

Os elementos estruturais das folhas de gramíneas do Pantanal influenciam na sua inflamabilidade?

Leal, João G. R. F.^{1*}; Scremin-Dias, Edna¹

1 – Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (Instituto de Biociências), Campo Grande (Mato Grosso do Sul), Brasil

*jgabriel.rfl@gmail.com

Abstract

Fire is a critical ecological factor in the formation of plant characteristics and vegetation dynamics in ecosystems like the Pantanal, where the interaction between fire and flooding creates unique selective pressures. This study investigates the anatomical composition of three grass species (*Andropogon bicornis*, *Axonopus leptostachyus*, and *Paspalum wrightii*) and evaluates their relationship with flammability. Structural characteristics, such as lignified tissues (SCR), non-lignified sheath cells (SHR), bulliform cells (BCR), chlorophyll parenchyma (CPR), and regular parenchyma (RPR), were analyzed using morphoanatomical techniques. Multivariate analyses (PERMANOVA and paired PERMANOVA) revealed significant interspecific differences in structural characteristics and distinct patterns among the flammability groups. The species in the Fast-Burning group exhibited higher proportions of lignified tissues, contradicting our alternative hypothesis. These findings provide new insights into the relationship between grass anatomy and flammability, emphasizing the role of anatomical characteristics in fire-related ecological strategies. This study contributes to the understanding of fire ecology in the Pantanal and supports the importance of anatomical studies in fire-prone ecosystems.

Keywords: Grass anatomy, flammability, fire ecology, Pantanal, lignified tissues.

Resumo

O fogo é um fator ecológico crítico na formação de características das plantas e na dinâmica da vegetação em ecossistemas como o Pantanal, onde a interação entre fogo e inundação cria pressões seletivas únicas. Este estudo investiga a composição anatômica de três espécies de gramíneas (*Andropogon bicornis*, *Axonopus leptostachyus* e *Paspalum wrightii*) e avalia sua relação com a inflamabilidade. Características estruturais, como

32 tecidos lignificados (SCR), células de bainha não lignificadas (SHR), células buliformes
33 (BCR), parênquima clorofiliano (CPR) e parênquima regular (RPR), foram analisadas
34 usando técnicas morfoanatomias. Análises multivariadas (PERMANOVA e
35 PERMANOVA pareada) revelaram diferenças interespecíficas significativas em
36 características estruturais e padrões distintos entre os grupos de inflamabilidade. As
37 espécies no grupo de Queima Rápida exibiram proporções mais altas de tecidos
38 lignificados, contrariando nossa hipótese alternativa. Esses achados fornecem novas
39 percepções sobre a relação entre a anatomia das gramíneas e a inflamabilidade,
40 enfatizando o papel das características anatômicas nas estratégias ecológicas relacionadas
41 ao fogo. Este estudo contribui para a compreensão da ecologia do fogo no Pantanal e
42 apoia a importância dos estudos anatômicos em ecossistemas propensos a incêndios.

43 **Palavras-chave:** anatomia de gramíneas, inflamabilidade, ecologia do fogo,
44 Pantanal, lignina.

45 **Introdução**

46 O fogo é um evento abiótico capaz de moldar as características das comunidades
47 vegetais há mais de 420 milhões de anos (Glasspool et al. 2004). Uma vez que a
48 transformação das paisagens é uma característica inerente ao fogo, ele atua como filtro
49 seletivo que favorecem traços funcionais de resistência, recuperação e recrutamento das
50 espécies vegetais (Emerson and Gillespie 2008). Além disso, o fogo é um elemento
51 multidimensional, ou seja, seus efeitos sobre a vegetação variam de acordo com as
52 especificidades do regime de fogo local (Keeley et al. 2011) e também com a
53 inflamabilidade distinta entre as populações vegetacionais que pode influenciar ou ser
54 influenciada pelo regime de fogo (He et al. 2011; Pausas et al. 2012).

55 O Pantanal brasileiro, planície de alagamento sazonal, abrange área de quase
56 140.000 km² tem a maior parte de suas áreas coberta por campos, intercalados por
57 vegetação lenhosa que varia de entre savanas e florestas (Pott et al. 2011; da Silva et al.
58 2021). Em áreas alagáveis, incêndios naturais são eventos comuns e que levam a mudanças
59 estruturais nas comunidades e na diversidade da vegetação (Heinl et al. 2008; Rocha et
60 al. 2015; Heim et al. 2019).

61 As gramíneas desempenham um papel crucial nas formações vegetacionais do
62 Pantanal devido a sua abundância, adaptabilidade aos ciclos de inundação e seca, e
63 capacidade influenciar o solo e os padrões de sucessão vegetal (Freitas et al. 2010).

64 Espécies do gênero *Axonopus* e *Andropogon* são abrangentes em áreas sujeitas a
65 inundações sazonais e sua dominância molda a estrutura de comunidades vegetais criando
66 habitats para outras espécies vegetais e animais (Freitas et al. 2010). Além disso, as
67 populações de gramíneas podem aumentar ou diminuir após distúrbios de fogo e
68 pastoreio, sua capacidade de resiliência ou invasão é influenciada pela intensidade e
69 frequência do distúrbio, além de fatores climáticos e componentes inerentes à
70 inflamabilidade das espécies vegetais (Santos et al. 2008).

71 A inflamabilidade, devido à grande produção de biomassa seca das gramíneas,
72 funciona como combustível leve, facilitando a ignição e propagação do fogo em
73 ecossistemas tropicais (Vieira and Mochel Filho 2009). Sua ampla distribuição e rápida
74 regeneração aumentam a frequência e intensidade dos incêndios, com impacto direto na
75 estrutura da vegetação e no ciclo de nutrientes. Além disso, sua inflamabilidade é um
76 elemento crucial no manejo de queimadas controladas, que podem prevenir incêndios
77 descontrolados, mas demandam estratégias cuidadosas para preservar a biodiversidade
78 local (Ziller and Galvão 2002).

79 Uma vez que a inflamabilidade das plantas pode determinar o comportamento do
80 fogo (Bond and Van Wilgen 1996; Beckage et al. 2009), é conhecer os componentes que
81 caracterizam a inflamabilidade vegetal. Apesar da existência de estudos que avaliem a
82 variação interespecífica na inflamabilidade vegetal (Scarff and Westoby 2006; Murray et
83 al. 2013; Simpson et al. 2015; Grootemaat et al. 2015), não existem dados quanto à
84 variação anatômica entre gramíneas e suas respectivas inflamabilidades. Por isso,
85 entender o papel dos tecidos vegetais na capacidade de queima das espécies vegetais é
86 fundamental, já que pode fornecer informações importantes na caracterização da
87 inflamabilidade das gramíneas (Simpson et al. 2015).

88 A lignina desempenha um papel crucial na inflamabilidade das plantas,
89 funcionando como um agente termoisolante devido à sua alta resistência térmica (B Prieur
90 et al., 2016). Além disso, a estrutura química da lignina dificulta a degradação térmica
91 (Podkościelna et al. 2020).

92 Aqui avaliamos o quantitativo proporcional dos tecidos constituintes dos
93 mesófilos de espécies, cujas folhas possuem alto poder inflamável e queima rápida
94 (*Andropogon bicornis* L. e *Paspalum wrightii* Hitchc. & Chase) comparando com uma
95 espécie cujas folhas são muito resistentes à queima (*Axonopus leptostachyus* (Flüggé)

96 Hitchc). Nossa hipótese é que as espécies de queima rápida possuem menor proporção de
97 lignina em relação a espécie mais resistente à queima devido à capacidade termoisolante
98 da lignina.

99 **Metodologia**

100 Em áreas com distintos histórico de inundação e fogo, no Pantanal, foram coletadas
101 forrageiras para estudos bromatológicos e para testes de inflamabilidade das espécies dos campos
102 alagáveis. As espécies estudadas foram identificadas por especialistas, e nos foram fornecidas
103 folhas já desidratadas, remanescentes dos estudos citados. O terço médio de três folhas de três
104 indivíduos por espécie, totalizando 27 folhas que foram reidratadas em água destilada quente e
105 posteriormente desidratadas em série etílica e armazenadas em álcool 70%.

106 Foram selecionadas duas espécies que queimam rápido *Andropogon bicornis* L. (capim-
107 rabo-de-burro, capim-rabo-de-boi, capim-vassoura) e ocorrem em Campo sazonalmente
108 inundável; Campo limpo, bordas de lagoas e *Paspalum wrightii* Hitchc. & Chase (Macega-
109 branca) com ocorrência em campos, campos sazonalmente inundáveis, estas espécies atingem
110 temperaturas mais altas e, aparentemente, possuem ignição em menor temperatura.
111 Semelhantemente, selecionamos uma espécie muito resistente à queima: *Axonopus leptostachyus*
112 (Flüggé) Hitchc. (Capim-duro) que ocorre em savanas sazonalmente inundáveis; campo cerrado,
113 cerrado e cerrado sujo.

114 Fragmentamos as folhas armazenadas em álcool 70% para infiltrar e emblocá-las em
115 historesina de acordo com o protocolo Kraus e Arduin, 1997. Em seguida, seccionamos os
116 materiais emblocados em micrótomo rotativo Leica RM2145. Transferimos as secções vegetais
117 para lâminas histológicas e realizamos a coloração em azul de toluidina (Kraus and Arduin 1997).

118 Posteriormente, realizamos a captura de imagens das lâminas histológicas por meio de
119 microscópio fotônico Leica DMLB (Leica Microsystem, Alemanha), acoplado ao sistema de
120 captura de imagem e câmera fotográfica Leica DC 300F (Leica Microsystem, Alemanha).

121 Subsequente à captura de imagens, mensuramos um total de cinco medidas na região da
122 nervura central: área total (TA), parênquima regular (RP), esclerênquima e demais tecidos
123 lignificados (SC), parênquima clorofiliano (CP) e células da bainha (SH).

124 A partir da tabela de medidas sintetizada no *software* Excel, calculamos as proporções
125 dos tecidos mensurados de acordo com a fórmula:

126
127
128
129
130
131
132
133
134
135
136
137
138
139
140
141
142
143
144
145
146
147
148
149
150
151
152
153
154

$$R = \frac{T}{A}$$

R: proporção do tecido de interesse

T: área do tecido de interesse (μm^2)

A: área total fotografada (μm^2)

Assim, obtemos as proporções de parênquima regular (RPR), tecidos lignificados (SCR), parênquima clorofiliano (CPR) e células da bainha (SHR). Em seguida, importamos e analisamos os dados na linguagem de programação R version 4.4.1 (2024-06-14 ucrt) dentro do ambiente de desenvolvimento integrado (IDE) RStudio 2024.09.0+375 "Cranberry Hibiscus".

Com a finalidade de respeitar as características dos nossos dados e maximizar a confiabilidade dos nossos resultados, performamos testes preliminares para verificar a normalidade da distribuição dos dados, por meio do teste de Shapiro-Wilk e, quando necessário o teste de Levene para determinar a homogeneidade da variância entre as amostras.

Após os testes preliminares, realizamos o teste de PERMANOVA multivariada para revelar a significância entre as variações estruturais e a divisão de espécies e posteriormente ao agrupamento em espécies de queima rápida e resistentes à queima. Em seguida, uma PairWise PERMANOVA foi realizada para identificarmos a significância das variâncias dos pares de espécies.

Com a intenção de avaliar a influência de cada estrutura vegetal entre as espécies Kruskal-Wallis e teste post-hoc de Dunn às variáveis que não apresentavam distribuição normal e teste ANOVA com teste post hoc de Tukey HSD para as variáveis que seguiram distribuição normal dos dados.

Ao testar a relação entre as estruturas individualizadas e os grupos de inflamabilidade, utilizamos o teste Wilcoxon nos casos sem distribuição normal dos dados e teste T student para variáveis cuja normalidade das amostras foi atendida.

155

Resultados

156

Caracterização anatômica

157

158

159

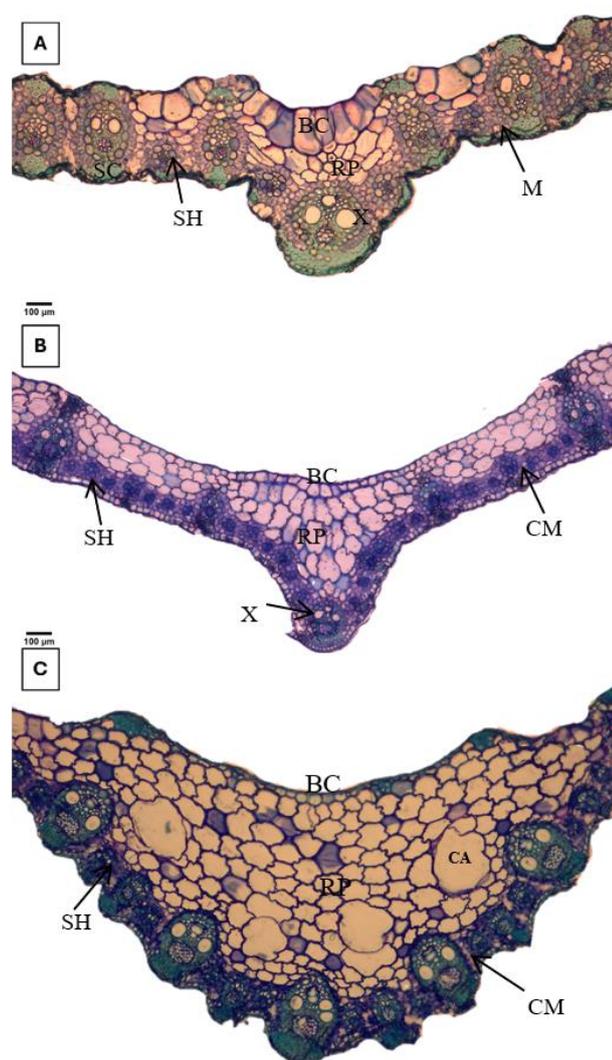
160

161

162

163

Observamos que as plantas apresentam diferenças anatômicas notáveis que facilmente as distinguem entre si. Notáveis células buliformes estão dispostas na face adaxial na nervura central em *A. bicornis* e se alternam entre porções de esclerênquima lateralmente aos feixes vasculares ao longo da lâmina foliar (Fig. 1A). Estas células não foram visualizadas em *A. leptostachyus* e *P. wrightii*, no entanto, ocorrem algumas células epidérmicas com volume ligeiramente maior às demais na nervura central e na face adaxial destas duas espécies (Fig. 1B e 1C).



164

165

Figura 1 - Imagens representativas dos cortes anatômicos das espécies objeto de estudo na região da nervura central. A - *Andropogon bicornis*, B - *Axonopus leptostachyus*, C - *Paspalum wrightii*. X - Xilema, SC - esclerênquima, ST - estômatos, CA - cavidades aeríferas, SH - células de bainha, CM - células de mesofilo, BC - células buliformes.

166 O parênquima regular é abundante na nervura central e representa cerca de 50%
167 da região, entretanto, sua distribuição ao longo da lâmina foliar pode variar entre as
168 espécies (Fig. 1), em menor quantidade em *A. bicornis*, e em pequenas porções ao longo
169 do mesofilo principalmente abaixo das células buliformes (Fig. 1A). Logo abaixo da
170 epiderme da face adaxial, as folhas de *A. leptostachyus* possuem parênquima de células
171 volumosas, de formato regular distribuídas em duas ou três camadas uniformes de células
172 ao longo do mesofilo. Nesta espécie o parênquima clorofiliano e as unidades vasculares
173 se dispõem na parte abaxial do mesofilo (Fig. 1B). Entretanto, em algumas folhas
174 avaliadas, a configuração do parênquima regular se assemelha àquela observada em *A.*
175 *bicornis* (Fig. 1A).

176 Para *Paspalum wrightii*, observamos predominância de tecido parenquimático
177 regular na região da nervura central, podendo ocupar até $\frac{3}{4}$ da área total nesta região da
178 folha (Fig. 1C). Nesta região o parênquima regular de *P. wrightii* se destaca por apresentar
179 quatro cavidades aeríferas lisógenas, no entanto, nas demais regiões do mesofilo desta
180 espécie, o parênquima regular se distribui de maneira similar à *A. bicornis* (Fig. 1A).

181 Bainha de feixe lignificada envolve as unidades vasculares das três espécies.
182 Visualizamos esclerênquima exclusivamente ao redor dos feixes vasculares com grupo
183 de fibras na porção adaxial e abaxial dos feixes vasculares. Qualitativamente as diferenças
184 dos tecidos entre as três espécies ocorrem, além da quantidade de parênquima no mesofilo
185 de *A. leptostachyus*, nas quantidades de esclerênquima presentes nas unidades vasculares.
186 Outrossim, também observamos a formação de pequenas massas de esclerênquima no
187 extremo oposto aos feixes vasculares da nervura central interrompendo a epiderme da
188 face adaxial em *P. wrightii* (Fig. 1C).

189 **Análise estatística geral**

190 Encontramos diferenças nas quantificações comparando os atributos das três
191 espécies avaliadas de gramíneas de acordo com suas respectivas proporções teciduais (F
192 = 4.56, $p < 0.001$, $R^2 = 0.22$).

193 A análise revelou 22% da variação total nos dados explicada pelas diferenças
194 estruturais dentre as espécies. Isso indica uma associação clara entre composição
195 anatômica e as espécies analisadas (Figura 2).

196

197

198
199
200

Tabela 1 - Médias das proporções das estruturas anatômicas (SCR: esclerênquima, SHR: bainha não lignificada, BCR: células buliformes não lignificadas, CPR: parênquima clorofiliano, RPR: parênquima regular) para as três espécies de gramíneas analisadas: *Andropogon bicornis*, *Axonopus leptostachyus* e *Paspalum wrightii*.

201

Espécie	SCR	SHR	BCR	CPR	RPR
<i>Andropogon bicornis</i>	0.292	0.0445	0.0815	0.184	0.183
<i>Axonopus leptostachyus</i>	0.0635	0.0793	0.0919	0.186	0.283
<i>Paspalum wrightii</i>	0.149	0.0492	0.0121	0.146	0.487

202

Na análise Pairwise PERMANOVA evidenciou diferenças significativas entre as espécies, com ênfase ao comparar *A. bicornis* e *P. wrightii* ($p = 0,003$; $R^2 = 0,507$).

203

204

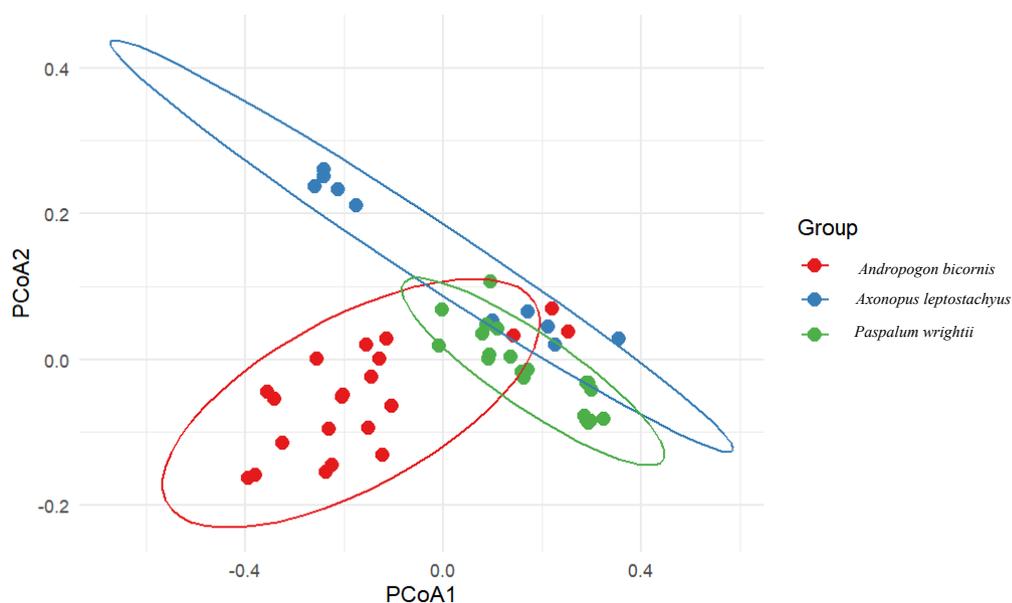
Andropogon bicornis também se diferenciou significativamente de *Axonopus*

205

leptostachyus ($p = 0.006$). De forma semelhante, *A. leptostachyus* e *P. wrightii*

206

apresentaram diferenças significativas entre si, com $p = 0,015$).



207

208

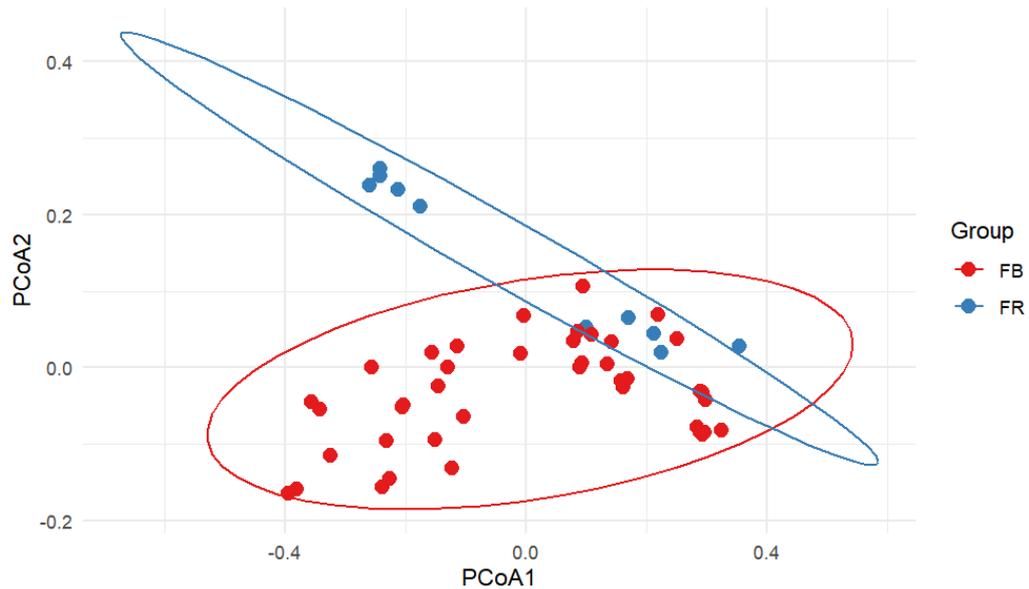
Figura 2 – Gráfico PCoA demonstrando o agrupamento das espécies com base na sua variação estrutural.

209

A PERMANOVA multivariada aplicada à relação entre os grupos de inflamabilidade e às estruturas anatômicas revelou uma significância entre as variações

210

211 na composição anatômica das espécies classificadas em queima rápida (*A. bicornis* e *P.*
212 *wrightii*) e resistente à queima (*A. leptostachyus*), com valor $p = 0,035$ e variância total
213 explicada em 7,56% (Fig. 3).



214

215 Figura 3 - Gráfico PCoA demonstrando o agrupamento das amostras de queima rápida (FB) e resistente a
216 queima (FR)

217 **Análise por Estruturas Individuais entre espécies**

218 Os testes utilizados revelaram significância nas diferenças na composição
219 estrutural das espécies para todas as variáveis analisadas ($p < 0,05$). Por isso, com o
220 objetivo de entender como cada tecido vegetal atua sobre a distinção entre as espécies,
221 testes post hoc de Dunn, quando teste Kruskal-Wallis foi aplicado, e o teste post hoc de
222 Tukey HSD, no caso de uso da ANOVA, foram realizados e seus respectivos valores de p
223 foram sintetizados na Tabela 1.

224

225

226

227

228

229

230 Tabela 2- Resultados dos valores de p dos testes estatísticos post-hoc (Dunn e Tukey HSD) para comparação
 231 das proporções estruturais entre pares de espécies. **SCR**: proporção de células lignificadas. **SHR**: proporção de bainha
 232 não lignificada. **BCR**: proporção de células buliformes. **CPR**: parênquima clorofiliano. **RPR**: parênquima regular.

PARES DE ESPÉCIES	SCR (TESTE DUNN)	SHR (TESTE DUNN)	BCR (TESTE DUNN)	CPR (TUKEY HSD)	RPR (TESTE DUNN)
ANDROPOGON					
BICORNIS VS AXONOPUS	0.00001	0.026	0.001	0.500	0.714
LEPTOSTACHYUS					
ANDROPOGON					
BICORNIS VS PASPALUM	0.00004	0.100	0.0003	0.0643	0.00004
WRIGHTII					
AXONOPUS					
LEPTOSTACHYUS VS PASPALUM WRIGHTII	0.00010	0.077	0.0197	0.1419	0.0584

233

234 A tabela 1 revela que, dentre todos os pares de espécies, as proporções de tecidos
 235 lignificados (SCR) exerceram maior significância na diferenciação das espécies, seguidas
 236 da proporção de células buliformes (BCR), apresentando valores $p < 0,05$ para todos os
 237 pares de espécies. Isso indica que SCR e BCR são as variáveis estruturais mais eficazes
 238 para diferenciar as espécies (Fig. 4A, 3D).

239 As proporções de células não lignificadas da bainha (SHR) e parênquima
 240 regular (RPR) revelam diferenças significativas em pares específicos, indicando que suas
 241 contribuições são mais localizadas (Fig. 4C, 3E).

242 A proporção de parênquima clorofiliano (CPR) não indica significância,
 243 sugerindo não ser uma característica relevante para separar espécies (Fig. 4B).

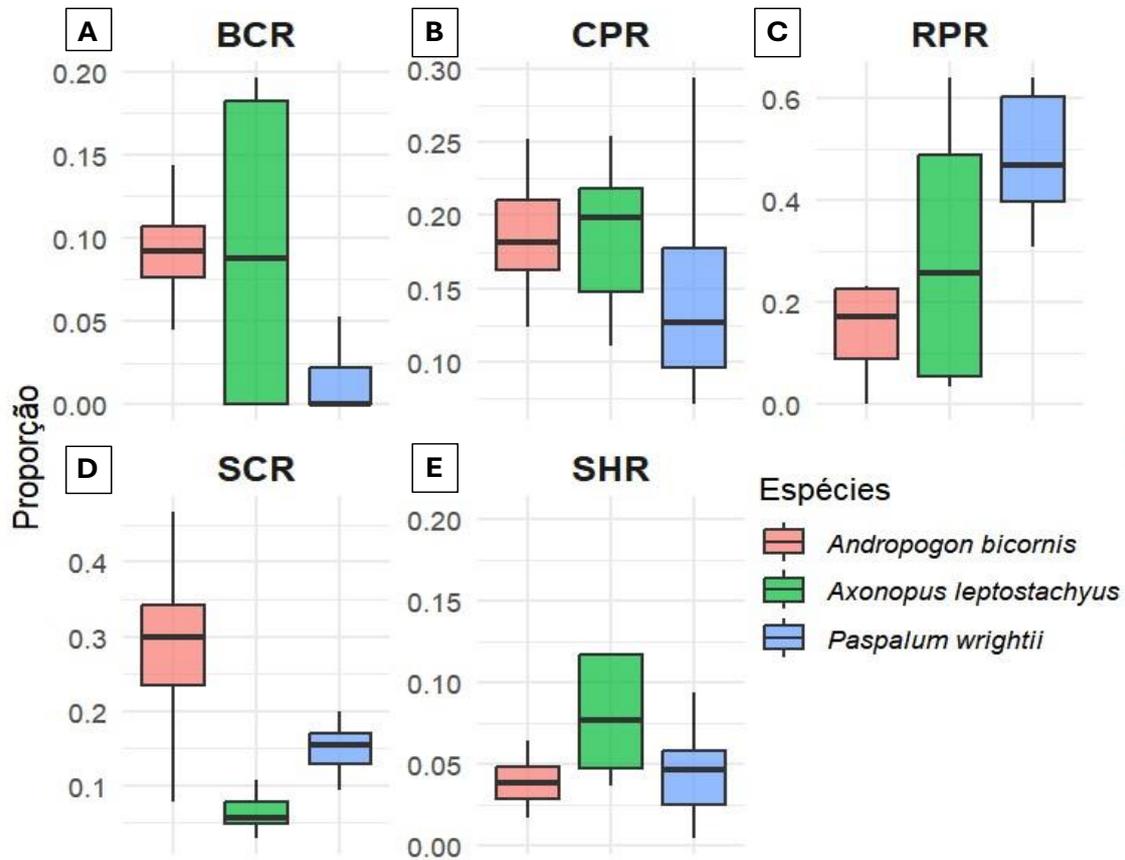


Figura 4 - Gráficos de boxplot ilustrando a variação das proporções das estruturas anatômicas (A - **BCR**: células buliformes não lignificadas, B- **CPR**: parênquima clorofiliano, C - **RPR**: parênquima regular, D - **SCR**: tecidos lignificados, E - **SHR**: células da bainha não lignificadas,) entre as espécies *Andropogon bicornis* (vermelho), *Axonopus leptostachyus* (verde) e *Paspalum wrightii* (azul).

244 **Análises por estruturas individuais entre grupos de**
 245 **inflamabilidade**

246 Considerando a comparação entre dois grupos independentes e a normalidade de
 247 cada variável analisada, revelada pelo teste de Shapiro-Wilk, determinamos o teste de
 248 Wilcoxon como mais adequado para analisar amostras que não apresentam distribuição
 249 normal (BCR, RPR, SCR e SHR) ($p < 0,05$). Por outro lado, as proporções de células
 250 buliformes seguem uma distribuição normal e apresentam variâncias homogêneas
 251 reveladas pelo teste de Levene ($p = 0,6437$). Portanto, segue os critérios compatíveis com
 252 o teste T student de variâncias homogêneas.

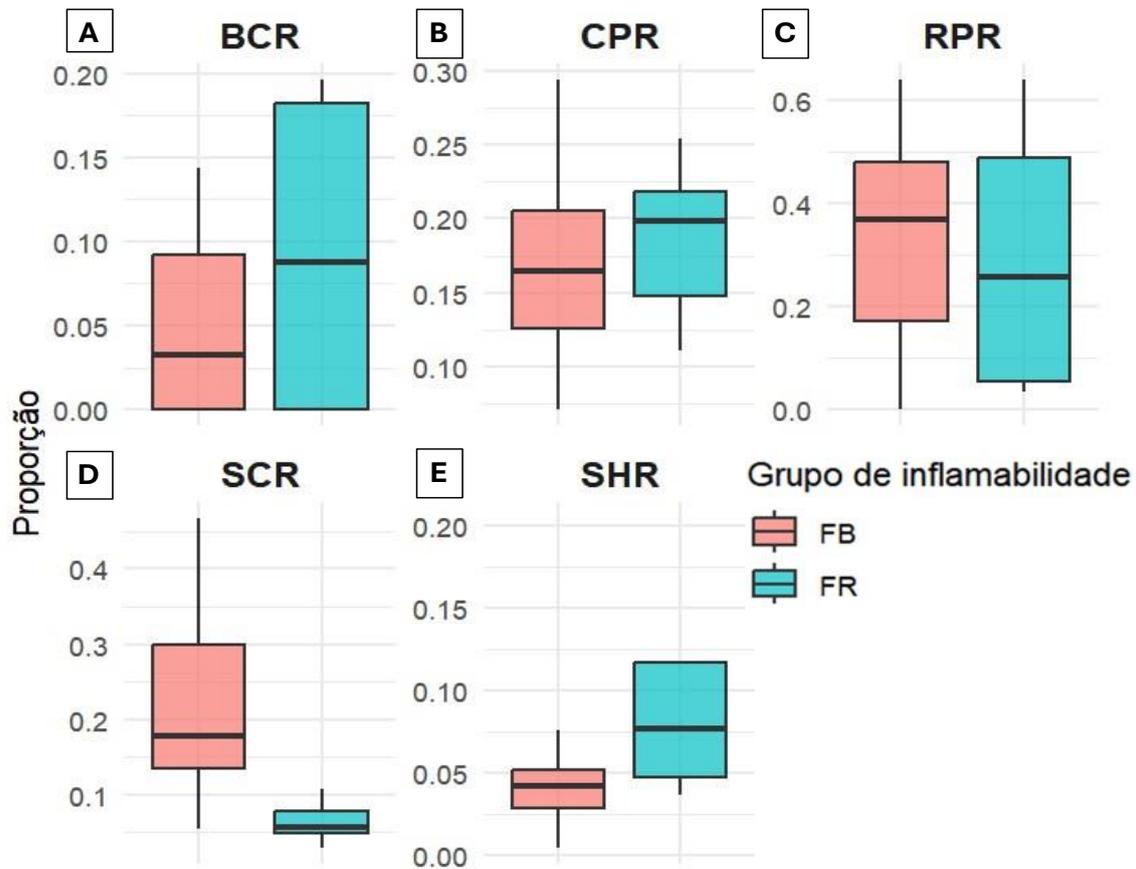


Figura 5 - Gráficos de boxplot ilustrando a variação das proporções das estruturas anatômicas (A - BCR: células buliformes não lignificadas, B- CPR: parênquima clorofiliano, C - RPR: parênquima regular, D - SCR: tecidos lignificados, E - SHR: células da bainha não lignificadas,) entre os grupos de inflamabilidade queima rápida (FB em rosa) e resistência à queima (FR em ciano).

254 Os testes Wilcoxon e T student apontaram diferenças estatisticamente
 255 significativas entre os grupos de inflamabilidade quanto às medianas de SCR ($p = 1,518e-$
 256 08) e SHR ($p = 0,006719$) revelando-as como estruturas norteadoras no agrupamento das
 257 espécies por capacidade de inflamabilidade (Fig. 5). De forma contrária, as demais
 258 proporções estruturais (BCR, CPR e RPR) não demonstraram diferenças significativas
 259 entre os grupos de inflamabilidade ($p < 0,05$).

260 **Discussão**

261 Apesar da anatomia foliar qualitativa de *Andropogon bicornis*, *Axonopus*
 262 *leptostachyus* e *Paspalum wrightii*, não ter sido objeto deste estudo, as folhas
 263 apresentaram distintos padrões de distribuição dos tecidos vegetais para as espécies
 264 estudadas. Estes dados preliminares, indicam que a anatomia qualitativa pode sim
 265 consistir em traços funcionais que explicariam diferenças na inflamabilidade das

266 espécies. Estes traços precisam ser melhores estudos, agregando maior número de
267 espécies com distintas taxas de inflamabilidade.

268 Além da distinção entre as espécies observada na caracterização anatômica, ao
269 analisar as diferenças na proporção das estruturas anatômicas mensuradas em relação às
270 espécies componentes do objeto de estudo, os nossos resultados corroboraram as
271 diferenças interespecíficas, reforçando a variabilidade anatômica das gramíneas e, em
272 consequência disso, possibilidade de múltiplas respostas às condições ambientais pelas
273 espécies.

274 Dentre as estruturas que diferem as espécies entre si, destacamos as proporções de
275 células lignificadas (esclerênquima e xilema) devido à significância estatística notória.
276 Essas estruturas, associadas à rigidez e suporte mecânico das folhas, influenciam a
277 inflamabilidade, o que contraria nossa hipótese alternativa corroborada pela característica
278 retardante da lignina na transferência de calor (B Prieur et al. 2016; Podkościelna et al.
279 2020).

280 Ao testar a influência do esclerênquima nos grupos inflamabilidade,
281 testemunhamos que *Andropogon bicornis* e *Paspalum wrightii*, componentes do grupo de
282 queima rápida, apresentam proporções mais elevadas de esclerênquima, diferenciando-se
283 consistentemente de *Axonopus leptostachyus*, espécie resistente à queima.

284 A partir deste resultado, rejeitamos a hipótese alternativa de que o grupo de
285 queima rápida demonstraria menor proporção de lignina em relação ao grupo de
286 resistência à queima.

287 A presença de cavidades aeríferas na nervura central de *Paspalum wrightii* pode
288 ser relevante para a inflamabilidade da planta devido à essencialidade do oxigênio para a
289 ignição (Jian et al. 2013).

290 Podemos considerar, como consequência deste resultado, que a inflamabilidade
291 das espécies também pode ser influenciada por fatores que não estruturais como a
292 produção de metabólitos secundários inflamáveis como lipídeos totais e taninos (Crispim
293 et al. 2003), ressaltando a necessidade de estudos complementares que considerem a
294 microquímica das gramíneas na avaliação da inflamabilidade. Analisar um ou mesmo dois
295 componentes apenas podem não abranger a complexidade da inflamabilidade
296 vegetal (Anderson 1970).

297 Ademais, inconsistências nas análises de inflamabilidade em escala foliar
298 sublinham que fatores acima desta escala como a quantidade de biomassa e densidade são
299 determinantes na inflamabilidade na escala de indivíduos (Simpson et al. 2015).

300 Nossos resultados sugerem que apesar de seu papel retardante, a lignina não
301 impede a rápida combustão de *Andropogon bicornis* e *Paspalum wrightii* e outros
302 componentes que extrapolam a escala anatômica exercem influência determinante na
303 distinção das espécies em grupos de inflamabilidade.

304 **Agradecimentos**

305 À Fundação de Apoio ao Desenvolvimento do Ensino, Ciência e Tecnologia do Estado de
306 Mato Grosso do Sul (FUNDECT), ao Instituto do Meio Ambiente de Mato Grosso do Sul
307 (IMASUL), ao PELD Pantanal, à Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (UFMS),
308 pelo fomento e apoio ao desenvolvimento deste trabalho.

309 **Bibliografia**

- 310 Anderson HE (1970) Forest fuel ignitibility. *Fire Technol* 6:312–319.
311 <https://doi.org/10.1007/BF02588932>
- 312 B Prieur, Prieur B, M. Meub, et al (2016) Phosphorylation of lignin to flame retard
313 acrylonitrile butadiene styrene (ABS). *Polymer Degradation and Stability*
314 127:32–43. <https://doi.org/10.1016/j.polymdegradstab.2016.01.015>
- 315 Beckage B, Platt WJ, Gross LJ (2009) Vegetation, fire, and feedbacks: a disturbance-
316 mediated model of savannas. *Am Nat* 174:805–818.
317 <https://doi.org/10.1086/648458>
- 318 Bond WJ, Van Wilgen BW (1996) *Fire and Plants*. Springer Netherlands, Dordrecht
- 319 Crispim S, Cardoso EL, Rodrigues C, Júnior WB (2003) Chemical composition in dry
320 matter in field of rangelands submitted burning, Pantanal, Mato Grosso do Sul
321 state, Brazil. *Archivos Latinoamericanos de Producción Animal* 11:
- 322 da Silva JR, da Silva Matos D, Boaretto AG, et al (2021) Fire tolerance strategies in
323 woody species from Pantanal riparian forests involve phenolic compounds and
324 structure of the inner bark. *Flora* 281:151865
- 325 Emerson BC, Gillespie RG (2008) Phylogenetic analysis of community assembly and
326 structure over space and time. *Trends Ecol Evol* 23:619–630.
327 <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.07.005>
- 328 Freitas D a. FD, Cardoso EL, Santos SA, et al (2010) Micronutrientes no solo sob
329 diferentes fitofisionomias no Pantanal da Nhecolândia, Mato Grosso do Sul.

- 330 Glasspool IJ, Edwards D, Axe L (2004) Charcoal in the Silurian as evidence for the
331 earliest wildfire. *Geology* 32:381. <https://doi.org/10.1130/G20363.1>
- 332 Grootemaat S, Wright IJ, van Bodegom PM, et al (2015) Burn or rot: leaf traits explain
333 why flammability and decomposability are decoupled across species. *Funct Ecol*
334 29:1486–1497
- 335 He T, Lamont BB, Downes KS (2011) *Banksia* born to burn. *New Phytol* 191:184–196.
336 <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03663.x>
- 337 Heim RJ, Hölzel N, Heinken T, et al (2019) Post-burn and long-term fire effects on plants
338 and birds in floodplain wetlands of the Russian Far East. *Biodivers Conserv*
339 28:1611–1628
- 340 Heinl M, Sliva J, Tacheba B, Murray-Hudson M (2008) The relevance of fire frequency
341 for the floodplain vegetation of the Okavango Delta, Botswana. *African Journal*
342 *of Ecology* 46:350–358. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2007.00847.x>
- 343 Jian G, Chowdhury S, Sullivan K, Zachariah MR (2013) Nanothermite reactions: Is gas
344 phase oxygen generation from the oxygen carrier an essential prerequisite to
345 ignition? *Combustion and Flame* 160:432–437.
346 <https://doi.org/10.1016/j.combustflame.2012.09.009>
- 347 Keeley JE, Pausas JG, Rundel PW, et al (2011) Fire as an evolutionary pressure shaping
348 plant traits. *Trends in Plant Science* 16:406–411.
349 <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.04.002>
- 350 Kraus JE, Arduin M (1997) *Manual básico de métodos em morfologia vegetal*
- 351 Murray BR, Hardstaff LK, Phillips ML (2013) Differences in Leaf Flammability, Leaf
352 Traits and Flammability-Trait Relationships between Native and Exotic Plant
353 Species of Dry Sclerophyll Forest. *PLOS ONE* 8:e79205.
354 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0079205>
- 355 Pausas JG, Alessio GA, Moreira B, Corcobado G (2012) Fires enhance flammability in
356 *Ulex parviflorus*. *New Phytologist* 193:18–23. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03945.x>
357
- 358 Podkościelna B, Wnuczek K, Goliszek M, et al (2020) Flammability Tests and
359 Investigations of Properties of Lignin-Containing Polymer Composites Based on
360 Acrylates. *Molecules* 25:5947. <https://doi.org/10.3390/molecules25245947>
- 361 Pott A, Oliveira A, Damasceno-Junior G, Silva J (2011) Plant diversity of the Pantanal
362 wetland. *Braz J Biol* 71:265–273. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842011000200005>
363
- 364 Rocha M, Santos Júnior CC, Damasceno-Júnior GA, et al (2015) Effect of fire on a
365 monodominant floating mat of *Cyperus giganteus* Vahl in a neotropical wetland.
366 *Braz J Biol* 75:114–124

- 367 Santos SA, Pott A, Pott V, et al (2008) Respostas das plantas após diferentes distúrbios
368 no Pantanal: estudo de caso de algumas forrageiras. *Revista Brasileira de*
369 *Agroecologia* 3:
- 370 Scarff FR, Westoby M (2006) Leaf litter flammability in some semi-arid Australian
371 woodlands. *Functional Ecology* 20:745–752. [https://doi.org/10.1111/j.1365-](https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01174.x)
372 [2435.2006.01174.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01174.x)
- 373 Simpson KJ, Ripley B, Christin P, et al (2015) Determinants of flammability in savanna
374 grass species. *The Journal of Ecology* 104:138–148. [https://doi.org/10.1111/1365-](https://doi.org/10.1111/1365-2745.12503)
375 [2745.12503](https://doi.org/10.1111/1365-2745.12503)
- 376 Vieira MMM, Mochel Filho WJE (2009) Influência dos fatores abióticos no fluxo de
377 biomassa e na estrutura do dosel. *ARCH ZOOTEC* 59:15–24.
378 <https://doi.org/10.21071/az.v59i232.4904>
- 379 Ziller SR, Galvão F (2002) A DEGRADAÇÃO DA ESTEPE GRAMÍNEO-LENHOSA
380 NO PARANÁ POR CONTAMINAÇÃO BIOLÓGICA DE *Pinus elliotii* E *P.*
381 *taeda*. *FLORESTA*. <https://doi.org/10.5380/rf.v32i1.2348>
- 382