



Capítulo 8

Ecologia
comparativa de
espécies lenhosas
de cerrado e
de mata

FOTO: JOSÉ CARLOS SOUSA-SILVA

William A. Hoffmann
Department of Botany
North Carolina State University
Raleigh, NC 27695-7612, EUA



INTRODUÇÃO

Entender os fatores que determinam a localização atual de ecótonos é um desafio fundamental para gerar previsões das distribuições dos principais tipos de vegetação sob climas ou regimes de distúrbios alterados. Nos trópicos, um ecótono de grande importância é a transição entre savana e floresta. No passado, essa transição sofreu grandes modificações, e fez com que as áreas de florestas se contraíssem ou expandissem, conforme as mudanças climáticas (Delegue *et al.*, 2001; Desjardins *et al.*, 1996; Pessendra *et al.* 1998; van der Hammen, 1992). Da mesma forma espera-se que haja mudanças nas distribuições desses biomas pelos climas futuros (Bergengren *et al.*, 2001; Neilson *et al.*, 1998).

As tentativas de modelar a dinâmica do ecótono entre savanas e florestas tropicais tem se baseado em premissas extremamente simplistas e não-realistas (Steffan 1996). Primeiro, de modo geral, supõe-se que o determinante principal da transição savana-floresta é a disponibilidade de água (Foley *et al.*, 1996; Neilson *et al.*, 1995, Prentice *et*

al., 1992; Woodward *et al.*, 1995). Essa simplificação é incompleta, pois a distribuição de savanas tropicais não é somente determinada pela disponibilidade de água, mas também pelo fogo, disponibilidade de nutrientes, e em algumas regiões, pela herbivoria (Solbrig 1992).

Outra premissa não muito realista de alguns modelos, é que as espécies de savana são decíduas, enquanto as espécies de mata são sempre-verdes. Isso não reflete a realidade do cerrado e das outras savanas úmidas, onde a maioria das espécies savânicas mantém folhas durante a estação seca. A maioria dos modelos nem reconhece que existe uma diferença entre espécies de savana e de floresta, pois supõem que a transição entre esses biomas é caracterizada somente por uma descontinuidade na densidade de árvores. Isso também é simplista, pois a flora do cerrado é quase completamente diferente das matas (Felfili & Silva Junior, 1992).

Esses problemas, na tentativa de modelar a dinâmica da transição entre savana e floresta, refletem a falta de estudos comparativos entre esses dois

grupos de espécies. (Longman & Jeník, 1992). Em contraste a isso, nas florestas tropicais, muitos estudos se concentraram em entender as diferenças entre pioneiras e espécies de clímax, fornecendo informações valiosas para entender a dinâmica de florestas. Para entender a dinâmica do ecótono savana-floresta, precisa-se de mais estudos comparativos entre as espécies desses dois biomas.

O Cerrado oferece oportunidades excelentes para desenvolver estudos comparativos entre espécies de savana e de floresta. O grande número de gêneros contendo tanto espécies de Cerrado quanto espécies de mata permite comparações estatisticamente poderosas sem problemas de filogenia comuns em trabalhos comparativos.

Aqui são apresentadas algumas comparações entre as espécies de floresta e as de cerrado, dando ênfase à tolerância ao fogo e padrões de crescimento e repartição de biomassa. Deve-se ressaltar que existem diversas formações florestais dentro do Bioma Cerrado, tais como cerradão (distrófico e mesotrófico), mata de galeria (inundável e não inundável), mata seca (sempre-verde, semidecídua e decídua; Ribeiro & Walter 1998). Essas formações florestais se encontram em condições diversas de edafologia e hidrologia (Ribeiro & Walter 1998), com composições florísticas distintas (Oliveira-Filho & Ratter 1995), complicando qualquer tentativa de comparar espécies florestais e savânicas.

RESPOSTA AO FOGO

Uma das principais diferenças entre os ambientes de savana e o de floresta é a frequência de fogo. O cerrado e outras savanas sofrem altas frequências de fogo,

enquanto florestas são menos inflamáveis, onde o fogo frequentemente não penetra (Biddulph & Kellman, 1998; Cochrane *et al.*, 1999), embora distúrbios antrópicos ou condições extremas de clima possam aumentar a chance de o fogo adentrar em formações florestais (Cochrane *et al.*, 1999).

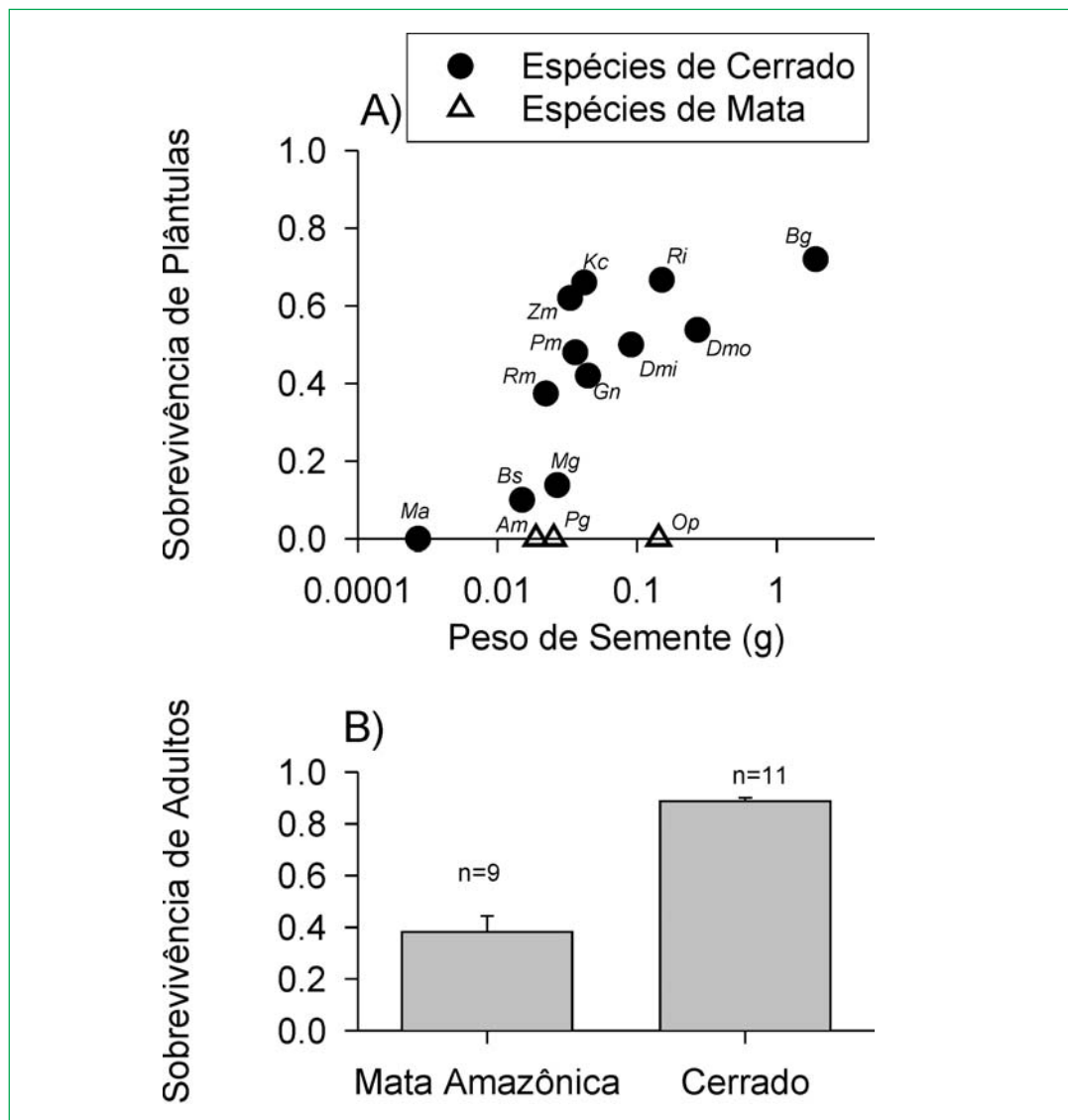
A resposta ao fogo de espécies de floresta e de cerrado reflete claramente os regimes de fogo enfrentados nesses ambientes. Espécies de cerrado têm uma maior capacidade de sobreviver ao fogo do que as espécies de floresta (Figura 1). No estágio de plântula, essa diferença já é evidente. De 12 espécies de cerrado onde existem dados, 11 exibiram a capacidade de sobreviver ao fogo na primeira estação seca após o estabelecimento (Figura 1A). A única espécie sem capacidade de sobreviver, *Miconia albicans*, parece ser sensível devido ao pequeno tamanho da semente (Hoffmann, 2000), pois dentre as 12 espécies a sobrevivência foi altamente correlacionada com peso de semente (Figura 1A; $r = 0.77$; $P < 0.01$). Em contraste, nenhuma das três espécies de mata, ocorrendo neste caso em cerradão, sobreviveu ao fogo (Figura 1A).

Essa diferença de resposta ao fogo continua até a maturidade. A comparação dos efeitos de fogo no estrato arbóreo em nove sítios em floresta amazônica (Uhl & Buschbacher, 1985; Kauffman, 1991; Holdsworth & Uhl, 1997; Cochrane & Schulze, 1999; Peres, 1999) com os efeitos em 11 sítios de cerrado (Sato, 1996; Sato & Miranda, 1996; Silva *et al.*, 1996; Silva, 1999) revela a maior resistência de espécies de Cerrado ao fogo (Figura 1B). Na floresta amazônica, a média de sobrevivência foi de 38% enquanto no Cerrado essa média foi de 89%. No entanto, em mata seca na Bolívia, a sobrevivência foi de 79% (Pinard *et al.* 1999).

Vários fatores podem contribuir para essas diferenças de sensibilidade ao fogo. Por exemplo, em comparação às espécies de mata de galeria, espécies de cerrado tendem a ter casca mais espessa (Figura 2), a qual fornece proteção contra temperaturas altas (Vines, 1968; Silva & Miranda, 1996). Espécies de cerrado também investem mais em biomassa de raízes do que espécies de mata (Figura 3a; Hoffmann & Franco, 2003). Já que os teores de carboidrato em raízes de 10 espécies de cerrado não diferiram de 10 espécies de mata de galeria (Hoffmann *et al* 2003), a maior biomassa de raízes indica maior disponibilidade de carboidratos para a rebrota de espécies de savana.

Essa diferença na sensibilidade ao fogo certamente tem um importante papel na dinâmica do ecótono cerrado-mata. Apesar das florestas serem menos inflamáveis do que cerrado, o fogo ocasionalmente penetra nelas, causando grandes danos devido à baixa tolerância das espécies florestais ao fogo. Quando ocorre repetidamente, existe o risco de contração da área florestal, como foi observado em savanas africanas (Hopkins, 1992). Do mesmo modo, quando o ecótono é sujeito ao fogo freqüente, o estabelecimento (Hoffmann, 1996) e sobrevivência (Hoffmann, 2000) de espécies florestais nas áreas de cerrado são pouco prováveis, eliminando a expansão florestal que é observada em

Figura 1
Comparação da resposta ao fogo de espécies de mata e de cerrado. A) Sobrevivência de plântulas sujeitas à queima no primeiro ano de vida. Cada ponto representa uma espécie. Dados de sobrevivência são de *Dalbergia miscolobium* (Dmi; Franco *et al.* 1996), *Blepharocalyx salicifolius* (Bs; Matos 1994), *Dimorphandra mollis* (Dmo; Andrade *et al.* 2001), *Brosimum gaudichaudii* (Bg), *Guapira noxia* (Gn), *Kielmeyera coriacea* (Kc), *Miconia albicans* (Ma), *Myrsine guianensis* (Mg), *Periandra mediterranea* (Pm), *Roupala montana* (Rm), *Rourea induta* (Ri), *Zeyheria montana* (Zm), *Alibertia macrophylla* (Am), *Ocotea pomaderroides* (Op), e *Pera glabrata* (Pg; Hoffmann 2000). Dados sobre pesos de sementes foram obtidos de Hoffmann (2000) e Lorenzi (1998). B) Sobrevivência de adultos queimados. Os dados foram obtidos de estudos feitos no nível de comunidade em cerrado e mata amazônica (Uhl & Buschbacher (1985), Kauffman (1991), Sato (1996), Sato & Miranda (1996), Silva, Sato & Miranda (1996), Holdsworth & Uhl (1997), Silva (1999), Cochrane & Schulze (1999), Peres (1999))



alguns casos de proteção contra o fogo (Ratter, 1992).

REPARTIÇÃO DE BIOMASSA

Além da diferença na razão raiz/ parte aérea (Figura 3A), existem outras diferenças nítidas entre esses dois grupos de espécies, principalmente na repartição de biomassa e morfologia. Hoffmann & Franco (2003) compararam o crescimento e repartição de biomassa de nove pares de espécies vicariantes em condições de viveiro. Cada par desse incluía uma espécie de mata e outra de cerrado. Em geral, as espécies de mata foram mais altas que as de cerrado, mesmo nos primeiros cinco meses de

vida, apesar de ter pesos secos semelhantes. Enquanto essa tendência é óbvia para plantas adultas, pois fisionomias florestais são mais altas do que formações de cerrado, essa diferença em porte já se manifesta no início do desenvolvimento de plântulas (Figura 3B).

Espécies de cerrado também tendem a ter baixos valores de RAF (razão de área foliar), ou seja, a área foliar dividida pelo peso total da planta (Figura 3C), indicando que as espécies de cerrado investem menos na captura de luz. Esse valor menor de RAF é devido a menor área foliar por peso foliar (folhas mais espessas) e menor peso foliar por peso total da planta (Hoffmann & Franco, 2003).

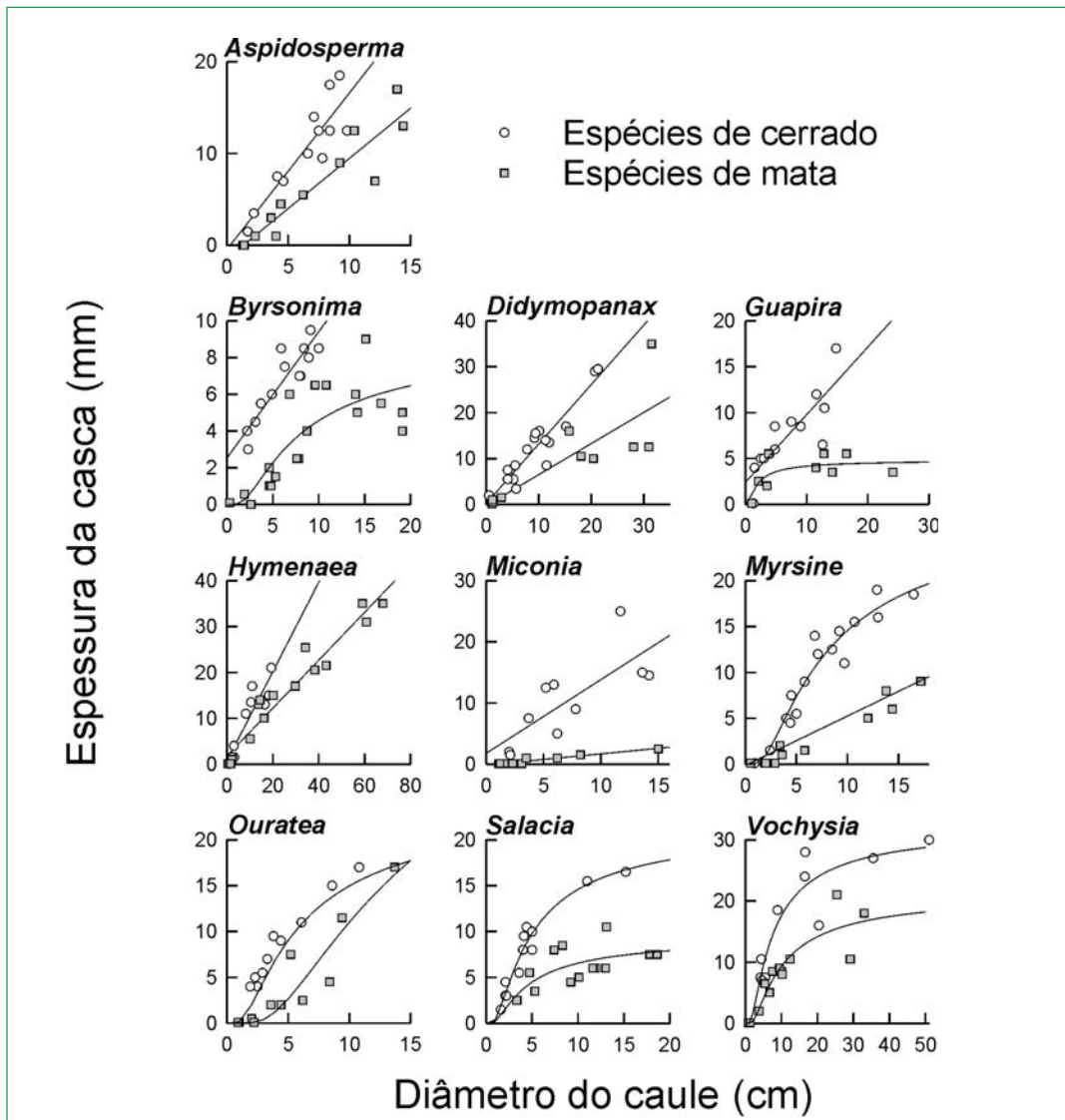


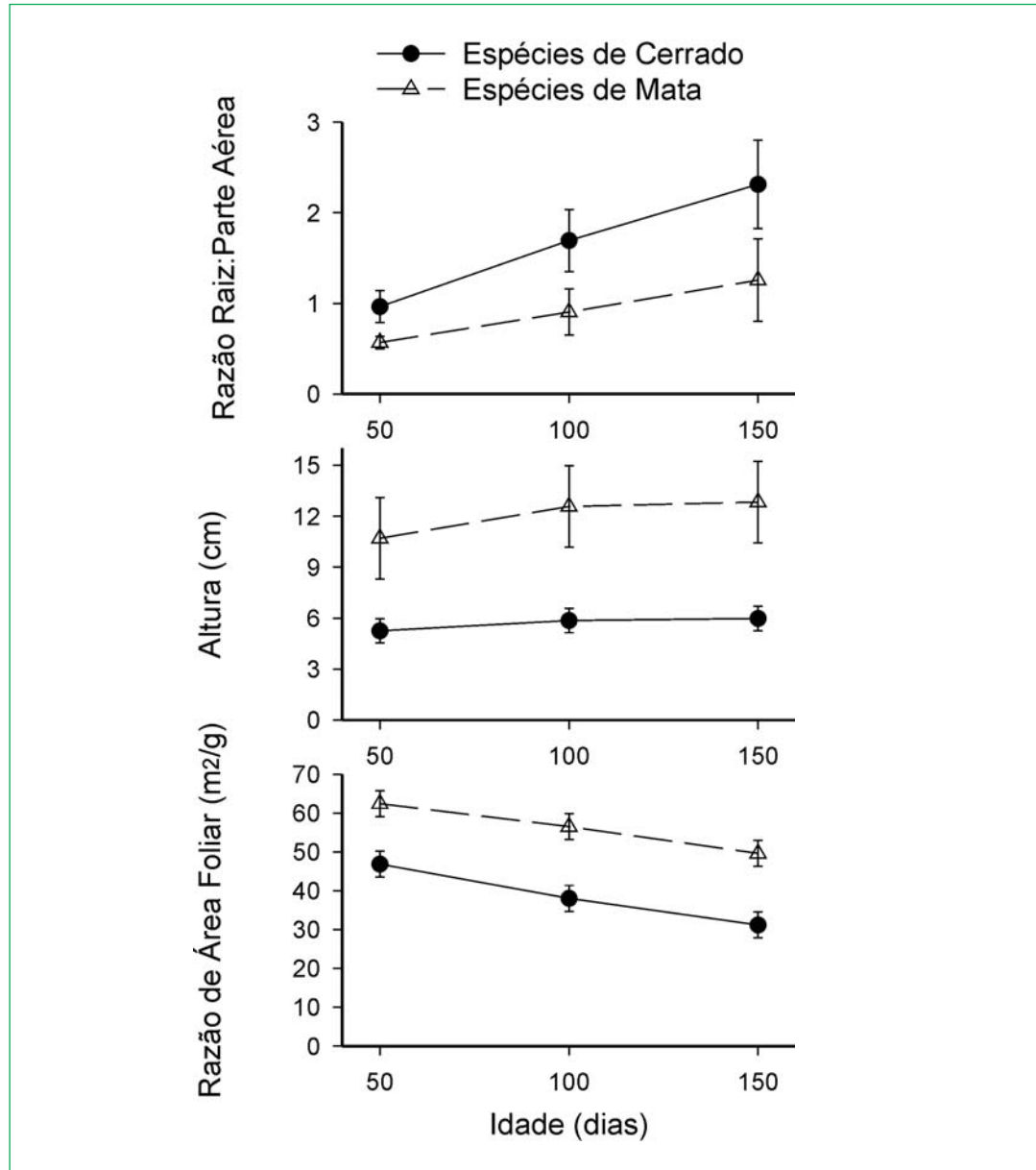
Figura 2 Comparação da espessura da casca de dez pares de espécies de cerrado e mata de galeria. (Hoffmann et al, 2003). Em todos os gêneros, a espécie de cerrado teve casca mais espessa ($P < 0.01$). As espécies de cerrado são *A. tomentosum*, *Byrsonima crassa*, *D. macrocarpum*, *G. noxia*, *H. stigonocarpa*, *Miconia pohliana*, *Myrsine guianensis*, *O. hexasperma*, *S. crassifolia* e *V. thyrsoides*. As espécies de mata são *A. subicanum*, *B. laxiflora*, *D. morototoni*, *G. areolata*, *H. courbaril*, *Miconia chartacea*, *Myrsine umbelata*, *O. castaneaefolia*, *S. elliptica* e *V. tucanorum*.

Essas diferenças em repartição de biomassa corroboram os resultados encontrados por Felfili *et al.* (2001), Moreira & Klink (2000) e Paulilo & Felipe (1998). A consistência dessas características dentre as espécies em cada ambiente indica evolução convergente, que é uma forte evidência de que essas características são adaptações aos ambientes de cerrado e de mata (Wanntorp *et al.*, 1990). Em mata, onde a luz é considerada como um dos principais fatores que limitam o crescimento de plântulas, espécies com porte alto e um grande investimento em área foliar teriam mais sucesso na

competição por luz. Em cerrado, a luz é abundante, mas água e nutrientes provavelmente são mais limitantes, então o maior investimento em raízes é vantajoso (Gleeson & Tilman 1992).

Apesar desses dois grupos de espécies exibirem claras diferenças na repartição de biomassa, as espécies de cerrado não tiveram menores taxas de crescimento relativo (TCR) do que as espécies de mata (Hoffmann & Franco, 2003). Porém, é muito provável que essa diferença surja em fases mais avançadas de desenvolvimento das plântulas. Muitos estudos já demonstraram que a

Figura 3
 A) Razão raiz/parte aérea de espécies de cerrado e de mata. B) Alturas de plântulas de espécies de cerrado e de mata C) Razão de área foliar (área foliar por unidade de peso total da planta) de espécies de cerrado e de mata. Os erros padrões foram baseados na variação entre espécies. Dados são de Hoffmann & Franco (2003) e as espécies são *Alibertia concolor*, *A. macrophylla*, *Aspidosperma macrocarpon*, *A. subincanum*, *Brosimum gaudichaudii*, *B. rubescens*, *Enterolobium gummiferum*, *E. contortisiliquum*, *Guapira noxia*, *G. graciliflora*, *Hymenaea stagnocarpa*, *H. courbaril*, *Jacaranda ulei*, *J. puberula*, *Ouratea hexasperma*, *O. castaneaefolia*, *Salacia crassifolia* e *S. elliptica*.



TCR é fortemente correlacionada com a razão de área foliar (Huante, *et al.*, 1995; Kitajima, 1994; Lambers & Poorter, 1992; Wright & Westoby, 2000). Em termos relativos, a razão de área foliar se reduziu mais rapidamente nas espécies de cerrado do que nas de mata, ao longo do estudo. Do 50º dia até o 150º dia, a razão de área foliar das espécies de cerrado diminuiu 33%, enquanto que a das espécies florestais diminuiu somente 21% (Figura 3C). Se espécies de cerrado continuarem a exibir maiores reduções na razão de área foliar, então as taxas de crescimento dessas plantas poderão ser menores do que as de mata (Hoffmann & Franco 2003).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Existe uma grande necessidade de entender a dinâmica do ecótono entre cerrado e matas, e para realizar isso será necessário um maior conhecimento das diferenças ecológicas e fisiológicas entre as espécies desses dois ambientes. A maior sensibilidade ao fogo das espécies florestais sugere que esse fator tem sido importante em limitar a distribuição atual de florestas (principalmente

cerradão) no bioma Cerrado, como foi sugerido por outros autores (Oliveira-Filho & Ratter, 2002). A maior capacidade de sobreviver ao fogo das espécies savânicas pode ser explicada pelo maior investimento em casca e em raízes.

O maior investimento em raízes nas espécies de cerrado, relativo às de mata, também deve melhorar a capacidade de aquisição de água e nutrientes. Junto com o fogo, esses fatores são considerados importantes determinantes da distribuição de savanas e florestas (Frost *et al.* 1986). É preciso estudar melhor a resposta desses dois grupos de espécies à disponibilidade de água e de nutrientes, para entender mais profundamente a dinâmica das diversas formas fisionômicas do bioma Cerrado.

O Cerrado oferece condições excelentes para estudos comparativos devido ao grande número de gêneros contendo espécies de savana e de mata. Em nenhuma outra região do mundo encontra-se uma situação tão favorável para realizar comparações robustas da ecologia, morfologia e fisiologia desses dois grupos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andrade, L. A. Z., I. B. Schmidt, & F. Borghetti. 2001. Germinação e estabelecimento de *Dimorphandra mollis* em área de cerrado submetido a queimadas prescritas. *Resumos do V Congresso de Ecologia do Brasil* (CD ROM).
- Bergengren, J. C., S. L. Thompson, D. Pollard, & R. M. Deconto. 2001. Modeling global climate-vegetation interactions in a doubled CO₂ world. *Climatic Change* 50: 31-75.
- Biddulph, J. & M. Kellman. 1998. Fuels and fire at savanna gallery forest boundaries in southeastern Venezuela. *Journal of Tropical Ecology* 14: 445-461.
- Cochrane, M. A., A. Alencar, M. D. Schulze, C. M. Souza, D. C. Nepstad, P. Lefebvre, & E. A. Davidson. 1999. Positive feedbacks in the fire dynamic of closed canopy tropical forests. *Science* 284: 1832-1835.
- Cochrane, M. A. & M. D. Schulze. 1999. Fire as a recurrent event in tropical forests of the eastern Amazon: effect on forest structure, biomass, and species composition. *Biotropica* 31: 2-16.

- Delegue, M. A., M. Fuhr, D. Schwartz, A. Mariotti, & R. Nasi. 2001. Recent origin of a large part of the forest cover in the Gabon coastal area based on stable carbon isotope data. *Oecologia* 129: 106-113.
- Desjardins, T., A. Carneiro, A. Mariotti, A. Chauvel, & C. Girardin. 1996. Changes of the forest-savanna boundary in Brazilian Amazonia during the Holocene revealed by stable isotope ratios of soil organic carbon. *Oecologia* 108: 749-756.
- Felfili, J. M., & M. C. da Silva Junior. 1992. Floristic composition, phytosociology and comparison of cerrado and gallery forests at Fazenda Agua Limpa, Federal District, Brazil. In P. A. Furley, J. Procter, and J. A. Ratter (Eds.). *Nature and Dynamics of the Forest-Savanna Boundaries*. pp. 393-429. Chapman and Hall, London, UK.
- Felfili, J. M., A. C. Franco, C. W. Fagg & J. C. Sousa-Silva. 2001. Desenvolvimento inicial de espécies de mata de galeria. In J.F. Ribeiro, C.E.L. Fonseca & J.C. Sousa-Silva (Eds.). *Cerrado: caracterização e recuperação de matas de galeria*. pp. 779-881. EMBRAPA, Planaltina, DF.
- Foley, J. A., C. I. Prentice, N. Ramankutty, S. Levis, D. Pollard, S. Sitch, & A. Haxeltine. 1996. An integrated biosphere model of land surface processes, terrestrial carbon balance and vegetation dynamics. *Global Biogeochemical Cycles* 10: 603-628.
- Frost, P., Medina, E., Menaut, J.-C., Solbrig, O., Swift, M., & Walker, B. 1986. Responses of savannas to stress and disturbance. *Biology International, Special Issue* , 10: 1-82.
- Franco, A. C., M. P. Souza & G. B. Nardoto. 1996. Estabelecimento e crescimento de *Dalbergia miscolobium* Benth. em áreas de campo sujo e cerrado no DF. In H. S. Miranda, C. H. Saito, and B. F. de S. Dias. (Eds.). *Impactos de queimadas em áreas de Cerrado e restinga*. pp. 84-92. Brasília, DF: Universidade de Brasília.
- Gleeson, S. K. & D. Tilman. 1992. Plant allocation and the multiple limitation hypothesis. *American Naturalist* 139: 1322-1343.
- Hoffmann, W. A. 1996. The effects of fire and cover on seedling establishment in a neotropical savanna. *Journal of Ecology* 84: 383-393.
- Hoffmann, W. A. 2000. Post-establishment seedling success of savanna and forest species in the Brazilian Cerrado. *Biotropica* 32:62-69.
- Hoffmann, W. A. & A. C. Franco. 2003. Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically-independent contrasts. *Journal of Ecology* 91: 475-484
- Hoffmann, W. A., B. Orthen, & P. K. V. Nascimento. 2003. Comparative fire ecology of tropical savanna and forest trees. *Functional Ecology* 17: 720-726..
- Hopkins, B. 1992. Ecological processes at the forest-savanna boundary. In P. A. Furley, J. Procter, and J. A. Ratter (Eds.). *Nature and Dynamics of the Forest-Savanna Boundaries*. pp. 21-33. Chapman and Hall, London, UK.
- Huante, P., E. Rincon, & I. Acosta. 1995. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. *Functional Ecology* 9: 849-858.
- Holdsworth, A. R. & C. Uhl. 1997. Fire in Amazonian selectively logged rain forest and the potential for fire reduction. *Ecological Applications* 7:713-725.
- Kauffman, J. B. 1991. Survival by sprouting following fire in tropical forests of the Eastern Amazon. *Biotropica* 23: 219-224.
- Kitajima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance at 13 tropical trees. *Oecologia* 98: 419-428.
- Lambers, H. & H. Poorter. 1992. Inherent variation in growth rate between higher

- plants: A search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research* 23: 187-261.
- Longman, K. A., & J. Jeník. 1992. Forest-savanna boundaries: general considerations. In P. A. Furley, J. Procter, and J. A. Ratter (Eds.). *Nature and Dynamics of the Forest-Savanna Boundaries*. pp. 3-20. Chapman and Hall, London, UK.
- Lorenzi, H. 1998. *Árvores brasileiras*. 2ª Edição. Editora Plantarum, Nova Odessa, SP. 352 p.
- Matos, M. R. B. 1994. *Efeito do fogo sobre os regenerantes de *Bletharocalyx salicifolius* H. B. K. (Myrtaceae) em cerrado aberto*, Brasília, DF. Dissertação de Mestrado. UnB, Brasília.
- Moreira, A. G. & C. A. Klink. 2000. Biomass allocation and growth of tree seedlings from two contrasting Brazilian Savannas. *Ecotropicos*, 13:43-51.
- Neilson, R. P. 1995. A model for predicting continental-scale vegetation distribution and water balance. *Ecological Applications* 5: 362-385.
- Neilson, R. P., I. C. Prentice, B. Smith, T. Kittel, & D. Viner. 1998. Simulated changes in vegetation distribution under global warming. In IPCC. (Ed.). *The Regional Impacts of Climate Change*. pp. 439-456. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Oliveira-Filho, A. T. & J. A. Ratter. 1995. A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinburgh Journal of Botany*. 52: 141-194.
- Oliveira-Filho, A. T. & J. A. Ratter. 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado biome. In P.S. Oliveira & R.J. Marquis (Eds.). *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. pp. 91-129. Columbia University Press, New York.
- Paulilo, M. T. S. & G. M. Felipe. 1998. Growth of the shrub-tree flora of the Brazilian cerrados: a review. *Tropical Ecology* 39: 165-174
- Peres, C. A. 1999. Ground fires as agents of mortality in a central Amazonian Forest. *Journal of Tropical Ecology* 15:535-541.
- Pessendra, L. C. R., B. M. Gomes, R. Aravena, A. S. Ribeiro, R. Boulet, & S. E. M. Gouveia. 1998. The carbon isotope record in soils along a forest-cerrado ecosystem transect: implications for vegetation changes in the Rondonia state, southwestern Brazilian Amazon region. *The Holocene* 8: 599-603.
- Pinard, M. A., Putz, F. E., & Licona, J. C. 1999. Tree mortality and vine proliferation following a wildfire in subhumid tropical forest in eastern Bolivia. *Forest Ecology and Management* 116: 247-252.
- Prentice, I. C., W. Cramer, S. P. Harrison, R. Leemans, R. A. Monserud, & A. M. Solomon. 1992. A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *Journal of Biogeography* 19: 117-134.
- Ratter, J. A. 1992. Transitions between savanna and forest vegetation in Brazil. In P. A. Furley, J. Procter, and J. A. Ratter (Eds.). *Nature and Dynamics of the Forest-Savanna Boundaries*. pp. 417-429. Chapman and Hall, London, UK.
- Ribeiro, J. F. & B. M. T. Walter. 1998. Fitofisionomias do bioma cerrado. In S. M. Sano e S.P. Almeida (Eds.). *Cerrado: ambiente e flora*. Pp89-166. Embrapa, Planaltina, DF.
- Sato, M. N. 1996. *Mortalidade de plantas lenhosas do cerrado sensu stricto submetidos a diferentes regimes de queima*. Dissertação de mestrado, Universidade de Brasília.
- Sato, M. N. & H. S. Miranda. 1996. Mortalidade de plantas lenhosas do cerrado sensu stricto submetidos a diferentes regimes de queima. In H. S. Miranda, C. H. Saito, and B. F. de S. Dias. (Eds.). *Impactos de queimadas em*

- áreas de cerrado e restinga, pp. 102-111. Universidade de Brasília, Brasília, DF.
- Silva, E. P. da R. 1999. *Efeito do regime de queima na taxa de mortalidade e estrutura da vegetação*, Dissertação de Mestrado, Universidade de Brasília
- Silva, E. P. da R. & H. S. Miranda 1996. Temperatura do câmbio de espécies lenhosas do cerrado durante queimadas prescritas. In R. C. Pereira and L. C. B. Nasser. (Eds.). *Biodiversidade e Produção Sustentável de Alimentos e Fibras nos Cerrados. Proceedings of the VIII Simpósio sobre o Cerrado*, pp. 253-257. EMBRAPA, Brasília, DF.
- Silva, G. T., M. N. Sato & H. S. Miranda. 1996. Mortalidade de plantas lenhosas em um campo sujo de cerrado submetidos a queimadas prescritas. In H. S. Miranda, C. H. Saito, and B. F. de S. Dias. (Eds.). *Impactos de queimadas em áreas de cerrado e restinga*, pp. 93-101. Universidade de Brasília, Brasília, DF.
- Steffanm W. L., W. Cramer, M. Plöchl, & H. Bugmann. 1996. Global vegetation models: incorporating transient changes to structure and composition. *Journal of Vegetation Science* 7: 321-328.
- Uhl, C. & R. Buschbacher. 1985. A disturbing synergism between cattle ranching burning practices and selective tree harvesting in the eastern Amazon. *Biotropica* 17:265-268.
- van der Hammen, T. 1992. Global change, shifting ranges, and biodiversity in plant ecosystems. In O. T. Solbrig, H. M. van Emden, and P. G. W. J. van Oordt (Eds.). *Biodiversity and Global Change*. pp. 159-166. IUBS, Paris.
- Vines, R. G. 1968. Heat transfer through bark, and the resistance of trees to fire. *Australian Journal of Botany* 16:499-514.
- Wanntorp, H.-E., D. R. Brooks, T. Nilsson, S. Nylin, F. Ronquist, S. C. Stearns, & N. Wedell. 1990. Phylogenetic approaches in ecology. *Oikos* 57:119-132
- Woodward, F. I., T. M. Smith, & W. R. Emanuel. 1995. A global land primary productivity and phytogeography model. *Global Biogeochemical Cycles* 9: 471-490.
- Wright, I. & M. Westoby. 2000. Cross-species relationships between seedling relative growth rate, nitrogen productivity and root vs leaf function in 28 Australian woody species. *Functional Ecology* 14: 97-107.