



INFLUÊNCIA DO REGIME DE QUEIMADAS SOBRE A RIQUEZA E COMPOSIÇÃO FLORÍSTICA DE UMA SAVANA ISOLADA NA AMAZÔNIA - PELD OESTE DO PARÁ

Juliana Maia Lima¹, Arlison Bezerra Castro¹, Albertina Pimentel Lima², William Ernest Magnusson², Victor Lemes Landeiro³ & Rodrigo Ferreira Fadini^{1*}

¹ Universidade Federal do Oeste do Pará, Instituto de Biodiversidade e Florestas, Laboratório de Ecologia e Conservação, Rua Vera Paz, s/n, CEP: 68040-255, Santarém, PA, Brasil.

² Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Coordenação de Biodiversidade, Av. André Araújo, CP 478, CEP: 69011-970, Manaus, AM, Brasil.

³ Universidade Federal de Mato Grosso, Instituto de Biociências, Departamento de Botânica e Ecologia, CEP: 78060-900, Cuiabá, MT, Brasil.

E-mails: julianamaialimajml@gmail.com; arlisonbio@gmail.com; lima@inpa.gov.br; bill@inpa.gov.br; rfadini@gmail.com (*autor correspondente)

Resumo: Pouco se conhece sobre os efeitos de longo prazo do fogo sobre a composição florística das savanas amazônicas isoladas. Dados do regime de queimadas foram coletados entre 1997 e 2017 e relacionados à composição florística em parcelas de 3,75 hectares distribuídos por 10.000 hectares de savana na região de Alter do Chão-PA, como parte das pesquisas desenvolvidas pelo PELD Oeste do Pará. As análises foram realizadas para o conjunto total de espécies e para os hábitos de plantas em particular (árvores, arbustos, gramíneas + ciperáceas, ervas dicotiledôneas e lianas). Registramos 115 espécies de plantas, em 43 famílias e 90 gêneros, sendo 24 espécies de árvores, 43 de arbustos, 37 de ervas (incluindo as gramíneas) e 11 de lianas. Trinta e uma espécies estavam presentes em mais de 90 % das parcelas, com maior frequência relativa de *Trachypogon spicatus* (L.f.) Kuntze, *Chamaecrista ramosa* (Vogel) H.S.Irwin & Barneby, *Rhynchospora hirsuta* (Vahl) Vahl e *Paspalum carinatum* Humb. & Bonpl. ex Flüggé. Nossas análises sugerem que o fogo promoveu mudanças na vegetação da savana estudada, reduzindo a riqueza de espécies e modificando sua composição independentemente dos hábitos avaliados (exceto gramíneas). No entanto, a detecção dessas mudanças só foi possível através da obtenção de uma longa série de dados de fogo e medidas da vegetação realizadas em campo. Por isso, a manutenção de Projetos Ecológicos de Longa Duração é fundamental para que seja possível prever e manejar os padrões em curso, resultando na melhoria da gestão da paisagem e conservação da biodiversidade das savanas amazônicas isoladas.

Palavras-chave: Cerrado amazônico; mosaico de vegetação; pesquisa ecológica de longa duração.

INFLUENCE OF THE FIRE REGIME ON THE SPECIES RICHNESS AND FLORISTIC COMPOSITION OF AN ISOLATED AMAZONIAN SAVANNA - PELD OESTE DO PARÁ: Little is known about the long-term effects of fire on the floristic composition of isolated Amazonian savannas. Data from the burn regime were collected between 1997 and 2017 and related to the floristic composition in plots of 3.75 hectares spread over 10.000 hectares of savanna in the Alter do Chão-PA region, as part of the research developed by PELD Oeste do Pará. Analyzes were performed for the total species and for each plant habitat in particular (trees, shrubs, grasses + forbs, dicotyledonous herbs and lianas). We recorded 115 plant species in 43 families and 90 genera,

being 24 tree species, 43 shrub species, 37 herbaceous species (including grasses and forbs) and 11 liana species. Thirty-one species were present in more than 90 % of the plots, with the highest relative frequency of *Trachypogon spicatus* (L.f.) Kuntze, *Chamaecrista ramosa* (Vogel) H. Irwin & Barneby, *Rhynchospora hirsuta* (Vahl) Vahl and *Paspalum carinatum* Humb. & Bonpl. ex Flügge. Fire promoted changes in the vegetation of the studied savanna, reducing species richness and modifying its composition independently for each plant habitat (except grasses). However, the detection of these changes was only possible through a long series of fire data and vegetation measurements carried out in the field. Therefore, the maintenance of Long Term Ecological Projects is essential to predict and manage current patterns, which results in improved landscape management and biodiversity conservation of the isolated Amazonian savannas.

Keywords: Amazonian cerrado; vegetation mosaic; long-term ecological research.

INTRODUÇÃO

As savanas tropicais constituem um dos maiores ecossistemas terrestres do mundo, ocupando uma área entre 15 e 25 milhões de km² (Silva & Bates 2002). Na América do Sul, elas são representadas principalmente por grandes áreas contínuas, especialmente no bioma Cerrado, mas também nos Llanos da Venezuela, no Lavrado de Roraima e no Pantanal (Silva & Bates 2002, Furlley 2006). No Brasil, a savana mais bem estudada está localizada no bioma Cerrado (composto também de florestas), considerado um *hotspot* de biodiversidade, com alta diversidade de espécies e alto grau de endemismo, além de elevado grau de ameaça, devido principalmente ao uso inadequado da terra para monocultura e pastagens (Myers *et al.* 2000, Oliveira & Marquis 2002, Klink & Machado 2005).

Outras manchas de savana ocorrem espalhadas pelo Brasil. Na Amazônia, elas se encontram entre grandes blocos de vegetação florestal (Eiten 1978, Carvalho & Mustin 2017) que, somadas às áreas mais extensas de savanas, ocupam aproximadamente 150.000 km², cerca de 7 % do total da Amazônia brasileira (Braga 1979). A origem dessas áreas continua sob muita discussão (Haffer & Prance 2002, Bush & Oliveira 2006, Rocha & Kaefer 2019), mas provavelmente a estrutura do solo, associada a queimadas frequentes, têm um papel importante para sua manutenção (Sanaiotti *et al.* 2002, Adeney *et al.* 2016).

Essas áreas de savanas amazônicas isoladas possuem não apenas similaridades fisionômicas e florísticas com as savanas do Cerrado do Brasil Central, mas também com outras áreas de savanas amazônicas mais extensas, pertencentes ao Escudo das Guianas (Haase & Beck 1989, Baruch 2005). Apesar de possuírem diversidade de espécies

de plantas vasculares menor do que áreas do Cerrado (Ratter *et al.* 2002), são importantes em termos de conservação da biota em nível local e regional, ocorrendo lado a lado com florestas ombrófilas hiperdiversas e formando mosaicos de vegetação complexos (Adeney *et al.* 2016), além de preservarem diversidade genética distinta daquela apresentada pelas plantas que ocorrem no Cerrado do Brasil Central (Buzatti *et al.* 2018).

O solo da maioria das savanas amazônicas isoladas é constituído por mais de 80 % de areia, pobre em nutrientes (especialmente potássio) e com baixa capacidade de retenção hídrica, o que provavelmente determina a divisão abrupta de florestas e savanas, formando ilhas de vegetação (Lloyd *et al.* 2015). A combinação do solo arenoso com queimadas frequentes provavelmente mantém essa vegetação mais aberta desde meados do Holoceno (Desjardins *et al.* 1996, Sanaiotti *et al.* 2002). O fogo influencia a distribuição, a riqueza e a composição florística das savanas, afetando sua estrutura (Miranda 2010). De modo geral, a vegetação savânica apresenta mecanismos e adaptações de resistência ao fogo. No entanto, dependendo da intensidade, da frequência e da extensão, as queimadas podem causar danos à vegetação, como a diminuição de área, raleamento do estrato lenhoso, perda de espécies, invasão por espécies exóticas, desequilíbrio nos ciclos ecológicos e mudanças fisionômicas da vegetação (Medeiros & Miranda 2005, Fidelis & Pivello 2011).

O fogo causa efeitos distintos nos diferentes hábitos de plantas nas savanas. A proteção contra incêndios favorece o estrato lenhoso, tornando as savanas mais densas (Felfili *et al.* 2000). Ao contrário, queimadas periódicas reduzem a sobrevivência das plântulas de árvores e arbustos e favorecem a retirada de biomassa seca, o que resulta em maior

penetração de luz e propicia o aumento de áreas mais abertas dominadas por gramíneas (Hoffmann 1996). Apesar do fogo atuar de forma diferenciada sobre os diferentes estratos da vegetação da savana, o estrato arbóreo é muito mais bem estudado do que os estratos arbustivo e herbáceo (*e.g.* Líbano & Felfili 2006; Da Silva & Batalha 2008). Por isso, o estudo da influência do fogo sobre os diferentes hábitos das plantas (árvores, arbustos, ervas e lianas) pode ajudar a determinar qual seu papel na estruturação das comunidades vegetais das savanas, especificamente das savanas isoladas da Amazônia.

Em 1998, Magnusson *et al.* (2008) estudaram a composição florística em 40 unidades amostrais em uma área de savana amazônica isolada situada próxima à vila de Alter do Chão-PA. No ano anterior (1997) foi iniciado o monitoramento do regime de queimadas na região (A. P. Lima, dados não publicados). No presente estudo foram utilizados dados de queimadas medidos durante os últimos 20 anos (1997-2017), para correlacioná-los aos dados de riqueza de espécies e composição florística coletados no ano de 2017. O objetivo foi determinar a influência do regime de queimadas (*i.e.* número de queimadas) na estruturação da comunidade de plantas e avaliar se o padrão geral encontrado tem relação com algum hábito em particular.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

A área estudada (ca. 20.000 hectares) está localizada no município de Santarém, PA, nas proximidades da Vila de Alter do Chão (2°31' S, 59°00' W). Apresenta temperatura média de 25,5 °C e precipitação média anual de 1903 mm de 1972 a 2018 (BDMEP 2018). A vegetação é compreendida por um mosaico de florestas de igapó ao longo dos lagos formados pelo Rio Tapajós, uma extensa área de savana (ca. 10.000 hectares) e fragmentos de florestas semidecíduas (Figura 1a e 1b). As savanas são formadas essencialmente por um estrato herbáceo, constituído por gramíneas (*Paspalum carinatum* Humb. & Bonpl. ex Flüggé, *Trachypogon spicatus* (L.f.) Kuntze), ciperáceas (*Rhynchospora* spp. e *Cyperus* spp.) e dicotiledôneas de famílias diversas, um estrato arbustivo (60-80 cm de altura) e um estrato arbóreo de até 10 m de altura (Magnusson *et al.* 2008).

O estudo foi conduzido em 29 unidades amostrais cobrindo os 10.000 hectares de savana, previamente estabelecidas desde 1997, por pesquisadores do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e que, atualmente, fazem parte do sítio PELD do Oeste do Pará (PELD-POPA). Cada unidade amostral é composta de 4 transecções de 250 m, orientadas no sentido Norte-Sul, distantes 50 m entre si e cobrindo uma área de 3,75 hectares cada (Figura 2). A distância mínima entre as parcelas é de 0,4 km e máxima de 14 km. Dezenas de artigos, dissertações e teses já foram produzidos com o uso dessas unidades amostrais, tornando as savanas de Alter do Chão as mais bem pesquisadas da Amazônia (Carvalho & Mustin 2017).

Coleta de dados

A coleta dos dados da riqueza e composição florística foi realizada ao longo das quatro transecções de cada unidade amostral, com o auxílio da lista de espécies disponibilizada em Magnusson *et al.* (2008). Para determinar a presença ou ausência (PA) de cada espécie de planta, as transecções foram divididas em faixas de 1 metro de largura por 50 m de comprimento (totalizando 20 faixas em cada unidade amostral, 5 por transecção). Assim, cada espécie recebeu um valor, que variou de 0 a 20 por unidade amostral. Esse valor é equivalente à frequência de ocorrência da espécie (FR), sendo uma medida semiquantitativa. Todas as identificações foram realizadas por um pesquisador com experiência na área de estudo (R. Fadini), que recebeu treinamento prévio, e com auxílio de um guia de campo fotográfico (T. M. Sanaïotti, dados não publicados). Amostras férteis de todas as espécies foram coletadas e depositadas no Herbário do INPA e no Herbário HSTM, da Universidade Federal do Oeste do Pará. As espécies foram classificadas de acordo com os seguintes hábitos: árvores, arbustos, gramíneas + ciperáceas, ervas dicotiledôneas e lianas (herbáceas e lenhosas). As hemiparasitas e as epífitas aéreas não foram avaliadas. A classificação teve como base os estudos de Sanaïotti & Magnusson (1995) e Magnusson *et al.* (2008).

A ocorrência de fogo em 22 das 29 unidades amostrais foi registrada no início da chuvosa (geralmente entre janeiro e março de cada ano) anualmente desde 1997 até 2017 (A. P. Lima, dados não publicados). O número difere por causa de



Figura 1. Savana amazônica isolada próxima a Alter do Chão-PA, mostrando em a) o mosaico de vegetação formado por florestas semidecíduas (ao fundo à direita) e savanas (abaixo à direita) (Foto: Rodrigo Fadini) e em b) uma área de savana típica, com predominância de *Trachypogon spicatus* (Foto: Edson Varga Lopes).

Figure 1. Isolated Amazonian savanna near Alter do Chão-PA. In a) a vegetation mosaic composed of semideciduous forests (top and right) and savannas (bottom and right) (Photo credit: Rodrigo Fadini). In b) a typical savanna patch, with predominance of *Trachypogon spicatus* (Photo credit: Edson Varga Lopes).

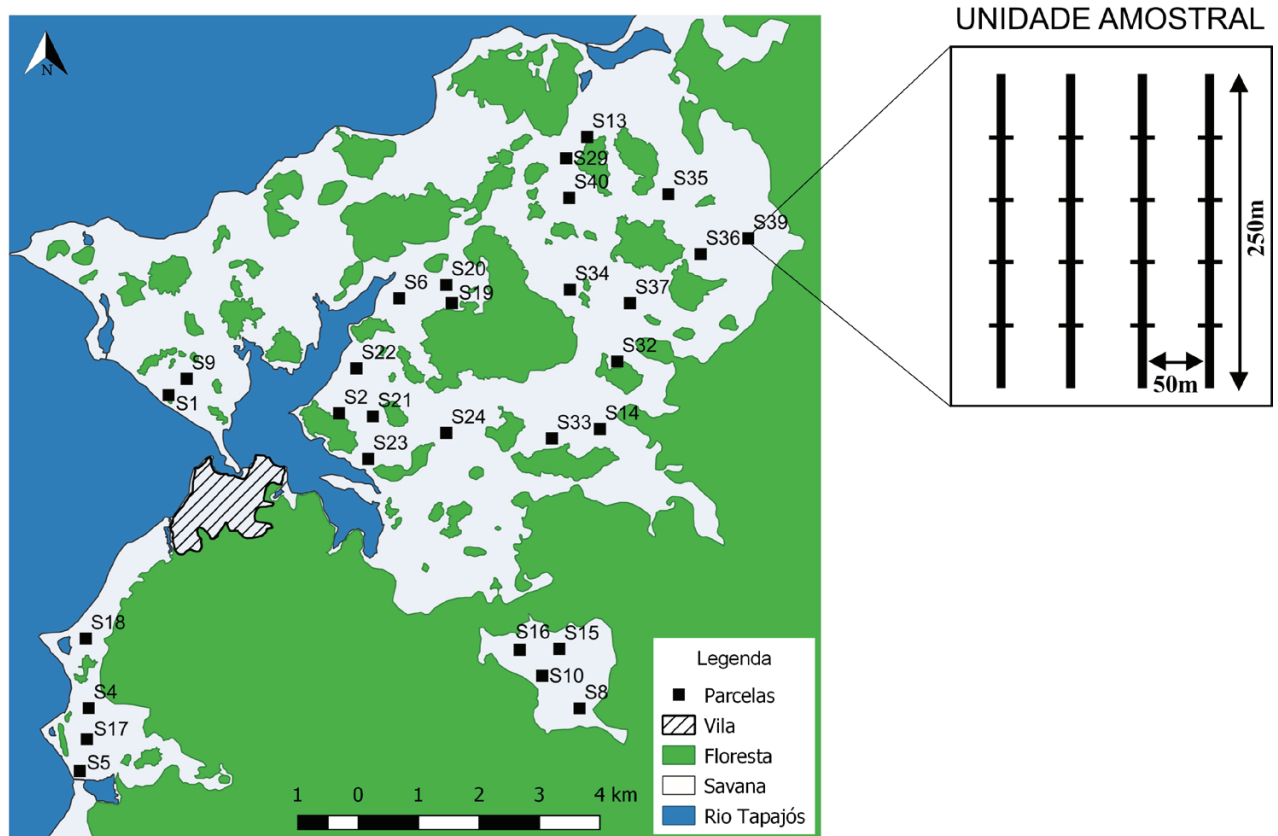


Figura 2. Distribuição das unidades amostrais ($N = 29$) na área de estudo. Cada unidade é composta por quatro transecções lineares paralelas (à direita), que foram divididas em faixas de 1 metro de largura por 50m de comprimento (totalizando 20 faixas em cada unidade, 5 por transecção).

Figure 2. Sample units ($N = 29$) spread across the study site. Each sample unit is composed of four parallel transect lines (right).

problemas logísticos enfrentados pela equipe de trabalho durante alguns anos de amostragem. Uma trena foi esticada ao longo das quatro transecções de cada unidade amostral conforme a metodologia anterior. A presença de áreas queimadas (queima do ano anterior) foi registrada a cada 2 m ao longo dessa trena, totalizando 500 pontos por unidade (1000 m de transecções). A extensão da área queimada foi transformada em porcentagem, que apresentou uma distribuição bimodal (a maioria em torno de 0 ou 100 %, dados não mostrados). Assim, transformamos os dados em presença (queimou) ou ausência (não queimou) em cada área por ano e os utilizamos nas análises.

Análise de dados

Para a descrição da composição florística, foram utilizados os dados das 29 unidades amostrais. Para as análises quantitativas, uma matriz de dissimilaridade na composição de espécies foi

criada utilizando o índice de Bray-Curtis, a partir dos dados de frequência de ocorrência (FR) das espécies em 22 das 29 unidades amostrais usando a função *vegdist* do pacote *Vegan* (Oksanen *et al.* 2017), disponível para o R (R Development Core Team 2019). Foram produzidas matrizes de dissimilaridade na composição para os dados completos e para cada hábito (i.e. árvores, arbustos, gramíneas + ciperáceas, ervas dicotiledôneas e lianas). Outras três matrizes de distância foram criadas, uma para os dados de fogo (diferença no número de queimadas entre as unidades amostrais nos últimos 20 anos), uma para os dados de riqueza (diferença no número de espécies entre as unidades amostrais) e uma para a distância geográfica entre as unidades amostrais. Antes de avaliarmos a relação entre o fogo e a composição florística, avaliamos o pressuposto de independência espacial do fogo através da análise de um correlograma de Mantel realizado a

partir da matriz de distância na frequência de fogo entre as parcelas. Após isso, utilizamos análises de Mantel (1000 randomizações) para avaliar o efeito da diferença na frequência de fogo na diferença de riqueza de espécies entre as parcelas e na dissimilaridade da composição florística (toda a comunidade e por hábito).

RESULTADOS

Riqueza e composição florística

Foram registradas 115 espécies de plantas, assim distribuídas: árvores (24), arbustos (43), gramíneas + ciperáceas (10), ervas dicotiledôneas (27) e lianas (11), pertencentes a 43 famílias e 90 gêneros. Destas, quatro espécies foram identificadas somente até família e 9 somente

até gênero, incluindo espécies florestais, que não foram incluídas nas análises estatísticas porque apresentaram poucos indivíduos e ocorreram em apenas uma unidade amostral: Chrysobalanaceae 1, Fabaceae sp1, *Protium heptaphyllum*, *Swartzia* sp. 1, *Miconia secundiflora*, Rubiaceae sp1, *Ryania* sp1. e *Cissus* sp1). O número de espécies por unidade amostral variou de 45 até 79 (média = 59 ± 9,46 DP). Trinta e uma espécies estavam presentes em mais de 90 % das unidades amostrais (acima de 26 unidades), incluindo: *Trachypogon spicatus* (L.f.) Kuntze, *Chamaecrista ramosa* (Vogel) H.S.Irwin & Barneby, *Rhynchospora hirsuta* (Vahl) Vahl e *Paspalum carinatum* Humb. & Bonpl. ex Flügge, que também apresentaram as maiores frequências relativas médias, 94,3 %, 88,3 %, 84,3 % e 80 %, respectivamente (Tabela 1).

Tabela 1. Espécies registradas no levantamento da composição florística de 29 unidades amostrais de savana amazônica, em Alter do Chão, PA. A frequência relativa média representa o valor (em porcentagem) obtido pelo cálculo da média das 29 unidades amostrais. DP=Desvio Padrão. Material testemunho das espécies depositado nos Herbários do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e de Santarém (HSTM).

Table 1. Plant species composition in 29 sample units across an Amazonian savanna in Alter do Chão, PA. The mean of relative abundance represents the value (in %) obtained across the average of the 29 sampling plots. DP = Standard Deviation. Fertile samples were deposited at the INPA and HSTM herbaria.

Família/espécie	Nº de parcelas	Hábito	Frequência relativa média (%)	DP
AMARANTHACEAE				
<i>Alternanthera martii</i> R.E.Fr.	7	Erva	3,62	1,57
ANACARDIACEAE				
<i>Anacardium occidentale</i> L.	25	Árvore	12,59	1,50
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	2	Árvore	1,89	1,40
ANNONACEAE				
<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.	14	Árvore	9,65	4,03
APOCYNACEAE				
<i>Blepharodon bicuspidatum</i> E.Fourn.	4	Liana	0,86	0,46
<i>Himatanthus drasticus</i> (Mart.) Plumel	29	Árvore	36,72	2,83
<i>Mandevilla hirsuta</i> (A.Rich.) K.Schum.	1	Liana	0,17	0,18
<i>Mandevilla scabra</i> (Hoffmanns. ex Roem. & Schult.) K.Schum.	10	Liana	3,79	1,33
<i>Odontadenia lutea</i> (Vell.) Markgr.	27	Liana	18,97	2,82
<i>Tabernaemontana coriacea</i> Link ex Roem. & Schult.	29	Arbusto	46,72	4,49
ASTERACEAE				
<i>Chromolaena squalida</i> (DC.) R.M.King & H.Rob.	2	Arbusto	0,52	0,40
<i>Ichthyothere terminalis</i> (Spreng.) S.F.Blake	26	Erva	37,41	5,51

Tabela 1. Continua na próxima página...

Table 1. Continue on next page...

Tabela 1. ...Continuação**Table 1.** ...Continued

Família/espécie	Nº de parcelas	Hábito	Frequência relativa média (%)	DP
BIGNONIACEAE				
<i>Adenocalymma allamandiflorum</i> (Bureau ex K.Schum.) L.G.Lohmann	1	Liana	0,17	0,18
<i>Pleonotoma melioides</i> (S.Moore) A.H.Gentry	11	Liana	4,31	2,06
<i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos	4	Árvore	1,90	1,19
BURSERACEAE				
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	9	Árvore	5,17	2,59
CARYOPHYLLACEAE				
<i>Polycarpaea corymbosa</i> (L.) Lam.	28	Erva	72,07	4,37
CHRYSOBALANACEAE				
Chrysobalanaceae sp1	1	Arbusto	0,17	0,18
<i>Hirtella ciliata</i> Mart. & Zucc.	12	Arbusto	5,17	1,75
<i>Hirtella racemosa</i> Lam.	24	Arbusto	20,00	3,67
CONNARACEAE				
<i>Connarus detersus</i> Planch.	26	Arbusto	42,76	6,06
CYPERACEAE				
<i>Cyperus aff. laxus</i> Lam.	14	Erva	8,28	3,09
<i>Rhynchospora cephalotes</i> (L.) Vahl	13	Erva	3,45	0,91
<i>Rhynchospora hirsuta</i> (Vahl) Vahl	29	Erva	84,31	2,93
<i>Scleria secans</i> (L.) Urb.	4	Erva	1,38	0,94
<i>Cyperus</i> sp	2	Erva	0,69	0,57
DILLENACEAE				
<i>Davilla</i> sp.	17	Liana	15,52	4,12
<i>Doliocarpus brevipedicellatus</i> Garcke	15	Liana	12,41	4,41
ERIOCAULACEAE				
<i>Paepalanthus subtilis</i> Miq.	29	Erva	30,52	4,20
ERYTHROXYLACEAE				
<i>Erythroxylum citrifolium</i> A.St.-Hil.	20	Arbusto	17,93	4,53
<i>Erythroxylum suberosum</i> A.St.-Hil.	8	Arbusto	5,00	2,21
EUPHORBIACEAE				
<i>Manihot caerulescens</i> Pohl	23	Arbusto	16,9	2,99
<i>Maprounea guianensis</i> Aubl.	10	Arbusto	2,07	0,62
<i>Microstachys corniculata</i> (Vahl) Griseb.	29	Erva	51,03	6,27
FABACEAE				
<i>Aeschynomene paniculata</i> Willd. ex Vogel	5	Arbusto	0,86	0,38
<i>Bauhinia burchellii</i> Benth.	2	Arbusto	0,69	0,51
<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth	24	Árvore	10,34	1,88
<i>Centrosema venosum</i> Mart. ex Benth.	22	Erva	32,76	5,77

Tabela 1. Continua na próxima página...**Table 1.** Continue on next page...

Tabela 1. ...Continuação**Table 1.** ...Continued

Família/espécie	Nº de parcelas	Hábito	Frequência relativa média (%)	DP
<i>Chamaecrista flexuosa</i> (L.) Greene	4	Arbusto	5,69	3,68
<i>Chamaecrista ramosa</i> (Vogel) H.S.Irwin & Barneby	29	Arbusto	88,28	4,17
<i>Chamaecrista viscosa</i> (Kunth) H.S.Irwin & Barneby	16	Arbusto	25,17	6,12
<i>Copaifera martii</i> Hayne	25	Arbusto	24,65	4,23
<i>Dioclea bicolor</i> Benth.	25	Liana	33,79	4,97
<i>Eriosema crinitum</i> (Kunth) G.Don	19	Erva	8,79	2,40
<i>Galactia jussiaeana</i> Kunth	27	Erva	67,24	6,40
<i>Plathymenia reticulata</i> Benth.	7	Árvore	2,41	1,07
<i>Tachigali vulgaris</i> L.G.Silva & H.C.Lima	2	Árvore	1,55	1,20
<i>Vatairea macrocarpa</i> (Benth.) Ducke	29	Árvore	40,17	3,18
<i>Helicotropis linearis</i> (Kunth) A. Delgado	1	Erva	0,17	0,18
<i>Zornia latifolia</i> Sm.	2	Erva	1,72	1,29
Fabaceae sp1	1	Árvore	0,34	0,36
<i>Inga</i> sp1	6	Árvore	2,93	1,35
<i>Swartzia</i> sp1	6	Árvore	1,55	0,79
HYPERICACEAE				
<i>Vismia gracilis</i> Hieron.	3	Árvore	0,52	0,30
LACISTEMATAACEAE				
<i>Lacistema aggregatum</i> (P.J.Bergius) Rusby	3	Arbusto	0,86	0,53
LAMIACEAE				
<i>Aegiphila verticillata</i> Vell.	27	Arbusto	29,31	4,17
<i>Amasonia arborea</i> Kunth	17	Erva	5,86	1,37
LAURACEAE				
<i>Cassytha filiformis</i> L.	15	Erva	13,97	4,25
LYTHRACEAE				
<i>Cuphea sessilifolia</i> Mart.	6	Erva	6,03	3,42
<i>Lafoensia pacari</i> A.St.-Hil.	29	Árvore	38,79	3,53
MALPIGHIACEAE				
<i>Byrsonima coccolobifolia</i> Kunth	29	Árvore	40,86	3,67
<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth	29	Árvore	74,48	3,26
MELASTOMATAACEAE				
<i>Clidemia sericea</i> D.Don	2	Arbusto	1,38	1,14
<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Triana	2	Arbusto	0,52	0,40
<i>Miconia fallax</i> DC.	12	Arbusto	12,76	4,46
<i>Miconia lepidota</i> DC.	7	Arbusto	9,83	5,14
<i>Miconia rufescens</i> (Aubl.) DC.	2	Arbusto	0,345	0,25
<i>Miconia secundiflora</i> Cogn.	3	Arbusto	3,62	2,58
<i>Mouriri</i> sp1	1	Arbusto	0,17	0,18

Tabela 1. Continua na próxima página...**Table 1.** Continue on next page...

Tabela 1. ...Continuação**Table 1.** ...Continued

Família/espécie	Nº de parcelas	Hábito	Frequência relativa média (%)	DP
MENISPERMACEAE				
<i>Cissampelos ovalifolia</i> DC.	29	Erva	36,9	3,39
MYRTACEAE				
<i>Eugenia biflora</i> (L.) DC.	29	Arbusto	55,00	4,81
<i>Myrcia amazonica</i> DC.	21	Arbusto	13,28	2,99
<i>Myrcia bracteata</i> (Rich.) DC.	1	Arbusto	0,17	0,18
<i>Myrcia sylvatica</i> (G.Mey.) DC.	28	Arbusto	40,52	5,93
NYCTAGINACEAE				
<i>Neea ovalifolia</i> Spruce ex J.A.Schmidt	22	Arbusto	21,72	4,93
Myrtaceae sp1	1	Arbusto	0,34	0,36
<i>Myrcia</i> sp 1	17	Arbusto	8,27	2,22
OCHNACEAE				
<i>Ouratea acuminata</i> (A.DC.) Engl.	2	Arbusto	0,52	0,40
ORCHIDACEAE				
<i>Galeandra montana</i> Barb.Rodr.	2	Erva	0,34	0,25
PASSIFLORACEAE				
<i>Passiflora</i> sp1	3	Liana	0,86	0,53
PHYLLANTHACEAE				
<i>Phyllanthus minutulus</i> Müll.Arg.	12	Erva	6,72	1,86
POACEAE				
<i>Axonopus aureus</i> P. Beauv.	28	Erva	56,21	5,77
<i>Gymnopogon foliosus</i> (Willd.) Nees	21	Erva	26,90	4,62
<i>Mesosetum loliiforme</i> (Hochst.) Chase	13	Erva	13,79	4,34
<i>Paspalum carinatum</i> Humb. & Bonpl. ex Flügge	28	Erva	80,00	5,28
<i>Spheneria kegelii</i> (Müll.Hal.) Pilg.	18	Erva	18,97	5,07
<i>Trachypogon spicatus</i> (L.f.) Kuntze	29	Erva	94,31	1,48
POLYGALACEAE				
<i>Polygala trichosperma</i> Jacq.	27	Erva	40,00	6,70
<i>Asemeia violacea</i> (Aubl.) J.F.B.Pastore & J.R.Abbott	3	Erva	1,03	0,66
PROTEACEAE				
<i>Roupala montana</i> Aubl.	25	Árvore	39,14	5,11
RHABDODENDRACEAE				
<i>Rhabdodendron amazonicum</i> (Spruce ex Benth.) Huber	20	Arbusto	11,9	2,47
RUBIACEAE				
<i>Alibertia edulis</i> (Rich.) A.Rich.	6	Arbusto	4,14	2,44
<i>Borreria capitata</i> (Ruiz & Pav.) DC.	14	Erva	17,93	5,45
<i>Borreria hispida</i> Spruce ex K.Schum.	16	Erva	19,48	4,85

Tabela 1. Continua na próxima página...**Table 1.** Continue on next page...

Tabela 1. ...Continuação**Table 1.** ...Continued

Família/espécie	Nº de parcelas	Hábito	Frequência relativa média (%)	DP
<i>Borreria schumannii</i> (Standl. ex Bacigalupo) E.L. Cabral & Sobrado	15	Erva	10,00	3,91
<i>Chomelia parviflora</i> (Müll.Arg.) Müll.Arg.	28	Arbusto	26,38	3,12
<i>Cordia concolor</i> (Cham.) Kuntze	2	Arbusto	3,28	2,49
<i>Declieuxia fruticosa</i> (Willd. ex Roem. & Schult.) Kuntze	27	Erva	53,28	5,74
<i>Psychotria hoffmannseggiana</i> (Willd. ex Schult.) Müll.Arg.	9	Arbusto	12,59	5,42
<i>Tocoyena formosa</i> (Cham. & Schltdl.) K.Schum.	28	Arbusto	25,34	2,73
Rubiaceae sp1	1	Arbusto	0,17	0,18
SALICACEAE				
<i>Casearia grandiflora</i> Cambess.	1	Arbusto	0,34	0,36
<i>Casearia javitensis</i> Kunth	14	Arbusto	6,72	2,29
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	19	Arbusto	15,69	2,98
<i>Ryania</i> sp1	1	Árvore	0,17	0,18
SAPINDACEAE				
<i>Cupania diphylla</i> Vahl	5	Árvore	0,86	0,38
SAPOTACEAE				
<i>Pouteria ramiflora</i> (Mart.) Radlk.	27	Árvore	34,83	3,92
SIMAROUBACEAE				
<i>Simarouba amara</i> Aubl.	9	Árvore	4,14	1,70
SMILACACEAE				
<i>Smilax fluminensis</i> Steud.	27	Liana	40,86	3,72
TURNERACEAE				
<i>Turnera brasiliensis</i> Willd. ex Schult.	3	Erva	0,69	0,43
<i>Turnera melochioides</i> Cambess.	29	Erva	75,86	4,09
<i>Turnera ulmifolia</i> L.	10	Erva	16,21	5,37
VITACEAE				
<i>Cissus</i> sp1	1	Liana	0,34	0,36
VOCHYSIACEAE				
<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	27	Árvore	37,93	4,72
<i>Salvertia convallariodora</i> A.St.-Hil.	29	Árvore	59,31	3,79

Relação fogo-composição florística

Não houve autocorrelação espacial na diferença do número de queimadas entre as áreas (Figura 3), o que indica a inexistência de um padrão espacial forte no delineamento experimental do estudo. Unidades amostrais com maior diferença no número de queimadas apresentaram maior diferença na riqueza de espécies ($r_m = 0,36$; $p =$

0,007). Quanto maior a diferença no número de queimadas maior foi a diferença na composição florística total ($r_m = 0,58$; $p = 0,003$), na composição de árvores ($r_m = 0,53$; $p = 0,004$), de arbustos ($r_m = 0,59$; $p = 0,001$), de ervas dicotiledôneas ($r_m = 0,23$; $p = 0,05$), de lianas ($r_m = 0,39$; $p = 0,01$), mas não para a composição de gramíneas ($r_m = 0,13$; $p = 0,13$).

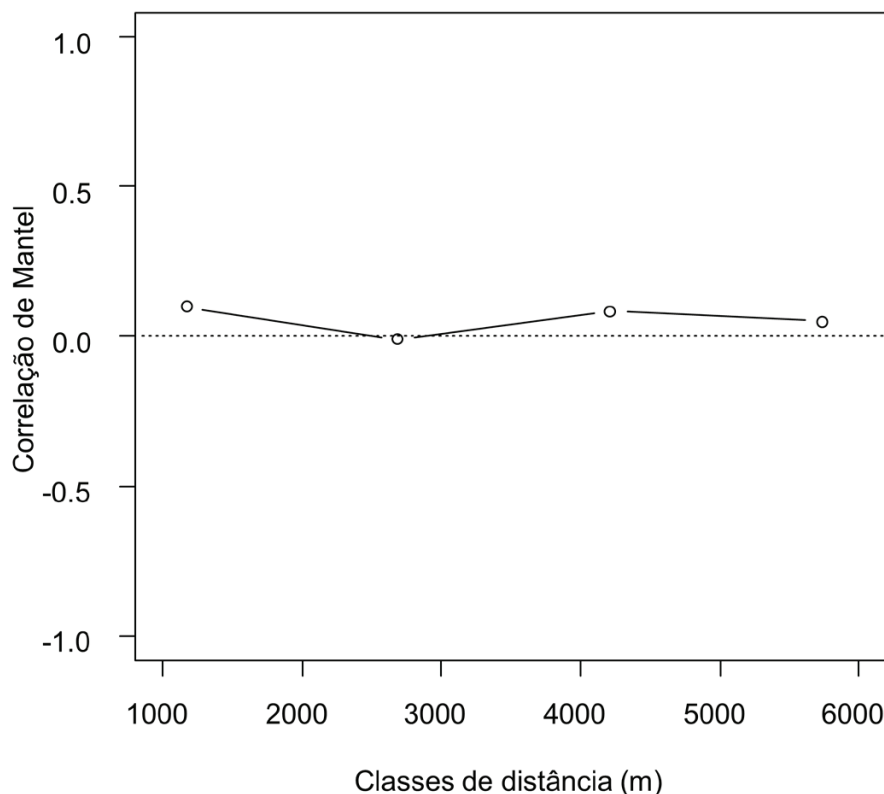


Figura 3. Correlograma de Mantel mostrando a relação entre a distância entre as unidades amostrais e o coeficiente de correlação de Mantel (r_m).

Figure 3. Mantel correlogram showing the relationship between the distances among sampling units and the Mantel correlation coefficient (r_m).

DISCUSSÃO

Riqueza e composição florística

A composição florística que nós registramos em 2017 foi semelhante à encontrada por Magnusson *et al.* (2008) em 1997, que registraram 130 espécies de 45 famílias. Considerando esses dois trabalhos e o de Sanaïotti & Magnusson (1995), cerca de 150 espécies de plantas podem ser encontradas nesta área de savana amazônica isolada. Quinze espécies, que estavam presentes no levantamento de Magnusson *et al.* (2008), não foram encontradas neste estudo. No entanto, todas estas espécies ocorreram apenas entre uma e três unidades amostrais anteriormente, o que sugere que a raridade foi fator determinante para que elas não fossem detectadas no presente trabalho. Outras seis espécies, que não foram registradas no trabalho de Magnusson *et al.* (2008), foram encontradas no presente estudo: *Chromolaena squalida* (DC.) R. M. King & H. Rob., *Helicotropis linearis* (Kunth) A. Delgado, *Miconia secundiflora* Cogn., *Spheneria kegelii* (Müll.

Hal.) Pilg., *Borreria hispida* Spruce ex K.Schum. e *Cordia concolor* (Cham.) Kuntze. Destas, duas espécies, *B. hispida* e *S. kegelii*, estavam presentes em mais da metade das unidades amostrais (16 e 18 respectivamente) no presente levantamento. Um dos autores do primeiro trabalho (W. E. Magnusson, comunicação pessoal) sugere que *B. hispida* e *S. kegelii* possam ter sido confundidas com plantas jovens de *B. capitata* e *P. carinatum* em 1997, respectivamente, o que é pouco provável, dada a grande diferença morfológica entre essas espécies. Em um guia de campo preliminar das plantas das savanas da região de Alter do Chão (T. M. Sanaïotti, dados não publicados), *B. hispida* aparece identificada como *Spermacoce ocymoides* Burm. f., o que indica que os pesquisadores tinham conhecimento sobre a espécie no estudo anterior. Portanto, ao que tudo indica, a espécie aumentou sua distribuição localmente ao longo dos últimos 20 anos. Não há outra espécie parecida com *S. kegelii* no guia, o que sugere que a espécie não ocorria na área de estudo ou que não apresentava

estruturas reprodutivas em 1998, o que demonstra a necessidade de amostragens que cubram ambas estações climáticas em abordagens posteriores da vegetação.

As espécies mais frequentemente encontradas foram gramíneas (*i.e. Paspalum carinatum* e *Trachypogon spicatus*) e ciperáceas (*i.e. Rhynchospora hirsuta*), além de uma espécie de leguminosa que forma arbustos (*i.e. Chamaecrista ramosa*). Exceto por *R. hirsuta*, distribuída pelo Centro-Oeste e Norte do Brasil, todas as demais espécies ocorrem amplamente distribuídas pelas savanas e áreas abertas do Brasil (Flora do Brasil 2020). Espécies de árvores tiveram frequência intermediária. Este resultado demonstra que as savanas da região de Alter do Chão são predominantemente de fitofisionomias mais abertas, tipo Savana Parque e Savana Arborizada (IBGE 2012). Nesse sentido, outra espécie amplamente distribuída em pequenas manchas de vegetação quase monoespecíficas foi *Paepalanthus subtilis*, que ocorreu em 100 % das parcelas e em 30 % das faixas de amostragem. A mesma espécie ocorreu em apenas 5 % das parcelas em 1998 (Magnusson *et al.* 2008), o que pode denotar problemas de detecção da espécie naquela ocasião, ou uma dispersão eficiente para as demais áreas de savana nos últimos 20 anos, assim como sugerido para *B. hispida*. Além disso, pode ter ocorrido a formação de bancos de sementes persistentes. Sementes de algumas espécies de Eriocaulaceae podem permanecer enterradas e viáveis por pelo menos dois anos (Garcia & Oliveira 2007), podendo ter impossibilitado sua detecção no levantamento realizado anteriormente. Finalmente, as áreas de savana aqui estudadas são anualmente percorridas por pesquisadores, que podem levar sementes presas aos seus sapatos e roupas por longas distâncias (Wichmann *et al.* 2009), contribuindo o aumento da distribuição desta e de outras espécies em escala local, hipótese que precisa ser avaliada futuramente através de experimentos manipulativos e de simulação.

Relação entre o fogo, a riqueza e a composição florística

A diferença na riqueza e composição florística foi fortemente correlacionada com a diferença na quantidade de queimadas nos 20 anos anteriores, o que sugere que o fogo (ou a ausência dele) é um fator

determinante na estruturação das comunidades de plantas nesta savana. Também indica que em quase todos os hábitos estudados (exceto gramíneas), existem espécies que são mais ou menos tolerantes ao fogo, o que sugere que plantas com hábitos iguais não se agregam ao longo do gradiente de fogo, produzindo padrões independentes para cada um deles. Em geral, em locais onde o fogo é excluído, pode haver a invasão da floresta sobre a savana, diminuindo a diversidade de arbustos e plantas herbáceas, processo conhecido pelo termo “woody encroachment” (Abreu *et al.* 2017). Em nossa área de estudo, a exclusão do fogo em poucas unidades amostrais estudadas por longos períodos de tempo resultou na formação de uma fitofisionomia mais fechada, dominada por árvores e arbustos sensíveis à ação do fogo (ex: árvores: *Simarouba amara*, *Tachigali vulgaris*, *Tapirira guianensis* e *Xylopia aromatica*; arbustos: *Cordia colorata*, *Alibertia edulis*, *Casearia javitensis*, *Copaifera martii*, *Hirtella racemosa*, *Erythroxylum citrifolium*, *Dolioscarpus brevipedicelata* e *Psychotria hoffmannseggiana*) e a exclusão de espécies que são comuns em áreas abertas (ex: arbustos: *Ichthyothere terminalis*, *Chamaecrista ramosa*; gramíneas: *Axonopus aureus*), além da entrada de espécies florestais como *Swartzia* sp., *Inga* sp. e *Protium heptaphyllum*, que colonizam moitas de vegetação arbustivo-arbórea na savana.

De maneira contrária, queimadas frequentes e intensas podem causar raleamento e diminuição da área ocupada pela vegetação lenhosa. Estudos realizados em áreas de fitofisionomia tipo *campo sujo*, no Distrito Federal apontam que queimadas sucessivas realizadas na estação seca (não naturais) podem causar danos severos a vegetação arbórea (Medeiros & Miranda 2005). O estrato herbáceo-subarbustivo pode apresentar mudanças mais rápidas na estrutura da comunidade pela ação do fogo devido ao rápido acúmulo de biomassa, que está diretamente relacionada à intensidade do fogo. As mudanças podem ocorrer não somente no número de espécies entre áreas com ou sem fogo, mas também na frequência de ocorrência e na alternância da dominância das espécies. De forma geral, eventos sucessivos de queima (o extremo de um contínuo de frequência de fogo) podem causar progressiva diminuição na riqueza e diversidade de espécies e na simplificação da vegetação (Durigan *et al.* 1994).

Apesar do reconhecido papel do fogo na formação de mosaicos de vegetação nas savanas do mundo (Mistry 1998, Meyer *et al.* 2009), elas também sofrem forte influência da variação edáfica e hidrológica (Araújo *et al.* 2017). De fato, o solo é reconhecidamente o fator mais importante para determinar diferenças na estrutura e fisionomia do Cerrado do Brasil Central e provavelmente de outras savanas (da Silva & Batalha 2008). Em estudos realizados nas savanas perto da borda sudeste da região do Cerrado, o fogo não foi o único responsável pela mudança na composição florística, no qual a invasão de espécies florestais foi maior em áreas com solos com maior capacidade de retenção de água e concentrações mais altas de P, K, B e S (Abreu *et al.* 2017). Em nossa área de estudo, solos levemente argilosos ocorrem em algumas áreas, resultando em diferenças sutis na composição florística. Além disso, a proximidade com os corpos d'água e provavelmente a distância até o lençol freático podem influenciar a composição florística, tanto de maneira direta, quanto indireta, modificando o regime de fogo. Locais mais próximos aos cursos d'água, visivelmente mais úmidos, podem apresentar biomassa de gramíneas (*i.e. Trachypogon*) alta, o que resulta em queimadas mais intensas e com maior capacidade para modificar a vegetação, ao passo que áreas mais distantes dos corpos d'água, que possuem menor biomassa, resultam em queimadas menos intensas.

Considerações finais

Atualmente, há um forte debate científico sobre o real papel das condições ambientais (*i.e.* filtros ambientais) na estruturação das comunidades biológicas (Kraft *et al.* 2015, Cadotte & Tucker 2017). O problema decorre do fato de que outros fatores (*e.g.* competição, predação, dispersão) podem estar correlacionados com os filtros ambientais e serem os reais determinantes dos padrões encontrados na natureza. Assim, em nosso estudo, o fogo pode ser apenas um dos fatores responsáveis pelas mudanças de composição florística encontradas na paisagem, agindo indiretamente ou simultaneamente com outras causas. Por exemplo, queimadas frequentes podem aumentar a contribuição relativa de gramíneas na paisagem, que crescem rapidamente e podem reduzir a disponibilidade de luz para espécies de ervas dicotiledôneas, excluindo-as por competição (Scholes & Archer 1997). Além

da competição, a limitação de sementes (*i.e.* capacidade de as sementes chegarem a todos os sítios disponíveis) e a predação também podem reduzir a ocorrência das plantas em lugares que elas poderiam se estabelecer. Segundo Salazar *et al.* (2013), a limitação de sementes foi em média de 80 % para 23 espécies lenhosas estudadas no Cerrado. Já a predação de sementes foi igualmente elevada, variando de 25 até 95 % em seis espécies experimentalmente avaliadas por Ferreira *et al.* (2011). Esses resultados obtidos em outros estudos mostram que experimentos controlados, cuidadosamente conduzidos, podem ser úteis para avaliar o papel relativo desses fatores (em comparação com o fogo) na determinação dos padrões de composição de espécies aqui encontrados.

Apesar dessa importante discussão teórica, é inegável o papel do fogo na criação de mosaicos de vegetação em pastagens (*grasslands*) e savanas do mundo todo, o que propicia múltiplos habitats para diferentes espécies e hábitos de plantas (Scholes & Archer 1997). Esses mosaicos, no entanto, só podem ser percebidos na paisagem com base no acompanhamento de longo prazo da vegetação e do fogo, possível em Projetos de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração, como o PELD Oeste do Pará. Estudos como este agregam informações e dados valiosos que podem e devem ser utilizados no manejo de unidades de conservação e na formulação de políticas públicas, voltadas principalmente para a conservação da biodiversidade local, já que a área estudada apresenta grande potencial ecoturístico.

Recentemente (setembro de 2019), um incêndio de grandes proporções atingiu a maior parte das savanas de Alter do Chão e a equipe que escreve este artigo foi acionada para perguntar o que deveria ser feito após o evento do fogo (R. Fadini, observação pessoal). Após receber o retorno devido, os responsáveis pela Secretaria Municipal de Meio Ambiente publicaram uma nota na imprensa informando que a “a vegetação se regeneraria sozinha”. Interpretações simplistas a parte, agora essa Secretaria e outros órgãos públicos espalhados pelo Brasil precisam aprender que o manejo do fogo é uma ação necessária que precisa ser levada a sério, principalmente em áreas de savana e de pastagens naturais. Caso contrário, estarão apagando chamas intensas e extensas a

cada cinco anos por causa de decisões equivocadas (controle excessivo do fogo nas savanas) tomadas no passado. Em consequência, tanto a formação de mosaicos na vegetação quanto a diversidade de espécies tenderão a ser reduzidas em longo prazo.

AGRADECIMENTOS

Este estudo é parte do PELD-POPA (CNPq/CAPES, processo nº 441443/2016-8). Agradecemos à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de PIBIC concedida à primeira autora e pela concessão de acesso livre aos materiais bibliográficos, através do Portal de Periódicos CAPES. Leandro Giacomini auxiliou na identificação de alguns espécimes. Os levantamentos de fogo na região foram financiados pelo CNPq através dos projetos de pesquisa concedidos à A. P. Lima ao longo de 20 anos de monitoramento. Agradecemos o inestimável apoio de campo do Sr. Laudelino S. Vasconcelos (Deco), sem o qual não teríamos concluído este estudo.

REFERÊNCIAS

- Abreu, R. C. R., Hoffmann, W. A., Vasconcelos, H. L., Pilon, N. A., Rossatto, D. R., & Durigan, G. 2017. The biodiversity cost of carbon sequestration in tropical savanna. *Science Advances*, 3:e1701284. DOI: <https://doi.org/10.1126/sciadv.1701284>
- Adeney, J. M., Christensen, N. L., Vicentini, A., & Cohn-Haft, M. 2016. White-sand ecosystems in Amazonia. *Biotropica*, 48(1), 7–23. DOI: <https://doi.org/10.1111/btp.12293>
- Araújo, M. A. M., da Rocha, A. E. S., Miranda, I. S., & Barbosa, R. I. 2017. Hydro-edaphic conditions defining richness and species composition in savanna areas of the northern Brazilian Amazonia. *Biodiversity Data Journal*, (5). e13829. DOI: <https://doi.org/10.3897/BDJ.5.e13829>
- Baruch, Z. 2005. Vegetation–environment relationships and classification of the seasonal savannas in Venezuela. *Flora* 200(1), 49–64. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2004.06.001>
- BDMEP. Banco de Dados Meteorológicos para Ensino e Pesquisa. INMET. (Acessado em 20 de novembro, 2018, <http://www.inmet.gov.br/portal/index.php?r=bdmep/bdmep>).
- Braga, P. I. S. 1979. Subdivisão fitogeográfica, tipos de vegetação, conservação e inventário florístico da Floresta Amazônica. *Acta Amazonica*, 9(4), 53–80.
- Bush, M. B., & Oliveira, P. E. D. 2006. The rise and fall of the Refugial Hypothesis of Amazonian speciation: a paleoecological perspective. *Biota Neotropica*, 6(1), bn00106012006. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S1676-06032006000100002>
- Buzatti, R. S. O., Pfeilsticker, T. R., Magalhães, R. F., Bueno, M. L., Lemos-Filho, J. P., & Lovato, M. B. 2018. Genetic and historical colonization analyses of an endemic savanna tree, *Qualea grandiflora*, reveal ancient connections between Amazonian savannas and Cerrado core. *Frontiers in Plant Science*, 9(981): 1–18. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00981>
- Cadotte, M. W., & Tucker, C. M. 2017. Should environmental filter be abandoned? *Trends in Ecology and Evolution*, 32(6): 429–437. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.03.004>
- Cardoso Da Silva, J. M., & Bates, J. M. 2002. Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: a tropical savanna hotspot. *BioScience*, 52(3), 225–234. DOI: [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0225:BPACIT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0225:BPACIT]2.0.CO;2)
- Carvalho, W. D., & Mustin, K. 2017. The highly threatened and little known Amazonian savannas. *Nature Ecology & Evolution*, 1, 0100. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0100>
- da Silva, D. M., & Batalha, M. A. 2008. Soil–vegetation relationships in cerrados under different fire frequencies. *Plant and Soil*, 311(1-2), 87–96. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9660-y>
- Desjardins, T., Mariotti, A., Girardin, C., & Chauvel, A. 1996. Changes of the forest-savanna boundary in Brazilian Amazonia during the Holocene revealed by stable isotope ratios of soil organic carbon. *Oecologia*, 108(4), 749–756.
- Durigan, G., Leitão Filho, H. F., & Rodrigues, R. R. 1994. Phytosociology and structure of a frequently burnt cerrado vegetation in SE-Brazil. *Flora*, 189, 153–160.
- Eiten, G. 1978. Delimitation of the Cerrado concept. *Vegetatio*, 36(3), 169–178.
- Felfili, M. J., Rezende, A. V., Da Silva Júnior, M. C., Silva, M. A. 2000. Changes in the floristic

- composition of cerrado *sensu stricto* in Brazil over a nine-year period. *Journal of Tropical Ecology*, 16, 579–590.
- Ferreira, A. V., Bruna, E. M., & Vasconcelos, H. L. 2011. Seed predators limit plant recruitment in Neotropical savannas. *Oikos*, 120, 1013–1022. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.19052.x>
- Fidelis, A., & Pivello, V. R. 2011. Deve-se usar o fogo como instrumento de manejo no Cerrado e Campos Sulinos? *Biodiversidade Brasileira*, 1(2), 12–25.
- Flora do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. (Acessado em 25 de julho, 2019, <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>).
- Furley, P. 2006. Tropical savannas. *Progress in Physical Geography* 30(1), 105–121. DOI: <https://doi.org/10.1191/0309133306pp474pr>
- Garcia, Q. S., & Oliveira, P. G. 2007. Germination patterns and seed longevity of monocotyledons from the Brazilian campos rupestres. *Seed Science Biotechnology*, 1, 35–41.
- Haase, R., & Beck, G. 1989. Structure and composition of savanna vegetation in northern Bolivia: a preliminary report. *Brittonia*, 41(1), 80–100. DOI: <https://doi.org/10.2307/2807594>
- Haffer, J., & Prance, G. T. 2002. Impulsos climáticos da evolução na Amazônia durante o Cenozóico: sobre a Teoria dos Refúgios da Diferenciação Biótica. *Estudos Avançados*, 16(46), 175–206. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S0103-40142002000300014>
- Hoffman, W. A. 1996. The effects of fire and cover on seedling establishment in a neotropical savanna. *The Journal of Ecology*, 84(3), 383–393.
- IBGE 2012. Manual técnico da vegetação brasileira. Manuais técnicos em geociências, v. 1.
- Klink, C. A., & Machado, R. B. 2005. Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology*, 19(3), 707–713. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00702.x>
- Kraft, N. J. B., Adler, P. B., Godoy, O., James, E. C., Fuller, S., & Levine, J. M. 2015. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, 29, 592–599. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12345>
- Libano, A. M., & Felfili, M. J. 2006. Mudanças temporais na composição florística e na diversidade de um cerrado *sensu stricto* do Brasil Central em um período de 18 anos. *Acta Botanica Brasilica*, 20(4), 927–936. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S0102-33062006000400016>
- Lloyd, J., Domingues, T. F., Schrodtt, F., Ishida, F. Y., Feldpausch, T. R., Saiz, G., Quesada, C. A., Schwarz, M., Torello-Raventos, M., Gilpin, M., Marimon, B. S., Marimon-Junior, B. H., Ratter, J. A., Grace, J., Nardoto, G. B., Veenendaal, E., Arroyo, L., Villarroel, D., Kileen, T. J., Steininger, M., & Phillips, O. L. 2015. Edaphic, structural and physiological contrasts across Amazon Basin forest–savanna ecotones suggest a role for potassium as a key modulator of tropical woody vegetation structure and function. *Biogeosciences*, 12(22), 6529–6571. DOI: <https://doi.org/10.5194/bg-12-6529-2015>
- Magnusson, W. E., Lima, A. P., Albernaz, A. L. K. M., Sanaiotti, T. M., & Guillaumet, J. L. 2008. Composição florística e cobertura vegetal das savanas na região de Alter do Chão, Santarém-PA. *Revista Brasileira de Botânica*, 31(1), 165–177. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-84042008000100015>
- Medeiros, M. B., & Miranda, H. S. 2005. Mortalidade pós-fogo em espécies lenhosas de campo sujo submetido a três queimadas prescritas anuais. *Acta Botanica Brasilica*, 19(3): 493–500.
- Miranda, H. S. (Ed.). 2010. Efeitos do regime de fogo sobre a estrutura de comunidades de Cerrado: Projeto Fogo. Ibama MMA. 144 p.
- Mistry, J. 1998. Fire in the cerrado (savannas) of Brazil: an ecological review. *Progress in Physical Geography*, 22(4), 425–448. DOI: <https://doi.org/10.1177/030913339802200401>
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A., & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853–858.
- Meyer, K. M., Wiegand, K., & Ward, D. 2009. Patch dynamics integrate mechanisms for savanna tree–grass coexistence. *Basic and Applied Ecology*, 10(6), 491–499. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.baae.2008.12.003>
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., Mcglinn, D., Minchin, P. R., ; O’Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H., Szoecs, E., & Wagner, H. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.4-2. (Acessado em 20 de novembro, 2018, <https://cran.r-project.org/package=vegan>).

- Oliveira, P. S. & Marquis, R. J. 2002. The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna. Columbia University Press: p. 367.
- R Core Team 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ratter, J. A., Bridgewater, S., & Ribeiro, J. F. 2003. Analysis of the floristic composition of the Brazilian Cerrado vegetation III: comparison of the woody vegetation of 376 areas. *Edinburgh Journal of Botany*, 60(1), 57–109. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0960428603000064>
- Rocha, D. G. D., & Kaefer, I. L. 2019. What has become of the refugia hypothesis to explain biological diversity in Amazonia? *Ecology and Evolution*, 9(7), 4302–4309. DOI: <https://doi.org/10.1002/ece3.5051>
- Salazar, A., Goldstein, G., Franco, A. C., & Miralles-Wilhelm 2012. Seed limitation of woody plants in Neotropical savannas. *Plant Ecology* 213: 273–287.
- Sanaïotti, T. M., & Magnusson, W. E. 1995. Effects of annual fires on the production of fleshy fruits eaten by birds in a Brazilian Amazonian savanna. *Journal of Tropical Ecology*, 11(1), 53–65. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467400008397>
- Sanaïotti, T. M., Martinelli, L. A., Victoria, R. L., Trumbore, S. E., & Camargo, P. D. 2002. Past vegetation changes in Amazon Savannas determined using carbon isotopes of soil organic matter. *Biotropica*, 34(1), 2–16. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2002.tb00237.x>
- Scholes, R. J., & Archer, S. R. 1997. Tree-grass interactions in savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28, 517–544.
- Wichmann, M. C., Alexander, M. J., Soons, M. B., Galsworthy, S., Dunne, L., Gould, R., Fairfax, C., Niggeman, M., Hails, R. S. & Bullock, J. M. 2008. Human-mediated dispersal of seeds over long distances. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1656), 523–532. DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1131>

Submitted: 11 August 2019

Accepted: 18 March 2020

Published on line: 15 June 2020

Associate Editors: Camila Barros and Nuria Pistón