
ECOLOGIA DO FOGO

ECOLOGIA DO FOGO

EVOLUÇÃO DA INFLAMABILIDADE

- A ecologia evolucionária visa compreender o significado funcional de um atributo ou carácter, procurando um padrão e tentando identificar causas subjacentes.
- O fogo é uma de muitas forças evolucionárias que moldaram as plantas. Será que há características das plantas peculiarmente associadas ao fogo? Como é que o fogo afecta a história vital, a morfologia e a reprodução das plantas? Será que diferentes regimes de fogo favorecem certos atributos, em detrimento de outros?
- Entre as adaptações mais claramente associadas ao fogo encontram-se características do ciclo vital – os “timings” da reprodução e mortalidade.
- Os ecologistas do fogo estudam a evolução da própria **inflamabilidade**, por exemplo em relação com compostos químicos secundários e as eventuais vantagens da planta arder.

ECOLOGIA DO FOGO

EVOLUÇÃO DA INFLAMABILIDADE

- Muitos tipos de vegetação dependem do fogo para a sua persistência. Sem fogo, estas comunidades são substituídas por florestas ou formações arbustivas não-inflamáveis.
- Robert Mutch (1970) foi dos primeiros ecologistas a argumentar que a vegetação pirófitas poderia ter evoluído características que lhe aumentassem a inflamabilidade, contribuindo para perpetuar as comunidades dependentes do fogo.
- Mas esta hipótese é problemática: as diferenças de inflamabilidade (um conceito pouco rigoroso...) podem ser coincidentais; Mutch formulou a hipótese ao nível da comunidade ou da espécie, quando a selecção natural opera ao nível do indivíduo e é difícil imaginar quais os benefícios individuais de arder.

ECOLOGIA DO FOGO

EVOLUÇÃO DA INFLAMABILIDADE

- Ao nível da planta individual, a inflamabilidade é promovida por características químicas como elevado teor de celulose das folhas (em vez de lenhina), e elevados teores de compostos secundários como terpenos e ceras.
- A inflamabilidade também aumenta com atributos estruturais como elevada relação superfície/volume (σ), padrões de ramificação que facilitam a subida do fogo às copas e escleromorfia (baixo teor de humidade) das folhas.
- Só que ambos os conjuntos de atributos podem ter outras funções nas plantas, como prevenção da herbivoria, retenção de nutrientes, tolerância à seca, ou maiores taxas de crescimento.

ECOLOGIA DO FOGO

EVOLUÇÃO DA INFLAMABILIDADE

- Será possível reformular a hipótese de Mutch em termos de selecção individualística a favor de inflamabilidade acrescida?
- Imaginem uma árvore que sobrevive a fogos de baixa intensidade, mas é morta por fogos de copas. Sob que condições é que um mutante inflamável (“fósforo” – talvez com copa mais baixa e ramificada) se propagaria numa população de “húmidos” menos inflamáveis?
- Após um fogo, haverá clareiras de fósforos queimados e de húmidos não queimados. Os propágulos dos fósforos serão capazes de invadir as áreas queimadas, mas não as outras. Porém, teriam de competir com os propágulos dos húmidos, que também seriam recrutados para essas mesmas clareiras.

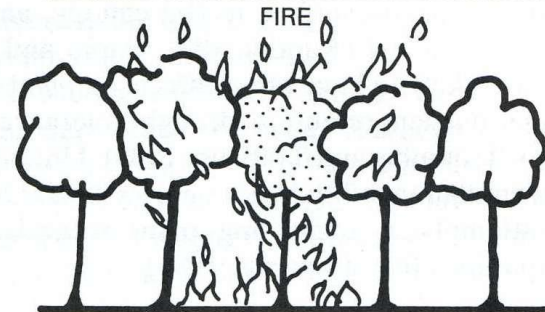
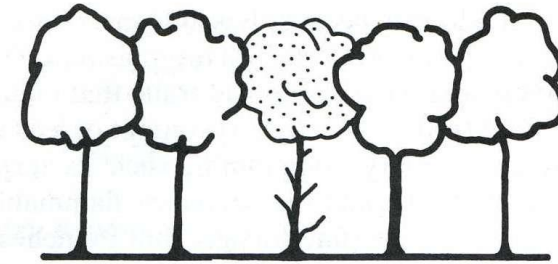
ECOLOGIA DO FOGO

EVOLUÇÃO DA INFLAMABILIDADE

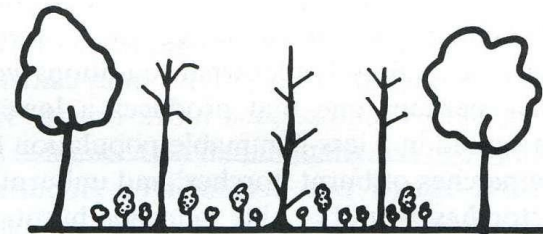
- Com um modelo matemático, foi demonstrado que a inflamabilidade não evoluiria se apenas os **fósforos** ardessem, porque as clareiras seriam invadidas pelos propágulos dos **húmidos**, mais abundantes na população.
- Mas, em populações densas o fogo propagar-se-ia das copas dos **fósforos** para as dos **húmidos**. Este efeito de vizinhança da inflamabilidade é condição necessária, mas não suficiente para a persistência e propagação dos indivíduos **fósforo** na população.
- Se os propágulos dos **fósforos** forem mais competitivos ou fecundos, o genótipo **húmido** acaba por ser suprimido da população.
- Para plantas com capacidade de rebrotar de toiça após um fogo de copas, basta o efeito de vizinhança para que evolua um genótipo inflamável.

ECOLOGIA DO FOGO

EVOLUÇÃO DA INFLAMABILIDADE



Enhanced flammability increases risk of neighbour mortality



Flammable plants exploit gaps created by burning, especially if they have additional growth advantages

Figure 6.9 Conditions under which enhanced flammability (shaded) might be an advantageous trait and spread through an ancestral less-flammable (unshaded) population. Enhanced flammability can create recruitment opportunities if it causes a plant to burn and the fire to spread to less-flammable neighbours. Flammability is more likely to spread if flammability traits carry additional benefits, such as faster growth rates.

ECOLOGIA DO FOGO

EVOLUÇÃO DAS ESTRATÉGIAS DE REGENERAÇÃO

- Nos ambientes onde o fogo é um processo ecológico comum, uma questão evolucionária central é a do hábito reprodutivo: **rebrotadores** vs **não-rebrotadores**.
- Ambos os tipos de plantas podem florescer anualmente, mas o recrutamento é causado pelo fogo.
- Os rebrotadores sobrevivem a vários fogos e experimentam diversos episódios regenerativos. Os não-rebrotadores são mortos pelo fogo e apenas têm um episódio regenerativo.
- A estratégia de rebrote, ou de constituição de bancos vegetativos, pode considerar-se como uma estratégia resistente, incluindo adaptações que permitem às plantas sobreviver ao fogo, anulando os seus efeitos nocivos.

ECOLOGIA DO FOGO

EVOLUÇÃO DAS ESTRATÉGIAS DE REGENERAÇÃO

- A regeneração vegetativa das plantas ocorre a partir de algum órgão, normalmente subterrâneo, não danificado pelo fogo.
- Noutras espécies, os indivíduos adultos são mortos pelo fogo, mas a população pode recuperar graças a um banco de sementes, que tanto pode ser aéreo (i.e. localizado na copa da planta), como edáfico (i.e., localizado no solo). É uma estratégia de resiliência.
- Banco de sementes é o conjunto de propágulos de origem sexual, potencialmente capazes de substituir as plantas adultas.
- De acordo com o princípio da alocação, cada organismo aloca os seus recursos a actividades essenciais, como a manutenção, crescimento e reprodução.

ECOLOGIA DO FOGO

EVOLUÇÃO DAS ESTRATÉGIAS DE REGENERAÇÃO

- A selecção natural deve favorecer padrões de alocação que maximizem a *fitness* do indivíduo. Em ambientes propensos ao fogo, o maior custo é a alocação à sobrevivência ao fogo, e não à reprodução.
- Para sobreviver ao fogo, os rebrotadores tem de alocar recursos à formação de cascas protectoras, ou à constituição de reservas nas raízes ou caules, para substituir os tecidos danificados.
- Os não-rebrotadores evitam estes custos, podendo por isso ganhar vantagens reprodutivas e de crescimento.
- Estudos em matagais australianos mostraram que os rebrotadores tem:
 - crescimento mais lento do caule
 - estruturas lenhotuberosas, mas sistemas radicais menos extensos
 - floração retardada

ECOLOGIA DO FOGO

EVOLUÇÃO DAS ESTRATÉGIAS DE REGENERAÇÃO

- Num grande conjunto de espécies os rebrotadores tinham rácios caule/raiz de 1.2, comparado com 5.0 para não-rebrotadores.
- As suas taxas de crescimento também eram mais baixas (3.9g) vs 10.7g para não-rebrotadoras da mesma idade.
- As não-rebrotadoras nestas comunidades arbustivas australianas alocavam 4x mais recursos às partes aéreas das plantas do que as rebrotadoras.
- É evidente a existência de um *trade-off* entre a alocação de nutrientes às raízes para sobrevivência a fogos futuros, por parte das rebrotadoras e aos caules, para produção imediata de semente, pelos não-rebrotadores.
- Ambas as estratégias podem ter vantagens selectivas, sob circunstâncias particulares.

ECOLOGIA DO FOGO

- As espécies podem rebrotar ou não e podem ter o seu recrutamento estimulado pelo fogo ou não, em 4 combinações possíveis (Pausas 1999): rebrotadoras sem recrutamento estimulado pelo fogo (R+S-), rebrotadoras com recrutamento estimulado pelo fogo (R+S+), não-rebrotadoras com recrutamento estimulado pelo fogo (R-S+, seminais obrigatórias) e não-rebrotadoras, sem recrutamento estimulado pelo fogo (R-S-).

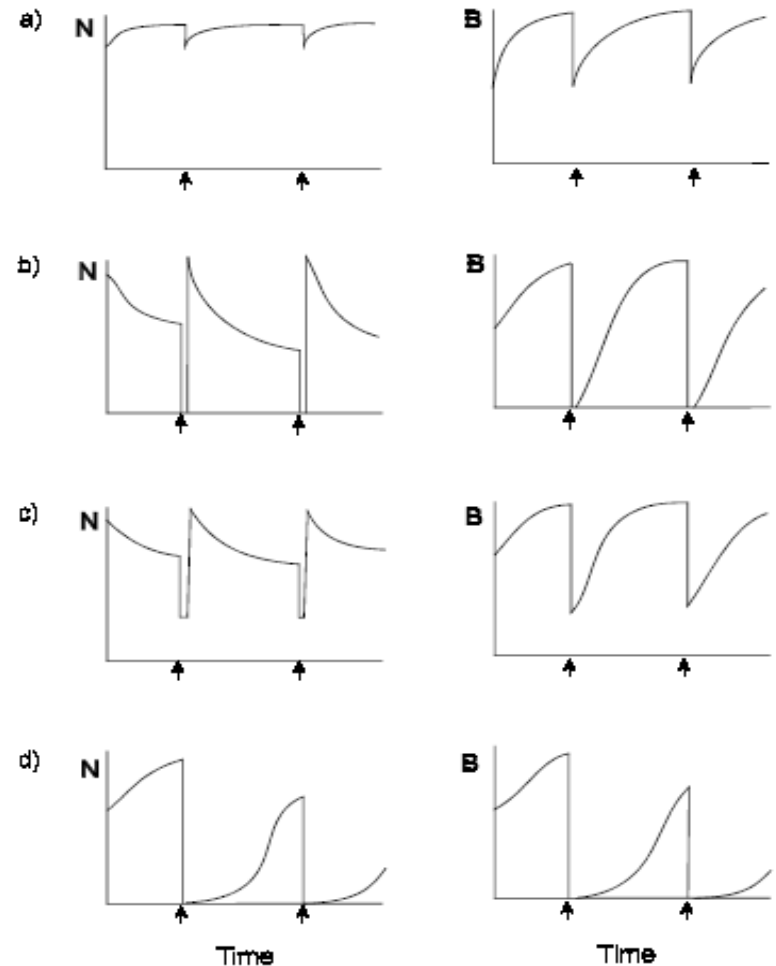


Figure 2. Possible population dynamic trends for different functional types (N: population size; B: biomass of the population, including below-ground biomass but not seed biomass). Maximum N and B are scaled for each functional type. Arrows indicate fires. (a) resprouting species; (b) species unable to resprout after fire but with recruitment stimulated by fire (disturbance-dependent recruitment); (c) resprouting species with the recruitment stimulated by fire and (d) non-resprouters with recruitment not-stimulated by fire

ECOLOGIA DO FOGO

Table 3. Relation between different life history traits and the four functional types in relation to the regenerative response after fire. The four functional types are defined by the combination of the first two life-history traits (in bold). See Figure 2 for the general trend of their dynamics.

Life-history traits	Functional types			
Resprouting ability	yes (high)	yes (intermed.)	no	no
Fire-stimulated recruitment	no	yes	yes	no
Life span	long	long/intermed	short	short
Growth rate	low	interm.	high	high/interm.
Root system	deep	intermed.	intermed/shallow	shallow
Root/shoot biomass ratio	large	large/interm.	low	low
Type of dispersal units	big, fleshy or acorns, nonrefractory	small, light,	small, light, hard, refractory	small, light, nonrefractory
Number of dispersal units	few	intermed.	many	many
Dispersal vector	animals	variable	wind	wind
Seed bank	no	variable	yes (soil or canopy)	variable?
Seed life span	short	short/variable	long	short
Seedling establishment	low	intermediate	high	high
Leaf mass/area ratio	high	variable	low	low
Shade tolerance	high	low	low	low
Drought tolerance	low	high	high	variable
Susceptibility to disturbance	low	intermediate	high	high
Susceptibility to climate change	high	intermediate	low	low
Fire-related mortality	low	low/intermed.	high	high
Examples	<i>Quercus ilex</i> <i>Q. coccifera</i> <i>Q. calliprinos</i> <i>Arbutus unedo</i> <i>Rhamnus sp.pl.</i> <i>Phyllirea sp. pl.</i> <i>Pistacia lentiscus</i> <i>Brachypodium retusum</i>	<i>Thymus vulgaris</i> <i>Anthyllis cytisoides</i> <i>Psoralea bituminosa</i> <i>Genista scorpius</i> <i>Doricionium pentaphyllum</i> <i>Oryzopsis miliacea</i>	<i>Cistus sp. pl.</i> <i>Pinus halepensis</i> <i>P. brutia</i> <i>Ulex parviflorus</i>	<i>Taraxacum sp. pl.</i> <i>Galactites tomentosa,</i> <i>Conyza sp. pl.</i> <i>Chenopodium album</i> <i>Juniperus phoenicea</i>

ECOLOGIA DO FOGO

AUTOECOLOGIA – condições e respostas das plantas individuais

- A capacidade das plantas sobreviverem ao fogo depende da sua **tolerância ao calor e resistência ao fogo**.
- A **tolerância** ao calor é a capacidade dos tecidos vegetais para suportar temperaturas altas. A **resistência** ao fogo é a capacidade da vegetação para perdurar após ter sido afectada pelo fogo.
- Uma planta morre por acção directa do fogo quando a temperatura das suas células vivas é aquecida até um valor letal (50 – 55°C). A tolerância do protoplasma ao calor é semelhante para a maioria das espécies vegetais.
- A temperatura letal varia muito com o teor de humidade dos tecidos: quanto maior é o teor de humidade, mais baixos são a temperatura e o tempo letais de exposição. Por isso, alguns tecidos vegetais, especialmente os meristemáticos, são mais sensíveis ao calor durante a época de crescimento activo.

ECOLOGIA DO FOGO

- A concentração de outros compostos variáveis sazonalmente, como sais, açúcares e lenhina também pode afectar a tolerância das plantas ao calor.
- A mortalidade das plantas depende da quantidade de tecidos meristemáticos mortos. Os tecidos susceptíveis podem não estar expostos ao calor devido à protecção por estruturas como a casca, escamas envolventes de rebentos, ou por estarem enterrados no solo.
- A mortalidade das plantas resulta muitas vezes de danos causados a diferentes partes, como a copa e o câmbio. A morte pode ser retardada por vários anos e ocorrer em associação com agentes secundários, como fungos ou insectos.
- Os danos provocados pelo fogo baixam a resistência da planta a estes agentes e as feridas do fogo são um ponto de entrada para os agentes patogénicos.

ECOLOGIA DO FOGO

PROTECÇÃO DE TECIDOS CRÍTICOS

- A sobrevivência ao fogo tem duas componentes:
 - a sobrevivência aos **efeitos directos** do fogo, sofridos durante a passagem das chamas.
 - a tolerância às **condições ambientais alteradas** em consequência do fogo.
- Os tecidos críticos para a recuperação duma planta após o fogo podem estar protegidos de várias maneiras das temperaturas letais produzidas pela frente de chamas:
 - o câmbio e as células meristemáticas podem estar protegidas da energia radiante por uma **casca** protectora.

ECOLOGIA DO FOGO

PROTECÇÃO DE TECIDOS CRÍTICOS

- as partes vegetativas aéreas podem ser sacrificadas, estando os caules **subterrâneos** e células meristemáticas isolados por uma **camada de solo**.
- os tecidos sensíveis podem estar localizados a uma **altura** acima do solo que os proteja do calor excessivo.
- as sementes podem estar protegidas no interior de **frutos isolantes** do calor, **enterradas** no solo, ou também a **altura elevada** na planta.

ECOLOGIA DO FOGO

PROTECÇÃO DE TECIDOS CRÍTICOS - Casca

- Quando o tronco de uma árvore é exposto ao calor, o tempo necessário para que o câmbio atinja uma temperatura letal é função da espessura da casca e das suas propriedades térmicas.
- O tempo requerido para o câmbio atingir a temperatura letal de 60°C tem uma relação exponencial com a espessura da casca.
- Como tende a haver uma correlação positiva entre diâmetro do tronco e espessura da casca, verifica-se uma relação forte entre o D.A.P. e o tempo para que o câmbio chegue aos 60°C.
- Portanto, para uma dada espécie, as árvores menores são mais susceptíveis ao fogo do que as maiores, devido à relação alométrica entre diâmetro do tronco e espessura da casca.

ECOLOGIA DO FOGO

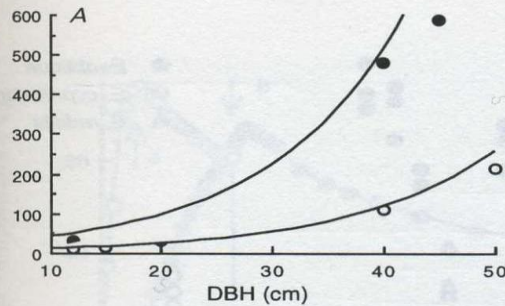
PROTECÇÃO DE TECIDOS CRÍTICOS - Casca

- O tempo requerido para atingir a temperatura letal também varia com a temperatura inicial. Os 60°C são alcançados mais rapidamente no Verão, quando a temperatura ambiente é mais alta.
- A tolerância do tecido cambial à temperatura sofre variações sazonais, função da hidratação e actividade metabólica das células.
- A frequência dos fogos influenciará a sobrevivência da planta, se a recuperação da casca não se completar antes da ocorrência do fogo seguinte.
- Na Península Ibérica há espécies arbóreas com casca grossa, tais como *Quercus suber*, *Pinus nigra* e *Pinus sylvestris*, que as protege eficazmente do fogo.

ECOLOGIA DO FOGO

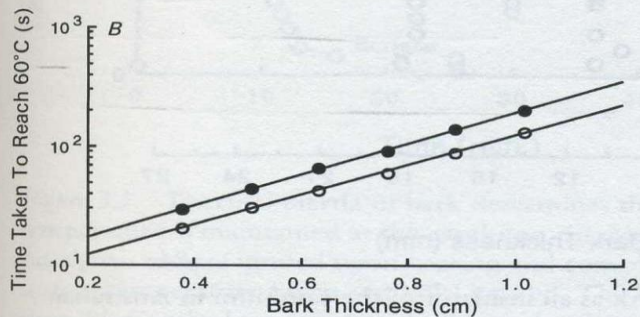
Figure 3.3 The rate of heating of cambium when fire is applied to a tree trunk varies among species. For a given species, heating is related in various ways to the nature of the bark (data from Hare 1965).

A. The rate of increase of temperature of the cambium increases exponentially with tree diameter in longleaf pine and red maple. DBH = diameter at breast height.

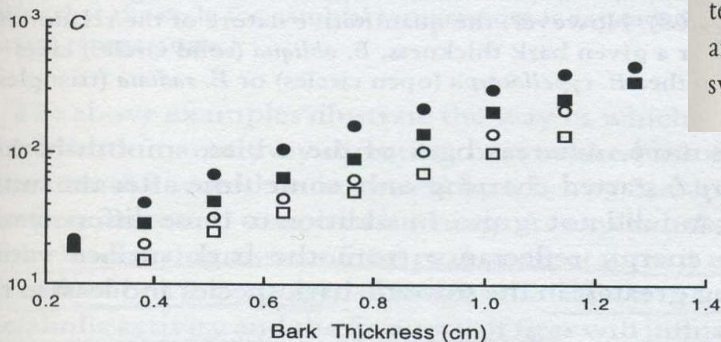


- Longleaf pine
- Red maple

B. This effect of tree diameter can be explained by the relationship between bark thickness and diameter. For a given thickness, longleaf pine bark retards the rate of increase in cambial temperature better than the hardwood bark.



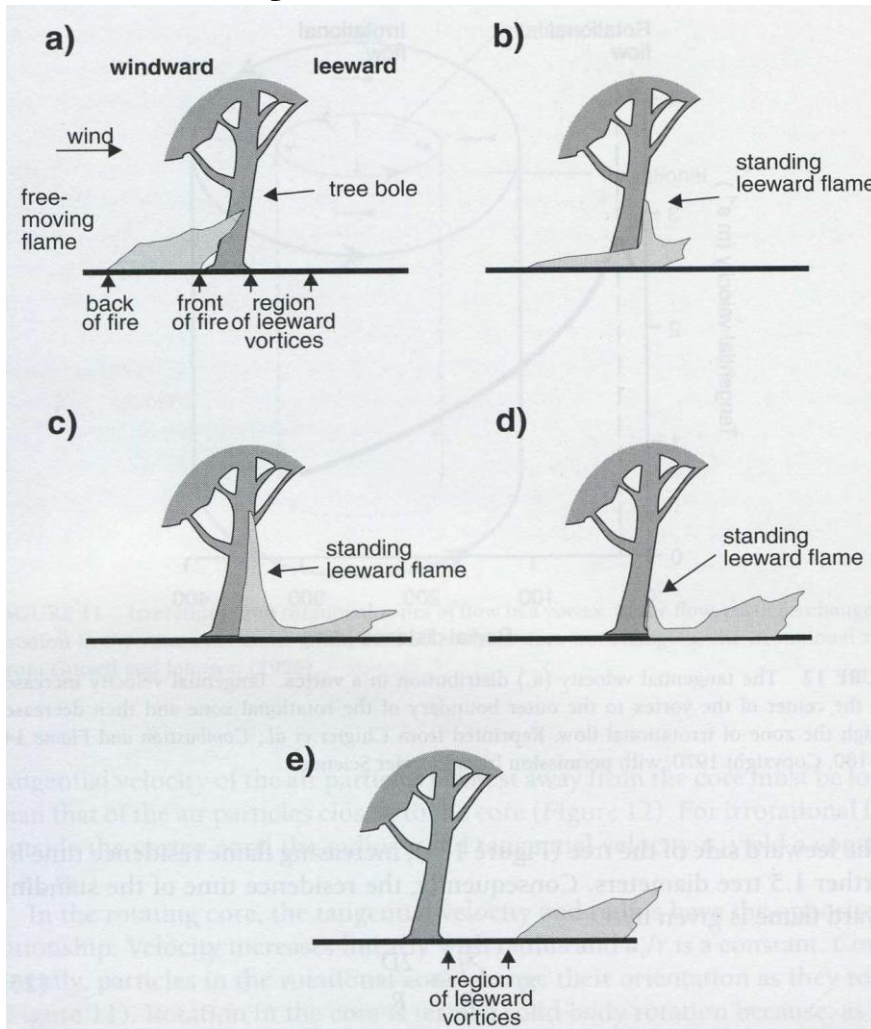
C. The time taken for cambium to reach a presumed lethal temperature (60 °C) is related to the starting ambient temperature. Thus, with a low ambient temperature (0.6 °C – circles), cambium takes longer to reach 60 °C than with an ambient temperature of 16 °C (squares) for both pine (solid symbols) and sweetgum (open symbols).



- Low temp. pine
- High temp. pine
- Low temp. sweetgum
- High temp. sweetgum

ECOLOGIA DO FOGO

PROTECÇÃO DE TECIDOS CRÍTICOS - Casca



- É comum observar-se cicatrizes de fogo no lado dos troncos virado para a cumeada de uma encosta. Isto deve-se à acumulação de combustível nesse local, mas também aos padrões de turbulência local das chamas num fogo que sobe a encosta.

FIGURE 13 The effect of leeward vortices on a free-moving flame (from Gill, 1974, reprinted from *Forest Science* 20 (3): 198–205, published by the Society of American Foresters, 5400 Grosvenor Lane, Bethesda, MD 20814-2198. Not for further reproduction). When the leading edge of a free-moving flame reaches the center of the periphery of a tree (a), the flame is drawn into the leeward vortices, producing a standing leeward flame (b). The standing leeward flame continues to increase in height (c) and then recedes as the free-moving flame passes the tree (d). Once the trailing edge of the free-moving flame is beyond the leeward vortices, the standing leeward flame has completely receded (e).

ECOLOGIA DO FOGO

PROTECÇÃO DE TECIDOS CRÍTICOS – Protecção vegetativa

- As herbáceas têm os seus meristemas na base das folhas, enquanto que nas dicotiledóneas eles estão expostos, e se vão elevando à medida que a planta cresce.
- Esta característica das ervas protege-as do fogo, especialmente as que crescem em tufos densos.



ECOLOGIA DO FOGO

PROTECÇÃO DE TECIDOS CRÍTICOS – Protecção vegetativa

- Muitas plantas, especialmente arbustos, sacrificam os tecidos meristemáticos da copa quando afectados pelo fogo, mas respondem rebrotando a partir de **gomos subterrâneos** previamente suprimidos, localizados em caules ou raízes.
- O solo é um bom isolante térmico, de modo que tecidos situados a profundidade superior a cerca de 5cm raramente serão expostos a qualquer temperatura perigosa.
- A capacidade isolante do solo é muito bem explorada pelas plantas com estruturas **lenhotuberosas**, muito comuns em árvores e arbustos de ecossistemas de tipo Mediterrânico.
- São capazes de rebrotar a partir de gomos latentes plantas dos géneros *Quercus* e *Erica* e também a carqueija (*Chamaespartium tridentatum*) e o medronheiro (*Arbutus unedo*).

ECOLOGIA DO FOGO

PROTECÇÃO DE TECIDOS CRÍTICOS – Protecção vegetativa

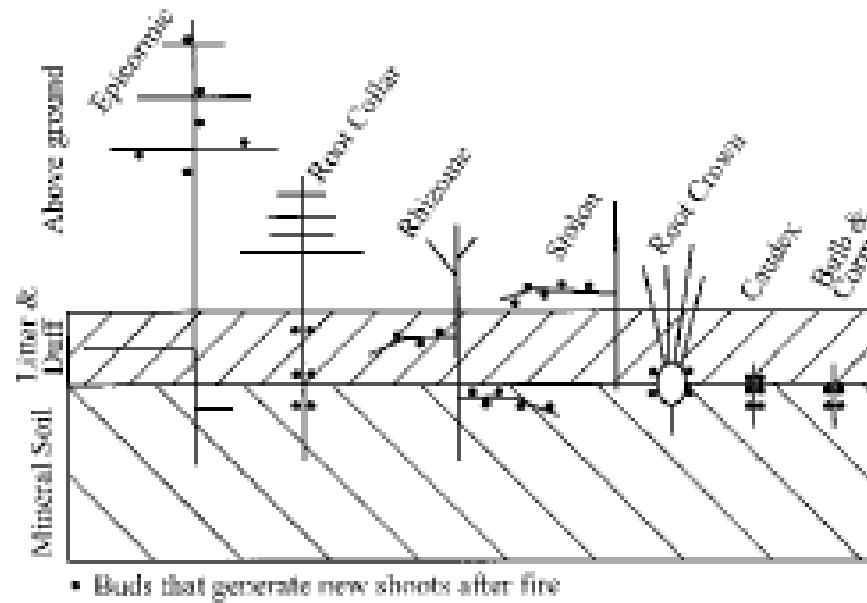


Figure 2-3—Various plant parts that regenerate new shoots and their location in and above the soil.

ECOLOGIA DO FOGO

PROTECÇÃO DE TECIDOS CRÍTICOS – Protecção vegetativa

Table 2-2—Type and location of buds that regenerate new shoots after fire by broad plant groups (X = common, u = uncommon).

Bud type	Location	Trees			Shrubs	Herbs	
		Conifer	Broad-leaf evergreen	Deciduous		Perennial forbs	Grasses
Epicormic	Aerial	u	u				
Stolon	Above soil & duff					X	X
Root collar	In & above soil	u	X	X	X		
Root crown	In & above soil	u	X	X	X		X
Caudex	In soil or duff ^a					X	
Root	In soil or duff ^a		X	X	X		X
Rhizome	In soil or duff ^a				X	X	X
Bulb, corm	In soil					X	

^a Budding organs may grow into duff after it accumulates to suitable depth.

ECOLOGIA DO FOGO

PROTECÇÃO DE TECIDOS CRÍTICOS – Protecção vegetativa



- Lenhotubérculo de um arbusto.

- De entre as coníferas, o *Juniperus oxycedrus* e o *Pinus canariensis* também rebentam, após o fogo, a partir de gomos latentes subterrâneos.
- Os gomos latentes podem situar-se em bolbos, rizomas, base do fuste, tubérculos e lenhotubérculos

ECOLOGIA DO FOGO

PROTECÇÃO DE TECIDOS CRÍTICOS – Protecção vegetativa

- A madeira dos lenhotubérculos contém uma proporção alta de células de parênquima axial e radial, com grande potencial para armazenamento de reservas de amido.
- Portanto, os lenhotubérculos têm a dupla função de fonte de gomos protegidos e de armazenamento energético de suporte ao rebentamento de toiça.
- A frequência do fogo é importante, por cause do tempo preciso para a planta repôr as reservas de energias gastas no rebrotamento, bem como o banco de gomos. A capacidade de recuperação após fogos recorrentes varia muito com a espécie.
- A sensibilidade da rebrotadora ao fogo varia com a época do ano e o tamanho da planta. Ex: as *Erica* sofrem maior mortalidade com queima primaveril do que outonal.

ECOLOGIA DO FOGO

PROTECÇÃO DE TECIDOS CRÍTICOS – Altura acima do solo

- Como o pico térmico diminui com a altura, tecidos críticos como gomos e sementes podem estar protegidos do calor simplesmente por se situarem acima da altura normalmente atingida pelas chamas.



- O valor protector da altura só é relevante para a planta se o câmbio estiver protegido no tronco. A sobrevivência dos meristemas na copa terá pouco valor se o fogo interromper as conexões vasculares com as raízes.

PROTECÇÃO DE TECIDOS CRÍTICOS – Floração

- A floração é uma fase do processo reprodutivo da planta especialmente sensível ao fogo, mesmo se a planta consegue rebrotar e se tiver sementes em frutos protegidos ou no solo.
- A relação da época de queima com o período de floração é importante. Um fogo demasiado cedo pode matar gomos em floração ou flores em desenvolvimento, destruindo toda a potencial produção de sementes de um ano. Além disso, as rebrotadoras podem levar alguns anos a recuperar o suficiente para voltarem a florir.
- As situações mais graves em termos da produção anual de sementes são:
 - quando a floração do ano corrente representa uma grande proporção do banco acumulado de sementes dormentes.
 - quando um ano de floração abundante ocorre infrequentemente e calha ser precedido pelo fogo.

ECOLOGIA DO FOGO

PROTECÇÃO DE TECIDOS CRÍTICOS – Sementes

- A semente é um estágio do ciclo vital da planta com vantagens do ponto de vista do fogo, porque as células das sementes estão em estado de dormência, tipicamente desidratadas, o que lhes confere alguma tolerância às altas temperaturas.
- Mas, para tolerarem o fogo, as sementes precisam de protecção directa contra o calor. As duas principais formas de protecção são estar enterradas no solo, ou na copa, encerradas em frutos protectores.
- As sementes que estão caídas na folhada ou em camadas muito superficiais do solo são mortas pelo fogo. A relação entre profundidade e mortalidade depende da intensidade e tipo do fogo, bem como da tolerância da semente ao calor.
- Mas a profundidade de enterramento também tem inconvenientes. Se for excessiva, torna a germinação impossível.

ECOLOGIA DO FOGO

PROTECÇÃO DE TECIDOS CRÍTICOS – Sementes

- A dormência inata afecta a relação entre aquecimento, profundidade, sobrevivência e germinação das sementes.
- Sementes retiradas de camadas profundas podem não germinar bem, apesar de se manterem viáveis. Este fenómeno de “dureza” das sementes é típico de muitas plantas em ecossistemas propensos ao fogo.
- As sementes maduras presentes numa planta no momento do fogo, podem estar protegidas pela sua altura na copa ou por um fruto isolante.
- As coníferas não são o único grupo taxonómico em que as sementes estão protegidas do calor dentro de um fruto lenhoso. As cápsulas de muitos *Eucalyptus* também protegem os frutos do calor excessivo.

ECOLOGIA DO FOGO

PROTECÇÃO DE TECIDOS CRÍTICOS – Sementes

- Muitas espécies de árvores e arbustos retêm na copa a sua produção anual de frutos, libertando-os apenas após a secagem que ocorre na sequência da morte do ramo ou de um fogo, que causam a abertura dos frutos.

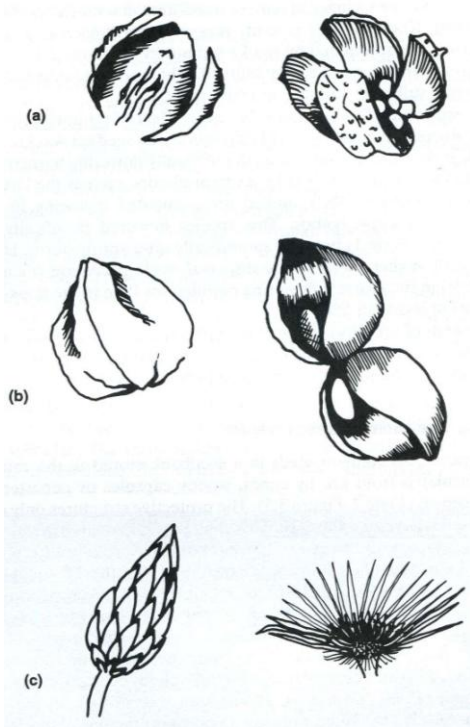


Figure 3.5 Examples of serotiny, showing pre-burn condition on the left and post-burn condition on the right. (a) Woody cone, *Widdringtonia* (Cupressaceae); (b) woody follicle, *Hakea* (Proteaceae); (c) cone formed by inflorescence bracts, *Protea* (Proteaceae).

ECOLOGIA DO FOGO

PROTECÇÃO DE TECIDOS CRÍTICOS – Sementes

- Os bancos edáficos de sementes são mais frequentes nos matagais de espécies com sementes pequenas, como urzes, cistáceas e algumas leguminosas. O pinheiro bravo também constitui bancos de sementes no solo.
- A produção anual de sementes destas espécies vai-se acumulando no solo, já que a germinação entre fogos é muito baixa, devido ao revestimento impermeável das sementes.
- Uma grande parte dos táxones com bancos aéreos de sementes são australianos e sul-africanos: *Proteaceae* (e.g. *Banksia*), *Myrtaceae* (e.g. *Eucalyptus*), e algumas *Cupressaceae*.
- Na América do Norte e na Bacia Mediterrânica, contam-se os géneros *Pinus* e *Cupressus*, por exemplo.

ECOLOGIA DO FOGO

PROTECÇÃO DE TECIDOS CRÍTICOS – Sementes

- O termo **serótino**, provém do latim *serus*, que significa tardio, atrasado. Aplicado aos frutos quer dizer que não abrem espontaneamente quando maduros. Pelo contrário, permanecem fechados, sem permitir a deiscência das sementes.
- A regeneração pós-fogo de pinhais de *P. pinaster* e de *P. halepensis* depende da existência de um banco aéreo de sementes adequado, armazenada nas pinhas serótinas.
- O selo resinoso que mantém as escamas fechadas é derretido pelo calor do fogo, permitindo a termo-deiscência das sementes e a sua libertação síncrona, tal como descrito na Tabela seguinte.

ECOLOGIA DO FOGO

Sumário de respostas à queima exibidas por várias espécies vegetais e possíveis explicações.

OBSERVAÇÃO

Aumento de produtividade

Aumento de floração

Aumento da distância de dispersão de sementes

Libertação síncrona de sementes armazenadas na copa

Germinação síncrona de sementes armazenadas no solo

Maior sucesso no estabelecimento de plântulas

EXPLICAÇÕES POSSÍVEIS

Aumento de disponibilidade de nutrientes; remoção de folhas mortas, supressivas; aumento da temperatura média do solo; aumento do período de temperatura elevada; começo antecipado da época de crescimento; remoção de vegetação competidora.

Aumento de disponibilidade de nutrientes; aumento do nº de caules que rebrotam; remoção de vegetação competidora.

Remoção da copa aumenta a velocidade do vento; remoção da vegetação de superfície e da folhada; maiores distâncias de procura de alimento por animais dispersores de sementes

Choque térmico em folículos ou escamas seladas.

Choque térmico de sementes com casca impermeável.

Aumento de disponibilidade de nutrientes; diminuição da actividade de herbívoros; saciação de populações de predadores de sementes; remoção de vegetação competidora; degradação de substâncias químicas alelopáticas.

ECOLOGIA DO FOGO

ADAPTAÇÕES DOS PINHEIROS AO FOGO – estratégias resistentes

- O conjunto de adaptações que permite aos pinheiros sobreviver ao fogo visa proteger as partes vivas da árvore, sobretudo os meristemas.
- Destacam-se a **durabilidade do fuste**, que permite às árvores alcançar idades avançadas e **grande altura**, as **cascas e gomos grossos** e, quando ocorrem perdas da parte aérea, a capacidade de **rebrotamento**.
- O tamanho da árvore e a sua relação com a intensidade do fogo são os principais determinantes das probabilidades de sobrevivência.
- O *P. canariensis*, *P. nigra* e *P. sylvestris* são os pinheiros que atingem maior altura, frequentemente 30-40m em boas estações.
- O *P. pinea*, embora não cresça muito sobrevive facilmente aos fogos típicos de zonas arenosas e com baixa carga de combustível que tende a preferir.

ECOLOGIA DO FOGO

ADAPTAÇÕES DOS PINHEIROS AO FOGO – estratégias resistentes

- Do ponto de vista da espessura da casca os pinheiros ibéricos mais resistentes ao fogo são também o *P. nigra*, *P. sylvestris*, *P. canariensis* e *P. pinea*.
- A sua casca é formada por placas de ritidoma grandes e espessas, separadas por fissuras mais estreitas e menos profundas que as de várias outras espécies e que não alcançam o câmbio.
- O *P. halepensis* é a espécie mais sensível porque, além de ter casca menos espessa, também é o que atinge menor altura. Já o *P. pinaster* exibe grande variabilidade entre populações.
- A **desramação natural**, que é a perda dos ramos inferiores da copa, dificulta a subida dos fogos de superfície até à copa. Ocorre no *P. sylvestris* e no *P. pinea*, mas não no *P. pinaster*. Resulta de dominância apical forte e de um ângulo marcado de inserção dos ramos.

ECOLOGIA DO FOGO

ADAPTAÇÕES DOS PINHEIROS AO FOGO – estratégias resistentes

- A **desramação natural**, que é a perda dos ramos inferiores da copa, dificulta a subida dos fogos de superfície até à copa.
- Ocorre no *P. sylvestris* e no *P. pinea*, mas não no *P. pinaster*. Resulta de dominância apical forte e de um ângulo marcado de inserção dos ramos.
- O rebrote, ou rebentamento de toiça, é mais frequente nas folhosas do que nas coníferas, embora ocorra em vários pinheiros norte-americanos.
- Na Península Ibérica, apenas o *P. canariensis* exhibe esta capacidade, rebentando a partir do tronco, ramos e base do fuste, na sequência de fogos severos.

ECOLOGIA DO FOGO

ADAPTAÇÕES DOS PINHEIROS AO FOGO – estratégias resilientes

- As adaptações que permitem aos pinheiros regenerar-se após fogos que eliminam as árvores adultas visa a acumulação de um substancial banco de sementes.
- De entre estas adaptações destaca-se a presença de **pinhas serótinas**, **sementes de longa viabilidade** e o início da **reprodução em idades precoces**.
- Na bacia Mediterrânica, os pinheiros que têm pinhas com deiscência serótina são o *P. pinaster*, o *P. halepensis*, o *P. brutia* e o *P. canariensis*.
- Face à disseminação anual de sementes, tipicamente no fim do Inverno ou na Primavera, um banco aéreo de sementes exige, pelo menos, a permanência na copa de uma colheita madura, durante a época de incêndios, i.e. no Verão.

ECOLOGIA DO FOGO

ADAPTAÇÕES DOS PINHEIROS AO FOGO – estratégias resilientes



- Pinhas serótinas fechadas, de pinheiros americanos. Na figura da esquerda vê-se bem o “selo” resinoso, no topo da pinha.

ECOLOGIA DO FOGO

ADAPTAÇÕES DOS PINHEIROS AO FOGO – estratégias resilientes

- A **serotinia** não se encontra, necessariamente, em todas as populações de uma mesma espécie. O *P. pinaster* e o *P. canariensis* exibem grande variação no grau de serotinia entre populações e mesmo entre indivíduos de uma população. Já no *P. halepensis*, todas as populações apresentam elevado grau de serotinia.
- Nos *P. pinaster* e *P. halepensis*, o grau de serotinia varia com a idade das árvores, sendo que as árvores mais jovens têm maior proporção de pinhas fechadas do que as árvores adultas. As pinhas, uma vez abertas, podem permanecer agarradas à árvore, ou cair.
- A persistência na copa das pinhas fechadas é também muito variável entre populações, sobretudo no *P. Pinaster*, podendo variar de 2-3 a 20-30 anos ou mais.

ECOLOGIA DO FOGO

ADAPTAÇÕES DOS PINHEIROS AO FOGO – estratégias resilientes

- A presença de resina a selar os ápices das escamas impede a deiscência nas pinhas serótinas. Esta acaba por ocorrer quando o calor derrete a resina, libertando as escamas.
- Para libertar a totalidade das sementes das pinhas serótinas, não basta que um choque térmico pontual derreta o selo resinoso. É preciso que as pinhas sequem, abrindo completamente as escamas.
- Em condições naturais, a disseminação das sementes dá-se alguns dias após o fogo, o que impede a sua carbonização.
- A temperatura de abertura das pinhas serótinas do *P. pinaster* varia entre 42°C e 50°C, inferior à do *P. halepensis* (49°C a 52°C).

ECOLOGIA DO FOGO

ADAPTAÇÕES DOS PINHEIROS AO FOGO – estratégias resilientes

- As sementes de pinhas serótinas mantêm a **viabilidade durante longos períodos de tempo**. Em populações ibéricas muito serótinas de *P. pinaster*, observaram-se capacidades germinativas >60% em pinhas com 20-30 anos de idade.
- Pelo contrário, as sementes de espécies não-serótinas, como *P. nigra* e *P. sylvestris*, em condições naturais perdem a viabilidade em 4-5 anos.
- A produção de sementes com uma gama muito variada de graus de dormência é uma adaptação das plantas para promover a regeneração natural em estações com condições meteorológicas irregulares.
- A existência de vários graus de dormência permite que a germinação se prolongue no tempo, evitando que condições meteorológicas especialmente adversas destruam as possibilidades de regeneração.

ECOLOGIA DO FOGO

ADAPTAÇÕES DOS PINHEIROS AO FOGO – estratégias resilientes

- Quando o intervalo de tempo entre incêndios sucessivos é demasiado curto, as plantas jovens não têm tempo para produzir pinhas maduras que assegurem a sua sucessão.
- Por isso, é normal encontrar a serotinia associada à **floração precoce**. Esta tem forte condicionante genética, mas também depende das condições ambientais.
- A floração é afectada pela temperatura, precipitação, radiação solar e nutrientes minerais. A densidade do povoamento e a fertilidade da estação também são relevantes.
- As espécies não-serótinas, como *P. nigra*, *P. pinea* e *P. sylvestris* só iniciam a floração depois dos 10 anos de idade. No *P. pinaster* e *P. halepensis* a floração precoce é comum em muitas populações.

ECOLOGIA DO FOGO

ADAPTAÇÕES DOS PINHEIROS AO FOGO – estratégias resilientes

- A idade de 1ª floração do *P. pinaster* tem grande variabilidade entre populações (5 – 12 anos, em várias serras de Espanha).
- Também se observou uma grande variabilidade da altura que tinham os pinheiros à data de início da floração (0.77m a 2.84m).

ECOLOGIA DO FOGO

ADAPTAÇÕES DOS PINHEIROS AO FOGO – atributos vitais

■ Os pinheiros ibéricos foram classificados em 4 grandes grupos, semelhantes do ponto de vista da ecologia do fogo:

- **Espécies resilientes ao fogo** (*P. pinaster* e *P. halepensis*). De zonas com marcada secura estival, incêndios de grande intensidade frequentes. Alta % de pinhas serótimas, sementes pequenas e reprodução precoce. Os adultos têm baixa tolerância ao fogo, mas as populações são resilientes devido à abundante produção de sementes e disseminação diferida no tempo.
- **Espécies resistentes ao fogo** (*P. canariensis*) têm características que aumentam a probabilidade das árvores adultas sobreviverem ao fogo: altos, casca grossa e gomos espessos. Pinhas grandes, e sementes grandes com longas asas. Início da frutificação tardio. Rebrote vegetativo do tronco ou colo da raiz. Longevo, madeira densa e dura. Agulhas longas promovem fogos de superfície.

ECOLOGIA DO FOGO

ADAPTAÇÕES DOS PINHEIROS AO FOGO – atributos vitais

- **Espécies tolerantes ao stress** (*P. pinea*). De zonas com marcada secura estival, incêndios de baixa intensidade. Sementes grandes, sem asa funcional, de crescimento lento e tardio a iniciar a floração.
- **Espécies de montanha, mesofíticas** (*P. nigra*, *P. sylvestris*, *P. uncinata*). Ocupam zonas com secura estival moderada ou baixa. Incêndios pouco comuns e de baixa intensidade. Não-serótinos e incapazes de rebentar vegetativamente. Início tardio da frutificação. Atingem grande altura e as suas cascas protegem-nos de fogos pouco intensos.

ECOLOGIA DO FOGO

ADAPTAÇÕES DOS PINHEIROS AO FOGO – atributos vitais

Variáveis	Pinus						
	pinaster	halepensis	canariensis	pinea	nigra	sylvestris	uncinata
Pinhas serótinas (0-1)	0,8	1	0,5	0	0	0	0
Comprimento do fruto (cm)	14	9	15	11	6,5	4,5	4
Altura na maturidade (cm)	40	22	60	30	50	40	25
Comprimento das agulhas (cm)	21	9	25	15	11,5	4,5	5,5
Peso de uma semente (mg)	48	19	116	666	20	11	9
Rebrote vegetativo	0	0	1	0	0	0	0
Densidade do lenho	0,475	0,548	0,753	0,596	0,598	0,522	0,502
Longevidade (anos)	300	250	600	300	600	500	600
Idade de início da floração (anos)	4	4	10	10	10	10	10

ECOLOGIA DO FOGO

ADAPTAÇÕES DOS PINHEIROS AO FOGO



P. halepensis



ECOLOGIA DO FOGO

ADAPTAÇÕES DOS PINHEIROS AO FOGO

P. canariensis

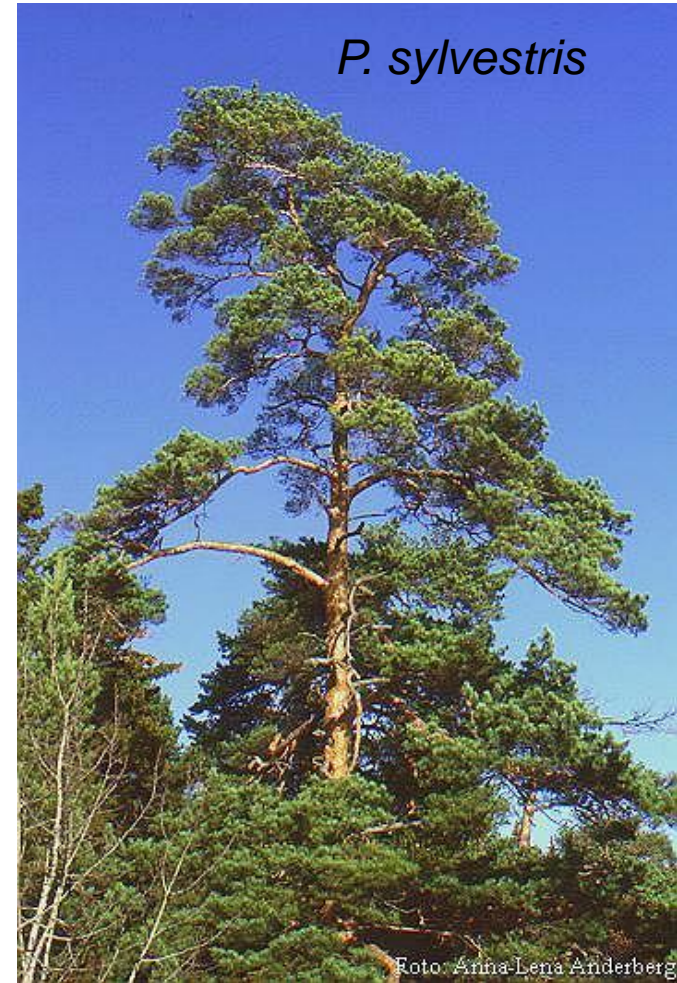
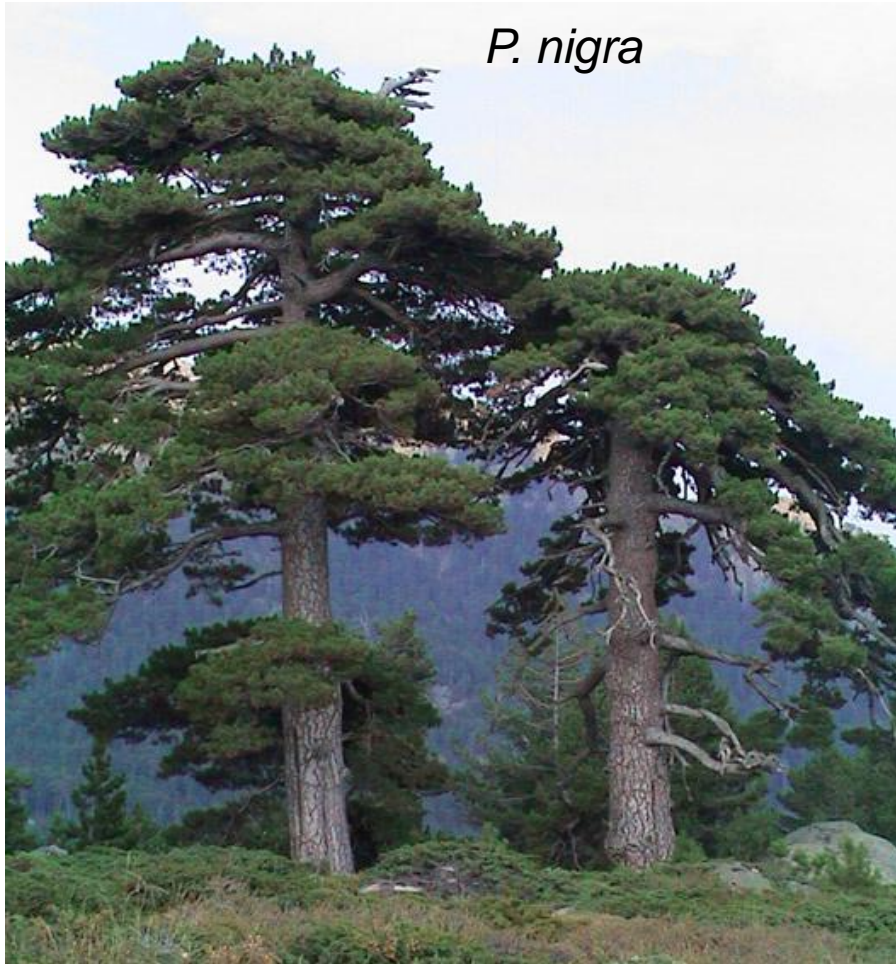


P. pinea



ECOLOGIA DO FOGO

ADAPTAÇÕES DOS PINHEIROS AO FOGO



ECOLOGIA DO FOGO

ADAPTAÇÕES DOS PINHEIROS AO FOGO



P. uncinata

ECOLOGIA DO FOGO

A SUCESSÃO ECOLÓGICA E O FOGO (Sugihara et al.)

- **Clements** (1936) definiu a **sucessão** como uma progressão previsível, direccional, passo-a-passo dos agrupamentos de plantas, que culminaria numa comunidade **climax**, auto-perpetuada e controlada pelo clima (**climax climático**). De acordo com Clements, o climax climático é complexo, auto-perpetuado e considerado como a versão adulta do “organismo complexo” que é a comunidade vegetal.
- Clements (1916) considerava que as clareiras criadas por fogos de origem natural eram uma das fontes para o início da sucessão e descrevia as áreas onde tais fogos mantinham vegetação diferente do climax climático como **subclimax**, porque elas regressavam continuamente a comunidades serais, por acção do fogo, que as impedia de atingir o climax.
- O fogo era visto como um processo retrogressivo, que impedia a progressão direccional, gradual, da comunidade até ao climax climático estável.

ECOLOGIA DO FOGO

A SUCESSÃO ECOLÓGICA E O FOGO

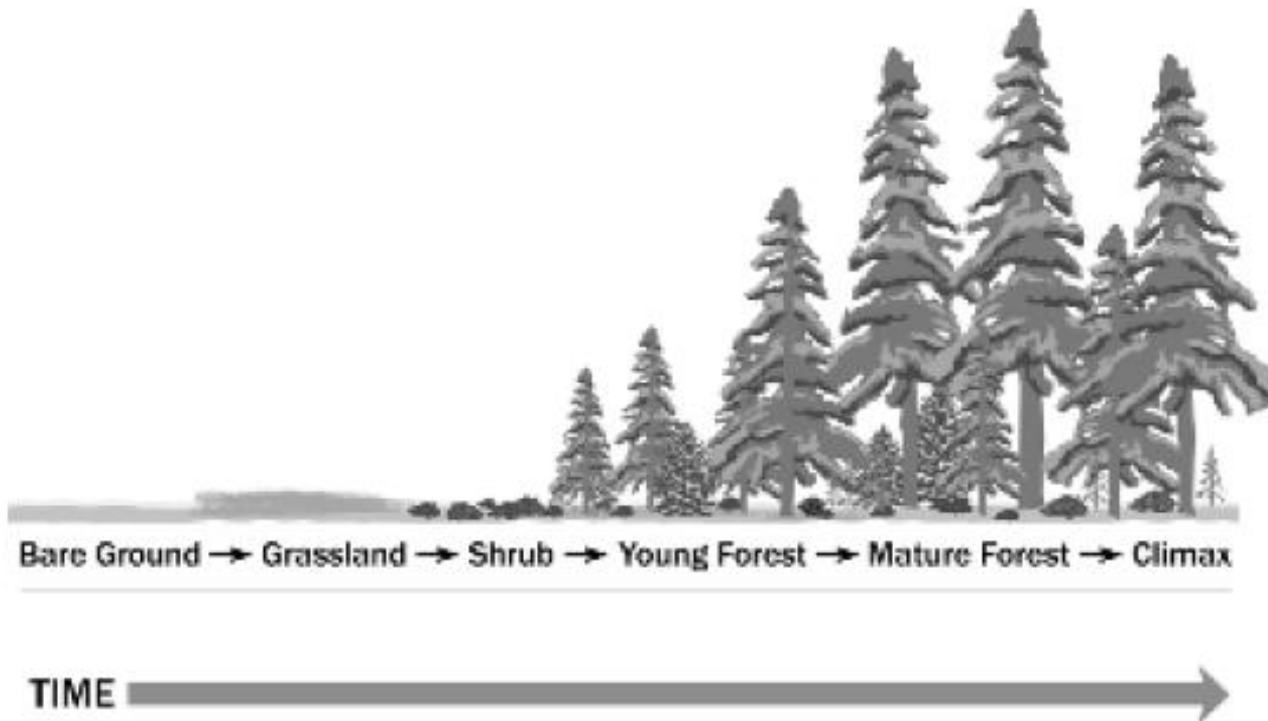


FIGURE 4.1. Clements viewed succession as a stepwise, predictable, directional process. As time passes, bare ground eventually becomes covered with a mature climax vegetation.

ECOLOGIA DO FOGO

A SUCESSÃO ECOLÓGICA E O FOGO

- **Gleason** (1917) reagiu à teoria de Clements, propondo o conceito individualístico das comunidades vegetais e argumentou que a sucessão não era inerentemente direccional, mas sim o resultado de imigração aleatória de espécies, sob condições ambientais variáveis.
- Á medida que o ambiente varia, o conjunto de espécies associadas altera-se, em função dos atributos individuais de cada espécie. Como exemplo, citou a substituição gradual, na Califórnia, de prados por florestas de *Quercus* spp., á medida que se sobe uma montanha e a precipitação aumenta.
- Embora Gleason (1926) achasse que o ambiente exercia forte influência no desenvolvimento das comunidades vegetais, referia-se ao fogo como uma perturbação não-natural, que limitava a duração da vegetação original.

ECOLOGIA DO FOGO

A SUCESSÃO ECOLÓGICA E O FOGO

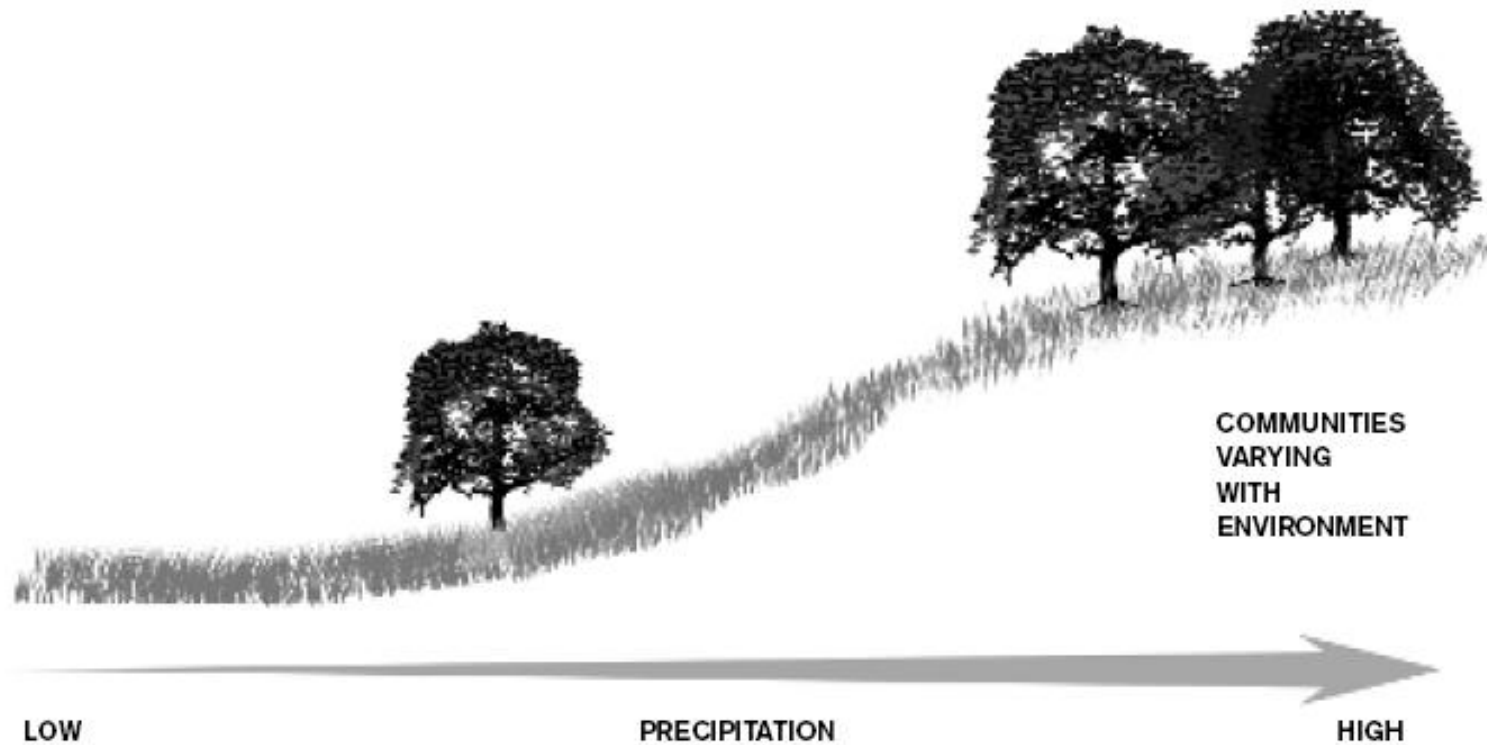


FIGURE 4.2. Gleason considered plant communities to be distributed according to environmental gradients, such as grasses being gradually replaced by oaks as precipitation increases with elevation.

ECOLOGIA DO FOGO

A SUCESSÃO ECOLÓGICA E O FOGO

- **Whittaker** (1953) examinou os conceitos organísmico (Clements 1916) e individualístico (Gleason 1926) da comunidade clímax e propôs uma abordagem alternativa, que considera o clímax como um padrão de vegetação resultante da influência de variáveis ambientais:
- Whittaker postulou que:
 - o clímax é um estado estacionário de produtividade, estrutura e composição da comunidade, com um equilíbrio dinâmico determinado pela relação com as condições do local;
 - o equilíbrio entre as diversas populações de plantas na comunidade altera-se com as variações ambientais;
 - a composição do clímax é determinada por todos os factores do ecossistema maduro.

ECOLOGIA DO FOGO

A SUCESSÃO ECOLÓGICA E O FOGO

- Whittaker (1953) considerou o fogo periódico como um dos factores ambientais aos quais algumas comunidades clímax estão adaptadas.
- Na ausência do fogo, as populações de plantas na comunidade clímax poderiam desenvolver-se de forma inteiramente diferente, mas esse desenvolvimento pode nunca chegar a ocorrer.
- Um aspecto fundamental é que o fogo pode provocar flutuações populacionais que tornam difícil distinguir entre o fogo como factor ambiental e o fogo como perturbação introduzida a partir do exterior do ecossistema.
- Por exemplo, em climas entre os desertos e as florestas, o fogo pode alterar o equilíbrio entre matas, formações arbustivas e prados.

ECOLOGIA DO FOGO

A SUCESSÃO ECOLÓGICA E O FOGO

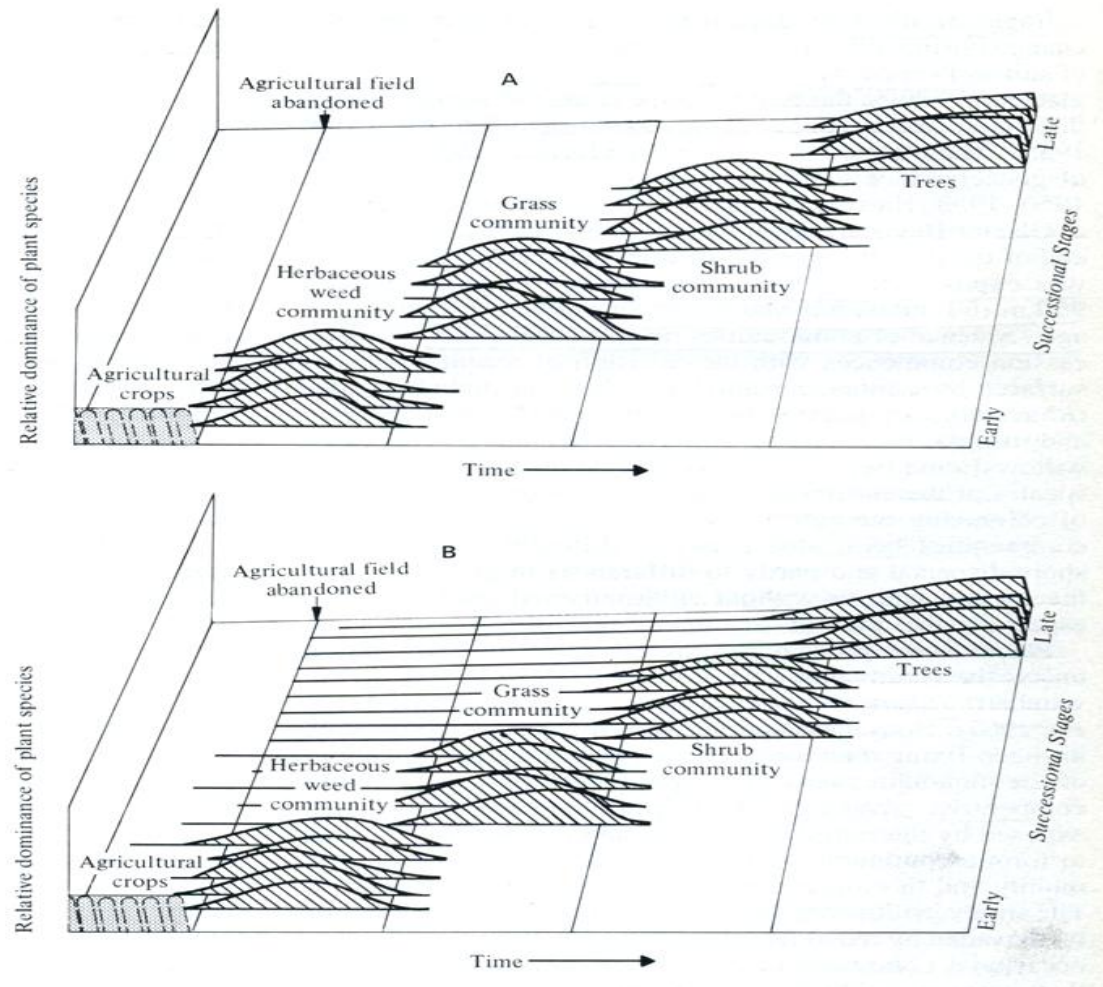
- Um aspecto fundamental da sucessão pós-fogo é a re-colonização (**Egler, 1954**) da área queimada.
- A perspectiva tradicional da colonização considerava vagas sucessivas de plantas, chegando e estabelecendo-se com sucesso numa dada área disponível e sendo substituídas pela vaga seguinte de novas colonizadoras (*relay floristics RF*, ou colonização “por estafetas”). Cada estágio da sucessão prepararia o terreno para o estágio seguinte.
- Porém, nalguns tipos de sucessão, é óbvio que há propágulos de plantas características de fases avançadas da sucessão, que estão presentes desde o início. As diferentes fases da sucessão representam apenas os períodos variáveis de ocupação antes da espécie, ou grupo de espécies, se tornar dominante (“composição florística inicial, CFI”).

ECOLOGIA DO FOGO

A SUCESSÃO ECOLÓGICA E O FOGO

Figure 15.4

Diagrammatic representation of (A) relay floristics and (B) initial floristic composition types of old-field succession as envisaged by Egler (1954). Most successions will exhibit some combination of these two patterns. (Reproduced by permission of the International Society for Vegetation Science and the author.)



ECOLOGIA DO FOGO

A SUCESSÃO ECOLÓGICA E O FOGO

- Muitos dos modelos tradicionais de sucessão ecológica consideram um único padrão de substituição successional da vegetação.
- Connell e Slatyer (1977) propuseram um modelo mais complexo, incluindo **3 vias** successionais:
 - via da **facilitação**, equivalente ao modelo RF de Egler.
 - via da **tolerância**, relacionada com a CFI: o ambiente, no início do processo, permite a invasão por qualquer tipo de espécie. As primeiras a surgir são as adaptadas à colonização rápida de locais afectados por perturbações e que são intolerantes ao ensombramento. Acabam excluídas competitivamente pelas espécies tolerantes ao ensombramento, típicas das fases mais avançadas da sucessão.

ECOLOGIA DO FOGO

A SUCESSÃO ECOLÓGICA E O FOGO

- via da **inibição**. As espécies ocupantes iniciais de de um local inibem o estabelecimento de propágulos de outras espécies, quer das fases iniciais, quer das fases avançadas da sucessão. A substituição de espécies ocorre apenas quando a morte de indivíduos ou uma perturbação criam novas possibilidades de colonização.

ECOLOGIA DO FOGO

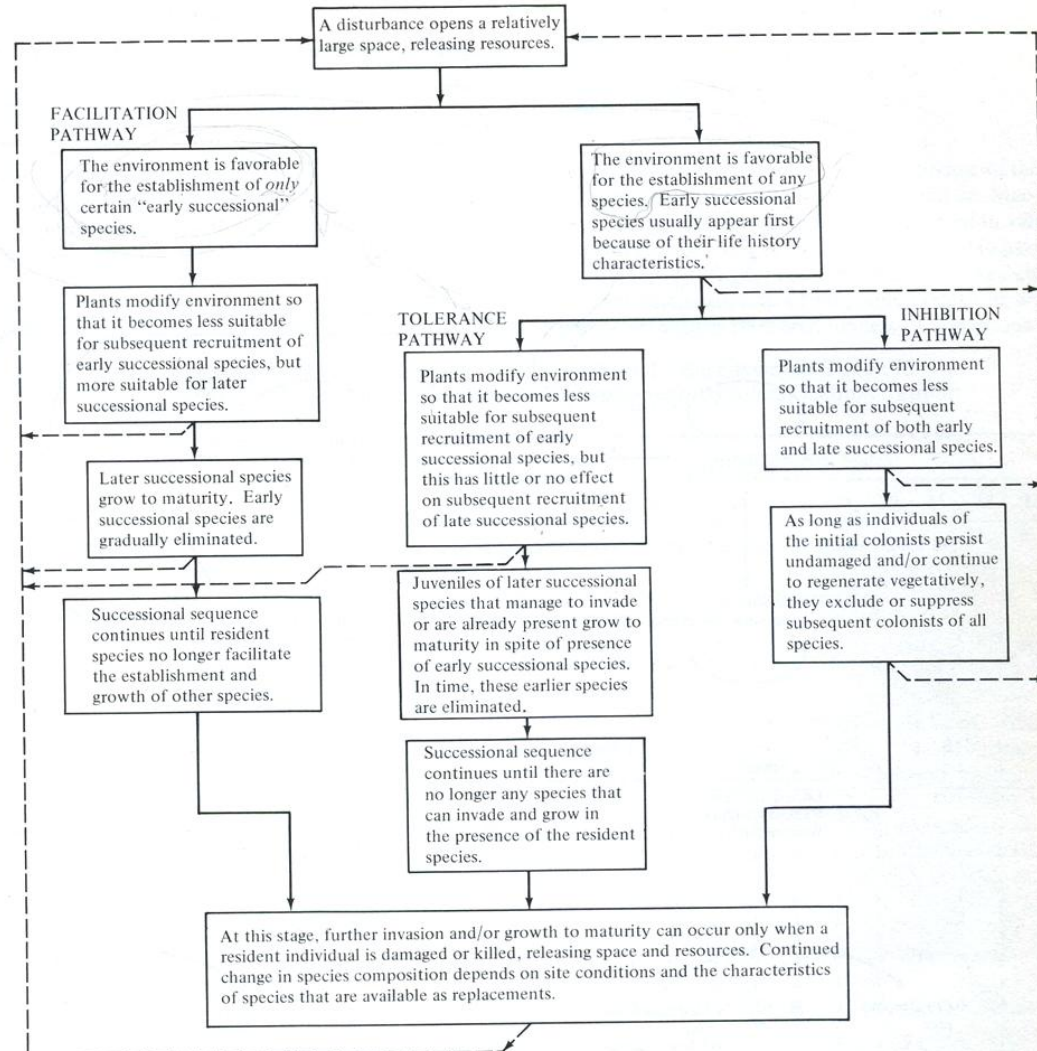


Figure 15.11

The three-pathway model of succession of Connell and Slatyer, 1977. (Copyright The University of Chicago Press. Used with permission of the publisher and authors.)

ECOLOGIA DO FOGO

SUCESSÃO ECOLÓGICA E FOGO

- Embora o modelo das 3-vias represente um grande progresso relativamente aos modelos clássicos, foi sujeito a críticas, por não ser aplicável a ecossistemas dominados pelo fogo, ser incapaz de quantificar os efeitos de distúrbios de diferentes intensidades e frequências, e por não incorporar explicitamente adaptações das espécies que modulam as suas respostas a diferentes tipos de distúrbio.
- Em alternativa, foi proposto um modelo de **vias múltiplas** para a sucessão, que requer três tipos de informação para cada espécie com um papel dominante na sucessão:
 - método de persistência
 - condições para o estabelecimento
 - eventos críticos da história vital

ECOLOGIA DO FOGO

SUCESSÃO ECOLÓGICA E FOGO

- **Método de persistência:** o método de invasão e colonização, ou persistência dos propágulos após um distúrbio ou perturbação (4 classes).
 - persistência por chegada de sementes de fonte remota (**espécies D:** sementes dispersadas).
 - persistência por sementes de longa viabilidade armazenadas no solo. Este banco pode persistir através de vários distúrbios sem reabastecimento, porque nem todas as sementes germinam após a 1ª perturbação (**espécies S:** banco no solo).
 - persistência de sementes em pinhas ou frutos protectores situados na copa; sementes apenas disponíveis se houver plantas sexualmente maduras antes do distúrbio (**espécies C:** banco na copa).
 - persistência via órgão vegetativo protegido que rebrota prontamente após o distúrbio (**espécies V:** regeneração vegetativa).

ECOLOGIA DO FOGO

SUCESSÃO ECOLÓGICA E FOGO

- **Condições para estabelecimento:** as condições requeridas, ou toleradas para o estabelecimento e crescimento até à maturidade (3 classes).
 - espécies capazes de se estabelecer em qualquer momento, na presença de indivíduos maduros da mesma ou de outras espécies; capazes de tolerar a competição (**espécies T**: tolerantes).
 - espécies capazes de se estabelecer apenas imediatamente após o distúrbio, quando a competição é reduzida; intolerantes da competição (**espécies I**: intolerantes).
 - espécies que só se estabelecem após o ambiente ter sido modificado pela presença de indivíduos maduros da mesma ou de outras espécies (**espécies R**: ???)

ECOLOGIA DO FOGO

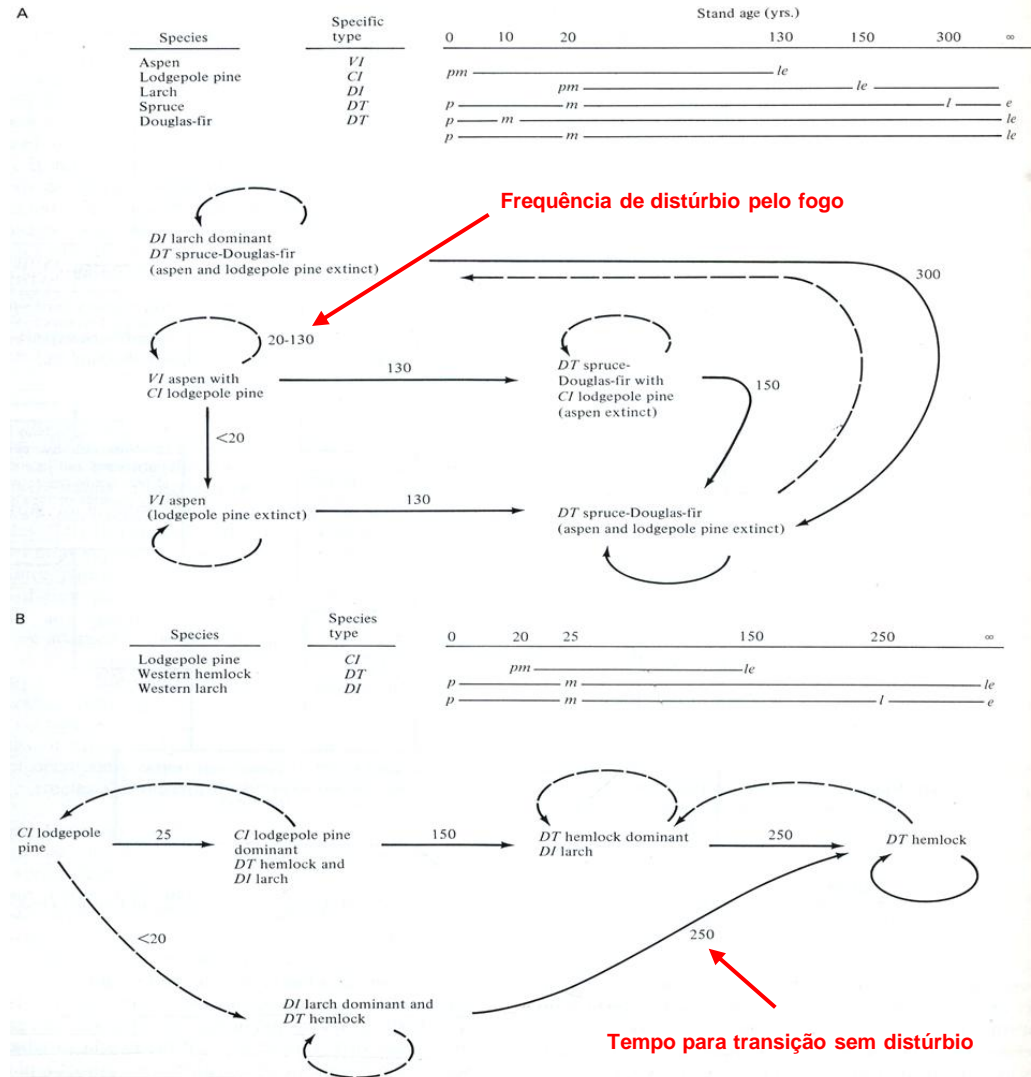
SUCESSÃO ECOLÓGICA E FOGO

- **Eventos críticos da história vital:** o tempo necessário para atingir estágios críticos na história vital, como idade reprodutiva ou longevidade (4 classes).
 - reabastecimento de propágulos suficiente para repôr a espécie após outro distúrbio (**evento p**).
 - chegada à maturidade: produção de propágulos suficientes para permitir à espécie persistir a outro distúrbio (**evento m**)
 - senescência e perda da espécie da comunidade (**evento l**).
 - perda de propágulos e eliminação da espécie (**evento e**).

ECOLOGIA DO FOGO

SUCESSÃO ECOLÓGICA E FOGO

■ Usando esta informação, podem fazer-se diagramas ou modelos que preveem e sumarizam a sucessão secundária, considerando aspectos como a frequência e intensidade do fogo, a altura das chamas e a queima das copas, no processo de substituição sucessional das espécies.



ECOLOGIA DO FOGO

SUCESSÃO PÓS- FOGO EM ECOSSISTEMAS MEDITERRÂNICOS

- Em alguns ecossistemas Mediterrânicos, a sucessão secundária implica poucas alterações na composição específica da comunidade, após o fogo, porque as espécies pre-existentes regeneram rapidamente por via vegetativa, a partir de estruturas resistentes ao fogo, ou por germinação seminal estimulada pelo fogo.
- Este processo chama-se **autosucessão** e é semelhante à via da inibição, no modelo das 3-vias. A estrutura da vegetação sofre menos alterações induzidas pelo fogo quando o mecanismo dominante de restabelecimento da vegetação é a regeneração vegetativa.
- O conceito de autosucessão desvaloriza a competição. Em alguns matagais de tipo Mediterrânico, a riqueza em espécies é máxima pouco após o fogo e reduz-se com a eliminação das espécies de acordo com a sua longevidade. O conceito de autosucessão enfatiza a importância dos atributos vitais, como a longevidade, relativamente à capacidade competitiva.

ECOLOGIA DO FOGO

SUCESSÃO PÓS- FOGO EM ECOSSISTEMAS MEDITERRÂNICOS

- Em estudos realizados em *garrigue* de *Quercus coccifera* no Sul de França, Trabaud e Lepart (1980, 1981) observaram que a abertura pelo fogo de clareiras na vegetação permitia o aparecimento de espécies adventícias, mas estas eram rapidamente eliminadas com o regresso da comunidade à composição específica estrutural pré-fogo.
- Durante o período de 11 anos do estudo não se verificou sucessão, no sentido de substituição de uma comunidade por outra, mas sim o retorno progressivo da comunidade pré-fogo.
- Esta estabilidade relativa deve-se a que a maioria dos grupos taxonómicos presentes antes do fogo regeneram sobretudo por via vegetativa. Portanto, pelo menos durante um período de tempo relativamente curto, a ocorrência, mesmo que frequente, do fogo (2-5 vezes) parece não degradar a *garrigue* de *Q. coccifera*, que recupera por autossucessão.

ECOLOGIA DO FOGO

SUCESSÃO PÓS- FOGO EM ECOSSISTEMAS MEDITERRÂNICOS



- Garrigue de *Q. coccifera* no Sul de França.

ECOLOGIA DO FOGO

SUCESSÃO PÓS- FOGO EM ECOSSISTEMAS MEDITERRÂNICOS

- Estudos mais recentes de regeneração pós-fogo na Bacia Mediterrânica, mostraram que a autossucessão não se verifica em todos os ecossistemas, nem para todas as espécies importantes da região.
- Delitti et al. (2004) estudaram ecossistemas de *garrigue* na região de Valência, que tinham ardido até 3 vezes, num período de 15-20 anos. A % de coberto total e de *Q. coccifera* não foram afectadas pela recorrência do fogo. 3 anos e meio após o último fogo, já tinham recuperado aos níveis pré-fogo, independentemente do historial de incidência do fogo.
- A % de coberto de *Ulex parviflorus*, uma seminal obrigatória e fixadora de N₂ diminuiu, em resposta a intervalos mais curtos entre fogos.
- As áreas mais frequentemente queimadas exibiram maior riqueza em espécies, afectando sobretudo as herbáceas e subarbustivas e, de entre estas, as hemicriptófitas.

ECOLOGIA DO FOGO

SUCESSÃO PÓS- FOGO EM ECOSISTEMAS MEDITERRÂNICOS

- Os fogos recorrentes induziram uma redução nas taxas de acumulação de biomassa de *Q. coccifera*: 3 anos e meio após o último fogo a acumulação de biomassa era menor nos sítios mais frequentemente queimados das 3 áreas de estudo.
- Uma nova perturbação, como o corte das parcelas queimadas, produziu um decréscimo adicional de produção primária líquida. A recorrência do fogo afectou principalmente a biomassa dos caules, enquanto que a biomassa, massa foliar específica e índice de área foliar praticamente não se alteraram.
- Isto reflecte uma estratégia de manutenção dos órgãos fotossintéticos, enquanto que as partes lenhosas da planta não recuperaram à mesma taxa.
- Em comparação com os estudos nas *garrigues* do Sul de França, no clima mais seco de Valência, observou-se maior vulnerabilidade à recorrência do fogo, com menor capacidade de recuperação de biomassa de *Q. coccifera*.

ECOLOGIA DO FOGO

SUCESSÃO PÓS- FOGO EM ECOSISTEMAS MEDITERRÂNICOS

- Díaz-Delgado et al. (2002) usaram o NDVI de imagens Landsat para observar a recuperação da vegetação após fogos sucessivos (até 11 anos de intervalo) numa área de 32100 km² na Catalunha, entre 1975 e 1993.
- Nas áreas queimadas 2 vezes, o NDVI indica que a regeneração da vegetação ao fim de 70 meses era mais baixa após o 2º fogo do que após o 1º. Esta tendência era observável alguns anos após o fogo, mas não imediatamente após.
- As florestas dominadas pelas rebrotadoras *Quercus* spp. mostraram-se globalmente mais resilientes ao fogo, mas revelaram maior decréscimo de biomassa verde (medida através do NDVI) após o 2º fogo do que as florestas dominadas por *Pinus* spp., que regeneram por via seminal.

ECOLOGIA DO FOGO

SUCESSÃO PÓS- FOGO EM ECOSISTEMAS MEDITERRÂNICOS

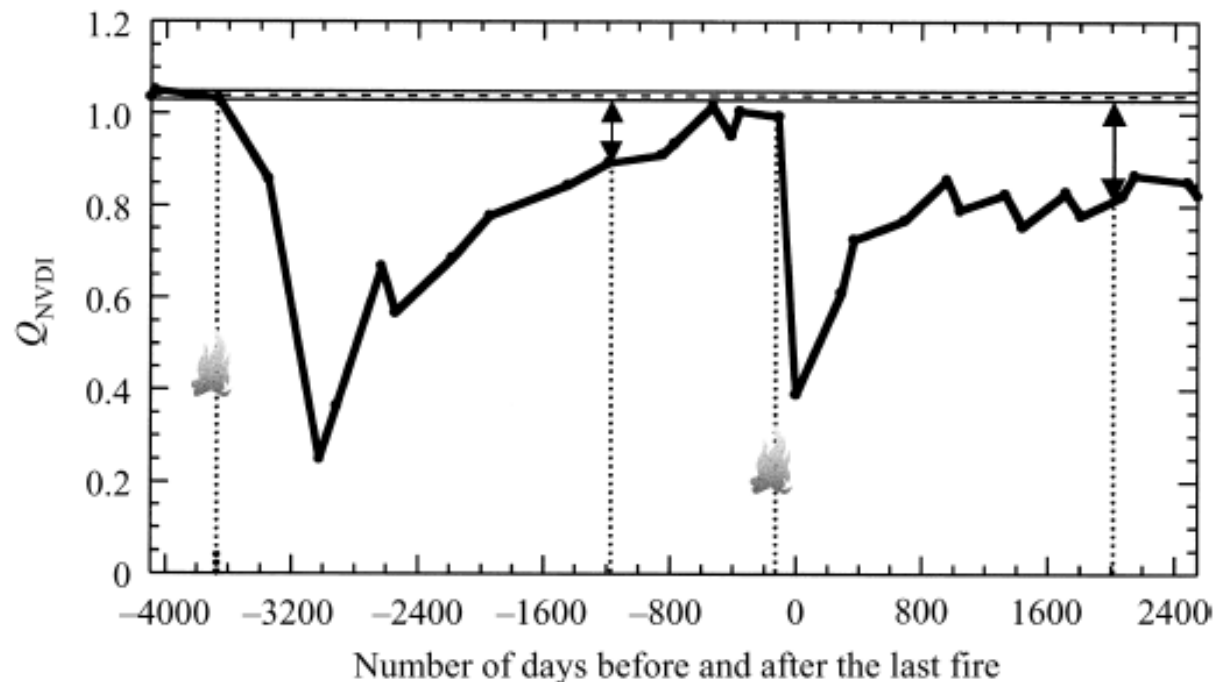


FIG. 3. Plant cover resilience (plant ability to recover, measured as green biomass) after consecutive fires. The figure shows Q_{NVDI} variations after two fires occurred in 1976 and 1985 in a forest dominated by *Quercus suber*, an oak that shows postfire resprouting ability from epicormic tissues and stumps. Arrows indicate the first and the second fire; note the difference between Q_{NVDI} values before fire and at 2096 d (69 mo) after fire. Q_{NVDI} is the quotient of average Normalized Difference Vegetation Index values for burned areas divided by average NDVI values for neighboring unburned areas. The upper horizontal dashed line and solid-line bounds represent the pre-fire phenological values (mean \pm 1 SD).

ECOLOGIA DO FOGO

SUCESSÃO PÓS- FOGO EM ECOSISTEMAS MEDITERRÂNICOS

- Lloret et al. (2003) analisaram a dinâmica de comunidades de *Pinus halepensis*, *Quercus coccifera*, *Erica multiflora*, *Rosmarinus officinalis*, *Cistus albidus*, *C. salviifolius* and *Ampelodesmos mauritanica*, espécies com atributos vitais contrastantes, estudadas sob diferentes cenários de fogo.
- Seguiram duas abordagens:
 - a) inventários de campo em áreas com três histórias de fogo distintas (não queimado nos últimos 31 anos, queimado uma vez em 1982, e queimado duas vezes, em 1982 e 1994),
 - b) simulações com diferentes recorrências de fogo, usando o modelo de vegetação FATE.
- No campo, as maiores frequências de fogo produziram um aumento de abundância da herbácea rebrotadora *Ampelodesmos*, juntamente com um decréscimo de abundância de *Pinus*.

ECOLOGIA DO FOGO

SUCESSÃO PÓS- FOGO EM ECOSISTEMAS MEDITERRÂNICOS

- As regeneradoras seminais *Rosmarinus* e *Cistus* atingiram o máximo de abundância a níveis intermédios de recorrência do fogo.
- Os autores fizeram 10 simulações de 200 anos com frequência crescente de fogo, com intervalos médios entre fogos de 100, 40, 20, 10, e 5 anos. Também simularam um cenário sem fogo.
- Elevada recorrência do fogo produz aumento de *Ampelodesmos* e um pequeno acréscimo de *Erica*, mas a abundância de *Quercus* diminui e o *Pinus* desaparece. *Rosmarinus* e *Cistus* atingem o pico de abundância a frequências intermédias de fogo.
- Comparando estas simulações com outra que excluía a *Ampelodesmos*, verificou-se que a ausência desta erva só aumentava a abundância de *Cistus* na comunidade, sendo o efeito mais marcado com fogos frequentes.

ECOLOGIA DO FOGO

SUCESSÃO PÓS- FOGO EM ECOSISTEMAS MEDITERRÂNICOS

- O estudo sugere que modelos simples, baseados em atributos vitais, podem ser úteis para interpretar a dinâmica de comunidades vegetais em ecossistemas Mediterrânicos que são fortemente influenciados por diferenças no regime de fogo.

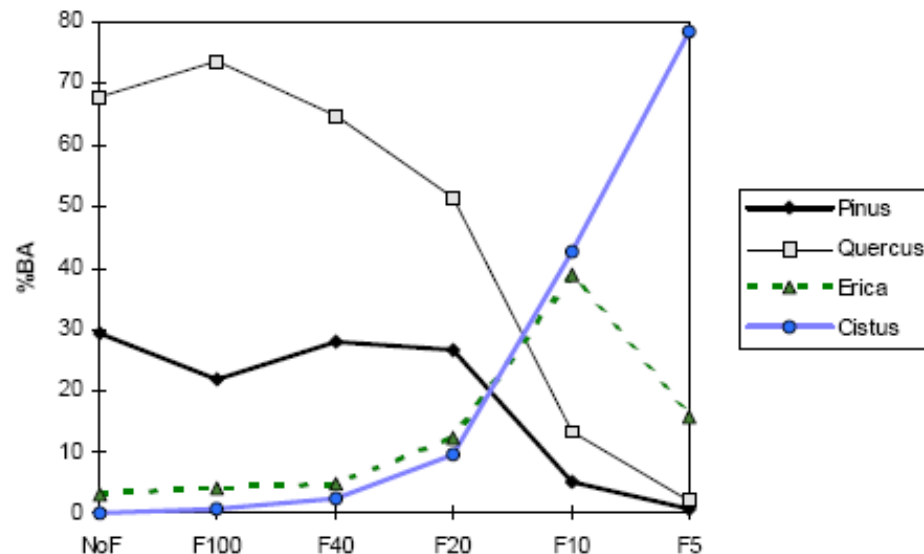
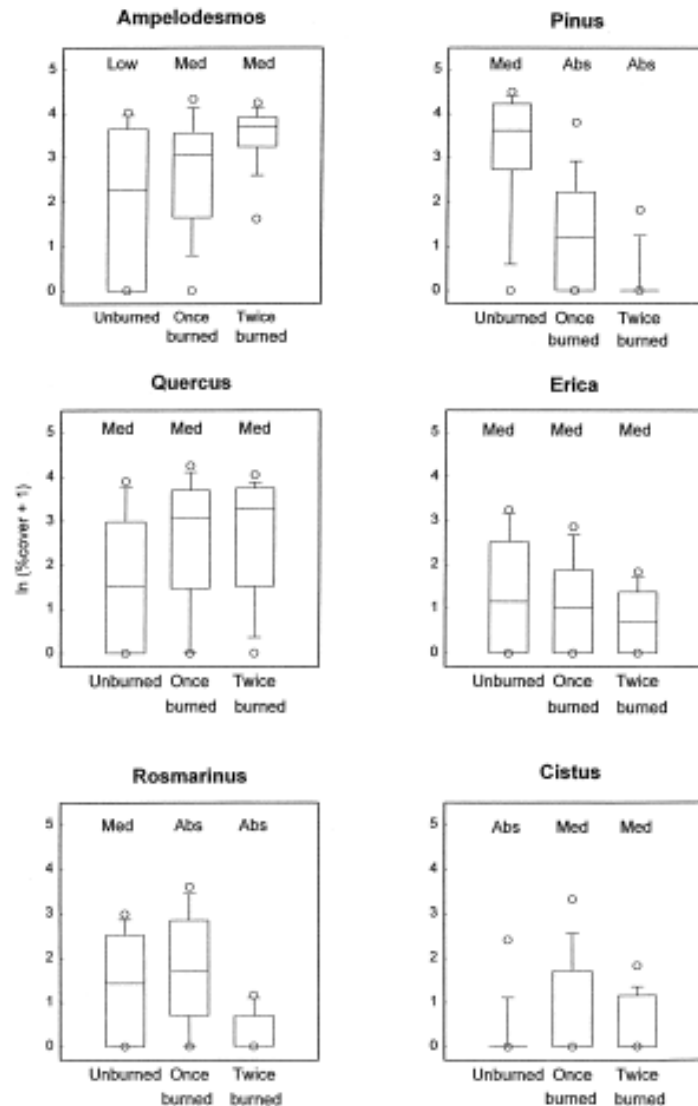


Fig. 2.7. Summary of the BROLLA simulation results for 6 scenarios with four species groups (named *Quercus*, *Pinus*, *Cistus*, *Erica*). No fire (NF) and fire every 100 (F100), 40 (F40), 20 (F20), 10 (F10), and 5 (F5) years. The y-axis represents the mean percent basal area of 10 replicated simulations for 500 years. From Pausas (in press).

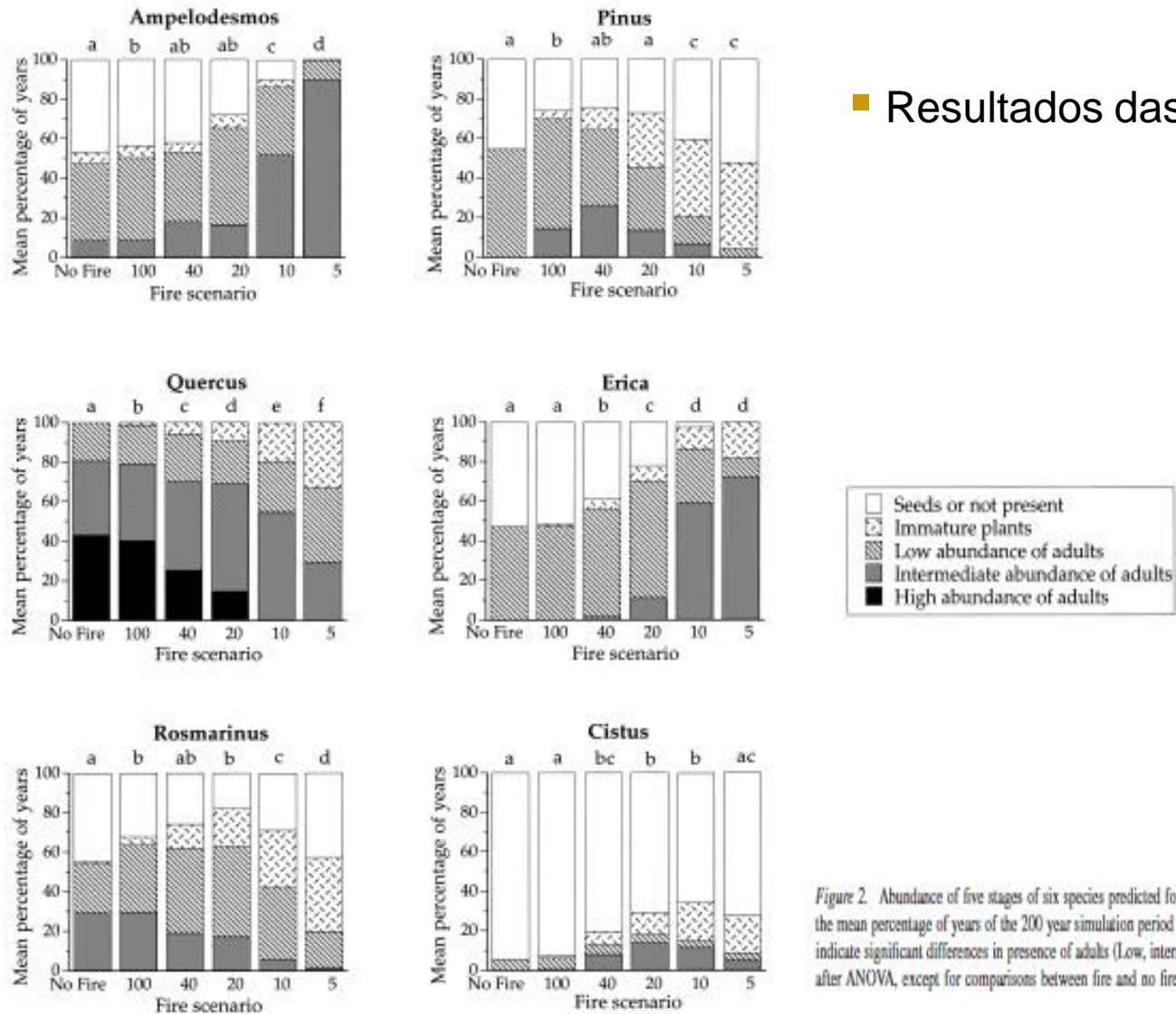
ECOLOGIA DO FOGO



- Resultados das experiências de campo.

Figure 1. Percentile distribution of the observed cover abundance (%) after $\ln(x+1)$ transformation of each species in the areas with different fire history: unburned for at least the last twenty years (unburned areas), burned in July 1982 (once burned areas), and burned in July 1982 and again in April 1994 (twice burned areas). The bottom and the top of each box represent 25% and 75% of the data, the middle line represents the median value of the data (50%), the bars represent 10% and 90% of the data, and the open circles 5% and 95%, respectively (see Table 2 for mean and SE values). Simulation outputs for each scenario are written at the top of each box: Abs = absent (or presence of seeds only), Low = low abundance, Med = medium abundance.

ECOLOGIA DO FOGO



- Resultados das simulações.

Figure 2. Abundance of five stages of six species predicted for each of six fire scenarios described in Table 3. Abundance was estimated as the mean percentage of years of the 200 year simulation period in which each of five stages was present. (Bars with different letters at the top indicate significant differences in presence of adults (Low, intermediate and high abundance) between scenarios ($P < 0.05$, Fisher's PLSD test after ANOVA, except for comparisons between fire and no fire scenarios, in which two-tailed t-tests were used).

SUCESSÃO PÓS- FOGO EM ECOSISTEMAS MEDITERRÂNICOS

- De Luís et al. (2006) estudaram a sucessão pós-fogo em florestas plantadas em campos agrícolas abandonados, onde a esta só pode ocorrer à custa de espécies seminais obrigatórias.
- Em algumas áreas da Península Ibérica, isto tem resultado na expansão do tojo (*Ulex parviflorus*), aumentando o risco e severidade dos fogos. O objectivo do estudo foi estudar a hipótese de autosucessão, num matagal de tojo, dominado por seminais obrigatórias.
- O estudo demonstrou que a regeneração pós-fogo não é autosucessional, sendo o *U. parviflorus* substituído principalmente por *Cistus albidus*.

ECOLOGIA DO FOGO

SUCESSÃO PÓS- FOGO EM ECOSSISTEMAS MEDITERRÂNICOS

- Um estudo de Rodrigo *et al.* (2005) demonstrou que, em geral, as espécies de *Quercus* (rebrotadoras) e dos pinheiros *P. halepensis* e *P. pinaster* (seminais serótinas, produtoras de regeneração abundante) exibiam padrões de regeneração directa (autosuccessão).
- Por contraste, as florestas de *P. nigra*, *P. sylvestris* e *P. pinea* (seminais não-serótinas, que produzem regeneração pouco abundante) alteram a sua estrutura e composição após o fogo.
- Isto implica que não se pode pressupor que toda a vegetação Mediterrânica está bem adaptada ao fogo e regenera rapidamente, sem alterações.
- As condições locais, o historial de fogo, a biologia específica das plantas em causa, o período de ocorrência do fogo, a sua severidade, intensidade e tamanho, terão efeito significativo. Os gestores deverão considerar todos estes factores antes de decidir como recuperar uma área queimada.

ECOLOGIA DO FOGO

REGIME DE FOGO E ANÁLISE DE FREQUÊNCIA

- O conceito de **regime de fogo** designa os padrões sob os quais os fogos ocorrem numa dada área. É um sumário do historial de fogo que caracteriza um ecossistema. Os regimes de fogo podem variar bastante com o tipo de vegetação, a estrutura da paisagem, o clima e as actividades humanas.
- Os regimes de fogo são uma forma útil de caracterizar regiões, para efeitos de investigação e de gestão. Costumam ser descritos de acordo com o seguinte conjunto de atributos: frequência, rotação, extensão espacial, magnitude e sazonalidade.
- **Frequência:** descreve o padrão temporal de ocorrência do fogo, durante um dado período de tempo. Esta característica costuma ser descrita em termo de intervalo de retorno, que é o período de tempo entre fogos.

ECOLOGIA DO FOGO

REGIME DE FOGO E ANÁLISE DE FREQUÊNCIA

- **Rotação** (ou ciclo): a rotação do fogo é o período de tempo necessário para que arda uma área com extensão igual à da região em análise. Por exemplo, se estamos a estudar uma área com 100.000 ha e são precisos 25 anos para que ardam 100.000 ha nessa região, então a rotação do fogo é de 25 anos. Note-se que não é necessário que arda a totalidade da área, se certas partes dela arderem mais do que uma vez. A única condição é que a área queimada total acumulada seja igual à da região de estudo.
- **Extensão espacial**: refere-se ao tamanho da área afectada por cada fogo e as padrões espaciais que eles criam.
- **Magnitude**: incorpora a **intensidade** e a **severidade** de um fogo. A intensidade é um termo técnico que descreve a quantidade de energia libertada por um fogo. A intensidade não está necessariamente relacionada com os efeitos do fogo sobre o ecossistema, que são descritos em termos de severidade.

ECOLOGIA DO FOGO

REGIME DE FOGO E ANÁLISE DE FREQUÊNCIA

- **Severidade:** descreve as alterações no ecossistema causadas pelo fogo e pode relacionar-se quantitativa ou qualitativamente com os efeitos do fogo. Os fogos que só queimam combustíveis de superfície e nos quais a maior parte da vegetação lenhosa sobrevive, são considerados de baixa severidade. Os fogos que matam árvores adultas, ardendo ao nível das copas em áreas extensas, são considerados fogos de alta severidade.
- **Sazonalidade:** a altura do ano em que ocorre o fogo é importante, pela sua relação com o teor de humidade dos combustíveis, a fenologia da vegetação e os efeitos resultantes. A vegetação de um dado ecossistema onde o fogo é frequente, estará adaptada à época de ocorrência do fogo de origem natural. A actividade humana pode perturbar esta relação.

ECOLOGIA DO FOGO

REGIME DE FOGO E ANÁLISE DE FREQUÊNCIA

BOX 4.1. HEINSELMAN'S FIRE REGIMES

Seven kinds of fire regimes can be distinguished for forest ecosystems:

- 0 = No natural fire (or very little)
- 1 = Infrequent light surface fires (more than 25-year return intervals)
- 2 = Frequent light surface fires (1- to 25-year return intervals)
- 3 = Infrequent severe surface fires (more than 25-year return intervals)
- 4 = Short return interval crown fires and severe surface fires in combination (25- to 100-year return intervals)
- 5 = Long return interval crown fires and severe surface fires in combination (100- to 300-year return intervals)
- 6 = Very long return interval crown fires and severe surface fires in combination (more than 300-year return intervals)

BOX 4.3. OVERVIEW OF FIRE REGIME ATTRIBUTES

Temporal	Seasonality Fire Return Interval
Spatial	Size Spatial Complexity
Magnitude	Fireline Intensity Fire Severity Fire Type

ECOLOGIA DO FOGO

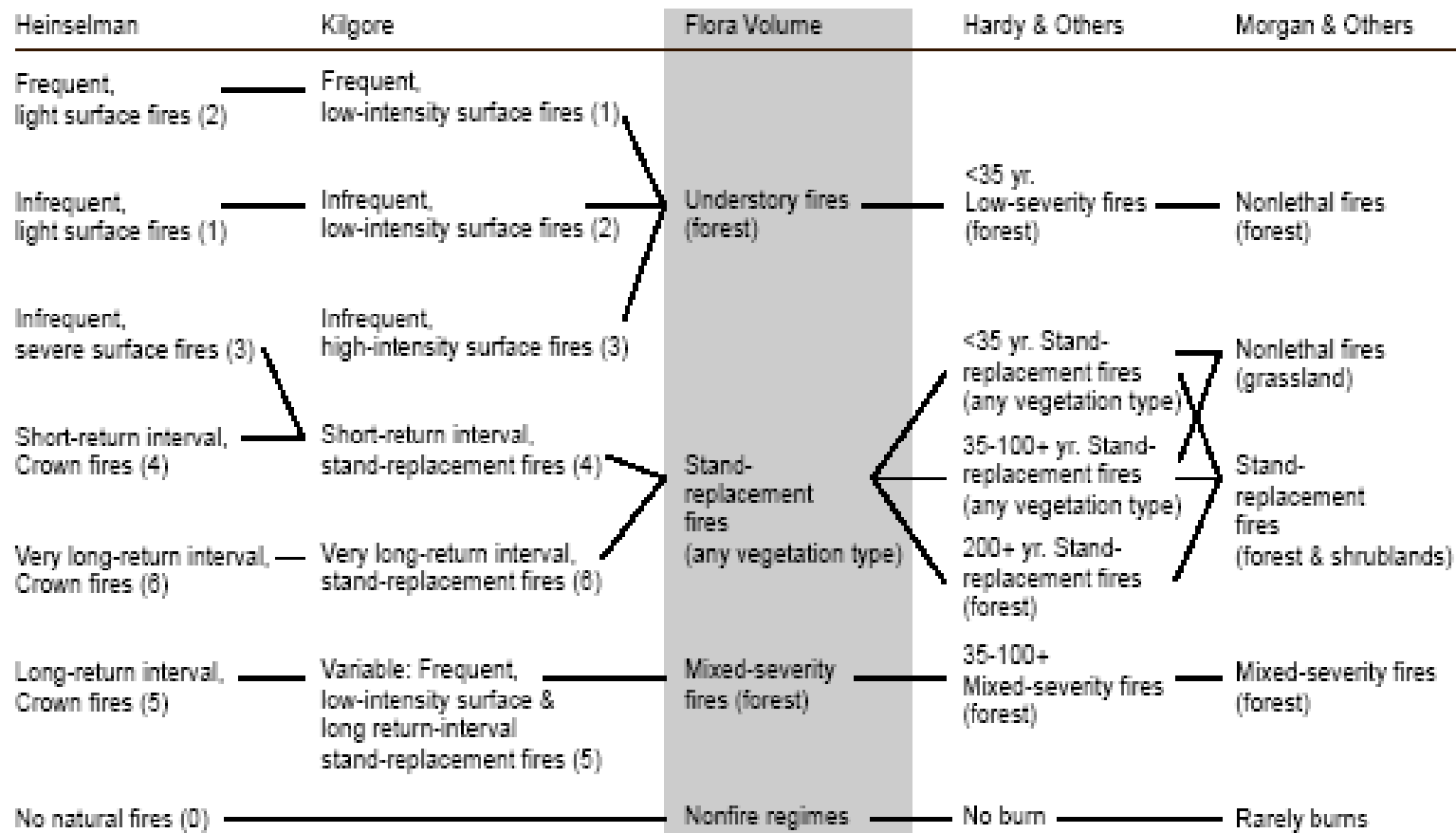


Figure 1-1—Comparison of fire regime classifications by Heinselman (1978), Kilgore (1981), Hardy and others (1998), Morgan and others (1998), and the Flora and Fuel Volume. Lines connect similar fire regime types. In parentheses, forest includes woodlands and grassland includes shrublands.

ECOLOGIA DO FOGO

REGIME DE FOGO E ANÁLISE DE FREQUÊNCIA

- As distribuições de intervalos de retorno do fogo ilustram a gama e o padrão de valores característicos de um ecossistema e são críticos na determinação da mistura de espécies e manchas de vegetação que irão persistir e coexistir numa dada área.
- Uma espécie não poderá sobreviver se o fogo for demasiado frequente, ocorrer demasiado cedo, ou for demasiado raro para permitir que essa espécie complete o seu ciclo vital.
- Podem considerar-se vários tipos de distribuições de intervalos de retorno do fogo, nomeadamente truncado curto, curto, truncado médio, médio, truncado longo e longo.

ECOLOGIA DO FOGO

REGIME DE FOGO E ANÁLISE DE FREQUÊNCIA

- **Intervalo de retorno truncado curto:** a totalidade da área queimada arde com intervalos de retorno curtos. Intervalos longos permitiriam a instalação e crescimento de espécies que converteriam estes ecossistemas para outro tipo de vegetação. Exemplo: pastagens queimadas frequentemente, para impedir a invasão por vegetação arbustiva.
- **Intervalo de retorno curto:** a maioria da área arde com intervalos de retorno curtos, mas há uma gama mais ampla de valores, incluindo uma pequena proporção de área com intervalos mais longos. Por exemplo, uma área de pastagens, mas contendo também algumas manchas de matagal antigo ou mesmo de floresta.
- **Intervalo de retorno truncado médio:** A área queimada arde numa gama de intervalos de retorno com limites superior e inferior ditados pelos ciclos vitais das espécies características. Intervalos fora dessa gama resultariam em conversão noutro ecossistema. É uma variante do padrão anterior, com limites na duração dos intervalos de retorno.

ECOLOGIA DO FOGO

REGIME DE FOGO E ANÁLISE DE FREQUÊNCIA

- **Intervalo de retorno médio:** a maioria da área arde com intervalos de retorno de duração média, mas fortes desvios esporádicos não facilitarão a conversão para outro tipo de ecossistema. Este tipo de distribuição de intervalos de retorno do fogo inclui uma variedade de médias, amplitudes e formas. Embora a Figura 4.8 mostre uma forma simétrica, não é sempre o caso. Este regime admite uma gama ampla de intervalos.
- **Intervalo de retorno truncado longo :** os intervalos são longos (tipicamente > 70 anos) em toda a área queimada e fogos que recorram num dado local a intervalos de alguns anos ou poucas décadas, implicarão conversão para outro tipo de ecossistema. Este padrão é característico de ecossistemas com combustíveis descontínuos, ou épocas de fogo muito curtas, como desertos muito áridos, dunas de areia e ecossistemas alpinos e subalpinos. As plantas não estão, de modo geral, adaptadas ao fogo.

ECOLOGIA DO FOGO

REGIME DE FOGO E ANÁLISE DE FREQUÊNCIA

- **Intervalo de retorno longo:** na maioria da área queimada, os intervalos de retorno são longos. Podem ocorrer fogos a intervalos curtos, mas representam uma pequena proporção da totalidade da área queimada. Este padrão é típico de ecossistemas geograficamente isolados, que normalmente não têm um estrato de combustível adequado para a propagação do fogo, tem combustíveis descontínuos, épocas de fogo muito curtas, ou falta de fontes de ignição.

ECOLOGIA DO FOGO

REGIME DE FOGO E ANÁLISE DE FREQUÊNCIA

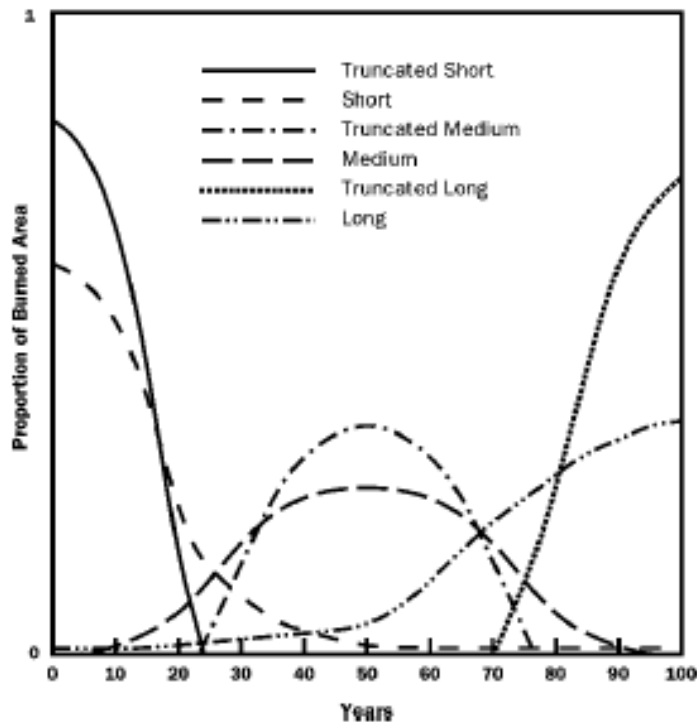


FIGURE 4.8. Fire regime distributions for fire return interval. Six different distribution curves describe the variety of possible return interval regimes.

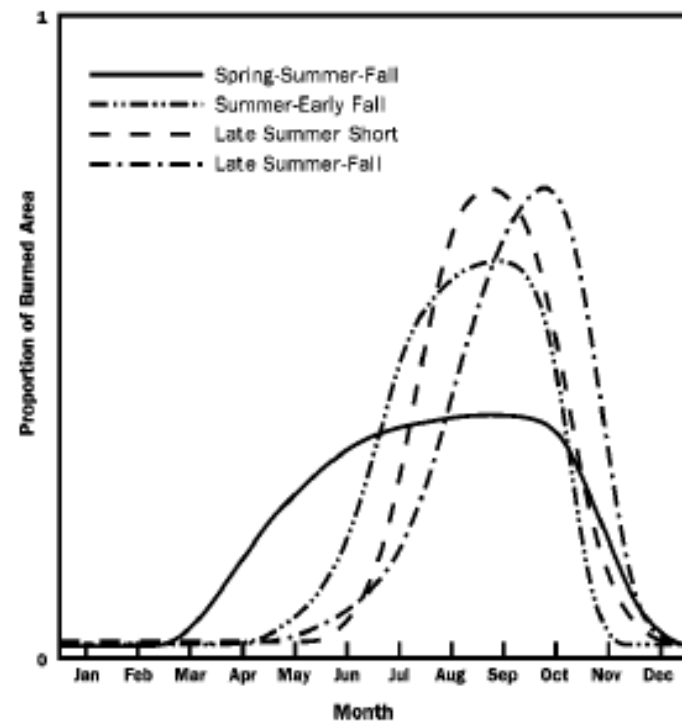


FIGURE 4.7. Fire regime distributions for seasonality. Four different distributions are displayed for fire seasons ranging from spring to fall.

ECOLOGIA DO FOGO

REGIME DE FOGO E ANÁLISE DE FREQUÊNCIA

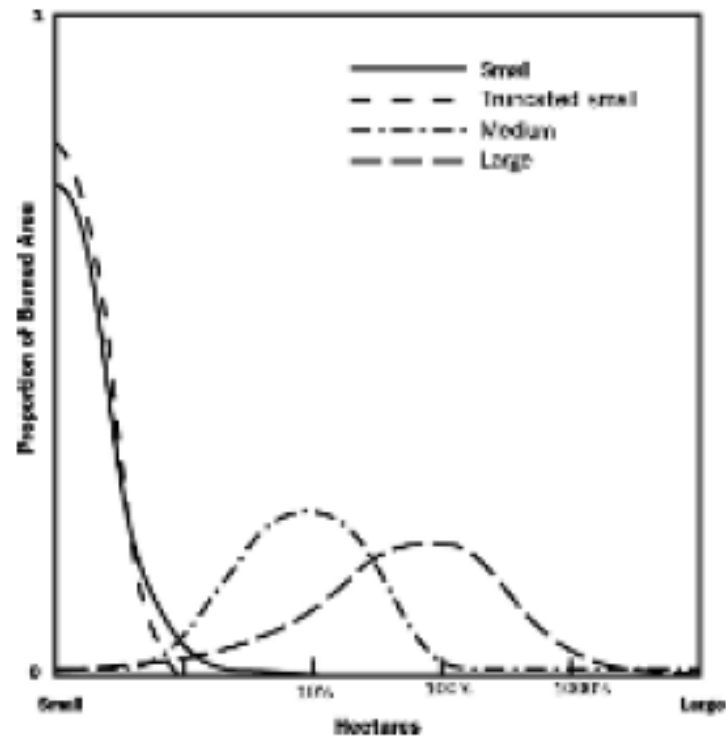


FIGURE 4.9. Fire regime distributions for size. Small, truncated small, medium, and large fire size regimes are displayed.

ECOLOGIA DO FOGO

REGIME DE FOGO E ANÁLISE DE FREQUÊNCIA

- **Fogos pequenos:** a maior parte da área queimada distribui-se por fogos < 10 ha, com os fogos grandes a ser responsáveis por uma pequena fracção da área queimada. Comum em áreas de paisagem muito fragmentada, com pequenas manchas de vegetação vulnerável ao fogo. Por exemplo, áreas de policultura complexa e zonas de interface rural-urbano.

- **Fogos pequenos, truncada:** toda a área queimada se distribui por fogos pequenos, de área < 1 ha. Característica de áreas com combustível muito descontínuo, como concelhos de áreas metropolitanas de Lisboa e Porto.

Fogos médios: a maioria da área queimada distribui-se por fogos de tamanho médio, de 10 a 1.000 ha. Ocorrem fogos maiores e menores, mas representam uma fracção pequena da área queimada total. Este padrão é característico de ecossistemas com manchas de vegetação combustível com dimensão limitada e de paisagens com barreiras naturais, como rios e afloramentos rochosos.

ECOLOGIA DO FOGO

REGIME DE FOGO E ANÁLISE DE FREQUÊNCIA

- **Fogos grandes:** A maioria da área concentra-se em fogos > 1000 ha, com fogos menores a representar uma pequena proporção da área queimada total. Este padrão é típico de ecossistemas que ocupam áreas extensas com cargas elevadas de combustível e forte continuidade horizontal. Os pinhais e matagais do centro de Portugal correspondem a esta categoria.

ECOLOGIA DO FOGO

REGIME DE FOGO E ANÁLISE DE FREQUÊNCIA

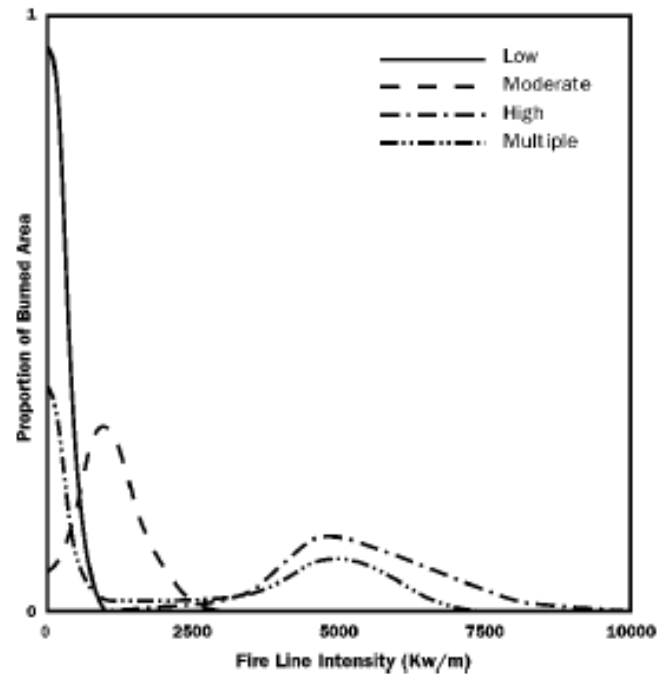


FIGURE 4.11. Fire regime distributions for fireline intensity. Fire regimes include low-, moderate-, high-, and multiple-intensity distribution curves.

ECOLOGIA DO FOGO

REGIME DE FOGO E ANÁLISE DE FREQUÊNCIA

- **Baixa intensidade de linha de fogo:** a maior parte da área corresponde a fogos de baixa intensidade, com comprimentos de chama $< 1,2$ m e intensidade < 346 kW.m⁻¹. Uma pequena proporção da área arde com intensidade moderada a alta. É possível usar ferramentas manuais para atacar o fogo à cabeça e nos flancos. O fogo mantém-se à superfície, consumindo vegetação do sub-bosque. Este padrão de intensidade é comum em prados de herbáceas anuais, montados e áreas recém-queimadas.
- **Moderada intensidade de linha de fogo:** a maior parte da área arde em fogos de intensidade moderada, com comprimentos de chama de 1,2m a 2,4m e intensidades de linha de fogo de 346 a 1,730 kW.m⁻¹. O fogo é demasiado intenso para ataque directo à cabeça, com ferramentas manuais. O fogo tende a permanecer à superfície, mas pode consumir quase todo o combustível desse estrato. É comum em matagais com carga moderadas de combustível e no sub-bosque de pinhais e eucaliptais.

ECOLOGIA DO FOGO

REGIME DE FOGO E ANÁLISE DE FREQUÊNCIA

- **Alta intensidade da linha de fogo:** a maior parte da área queimada é afectada por fogos de intensidade alta a muito alta, $> 1.730 \text{ kW.m}^{-1}$ e com comprimentos de chama $> 2,4\text{m}$. Uma pequena proporção da área queimada pode arder a intensidade moderada e baixa. Ocorrem fogos de copos, ateamento de focos secundários por projecção de fagulhas, e episódios de propagação muito rápida. Estas intensidades normalmente resultam no completo consumo e mortalidade da vegetação. Ocorre em pinhais e eucaliptais com elevada continuidade vertical do combustível e em matagais com elevada carga de combustível.
- **Múltipla intensidade de linha de fogo:** a maior parte da área queimada tem fogos de dois tipos principais: fogos de superfície, de baixa intensidade e fogos de copos, de alta intensidade. Uma pequena proporção da área pode arder em fogos de intensidade moderada ou muito alta. É comum em paisagens com ecossistemas diversificados, ou em florestas com diversos graus de intensidade de gestão silvícola.

ECOLOGIA DO FOGO

REGIME DE FOGO E ANÁLISE DE FREQUÊNCIA

- A análise quantitativa da frequência do fogo foi inicialmente aplicada a dados dendrocronológicos, cartográficos e de sedimentos lacustres de carvão. Hoje em dia, já existem séries temporais de imagens de satélite suficientemente longas para suportar este tipo de análise, em regiões com alta frequência de fogo.
- Imagine-se uma quadrícula com 1000 quadrados (manchas de vegetação, ou povoamentos florestais). Cada quadrado envelhece em incrementos de um ano até que arde, voltando então a sua idade a zero anos.
- Se todos os povoamentos ardessem aos 100 anos, obter-se-ia uma **distribuição rectangular** de idades dos povoamentos, após um período finito de tempo.

ECOLOGIA DO FOGO

REGIME DE FOGO E ANÁLISE DE FREQUÊNCIA

- Mas, se em vez de todos os povoamentos arderem aos 100 anos, arder uma % constante do nº de povoamentos em cada classe de idade, obtém-se uma distribuição **exponencial negativa** das idades.
- Se a queima afectar preferencialmente os povoamentos mais velhos, relativamente aos mais novos, emerge uma distribuição de idades segundo uma função de **Weibull**.
- Os estudos quantitativos apoiam-se nestes dois últimos modelos paramétricos. As distribuições cumulativas dos intervalos entre fogos para a Weibull e a exponencial negativa são dadas por:

$$F(t) = 1 - e^{-(t/b)^c} \quad t > 0, b > 0, c \geq 1 \quad \text{Weibull}$$

$$F(t) = 1 - e^{-(t/b)} \quad \text{exponencial negativa}$$

ECOLOGIA DO FOGO

REGIME DE FOGO E ANÁLISE DE FREQUÊNCIA

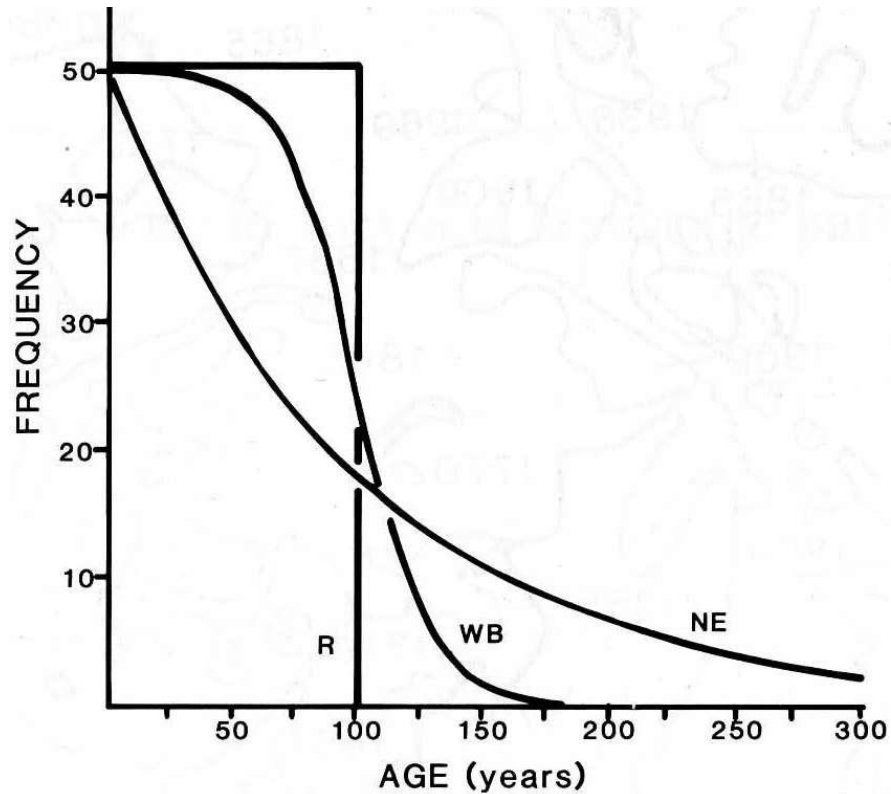


Figure 6.2. The time-since-fire distribution for a rectangular (R), negative exponential (NE) and Weibull (WB) distribution. All distributions have the same average fire frequency.

ECOLOGIA DO FOGO

REGIME DE FOGO E ANÁLISE DE FREQUÊNCIA

- Nas equações, t é o tempo, b e c são os parâmetros de escala e de forma: b é a recorrência do fogo, em anos, ou o intervalo entre fogos que é excedido 36.79% do tempo; c controla a forma da distribuição e é adimensional. Quando $c = 1$, a função de Weibull converte-se na exponencial negativa.
- $F(t)$ é a frequência de ocorrência de intervalos entre fogos menores que a idade t , ou seja, é a mortalidade cumulativa devida ao fogo.
- A densidade de probabilidade da distribuição dos intervalos entre fogos é:

$$f(t) = \frac{dF(t)}{dt} = \frac{ct^{c-1}}{b^c} e^{-\left(\frac{t}{b}\right)^c} \quad \text{Weibull}$$

$$f(t) = \frac{1}{b} e^{-\left(\frac{t}{b}\right)} \quad \text{exponencial negativa}$$

ECOLOGIA DO FOGO

REGIME DE FOGO E ANÁLISE DE FREQUÊNCIA

- Esta distribuição dá a frequência de ocorrência de fogos durante o intervalo $t-1$ a t , sendo, portanto, a frequência de mortalidade numa classe de idade específica.
- A distribuição (cumulativa) do tempo desde o último fogo, $A(t)$, é o complemento de $F(t)$, ou seja, a frequência de não-ocorrência de um fogo até à idade t .

$$A(t) = 1 - F(t) = e^{-\left(\frac{t}{b}\right)^c} \quad \text{Weibull}$$

$$A(t) = e^{-\frac{t}{b}} \quad \text{exponencial negativa}$$

- $A(t)$ é a probabilidade de sobrevivência, sem fogo, até ao tempo t .

ECOLOGIA DO FOGO

REGIME DE FOGO E ANÁLISE DE FREQUÊNCIA

- A distribuição dos intervalos entre fogos, $f(t)$, pode expressar-se como o produto entre duas distribuições:

$$f(t) = \lambda(t).A(t)$$

- $f(t)$ é o produto da probabilidade de sobrevivência até à idade t , $A(t)$, pelo perigo (*hazard*) de queima, $\lambda(t)$, durante esse intervalo. A função de *hazard* é:

$$\lambda(t) = \left(-\frac{1}{A(t)}\right)\left(\frac{dA(t)}{dt}\right) = \frac{ct^{c-1}}{b^c} \quad \text{Weibull}$$

$$\lambda(t) = \frac{1}{b} \quad \text{exponencial negativa}$$

ECOLOGIA DO FOGO

REGIME DE FOGO E ANÁLISE DE FREQUÊNCIA

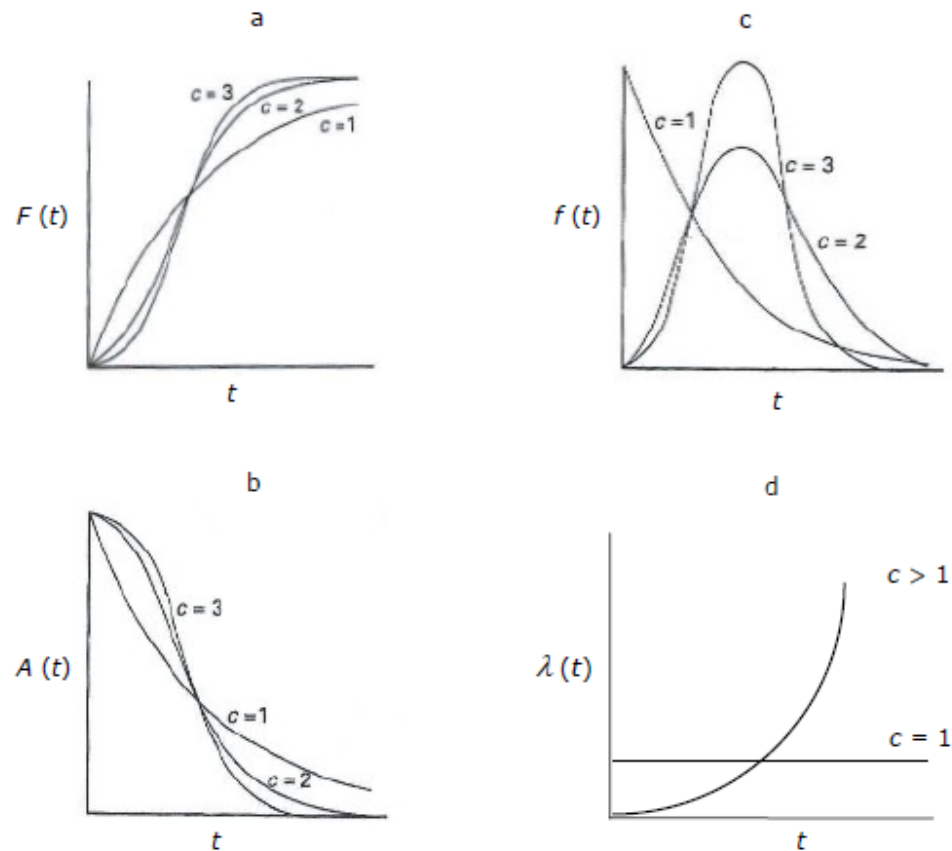


Figura 13. a) Distribuição Cumulativa da Mortalidade, $F(t)$, b) Distribuição do Tempo Pós-Fogo, $A(t)$, c) Distribuição do Intervalo entre Fogos, $f(t)$ e d) Função do Perigo de Queima, $\lambda(t)$, para diferentes valores do parâmetro c (forma) e com o parâmetro b (escala) constante (adaptado de Whelan, 1995).

ECOLOGIA DO FOGO

REGIME DE FOGO E ANÁLISE DE FREQUÊNCIA

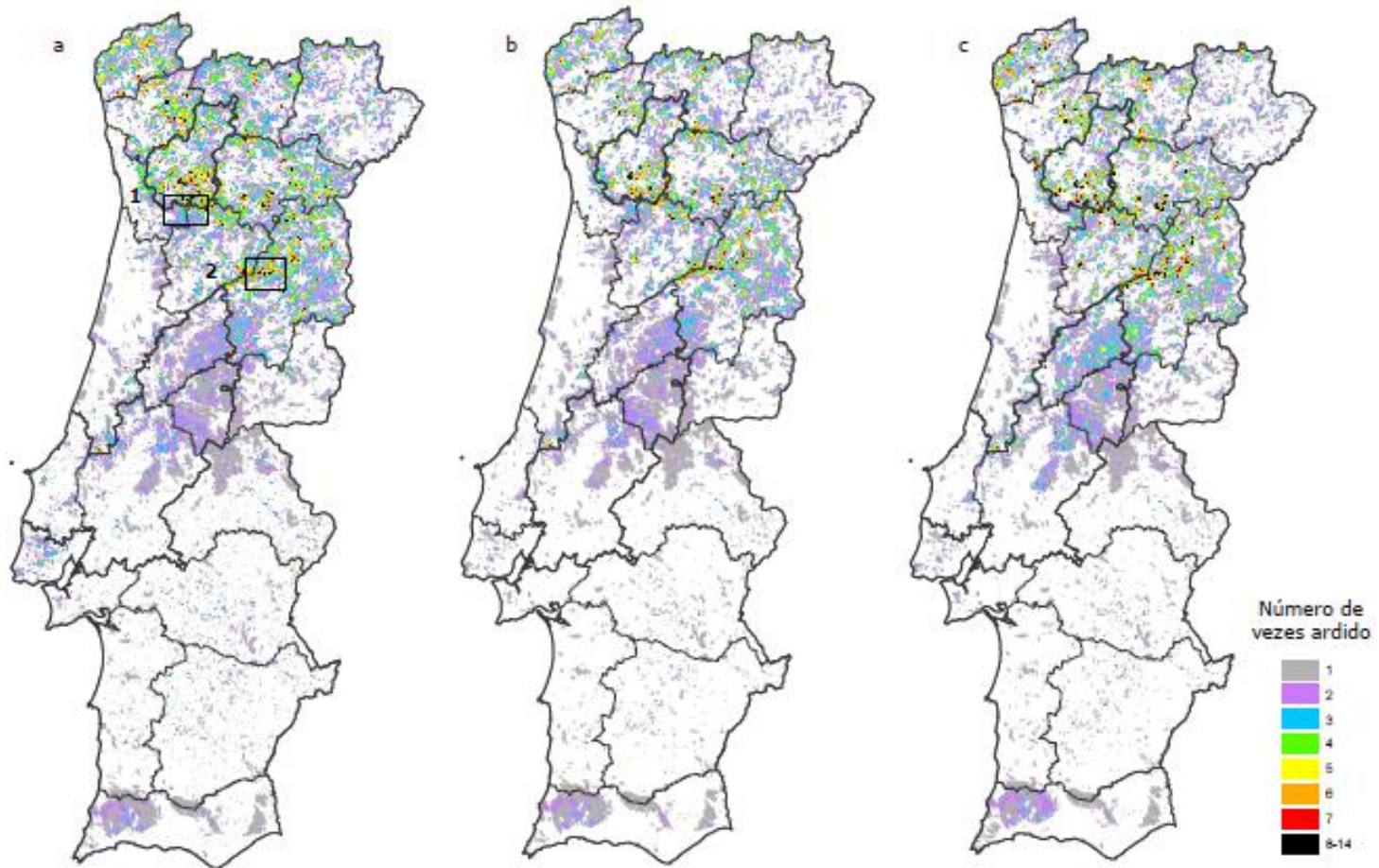


Figura 23. Frequência de ocorrência do fogo entre: a) 1984-2005 (fogos superiores a 5 ha), b) 1984-2005 (fogos superiores a 35 ha), c) 1975-2005 (fogos superiores a 35 ha).

ECOLOGIA DO FOGO

REGIME DE FOGO E ANÁLISE DE FREQUÊNCIA

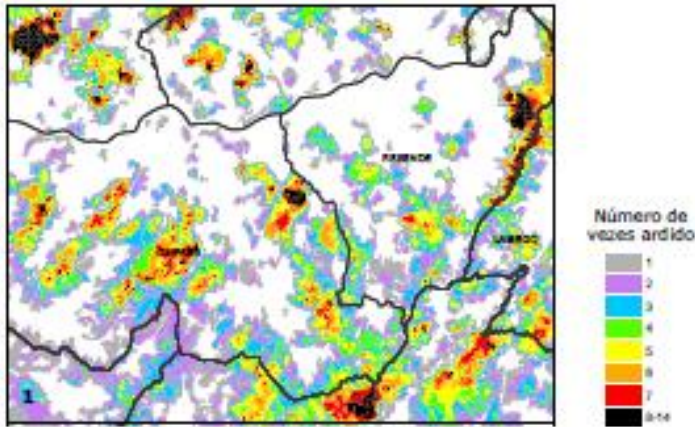


Figura 24. Pormenor de uma zona na confluência das regiões do Tâmega, AMP e Entre e Dão-Lafões. As linhas pretas mais finas representam os limites dos concelhos com nomes, enquanto as linhas mais grossas representam os limites das regiões PROF.

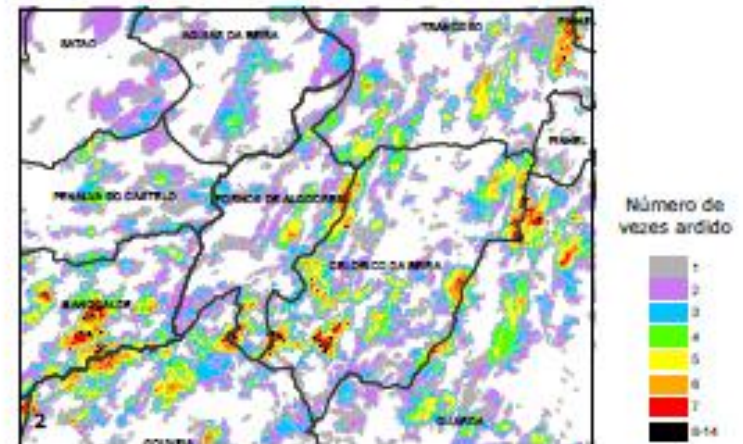


Figura 25. Pormenor de uma zona entre as regiões de Dão-Lafões e da Beira Interior Norte. As linhas pretas mais finas representam os limites dos concelhos com os respectivos nomes, enquanto as linhas mais grossas representam os limites das regiões PROF.

ECOLOGIA DO FOGO

REGIME DE FOGO E ANÁLISE DE FREQUÊNCIA

Quadro 9. Estimativas dos parâmetros *c* e *b*, da equação de Weibull, por região PROF e série cronológica.

Regiões	1984-2005 (fogos superiores a 5 ha)		1984-2005 (fogos superiores a 35 ha)				1975-2005 (fogos superiores a 35 ha)					
	(1)		(2)		(2)		(3)		(3)			
	IC	ICI	IC	ICI	IC	ICI	IC	ICI	IC	ICI		
	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>b</i>
Alto Minho	1,79	7,88	1,36	18,92	1,84	8,23	1,39	20,57	1,64	9,26	1,22	23,75
Baixo Minho	1,72	6,70	1,26	18,27	1,77	6,96	1,26	20,80	1,62	8,12	1,10	27,24
Barroso e Padrela	1,75	8,13	1,34	21,59	1,76	8,27	1,34	22,95	1,58	9,61	1,19	27,36
Nordeste	1,86	9,24	1,44	36,09	1,88	9,51	1,45	40,87	1,71	10,26	1,22	51,25
AMP e Entre Douro e Vouga	2,08	10,87	1,64	25,66	2,27	11,55	1,76	27,02	1,93	12,13	1,42	30,78
Tâmega	1,61	6,86	1,22	16,44	1,61	7,09	1,21	18,07	1,52	8,16	1,08	22,67
Douro	1,68	7,54	1,33	18,10	1,69	7,72	1,33	19,29	1,66	8,16	1,15	25,72
Centro Litoral	1,99	10,35	1,47	43,85	2,02	10,38	1,47	45,18	1,88	11,89	1,29	62,57
Dão-Lafões	1,85	7,63	1,38	19,17	1,88	7,80	1,39	19,99	1,69	8,86	1,20	25,31
Beira Interior Norte	1,66	7,78	1,34	19,60	1,67	7,93	1,34	20,35	1,61	8,69	1,18	25,44
Pinhal Interior Norte	2,36	12,51	2,16	25,55	2,46	12,75	2,23	25,59	2,15	13,60	1,84	26,64
Pinhal Interior Sul	2,92	13,48	2,29	29,36	3,02	13,60	2,35	29,40	2,55	15,02	1,70	43,43
Beira Interior Sul	1,54	10,94	1,37	60,14	1,54	11,22	1,38	63,17	1,48	12,27	1,11	100,59
Oeste	1,78	10,27	1,42	50,37	2,11	11,20	1,62	44,28	1,96	13,35	1,55	46,36
Ribatejo	2,19	12,11	1,74	38,70	2,27	12,35	1,79	39,06	1,99	14,40	1,49	49,18
Alto Alentejo	1,68	13,30	1,52	105,71	1,70	13,85	1,57	112,64	1,77	16,11	1,34	179,07
AML	1,55	9,08	1,19	84,26	1,78	9,48	1,26	127,06	2,02	11,35	1,21	120,08
Alentejo Central	1,34	10,06	1,20	251,05	1,37	10,45	1,24	235,73	1,38	11,45	1,01	602,37
Alentejo Litoral	2,55	12,47	1,76	137,48	2,47	12,69	1,75	164,18	2,59	18,30	1,78	170,45
Baixo Alentejo	1,66	10,58	1,24	227,64	1,74	10,80	1,25	234,14	1,70	11,00	1,04	604,20
Algarve	2,29	10,35	1,44	66,89	2,39	10,44	1,46	67,39	2,15	15,25	1,45	69,42
Portugal	1,68	8,47	1,29	28,86	1,71	8,73	1,31	30,36	1,62	9,98	1,16	37,92

ECOLOGIA DO FOGO

REGIME DE FOGO E ANÁLISE DE FREQUÊNCIA

- O *hazard* de queima corresponde à taxa instantânea de mortalidade dos povoamentos, ou manchas de vegetação. $\lambda(t)$ descreve os processos que determinam as distribuições de frequência e define o modo como a inflamabilidade varia com a idade do povoamento.
- A análise de frequência do fogo inclui outros conceitos, como o **ciclo de fogo**, já antes definido. A **percentagem anual de queima** (PAQ) é a % da área de estudo que arde por unidade de tempo e a **frequência de fogo** (FF) é a probabilidade de um povoamento arder, por unidade de tempo:

$$APB = FF = \frac{1}{b\Gamma\left(\frac{1}{c} + 1\right)} \quad \text{Weibull}$$

$$APB = FF = \frac{1}{b} \quad \text{exponencial negativa}$$

ECOLOGIA DO FOGO

REGIME DE FOGO E ANÁLISE DE FREQUÊNCIA

- Pode usar-se a APB para converter a distribuição dos intervalos de tempo desde o último fogo numa distribuição de idade dos povoamentos na paisagem, $A^*(t)$:

$$A^*(t) = FF \cdot e^{-\left(\frac{t}{b}\right)^c}$$

Weibull

$$A^*(t) = FF \cdot e^{-\frac{t}{b}}$$

exponencial negativa

- A média de idade dos povoamentos na paisagem é dada pelo centróide da distribuição.

ECOLOGIA DO FOGO

REGIME DE FOGO E ANÁLISE DE FREQUÊNCIA

- Outra questão interessante é o cálculo da probabilidade de uma árvore sobreviver até à idade reprodutiva. A **probabilidade, P , de um fogo durante o período n** é:

$$P = 1 - \left(1 - \frac{1}{b}\right)^n$$

onde b é o ciclo de fogo e n a idade de 1ª reprodução

- Esta relação pode ser quantificada para alguns ciclos de fogo e espécies comuns em Portugal. Por exemplo, Oliveira et al. (2000) consideram que a produção de semente do *P. pinaster* se torna viável a partir dos 20 anos, enquanto que Oliveira (2008) calculou ciclos de fogo de cerca de 30 anos para a Beira Interior Norte, Pinhal Interior Norte e Pinhal Interior Sul:

$$P = 1 - \left(1 - \frac{1}{30}\right)^{20} = 0.49$$