.A. and Ryan, K.C., Fire and fire ecology: Concepts and principles. In Cochrane, M.A (2009) *Tropical fire ecology* 1. ed. Springer, Berlin, Heidelberg. cap. 2, 25–62. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-77381-8>
- Cornelissen, J. H., Grootemaat, S., Verheijen, L. M., Cornwell, W. K., van Bodegom, P. M., van der Wal, R., & Aerts, R. (2017). Are litter decomposition and fire linked through plant species traits?. *New Phytologist*, *216*(3), 653–669. <https://doi.org/10.1111/nph.14766>.
- Crawley, M. J. (2007). *The R book*. John Wiley & Sons.
- Dai, A. (2011). Drought under global warming: A review. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change*, *2*(1), 45–65. <https://doi.org/10.1002/wcc.81>
- Dale, V., Joyce, L., McNulty, S., Neilson, R., & Ayres, M. (2001). Climate change and forest disturbances: climate change can affect forests by altering the frequency, intensity, duration, and timing of fire, drought, introduced species,. *BioScience*, *51*(9), 723. [https://doi.org/https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0723:CCAFD\]2.0.CO;2](https://doi.org/https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0723:CCAFD]2.0.CO;2)
- Dias, A. T. C., Berg, M. P., de Bello, F., Van Oosten, A. R., Bílá, K., & Moretti, M. (2013). An experimental framework to identify community functional components driving ecosystem processes and services delivery. *Journal of Ecology*, *101*(1), 29–37. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12024>
- Diaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H. C., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., et al. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, *529*(7585), 167–171. <https://doi.org/10.1038/nature16489>
- Diaz, S., Cabido, M. and Casanoves, F., (1998). Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of vegetation science*, *9*(1), 113–122. <https://doi.org/10.2307/3237229>
- de Dios, V. R. (2020). Plant-Fire Interactions: Applying Ecophysiology to Wildfire Management, v. 36. *Springer Nature*, Switzerland, 208p. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-41192-3>.

- Engelbrecht B. M. J, Kursar T. A. (2003). Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants. *Oecologia*. 136:383–393. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1290-8>
- Gagnon, P.R., Passmore, H.A., Platt, W.J., Myers, J. A., Paine, C.T. and Harms, K.E. (2010). Does pyrogenicity protect burning plants? *Ecology*, 91(12), pp.3481-3486. <https://doi.org/10.1890/10-0291.1>
- Garnier, E., Navas, M.L. and Grigulis, K., 2016. *Plant functional diversity: organism traits, community structure, and ecosystem properties*. Oxford University Press.
- Giovanetti-Alves R, Zau AS, Oliveira RR.(2016). Flora dos Campos de Altitude em quatro áreas do maciço do Itatiaia, nos estados do Rio de Janeiro e Minas Gerais, Brasil. *Pesq. Bot.* 69:109-140
- Greenwood, S., Ruiz-Benito, P., Martínez-Vilalta, J., Lloret, F., Kitzberger, T., Allen, C. D., et al. (2017). Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area. *Ecology Letters*, 20(4), 539–553. <https://doi.org/10.1111/ele.12748>
- Grime, J.P. and Pierce, S., 2012. *The evolutionary strategies that shape ecosystems*. John Wiley & Sons.
- Grime, J.P., Brown, V.K., Thompson, K., Masters, G.J., Hillier, S.H., Clarke, I.P., Askew, A.P., Corker, D. and Kielty, J.P., (2000). The response of two contrasting limestone grasslands to simulated climate change. *Science*, 289(5480), pp.762-765. DOI: 10.1126/science.289.5480.762
- Grime, J.P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111(982), 1169-1194.
- Grossiord, C., Buckley, T. N., Cernusak, L. A., Novick, K. A., Poulter, B., Siegwolf, R. T. W. et al. (2020). Plant responses to rising vapor pressure deficit. *New Phytologist*, 226(6), 1550–1566. <https://doi.org/10.1111/nph.16485>
- Grootemaat, S., Wright, I. J., van Bodegom, P. M., Cornelissen, J. H., & Cornwell, W. K. (2015). Burn or rot: leaf traits explain why flammability and decomposability are decoupled across species. *Functional Ecology*, 29(11), 1486-1497. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12449>
- Gupta, A., Rico-Medina, A., & Caño-Delgado, A. I. (2020). The physiology of plant responses to drought. *Science*, 368(6488), 266–269. <https://doi.org/10.1126/science.aaz7614>
- Fu, Q., and S. Feng (2014), Responses of terrestrial aridity to global warming, *J. Geophys. Res. Atmos.*, 119, 7863–7875, <https://doi.org/10.1002/2014JD021608>.
- Hegerl, G. C., Black, E., Allan, R. P., Ingram, W. J., Polson, D., Trenberth, K. E. et al. (2019). Challenges in quantifying changes in the global water cycle. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 100(10).

- Hély, C., Alleaume, S., Runyan C. W., Fire Regimes in Dryland Landscapes. In: D'Odorico, P., Porporato, A. Runyan, C. W. (2019) *Dryland Ecohydrology*. 2. ed.. Springer, Cham. cap. 14, 367-400. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-23269-6>
- Huntington, T G. (2006). Evidence for intensification of the global water cycle: review and synthesis. *Journal of Hydrology* 319(1-4), 83-95. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2005.07.003>
- IPCC- Intergovernmental Panel on Climate Change. (2014). In R. K. Pachauri & L. A. Meyer (Eds.), *Climate Change 2014: Synthesis report. Contribution of working groups I, II and III to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change* (151 p.). Geneva, Switzerland: IPCC.
- Jolly, W., & Johnson, D. (2018). Pyro-Ecophysiology: Shifting the Paradigm of Live Wildland Fuel Research. *Fire*, 1(1), 8. <https://doi.org/10.3390/fire1010008>
- Jolly, W. M., Cochrane, M. A., Freeborn, P. H., Holden, Z. A., Brown, T. J., Williamson, G. J., & Bowman, D. M. J. S. (2015). Climate-induced variations in global wildfire danger from 1979 to 2013. *Nature Communications*, 6(May), 1–11. <https://doi.org/10.1038/ncomms8537>
- Keating, P. L. (1998). Effects of anthropogenic disturbances on páramo vegetation in Podocarpus National Park, Ecuador. *Physical Geography*, 19(3), 221-238. <https://doi.org/10.1080/02723646.1998.10642648>
- Keeley, J. E., Pausas, J. G., Rundel, P. W., Bond, W. J., & Bradstock, R. A. (2011). Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends in Plant Science*, 16(8), 406–411. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.04.002>
- Keeley, J. E., & Rundel, P. W. (2005). Fire and the Miocene expansion of C4 grasslands. *Ecology Letters*, 8(7), 683-690. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00767.x>
- Lavorel, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16(5), 545–556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>
- Lyra, A., Tavares, P., Chou, S. C., Sueiro, G., Dereczynski, C., Sondermann, M., et al. (2018). Climate change projections over three metropolitan regions in Southeast Brazil using the non-hydrostatic Eta regional climate model at 5-km resolution. *Theoretical and Applied Climatology*, 132(1–2), 663–682. <https://doi.org/10.1007/s00704-017-2067-z>
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press.
- Maracahipes, L., Carlucci, M. B., Lenza, E., Marimon, B. S., Marimon, B. H., Guimarães, F. A. G., & Cianciaruso, M. V. (2018). How to live in contrasting habitats? Acquisitive and conservative strategies emerge at inter- and intraspecific levels in savanna and forest woody plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 34, 17–25. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2018.07.006>
- Markesteyn L, Poorter L. 2009. Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance. *J. Ecol.* 97(2):311–325

Martin, C., Bhatt, K., & Baumann, K. (2001). Shaping in plant cells. *Current Opinion in Plant Biology*, 4(6), 540–549. [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(00\)00213-2](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(00)00213-2)

Martin, R. (1994). Assessing the flammability of domestic and wildland vegetation. *12th Conference on Fire and Forest Meteorology, At Jekyll Island, GA, USA*, 26–28. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.3999.3680>

Matos, I. S. *Estabilidade de comunidades vegetais diante das mudanças climáticas: o efeito da diversidade funcional e das fontes alternativas de água na resposta das vegetações campestres à seca*. 2019 226 f. Tese. (Doutorado em Ecologia e Evolução) - Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro 2019.

McDowell, N., Pockman, W. T., Allen, C. D., Breshears, D. D., Cobb, N., Kolb, T., et al., (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: Why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*, 178(4), 719–739. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02436.x>

McLauchlan, K. K., Higuera, P. E., Miesel, J., Rogers, B. M., Schweitzer, J., Shuman, J. K., et al. (2020). Fire as a fundamental ecological process: Research advances and frontiers. *Journal of Ecology*, (April 2019), 1–23. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13403>

Michaletz, S. T., & Johnson, E. A. (2007). How forest fires kill trees: A review of the fundamental biophysical processes. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 22(6), 500–515. <https://doi.org/10.1080/02827580701803544>

Midgley, J. J. (2013). Flammability is not selected for, it emerges. *Australian Journal of Botany*, 61(2), 102–106. <https://doi.org/10.1071/BT12289>

Murray, B. R., Hardstaff, L. K., & Phillips, M. L. (2013). Differences in leaf flammability, leaf traits and flammability-trait relationships between native and exotic plant species of dry sclerophyll forest. *PloS one*, 8(11), e79205. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0079205>

Nepstad, D. C., Tohver, I. M., David, R., Moutinho, P., & Cardinot, G. (2007). Mortality of large trees and lianas following experimental drought in an amazon forest. *Ecology*, 88(9), 2259–2269. <https://doi.org/10.1890/06-1046.1>

Nepstad, D., Carvalho, G., Barros, A.C., Alencar, A., Capobianco, J.P., Bishop, J., Moutinho, P., Lefebvre, P., Silva Jr, U.L. and Prins, E., 2001. Road paving, fire regime feedbacks, and the future of Amazon forests. *Forest ecology and management*, 154(3),395-407. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00511-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00511-4)

Nolan, R. H., Blackman, C. J., de Dios, V. R., Choat, B., Medlyn, B. E., Li, X. et al. (2020). Linking Forest Flammability and Plant Vulnerability to Drought. *Forests*, 11(7), 779. <https://doi.org/10.3390/f11070779>

O'Grady, A.P., Mitchell, P.J., Pinkard, E.A. and Tissue, D.T., 2013. Thirsty roots and hungry leaves: unravelling the roles of carbon and water dynamics in tree mortality. *New Phytologist*, 200(2), pp.294-297. <https://doi.org/10.1111/nph.12451>

- Pate J. S., Froend R. H., Bowen B. J., Hansen A. , Kuo J. 1990. Seedling growth and storage characteristics of seeder and resprouter species of Mediterranean-type ecosystems of SW Australia. *Annals of Botany*, 65(6), 585– 601. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a087976>
- Pausas, J. G., & Keeley, J. E. (2017). Epicormic Resprouting in Fire-Prone Ecosystems. *Trends in Plant Science*, 22(12), 1008–1015. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.08.010>
- Pausas, J. G., Keeley, J. E., & Schwilk, D. W. (2017). Flammability as an ecological and evolutionary driver. *Journal of Ecology*, 105(2), 289–297. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12691>
- Pausas, J. G., Pratt, R. B., Keeley, J. E., Jacobsen, A. L., Ramirez, A. R., Vilagrosa, A. et al. (2015). Towards understanding resprouting at the global scale. *New Phytologist*, 209(3), 945–954. <https://doi.org/10.1111/nph.13644>
- Pausas, J. G., & Keeley, J. E. (2009). A burning story: the role of fire in the history of life. *BioScience*, 59(7), 593–601. <https://doi.org/10.1525/bio.2009.59.7.10>
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., et al. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61(3), 167–234. <https://doi.org/10.1071/BT12225>
- Peterson, D. W., & Reich, P. B. (2008). Fire frequency and tree canopy structure influence plant species diversity in a forest-grassland ecotone. *Plant Ecology*, 194(1), 5–16. <https://doi.org/10.1007/s11258-007-9270-4>
- Pierce, S., Negreiros, D., Cerabolini, B. E. L., Kattge, J., Díaz, S., Kleyer, M., et al. (2017). A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes worldwide. *Functional Ecology*, 31(2), 444–457. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12722>
- Ratnam, J., Chengappa, S. K., Machado, S. J., Nataraj, N., Osuri, A. M., & Sankaran, M. (2019). Functional traits of trees from dry deciduous “Forests” of southern India suggest seasonal drought and fire are important drivers. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7(JAN), 1–6. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00008>
- Rizzini, C. T. (1997). Tratado de fitogeografia do Brasil. 2ª Edição. *Âmbito Cultural Edições Ltda, Rio de Janeiro*.
- Rosado, B. H. P., Figueiredo, M. S. L., de Mattos, E. A., & Grelle, C. E. V. (2016a). Eltonian shortfall due to the Grinnellian view: functional ecology between the mismatch of niche concepts. *Ecography*, 39(11), 1034–1041. <https://doi.org/10.1111/ecog.01678>
- Rosado, B. H. P., Joly, C. A., Burgess, S. S. O., Oliveira, R. S., & Aïdar, M. P. M. (2016b). Changes in plant functional traits and water use in Atlantic rainforest: evidence of conservative water use in spatio-temporal scales. *Trees - Structure and Function*, 30(1), 47–61. <https://doi.org/10.1007/s00468-015-1165-8>
- Safford, H. (2007). Brazilian Páramos IV. Phytogeography of the campos de altitude. *Journal of Biogeography*, 34(10): 1701–1722.
- Safford, H. D. (2001). Brazilian Páramos. III. Patterns and Rates of Postfire Regeneration in

the Campos de Altitude 1. *Biotropica*, 33(2), 282. [https://doi.org/10.1646/0006-3606\(2001\)033\[0282:bpripa\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1646/0006-3606(2001)033[0282:bpripa]2.0.co;2)

Safford, H. D. F. (1999a). Brazilian Paramos I. An introduction to the physical environment and vegetation of the campos de altitude. *Journal of Biogeography*, 26(4), 693–712. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1999.00313.x>

Safford, H. D. F. (1999b). Brazilian Paramos II. Macro- and mesoclimate of the campos de altitude and affinities with high mountain climates of the tropical Andes and Costa Rica. *Journal of Biogeography*, 26(4), 713–737. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1999.00312.x>

Scarano, F R., Biodiversity Sector: Risks of Temperature Increase to Biodiversity and Ecosystems. In: Nobre, C. A., Marengo, J. A. Soares, W.R., (2019) Climate Risks in Brazil.: Springer, Cham. 1. ed, cap 5. 131-142. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-92881-4>

Seager, R., Hooks, A., Williams, A. P., Cook, B., Nakamura, J., & Henderson, N. (2015). Climatology, variability, and trends in the U.S. Vapor pressure deficit, an important fire-related meteorological quantity. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, 54(6), 1121–1141. <https://doi.org/10.1175/JAMC-D-14-0321.1>

Segadas-Vianna, F. & Dau, L. (1965) Ecology of the Itatiaia Range, Southeastern Brazil. II. Climate and altitudinal climatic zonation. *Arquivos do Museu Nacional*, LIII, 31-53.

Slette, I. J., Smith, M. D., Knapp, A. K., Vicente-Serrano, S. M., Camarero, J. J., & Beguería, S. (2020). Standardized metrics are key for assessing drought severity. *Global Change Biology*, 26(2), e1–e3. <https://doi.org/10.1111/gcb.14899>

Tilman, D., 2001. Functional diversity. *Encyclopedia of biodiversity*, 3(1), pp.109-120

Tomzhinski, G.W., Ribeiro, K.T. and Fernandes, M.C.2012. Análise Geocológica dos Incêndios Florestais no Parque Nacional do Itatiaia. *Boletim de Pesquisa do Parque Nacional do Itatiaia*, 15:1-158.

Vendramini F, Díaz S, Gurvich DE, Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG. 2002. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytol.* 154(1): 147–157.

Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>

Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A., & Wright, I. J. (2002). Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual review of ecology and systematics*, 33(1), 125-159. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452>.

Wilhite, D. A., & Glantz, M. H. (2019). Understanding the drought phenomenon: The role of definitions. *Planning for Drought: Toward A Reduction of Societal Vulnerability*, 11–27. <https://doi.org/10.4324/9780429301735-2>

Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H., Diemer, M. and Flexas, J., 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), pp.821-827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>

Yuan, W., Zheng, Y., Piao, S., Ciais, P., Lombardozzi, D., Wang, Y., ... Yang, S. (2019). Increased atmospheric vapor pressure deficit reduces global vegetation growth. *Science Advances*, 5(8), 1–13. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aax1396>

Zeppel, M. J. B., Harrison, S. P., Adams, H. D., Kelley, D. I., Li, G., Tissue, D. T., et al. (2015). Drought and resprouting plants. *New Phytologist*, 206(2), 583–589. <https://doi.org/10.1111/nph.13205>

Zhao, J., Hartmann, H., Trumbore, S., Ziegler, W., & Zhang, Y. (2013). High temperature causes negative whole-plant carbon balance under mild drought. *New Phytologist*, 200(2), 330–339. <https://doi.org/10.1111/nph.12400>