

Universidade de Évora - Escola de Ciências e Tecnologia

Mestrado em Biologia da Conservação

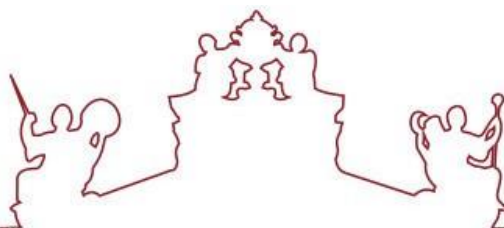
Dissertação

Ardeu a Mata da Margarça! - efeitos e consequências do fogo na Flora e Vegetação.

João Miguel Silva Alves

Orientadora / Celeste Maria Martins Santos e Silva

Évora 2020



Universidade de Évora - Escola de Ciências e Tecnologia

Mestrado em Biologia da Conservação

Dissertação

Ardeu a Mata da Margarça! - efeitos e consequências do fogo na Flora e Vegetação.

João Miguel Silva Alves

Orientadora / Celeste Maria Martins Santos e Silva

Évora 2020

Agradecimentos

Com a realização desta Dissertação chega também o fim de mais uma importante etapa da minha vida académica, e que não teria sido possível sem a intervenção e apoio das seguintes pessoas às quais seguem o meu agradecimento.

À Professora Doutora Celeste Santos-Silva por orientar este trabalho e pela confiança que depositou em mim, bem como por todo o tempo, esforço, apoio e dedicação imposto no mesmo, assim como as valiosas sugestões e correções.

Ao ICNF – Instituto da Conservação da Natureza e das Florestas – por ter permitido a realização deste trabalho na Mata Nacional da Margaraça.

Aos meus colegas e amigos, Bruno Natário, Francisco Barreto, Mário Saramago e Nuno Gomes, que me acompanharam nas saídas de campo, e que sempre demonstraram boa disposição e apoio durante todo o processo de amostragens.

Um agradecimento para a minha família e amigos pelo apoio e incentivo e por se demonstrarem sempre presentes nos bons e maus momentos. E por fim, um agradecimento especial à minha namorada pelos conselhos, paciência e por ser o meu apoio em todos os momentos da minha vida.

Índice

Agradecimentos	3
Resumo/Abstract.....	5
Introdução Geral	6
A Floresta e Sucessão Ecológica	6
Perturbações na Floresta.....	7
O Fogo como perturbação.....	7
Medição da impetuosidade do Fogo.....	10
A Severidade – Normalized Burn Ratio (NBR)	11
O Fogo e a Vegetação.....	13
Plantas com regeneração vegetativa	13
Plantas com regeneração seminal.....	14
A Serra do Açor e a pressão humana	15
Métodos	16
Área de estudo	16
Bioclima	17
Flora e Vegetação	18
Amostragem	19
Effect of fire on plant communities of the Mata da Margarça Laurisilva forest	20
Abstract	20
Introduction.....	21
Material and methods.....	22
Description of the study area and sampling sites	22
Biological sampling.....	23
Environmental variables.....	23
Statistical analysis.....	24
Results	25
General Data.....	25
Biological analysis.....	28
Environmental analysis.....	31
Discussion	33
Conclusion	36
References.....	36
Supplementary files.....	40
Considerações Finais	47
Referências	48

Resumo

A Mata Nacional da Margaraça, uma floresta da Laurissilva, localizada no centro de Portugal, sofreu um incêndio, em outubro de 2017, que afetou cerca de 90% da sua área. Este estudo, executado entre os anos de 2018-2019, focou-se no levantamento de dados da flora e vegetação com o intuito de os relacionar com a severidade do fogo. Foram registadas 87 espécies divididas entre os diferentes tipos biológicos das plantas. A diversidade e cobertura vegetal variou entre áreas queimadas e não queimadas, com uma diminuição das espécies florestais e aumento das ruderais dos graus mais baixos para os mais elevados de severidade do fogo. A abundância e riqueza de espécies apresentou uma correlação elevada com os graus de severidade do fogo, exibindo diferenças significativas entre áreas não queimadas, áreas pouco queimadas e áreas moderada e intensamente queimadas.

Mata Da Margaraça burned down – fire effects and consequences on flora and vegetation

Abstract

Mata Nacional da Margaraça, a Laurissilva forest, located in the central region of Portugal, suffered a fire in October 2017, which affected 90% of its area. This study, conducted between 2018-2019, focused on collecting flora and vegetation data with the purpose of relate them to fire severity. A total of 87 species were recorded, divided among the different life forms. Plant diversity and composition varied between burnt and unburned areas, with a decrease in forest species with increase in severity and an increase in ruderal species with increase in fire severity. Species abundance and richness where highly correlated with fire severity, showing significant differences between unburned, slightly, moderate and intensively burned areas.

Introdução Geral

A Floresta e Sucessão Ecológica

Segundo a Food and Agricultural Organization of the United Nations (FAO, 2015), as florestas são cruciais para o bem-estar da Humanidade por representarem os alicerces da vida na Terra. As florestas têm um papel fundamental nas condições climáticas, nos recursos hídricos e no solo. Representam ainda uma fonte de diversos recursos, como madeira, alimento, habitat para variados seres vivos, sendo potenciais locais de lazer (FAO, 2000). Definir o que é um povoamento florestal é complexo, devido aos diversos significados que esta palavra pode apresentar em diferentes áreas geográficas, como por exemplo, floresta, bosque, savana, parque (Newton, 2007), ou até mesmo montado. A FAO (2015), definiu como florestas, áreas superiores a 0,5 ha, com uma cobertura arbórea acima de 10 %, em que as árvores possuem mais de 5 m de altura, ou conseguem atingir essa dimensão *in situ*.

Independentemente do significado da palavra floresta, sabe-se que esta é constituída por vegetação que está sujeita a constantes mudanças, denominadas sucessões (Tansley, 1935). De acordo com a teoria de sucessão sugerida por Clements (1916), em determinadas condições climáticas, uma dada comunidade de plantas desenvolve-se num solo “nu”, através de etapas progressivas, culminando com o domínio dos macrofanerófitos, que têm a capacidade de persistir e “ganhar” a competição pela luz. Tansley (1935), redefiniu a sucessão como um processo não apenas progressivo, mas também regressivo.

Os fatores que ocasionam alterações na flora e vegetação podem ser intrínsecos a estas, produzindo uma sucessão autogénica, ou pelo contrário, serem extrínsecos (p. ex. catástrofes naturais, incêndios, etc.) sucedendo então uma sucessão alogénica. Sendo assim, as sucessões que ocorrem durante a colonização de um solo “nu” são progressivas e estão associadas principalmente a fatores autogénicos, já as sucessões que ocorrem durante uma perturbação são regressivas, e estão em grande parte associadas a fatores alogénicos, apesar de ambos os fatores estarem presentes em todas as sucessões (Tansley, 1935). Num ecossistema, coexistem comunidades em diferentes estádios de sucessão (Johnson, 1972). Durante um período de alterações ambientais, a sequência de espécies que surgem e desaparecem num local irá seguir uma ordem de sucessão. As espécies que se encontram na fase inicial são denominadas pioneiras, e são as que aparecem em primeiro lugar, já as espécies que se encontram nas fases finais de uma sucessão, são denominadas espécies clímax, sendo as últimas a aparecer e as primeiras a desaparecer quando ocorre uma perturbação (Walker & Alberstadt, 1975). A

tendência natural de uma determinada comunidade é a de atingir o clímax (Tansley, 1935). A sucessão primária inicia-se quando um novo local fica disponível, sendo as espécies pioneiras as primeiras a estabelecer-se, modificando e melhorando o meio para que outras espécies ocorram, até se atingir o estágio de clímax (Clements, 1916). A sucessão secundária ocorre num local onde já existiu anteriormente vegetação clímax que foi alterada devido à ação de uma perturbação (Tansley, 1935), sendo por isso, similar à sucessão primária com a diferença de ocorrer mais rapidamente.

Perturbações na Floresta

Numa floresta é possível observar o efeito das perturbações a diferentes escalas, desde pequenas aberturas criadas pela morte de árvores, que levam a fases de regeneração da abertura, a grandes aberturas criadas por vários fatores externos como o fogo e o vento, que levam ao início de uma sucessão secundária (Runkle, 1985). Iversen (1956) demonstrou, através do estudo dos poléns, que o Homem teve um papel fulcral na modificação da floresta, ao abater e queimar as árvores, convertendo as florestas em campos de cereais e pastagens para o gado. Muitas das espécies que encontramos, a partir do momento em que o Homem começou a cultivar, não resultam de um processo natural, e tendem a desaparecer com o cessar da agricultura num determinado local. Com esta prática, o Homem permitiu o aumento da biodiversidade nas áreas florestais (Götmark, 1992), revelando-se as práticas agrícolas como um fator de incremento e manutenção da biodiversidade (Vera, 2000). Para preservar a biodiversidade é necessário manter todos os estádios da sucessão, principalmente os estádios finais, que contrastam bastante em termos da sua composição e estrutura, com os restantes estádios (Franklin, 1988).

O Fogo como perturbação

Os fogos têm um papel importante nos biomas terrestres, podendo mesmo ser o principal fator de distúrbio dos ecossistemas (Certini, 2005). Dependendo do grau de impetuosidade do fogo, este produz alterações a diversos níveis (hídrico, pedológico, biológico, etc.) que causam flutuações na progressão da vegetação natural (Neary *et al.*, 2005). O fogo tanto pode ser uma ferramenta utilizada pelo Homem para moldar os ecossistemas, como uma perturbação natural. Este agente de perturbação já assolava a Terra muito antes de o Homem ser capaz de o controlar, ocasionado por descargas elétricas que atingiam a vegetação (Pyne,

1982), mas desde que o Homem passou a manipular este elemento, a ocorrência de fogos tem sido muito superior, ultrapassando os casos de ignição natural a nível global (DeBano *et al.*, 1998).

De acordo com Bond *et al.* (2005), o fogo, dependendo da sua frequência, intensidade (*) e severidade (**), modela a fisionomia da paisagem e influencia a composição e estrutura das diversas comunidades do solo. No estudo direcionado por Vandvik *et al.* (2005), um ano após a ocorrência do fogo numa charneca, a riqueza florística diminuiu, mas, nos três anos subsequentes, aumentou para níveis muito superiores aos existentes antes da sua ocorrência. Esta é uma situação que se verifica frequentemente em ecossistemas semelhantes, como constatado por Webb (1998), devido à germinação de sementes em dormência, ao rebrotar de bolbos e rizomas, e a uma maior produção de biomassa, consequência da radiação que atinge o solo e da libertação de nutrientes que estavam anteriormente retidos nas plantas. A libertação de elevadas quantidades de energia durante o incêndio provoca alterações, quer acima do solo, na vegetação existente, influenciando ela própria o comportamento do fogo, quer abaixo do solo, transferindo energia para a manta morta e para a superfície mineral (DeBano *et al.*, 1998).

Estas alterações produzem um forte efeito nas propriedades físicas e químicas do solo, com a depleção da matéria orgânica e nutrientes, a alteração do pH e humidade, deterioração da estrutura do solo, o que potencia o risco erosão e modifica a flora e a vegetação originais (Buscardo *et al.*, 2015). Saliente-se, que alcalinização dos solos, consequência da libertação de catiões de Ca, Mg, K e Na, é um fenómeno comum nas áreas ardidas (Ferreira *et al.*, 2010).

A combustão da vegetação e da manta morta ocasiona a libertação de elevadas quantidades de gases (muitos deles poluentes) para a atmosfera, principalmente CO₂, (Neary *et al.*, 2005), gases esses que são responsáveis pelo efeito de estufa.

A alteração dos processos hidrológicos e a degradação do solo são outros dos efeitos causados por um incêndio. Na camada superficial do solo existe naturalmente matéria orgânica e mineral com propriedades repelentes da água (Fig. 1) (Ferreira *et al.*, 2010). Esta camada com propriedades hidrófobas pode ocorrer devido à dessecação do substrato, à lixiviação de compostos químicos provenientes de fenómenos de escorrência e da atividade microbiana do solo (DeBano, 2000; Doerr *et al.*, 2000). Na verdade, os compostos hidrofóbicos podem ser encontrados em determinados tipos de manta morta, que apresentam quantidades consideráveis de resinas, ceras ou óleos aromáticos, bem como em locais afetados por fogos de

* - Taxa de energia libertada durante as várias fases do fogo

** - Qualificação do impacto do fogo por avaliação da biomassa vegetal

elevada intensidade (Doerr *et al.*, 2000; Ferreira *et al.*, 2000). A ocorrência de um incêndio leva à formação ou à consolidação desta camada hidrófoba, resultado das elevadas temperaturas, que fazem com que os compostos orgânicos hidrófobos sejam vaporizados, e posteriormente transferidos e condensados para zonas mais frias e profundas, acompanhando assim o gradiente de temperatura (DeBano, 2000). O resultado é a existência de uma camada superficial hidrofílica composta por cinzas e partículas minerais, e logo abaixo desta, uma camada com propriedades hidrófobas (Ferreira *et al.*, 2010).

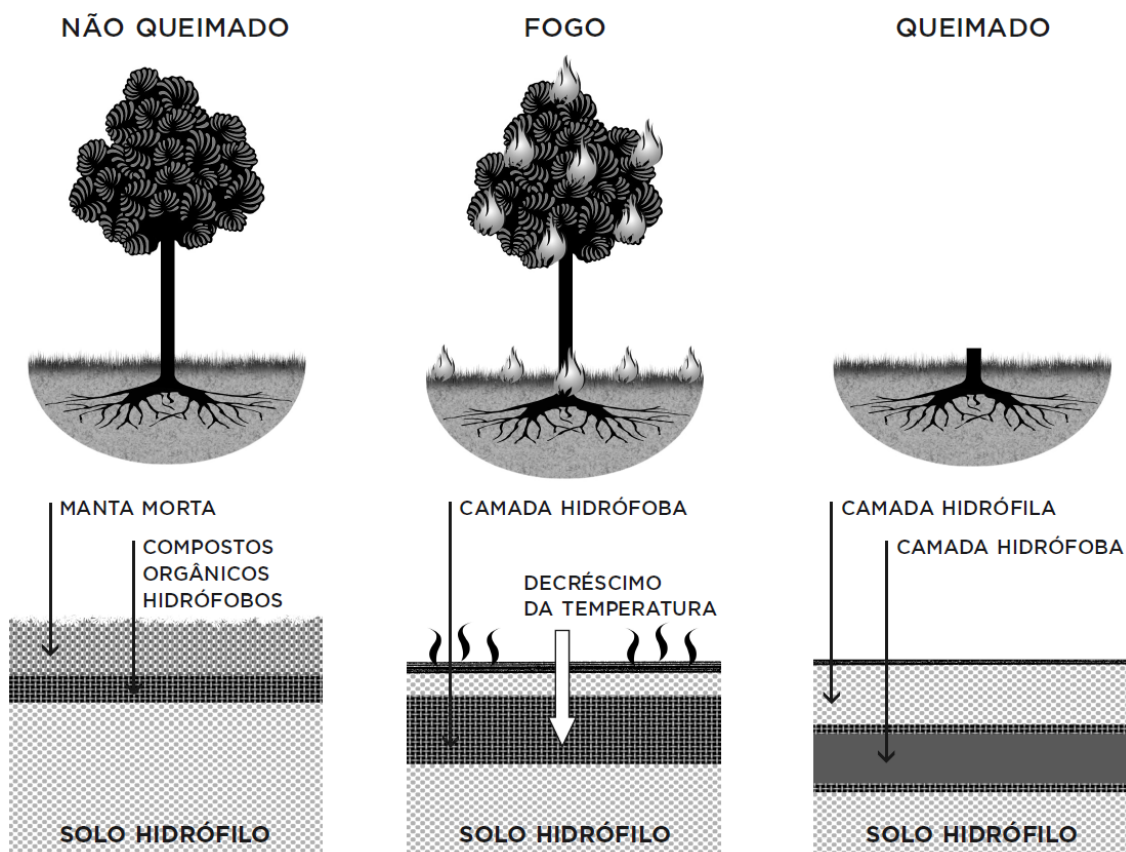


Figura 1 - Formação da camada hidrófoba, após um incêndio de elevada intensidade. Antes do fogo, existem naturalmente na manta morta compostos com propriedades hidrófobas; com a ocorrência de um fogo os compostos vaporizam-se e são transferidos para zonas mais profundas; após o incêndio passa a existir uma camada hidrófoba, e logo acima uma camada hidrófila (rica em nutrientes e cinzas resultantes do fogo) (Adaptado de Ferreira *et al.*, 2010).

Quanto maior for a intensidade de um incêndio, mais profundamente se formará a camada hidrófoba e maior será a quantidade de material hidrofílico à superfície (Ferreira *et al.*, 2010). De acordo com Ferreira *et al.* (2010), numa área florestada, a maior parte dos fluxos de água ocorrem através do solo, diminuindo assim a velocidade de escorrência da água à superfície e permitindo o seu armazenamento. Mas com o aparecimento de uma camada hidrófoba (pós-fogo), estes processos são condicionados drasticamente (Fig. 2), ocasionando o aumento de

fluxo superficial de água, e por sua vez, a erosão da camada hidrófila superficial, posteriormente a erosão da camada hidrófoba e a formação de fendas no solo (DeBano, 2000).

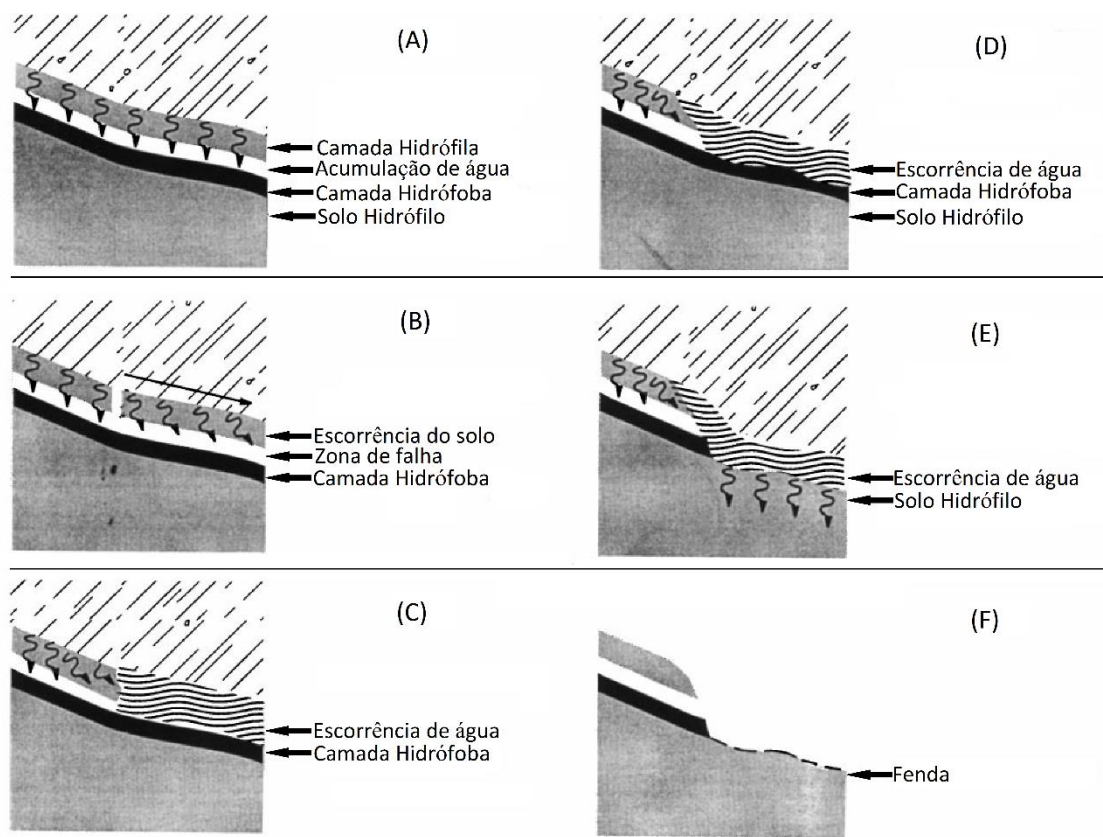


Figura 2 - Formação de fendas resultantes da erosão pós-fogo. (A) saturação de água da camada hidrófila; (B) perda de coesão da camada hidrófoba; (C) erosão da camada hidrófila por escoimento da água; (D) erosão da camada hidrófoba; (E) erosão através da camada hidrófoba e infiltração para o solo hidrófilo; (F) formação de uma fenda (Adaptado de DeBano, 2000).

Medição da impetuosidade do Fogo

Os efeitos do fogo dependem, por isso, da sua intensidade, sendo que esta é influenciada por diversos fatores, como a biomassa vegetal e a qualidade da mesma, a matéria morta presente no solo, o teor de água nas plantas e na manta morta, a temperatura e humidade do ar, a velocidade do vento e a topografia do terreno (Certini, 2005). A severidade é classificada com base no grau de alteração provocada pelo fogo na vegetação e no solo (Escuin *et al.*, 2008), representando a perda da matéria vegetal, acima e abaixo do solo, sendo por isso, considerada uma medida do impacto do fogo (Keeley, 2009; Moreira *et al.*, 2011). Esta medida centra-se em duas componentes: a intensidade e a duração. A intensidade representa a energia libertada durante vários momentos do fogo (Certini, 2005) sendo necessárias diferentes métricas para uma avaliação correta (ex. intensidade da linha de fogo, temperatura, energia radiada, etc.)

(Keeley, 2009). A duração é o tempo decorrido entre o início e o final do fogo, relevante nas consequências quando conjugada com a intensidade, devido à transferência de energia para o solo (Certini, 2005). Por exemplo, num fogo intenso, mas de baixa duração, a transferência de calor para o solo não é elevada, dado que o calor latente da vaporização impede que a temperatura exceda os 95° C (Campbell *et al.*, 1994). Em contrapartida, se a duração do fogo for prolongada e a água presente no solo se evaporar totalmente é possível que a temperatura ascenda aos 850° C (DeBano, 2000).

A Severidade – Normalized Burn Ratio (NBR)

Existem vários métodos para determinar a severidade de um fogo, uns mais tradicionais, outros mais modernos e precisos. Os métodos mais tradicionais, baseiam-se em observações de campo, que se traduzem em índices que combinam a dimensão e intensidade das chamas com o grau de transformação da vegetação e do solo (Keeley, 2009). Estes métodos não são praticáveis em fogos de elevada escala e magnitude, especialmente em territórios com elevada complexidade topográfica, de difícil acesso e com vegetação heterogénea (Escuin *et al.*, 2008). Nestas situações, métodos modernos, que utilizam imagens satélite da área afetada são uma ferramenta valiosa, pois permitem recolher a informação de forma mais segura, rápida e precisa, comparado com o método de observação no campo (Pereira *et al.*, 1999).

Após a passagem de um fogo, o padrão de resposta espectral da vegetação altera-se, devido à destruição da clorofila, carbonização das raízes e do substrato e variação do teor de água no solo (Escuin *et al.*, 2008). Para contabilizar estas alterações, utilizam-se imagens representativas do local antes e após o fogo, comparando-se as alterações que possam ter ocorrido em duas ou mais bandas do espetro (Qi *et al.*, 1994). Através deste procedimento é definido um índice de vegetação, que permite monitorizar variações que possam ocorrer na estrutura, fenologia e nos parâmetros biofísicos da vegetação, devido a uma perturbação (Huete *et al.*, 2002).

Existem vários índices para calcular a severidade, que variam de acordo com comprimento de onda utilizado (Escuin *et al.*, 2008). Os índices de vegetação mais comuns, como é o caso do Normalized Difference Vegetation Index (NDVI), baseiam-se na informação da reflexão da radiação contida na zona próxima do infravermelho (Near-infrared (NIR)) e no vermelho (RED) (Baret & Guyot, 1991), dado que a vegetação saudável reflete um valor significativo na banda NIR, em relação à banda do RED (Escuin *et al.*, 2008). A utilização da banda

RED para avaliar o grau de severidade do fogo não é a mais adequada, pois não é possível, por este método distinguir áreas queimadas, de áreas com vegetação senescente e áreas com elevadas percentagens de “solo nu” (Fig. 3) (Pereira, 1999).



Figura 3 - Representação do grau de reflexão, de acordo com o tipo de vegetação. (V) vegetação verde e saudável; (Q) vegetação queimada; (S) vegetação seca. Em RED a vegetação saudável reflete pouco enquanto que a vegetação seca e queimada reflete mais. Em NIR vegetação queimada reflete menos que a vegetação seca e saudável.

O NIR é a melhor região do espectro para identificar zonas que arderam recentemente, devido à capacidade que a madeira carbonizada tem para absorver esta radiação (Pereira *et al.*, 1999). A vegetação saudável e a vegetação senescente apresentam maior valores de reflexão que áreas ardidadas (Fig. 3). É comum utilizar esta banda do espectro para avaliar o estado de “saúde” da vegetação.

A alternativa à utilização da banda RED é o infravermelho curto (Short-wave infrared (SWIR)), cujos valores variam com o teor de água nos tecidos vegetais (Pereira *et al.*, 1999). A radiação SWIR é absorvida pela água, e por este facto áreas recentemente ardidadas apresentam maior reflexão que a vegetação verde (Pleniou & Koutsias, 2013), apresentando a vegetação seca valores intermédios (Fig. 4).



Figura 4 - Representação do grau de reflexão, de acordo com o tipo de vegetação. (V) vegetação verde e saudável; (Q) vegetação queimada; (S) vegetação seca. Em SWIR vegetação saudável reflete pouco, aumentando da vegetação seca para a queimada. Em NIR vegetação queimada é a que reflete menos.

O Normalized Burn Ratio (NBR) é um índice de vegetação, que permite identificar áreas que foram queimadas e estimar qual a severidade do fogo. É uma ferramenta importante, que combina informação da banda do NIR com a banda do SWIR (Fig. 5), podendo variar entre -1 e 1 (Escuin *et al.*, 2008). Os locais com vegetação saudável apresentam valores positivos, enquanto que os valores negativos correspondem a locais que foram devastados e que não apresentam

vegetação (López García & Caselles, 1991). Ou seja, com o aumento da severidade do fogo os valores tendem para -1.

$$\text{NBR} = \frac{\text{NIR} - \text{SWIR}}{\text{NIR} + \text{SWIR}}$$

Figura 5- Equação do índice de vegetação, Normalized Burn Ratio (**NBR**).

Para se contabilizarem as alterações num ponto após a passagem do fogo, o NBR é calculado em dois momentos (antes e após o fogo); a diferença entre esses valores permite quantificar indiretamente a intensidade do fogo.

O Fogo e a Vegetação

O impacto de um fogo na flora e vegetação varia bastante, de acordo com diversos fatores. A resposta da comunidade vegetal irá variar, por isso, de acordo com: a) o regime do fogo (intensidade, duração, frequência e período do ano), b) as características do local (clima, topografia, solo), e c) com as características adaptativas da planta (Ferreira *et al.*, 2010). Uma espécie não se classifica como adaptada ao fogo, mas como adaptada a um determinado regime de fogo, por isso, diferentes regimes irão selecionar diferentes espécies, de acordo com as suas características ecofisiológicas (Keeley *et al.*, 2012). Nas regiões de clima mediterrânico, muitas espécies arbustivas adaptaram-se a um determinado regime de fogo, mas fogos de um regime superior podem comprometer a sua sobrevivência (Keeley *et al.*, 2011). O fogo atuou como fator seletivo, favorecendo as espécies vegetais que, após um fogo, apresentam uma de duas características: rebrotamento (“resprouters”) ou germinação (“seeders”) (Keddy, 1992; Pausas *et al.*, 2004).

Plantas com regeneração vegetativa

A regeneração vegetativa representa a capacidade de as plantas formarem novos rebentos após uma perturbação (vento, frio, seca, herbivoria, fogo, etc.) (Pausas *et al.*, 2016). Esta regeneração está dependente da sobrevivência de gemas dormentes, que podem estar localizadas em diferentes partes da planta (Tabela 1) (Lawes & Clarke, 2011). Se as gemas presentes no tronco e na copa não estiverem danificadas a regeneração ocorrerá nessa região, caso contrário, manifestar-se-á nas estruturas basais ou subterrâneas da planta (Ferreira *et al.*,

2010). Em muitas espécies a existência de ritidomas espessos (ex. cortiça) protegem os vasos condutores e os tecidos meristemáticos, permitindo a sobrevivência das gemas que se localizam no tronco e na copa (Keeley *et al.*, 2012), como é o exemplo do sobreiro (*Quercus suber* L.).

Muitas das plantas adaptadas ao fogo possuem uma elevada capacidade de regeneração vegetativa, desenvolvendo estruturas subterrâneas, p. ex. tuberosidades lenhosas (lignotuber), onde acumulam reservas (hidratos de carbono e nutrientes) e gemas de renovo que serão posteriormente utilizadas na regeneração da parte aérea (Ferreira *et al.*, 2010; Pate *et al.*, 1990; Pausas *et al.*, 2016). Estas reservas são inicialmente importantes para manter as raízes e as gemas vivas e posteriormente para produzir novas folhas e raízes (Moreira *et al.*, 2012). A localização e o tipo de gemas variam de acordo com o grupo de plantas (Tabela 1).

Tabela 1 - Tipo e localização das gemas de renovo por grupo de planta. (Ferreira *et al.*, 2010).

TIPO DE GOMO	LOCALIZAÇÃO	GRUPO DE PLANTAS
Epicórmico	Aérea	Folhosas sempre verdes*
Estolho	Acima do solo, manta morta	Herbáceas
Colo da raiz	Solo, acima do solo	Folhosas e arbustivas*
Tuberosidade lenhosa	Solo, acima do solo	Folhosas, arbustivas e herbáceas*
Cáudice	Solo ou manta morta	Herbáceas
Raiz	Solo ou manta morta	Folhosas, arbustivas e herbáceas
Rizoma	Solo ou manta morta	Arbustos e herbáceas
Bolbo, cormo ou bolbo sólido	Solo	Herbáceas perenes

* invulgar em coníferas

Plantas com regeneração reprodutiva

Ao invés das plantas que privilegiam a regeneração vegetativa, as que investem na regeneração reprodutiva produzem um elevado número de sementes (Pausas *et al.*, 2016), havendo mesmo espécies que dependem do fogo para completar o seu ciclo de vida (Keeley *et al.*, 2012). Muitas plantas que têm sucesso numa situação pós-fogo, para além de produzirem inúmeras sementes, apresentam uma elevada taxa de germinação (Pausas *et al.*, 2004). Mais

ainda, possuem um rápido crescimento e desenvolvem precocemente os órgãos reprodutores, criando um banco de sementes viável antes do próximo fogo (Pate *et al.*, 1990). O banco de sementes pode ser mantido ao nível da copa, p. ex. acumulado em frutos (serôdios) que abrem por ação do fogo (como sucede em *Pinus* spp.), ou ao nível do solo, como nos géneros *Cistus* e *Lavandula*.

A resistência das sementes a temperaturas elevadas depende das características do fruto e também do solo, pois ambos podem funcionar como isolantes térmicos (Ferreira *et al.*, 2010). O calor proveniente do fogo estimula a deiscência dos frutos e quebra a dormência das sementes, permitindo a sua germinação (Fernandes & Rigolot, 2007; Pausas *et al.*, 2008). As adaptações ao fogo são essenciais para a manutenção das comunidades vegetais, em particular na região mediterrânica. Contudo, se não existirem condições climáticas favoráveis para a germinação e desenvolvimento de novos rebentos nos locais afetados pelo fogo, ou se os episódios de incêndio se repetirem frequentemente, as espécies vegetais não possuirão reservas energéticas que lhes permita sobreviver.

A Serra do Açor e a pressão humana

A área da Paisagem Protegida da Serra do Açor (PPSA), onde se insere a Mata da Margaraça, sofreu ações antrópicas (Fig. 6) que modificaram a composição e estrutura da sua Flora espontânea. Até aos anos 70, a Mata da Margaraça era a base de subsistência das populações locais que aqui caçavam, colhiam frutos e recolhiam lenha e “matos” para a “cama” dos animais domésticos. Mas o êxodo rural, que se verificou nesta região, motivado por fatores socioeconómicos, e o conseqüente cessar da atividade agrícola, pastoril e silvícola, provocou uma alteração profunda da paisagem (Queiroz *et al.*, 1984).

É possível detetar, hoje em dia, vestígios da ação humana na Mata da Margaraça (presença de manchas de souto, castiçais, pequenos pomares abandonados e edificações), mas comparativamente com outras áreas da região, esta manteve-se relativamente bem preservada, tendo conservado a vegetação original desta região. O facto de ter sido propriedade do Clero, desde o séc. XIII até ao séc. XIX, está na origem da dissemelhança com as áreas envolventes (Silveira, 2007). Após este período, a Mata esteve na posse de privados, até que em 1985, foi adquirida pelo Estado, que a decretou como área de reserva integral, no seio da PPSA. Trinta anos passados, o seu estatuto foi alterado, passando a denominar-se Mata Nacional da Margaraça.

A redução da limpeza dos terrenos florestais e suas envolventes na área da PPSA provocou o início de uma sucessão secundária, com o aumento do coberto vegetal. A par deste processo, as áreas agrícolas e pastoris abandonadas deram lugar a matagais (F. Moreira *et al.*, 2011) ou foram substituídas por povoamentos de pinheiro e eucalipto (Pausas *et al.*, 2004), aumentando a densidade de matéria combustível no solo e potenciando o risco de incêndio (Pausas *et al.*, 2008). Não é por isso de estranhar que o número de ocorrências de fogos nesta região tenha aumentado, verificando-se em 1987 (ICNF, 2017) e 2017 grandes incêndios que assolaram extensas áreas da PPSA, inclusive a Mata da Margaraça.

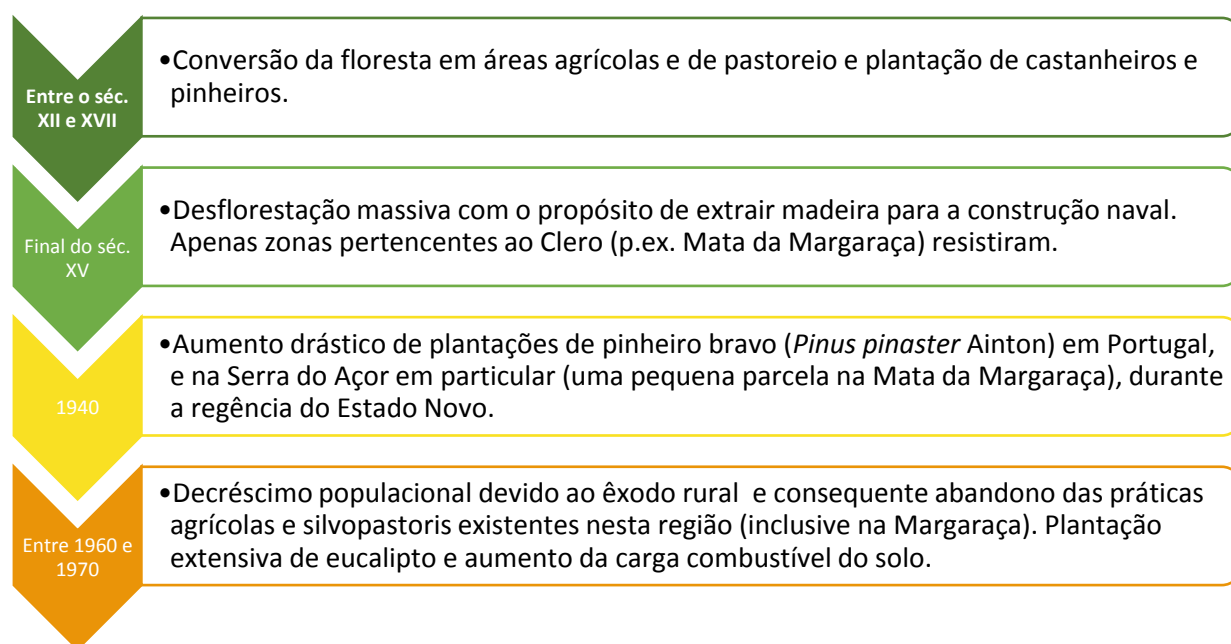


Figura 6 - Evolução do tipo de vegetação e da ação humana ao longo do na região da Paisagem protegida da Serra do Açor e da Mata da Margaraça (Silveira, 2007).

Métodos

Área de estudo

A área de estudo localiza-se na Mata da Margaraça, na extremidade este da Serra do Açor, no Distrito de Coimbra, Concelho de Arganil, Freguesia de Benfeita, próximo do aldeamento de Pardieiros (NUT II - Região Centro de Portugal). A Serra do Açor, em conjunto com a Serra da Estrela e a Serra da Lousã, constitui a Cordilheira Central Portuguesa. Geologicamente, integra-se no maciço xisto-grauváquico da região centro, de formação Pré-Câmbrica. A Serra do Açor é atravessada por dois cursos de água permanentes das bacias hidrográficas do Ceira e do Alva: a Ribeira da Mata da Margaraça, afluente do Alva em Côja; e a

Barroca das Degraínhas, que alimenta a Fraga da Pena, e que desagua na Ribeira da Mata da Margarça, a jusante de Pardieiros (Santos e Silva, 1985).

Desde 1982, que a Serra do Açor possui o estatuto de Paisagem Protegida (PPSA), (Decreto Lei nº 67/82, de 3 de março), devido à sua singularidade dos seus valores naturais, culturais, científicos e recreativos, destacando-se a Fraga da Pena (Reserva de Recreio) e a Mata da Margarça (Reserva Biológica). A Mata da Margarça representa um raro testemunho da vegetação que outrora ocupou a Região Centro de Portugal, e desde 2015, o seu estatuto foi alterado para Mata Nacional (Decreto Lei nº 9/2015 de 23 de abril). Esta abrange uma área de 68 ha, ocupando aproximadamente 18 % da área da PPSA, ocupando a encosta com exposição N-NW, com 25% de inclinação, e situada entre os 450-800 m de altitude (Fig. 7) (Resolução do Conselho de Ministros nº 14/2019, de 21 de janeiro; Santos e Silva, 1985).



Figura 7 - Localização da área da Paisagem Protegida da Serra do Açor. (ICNF)

Bioclima

O território continental português situa-se numa zona de contacto entre duas regiões biogeográficas (a Região Euro-siberiana (sub-região Atlântica) e a Região Mediterrânica), influenciadas por distintos domínios bioclimáticos (Alves *et al.*, 2009).

Embora Portugal continental apresente um clima predominantemente mediterrânico, é possível observar locais com um clima de influência atlântica, sobretudo nas regiões a norte do país e em encostas viradas a norte (N) ou noroeste (NW) (Alves *et al.*, 2009; Bunting & Rego, 1988), de que a Mata da Margaraça é exemplo. A orientação e a topografia permitem que esta apresente valores de humidade relativamente elevados ao longo de todo o ano, e temperaturas amenas (não excedendo os 30° C), criando condições únicas e distintas das áreas periféricas.

Flora e Vegetação

Assim como se observa ao nível do bioclima, a flora também evidencia o carácter de transição entre a região mediterrânica e a região Eurosiberiana. Entre as comunidades vegetais mais importantes da Mata da Margaraça sobressai a associação *Rusco aculeati-Quercetum roboris*, sub-associação *Viburnetosum tini*, que se insere taxonomicamente na classe *QUERCO-FAGETEA*, na ordem *Quercetalia roboris* e na aliança *Quercion robori-pyrenaicae* (Alves *et al.*, 2009; Costa *et al.*, 2001).

Considerando o estrato arbóreo, nas encostas com maior influência atlântica, dominam o carvalho alvarinho (*Quercus robur* L.) e o castanheiro (*Castanea sativa* Mill.), enquanto que nas zonas de transição para o clima mediterrânico, geralmente em cotas inferiores, observam-se pontualmente sobreiros (*Quercus suber* L.), acompanhados por medronheiros (*Arbutus unedo* L.) e urzes (*Erica* spp. e *Calluna vulgaris* (L.) Hull). Com menor expressão, surgem aveleiras (*Corylus avellana* L.), ulmeiros (*Ulmus minor* Mill.), cerejeiras (*Prunus avium* L.), azevinhos (*Ilex aquifolium* L.), folhados (*Viburnum tinus* L.) e duas espécies relíquia da Laurissilva: o loureiro (*Laurus nobilis* L.) e o azereiro (*Prunus lusitanica* L. subsp. *lusitanica*). De destacar este último, que apresenta, na Mata da Margaraça, a maior população existente em relação a toda a sua área de distribuição (ICNF, 2017).

No estrato herbáceo da Mata, observa-se a existência de várias espécies com importância científica para a flora portuguesa e mundial, como o selo de salomão (*Polygatum odoratum* (Mill.) Druce), lírio martagão (*Lilium martagon* L.), *Erungium duriaei* Gay ex. Boiss. e *Narcissus triandrus* L. subsp. *pallidulus* (Graells) Rivas Goday., entre outras (Paiva, 1981) (lista de espécies completa na página do ICNF: <http://www2.icnf.pt/portal/ap/p-prot/ppsa/flora>).

Com base na vegetação existente na Mata da Margaraça, é possível encontrar os seguintes habitats de interesse comunitário, segundo a Diretiva Habitats (Diretiva 92/43/CEE) (ICNF, 2017):

- 5230 - Matagais arborescentes de *Laurus nobilis* (espécies lauróides, como o azereiro, o loureiro e o folhado) (Habitat prioritário);
- 9160 - Carvalhais mesotróficos de *Quercus robur*;
- 9230 - Carvalhais galaico-portugueses de *Quercus robur* e *Quercus pyrenaica*;
- 9260 - Florestas de *Castanea sativa*;
- 9380 - Florestas de *Ilex aquifolium*.

Amostragem

O trabalho de campo foi executado ao longo de um ano, com início na Primavera de 2018, tendo-se efetuado saídas de campo na Primavera e no Outono. Na primeira saída, foram delimitadas 75 parcelas de amostragem fixas (25 m² cada), não sobrepostas, distribuídas aleatoriamente na área da Mata da Margaraça. Com o auxílio de um aparelho de GPS foi registada a localização geográfica do ponto central de cada parcela. O raster com os valores da severidade do fogo, obtido com base em informações via satélite, foi cruzado com a localização das parcelas no programa ArcGIS 10.1, obtendo-se um valor de severidade por ponto. Das parcelas inicialmente marcadas apenas 66 foram amostradas, devido a restrições topográficas que impediram a realização dos trabalhos, nomeadamente declives extremos, deslizamentos de terra e queda de árvores.

Para cada parcela, foi avaliada visualmente e registada a percentagem de cobertura de cada espécie herbácea, árvore e arbusto com altura inferior a metro e meio. Para as árvores e arbustos com altura superior à previamente indicada, mediu-se o perímetro basal (PB) com auxílio de uma fita métrica. Durante os trabalhos de campo, cada espécime foi determinado à espécie, sempre que possível. Quando tal não foi praticável, foram colhidos exemplares para posterior determinação em laboratório. A determinação foi efetuada com base na Flora ibérica (Castroviejo, 1986-2012), recorrendo quando necessário a imagens disponibilizadas nos websites da Flora-on (flora-on.pt) e Jardim Botânico UTAD (jb.utad.pt/). O material vegetal coletado foi prensado e desidratado (com recurso a uma prensa e papel), e posteriormente montado em folhas de herbário, para inclusão no UEVH.

Effect of fire on plant communities of the Mata da Margaraça Laurissilva forest

João M. S. Alves, Celeste M. M. Santos-Silva¹

¹Macromycology Laboratory, Institute of Mediterranean Agricultural and Environmental Sciences
Biology Department, University of Évora, Apartado 94
7002-554 ÉVORA, Portugal

Abstract

Fire is a disturbance that has the potential to transform an entire ecosystem by releasing large amounts of energy and changing soil and vegetation structure and composition. A fire occurred on October 2017 in Mata Nacional da Margaraça (Portugal), burning 90 % of the area, putting at risk vegetation survival. In this study, we aimed to understand how plant richness and vegetation cover were correlated with different fire severity levels (unburned and slightly burned, low, moderate and high fire severity), and identify which species were favoured by fire. Our results showed an increase in plant cover with the rise of fire severity. *Pteridium aquilinum* was the most remarkable case with a demarked increase in abundance from unburned to burned plots, followed by *Cytisus spp.* and *Digitalis purpurea*, which showed a similar pattern. On the other hand, *Hedera hibernica* demonstrated the opposite trend, being more abundant on the lowest fire severity plots. Furthermore, fire severity had a high explanatory value for the total variance of our plots, being highly correlated with topographic wetness index and hypsometry, with clear distinction between burned and unburned plots and within burned plot (except between moderate and high severity). This suggest that fire was the major factor in the differences in species composition and abundance over Mata da Margaraça area.

Key Words: Mata da Margaraça; Laurissilva forest; Fire ecology; Fire severity; Plant recovery.

Introduction

Fire is a force of nature that has the potential to be devastating and completely transform the landscape (Keeley *et al.*, 2012). By releasing large amounts of energy (DeBano *et al.*, 1998), fire transforms soil composition and structure (Buscardo *et al.*, 2015; Certini, 2005), releases large quantities of gases and pollutants into the atmosphere (Neary *et al.*, 2005), and indirectly, causes erosion and runoff of soil and nutrients to aquatic systems (see Ice *et al.*, 2004; Spencer *et al.*, 2003; Verkaik *et al.*, 2013). Nevertheless, fire is a process that has the potential to play a crucial role in the functioning of many terrestrial biomes by manipulating vegetation distribution, composition and structure (Bond *et al.*, 2005). This can often be observed in Mediterranean ecosystems (Pausas *et al.*, 2004), which are characterized by steep climatic changes (wet and rainy winters and hot and dry summers), that create good conditions for vegetation growth in winter and fire occurrences in dry period (Keeley *et al.*, 2012; Trabaud, 1994).

In these ecosystems, fire acts as a selective factor, choosing only species that have favourable characteristics over others (Keddy, 1992; Rundel *et al.*, 2018), such as being provided with: i) fire resistant tissues (e.g. cork), ii) underground meristematic tissues, iii) fire resistant seeds, and iv) canopy seed banks (Serotiny) (Rundel *et al.*, 2018). Based on the plant post-fire response, we can observe two distinct strategies: ability to sprout from parental tissue, known as vegetative regeneration; and seedling recruitment, known as seminal regeneration (Pausas *et al.*, 2004).

Despite the fire destructive power, it can promote diversity and local species richness, in the first years after fire occurrence (Guo, 2001; Lentile *et al.*, 2007), due to the reduction in plant competition, by creating forest clearings in recently burned places and by the immediate availability of nutrients from the charred organic matter (Calvo *et al.*, 2003; Naveh, 1994). This increase is strongly dependent of the previously existing plant species and their fire adaptations (Keeley *et al.*, 2005).

Plant communities, like evergreen oak forests, in Mediterranean basin have demonstrated their resistance to several fire regimes and vegetation showed the capacity to recover without evidences of strong changes in species composition and dominance (Epting & Verbyla, 2005; Pausas *et al.*, 2008). Additionally, climatic and socioeconomic changes could have a major impact in these ecosystems, through modification in the fire regime (Flannigan *et al.*, 2000; Moreira *et al.*, 2011; Piñol *et al.*, 1998), leading to alterations in species composition and

structure, as observed in several Mediterranean ecosystems (De Luis *et al.*, 2006).

In Portugal, the year of 2017 was considered the second most dry and hottest year since 1931, due to the occurrence of abnormal conditions characterized by extreme drought and high temperatures (Carrola *et al.*, 2017), which resulted in the occurrence of large fires, more 428 % of burned area compared with the annual average of the last ten years (DGAPP, 2017). One of these fires occurred in October in Mata Nacional da Margaraça (M.M.), a Laurisilva forest (dominated by *Quercus robur* and *Castanea sativa*), located in the central region of Portugal, that burned about 90 %.

In this context, we hypothesized that fire affected the flora and vegetation of Mata da Margaraça. The objectives of this research were: 1) characterize post-fire vegetation composition and cover, 2) to analyse the existence of correlation between plant descriptors and fire severity levels and, 3) to identify plant species that could function as severity fire indicators. This work provides information on post-fire recovery of Laurisilva forest, one of the rarest ecosystems on Earth.

Material and methods

Description of the study area and sampling sites

The study area is located in the Mata Nacional da Margaraça (M.M), at the east end of the Paisagem Protegida da Serra do Açor (40°13'00.2"N 7°55'08.6"W), situated in the Iberian fold belt (Lourenço, 1997), and it's mainly composed by acidic soils (originated from granite and schist rocks). This region has an Atlantic climate influence with high relative humidity values (> 80%), which are almost constant all year long and with mild temperatures, that rarely exceed 30°C, even during dry season (summer months). This protected landscape has an area of 68 ha, situated at 450 to 800 m above the sea level, with slopes exposed to N-NW, and with about 25% of inclination. The location and climatic conditions make M. M. unique, creating an insular-like effect, translated into the isolation of the ecosystem and floristic species from the rest of the region.

Mata da Margaraça plant communities mainly belong to the association *Rusco aculeati-Quercetum roboris*, sub-association *Viburnetosum tini*, which is included in the class *QUERCO-FAGETEA*, in order *Quercetalia roboris* and in the *Quercion robori-pyrenaicae* alliance. The tree stratum is dominated by *Fagaceae*, mainly *Quercus robur* L. and *Castanea sativa* Mill., with the occasional occurrence of *Quercus suber* L. The understory is composed by shrubs species of

oceanic (e.g. *Ilex aquifolium* L., *Laurus nobilis* L., *Prunus lusitanica* L. ssp. *lusitanica* and *Viburnum tinus* L.) and mediterranean (*Arbutus unedo* L., *Cytisus* spp. and *Erica* spp.) nature. The herbaceous stratum is rich and diverse, including many endemic species (e. g. *Aquilegia vulgaris* subsp. *dichroa* (Frey) T.E. Díaz, *Eryngium duriaei* Gay ex Boiss, *Linaria triornithophora* (L.) Wild.).

Biological sampling

The inventory was executed using fixed sampling plots - 66 plots (25 m² each) -, non-overlapped, randomly distributed within the Mata da Margaraça. For each plot, a fire severity value was calculated (ranging from 2 to 120) (Botella-Martínez & Fernández-Manso, 2017). Field work was carried out for one year, starting at Spring 2018.

Shrub and herbaceous species percentage cover was assessed visually in each plot. Basal perimeter was measured regarding tree and shrubs species higher than 1.5 meters. Throughout the survey, whenever possible, each plant specimen was identified to species level. Specimens that could not be identified to species level were pressed and brought to the laboratory to further identification according to the Flora Iberica (Castroviejo, 1986-2012) and kept at optimum storage conditions to further inclusion on the Evora University herbarium (UEVH).

Environmental variables

The fire severity values, for each plot, were calculated using ArcGis 10.1, based on the Normalize Burn Index (NBR), which uses radiation reflection information, namely the near-infrared (NIR) and mid-infrared bands (also known as short-wave infrared (SWIR)) from the Sentinel-2 satellite sensor. In order to assess the occurrence of differences between fire severity and vegetation cover, an ordinal variable with four classes (SEVER_4) was created, based on the original fire severity values per plot. As such, each class corresponded to a distinct fire severity range as observed in the field: 1 -unburned and slightly burned, 2 -low fire severity, 3 - moderate fire severity and 4 - high fire severity (Botella-Martínez & Fernández-Manso, 2017).

ASTER-derived digital elevation model (DEM) was used to compute several surface metrics. The original DEM was resampled to a resolution of 30 m through a bilinear interpolation method in ArcGIS 10.1 (ESRI, 2011). Surface complexity, temperature and moisture DEM derived metrics, were calculated, within and without a specific window (5, 15, 25 cells). This set of surface metrics were obtained through Geomorphometry and Gradient Metrics (version 2.0)

(Evans *et al.*, 2014), DEM Surface Tools (Jenness, 2011) and Land Facet Corridor Tools (Jenness *et al.*, 2013), toolboxes for ArcGIS 10.1 (ESRI, 2011).

Statistical analysis

Normality and homocedasticity of the data were evaluated to select the appropriated statistical methods. Since none of the abovementioned assumptions were verified, the Spearman's correlation coefficient was chosen to select significant correlations between environmental variables and biological data. Furthermore, pairwise correlations between the chosen environmental variables were made, in order to exclude highly correlated ($r > 0.70$) variables.

Shannon's H' (Shannon & Weaver, 1949), Evenness J' (Pielou, 1969) and Richness (S) indexes were calculated using the following formulas:

$$H' = \sum p_i [\log_e (p_i)]$$

$$J' = H' / \log(S)$$

S = number of species

All biological data was firstly transformed (square root) and then submitted to a Bray-Curtis resemblance measure, to convert data into similarity triangular matrices (Clarke & Warwick, 2001). Several exploratory analyses were conducted with a non-metric multidimensional scaling (nMDS), in order to select the most suitable matrix. Afterward, a canonical analysis of principal coordinates (CAP) was performed (Anderson & Willis, 2003), to better visualize the differences between sample groups in a multidimensional space, based on severity factor. Additionally, a PERMANOVA design was conducted to test global and pairwise significant differences based on severity factor (SEVER_4). Similarity percentage analysis routine (SIMPER) was ran to identify the contributions of individual species to similarities and dissimilarities within and between groups according to factor fire severity.

The selected environmental variables and biological data were submitted to multivariate statistical analysis. Prior, two environmental variables (TRAI and ASPECT), were transformed ($\log(x+1)$), due to the skewed distribution; and subsequently, the final set of variables was normalized in order to proceed with Principal Component Analysis (PCA) analysis, that computes principal components (new variables) which account for as many variance as possible, based on the original data (Clarke & Gorley, 2015).

Finally, a Distance-based linear model (DistLM) was performed to analyse and model

(regression and multiple regression models) relationships between biological data and environmental variables. The multiple regression model will sequentially select the variables, that together, better explain the biological data and produce the best fitted model, using AIC model selection criterion.

All calculations were carried out using IBM SPSS statistics 22 for Windows (SPSS Inc, Chicago, IL, United States) and PRIMER-e v.7 with Permanova+ (Clarke & Gorley, 2015).

Results

General Data

A total of 87 plant species, representing 43 families and 3 classes, were recorded during field work (See supplementary file: Table S1). *Magnoliopsida* was the class with the highest representation, with 75 species (86 %) (Fig. 1).

From the 43 families, only 4 (*Poaceae*, *Asteraceae*, *Fabaceae* and *Caryophyllaceae*) were represented with more than 3 species, accounting with 25 species in total (29 %) (Fig. 2).

Most of the recorded species (75 %) were smaller than 25 cm and based on Raunkiaer's classification they could be classified as Hemicryptophyte (29 %), Therophyte (23 %), Geophyte (15 %) and Chamaeophyte (8 %) (Fig. 3).

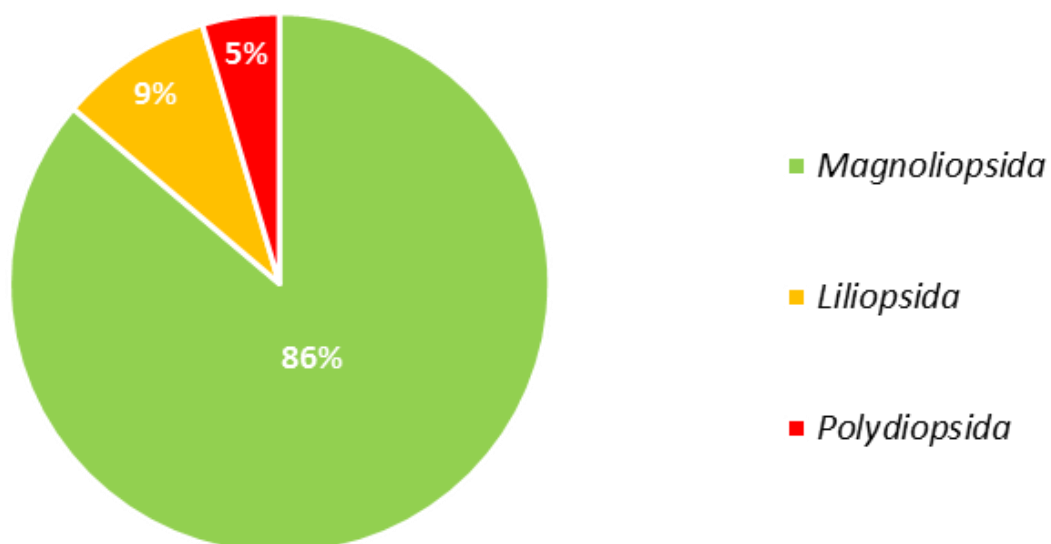


Figure 1. Representation of the percentage of species present in each Class. Accounts with a total of 87 species, divided by 3 classes: *Magnoliopsida* (75 species), *Liliopsida* (8 species) and *Polydioposida* (4 species).

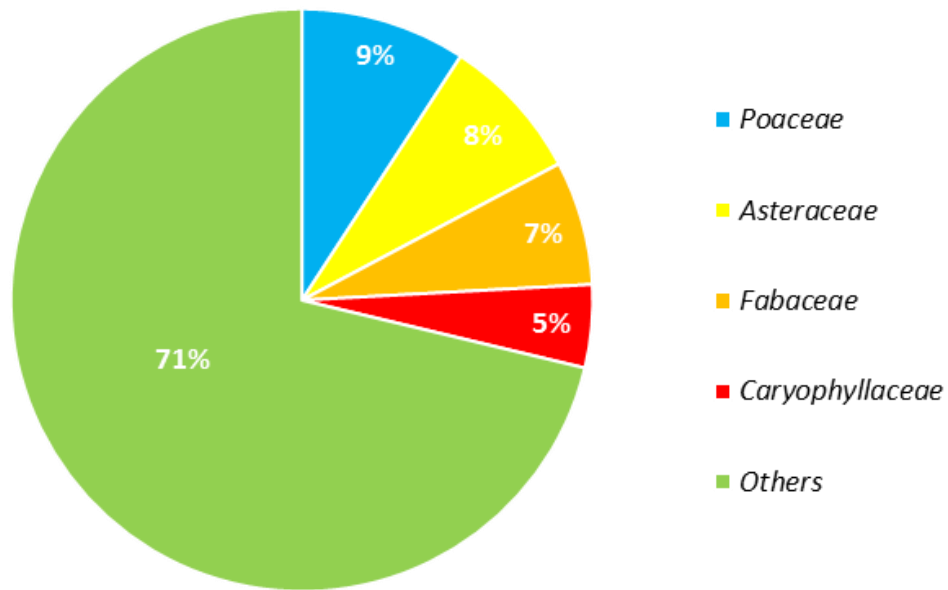


Figure 2. Representation of the percentage of species present in the biggest Families (with more than 3 species). Accounts with a total of 87 species, divided by 43 families: *Poaceae* (8 species), *Asteraceae* (7 species), *Fabaceae* (6 species), *Caryophyllaceae* (4 species) and the remaining families (39 families and 62 species).

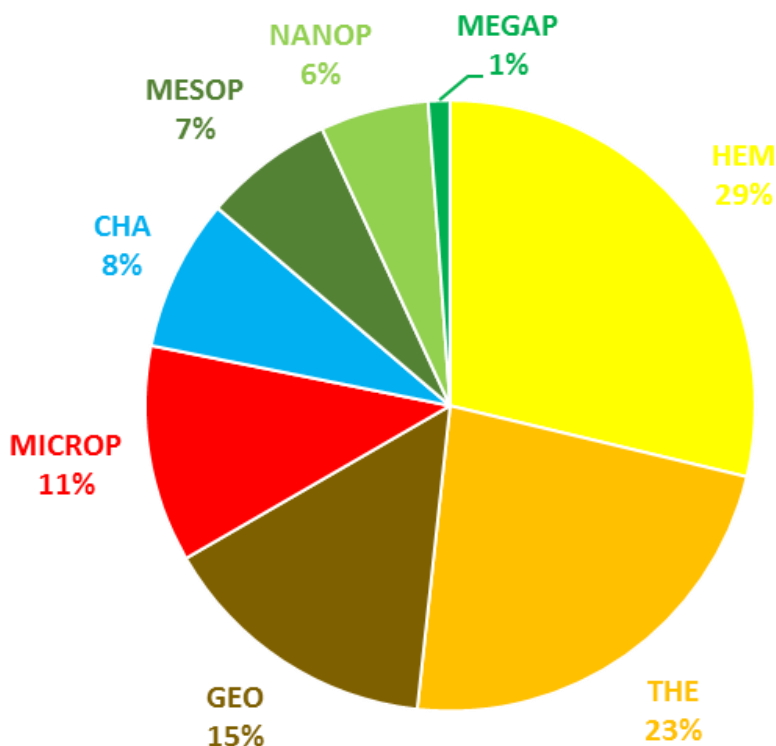


Figure 3. Total representation of the percentage of species present in each life-form (Raunkiaer's classification), on the study area. Accounts with a total of 87 species, divided by 8 life-forms: Hemicryptophyte (25 species), Therophyte (20 species), Geophyte (13 species), Microphanerophyte (10 species), Chamaeophyte (7 species), Mesophanerophyte (6 species), Nanophanerophyte (5 species) and Megaphanerophyte (1 species).

Castanea sativa and *Digitalis purpurea* were the most frequent plant species, presenting the same relative frequency value (81.5×10^{-2}), followed by *Cytisus* spp. and *Pteridium aquilinum* with a relative frequency of 67.7×10^{-2} and 56.9×10^{-2} , respectively. Concerning to relative cover, the species with the highest values ($> 1\%$) were: *Pteridium aquilinum* (14.4%), *Digitalis purpurea* (3.0%), *Hedera hibernica* (2.6%), *Cytisus* spp. (1.9%) and *Holcus lanatus* (1.4%). All the above referred *taxa* have some adaptive trait that allows them to withstand fire (Paula *et al.*, 2009).

Thirty-two species were common in all severity groups (e.g. *Castanea sativa* Mill., *Viburnum tinus* L. and *Digitalis purpurea* L.), 12 of them considered as Ruderal (See supplementary file: Table S1). Sixty species were found in the severity group 1, of which 14 were exclusive to this group (e.g. *Athyrium filix-fimina* (L.) Roth, *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch and *Primula acaulis* (L.) L.). This was the group that had the highest number of exclusive species, mainly characterized by Forest or Riparian lands species, and only one species with known fire adaptive traits (*Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch). In group 2 sixty-four species were recorded, and there were no exclusive species. Furthermore, this group revealed nine species in common with group 3 (5 characterized as Forest/Riparian species and 1 as Ruderal), thirteen common species between groups 1 - 2 - 3 (6 consider as Forest/Riparian species and 6 as Ruderal), and ten common species between groups 2 - 3 - 4 (5 consider as Forest/Riparian species and 4 as Ruderal). Sixty-six four species observed in severity group 3, one of those was exclusive to the group (*Physospermum cornubiense* (L.) DC.). In group 4 fifty species were recorded and six of these were exclusive to this group (e.g. *Luzula sylvatica* (Huds.) Gaudin, *Fumaria bastardii* Boreau and *Pinus pinaster* Aiton)., all known as ruderal or having fire adaptative traits.

Overall, group 1 had the highest percentage of Forest species (51%) and the smallest percentage of Ruderal species (37%). In contrast, group 4 had the smallest percentage of Forest species (43%) and the highest percentage of Ruderal species (43%). Forest species gradually decreased their representation with increase in fire severity (1 to 4) and Ruderal species increased with the increase in fire severity (1 to 4) (Fig. 4).

Shannon H' was positively correlated with topographic radiation aspect index ($r= 0.465$; $P < 0.001$) and aspect ($r= 0.261$; $P < 0.05$) and negatively correlated with topographic position index ($r= 0.449$; $P < 0.001$) and heat load index ($r= 0.346$; $P < 0.001$). Pielou's evenness J' showed the same patterns as Shannon for heat load index ($r= 0.406$; $P < 0.001$) and topographic radiation aspect index ($r= 0.468$; $P < 0.001$). Furthermore, Richness showed a positive correlation with

severity ($r= 0.307$; $P < 0.05$) and the same was observed for cover ($r= 0.437$; $P < 0.001$) (Environmental analysis section below: Table 3).

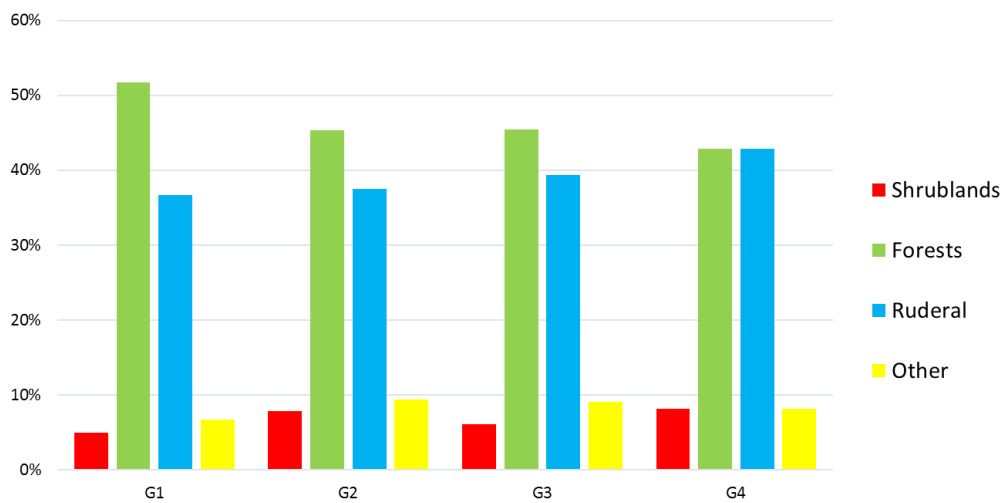


Figure 4. Representation of species percentage per group of fire severity according to type of habitat/ecology.

Biological analysis

In the exploratory analysis the presence of three outliers (sampling plots) were detected. These three sampling plots were removed from the initial matrix and consequently, the five species related to them.

Permanova analysis revealed significant statistical differences ($P= 0.001$) between severity groups. *A posteriori* pair-wise tests, showed significant statistical differences between all groups ($P= 0.001$), except for pair 3 & 4 ($P= 0.427$) (Table 1).

Canonical analysis of principal coordinates (CAP) divided sampling sites into 2 principal groups, according to species abundance. There was a good relationship between the 63 plots and the fire severity factor, with a canonical correlation (using $m= 6$ principal coordinate axes) of $\delta_1= 0.8231$ (CAP1) and $\delta_2= 0.4283$ (CAP2). The first canonical axis (CAP1) separates unburned and, partially, low fire severity plots (group 1 and 2, respectively) on the negative side, from moderate and high severities plots (group 3 and 4) (Fig. 5). While the second canonical axis (CAP2), mainly separates low severity plots (2) on the positive side, from the remaining plots, located on the negative side. Cross validation of the CAP model showed that the group 1, 2, 3 and 4 had, respectively, 60 %, $\approx 65\%$, $\approx 36\%$ and 50 % of correctly classified plots (54 % of correctly classified plots).

Table 1. Summary of results of PERMANOVA permutation tests on square-root species abundance measurements for the factor severity (SEVER_4), and results of Pair-wise tests. **df**- degrees of freedom, **SS**-Sum of squares, **MS**- mean squares, **Pseudo-F**- pseudo-*F* ratio, **P (perm)**- permutation *P*-value, **Unique perms**- unique values of the test statistically obtained under permutation. Number of permutations used = 999; $\alpha=0.05$.

Source of variation	df	SS	MS	Pseudo-F	<i>P</i> (perm)	Unique perms
SEVER_4	3	30370	10123	3.63	0.001	998
Residual	59	1.6454E+05	2788.8			
Total	62	1.9491E+05				

Pair-Wise Tests			
Groups	t	<i>P</i> (perm)	Unique perms
1, 2	1.8393	0.002	999
1, 3	2.5388	0.001	999
1, 4	2.1858	0.001	999
2, 3	1.643	0.004	999
2, 4	1.4	0.029	999
3, 4	0.98909	0.427	997

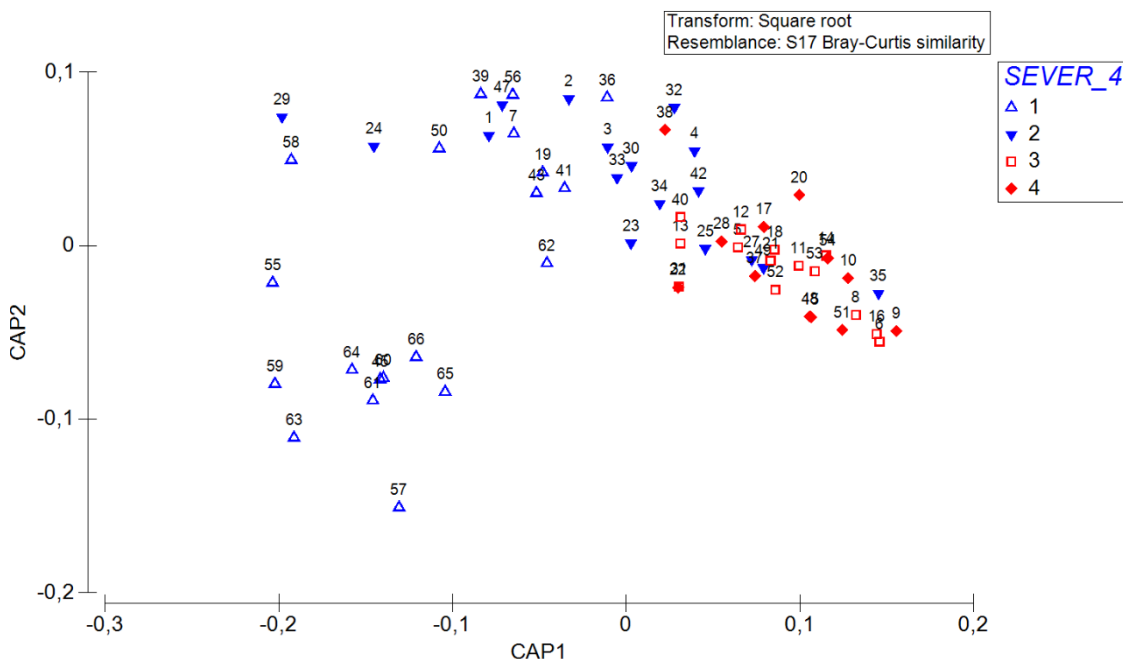


Figure 5. Canonical Analysis of Principle Coordinates (CAP) based on Bray-Curtis dissimilarities of square root transformed data relating species abundance from sampling sites (numbers) according to the fire severity factor (increasing levels from 1 to 4).

The same result was obtained with the SIMPER analysis (Table 2), in which the group 1 (unburned plots) had relatively high dissimilarities with the other groups (1 & 2= 81.82, 1 & 3= 85.12 and 1 & 4= 86.71). Moreover, group 1 showed the lowest internal similarity (18.61), which explains the greater dispersion of group 1 sampling sites in CAP analysis (Fig. 5). *Pteridium*

aquilinum was the species that most contributed to the differences between all groups (Table 2). Additionally, the most important species for the separation of group 1 from the remaining groups were: *Hedera hibernica*, *Cytisus* spp. and *Digitalis purpurea* (Table 2). Compared to group 1, the remaining groups had higher internal similarity and lower dissimilarities between them, showing group 3 & 4 the lowest value of dissimilarity (67.40).

Table 2. SIMPER analysis with average similarities and dissimilarities within and between groups of severity (1 – 4). **Av. Abund**= average abundance of the species in the group, and between groups (**Grp. i and Grp. j**); **Av. Sim/Av. Diss**= average similarity/ dissimilarity; **Sim/SD or Diss/SD**= ratio between average similarity/ dissimilarity and the standard deviation associated; **Contrib%**= percentage contribution of each species for the average similarity/dissimilarity; **Cum%**= cumulative value of species contribution for average similarity/ dissimilarity. Only the fourth species that most contributed to similarities and dissimilarities are represented in the table.

Groups	Similarity	Species	Av. Abund	Av. Sim	Sim/SD	Contrib %	Cum. %	
1	18.61	<i>H. hibernica</i>	1.61	4.74	0.42	25.50	25.50	
		<i>V. tinus</i>	0.65	3.25	0.68	17.48	42.97	
		<i>P. aquilinum</i>	1.29	2.45	0.33	13.16	56.14	
		<i>D. purpurea</i>	0.44	1.95	0.59	10.48	66.61	
2	27.95	<i>D. purpurea</i>	1.18	6.22	1.41	22.24	22.24	
		<i>P. aquilinum</i>	2.56	5.44	0.60	19.48	41.72	
		<i>Cytisus</i> spp.	0.76	3.65	0.96	13.05	54.77	
		<i>V. tinus</i>	0.60	3.17	0.57	11.33	66.10	
3	36.56	<i>P. aquilinum</i>	4.05	12.40	0.85	33.92	33.92	
		<i>Cytisus</i> spp.	1.83	7.17	1.55	19.62	53.54	
		<i>D. purpurea</i>	1.76	6.90	1.80	18.88	72.42	
4	28.05	<i>D. purpurea</i>	2.06	8.11	1.33	28.93	28.93	
		<i>H. lanatus</i>	1.36	4.64	1.16	16.52	45.45	
		<i>Cytisus</i> spp.	1.25	4.44	0.89	15.81	61.26	
		<i>P. aquilinum</i>	1.97	2.97	0.36	10.57	71.84	
i & j	Dissimilarity	Species	Av. Abund Grp. i	Av. Abund Grp. j	Av. Diss.	Diss/SD	Contrib %	Cum. %
1 & 2	81.82	<i>P. aquilinum</i>	1.29	2.56	12.68	1.08	15.50	15.50
		<i>H. hibernica</i>	1.61	0.04	8.36	0.67	10.22	25.72
		<i>D. purpurea</i>	0.44	1.18	4.89	1.37	5.97	31.69
		<i>R. ulmifolius</i>	0.14	0.82	4.62	0.68	5.64	37.33
1 & 3	85.12	<i>P. aquilinum</i>	1.29	4.05	16.29	1.14	19.14	19.14
		<i>Cytisus</i> spp.	0.18	1.83	7.52	1.18	8.84	27.98
		<i>H. hibernica</i>	1.61	0.00	6.53	0.68	7.67	35.64
		<i>D. purpurea</i>	0.44	1.76	5.86	1.47	6.88	42.52
1 & 4	86.71	<i>P. aquilinum</i>	1.29	1.97	11.01	0.88	12.69	12.69
		<i>D. purpurea</i>	0.44	2.06	8.70	0.91	10.03	22.72
		<i>H. hibernica</i>	1.61	0.00	7.43	0.67	8.57	31.29
		<i>Cytisus</i> spp.	0.18	1.25	6.06	0.91	6.99	38.28
2 & 3	71.55	<i>P. aquilinum</i>	2.56	4.05	14.10	1.19	19.70	19.70
		<i>Cytisus</i> spp.	0.76	1.83	5.04	0.92	7.05	26.75
		<i>D. purpurea</i>	1.18	1.76	3.96	1.19	5.53	32.29
		<i>H. lanatus</i>	0.25	1.21	3.88	1.08	5.42	37.70
2 & 4	74.43	<i>P. aquilinum</i>	2.56	1.97	11.39	1.09	15.30	15.30
		<i>D. purpurea</i>	1.18	2.06	6.26	0.81	8.41	23.71
		<i>H. lanatus</i>	0.25	1.36	4.76	1.05	6.39	30.11
		<i>Cytisus</i> spp.	0.76	1.25	4.44	0.88	5.97	36.07
3 & 4	67.40	<i>P. aquilinum</i>	4.05	1.97	13.20	1.19	19.58	19.58
		<i>D. purpurea</i>	1.76	2.06	5.35	0.94	7.94	27.52
		<i>Cytisus</i> spp.	1.83	1.25	4.96	1.10	7.36	34.88
		<i>H. lanatus</i>	1.21	1.36	4.57	1.28	6.78	41.66

Environmental analysis

A total of 9 variables were selected, excluding highly correlated (> 0.70), for the environmental analysis (Table 3). The PCA explained 60.3 % of total variation in the two first axis (35.8 % in the first axis and 24.5 % in the second) (Fig. 6). The environmental variables that most contribute to the first dimension (PC1) were: heat load index (0.462), topographic position index (0.444) and topographic wetness index (- 0.414), while, in the second (PC2) were: hypsometry (0.565), severity (0.453) and aspect (0.419). The new variable PC1, describes wetness, radiation and topography field conditions, and it's easy to observe that burned and unburned plots (Fig. 6) were dispersed in both, negative and positive, sides of the first axis. While PC2 include geographical features (altitude and orientation) and fire severity, which clearly distinguished the unburned and slightly burned plots (negative side) from the remaining (positive side).

Table 3. Full set of environmental variables and fire severity.

Variable code	Description	Variable meaning	Reference
TPI ^a	Topographic Position Index	(+) values - higher terrain irregularity	Guisan <i>et al.</i> (1999)
ASPECT	Aspect (Horn's method)	(0-N; 0 > - NW)	Horn (1981)
CURVATURE	General Curvature	(+) values - upwardly convex ; (-) values - upwardly concave	Moore <i>et al.</i> (1991)
CTI	Compound Topographic Index	(>) values - places with more water flow	Moore <i>et al.</i> (1993); Gessler <i>et al.</i> (1995)
TWI ^b	Topographic Wetness Index	(>) values - places with more water accumulation capacity	Beven & Kirkby (1979); Schmidt & Persson (2003)
HLI	Heat Load Index	(>) values - places with more heat (energy)	McCune & Keon (2002)
SLAS_TRAI	Topographic Radiation Aspect Index	(>) values - places with less radiation	Roberts & Cooper (1989)
HIPSO	Hypsometry	(>) values - higher altitude	
SEVER	Severity	(>) values - higher severity	Botella-Martínez & Fernández-Manso (2017)

^a Computed within a specified window (5 cells)

^b Computed using a smoothing threshold (50). Higher values blur the ridges and should be chosen for low relief (1 means display of all ridges)

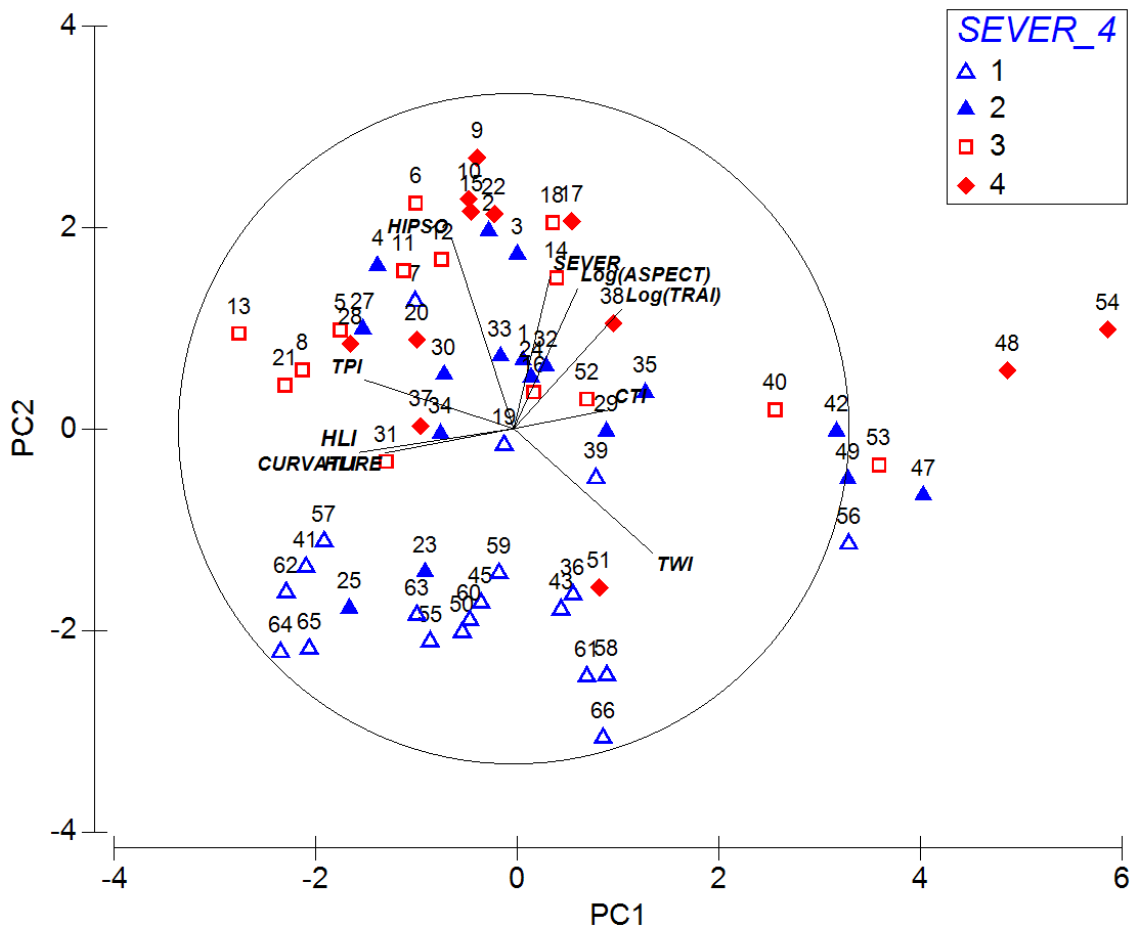


Figure 6. Principal component analysis (PCA) representing sampling sites and their relations regarding the environmental variables: **CTI** - Compound Topographic Index, **CURVATURE**, **HIPSQ** - Hypsometry, **HLI** - Heat Load Index, **log (ASPECT)**, **log (TRAJ)** - Topographic Radiation Aspect Index, **TWI** - Topographic Wetness Index, **TPI** - Topographic Position Index, **SEVER** - Severity. Numbers correspond to different sampling sites. The factor **SEVER_4** (increasing levels of severity from 1 to 4) was applied to overlap information.

The DistLM procedure indicated that variables: topographic position index ($P= 0.029$), topographic wetness index ($P= 0.003$), hypsometry ($P= 0.001$), heat load index ($P= 0.004$), topographic radiation aspect index ($P= 0.001$), aspect ($P= 0.015$) and severity ($P= 0.001$) individually contributed to explain the differences between sampling sites (Table 4). Furthermore, this test gives us a fitted model represented by severity (SEVER), heat load index (HLI) and hypsometry (HIPSQ) with a $R^2= 0.19$.

Table 4. Summary results from Distance based linear models (DistLM) with Marginal tests results for the regression of species abundance data *versus* environmental variables; and Sequential test results for the multiple regression with the best fitting model for species abundance data. **SS** - Sum of squares, **Pseudo-F** - Pseudo-F ratio, **P** - P-value, **Prop.** - proportion, **AICc** - An Information Criterion, **Cumul.** - cumulative proportion, and **res.df** - residuals degree of freedom. Number of permutations= 999; $\alpha=0.05$

MARGINAL TESTS				
Variables	SS (trace)	Pseudo-F	P	Prop.
TPI	6096.6	1.9697	0.029	0.03128
TWI	9603.1	3.1612	0.003	0.04927
HIPSO	15382	5.2265	0.001	0.078919
HIL	9354.8	3.0754	0.004	0.047996
TRAI	10091	3.3306	0.001	0.051773
CURVATURE	3958.3	1.2645	0.194	0.020309
ASPECT	6807.4	2.2076	0.015	0.034926
CTI	3109	0,98878	0.443	0.015951
SEVER	19101	6.6275	0.001	0.098

SEQUENTIAL TESTS							
Variables	AICc	SS (trace)	Pseudo-F	P	Prop.	Cumul.	res.df
+ SEVER	504.04	19101	6.6275	0.001	0.098	0.098	61
+ HLI	502.76	9476.3	3.4184	0.001	0.04862	0.14662	60
+ HIPSO	501.56	8932	3.3481	0.001	0.045827	0.19245	59

Discussion

In this study, fire highlighted floristic composition differences on a global scale, and between different levels of severity. The results confirmed that fire acts as a selective agent in an ecosystem, promoting biodiversity, species abundance and the selection of species according to their adaptative traits and habitat preferences.

With the occurrence of fire in Mata Nacional da Margaraça (M.M.), certain species have benefited over others by having favourable features that can be fire related (e.g. fire-resistant

seeds or resprouting capacity) (Pausas *et al.*, 2004). These species are adapted to survive in disturbed environments and, eventually, end up completely dominating burnt areas (e.g. *Pteridium aquilinum*, *Cytisus* spp. and *Digitalis purpurea*), as shown in this study. In contrast, the high value of relative frequency of some species, like *Castanea sativa*, can be misunderstood as a species that increased their frequency because of fire. In fact, this species dominates arboreal strata of M.M., so the presence of high frequency values is expected.

In places where fire didn't occur, it was possible to detect more species without fire adaptations and specialised to a forest type habitat like Mata da Margaraça (e.g. *Athyrium filix-fimina* (L.) and *Primula acaulis* (L.) L.). In the study conducted by Santos-Silva (1985), on flora and vegetation of M.M., it was possible to observe a high percentage of hemicryptophyte species (41 %), known to be related to geographical areas with a temperate-cold climate and frequent in deciduous forest. In comparison, this percentage was superior to the one detected in our work, which had only 29 % of hemicryptophyte species. In addition, there was also a slight increase in the remaining life forms, like therophyte species, which increased from 17 % to 23 % in this work, compared to the Santos-Silva (1985). This increase could be explained by the emergence of fire-adapted species or by the colonization of species that rely on the capacity of long-distance seed dispersions for establishment (e.g. wind), generally comprised by herbaceous species (Arianoutsou *et al.*, 2010).

These species composition differences, in a framework of 30 years, could be due to the occurrence of fires, which reduced the light competitive pressure and provided an abrupt availability of nutrients in soil, resulting from burn organic matter (Calvo *et al.*, 2003; Naveh, 1994), allowing an increment in less competitive and opportunistic species (e.g. heliophyte species). As shown by Arnan *et al.* (2007), local conditions change considerably when tree canopy is destroyed by fire, leading to a modification in floristic composition, contrasting greatly with unburned areas. Fire promoted an initial increment in Mata da Margaraça plant diversity, a pattern detected in other post-fire studies (Guo, 2001; Keeley *et al.*, 2005).

Most of the affected trees resprouted a year and half after fire occurrence, even those with the canopy completely destroyed. According to Pausas *et al.* (2008), situations of recurrent fire didn't show strong changes in species composition and dominance in evergreen oak forests. In the case of M.M. this can be due to the presence of resprouter species (Pausas *et al.*, 2004) in the overstory, like *Castanea sativa* Mill. and *Quercus robur* L., which dominate arboreal stratum. Additionally, when these species fully recover the canopy, they will eventually dominate over

understory species (composed mainly by seeders and ruderal species), leading to the reduction of richness and returning to a pre-fire stage (Guo, 2001).

As expected, multivariate analysis showed differences between the fire severity groups. These differences are mainly due to species abundance values, which varied according to each fire severity group, exception made for groups 3 and 4 where similar species abundance values were observed. This means that with the increase in fire severity, there will be an increase in abundance for certain species (e.g. *Pteridium aquilinum* L., *Digitalis purpurea* L. and *Cytisus* spp.) and a reduction or elimination of others (e.g. *Hedera hibernica* (G. Kirchn.) Bean). In fact, moderate and high severity burn places have a very thin or no forest canopy, offering the possibility for understory development (White *et al.*, 1996). On the other hand, unburned or low severity burn places have comparable plant cover with pre-fire period (Turner *et al.*, 1999), as our results showed, probably because canopy remained intact after fire occurrence.

In this analysis, group 1 had the highest spatial dispersion, essentially due to the high difference in species composition. This can be explained by the presence of forest species, common in unburned areas. Additionally, Lentile *et al.* (2007) demonstrated that the variability in understory plant composition was the highest in places of low severity, due to the heterogeneity in microsites conditions (unburned, charred organic matter and bare soil), which allowed different plant species to survive.

The resemblance in species abundance between groups 3 and 4 could be due to: 1) the groups 3 and 4 were subjected to very similar fire severity, indicating that the fire damages in seed bank was not very high or 2) the Laurisilva forest is very resilient and rapidly recover from the major damages. Indeed, Turner *et al.* (1999) showed that high severity burn places had smaller plant cover and more exposed soil, has observed in the majority of group 4 plots for herbaceous layer. However, shrubs and trees were resprouting one year and half past.

Based on the environmental analysis, it was expected that the areas more affected by fire were potentially less humid, hottest and with more uneven terrain, which was not the case. This can be explained by several reasons such as 1) the fact that it was an extreme drought year with very high temperatures, which provided an increase of dry and flammable matter, 2) the abnormal weather conditions (extreme drought, strong hot winds) that framed the fire event (October) and 3) the existence of several fire fronts. Climate changes could have an important role on fire occurrence at Mata da Margaraça, boosting the fire negative effects, as shown by Flannigan *et al.* (2000) studies. Despite the slight difference in the slopes exposure of the M.M.

(N & NW), it was observed that the NW-oriented plots have more moderate and high severity burn cases, possibly because this area has the highest sun exposure, and potentially lower humidity and more dry plant matter.

It made sense that the variables used in this study were related to biological data because they reflect the environmental conditions of the M.M.. Although, they were not enough to explain the richness and abundance of plant species, as a model, as happened with fire severity. Therefore, the introduction of other variables could provide a higher percentage of explanation for plants richness and abundance such as: 1) historical landscape use, 2) physical and chemical properties of post-fire soil, 3) the proximity of sampling points to groundwater.

Conclusion

This work provides important information on post-fire plant response and forest recovery of Laurisilva forest. Comparing plant composition and plant response to burn severity levels, allow us to detect important general patterns. First, despite of the intensity, vegetation responds quickly to fire. Second, fire promote heterogeneity in habitat and species richness, by the opening of the clearings and the alteration of local conditions. Third, with the increase of fire severity, plant cover also increases, especially for opportunist species and with certain fire adaptations. Finally, Laurisilva forest is resistant to fire. Despite the occurrence of fire in Mata da Margaraça, over time, this forest will recover the original structure, if there is no disturbance in the near future. However, with the aggravation of climate changes, there may be an increase in the likelihood and the intensity of fire, jeopardizing the M.M. natural recovery. In brief, further research is needed to better understand how climate alter fire regime and how vegetation will recover over time at Mata Nacional da Margaraça.

References

- Anderson, M. J., & Willis, T. J. (2003). Canonical analysis of principal coordinates: A useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology*, *84*(2), 511–525.
- Arianoutsou, M., Christopoulou, A., Kazanis, D., Tountas, T., Ganou, E., Bazos, I., & Kokkoris, Y. (2010). Effects of fire on high altitude coniferous forests of Greece. In *VI International Conference on Forest Fire Research* (pp. 1–12).
- Arnan, X., Rodrigo, A., & Retana, J. (2007). Post-fire regeneration of Mediterranean plant communities at a regional scale is dependent on vegetation type and dryness. *Journal of Vegetation Science*, *18*(1), 111–122.
- Bond, W. J., Woodward, F. I., & Midgley, G. F. (2005). The global distribution of ecosystems in a

- world without fire. *New Phytologist*, 165, 525–537.
- Botella-Martínez, M. A., & Fernández-Manso, A. (2017). Estudio de la severidad post-incendio en la Comunidad Valenciana comparando los índices dNBR, RdNBR y RBR a partir de imágenes Landsat 8. *Revista de Teledetección*, (49), 33–47.
- Buscardo, E., Rodríguez-Echeverría, S., Freitas, H., De Angelis, P., Pereira, J. S., & Muller, L. A. H. (2015). Contrasting soil fungal communities in Mediterranean pine forests subjected to different wildfire frequencies. *Fungal Diversity*, 70(1), 85–99.
- Calvo, L., Santalla, S., Marcos, E., Valbuena, L., Tárrega, R., & Luis, E. (2003). Regeneration after wildfire in communities dominated by *Pinus pinaster*, an obligate seeder, and in others dominated by *Quercus pyrenaica*, a typical resprouter. *Forest Ecology and Management*, 184(1–3), 209–223.
- Carrola, A. C., Seixas, A., Serrano, A., Santos, E., Quadrado, F., do Carmo, F., ... Ribeiro, R. (2017). *Relatório do Estado do Ambiente 2017 – Artigos*.
- Castroviejo, S. (2012). *Flora Iberica 1-8, 10-15, 17-18, 21*. Real Jardín Botánico, CSIC. Madrid.
- Certini, G. (2005). Effects of fire on properties of forest soils: A review. *Oecologia*, 143(1), 1–10.
- Clarke, K. R., & Gorley, R. N. (2015). *PRIMER v7: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E Ltd Registered. PRIMER-E Ltd.
- Clarke, K. R., & Warwick, R. M. (2001). *CHANGE IN MARINE COMMUNITIES: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*. (K. R. Clarke & R. M. Warwick, Eds.), *Natural Environment Research Council* (2nd ed.). PRIMER-E Ltd.
- De Luis, M., Raventós, J., & González-Hidalgo, J. C. (2006). Post-fire vegetation succession in Mediterranean gorse shrublands. *Acta Oecologica*, 30(1), 54–61.
- DeBano, L. F., Neary, D. G., & Folliott, P. F. (1998). *Fire's Effects on Ecosystems*. New York: John Wiley & Sons, Inc.
- DGAPP, D. de G. de Á. P. e de P. (2017). *10.º RELATÓRIO PROVISÓRIO DE INCÊNDIOS FLORESTAIS - 2017 01 DE JANEIRO A 31 DE OUTUBRO*.
- Epting, J., & Verbyla, D. (2005). Landscape-level interactions of prefire vegetation, burn severity, and postfire vegetation over a 16-year period in interior Alaska. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(6), 1367–1377.
- ESRI. (2011). ArcGIS Desktop: Release 10. ESRI, Redlands. ESRI, Redlands.
- Evans, J. S., Oakleaf, J., Cushman, S. A., & Theobald, D. (2014). An ArcGIS Toolbox for Surface Gradient and Geomorphometric Modeling, version 2.0-0. Retrieved from <http://evansmurphy.wix.com/evansspatial>
- Flannigan, M. ., Stocks, B. ., & Wotton, B. . (2000). Climate change and forest fires. *Science of The Total Environment*, 262(3), 221–229.
- Guo, Q. (2001). Early post-fire succession in California chaparral: Changes in diversity, density, cover and biomass. *Ecological Research*, 16(3), 471–485.
- Ice, G. G., Neary, D. G., & Adams, P. W. (2004). Effects of Wildfire on Processes. *Journal of Forestry*, 102(September), 16–20.
- Jenness, J. (2011). DEM Surface Tools: an ArcGIS extension for analyzing raster elevation datasets. Retrieved from http://www.jennessent.com/arcgis/surface_area.htm
- Jenness, J. S., Brost, B., & Beier, P. (2013). Land facet corridor designer. Extension for ArcGIS.

Retrieved from http://www.jennessent.com/arcgis/land_facets.htm.

- Keddy, P. A. (1992). Assembly and response rules : two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3(2), 157–164.
- Keeley, J. E., Bond, W. J., Bradstock, R. A., Pausas, J. G., & Rundel, P. W. (2012). *Fire in Mediterranean Ecosystems - Ecology, Evolution and Management*. New York: Cambridge University Press.
- Keeley, J. E., Fotheringham, C. J., & Baer-Keeley, M. (2005). Determinants of postfire recovery and succession in Mediterranean-climate shrublands of California. *Ecological Applications*, 15(5), 1515–1534.
- Lentile, L. B., Morgan, P., Hudak, A. T., Bobbitt, M. J., Lewis, S. A., Smith, A. M. S., & Robichaud, P. R. (2007). Post-Fire Burn Severity and Vegetation Response Following Eight Large Wildfires Across the Western United States. *Fire Ecology*, 3(1), 91–108.
- Lourenço, L. (1997). *Serras de xisto do Centro de Portugal. Contribuição para o seu conhecimento geomorfológico e geo-ecológico. Dissertação de Doutoramento*. Universidade de Coimbra.
- Moreira, F., Viedma, O., Arianoutsou, M., Curt, T., Koutsias, N., Rigolot, E., ... Bilgili, E. (2011). Landscape - wildfire interactions in southern Europe: Implications for landscape management. *Journal of Environmental Management*, 92, 2389–2402.
- Naveh, Z. (1994). The Role of Fire and Its Management in the Conservation of Mediterranean Ecosystems and Landscapes. In J. M. Moreno & W. C. Oechel (Eds.), *The role of fire in Mediterranean-type ecosystems* (pp. 163–185). New York: Springer-Verlag.
- Neary, D. G., Ryan, K. C., & DeBano, L. F. (2005). *Wildland fire in ecosystems: Effects of Fire on Soils and Water* (Vol. 4). Ogden: General Technical Report: Rocky Mountain Research Station.
- Paula, S., Arianoutsou, M., Kazanis, D., Tavsanoğlu, Ç., Lloret, F., Buhk, C., ... Pausas, J. G. (2009). Fire-related traits for plant species of the Mediterranean Basin. *Ecology*, 90(5), 1420.
- Pausas, J. G., Llovet, J., Anselm, R., & Vallejo, R. (2008). Are wildfires a disaster in the Mediterranean basin ? – A review. *International Journal of Wildland Fire*, 17, 713–723.
- Pausas, Juli G., Bradstock, R. A., Keith, D. A., & Keeley, J. E. (2004). Plant Functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. *Ecology*, 85(4), 1085–1100.
- Pielou, E. C. (1969). *An Introduction to Mathematical Ecology*. Wiley, New York.
- Piñol, J., Terradas, J., & Lloret, F. (1998). Climate Warming, Wildfire Hazard, and Wildfire Occurrence in Coastal Eastern Spain. *Climatic Change*, 38(3), 345–357.
- Rundel, P. W., Arroyo, M. T. K., Cowling, R. M., Keeley, J. E., Lamont, B. B., Pausas, J. G., & Vargas, P. (2018). Fire and plant diversification in mediterranean-climate regions. *Frontiers in Plant Science*, 9, 1–13.
- Santos e Silva, C. (1985). *Contribuição para o estudo da Paisagem Protegida da Serra do Açor: Elementos sobre a Flora Briológica e Estrutura da Vegetação - Relatório de Estágio para a conclusão da Licenciatura em Biologia*. Universidade Clássica de Lisboa.
- Shannon, C. E., & Weaver, W. (1949). *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press.
- Spencer, C. N., Gabel, K. O., & Hauer, F. R. (2003). Wildfire effects on stream food webs and nutrient dynamics in Glacier National Park, USA. *Forest Ecology and Management*, 178(1–

2), 141–153.

- Trabaud, L. (1994). Postfire Plant Community Dynamics in the Mediterranean Basin. In J. M. Moreno & W. C. Oechel (Eds.), *The role of fire in Mediterranean-type ecosystems* (Vol. 107, pp. 1–15). New York: Springer-Verlag.
- Turner, M. G., Romme, W. H., & Gardner, R. H. (1999). Prefire Heterogeneity, Fire Severity, and Early Postfire Plant Reestablishment in Subalpine Forests of Yellowstone National Park, Wyoming. *International Journal of Wildland Fire*, 9(1), 21–36.
- Verkaik, I., Rieradevall, M., Cooper, S. D., Melack, J. M., Dudley, T. L., & Prat, N. (2013). Fire as a disturbance in mediterranean climate streams. *Hydrobiologia*, 719(1), 353–382.
- White, J. D., Ryan, K. C., Key, C. C., & Running, S. W. (1996). Remote Sensing of Forest Fire Severity and Vegetation Recovery. *International Journal of Wildland Fire*, 6(3), 125.

Supplementary files

Table S1. Plant species list from Mata da Margaraça surveys. Taxonomic classification (**CLASS**, **FAMILY** and **SPECIES**), **REL. FREQUENCY** – relative frequency per species, **REL. COVER** – Average relative species cover in all sampling plots, **LIFE FORM** – type of life form according to Raunkiaer classification (**CHA** – Chamaephyte, **GEO** – Geophyte, **HEM** – Hemicryptophyte, **NANOP** – Nanophanerophyte, **MICROP** – Microphanerophyte, **MESOP** – Mesophanerophyte, **MEGAP** – Megaphanerophyte and **THE** – Therophyte), **FIRE TRAIT** – Plants adaptations related to fire, based on Paula & Pausas (2009) work (**R** – Sprouts after fire, **S** – seeds resistant to fire or germinate after fire) **EXCL./COM.** – Classification of species as Exclusive or Common based on severity classes (**C** – commons in all sampling plots; **E1**, **E2**, **E3** and **E4** – Exclusive to the related severity groups), **HABITAT/ECOLOGY** – type of habitat or possible locations of occurrence.

CLASS	FAMILY	SPECIES	REL. FREQUENCY	REL. COVER (%)	LIFE FORM	FIRE TRAIT	EXCL./COM.	HABITAT/ ECOLOGY
Liliatae	Amaryllidaceae	<i>Narcissus triandrus</i> L.	16.9 x 10 ⁻²	2.2 x 10 ⁻²	GEO		C	Forests/ Cultivated areas/ Uncultivated areas
	Asparagaceae	<i>Hyacinthoides hispanica</i> (Mill.) Rothm.	3.1 x 10 ⁻²	1.7 x 10 ⁻²	GEO		C	Forests/ Shrublands
		<i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce	1.5 x 10 ⁻²	6.2 x 10 ⁻²	GEO		C	Wet grasslands
	Hyacinthaceae	<i>Scilla monophyllos</i> Link in Schrad.	6.2 x 10 ⁻²	1.2 x 10 ⁻²	GEO	R	C	Forests/ Shrublands
	Liliaceae	<i>Lilium martagon</i> L.	12.3 x 10 ⁻²	8.4 x 10 ⁻²	GEO		C	Forests/ Shrublands
	Orchidaceae	<i>Cephalanthera longifolia</i> (L.) Fritsch	6.2 x 10 ⁻²	3.5 x 10 ⁻²	GEO	R/S	E1	Forests/ Shrublands
	Ruscaceae	<i>Ruscus aculeatus</i> L.	23.1 x 10 ⁻²	17.1 x 10 ⁻²	GEO	R	C	Forests
	Xanthorrhoeaceae	<i>Simethis mattiazzi</i> (Vand.) Sacc.	1.5 x 10 ⁻²	0.2 x 10 ⁻²	GEO		C	Forests
Magnoliopsida	Adoxaceae	<i>Sambucus nigra</i> L.	1.5 x 10 ⁻²	7.7 x 10 ⁻²	MICROP		C	Forests/ Riparian lands
		<i>Viburnum tinus</i> L.	53.8 x 10 ⁻²	58.4 x 10 ⁻²	MICROP	R	C	Forests/ Shrublands/ Riparian lands

	<i>Apiaceae</i>	<i>Conopodium</i> spp.	12.3×10^{-2}	20.7×10^{-2}	HEM		C	Forests/ Shrublands/ Uncultivated areas
		<i>Eryngium duriaei</i> J. Gay ex Boiss.	7.7×10^{-2}	12.5×10^{-2}	HEM		C	Forests/ Shrublands/ Uncultivated areas
		<i>Physospermum cornubiense</i> (L.) DC.	1.5×10^{-2}	0.2×10^{-2}	HEM		E3	Forests/ Shrublands
	<i>Aquifoliaceae</i>	<i>Ilex aquifolium</i> L.	16.9×10^{-2}	4.6×10^{-2}	MICROP	R	C	Forests
	<i>Araliaceae</i>	<i>Hedera hibernica</i> (G. Kirchn.) Bean	18.5×10^{-2}	2.6	MICROP	R	C	Forest/ Uncultivated areas/ Ruderal areas/ Riparian lands
	<i>Aristolochiaceae</i>	<i>Aristolochia paucinervis</i> Pomel	1.5×10^{-2}	0.1×10^{-2}	CHA		E1	Forests/ Shrublands/ Ruderal areas
	<i>Asteraceae</i>	<i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronquist	32.3×10^{-2}	6.3×10^{-2}	THE	S	C	Uncultivated areas/ Ruderal areas
		<i>Crepis lampanoides</i> (Gouan) Tausch	1.5×10^{-2}	0.1×10^{-2}	GEO		E1	Forests/ Shrublands
		<i>Eupatorium cannabinum</i> L.	1.5×10^{-2}	0.1×10^{-2}	CHA		E1	Wet grasslands/ Riparian lands
		<i>Lapsana communis</i> L.	3.1×10^{-2}	1.6×10^{-2}	THE		C	Uncultivated areas/ Ruderal areas
		<i>Picris hieracioides</i> L.	1.5×10^{-2}	0.1×10^{-2}	HEM	S	C	Uncultivated areas/ Ruderal areas
		<i>Senecio lividus</i> L.	10.8×10^{-2}	2.1×10^{-2}	THE		C	Shrublands/ Cultivated areas
		<i>Senecio sylvaticus</i> L.	1.5×10^{-2}	0.1×10^{-2}	THE		C	Forests
<i>Betulaceae</i>	<i>Corylus avellana</i> L.	1.5×10^{-2}	0.2×10^{-2}	MESOP		E1	Cultivated areas/ Ruderal areas	

	<i>Brassicaceae</i>	<i>Cardamine flexuosa</i> With.	15.4 x 10 ⁻²	16.5 x 10 ⁻²	HEM		C	Wet grasslands
		<i>Raphanus raphanistrum</i> L.	4.6 x 10 ⁻²	1.0 x 10 ⁻²	THE		C	Cultivated areas/ Uncultivated areas/ Ruderal areas
		<i>Teesdalia nudicaulis</i> (L.) R.Br.	3.1 x 10 ⁻²	7.8 x 10 ⁻²	THE	S	C	Ruderal/ Riparian lands
	<i>Campanulaceae</i>	<i>Campanula lusitanica</i> L.	1.5 x 10 ⁻²	3.1 x 10 ⁻²	THE		C	Cultivated areas/ Ruderal areas
		<i>Jasione montana</i> L.	12.3 x 10 ⁻²	2.2 x 10 ⁻²	CHA	S	C	Forests/ Shrublands/ Ruderal areas
	<i>Caprifoliaceae</i>	<i>Lonicera periclymenum</i> L.	24.6 x 10 ⁻²	12.9 x 10 ⁻²	MICROP		E4	Forests/ Ruderal areas
	<i>Caryophyllaceae</i>	<i>Arenaria montana</i> L.	3.1 x 10 ⁻²	1.5 x 10 ⁻²	CHA	S	C	Forests/ Riparian lands
		<i>Cerastium glomeratum</i> Thuill.	20.0 x 10 ⁻²	7.2 x 10 ⁻²	THE	S	C	Cultivated areas/ Uncultivated areas/ Ruderal areas
		<i>Moehringia pentandra</i> J. Gay	9.2 x 10 ⁻²	2.2 x 10 ⁻²	THE		C	Forests
		<i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv.	30.8 x 10 ⁻²	75.1 x 10 ⁻²	THE		C	Forests
	<i>Clusiaceae</i>	<i>Hypericum androsaemum</i> L.	3.1 x 10 ⁻²	0.2 x 10 ⁻²	NANOPHA		C	Riparian lands
		<i>Hypericum humifusum</i> L.	13.8 x 10 ⁻²	2.6 x 10 ⁻²	CHA	S	C	Uncultivated areas/ Ruderal areas
	<i>Dioscoreaceae</i>	<i>Tamus communis</i> L.	1.5 x 10 ⁻²	0.1 x 10 ⁻²	GEO	R	C	Forests/ Shrublands/ Uncultivated areas/ Riparian lands
<i>Ericaceae</i>	<i>Arbutus unedo</i> L.	21.5 x 10 ⁻²	16.5 x 10 ⁻²	MICROP	R	C	Forests/ Shrublands	

		<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull	18.5 x 10 ⁻²	14.5 x 10 ⁻²	NANOP	R/S	C	Forests/ Shrublands
		<i>Erica arborea</i> L.	9.2 x 10 ⁻²	3.4 x 10 ⁻²	NANOP	R	C	Forests/ Shrublands/ Riparian lands
	<i>Fabaceae</i>	<i>Ornithopus perpusillus</i> L.	12.3 x 10 ⁻²	11.0 x 10 ⁻²	THE	S	C	Cultivated areas/ Uncultivated areas/ Ruderal areas
		<i>Trifolium pratense</i> L.	20.0 x 10 ⁻²	9.9 x 10 ⁻²	HEM	R	C	Ruderal/ Wet grasslands/ Riparian lands
		<i>Vicia angustifolia</i> L.	7.7 x 10 ⁻²	32.7 x 10 ⁻²	THE		C	Cultivated areas/ Ruderal areas
		<i>Vicia sativa</i> Hoppe in Sturm	6.2 x 10 ⁻²	4.8 x 10 ⁻²	THE	S	C	Cultivated areas/ Uncultivated areas/Ruderal areas
		<i>Cytisus</i> spp.	67.7 x 10 ⁻²	1.9	NANOP	R/S	C	Forests/ Shrublands
		<i>Genista falcata</i> Brot.	46.2 x 10 ⁻²	44.9 x 10 ⁻²	NANOP	R/S	C	Forests/Shrublands
		<i>Fagaceae</i>	<i>Castanea sativa</i> Mill.	81.5 x 10 ⁻²	98.7 x 10 ⁻²	MESOP	R	C
	<i>Quercus robur</i> L.		36.9 x 10 ⁻²	27.0 x 10 ⁻²	MESOP	R	C	Forests
	<i>Geraniaceae</i>	<i>Geranium purpureum</i> L.	3.1 x 10 ⁻²	0.2 x 10 ⁻²	THE	S	C	Uncultivated areas/ Ruderal areas
		<i>Geranium robertianum</i> L.	13.8 x 10 ⁻²	1.0 x 10 ⁻²	THE	S	C	Uncultivated areas/ Ruderal areas
	<i>Juncaceae</i>	<i>Luzula forsteri</i> (Sm.) DC.	20.0 x 10 ⁻²	3.4 x 10 ⁻²	HEM	R	C	Forests
		<i>Luzula sylvatica</i> (Huds.) Gaudin	30.8 x 10 ⁻²	13.6 x 10 ⁻²	HEM		E4	Forests/ Riparian lands

	<i>Lamiaceae</i>	<i>Clinopodium vulgare</i> L.	3.1×10^{-2}	0.2×10^{-2}	GEO	R/S	C	Forests/ Shrublands
		<i>Lamium maculatum</i> L.	12.3×10^{-2}	10.8×10^{-2}	HEM		C	Cultivated areas/ Wet Grasslands/ Ruderal areas
		<i>Laurus nobilis</i> L.	3.1×10^{-2}	4.2×10^{-2}	MICROP	R	C	Riparian lands
	<i>Papaveraceae</i>	<i>Fumaria bastardii</i> Boreau	3.1×10^{-2}	0.9×10^{-2}	THE		E4	Cultivated areas/ Uncultivated areas/ Ruderal areas
		<i>Fumaria</i> sp.	7.7×10^{-2}	2.5×10^{-2}	THE		C	Cultivated areas/ Uncultivated areas/ Ruderal areas
	<i>Phytolaccaceae</i>	<i>Phytolacca americana</i> L.	1.5×10^{-2}	0.1×10^{-2}	HEM		C	Ruderal areas
	<i>Pinaceae</i>	<i>Pinus pinaster</i> Aiton	3.1×10^{-2}	0.2×10^{-2}	MEGAP	S	E4	Forests/ Shrublands/ Uncultivated areas
	<i>Poaceae</i>	<i>Agrostis castellana</i> Boiss. et Reut.	1.5×10^{-2}	1.5×10^{-2}	HEM		C	Forests/ Shrublands/ Cultivated areas/ Uncultivated areas/ Ruderal areas
		<i>Agrostis nebulosa</i> Boiss. & Reut.	12.3×10^{-2}	13.9×10^{-2}	THE		C	n.d
		<i>Dactylis glomerata</i> L.	1.5×10^{-2}	3.1×10^{-2}	HEM	R	C	Forests/ Cultivated areas/ Uncultivated areas/ Ruderal areas/ Wet Grasslands
		<i>Festuca paniculata</i> (L.) Schinz et Thell.	26.2×10^{-2}	42.3×10^{-2}	HEM	R/S	C	Shrublands/ Wet Grasslands

		<i>Holcus lanatus</i> L.	44.6 x 10 ⁻²	1.4	HEM	S	C	Uncultivated areas/ Wet Grasslands
		<i>Melica uniflora</i> Retz.	1.5 x 10 ⁻²	9.2 x 10 ⁻²	HEM	R	C	Forests
		<i>Poa trivialis</i> L.	1.5 x 10 ⁻²	3.1 x 10 ⁻²	HEM		C	Wet Grasslands
		<i>Secale cereale</i> L.	16.9 x 10 ⁻²	61.5 x 10 ⁻²	THE		C	Cultivated areas/ Uncultivated areas/ Ruderal areas
	<i>Primulaceae</i>	<i>Primula acaulis</i> (L.) L.	3.1 x 10 ⁻²	1.7 x 10 ⁻²	HEM		E1	Forests/ Wet Grasslands/ Riparian lands
	<i>Ranunculaceae</i>	<i>Aquilegia vulgaris</i> subsp. <i>dichroa</i> L.	3.1 x 10 ⁻²	0.2 x 10 ⁻²	THE		E1	Forests
		<i>Ranunculus gregarius</i> Brot.	1.5 x 10 ⁻²	0.1 x 10 ⁻²	GEO		C	Forests/ Wet Grasslands/ Rocks
		<i>Ranunculus repens</i> L.	1.5 x 10 ⁻²	0.1 x 10 ⁻²	HEM		C	Wet Grasslands/ Riparian lands
	<i>Rosaceae</i>	<i>Prunus avium</i> L.	9.2 x 10 ⁻²	2.1 x 10 ⁻²	MESOP		C	Forests/ Ruderal areas
		<i>Prunus lusitanica</i> L.	21.5 x 10 ⁻²	18.2 x 10 ⁻²	MICROP		C	Forests
		<i>Rubus ulmifolius</i> Schott	44.6 x 10 ⁻²	58.6 x 10 ⁻²	MICROP	R	C	Forests/ Shrublands/ Uncultivated areas/ Ruderal areas
	<i>Salicaceae</i>	<i>Populus alba</i> L.	9.2 x 10 ⁻²	0.5 x 10 ⁻²	MESOP		E4	Riparian lands
		<i>Salix atrocinerea</i> Brot.	21.5 x 10 ⁻²	6.3 x 10 ⁻²	MICROP		C	Wet Grasslands/ Riparian lands
	<i>Saxifragaceae</i>	<i>Saxifraga granulata</i> L.	6.2 x 10 ⁻²	3.2 x 10 ⁻²	HEM		C	Forests/ Rocks

	<i>Scrophulariaceae</i>	<i>Digitalis purpurea</i> L.	81.5×10^{-2}	3.0	HEM		C	Forests/ Ruderal areas / Wet grasslands
		<i>Linaria triornithophora</i> (L.) Willd.	32.3×10^{-2}	46.0×10^{-2}	HEM		C	Forests/ Riparian lands
		<i>Scrophularia scorodonia</i> L.	35.4×10^{-2}	35.4×10^{-2}	CHA		E4	Ruderal areas/ Wet Grasslands
	<i>Solanaceae</i>	<i>Solanum nigrum</i> L.	1.5×10^{-2}	1.5×10^{-2}	CHA		C	Cultivated areas/ Ruderal areas
	<i>Ulmaceae</i>	<i>Ulmus minor</i> Mill.	4.6×10^{-2}	1.0×10^{-2}	MESOP	R	E1	Ruderal areas/ Riparian lands
	<i>Violaceae</i>	<i>Viola riviniana</i> Rchb.	12.3×10^{-2}	5.6×10^{-2}	HEM		C	Wet Grasslands/ Riparian lands
<i>Polypodiopsida</i>	<i>Aspleniaceae</i>	<i>Asplenium onopteris</i> L.	9.2×10^{-2}	0.6×10^{-2}	HEM		C	Forests/ Rocks
	<i>Blechnaceae</i>	<i>Blechnum spicant</i> (L.) Roth	1.5×10^{-2}	0.8×10^{-2}	HEM		E1	Riparian lands
	<i>Dennstaedtiaceae</i>	<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	56.9×10^{-2}	14.4	GEO	R	C	Forests/ Shrublands/ Cultivated areas/ Uncultivated areas/ Ruderal areas
	<i>Woodsiaceae</i>	<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	6.2×10^{-2}	6.8×10^{-2}	HEM		E1	Riparian lands

Considerações Finais

A Mata Nacional da Margaraça alberga uma importante comunidade vegetal, composta por espécies pouco representadas a nível nacional e por espécies de elevada importância para a conservação. O fogo pode ter um efeito devastador, e por isso, compreender como estas comunidades reagem é de elevada importância. Neste estudo, as relações entre a resposta da vegetação e os diferentes graus de severidade do fogo permitiram definir padrões de resposta, para este tipo de comunidades, assim como destacar quais as espécies que foram mais favorecidas pela ocorrência do fogo. Esta informação poderá vir a ser útil na elaboração de medidas de gestão e conservação em situações de fogos florestais, em comunidades vegetais desta natureza. Verificou-se que, com o aumento da severidade do fogo a vegetação também modifica a sua composição e densidade vegetativa, com tendência para espécies oportunistas e com adaptações ao fogo aumentarem a sua cobertura, como se observou com o *Pteridium aquilinum* e *Digitalis purpurea*. Este facto é de extrema importância, pois neste tipo de ecossistemas, estas espécies podem ocorrer pontualmente, mas nunca em densidades tão elevadas. Se por um lado, estas espécies estão associadas a locais perturbados e alterados pelo fogo, a sua ocorrência permite a proteção dos solos, que ficaram expostos, protegendo-os da erosão. Desta forma, o aparecimento destas espécies apesar de estar associado a uma catástrofe, é importante para a recuperação do ecossistema. Com o passar do tempo, e se as condições forem propícias, a floresta voltará a recuperar e atingir a sua forma original, com as espécies arbóreas de novo a dominar. Adicionalmente, o clima e as condições locais são muito importantes para a recuperação da vegetação.

A realização deste trabalho contribui para o conhecimento da ecologia do fogo em florestas caducifólias mistas de carvalho roble e castanheiro. No entanto, são necessários mais estudos sobre recuperação da vegetação neste tipo de ecossistema.

Referências

(citadas unicamente na Introdução Geral)

- Alves, J. M. da S., Espírito-Santo, M. D., Costa, J. C., & Lousã, M. F. (2009). Habitats Naturais e Seminaturais de Portugal Continental - tipos de habitats mais significativos e agrupamentos vegetais característicos. (Assírio & Alvim, Eds.).
- Baret, F., & Guyot, G. (1991). Potentials and Limits of Vegetation Indices for LAI and APAR Assessment. *Remote Sensing of Environment*, 35, 161–173.
- Bond, W. J., Woodward, F. I., & Midgley, G. F. (2005). The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phytologist*, 165, 525–537.
- Bunting, S. C., & Rego, F. C. (1988). Human Impact on Portugal's Vegetation. *Rangelands*, 10(6), 251–255.
- Buscardo, E., Rodríguez-Echeverría, S., Freitas, H., De Angelis, P., Pereira, J. S., & Muller, L. A. H. (2015). Contrasting soil fungal communities in Mediterranean pine forests subjected to different wildfire frequencies. *Fungal Diversity*, 70(1), 85–99.
- Campbell, G. S., Jungbauer, J. D., Bidlake, W. R., & Hungerford, R. D. (1994). Predicting the Effect of Temperature on Soil Thermal Conductivity. *Soil Science*, 158(5), 305–313.
- Certini, G. (2005). Effects of fire on properties of forest soils: A review. *Oecologia*, 143(1), 1–10.
- Clements, F. (1916). Plant succession: an analysis of the development of vegetation. *Carnegie Institution of Washington*.
- Costa, J. C., Espírito-Santos, M. D., Lousã, M., González, P. M. R., Capelo, J., & Arsénio, P. (2001). Flora e Vegetação do Divisório (Excursão ao Divisório Português). *ALFA*.
- DeBano, L. F. (2000). The role of fire and soil heating on water repellency in wildland environments: A review. *Journal of Hydrology*, 231–232, 195–206.
- DeBano, L. F., Neary, D. G., & Folliott, P. F. (1998). Fire's Effects on Ecosystems. New York: *John Wiley & Sons, Inc.*
- Decreto Lei nº 9/2015 de 23 de abril. Diário da República, 1.a série - nº 79 - Ministério da Agricultura e do Mar. Lisboa.
- Decreto Lei nº 67/82 de 3 de março. Diário da República no51/82 - 1 Série. Ministério da
- Resolução do Conselho de Ministros nº 14/2019, de 21 de janeiro. Diário da República.
- Doerr, S. H., Shakesby, R. A., & Walsh, R. P. D. (2000). Soil water repellency: Its causes, characteristics and hydro-geomorphological significance. *Earth Science Reviews*, 51(1–4), 33–65.
- Escuin, S., Navarro, R., & Fernández, P. (2008). Fire severity assessment by using NBR (Normalized Burn Ratio) and NDVI (Normalized Difference Vegetation Index) derived from LANDSAT TM/ETM images. *International Journal of Remote Sensing*, 29(4), 1053–1073.
- FAO. (2000). FRA 2000 On Definitions of Forest and Forest Change. Retrieved October 19, 2018, from http://www.fao.org/docrep/006/ad665e/ad665e01.htm#P124_3367
- FAO. (2015). FRA 2015, Terms and Definitions. Forest Resources Assessment, Working Paper 180. Food and Agricultural Organization of the United Nations, 36.

- Fernandes, P. M., & Rigolot, E. (2007). The fire ecology and management of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *Forest Ecology and Management*, 241(1–3), 1–13.
- Ferreira, A. D., Coelho, C., Silva, J. S., & Esteves, T. (2010). Efeitos do Fogo no Solo e no Regime Hidrológico. In F. Moreira, F. X. Catry, J. S. Silva, & F. Rego (Eds.), *Ecologia do Fogo e Gestão de Áreas Ardidas* (pp. 1–327). *ISA Press*.
- Ferreira, A. J. D., Coelho, C. O. A., Walsh, R. P. D., Shakesby, R. A., Ceballos, A., & Doerr, S. H. (2000). Hydrological implications of soil water-repellency in *Eucalyptus globulus* forests, north-central Portugal. *Journal of Hydrology*, 231, 165–177.
- Franklin, J. F. (1988). Structural and Functional Diversity in Temperate Forests. In E. O. Wilson & F. M. Peter (Eds.), *Biodiversity* (p. 522). Washington, D.C.: *National Academy Press*.
- Götmark, F. (1992). Naturalness as an Evaluation Criterion in Nature Conservation: A Response to Anderson. *Conservation Biology*, 6(3), 455–455.
- Huete, A., Didan, K., Miura, T., Rodriguez, E. P., Gao, X., & Ferreira, L. G. (2002). Overview of the radiometric and biophysical performance of the MODIS vegetation indices. *Remote Sensing of Environment*, 83, 195–213.
- ICNF. (2017). Plano de Ordenamento - Área de Paisagem Protegida da Serra do Açor (1a Fase - Caracterização).
- Iversen, J. (1956). Forest clearance in the Stone Age. *Scientific American*, 194, 36–41.
- Johnson, R. G. (1972). Conceptual models of benthic marine communities in. In T. J. M. Schopf (Ed.), *Models in paleobiology* (pp. 148–159). San Francisco: *Freeman, Cooper & Co.*
- Keddy, P. A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3(2), 157–164.
- Keeley, J. E., Bond, W. J., Bradstock, R. A., Pausas, J. G., & Rundel, P. W. (2012). Fire in Mediterranean Ecosystems - *Ecology, Evolution and Management*. New York: *Cambridge University Press*.
- Keeley, J. E., Pausas, J. G., Rundel, P. W., Bond, W. J., & Bradstock, R. A. (2011). Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends in Plant Science*, 16(8), 406–411.
- Keeley, Jon E. (2009). Fire intensity, fire severity and burn severity: a brief review and suggested usage. *International Journal of Wildland Fire*, 18(1), 116–126.
- Lawes, M. J., & Clarke, P. J. (2011). Ecology of plant resprouting: populations to community responses in fire-prone ecosystems. *Plant Ecology*, 212(12), 1937–1943.
- López García, M. J., & Caselles, V. (1991). Mapping burns and natural reforestation using thematic Mapper data. *Geocarto International*, 6, 31–37.
- Moreira, B., Tormo, J., & Pausas, J. G. (2012). To resprout or not to resprout: factors driving intraspecific variability in resprouting. *Oikos*, 121(10), 1577–1584.
- Moreira, F., Viedma, O., Arianoutsou, M., Curt, T., Koutsias, N., Rigolot, E., ... Bilgili, E. (2011). Landscape - wildfire interactions in southern Europe: Implications for landscape management. *Journal of Environmental Management*, 92, 2389–2402.
- Neary, D. G., Ryan, K. C., & DeBano, L. F. (2005). Wildland fire in ecosystems: Effects of Fire on Soils and Water (Vol. 4). Ogden: General Technical Report: *Rocky Mountain Research Station*.

- Newton, A. C. (2007). *Forest Ecology and Conservation - A Handbook of Techniques*. (W. J. Sutherland, Ed.). New York: *Oxford University Press Inc.*
- Paiva, J. A. R. (1981). Mata da Margaraça e a sua conversão em reserva. *Anuário Da Sociedade Broteriana*, (47), 49–66.
- Pate, J. S., Froend, R. H., Bowen, B. J., Hansen, A., & Kuof, J. (1990). Seedling Growth and Storage Characteristics of Seeder and Resprouter Species of Mediterranean-type Ecosystems of S. W. Australia. *Annals of Botany*, 65(6), 585–601.
- Pausas, J. G., Llovet, J., Anselm, R., & Vallejo, R. (2008). Are wildfires a disaster in the Mediterranean basin? – A review. *International Journal of Wildland Fire*, 17, 713–723.
- Pausas, J. G., Pratt, R. B., Keeley, J. E., Jacobsen, A. L., Ramirez, A. R., Vilagrosa, A., ... Davis, S. D. (2016). Towards understanding resprouting at the global scale. *New Phytologist*, 209(3), 945–954.
- Pausas, Juli G., Bradstock, R. A., Keith, D. A., & Keeley, J. E. (2004). Plant Functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. *Ecology*, 85(4), 1085–1100.
- Pereira, J. M. C. (1999). A Comparative Evaluation of NOAA / AVHRR Vegetation Indexes for Burned Surface Detection and Mapping. *IEEE Transaction on Geoscience and Remote Sensing*, 37(1), 217–226.
- Pereira, J. M. C., Sá, A. C. L., Sousa, A. M. O., Silva, J. M. N., Santos, T. N., & Carreiras, J. M. B. (1999). Spectral characterisation and discrimination of burnt areas. In E. Chuvieco (Ed.), *Remote Sensing of Large Wildfires in The European Mediterranean Basin* (1st ed., pp. 123–138). Berlin: *Springer*.
- Pleniou, M., & Koutsias, N. (2013). Sensitivity of spectral reflectance values to different burn and vegetation ratios: A multi-scale approach applied in a fire affected area. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 79, 199–210.
- Pyne, S. J. (1982). *Fire in America: A Cultural History of Wildland and Rural Fire* - Stephen J. Pyne. Seattle: *University of Washington Press*.
- Qi, J., Chehbouni, A., Huete, A. R., Kerr, Y. H., & Sorooshian, S. (1994). A Modified Soil Adjusted Vegetation Index. *Remote Sensing of Environment*, 48(2), 119–126.
- Queiroz, A. I. C. F., Pimenta, C. M. M. F., Santos-Silva, Celeste M. M., & Leite de Almeida, J. M. D. (1984). Paisagem Protegida da Serra do Açor - Dados preliminares para um projeto de intervenção, 1–16.
- Rego, F. C. (1992). Land Use Changes and Wildfires. In A. Teller, P. Mathy, & J. N. R. Jeffers (Eds.), *Responses of Forest Ecosystems to Environmental Changes* (pp. 367–373). London, UK: *Elsevier Applied Science*.
- Runkle, J. R. (1985). Disturbance Regimes in Temperate Forests. In S. T. A. Pickett & P. S. White (Eds.), *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics* (p. 472). Orlando: *Academic Press, Inc.*
- Santos-Silva, C. (1985). Contribuição para o estudo da Paisagem Protegida da Serra do Açor: Elementos sobre a Flora Briológica e Estrutura da Vegetação - Relatório de Estágio para a conclusão da Licenciatura em Biologia. Universidade Clássica de Lisboa.
- Silveira, P. (2007). A flora da Serra do Açor (Portugal). *Guineana-Revista de Botânica*, 13, 1–333.
- Tansley, A. G. (1935). The Use and Abuse of Vegetational Concepts and Terms. *In Ecology* (Vol. 16, pp. 284–307).

- Vandvik, V., Heegaard, E., Måren, I. E., & Aarrestad, P. A. (2005). Managing heterogeneity: The importance of grazing and environmental variation on post-fire succession in heathlands. *Journal of Applied Ecology*, 42(1), 139–149.
- Vera, F. W. M. (2000). *Grazing Ecology and Forest History*. (F. W. M. Vera, Ed.). The Hague: *CABI Publishing*.
- Walker, K. R., & Alberstadt, L. P. (1975). Ecological Succession as an Aspect of Structure in Fossil Communities. *Paleobiology*, 1(3), 238–257.
- Webb, N. R. (1998). The traditional management of European heathlands, 35(6), 987–990.