

## Ecologia do fogo e o impacto na vegetação da Amazônia

Marcus Vinicius de Athaydes Liesenfeld<sup>1</sup>, Gil Vieira<sup>2</sup>, Ires Paula de Andrade Miranda<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Universidade Federal do Acre, Campus Floresta. Av. Canela Fina, sn., CEP 69980-000, Cruzeiro do Sul, AC, Brasil

<sup>2</sup>Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. Av. André Araújo, 2936, CEP 69067-375, Manaus, AM, Brasil

\*Autor correspondente:  
athaydes@gmail.com

### Termos para indexação:

Incêndio florestal  
Regeneração da floresta  
Impacto ambiental

### Index terms:

Forest fires  
Natural regeneration  
Environmental impact

### Histórico do artigo:

Recebido em 11/04/16  
Aprovado em 29/08/16  
Publicado em 30/12/16

doi: 10.4336/2016.pfb.36.88.1222

**Resumo** - O objetivo desta revisão é apontar alguns campos de investigação atuais em ecologia do fogo e os impactos do fogo na vegetação da Amazônia. A ocorrência de incêndios na Amazônia úmida parecia uma contradição até bem pouco tempo. O fogo é independente da existência de humanos e o mesmo sempre atuou na estruturação da vegetação. Entretanto hoje, com as anomalias e as mudanças climáticas globais, os regimes de fogo têm se alterado em todo o mundo e também na Amazônia. O fogo impacta de forma diferente, dependendo da região amazônica em que ocorre, e isso pode estar relacionado ao solo, bem como à morfologia e idade das plantas. Muitas espécies podem responder de forma positiva, possuindo mecanismos de sobrevivência ou rebrote pós-fogo. É necessária uma melhor compreensão de como as plantas da Amazônia respondem ao impacto do fogo, no sentido de entender o quanto a floresta tropical Amazônica ainda é de fato imune aos incêndios, e de que modo o fogo poderia contribuir com a chamada "savanização" da Amazônia.

### Fire Ecology and the impact on Amazonian vegetation

**Abstract** - The aiming of this review is to point out some research fields in fire ecology and its impact on Amazonia vegetation. The incidence of fire on the moist Amazon region sounded a contradiction until recent years. Fire always acted in vegetation structuring, even though independent of human existence. However, fire regimes are changing worldwide, as in the Amazon, motivated by global climate change and climate anomalies. Forest fires impact vegetation differently, depending on the ecosystem, soil type, and plant morphology and age. Many species can respond positively, with survival mechanisms or post-fire re-growth. A better understanding of how Amazon plants respond to fire impact is necessary in order to understand if Amazon moist forest is actually still fire-immune, and how could fire contribute to Amazon forest "savannization".

### Introdução

Fogo na floresta úmida parecia ser uma contradição até o século passado. A ideia de florestas úmidas estarem sempre protegidas contra o fogo vem sendo desmistificada com as evidências de incêndios devastadores em florestas no norte do Brasil (Acre, Roraima, Pará), Ásia e América Central (Peres, 1999, Barlow et al., 2002). O fogo

na Amazônia é uma realidade e o interesse pelo seu estudo tem sido intensificado. Embora haja dificuldade na obtenção dos dados, considera-se também uma aparente não aceitação do risco real de um aumento da vulnerabilidade da Amazônia ao fogo.

O objetivo da ecologia do fogo é estudar o seu papel na natureza, tema de investigação que está alicerçado na ecologia e na evolução das espécies. Seus estudos

proporcionam as condições para o entendimento dos efeitos do fogo nos ecossistemas e tem mais tradição naqueles fogo-dependentes, como as savanas mediterrâneas, africanas e australianas e as florestas temperadas (Pausas, 2012). Portanto, a ecologia do fogo é uma ciência em expansão na Amazônia, e cresce no mesmo ritmo em que o interesse pelo fogo também cresce entre os ecólogos.

O esforço da presente revisão, pautada nos impactos do fogo sobre a vegetação úmida da Amazônia, objetiva contextualizar a ecologia dos incêndios na Amazônia em nível de ecologia do fogo global, buscando correlações e futuras hipóteses explicativas, partindo do ponto de vista da mortalidade individual dos vegetais impactados.

### **Os regimes de incêndios florestais na perspectiva das mudanças globais de clima**

O fogo é um importante processo presente na maioria dos ecossistemas do mundo, influenciando os processos hidrológicos, geomorfológicos, geoquímicos e ecológicos (Bond & Keeley, 2005; Bowman et al., 2009, 2011; Cochrane & Barber, 2009; Pausas & Keeley, 2009; Bond & Midgley, 2012; Pausas & Ribeiro, 2013). Entre 2001 a 2006, incêndios ocorreram em 40% da vegetação terrestre (Chuvieco et al., 2008), aparecendo naquelas regiões de vegetação muito densa ou muito úmida (florestas úmidas tropicais), ou muito esparsa (desertos) para acúmulo de matéria necessária à combustão (Krawchuk et al., 2009; Pausas & Ribeiro, 2013).

A distribuição dos maiores biomas do mundo – desertos, tundra, pradarias, savanas e florestas (tropical, temperada e boreal) – é tradicionalmente explicada pela temperatura e precipitação (Bond et al., 2005), compreendida como *clímax climático* no Brasil (Rizzini, 1963; Ab'Saber, 1966, 1977; Veloso, 1966; Walter, 1986; Veloso et al., 1991). Todavia, a distribuição da vegetação nos biomas do mundo se deve muito à ação dos regimes de fogo (Bond & Keeley, 2005; Krawchuk et al., 2009; Bond & Midgley, 2012). Esta perspectiva amplia o que sabíamos tradicionalmente, assim sendo, o mundo não mais pode ser entendido sem considerar a ação do fogo (Pausas & Keeley, 2009).

Os regimes de fogo variam entre os ecossistemas e são resultado de uma sinergia entre fatores físicos (clima, tempo), propriedades da vegetação e fatores estocásticos (Krawchuk et al., 2009; Bond & Midgley, 2012). Em regiões úmidas e produtivas, como a floresta tropical, a quantidade de combustível não é

fator limitante (ver Uhl et al., 1988 para importância da umidade dos combustíveis finos na Amazônia), e a atividade de incêndios será determinada pelas condições climáticas, pois quanto mais seco e mais quente, maior a flamabilidade (Govender et al., 2006; Bradstock, 2010; Pausas & Ribeiro, 2013).

Entretanto, as mudanças climáticas globais estão modificando os regimes de incêndios (Flannigan et al., 2009; Doerr & Shakesby, 2013; Liu et al., 2014), não somente em regiões usualmente influenciadas pelo fogo, mas também naquelas regiões muito úmidas onde a presença de incêndios era rara, como nas florestas tropicais. Conforme os padrões sócio-econômicos e o clima se modificam, os ecossistemas, antes pouco inflamáveis, se tornam em ambientes bastante suscetíveis ao fogo, ou mesmo aumentam a intensidade e frequência dos incêndios nestes ambientes (Gill & Allan, 2008; Armstrong & Phillips, 2012; Brodie et al., 2012; Coe et al., 2013).

Conedera et al. (2009) propuseram a distinção entre regimes de fogo *sensu stricto* e *latu sensu*. Regime de fogo *sensu stricto* é caracterizado por: a) quando (frequência, sazonalidade, sincronia); b) aonde (tamanho, forma, etc.); c) natureza (tipo de fogo – copa, superfície, subterrâneo, latente); e d) como os incêndios ocorrem (intensidade, taxa de propagação, tempo de residência, altura da chama, consumo de combustível, etc.). O regime de fogo *latu sensu* amplia a descrição do regime e impactos do fogo, usando parâmetros complementares: a) condições para ocorrência do fogo (clima, temperatura, ventos); b) efeitos imediatos (mortalidade, severidade, etc.); e c) efeitos combinados dos parâmetros anteriores.

A combinação do tempo de recorrência dos incêndios, a distribuição da frequência de incêndios em dado espaço, e a localização das áreas queimadas produz um mosaico de histórias de fogo ao longo de uma paisagem, que incluirão áreas que queimaram com diferentes tamanhos e frequências (Keeley et al., 2009). Mudanças na estrutura da vegetação podem ocorrer quando a frequência de incêndios diverge significativamente do ciclo normal ou histórico natural (Pausas & Keeley, 2009).

### **Características do ambiente e tipos de incêndios florestais**

Na perspectiva do fogo como um processo ecossistêmico, deverá haver um mínimo de produtividade primária suficiente para propagação do mesmo, ao

mesmo tempo que uma sazonalidade climática específica é necessária para converter o combustível potencial da vegetação em combustível disponível (Bradstock, 2010). Dessa forma, os regimes e tipos de fogo dependerão da frequência de ignição, e susceptibilidade à ignição (estação seca; soma do período sem chuvas; abertura do dossel e diminuição da umidade do sub-bosque, por exemplo), e da estrutura do combustível disponível (Govender et al., 2006; Pausas & Keeley, 2009).

A estrutura do combustível e posterior consumo pelo fogo é um indicador da quantidade total de energia liberada pelo fogo. A estrutura do combustível inclui: i) umidade; ii) estrutura *per se*: densidade de biomassa, razão volume de biomassa por unidade de área, razão entre biomassa e necromassa, relação serapilheira grossa x fina, tempos de decomposição e continuidade sub-bosque – copa; e iii) composição química do combustível, muito importante em vegetações mais inflamáveis, com altos níveis de compostos orgânicos voláteis (Keeley, 2009; Davies & Legg, 2011; He et al., 2011; Pausas & Moreira, 2012).

Severidade e intensidade de fogo são conceitos distintos (Keeley, 2009). A intensidade de fogo é uma medida do comportamento do mesmo (Tabela 1), relacionado à taxa de produção de energia termal (aspectos do combustível), e é medida em termos de liberação de calor e temperatura (Alexander, 1982; Costa et al., 1991). Severidade compreende os impactos físicos do fogo diretamente associados com a combustão e transferência de calor, interagindo com a morfologia e fisiologia das espécies e com as características físicas do sistema. Severidade do fogo é um conceito, e não pode ser definida em uma única medida (Simard, 1991).

**Tabela 1.** Características dos parâmetros relacionados ao regime de fogo.

Descritor	Definição
Frequência	Média do número de eventos por período de tempo
Extensão	Extensão da área queimada por período de tempo de ocorrência do fogo
Estação	Sazonalidade, período de ocorrência do distúrbio no ano
Magnitude	Descrito tanto como intensidade (medida da dimensionalidade da força física) como severidade (medida do efeito no organismo ou ecossistema)

(Adaptado de Keeley, 2009)

O resultado da intensidade dependerá da complexa interação entre: estrutura de combustível, clima e ambiente físico (elevação, topografia e tipo de solo,

presença, velocidade e direção dos ventos) tendo grande variação entre os diferentes tipos de fogo. Nos incêndios florestais a temperatura pode variar entre 50 °C a > 1.500 °C, e a liberação de calor pode variar de 2.110 J Kg<sup>-1</sup> até > de 2 milhões de J Kg<sup>-1</sup> (kW m<sup>-1</sup> = taxa de liberação de calor por metro linear na frente de fogo), enquanto a taxa de propagação varia de 0,5 m semana<sup>-1</sup> no fogo subterrâneo até muito mais de 7 km h<sup>-1</sup> nos grandes incêndios de copa (Bond & van Wilgen, 1996; Michaletz & Johnson, 2007).

Durante o incêndio subterrâneo há combustão de camadas subterrâneas de matéria orgânica, através da combustão sem chama, ou fogo latente (*smouldering*: tipo de fogo onde não há emissão de chama visível, pois o combustível queima internamente, como brasa). Por ser a taxa de propagação extremamente lenta, estes incêndios se mantêm por meses ou anos. Comparativamente, a temperatura é mais baixa que o fogo de superfície (entre 500 °C - 700 °C para os picos de temperatura; 200 °C para médias). A ocorrência pode levar a ignição do fogo de superfície ao longo de sua área de propagação (Rein et al., 2008). O incêndio subterrâneo ocorre em florestas com camadas antigas e grossas de matéria orgânica e as emissões de carbono deste tipo de incêndio são bastante intensas e possivelmente excedem os 300 Mg C ha<sup>-1</sup> (Cochrane, 2003).

O incêndio de copa, ou de substituição, é o tipo de fogo que apresenta maior intensidade, sendo que nas florestas de coníferas, ou no chaparral californiano, pode atingir até mais de 50.000 kW.m<sup>-1</sup>, e propagar-se por áreas de até mais de 100.000 ha (Gill & Allan, 2008). Este tipo de incêndio causa o total aniquilamento da biomassa aérea da floresta, mesmo das árvores com mais de 30 m de altura. O acúmulo de material combustível tornou ambientes antes menos inflamáveis a serem mais propensos aos incêndios de grande intensidade (Pausas & Keeley, 2009; Pausas & Ribeiro, 2013; Poulos et al., 2013).

O fogo de superfície ou fogo rasteiro talvez seja o tipo de incêndio mais comum e constante em nível mundial (Pausas & Ribeiro, 2013). Por ser de intensidade baixa ou moderada, é extremamente seletivo, o que muitas vezes não implica total dano às plantas, podendo exercer maior pressão evolutiva que os outros tipos de incêndio (Rundell, 1981; Bond & Keeley, 2005; Pausas & Keeley, 2009; Keeley et al., 2011).

O fogo de superfície avança devagar ao longo do sub-bosque da floresta, ou mesmo rápido quando em regiões campestres. Devido à esta peculiaridade da propagação,

mantém demoradas taxas de permanência junto às plantas, queimando a base dos troncos, as folhas das copas mais baixas, plântulas e indivíduos jovens (Peres, 1999; Barlow et al., 2003; Cochrane, 2003; Michaletz et al., 2012; Balch et al., 2013). Parte da temperatura do fogo de superfície pode ser transferida para o subsolo, influenciando o banco de sementes e as raízes (Michaletz & Johnson, 2007; Massman et al., 2010).

Os perfis de temperatura ao longo de diversas profundidades do solo variam de acordo com a intensidade de fogo na superfície, duração do incêndio, tipo de solo e umidade original (Michaletz & Johnson, 2007; Durany et al., 2010). Nos incêndios de copa em solos minerais com finos horizontes orgânicos, a temperatura pode alcançar até 250 °C a 10 cm de profundidade (Certini, 2005; Michaletz & Johnson, 2008; Durany et al., 2010). Nas florestas tropicais de solo úmido há variação de temperatura nos primeiros cm do solo, porém em profundidades abaixo de 15 cm o aumento de temperatura é desprezível: o calor latente da evaporação previne que a temperatura ultrapasse os 95 °C (DeBano, 2000; Certini, 2005).

Para as florestas temperadas, abundam trabalhos tratando experimentalmente sobre o impacto e manejo do fogo de superfície (Wagner, 1973; Yaussy et al., 2004; Cruz et al., 2006; Safford et al., 2009; Sah et al., 2010). Na floresta tropical, no entanto, são poucos os estudos que promoveram uma abordagem experimental do problema do fogo de superfície e da mortalidade de árvores associada (Uhl & Kauffman, 1990; Carvalho Junior et al., 2010; Balch et al., 2011, 2013). Com relação aos aspectos físicos e regeneração de vegetação pós-fogo do tipo “derrubada e queima”, na Amazônia, pode-se destacar os experimentos de grande escala do Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (INPE) – Combustão de Biomassa da Floresta Amazônica (Carvalho Junior et al., 1995, 2010; Lima et al., 2007; Oliveira et al., 2011). Estes trabalhos formularam equações de estoque e combustão de biomassa, e questões como a contribuição da floresta amazônica nas emissões de carbono para a atmosfera após incêndios florestais.

Em um levantamento pós-incêndio não provocado, Barlow et al. (2012) reportam que diferentes regiões amazônicas influem diferentemente na resposta das plantas após o impacto do fogo. Pode haver variação da resposta ao fogo. Cada indivíduo reagirá ao fogo segundo as condições do solo onde se encontra, mas também, de acordo com sua morfologia, fisiologia e fase de vida. Ou

seja, há variação intraespecífica, quando indivíduos da mesma espécie podem reagir diferentemente ao fogo, e interespecífica, quando espécies apresentam diferentes características de proteção em resposta ao fogo. O resultado do impacto do fogo naquele ecossistema de floresta atingido dependerá do balanço entre espécies resistentes, sobreviventes ao fogo e espécies que sucumbiram após repetidos incêndios.

### O impacto do fogo na floresta tropical úmida

A ocorrência do fogo é independente da existência de humanos e o mesmo sempre atuou na estruturação da vegetação (Pausas & Keeley, 2009; Bond & Scott, 2010). Os registros de carvão nos ecossistemas pirofíticos mostram que a evolução da vegetação também determinou a mudança das condições de incêndio. No período Cretáceo, por exemplo, iniciou o denominado “ciclo fogo-gramíneo”, resultado da nova estrutura da vegetação, que apresentava alta produtividade de biomassa das gramíneas  $C_4$ , associada aos altos níveis de oxigênio e intensa atividade de relâmpagos (Bond & Midgley, 2012).

Excluindo-se as atividades antropogênicas, as fontes potenciais de ignição estão relacionadas à relâmpagos, atividade vulcânica, faíscas de rochas, quedas de meteoros e combustão espontânea, decorrente de atividade microbiana ou oxidação nos depósitos de carvão (Bowman et al., 2011). Ecossistemas tropicais com incidência de gramíneas e herbáceas, entre eles as savanas, são os ambientes que mais queimam no mundo moderno (Chuvieco et al., 2008).

Condições atmosféricas são fatores essenciais para promover ou evitar a ocorrência do fogo, pois incêndios florestais e clima são processos intimamente relacionados (Liu et al., 2014). Estas podem ser classificadas em *tempo para fogo*: condições de fogo em uma determinada estação de incêndios, e *clima para fogo*: situação climática diária em uma estação de ocorrência de incêndios (temperatura média, umidade, ventos, etc.). Com o aumento do  $CO_2$  atmosférico, é esperado que todas estas condições atmosféricas, como temperatura, umidade, ventos, precipitação e formação de nuvens, venham a se modificar (Parisien et al., 2011; Liu et al., 2014).

Mudanças globais no clima podem impactar indiretamente a ocorrência de incêndios na medida em que se modificam os recursos e as condições de combustível, condições de clima e estrutura da vegetação



(Liu et al., 2014). A estimativa das mudanças globais prevê o aumento da ocorrência de incêndios em regiões como da bacia Amazônica, onde o clima e as condições atmosféricas da maior parte da região, normalmente, impediriam esta ameaça (Ray et al., 2005; Krawchuk et al., 2009; Hirota et al., 2011; Liu et al., 2014).

A bacia Amazônica abriga mais da metade das florestas tropicais remanescentes no mundo (Laurance et al., 2011), cobrindo aproximadamente 5,4 milhões de km<sup>2</sup>. Os efeitos causados pela agricultura de larga escala, pelos grandes empreendimentos, e pela exploração madeireira, impactam a qualidade e resiliência dos diversos tipos de ecossistemas presentes na Amazônia (Nepstad et al., 1999, 2001; Laurance, 2001; Phillips et al., 2006; Cochrane & Laurance, 2002; Fearnside, 2006, 2009). Este impacto tem trazido para a Amazônia a ameaça de mudança do paradigma de 'floresta imune aos incêndios', o que invariavelmente resultará em um ciclo cada vez maior de depauperação do microclima e da vegetação, aumentando, portanto, o risco e suscetibilidade ao fogo.

Uma maior severidade do fogo, relacionada ao clima, já vem sendo verificada nos anos em que a Amazônia experimentou o El-Niño Oscilação Sul (ENSO), épocas marcadas por forte seca. Durante o período de 1997-1998 aproximadamente 40.000 km<sup>2</sup> de floresta tiveram seu sub-bosque afetado pelo fogo rasteiro (Alencar et al., 2004, 2006; Vasconcelos et al., 2013). Estimativa recente da extensão do fogo de superfície, tomada por novas técnicas de detecção via satélite, informa que, no período compreendido entre 1999 e 2010 o fogo de sub-bosque afetou mais de 85.500 km<sup>2</sup> de floresta, ou 2,8% de toda a floresta amazônica (Morton et al., 2013). Embora estas aproximações ainda careçam de observações e experimentos *in loco*, estes autores já sugerem que o impacto do fogo de superfície é proporcionalmente maior que o desmatamento para a região, no mesmo período de tempo.

O fogo vem influenciando a estrutura e composição da floresta Amazônica por milhares de anos. Solos com carvão vegetal indicam a ocorrência de fogo pelo menos durante os últimos 6.000 anos, período onde, em algumas regiões, o clima ficou mais seco e a vegetação se encontrava notadamente escleromórfica e mais esparsa que a atual (Sanford et al., 1985; Uhl & Kauffman, 1990). A frequência calculada de regime de fogo nestes períodos antigos foi de 400-700 anos de intervalo (Meggers, 1994), ou seja, o fogo na floresta Amazônica sempre

existiu, embora com frequência muito baixa (grandes intervalos de recorrência).

Muito diferente do que ocorre hoje em diversas regiões, este intervalo já pode ter sido reduzido para 25 ou até 10 anos de recorrência, em razão das mudanças do uso do solo e das fontes de ignição antropogênicas (Cochrane et al., 1999; Nepstad et al., 2001; Morton et al., 2013). Em longo prazo, as respostas da vegetação às alterações climáticas (mudanças na flamabilidade) podem conduzir mudanças nos regimes de fogo (Coe et al., 2013), o que refletiriam em mudanças no tempo de recorrência, fator importante quando da perspectiva de uma floresta com baixa resiliência ao fogo (Holdsworth & Uhl, 1997).

A principal mudança do uso do solo na Amazônia é a prática da derrubada e queima. Atualmente, o escape do fogo destes pontos de queimadas está cada vez mais comum. Entretanto, monitorar o escape do fogo para dentro da floresta intacta é extremamente difícil, obrigando o pesquisador a buscar as cicatrizes tempos depois que os incêndios aconteceram. Este fogo que escapa (fogo de superfície ou fogo rasteiro) é considerado como o mais pernicioso impacto às florestas, pois possui capacidade de alastrar-se por dezenas de quilômetros sub-bosque adentro (Cochrane & Barber, 2009; Morton et al., 2013), sendo de difícil detecção por satélite (Aragão & Shimabukuro, 2010; Silva et al., 2013).

Quando o sub-bosque de uma floresta experimenta o primeiro fogo, a intensidade tende a ser baixa, e o fogo é chamado de rasteiro com altura das chamas entre 10 a 30 cm, em baixa velocidade (0,25 m min<sup>-1</sup>) (Cochrane et al., 1999; Ray et al., 2005). A temperatura na base das plantas interceptadas ao longo do caminho de propagação do fogo de superfície pode chegar ao limite de 760 °C, e a intensidade neste caso pode alcançar 50 kW.m<sup>-1</sup> (Uhl & Kauffman, 1990; Michaletz & Johnson, 2007; Carvalho Junior et al., 2010; Krieger Filho et al., 2011). A depender das condições ambientais e também da estrutura do combustível, principalmente a continuidade de serapilheira e galhos baixos, o fogo de superfície pode atingir estratos mais altos da floresta (Cochrane & Barber, 2009).

A flamabilidade do sub-bosque de florestas tropicais é regulada por padrões de precipitação, pela altura da floresta e pela abertura do dossel (Ray et al., 2005). Nas florestas úmidas, quando há pouca precipitação e maior abertura do dossel, que são posições extremas

de estresse, o microclima do sub-bosque modifica radicalmente, aumentando a temperatura ambiente e do solo e diminuindo as umidades relativas do ar e da serrapilheira (Cochrane & Laurance, 2002; Alencar et al., 2006; Fearnside, 2006). A combinação destes fatores eleva a probabilidade de ocorrência de novos incêndios de sub-bosque, aumentando a severidade, a recorrência e as distâncias de penetrabilidade do fogo na floresta intacta (Laurance, 2001; Hoffmann, 2003; Fearnside, 2009; Malhi et al., 2009; Silvestrini et al., 2011; Coe et al., 2013; Morton et al., 2013).

### As hipóteses explicativas da mortalidade das plantas pós-fogo

O que acontece aos vegetais após o impacto do fogo é consequência das injúrias provocadas pelo calor aos órgãos (folhas, caule e raízes), afetando a fisiologia e outras características do organismo. O resultado é binário: sobrevivência ou morte. Todavia, as causas que governam este processo ainda não estão bem esclarecidas. A mortalidade é, portanto, de difícil previsibilidade (Dickinson & Johnson, 2001; Michaletz & Johnson, 2008; Butler & Dickinson, 2010; Kavanagh et al., 2010; Midgley et al., 2011; Michaletz et al., 2012).

Os processos dependentes da temperatura são muito comuns nos estudos biológicos. Na ecologia do fogo, os eventos e mecanismos que determinam a disfunção do pareamento entre a temperatura ambiente e aquela dos processos celulares, tais como o aquecimento do caule e folhas pelo fogo de superfície e o aquecimento de raízes pelo fogo subterrâneo, motivam estudos históricos e intensos debates (Starker, 1934; Gill & Ashton, 1968; Wagner, 1973; Dickinson & Johnson, 2001; Dickinson et al., 2004; Cruz et al., 2006; Michaletz & Johnson, 2008; Michaletz et al., 2012), e envolvem processos físicos da combustão, algumas vezes negligenciados pelos ecólogos de fogo (Kremens et al., 2010).

Os processos físicos de combustão envolvidos consideram o movimento de energia de calor ao longo de um determinado material. Dentre os processos na interação calor-planta, estão: i) convecção, que inclui o contato direto da flama com folhas ou caules, mas é principalmente relacionado ao movimento da pluma gerada pelo fogo; ii) radiação, que é a principal fonte de calor quando não há contato direto por convecção; e iii) condução, menos importante das três, pois para o elemento madeira o potencial de condução calorífica é baixo (Butler & Dickinson, 2010).

Quando o fogo atua na vegetação arbórea, pode haver a morte completa da parte aérea (*top kill*) por meio do fogo de substituição (fogo de copa), ou a morte seletiva, através do impacto do fogo de superfície. Em ambientes de vegetação rasteira e arbustiva, como nas pradarias e ecossistemas mediterrâneos, é predominante o fogo de substituição. Nos ecossistemas savânicos, onde existem árvores esparsas entremeadas por vegetação rasteira e arbustiva, o fogo de superfície e de substituição ocorrem conjuntamente, a depender da estrutura espacial de disponibilidade dos combustíveis (Bond & Van Wilgen, 1996).

A supressão da biomassa aérea da planta não implica em morte do indivíduo, pois muitas espécies possuem a capacidade de rebrota pós-fogo, com mecanismos que possibilitam a recolonização dos ambientes queimados (Vesk & Westoby, 2004; Verdú et al., 2007; Keeley et al., 2011). Assim, o fogo pode matar totalmente o indivíduo (caule e raízes), o que acarretará a diminuição da população da espécie; ou pode matar apenas a parte aérea do indivíduo, causando a “morte parcial” com rebrote obrigatório, o que não interfere diretamente no tamanho da população (permanece igual), mas pode acarretar o aumento de biomassa.

O fogo afeta o corpo da planta através de três diferentes processos: i) queima da copa; ii) aquecimento das raízes e iii) aquecimento do caule (Dickinson & Johnson, 2001). Estes processos, atuando independentemente ou de forma sinérgica, podem resultar em rebrote ou levar a planta à morte. A queima da copa é causada pelas energias de calor da fumaça convectiva e da radiação, acima do fogo de superfície, e proporciona a necrose de galhos, folhas e gemas (Michaletz & Johnson, 2006; Butler & Dickinson, 2010). Folhas de florestas úmidas são geralmente finas, bastante hidratadas, não possuindo isolamento. Portanto, no caso de aumento de temperatura, elas poderiam secar e morrer (Gill, 1995; Michaletz & Johnson, 2006).

A queima das raízes ocorre através da atividade do fogo subterrâneo ou do aquecimento do sub-solo por meio de calor condutivo do fogo de superfície (Butler & Dickinson, 2010). Pouco se conhece sobre este processo (Rein et al., 2008), mas espera-se que para muitas espécies as gemas subterrâneas possuam maiores probabilidades de rebrote que gemas aéreas (Vesk & Westoby, 2004). O aquecimento do caule ocorre por radiação e condução, e a conseguinte condução do calor no caule, através da casca da árvore, pode causar a necrose do floema e do câmbio vascular (Dickinson

& Johnson, 2001; Dickinson et al., 2004; Bova & Dickinson, 2005; Michaletz et al., 2012).

A mortalidade e/ou a sobrevivência das plantas dependem essencialmente da morfologia (arquitetura da planta), da fisiologia e do comportamento do fogo. A interação destes processos é classificada como sendo de 1ª ou 2ª ordem. Os de 1ª ordem dizem respeito aos efeitos diretos da transferência de calor sobre o organismo, como por exemplo a produção de tecidos necrosados. Os processos de 2ª ordem são desdobramentos dos efeitos de 1ª ordem, e podem determinar a mortalidade das plantas por meio de efeitos indiretos, como as alterações secundárias de processos fisiológicos e o aumento da predisposição à infecção por patógenos ou ataque de insetos (Michaletz & Johnson, 2008; Dri et al., 2011; Hicke et al., 2012). Processos de 2ª ordem podem levar muitos anos para se consumarem (Butler & Dickinson, 2010).

O fogo também pode modificar as propriedades do solo e do ciclo de nutrientes, influenciar a disponibilidade de luz (mudanças na oferta de recursos primários) e o banco de sementes (Miranda et al., 1996; Certini, 2005; Massman et al., 2010; Shakesby & Walsh, 2010; Balch et al., 2013). A conjunção destes fatores, quando atuando de maneira negativa, pode acelerar a morte de muitos indivíduos, principalmente nos ecossistemas pirofóbicos (ecossistemas com um conjunto de espécies sem adaptação pretérita ao fogo), ou mesmo atuar de maneira positiva, nos ecossistemas pirofíticos (ecossistemas com conjunto de espécies com adaptações evolutivas ao fogo e mesmo dependente dos regimes de queima), selecionando positivamente espécies que apresentam morfologia e fisiologia melhor adaptadas à severidade do fogo (Bond & Midgley, 2012).

A morfologia é importante, pois é espécie-específica. A resiliência ao fogo poderá ser determinada pelas características evolutivas vinculadas ao fogo (ex.: espessura do felema, lignotubérculos, frutos lenhosos), e resultará em diferentes suscetibilidades ao fogo. Há variabilidade intraespecífica, pois indivíduos de diferentes idades também responderão diferentemente ao impacto do fogo. Esta diferença pode ser observada na mortalidade diferenciada segundo os diâmetros e alturas dos caules. A altura pode estar negativamente relacionada com a vulnerabilidade do caule em morrer. Assim, uma maior altura da planta pode proporcionar uma função de 'escape', sendo considerada como uma importante dimensão para evitar a morte do caule pelo

fogo (Higgins et al., 2000; Hoffmann & Solbrig, 2003; Cirne & Miranda, 2008).

Os casos melhor estudados, na proteção do caule contra o fogo, são os que relacionam a espessura do ritidoma – e de uma maneira geral a espessura da casca – à capacidade do tronco em resistir ao fogo de superfície como isolante térmico (Gill & Ashton, 1968; Dickinson, 2002; Potter & Andresen, 2002; Bova & Dickinson, 2003, 2005; Van der Weide & Hartnett, 2011). A temperatura do câmbio vascular aumenta e decai logo em seguida em que a frente de chama passa pela árvore, sendo que a mortalidade das células do tecido acontecerá a partir de uma combinação do efeito do tempo de exposição e da temperatura (Dickinson & Johnson, 2001; Van Mantgem & Schwartz, 2003).

Como o tecido meristemático do câmbio vascular é anelar nas angiospermas, o fogo, ao circundar a árvore, pode causar o anelamento e resultar na morte da árvore, ou a necrose parcial do câmbio (Bova & Dickinson, 2005; Michaletz et al., 2012). A combinação do tempo de exposição e temperatura para necrose do câmbio é relevante, pois este conceito prevê a temperatura limite de 60 °C. Porém, tempos maiores de exposição, com temperaturas abaixo deste valor, também podem causar necrose do câmbio (Dickinson & Johnson, 2004). Tempos de exposição dos caules à chama são muito variáveis, mas geralmente são mais curtos no fogo de superfície (de 30 a 5 min) e mais longos nos incêndios de copa e no fogo subterrâneo (intervalos de dias ou meses). Entretanto, o tempo desta exposição muitas vezes não é proporcional ao calor que o câmbio recebe, pois a variação na grossura da casca, diâmetros, etc. influenciarão este tempo e a temperatura incidente no câmbio.

O calor do fogo de superfície é mais importante na indução da necrose cambial do que na queima das folhas, principalmente nas plantas com menores diâmetros de caule (Van Mantgem & Schwartz, 2003; Van der Weide & Hartnett, 2011; Brando et al., 2012; Balch et al., 2013; Clarke et al., 2013; Liesenfeld, 2014). O anelamento pós-fogo impede a translocação de fotossintatos, o que eventualmente causará a morte do caule por inanição e dessecação das raízes. Para compreender o anelamento é necessário quantificar a taxa de troca de temperaturas entre os tecidos, por meio da difusividade termal:  $\kappa$  (m<sup>2</sup>s<sup>-1</sup>) [divisão da condutividade termal  $k$  (kJ s<sup>-1</sup> °C<sup>-1</sup>), pelo produto do calor específico  $c$  (kJ kg<sup>-1</sup> °C<sup>-1</sup>) multiplicado pela densidade específica

do tecido  $\rho$  ( $\text{kg m}^{-3}$ )]. Os tecidos superficiais da planta aquecem relativamente devagar, por possuírem baixo  $\kappa$ , e mesmo o  $k$  sendo variável entre as plantas,  $\kappa$  é considerado como constante para uma grande variedade de umidade e densidade dos tecidos (Gill & Ashton, 1968; Michaletz & Johnson, 2007).

Há certo consenso que a mortalidade de árvores pós-fogo de superfície é compreendida como morte por necrose cambial, ou *hipótese de morte cambial* (Michaletz et al., 2012). Não obstante, a interrupção ou descontinuidade na condutividade do xilema é outro importante mecanismo que pode explicar a mortalidade pós-fogo, sendo esta reconhecida como *hipótese de morte hidráulica* (Balfour & Midgley, 2006).

O calor causa a cavitação do xilema, pois diminui a tensão superficial da água com o aumento da temperatura (diminui 22% entre 0 – 100 °C). A cavitação ocorre quando o ar causa embolia na condutividade, cessando o fluxo de seiva (coesão-tensão do soluto), reduzindo a funcionalidade hidráulica do xilema e causando seu mau funcionamento. Ao mesmo tempo, a área funcional dos vasos diminui, devido ao calor deformar as paredes dos vasos de condução, por força do amolecimento térmico dos polímeros da parede celular (Balfour & Midgley, 2006; Lawes et al., 2011; Midgley et al., 2011; Michaletz et al., 2012).

Os estudos para prever a mortalidade de plantas induzidas pelo fogo se valem de dois grupos de modelos: os empíricos, com correlações estatísticas de dados experimentais; e os modelos teóricos, baseados no tratamento matemático dos processos físicos de transferência de energia (Jones et al., 2006). Os modelos empíricos utilizam indicadores visuais, tais como grau de queima do caule (*stem height scorch*) e grau de queima das folhas (*canopy scorch*), relacionadas com diâmetro e/ou espessura do córtex, para prever a mortalidade das árvores (Bova & Dickinson, 2003, 2005; Jones et al., 2006). O termo cicatriz de fogo (*fire scar*) é usado para caules de maior diâmetro (Gutsell & Johnson, 1966; Smith & Sutherland, 2001; Hood et al., 2008; Lawes et al. 2011).

### Savanização da floresta Amazônica?

Períodos mais extensos de secas mais frequentes e severas são esperados para a região amazônica (Malhi et al., 2009) e registros acumulados já indicam decréscimo na precipitação anual em 0,32% ano<sup>-1</sup> (Liu et al., 2014). Florestas impactadas nestas regiões de padrões

de precipitação decrescente, provavelmente, teriam a estrutura da vegetação modificada, ocasionando a alteração de sua capacidade de resistir ao fogo (*fireproof*), o que, em uma escala global, proporcionaria uma redistribuição das áreas piro-dependentes (Krawchuk et al., 2009; Krawchuk & Moritz, 2011). Esse processo vem sendo denominado de ‘pontos de ruptura fogo condicionados’ (*tipping points*), ou seja, transições entre biomas distintos, condicionadas pela interação do fogo e variáveis climáticas (Malhi et al., 2009; Brodie et al., 2012; Adams, 2013; Coe et al., 2013).

A deterioração das matas, o regime alterado de precipitação, e os períodos de maior intensidade e extensão dos incêndios orientam a ocorrência de um ‘ponto de ruptura’ savana vs. floresta úmida. Ou seja, fisionomias de cerrado ou savana prevaleceriam sobre as de florestas, e nestes ecossistemas os incêndios de baixa intensidade reforçariam a exclusão de espécies da floresta madura (Fearnside, 2006; Barlow et al., 2010; Marengo et al., 2011). O controverso conceito denominado de savanização sintetiza, para alguns autores, este processo (Rundel, 1981; Chazdon, 2003; Barlow & Peres, 2008). A regeneração natural da floresta também é prejudicada, à medida que elementos florísticos poderiam estar sendo beneficiados com os espaços deixados pelo fogo, como algumas lianas (Pinard et al., 1999), gramíneas (Silvério et al., 2013) e o caso extremo do bambu no Acre (Smith & Nelson, 2010; Barlow et al., 2012; Carvalho et al., 2013).

Com a morte das árvores e abertura do dossel, o fogo de superfície penetraria cada vez mais no interior da floresta intacta, trazendo consigo mais gramíneas, alterando o regime local de fogo, o que retroalimentaria o processo. Originariamente sugerido por Rundel (1981), a repetição de um ciclo de invasão do fogo através da borda da floresta, matando mudas e plântulas, paralelamente com a invasão de gramíneas, impediria o estabelecimento da vegetação florestal, mantendo a dominância de espécies flamáveis. Este balanço competitivo que está ocorrendo atualmente na borda das florestas, justamente na interface campo de gramíneas (pasto de gado) e floresta úmida, requer maior atenção por parte da ciência (Silvério et al., 2013).

### Considerações finais

A alteração da capacidade das florestas tropicais em reter umidade é a principal causa do aumento de



sua susceptibilidade ao fogo. Desde que as mudanças globais de clima modificam os padrões de precipitação, períodos secos mais longos diminuem ainda mais a capacidade das florestas em reter umidade. A combinação de clima seco, combustível vegetal com baixa umidade e ignição proporcionada pela prática de queimadas agropastoris, tornam a floresta tropical úmida, antes imune, em sensível e ameaçada pelo fogo. O fogo sempre existiu na história da vegetação mundial, mas a alteração nos regimes de incêndio (maior frequência) é recente na maioria dos ecossistemas do mundo, inclusive na Amazônia.

Nas florestas tropicais úmidas, a porta de entrada para o fogo é a borda da floresta com umidades e temperaturas alteradas. A partir daí, o *fogo de superfície* avança lentamente no sub-bosque, queimando a serapilheira com temperaturas não muito altas, mas perigosas o suficiente para matar seletivamente pelo caminho, aqueles indivíduos de espécies que não possuem nenhum tipo de defesa e/ou estratégia para sobreviver ou rebrotar.

Ainda se conhece muito pouco da resposta das plantas da Amazônia ao impacto do fogo, em especial ao nível individual, e com maior atenção ao fogo de superfície, tipo de incêndio menos estudado na Amazônia. Este tipo de incêndio é considerado atualmente como a principal ameaça à estrutura da floresta intacta, embora mais deva ser investigado sobre sua dinâmica e comportamento.

Espécies desprovidas de características relacionadas à persistência ao pós-fogo, tais como capacidade de rebrotar e ritidomas espessos, podem desaparecer se o fogo se consolidar como um poderoso fator de distúrbio da paisagem da Amazônia.

É fundamental antecipar a dimensão dos impactos futuros causados por incêndios mais severos, conforme operem as mudanças climáticas globais. Parte desta investigação deve considerar o efeito do fogo na mortalidade seletiva da vegetação, avaliando as estratégias individuais de cada espécie, a partir de experimentos controlados *in situ*, sempre que possível. Assim sendo, a morfologia das espécies, bem como os atributos ecológicos, devem ser adicionados aos modelos globais de impacto do fogo na vegetação, agregando ainda informações das mudanças globais do clima ao nível de paisagem. Somente a partir da perspectiva do impacto pós-fogo ao nível do indivíduo é que será possível prever mudanças das fitofisionomias da Amazônia, bem como refletir sobre a hipótese de uma “savanização” da floresta.

## Referências

- Ab'Saber, A. N. O domínio morfoclimático amazônico. **Geomorfologia**, n. 1, p. 1–12, 1966.
- Ab'Saber, A. N. Os domínios morfoclimáticos na América do Sul: primeira aproximação. **Geomorfologia**, n. 52, p. 1-21, 1977.
- Adams, M. A. Mega-fires, tipping points and ecosystem services: managing forests and woodlands in an uncertain future. **Forest Ecology and Management**, v. 294, p. 250-261, 2013. DOI: 10.1016/j.foreco.2012.11.039.
- Alencar, A. A. C. et al. Modeling forest understory fires in an eastern Amazonian landscape. **Ecological Applications**, v. 14, n. 4, p. 139-149, 2004. DOI: 10.1890/01-6029.
- Alencar, A. et al. Forest understory fire in the Brazilian Amazon in ENSO and non-ENSO years: area burned and committed carbon emissions. **Earth Interactions**, v. 10, n. 6, 2006. DOI: 10.1175/EI150.1.
- Alexander, M. E. Calculating and interpreting forest fire intensities. **Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique**, v. 60, n. 4, p. 349-357, 1982.
- Aragão, L. O. E. C. & Shimabukuro, Y. O. The incidence of fire in Amazonian Forests with implications for REDD. **Science**, v. 328, n. 4, p. 1275-1278, 2010. DOI: 10.1126/science.1186925.
- Armstrong, G. & Phillips, B. Fire History from Life-History: Determining the Fire Regime that a Plant Community Is Adapted Using Life-Histories. **PloS one**, v. 7, n. 2, p. 1-8, 2012. DOI: 10.1371/journal.pone.0031544.
- Balch, J. K. et al. Effects of high-frequency understory fires on woody plant regeneration in southeastern Amazonian forests. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 368, n. 1619, p. 20120157-20120157, 2013. DOI: 10.1098/rstb.2012.0157.
- Balch, J. K. et al. Size, species, and fire behavior predict tree and liana mortality from experimental burns in the Brazilian Amazon. **Forest Ecology and Management**, v. 261, n. 1, p. 68-77, 2011. DOI: 10.1016/j.foreco.2010.09.029.
- Balfour, D. A. & Midgley, J. J. Fire induced stem death in an African acacia is not caused by canopy scorching. **Austral Ecology**, v. 31, p. 892-896, 2006. DOI: 10.1111/j.1442-9993.2006.01656.x.
- Barlow, J. & Peres, C. A. Fire-mediated dieback and compositional cascade in an Amazonian forest. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 363, n. 1498, p. 1787-1794, 2008. DOI: 10.1098/rstb.2007.0013.
- Barlow, J. et al. Morphological correlates of fire-induced tree mortality in a central Amazonian forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 19, n. 3, p. 291-299, 2003. DOI: 10.1017/s0266467403003328.
- Barlow, J. et al. Large tree mortality and the decline of forest biomass following Amazonian wildfires. **Ecology Letters**, v. 6, n. 1, p. 6-8, 2002. DOI: 10.1046/j.1461-0248.2003.00394.x.
- Barlow, J. et al. Fire scars on Amazonian trees : exploring the cryptic fire history of the Ilha de Maraca. **Biotropica**, v. 42, n. 4, p. 405-409, 2010. DOI: 10.1111/j.1744-7429.2010.00646.x.

- Barlow, J. et al. Wildfires in bamboo-dominated Amazonian Forest: impacts on above-ground biomass and biodiversity. **PLoS one**, v. 7, n. 3, p. e33373, 2012. DOI: 10.1371/journal.pone.0033373.
- Bond, W. J. & Scott, A. C. Fire and the spread of flowering plants in the Cretaceous. **New Phytologist**, v. 188, p. 1137-1150, 2010. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2010.03418.x.
- Bond, W. J. & Keeley, J. E. Fire as a global “herbivore”: the ecology and evolution of flammable ecosystems. **Trends in ecology & evolution**, v. 20, n. 7, p. 387-394, 2005. DOI: 10.1016/j.tree.2005.04.025.
- Bond, W. J. & Midgley, J. J. Fire and the Angiosperm Revolutions. **International Journal**, v. 173, n. 6, p. 569-583, 2012. DOI: 10.1086/665819.
- Bond, W. J. & Van Wilgen, B. W. **Fire and Plants**. London: Chapman & Hall, 1996. DOI: 10.1007/978-94-009-1499-5.
- Bond, W. J. et al. The global distribution of ecosystems in a world without fire. **New Phytologist**, v. 165, p. 525-538, 2005. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2004.01252.x.
- Bova, A. S. & Dickinson, M. B. Linking surface-fire behavior, stem heating, and tissue necrosis. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 35, p. 814-822, 2005. DOI: 10.1139/x05-004.
- Bova, A. S. & Dickinson, M. B. Surface fires and stem mortality: physical connections. **Second International Wildland Fire Ecology**, v. 116, 2003.
- Bowman, D. M. J. S. et al. The human dimension of fire regimes on Earth. **Journal of Biogeography**, v. 38, p. 2223-2236, 2011. DOI: 10.1111/j.1365-2699.2011.02595.x.
- Bowman, D. et al. Fire in the Earth system. **Science** v. 324, n. 5926, p. 481-484, 2009. DOI: 10.1126/science.1163886.
- Bradstock, R. A. A biogeographic model of fire regimes in Australia: current and future implications. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, n. 2, p. 145-158, 2010. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2009.00512.x.
- Brando, P. M. et al. Fire-induced tree mortality in a neotropical forest: the roles of bark traits, tree size, wood density and fire behavior. **Global Change Biology**, v. 18, n. 2, p. 630-641, 2012. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2011.02533.x.
- Brodie, J. et al. Climate change and tropical biodiversity: a new focus. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 27, n. 3, p. 145-150, 2012. DOI: 10.1016/j.tree.2011.09.008.
- Butler, B. W. & Dickinson, M. B. Tree Injury and Mortality in Fires: Developing Process-Based Models. **Fire Ecology**, v. 6, n. 1, p. 55-79, 2010. DOI: 10.4996/fireecology.0601055
- Carvalho Junior, J. et al. A tropical rainforest clearing experiment by biomass burning in the Manaus region. **Atmospheric Environment**, v. 29, n. 17, p. 2301-2309, 1995. DOI: 10.1016/1352-2310(95)00094-f.
- Carvalho Junior, J. et al. Understorey fire propagation and tree mortality on adjacent areas to an Amazonian deforestation fire. **International Journal of Wildland Fire**, v. 19, n. 6, p. 795-799, 2010. DOI: 10.1071/wf08047.
- Carvalho, A. L. de et al. Bamboo-dominated forests of the Southwest Amazon: detection, spatial extent, life cycle length and flowering waves. **PLoS one**, v. 8, n. 1, p. 1-13, 2013. DOI: 10.1371/journal.pone.0054852.
- Certini, G. Effects of fire on properties of forest soils: a review. **Oecologia**, v. 143, n. 1, p. 1-10, 2005. DOI: 10.1007/s00442-004-1788-8.
- Chazdon, R. L. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. **Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics**, v. 6 n. 1/2, p. 51-71, 2003. DOI: 10.1078/1433-8319-00042.
- Chuvieco, E. et al. Global characterization of fire activity: toward defining fire regimes from Earth observation data. **Global Change Biology**, v. 14, n. 7, p. 1488-1502, 2008. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2008.01585.x.
- Cirne, P. & Miranda, H. S. Effects of prescribed fires on the survival and release of seeds of *Kielmeyera coriacea* (Spr.) Mart. (Clusiaceae) in savannas of Central Brazil. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 20, n. 3, p. 197-204, 2008. DOI: 10.1590/s1677-04202008000300004.
- Clarke, P. J. et al. Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire. **The New Phytologist**, v. 197, n. 1, p. 19-35, 2013. DOI: 10.1111/nph.12001.
- Cochrane, M. A. Fire science for rainforests. **Nature**, v. 421, p. 913-919, 2003. DOI: 10.1038/nature01437.
- Cochrane, M. A. & Barber, C. P. Climate change, human land use and future fires in the Amazon. **Global Change Biology** v. 15, n. 3, p. 601-612, 2009. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2008.01786.x.
- Cochrane, M. A. & Laurance, W. F. W. Fire as a large-scale edge effect in Amazonian forests. **Journal of Tropical Ecology**, v. 1, n. 03, p. 311-325, 2002. DOI: 10.1017/s0266467402002237.
- Cochrane, M. et al. Positive feedbacks in the fire dynamic of closed canopy tropical forests. **Science**, v. 284, n. 5421, p. 1832-1835, 1999. DOI: 10.1126/science.284.5421.1832.
- Coe, M. T. et al. Deforestation and climate feedbacks threaten the ecological integrity of south-southeastern Amazonia. **Philosophical transactions of the Royal Society B: Biological Science**, v. 368, n. 1619, p. 20120155, 2013. DOI: 10.1098/rstb.2012.0155.
- Conedera, M. et al. Reconstructing past fire regimes: methods, applications, and relevance to fire management and conservation. **Quaternary Science Reviews**, v. 28, n. 5-6, p. 555-576, 2009. DOI: 10.1016/j.quascirev.2008.11.005.
- Costa, J. J. et al. On the Temperature Distribution Inside a Tree Under Fire Conditions. **International Journal of Wildland Fire**, v. 1, n. 2, p. 87-96, 1991. DOI: 10.1071/wf9910087.
- Cruz, M. G. et al. Predicting the ignition of crown fuels above a spreading surface fire. Part II: model evaluation. **International Journal of Wildland Fire**, v. 15, p. 61-72, 2006. DOI: 10.1071/wf05045.
- Davies, G. M. & Legg, C. J. Fuel moisture thresholds in the flammability of *Calluna vulgaris*. **Fire Technology**, v. 47, n. 2, p. 421-436, 2011. DOI: 10.1007/s10694-010-0162-0.

- Debano, L. The role of fire and soil heating on water repellency in wildland environments: a review. **Journal of Hydrology**, v. 231-232, p. 195-206, 2000. DOI: 10.1016/S0022-1694(00)00194-3.
- Dickinson, M. B. Heat transfer and vascular cambium necrosis in the boles of trees during surface fires. In: Viegas, D. X. (Ed.). **Proceedings forest fire research & wildland fire safety**. Rotterdam: Millpress, 2002.
- Dickinson, M. B. & Johnson, E. A. Temperature-dependent rate models of vascular cambium cell mortality. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 34, p. 546-559, 2004. DOI: 10.1139/x03-223.
- Dickinson, M. B. & Johnson, E. A. Fire effects on trees. In: Johnson, E. A. & Miyanishi, K. (Ed.). **Forest fires: behavior and ecological effects**. San Diego: Academic Press, 2001. p. 477-526.
- Dickinson, M. B. et al. Vascular cambium necrosis in forest fires: using hyperbolic temperature regimes to estimate parameters of a tissue-response model. **Australian Journal of Botany**, v. 52, p. 757-763, 2004. DOI: 10.1071/bt03111.
- Doerr, S. H. & Shakesby, R. A. Fire and the Land Surface. In: Belcher, C. M. (Ed.). **Fire phenomena and the earth system: an interdisciplinary guide to fire science**. Chichester: Wiley-Blackwell, 2013. 350 p.
- Dri, A. B. N. et al. Origin of trunk damage in West African savanna trees: the interaction of fire and termites. **Journal of Tropical Ecology**, v. 27, n. 03, p. 269-278, 2011. DOI: 10.1017/S026646741000074x.
- Durany, J. et al. Physical modelling and numerical simulation of soil heating under forest fire conditions. In: FOREST fire research: abstracts of the VI International Conference on Forest Fire Research, 2010, Coimbra. Coimbra: Associação para o Desenvolvimento da Aerodinâmica Industrial, 2010.
- Fearnside, P. Tropical deforestation and global warming. **Science**, v. 312, n. 5777, p. 1137c-1137c. 2006. DOI: 10.1126/science.312.5777.1137c.
- Fearnside, P. M. Brazil's evolving proposal to control deforestation: Amazon still at risk. **Environmental Conservation**, v. 36, n. 03, p. 177, 2009. DOI: 10.1017/S0376892909990294.
- Flannigan, M. D. Implications of changing climate for global wildland fire. **International Journal of Wildland Fire**, v. 6, n. 5, p. 13, 2009. DOI: 10.1071/wf08187.
- Gill, A. M. Stems and fires. In: Gartner, B. (Ed.). **Plant stems: physiology and functional morphology**. New York: Academic Press, 1995. p. 323-342.
- Gill, A. M. & Ashton, D. H. The role of bark type in relative tolerance to fire of three central Victorian Eucalypts. **Australian Journal of Botany**, v. 16, p. 491-498, 1968. DOI: 10.1071/bt9680491.
- Gill, M. & Allan, G. Large fires, fire effects and the fire-regime concept. **International Journal of Wildland Fire**, v. 17, p. 688-695, 2008. DOI: 10.1071/wf07145.
- Govender, N. et al. The effect of fire season, fire frequency, rainfall and management on fire intensity in savanna vegetation in South Africa. **Journal of Applied Ecology**, v. 43, n. 4, p. 748-758, 2006. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2006.01184.x.
- Gutsell, S. L. & Johnson, E. A. How fire scars are formed: coupling a disturbance process to its ecological effect. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 26, p. 166-174, 1996. DOI: 10.1139/x26-020.
- He, T. et al. Banksia born to burn. **The New phytologist**, v. 191, n. 1, p. 184-196, 2011. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2011.03663.x.
- Hicke, J. A. et al. Effects of bark beetle-caused tree mortality on wildfire. **Forest Ecology and Management**, v. 271, p. 81-90, 2012. DOI: /10.1016/j.foreco.2012.02.005.
- Higgins, S. I. et al. Fire, resprouting and variability: a recipe for grass-tree coexistence in savanna. **Journal of Ecology**, v. 88, n. 2, p. 213-229, 2000. DOI: 10.1046/j.1365-2745.2000.00435.x.
- Hirota, M. et al. Global resilience of tropical forest and Savanna to critical transitions. **Science**, v. 334, p. 232-234, 2011. DOI: 10.1126/science.1210657.
- Hoffmann, W. A. Regional feedbacks among fire, climate, and tropical deforestation. **Journal of Geophysical Research**, v. 108, n. 23, p. 1-11, 2003. DOI: 10.1029/2003jd003494.
- Hoffmann, W. & Solbrig, O. T. The role of topkill in the differential response of savanna woody species to fire. **Forest Ecology and Management**, v. 180, n. 1-3, p. 273-286, 2003. DOI: 10.1016/S0378-1127(02)00566-2.
- Holdsworth, A. R. & Uhl, C. Fire in Amazonian selectively logged rain forest and the potential for fire reduction. **Ecological Applications**, v. 7, n. 2, p. 713-725, 1997. DOI: 10.2307/2269533.
- Hood, S. M. et al. Using bark char codes to predict post-fire cambium mortality. **Fire Ecology**, v. 4, n. 1, p. 57-73, 2008. DOI: 10.4996/fireecology.0401057.
- Jones, J. L. et al. Prediction and measurement of thermally induced cambial tissue necrosis in tree stems. **International Journal of Wildland Fire**, v. 15, p. 3-17, 2006. DOI: 10.1071/wf05017.
- Kavanagh, K. L. et al. A way forward for fire-caused tree mortality prediction: modeling a physiological consequence of fire. **Fire Ecology**, v. 6, n. 1, p. 80-94, 2010. DOI: 10.4996/fireecology.0601080.
- Keeley, J. E. Fire intensity, fire severity and burn severity: a brief review and suggested usage. **International Journal of Wildland Fire**, v. 18, n. 1, p. 116, 2009. DOI: 10.1071/wf07049.
- Keeley, J. E. et al. Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. **Trends in Plant Science**, v. 6, n. 8, p. 406-411, 2011. DOI: 10.1016/j.tplants.2011.04.002.
- Krawchuk, M. A. & Moritz, M. A. Constraints on global fire activity vary across a resource gradient. **Ecology**, v. 92, n. 1, p. 121-132, 2011. DOI: 10.1890/09-1843.1.
- Krawchuk, M. A. et al. Global pyrogeography: the current and future distribution of wildfire. **PloS one**, v. 4, n. 4, p. 1-12, 2009. DOI: 10.1371/journal.pone.0005102.
- Kremens, R. L. et al. Fire metrology: current and future directions in physics-based methods. **Fire Ecology**, v. 6, n. 1, p. 13-35, 2010. DOI: 10.4996/fireecology.0601013.



- Krieger Filho, C. G. et al. Physical model for surface forest fire predictions in Amazonia. In: MEDITERRANEAN COMBUSTION SYMPOSIUM, 7., 2011, Sardinia. **Proceedings...** Philadelphia: Taylor et Francis, 2012.
- Laurance, W. F. Positive feedbacks among forest fragmentation, drought, and climate change in the Amazon. **Conservation Biology**, v. 14, n. 6, p. 1538–1535, 2001. DOI: 10.1046/j.1523-1739.2001.01093.x.
- Laurance, W. F. et al. The fate of Amazonian forest fragments: a 32-year investigation. **Biological Conservation**, v. 144, n. 1, p. 56-67, 2011. DOI: 10.1016/j.biocon.2010.09.021.
- Lawes, M. J. et al. Bark thickness determines fire resistance of selected tree species from fire-prone tropical savanna in north Australia. **Plant Ecology**, v. 212, n. 12, p. 2057-2069, 2011. DOI: 10.1007/s11258-011-9954-7.
- Liesenfeld, M. V. A. **Efeitos do fogo de superfície experimental na ecologia de palmeiras (Arecaceae) de sub-bosque em uma floresta na Amazônia ocidental**. 2014. 214 f. Tese (Doutorado) - Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus.
- Lima, A. et al. Análise da estrutura e do estoque de fitomassa de uma floresta secundária da região de Manaus AM, dez anos após corte raso seguido de fogo. **Acta Amazonica**, v. 37, n. 1, p. 49-54, 2007. DOI: /10.1590/s0044-59672007000100005.
- Liu, Y. et al. Wildland fire emissions, carbon, and climate: Wildfire – climate interactions. **Forest Ecology and Management**, v. 317, n. 1, p. 80-96, 2014. DOI: 10.1016/j.foreco.2013.02.020.
- Malhi, Y. et al. Exploring the likelihood and mechanism of a climate-change-induced dieback of the Amazon rainforest. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, p. 20610-20615, 2009. DOI: 10.1073/pnas.0804619106.
- Marengo, J. A. et al. **Riscos das mudanças climáticas no Brasil**. São José dos Campos: Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, 2011, 56 p.
- Massman, W. J. et al. Advancing investigation and physical modeling of first-order fire effects on soils. **Fire Ecology**, v. 6, n. 1, p. 36-54, 2010. DOI: 10.4996/fireecology.0601036.
- Meggers, B. J. Archeological Evidence for the Impact of Mega-Niño Events on Amazonia During the past two millenia. **Climate Change**, v. 28, p. 321-338, 1994. DOI: 10.1007/bf01104077.
- Michaletz, S. & Johnson, E. How forest fires kill trees: A review of the fundamental biophysical processes. **Scandinavian Journal of Forest Research**, v. 22, n. 6, p. 500-515. 2007. DOI: 10.1080/02827580701803544.
- Michaletz, S. T. & Johnson, E. A. A heat transfer model of crown scorch in forest fires. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 36, n. 11, p. 2839-2851, 2006. DOI: 10.1139/x06-158.
- Michaletz, S. T. & Johnson, E. A. A biophysical process model of tree mortality in surface fires. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 38, n. 7, p. 2013-2029, 2008. DOI: 10.1139/x08-024.
- Michaletz, S. T. et al. Moving beyond the cambium necrosis hypothesis of post-fire tree mortality: cavitation and deformation of xylem in forest fires. **New Phytologist**, v. 194, n. 1, p. 254-263, 2012. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2011.04021.x.
- Midgley, J. J. et al. How do fires kill plants? The hydraulic death hypothesis and Cape Proteaceae “fire-resisters”. **South African Journal of Botany**, v. 77, n. 2, p. 381-386, 2011. DOI: 10.1016/j.sajb.2010.10.001.
- Miranda, H. S. et al. Comportamento do fogo em queimadas de campo sujo. In: CONGRESSO DE ECOLOGIA DO BRASIL, 3., 1996, Brasília, DF. **Manejo de ecossistemas e mudanças globais: resumos**. Brasília, DF: UnB, 1996. p. 469-470.
- Morton, D. C. et al. Understorey fire frequency and the fate of burned forests in southern Amazonia. **Philosophical transactions of the Royal Society B**, Biological Sciences, v. 368, n. 1619, p. 20120163, 2013. DOI: 10.1098/rstb.2012.0163.
- Nepstad, D. et al. Road paving, fire regime feedbacks, and the future of Amazon forests. **Forest Ecology and Management**, v. 154, p. 395-407, 2001. DOI: 10.1016/s0378-1127(01)00511-4.
- Nepstad, D. et al. Large-scale impoverishment of Amazonian forests by logging and fire. **Nature**, v. 1405, n. 1997, p. 1997-2000, 1999.
- Oliveira, M. V. N. et al. Forest natural regeneration and biomass production after slash and burn in a seasonally dry forest in the Southern Brazilian Amazon. **Forest Ecology and Management**, v. 261, n. 9, p. 1490-1498, 2011. DOI: 10.1016/j.foreco.2011.01.014.
- Parisien, M. A. et al. Scale-dependent controls on the area burned in the boreal forest of Canada, 1980-2005. **Ecological Applications**, v. 21, n. 3, p. 789-805, 2011. DOI: 10.1890/10-0326.1.
- Pausas J. G. **Incendios forestales**. Catarata-CSIC. 2012. DOI: 10.7818/ecos.210.21-3.20.
- Pausas, J. G. & Keeley, J. E. A burning story: the role of fire in the history of life. **BioScience**, v. 59, n. 7, p. 593-601, 2009. DOI: 10.1525/bio.2009.59.7.10.
- Pausas, J. G. & Moreira, B. Flammability as a biological concept. **New Phytologist**, v. 194, p. 610-613, 2012. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2012.04132.x.
- Pausas, J. G. & Ribeiro, E. The global fire-productivity relationship. **Global Ecology and Biogeography**, v. 22, n. 6, p. 728-736, 2013. DOI: 10.1111/geb.12043.
- Peres, C. A. Ground fires as agents of mortality in a Central Amazonian Forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 15, n. 4, p. 535-541, 1999. DOI: 10.1017/s0266467499000991.
- Phillips, O. L. et al. Resilience of southwestern Amazon forests to anthropogenic edge effects. **Conservation biology**, v. 20, n. 6, p. 1698-1710, 2006. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2006.00523.x.
- Pinard, M. Tree mortality and vine proliferation following a wildfire in a subhumid tropical forest in eastern Bolivia. **Forest Ecology and Management**, v. 116, n. 1-3, p. 247-252, 1999. DOI: 10.1016/s0378-1127(98)00447-2.
- Potter, B. E. & Andresen, J. A. A finite-difference model of temperatures heat flow within a tree stem. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 32, p. 548-555, 2002. DOI: 10.1139/x01-226.
- Poulos, H. M. et al. Human influences on fire regimes and forest structure in the Chihuahuan Desert Borderlands. **Forest Ecology and Management**, v. 298, p. 1-11, 2013. DOI: 10.1016/j.foreco.2013.02.014.



- Ray, D. et al. Micrometeorological and canopy controls of fire susceptibility in a Forested Amazon Landscape. **Ecological Applications**, v. 15, n. 5, p. 1664-1678, 2005. DOI: 10.1890/05-0404.
- Rein, G. et al. The severity of smouldering peat fires and damage to the forest soil. **Catena**, v. 74, n. 3, p. 304-309, 2008. DOI: 10.1016/j.catena.2008.05.008.
- Rizzini, C. T. **Nota prévia sobre a divisão fitogeográfica do Brasil**. Rio de Janeiro: IBGE, 1963.
- Rundel, P. W. Fire as an ecological factor. In: Lange, O. L. (Ed.). **Physiological plant ecology I**. Berlin: Springer Verlag, 1981.
- Safford, H. D. et al. Effects of fuel treatments on fire severity in an area of wildland – urban interface, Angora Fire, Lake Tahoe Basin, California. **Forest Ecology and Management**, v. 285, n. 5, p. 773-787, 2009. DOI: 10.1126/science.227.4682.53.
- Sah, J. P. et al. Tree mortality following prescribed fire and a storm surge event in slash pine (*Pinus elliottii* var. *densa*) forests in the Florida Keys, USA. **International Journal of Forestry Research**, v. 2010, 2010. DOI: 10.1155/2010/204795.
- Sanford, R. L., et al. Amazon rain-forest fires. **Science**, v. 227, n. 4682, p. 53-55, 1985. DOI: 10.1126/science.227.4682.53.
- Shakesby, R. A. & Walsh, R. P. D. Temporal changes in sediment, organic matter and nutrient losses following an experimental fire in Atlantic-Mediterranean heath, central Portugal. In: FOREST fire research: abstracts of the VI International Conference on Forest Fire Research, 2010, Coimbra. Coimbra: Associação para o Desenvolvimento da Aerodinâmica Industrial, 2010.
- Silva, S. S. da et al. Dinâmica dos incêndios florestais no Estado do Acre nas décadas de 90 e 00. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE SENSORIAMENTO REMOTO, 16., 2013, Foz do Iguaçu. **Anais...** São José dos Campos: INPE, 2013. p. 8799–8806.
- Silvério, D. V. et al. Testing the Amazon savannization hypothesis: fire effects on invasion of a neotropical forest by native cerrado and exotic pasture grasses. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological sciences**, v. 368, n. 1619, p. 20120427, 2013. DOI: 10.1098/rstb.2012.0427.
- Silvestrini, R. A. et al. Simulating fire regimes in the Amazon in response to climate change and deforestation. **Ecological Applications**, v. 21, n. 5, p. 1573-1590, 2011. DOI: 10.1890/10-0827.1.
- Simard, S. Fire severity, changing scales, and how things hang together. **International Journal of Wildland Fire**, v. 1, n. 1, p. 1-23, 1991. DOI: 10.1071/wf9910023
- Smith, K. T. & Sutherland, E. K. Terminology and biology of fire scars in selected central hardwoods. **Tree-Ring Research** v. 57, n. 2, p. 141-147, 2001.
- Smith, M. & Nelson, B. W. Fire favours expansion of bamboo-dominated forests in the south-west Amazon. **Journal of Tropical Ecology**, v. 27, n. 01, 59-64, 2010. DOI: 10.1017/S026646741000057x.
- Starker, T. J. Fire Resistance in the Forest. **Journal of Forestry**, v. 32, p. 462-467, 1934.
- Uhl, C. & Kauffman, J. B. Deforestation, fire susceptibility, and potential tree responses to fire in the Eastern Amazon. **Ecology**, v. 71, n. 2, 437-449, 1990. DOI: 10.2307/1940299.
- Uhl, C. et al. Fire in the Venezuelan Amazon 2: environmental conditions fire in the Venezuelan necessary for forest fires in the evergreen rainforest of Venezuela. **Oikos**, v. 53, n. 2, p. 176-184, 1988. DOI: 10.2307/3566060.
- Van Der Weide, B. L. & Hartnett, D. C. Fire resistance of tree species explains historical gallery forest community composition. **Forest Ecology and Management**, v. 261, n. 9, p. 1530-1538, 2011. DOI: 10.1016/j.foreco.2011.01.044.
- Van Mantgem, P. & Schwartz, M. Bark heat resistance of small trees in Californian mixed conifer forests: testing some model assumptions. **Forest Ecology and Management**, v. 178, n. 3, p. 341-352, 2003. DOI: 10.1016/S0378-1127(02)00554-6.
- Vasconcelos, S. S. et al. Forest fires in southwestern Brazilian Amazonia: estimates of area and potential carbon emissions. **Forest Ecology and Management**, v. 291, p. 199-208, 2013. DOI: 10.1016/j.foreco.2012.11.044.
- Veloso, H. P. Contribuição à fitogeografia do Brasil II. A estrutura da vegetação como elemento de classificação dos climas brasileiros. **Anuário Brasileiro de Economia Florestal**, v. 17, p. 123-134, 1966.
- Veloso, H. P. et al. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro: Ministério da Economia, Fazenda e Planejamento, Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Diretoria de Geociências, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, 1991.
- Verdú, M. et al. Burning phylogenies: fire, molecular evolutionary rates, and diversification. **Evolution; international journal of organic evolution**, v. 61, n. 9, p. 2195-2204, 2007. DOI: 10.1111/j.1558-5646.2007.00187.x.
- Vesk, P. A. & Westoby, M. Sprouting ability across diverse disturbances and vegetation types worldwide. **Journal of Ecology**, v. 82, n. 2, p. 911-320, 2004. DOI: 10.1111/j.0022-0477.2004.00871.x.
- Wagner, C. E. Height of Crown Scorch in Forest Fires. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 3, p. 373-378, 1973. DOI: 10.1139/x73-055.
- Walter, H. **Vegetação e zonas climáticas**. São Paulo: EPU, 1986. 325 p.
- Yaussy, D. A. et al. Prescribed surface-fire tree mortality in Southern Ohio: equations based on thermocouple probe temperatures. In: Yaussy, D. A. (Ed.). **Proceedings: 14th Central Hardwood Forest Conference**, 2004, Wooster, Ohio. Newtown Square: U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, Northeastern Research Station, [2004].

