



**UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS**  
**INSTITUTO DE BIOLOGIA**

Hudson Gabriel Virtuoso Fontenele

**DINÂMICA DE POPULAÇÕES E COMUNIDADES DE  
GRAMÍNEAS DE CERRADO MEDIANTE SETE QUEIMAS  
ANUAIS**

**CAMPINAS**

**2024**

Hudson Gabriel Virtuoso Fontenele

**DINÂMICA DE POPULAÇÕES E COMUNIDADES DE  
GRAMÍNEAS DE CERRADO MEDIANTE SETE QUEIMAS  
ANUAIS**

Dissertação apresentada ao Instituto de  
Biologia da Universidade Estadual de  
Campinas como parte dos requisitos  
exigidos para a obtenção do título de  
Mestre em Ecologia.

ORIENTADORA: Dra. Giselda Durigan

COORIENTADORA: Dra. Natashi Aparecida Lima Pilon

ESTE TRABALHO CORRESPONDE À VERSÃO  
FINAL DA DISSERTAÇÃO DEFENDIDA PELO  
ALUNO **HUDSON GABRIEL VIRTUOSO  
FONTENELE**, E ORIENTADA PELA **DRA.  
GISELDA DURIGAN** E COORIENTADA PELA  
**DRA. NATASHI PILON**

**CAMPINAS**

**2024**

Ficha catalográfica  
Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP)  
Biblioteca do Instituto de Biologia  
Mara Janaina de Oliveira - CRB 8/6972

F737d Fontenele, Hudson Gabriel Virtuoso, 2000-  
Dinâmica de populações e comunidades de gramíneas de cerrado  
mediante sete queimas anuais / Hudson Gabriel Virtuoso Fontenele. –  
Campinas, SP : [s.n.], 2024.

Orientador(es): Giselda Durigan.  
Coorientador(es): Natashi Aparecida Lima Pilon.  
Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas  
(UNICAMP), Instituto de Biologia.

1. Cerrados. 2. Dinâmica de vegetação. 3. Fogo - Manejo. 4. Gramínea. 5.  
Resiliência (Ecologia). 6. Savanas. I. Durigan, Giselda, 1957-. II. Pilon,  
Natashi Aparecida Lima, 1990-. III. Universidade Estadual de Campinas  
(UNICAMP). Instituto de Biologia. IV. Título.

Informações complementares

**Título em outro idioma:** Population and community dynamics of cerrado grasses  
subjected to seven annual fires

**Palavras-chave em inglês:**

Cerrados  
Vegetation dynamics  
Fire management  
Grasses  
Resilience (Ecology)  
Savannas

**Área de concentração:** Ecologia

**Titulação:** Mestre em Ecologia

**Banca examinadora:**

Giselda Durigan [Orientador]  
Soizig Anne Le Stradic  
Ana Carolina Cardoso de Oliveira

**Data de defesa:** 25-11-2024

**Programa de Pós-Graduação:** Ecologia

**Identificação e informações acadêmicas do(a) aluno(a)**

- ORCID do autor: <https://orcid.org/0000-0001-8850-9677>

- Currículo Lattes do autor: <http://lattes.cnpq.br/7236604147711069>

## **COMISSÃO EXAMINADORA**

Dra. Giselda Durigan

Dra. Soizig Anne Le Stradic

Dra. Ana Carolina Cardoso de Oliveira

Os membros da Comissão Examinadora acima assinaram a Ata de Defesa, que se encontra no processo de vida acadêmica do aluno.

A Ata da defesa com as respectivas assinaturas dos membros encontra-se no SIGA/Sistema de Fluxo de Dissertação/Tese e na Secretaria do Programa de Pós-Graduação em Ecologia do Instituto de Ciências Biológicas.

## AGRADECIMENTOS

Agradeço, acima de tudo, à **Dra. Giselda Durigan** por ter me recebido de braços abertos e me aceitado como aluno, mesmo sem me conhecer, sem ter referências sobre mim e sabendo que uma distância de quase mil quilômetros nos separava. Não tenho palavras suficientes para descrever o quão grato sou pela oportunidade de trabalhar com uma profissional excepcional em todos os sentidos. Agradeço muitíssimo por ter abraçado as minhas ideias, mesmo nos conhecendo pouco, e diariamente sou grato pela sua orientação, parceria, apoio, ensinamentos e pela experiência que você me proporcionou. Obrigado pelos conselhos que vão além do profissional e acadêmico. Obrigado pela liberdade para tocar o projeto e, principalmente, por confiar em mim ao longo desses anos, mesmo que eu tenha sido ausente em alguns momentos. Obrigado por sempre me motivar a ir além e me provocar a pensar de outra forma, abrindo minha mente para outras perspectivas. Obrigado pelas discussões e debates sobre os Cerrados brasileiros, pelos ensinamentos em campo e pela experiência que agora possuo sobre os campos e savanas do sul do Cerrado. Obrigado pelos momentos de diversão, pelas viagens juntos, pelo intercâmbio cultural e por proporcionar uma nova experiência para um brasileiro baiano.

Agradeço à **Dra. Natashi Pilon** por ter sido minha coorientadora nesse processo e por ter me ajudado em diversos momentos com conversas, dúvidas e esclarecimentos, assim como por ter me mostrado um mundo de novas possibilidades (talvez até sem perceber). Agradeço imensamente pelos ensinamentos em campo, pelas aulas de identificação de capins e pelas ajudas estatísticas. Agradeço pelos momentos divertidos juntos em Santa Barbie, sempre “com a faquinha nos dentes”.

Agradeço à **Dra. Heloisa Miranda**, agora parceira e colaboradora, mas que foi e sempre será minha orientadora. Já são sete anos de parceria, amizade, ciência, ensinamentos, e espero que durem muitos mais. Se sou um pesquisador hoje, a Heloisa é a responsável por isso. Agradeço imensamente por ter me ensinado como fazer ciência e o que é ciência de qualidade, mostrando os caminhos da pesquisa científica e da ecologia do fogo. Obrigado pelas tardes juntas, pelas conversas, pelos cafezinhos, pelos projetos, pela motivação e pela provocação de sempre ir além, de fazer mais e melhor.

Obrigado pelo incentivo e pela liberdade, pela confiança em mim sempre e por estar sempre me apoiando nessa jornada do mestrado. Sou eternamente grato por ter lhe conhecido e por ter sido seu estagiário, orientando e, agora, colega, parceiro e amigo.

Agradeço às minhas duas maiores parcerias nesse mestrado: **Bruna Grasslands e Isabela Castro**. Sem vocês, eu não teria chegado ao fim dessa dissertação, nem teria trilhado os mesmos caminhos e alcançado as vitórias ao longo do processo. Agradeço pela ajuda diária, pelos conselhos, desabafos, críticas, surtos, risadas, fofocas e todos os nossos momentos, que foram essenciais para que esse mestrado fosse agradável. Vocês são parte dessa dissertação e desse artigo para sempre. Agradeço também à **Andra**, pela parceria nas disciplinas do mestrado e pelas discussões ecológicas que me fizeram sentir menos sozinho ao longo desse processo.

Agradeço aos meus pais, **Elza Virtuoso e Erinaldo Fontenele**, pelo apoio eterno desde a infância para que eu seguisse a carreira de pesquisador, sempre me motivando e me guiando por esse caminho. Obrigado por todo o amor e dedicação que vocês me deram e continuam a me dar. Obrigado por serem minha família que tanto me amou durante a vida. Amo vocês!

Agradeço aos meus melhores amigos de vida: **João Francisco e Diego Fernando**. Estamos juntos desde o início, e agradeço por tudo o que fazemos um pelo outro diariamente nesses anos. Amo vocês! Obrigado por todo o suporte, ajuda, amparo e momentos que compartilhamos.

Aos meus amigos do **grupo Coronetes: Luiza, Bringel, Manu e Vitor**. Obrigado por me apoiarem em cada etapa, cada passo, e por sempre estarem presentes comigo desde a graduação. Vocês são incríveis, estamos para sempre juntos nos surtos, nas tristezas, nas alegrias, nas fofocas, nas loucuras e nas brincadeiras. Amo vocês!

Aos meus amigos de **turma da Biologia UnB: Dani, Mariazinha, Miguelena, Nati, Nick, Nina, Bebel, Artur, Luís Gustavo “Tatá” e Gustavo “Tostes”**. Muito obrigado pelo apoio e pelos nossos encontros sempre felizes. Vocês tornaram esses anos mais leves, me motivando e apoiando nos momentos difíceis. **Dani**, obrigado por sempre estar ao meu lado com palavras de conforto. **Nina**, obrigado por ser também minha amiga de trabalho no Ministério da Saúde. **Tatá e Tostes**, obrigado também pela

parceria no esporte com nossos treinos de vôlei. **Bebel**, obrigado pelos debates sobre R e estatística e pelas ideias loucas de sempre.

À minha amiga do vôlei, que insiste em torcer para o time rival, **Gabi**. Obrigado pelo companheirismo diário, pelos inúmeros jogos de vôlei que assistimos juntos e que trouxeram mais leveza nesses anos. Eles foram essenciais para manter minha saúde mental.

Aos meus **amigos de trabalho no Ministério da Saúde: Taynná, Paulinha, Pagu, Dani, Hary, Alice, Luiza, Cris, Amandinha**. Ao **Programa de Formação em Emergências em Saúde Pública, o Profesp**, pelo acolhimento e por acreditar em um recém-formado. Obrigado, **Taynná**, por me acolher e acreditar em mim, tornando-se em seguida uma grande amiga e parceira. A todos os **amigos do Profesp**, agradeço pela parceria e pela possibilidade de me desenvolver como designer e programador. Aos **amigos do Centro Nacional de Inteligência Epidemiológica**, obrigado pelo apoio e pela oportunidade ímpar de ser um dos fundadores desse marco na saúde pública. Obrigado pela liberdade e pela confiança e, claro, por toda a experiência que ganhei nesses dois anos trabalhando no Ministério da Saúde. Agradeço imensamente a todos vocês por terem feito meus dias muito mais felizes e por terem me dado a liberdade e flexibilidade necessárias para desenvolver um mestrado enquanto trabalhava com emergências em saúde pública.

Ao meu psicólogo e colega **Caio Psicólogo** e ao meu psiquiatra **Bruno**, obrigado pela constante busca por melhorar minha condição de saúde e por me estabilizar. Caio, obrigado por se importar comigo e me motivar sempre a administrar corretamente meu tempo, evitando problemas maiores. Você foi essencial nesse mestrado.

Aos membros que participaram dos procedimentos obrigatórios para a defesa dessa dissertação, obrigado. **Dra. Desirée Ramos, Dra. Cassia Munhoz e Dra. Carolina Musso**, obrigada pela participação no Comitê de Acompanhamento de Dissertação. **Dra. Alessandra Kozovits, Dra. Heloisa Miranda e Dra. Bruna Campos**, obrigada pela participação no Exame de Qualificação e no Exame de Análise Prévia. **Dra. Soizig Anne Le Stradic, Dra. Ana Carolina Cardoso de Oliveira, Dra. Rosana Marta Kolb e Dra. Cassy Anne dos Santos Rodrigues**, obrigado pela participação na banca de defesa.

Por fim, agradeço às agências financiadoras dessa dissertação. À **Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP)**, pelo financiamento do Projeto Temático Biota Campos (#2020/01378-0) e pelo financiamento concedido à coorientadora deste trabalho (#2020/09257-8). À **U.S. National Science Foundation** pelo financiamento que possibilitou o experimento (#DEB1354943). Além disso, o presente trabalho foi realizado com apoio da **Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES)**, código de Financiamento 001.

## RESUMO

Os campos e savanas tropicais são dominados por gramíneas C<sub>4</sub>, um grupo essencial para a biodiversidade, estrutura e funcionamento desses ecossistemas. Mesmo assim, as gramíneas têm sido historicamente negligenciadas nos estudos de vegetação, levando a uma compreensão superficial de suas respostas ao fogo e dos mecanismos e atributos associados a essas respostas. Isso dificulta o manejo e a conservação adequada dos ecossistemas abertos tropicais, especialmente porque os regimes de queima antropogênicos recentes têm levantado preocupações sobre os efeitos a longo prazo de queimas frequentes na estação seca. Portanto, considerando isso, nós investigamos como um regime de queima frequente prolongado afeta as gramíneas do Cerrado, explorando as mudanças na comunidade, as guildas funcionais, as respostas populacionais e os mecanismos de persistência das espécies. Para isso, contamos e identificamos, em dois momentos distintos, todos os indivíduos de gramíneas presentes em 120 parcelas permanentes de 1 m<sup>2</sup> em áreas de campo sujo. A contagem de indivíduos foi realizada em 2015, após pelo menos quatro anos de exclusão do fogo, e novamente em 2022, após sete queimas anuais no meio da estação seca. Além disso, também coletamos dados sobre atributos relevantes para a persistência das espécies. Os dados foram analisados usando uma abordagem de tamanho de efeito para avaliar as mudanças nas propriedades da comunidade e no tamanho das populações entre as amostragens. Também comparamos mudanças nas proporções das guildas funcionais e particionamos as populações para identificar os mecanismos de persistência das espécies. Depois das sete queimas anuais, a comunidade de gramíneas manteve sua composição, aumentou sua homogeneidade, aumentou sua riqueza total (de 26 para 30 espécies) e dobrou sua densidade (de 8 para 17 indivíduos por m<sup>2</sup>), mas não alterou sua riqueza por m<sup>2</sup> (4 espécies por m<sup>2</sup>). A composição funcional foi afetada pelas queimas, aumentando a prevalência de atributos relacionados à tolerância ao fogo e à regeneração vegetativa. As espécies responderam de maneira diferente às queimas, com 25% das espécies tendo suas populações desfavorecidas, 25% beneficiadas e 50% não afetadas. Sobrevivência, recrutamento e clonalidade contribuíram diferentemente para a persistência das espécies e a propagação clonal foi responsável pelo crescimento populacional das espécies. Em síntese, a comunidade de gramíneas do Cerrado se

beneficia de queimas frequentes e é resiliente mesmo a um regime de queima extremo como sete queimadas anuais. Queimadas recorrentes no meio da estação seca não são prejudiciais para a comunidade e são menos preocupantes do que regimes prolongados de supressão do fogo, que reduzem a biomassa, cobertura, diversidade e funcionamento das gramíneas. A reintrodução do fogo após um longo período de exclusão é uma ação de manejo adequada para a conservação das gramíneas do Cerrado.

**Palavras-chave:** Cerrado; composição da comunidade; fogo; gramíneas; manejo de fogo; mecanismos de persistência; resiliência; savanas tropicais

## ABSTRACT

Tropical grasslands and savannas are dominated by C<sub>4</sub> grasses, which are crucial for the biodiversity, structure, and functioning of these ecosystems. However, grasses have been neglected in vegetation science, leading to a superficial understanding of their responses to fire and the mechanisms/traits associated with it. This hinders the effective management and conservation of the tropical open ecosystems, especially because recent anthropogenic fire regimes have raised concerns about the long-term effects of repeated dry season burns. Therefore, we investigated how prolonged frequent fires affect the Cerrado grass layer by exploring community properties, functional guilds, population responses, and persistence mechanisms. We sampled all grass individuals within 120 permanent 1-m<sup>2</sup> plots before the first fire in 2015 (after at least four years of fire exclusion) and again after seven annual dry-season fires in 2022. We also collected data on species' traits relevant to persistence. Data were analyzed using an effect size approach to assess changes in community properties and population sizes between sampling occasions. We also compared shifts in the proportions of functional guilds and partitioned population composition to demonstrate persistence mechanisms. After seven annual burns, the grass layer maintained its composition, increased its homogeneity, increased its total richness (from 26 to 30 species), and doubled its density (from 8 to 17 individuals/m<sup>2</sup>), but did not change its richness/m<sup>2</sup> (4 species/m<sup>2</sup>). Functional composition was affected by fires, increasing the prevalence of traits related to fire tolerance and vegetative regeneration. Species responded differently to burns, with 25% of species disadvantaged, 25% benefited, and 50% unaffected. Resprouting, recruitment, and clonality contributed differently to species persistence, with clonal propagation driving population growth. In synthesis, the Cerrado grass layer benefits from frequent fires and is resilient even to an extreme fire regime, such as seven annual burns. Recurrent mid-dry season fires are not harmful to the grass layer and should be less concerning than prolonged fire-suppression regimes, which diminish grasses' biomass, cover, diversity, and functioning. Reintroducing fire after prolonged fire exclusion is a suitable management action for the conservation of the grass layer.

**Palavras-chave:** Cerrado; community composition; fire; fire management; grasses; persistence mechanisms; resiliense; tropical savannas

# SUMÁRIO

<b>Introdução .....</b>	<b>15</b>
<b>Métodos.....</b>	<b>19</b>
Área de estudo e delineamento experimental .....	19
Coleta de dados .....	20
Análise de dados .....	25
Respostas da comunidade .....	25
Respostas funcionais.....	26
Respostas populacionais .....	27
Mecanismos de persistência e atributos das espécies .....	28
<b>Resultados.....</b>	<b>30</b>
Respostas da comunidade .....	30
Respostas funcionais.....	33
Respostas populacionais .....	35
Mecanismos de persistência e atributos das espécies .....	37
<b>Discussão .....</b>	<b>43</b>
A camada de gramíneas é resiliente a queimadas anuais .....	43
Funcionamento diferenciado marca a comunidade pós-fogo .....	44
Um quebra-cabeça de respostas, mecanismos e atributos .....	45
Lições para o manejo e conservação .....	48
<b>Conclusão .....</b>	<b>51</b>
<b>Referências bibliográficas .....</b>	<b>53</b>
<b>Apêndice 1. Representação das parcelas e subparcelas .....</b>	<b>61</b>
<b>Apêndice 2. Valores descritivos pré-fogo.....</b>	<b>62</b>
<b>Apêndice 3. Atributos das espécies.....</b>	<b>63</b>
<b>Apêndice 4. Atributos visualizados pela filogenia.....</b>	<b>65</b>
<b>Anexo 1. Declaração de bioética e biossegurança.....</b>	<b>66</b>
<b>Anexo 2. Declaração de direitos autorais.....</b>	<b>67</b>

## **ARTIGO PARA SUBMISSÃO AO PERIÓDICO JOURNAL OF ECOLOGY**

### **TÍTULO:**

Consequências de sete queimas anuais para as gramíneas do Cerrado

### **AUTORES: 15**

Hudson G. V. Fontenele<sup>1,2</sup>, Bruna H. Campos<sup>1,3</sup>, Giselda Durigan<sup>1,3</sup>, Natashi A. L. Pilon<sup>4</sup>

### **INSTITUIÇÕES:**

1 – Instituto de Ciências Biológicas, Departamento de Ecologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brazil

2 – Departamento de Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, Brasília, Brazil

3 – Instituto de Pesquisas Ambientais, São Paulo, Brazil

4 – Instituto de Biologia, Departamento de Biologia Vegetal, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brazil

## INTRODUÇÃO

As gramíneas são um componente crucial dos ecossistemas tropicais abertos, sendo essenciais para a estrutura, funcionamento e biodiversidade de campos e savanas (Parr et al. 2014; Veldman et al. 2015). Portanto, compreender sua ecologia é fundamental para a conservação de diversos *hotspots* de biodiversidade, como os ecossistemas do Cerrado. Nesses ecossistemas, as gramíneas C<sub>4</sub> dominam o estrato rasteiro em cobertura, densidade e biomassa aérea (Castro e Kauffman 1998; de Souza et al. 2021; Antar et al. 2022; Rodrigues e Fidelis 2022), criando uma cobertura do solo altamente inflamável que possibilita eventos de queima periódicos (D'Antonio e Vitousek 1992; Newberry et al. 2020). Conseqüentemente, esses ecossistemas foram moldados evolutivamente pelo fogo (Simon et al. 2009; Simon e Pennington 2012), resultando em comunidades vegetais com várias adaptações (casca grossa, banco de gemas protegido, estruturas subterrâneas para rebrota e armazenamento de nutrientes, reprodução estimulada pelo fogo) que asseguram sua recuperação e resiliência a eventos de queima (Coutinho 1990; Miranda et al. 2009; De Moraes et al. 2016; Pilon et al. 2021a). No entanto, os regimes de queima antropogênicos recentes têm levantado preocupações sobre os efeitos a longo prazo do fogo nessas comunidades. Enquanto as queimadas naturais causadas por raios durante as transições entre as estações seca e chuvosa manteriam a pirodiversidade (Ramos-Neto e Pivello 2000), beneficiando a vegetação, os atuais incêndios antropogênicos frequentes (intervalos de 1 a 3 anos) e amplamente distribuídos na estação seca (Schmidt e Eloy 2020) poderiam potencialmente alterar a composição de espécies, a dinâmica populacional, o funcionamento da comunidade e o equilíbrio geral do ecossistema (Pivello et al. 2021; Nolan et al. 2021). No entanto, essas previsões permanecem em grande parte não verificadas, pois faltam avaliações, de longo prazo e em nível de comunidade, das respostas da vegetação aos regimes de queima prolongados e continuados, especialmente se considerado as gramíneas nativas.

As gramíneas do Cerrado possuem várias características que lhes conferem uma reputação de "amantes do fogo": elas rebrotam rapidamente após as queimadas, têm bancos de gemas e rizomas curtos protegidos da queima, e algumas também podem

apresentar floração ou até mesmo germinação estimulada pelo fogo (Rachid-Edwards 1956; Sarmiento 1992; Musso et al. 2015; Pilon et al. 2018, 2021a; Fontenele et al. 2020a; Motta et al. 2024). De fato, a exclusão prolongada do fogo é prejudicial ao estrato graminoso, já que o adensamento lenhoso e o fechamento do dossel resultante diminuem a biomassa, cobertura, diversidade e funcionamento das gramíneas (Castro e Kauffman 1998; Moreira 2000; Abreu et al. 2017; Pilon et al. 2021b). Por consequência, o equilíbrio geral do ecossistema também é prejudicado pela supressão prolongada do fogo, já que as gramíneas sustentam várias funções ecológicas cruciais (Parr et al. 2014; Veldman et al. 2015). Por exemplo, elas contribuem notavelmente para o sequestro de carbono (Zhou et al. 2023; Coetsee et al. 2023) e para a recarga de água nas bacias hidrográficas (Honda e Durigan 2016), além de fornecer o combustível necessário para as queimas que mantêm as fitofisionomias abertas de vegetação (D'Antonio e Vitousek 1992; Newberry et al. 2020) e suas espécies intolerantes à sombra (Abreu et al. 2017). Assim, as gramíneas são essenciais para a conservação dos ecossistemas abertos, prosperando sob regimes de queima frequentes e necessitando de queimadas periódicas para manter seus atributos (Sarmiento 1992; Pilon et al. 2021a, b). No entanto, embora os efeitos negativos da exclusão do fogo sejam bem relatados, os benefícios previstos das queimas frequentes permanecem mal demonstrados.

Há muito o que aprender sobre os efeitos dos regimes de queima prolongados no estrato graminoso, principalmente porque as gramíneas foram historicamente negligenciadas em estudos populacionais e de comunidade, passando a ganhar atenção na ecologia de plantas do Cerrado apenas recentemente. De fato, apesar de representarem cerca de 5% de todas as espécies nativas do Cerrado (Flora do Brasil 2020 Database), as gramíneas são frequentemente percebidas como um grupo uniforme (Pilon et al. 2021a; Fontenele e Miranda 2024), sendo desconsideradas as possíveis respostas funcionais diversas que podem apresentar. Além disso, permanece incerto até que ponto suas adaptações permitirão que suportem ou até que prosperem sob regimes prolongados de queimas frequentes. Queimadas repetidas podem ser prejudiciais às espécies à medida que os indivíduos podem esgotar seus bancos de gemas e reservas de nutrientes (Moreira et al. 2012; Clarke et al. 2013), causando mortalidade das touceiras e potencialmente levando algumas populações ao colapso

(Fontenele e Miranda 2024). Isso pode ser crítico, uma vez que o potencial de recrutamento das gramíneas do Cerrado é incerto devido à irregularidade de reprodução, aos bancos de sementes transientes e à grande produção de sementes vazias ou inviáveis (Aires et al. 2014; Andrade e Miranda 2014; Kolb et al. 2016; Dairiel e Fidelis 2020; Fontenele et al. 2020a; Fontenele e Miranda 2022), possivelmente prejudicando a capacidade das espécies de substituir os indivíduos mortos na queima. Além disso, os mecanismos que regulam as populações de gramíneas e sua persistência não são completamente entendidos e os atributos funcionais que poderiam modular as respostas das espécies ao fogo também permanecem pouco explorados. Portanto, ainda há dúvidas sobre como um componente crucial da vegetação responde a longo prazo aos regimes de queima frequente, deixando sem resposta questões fundamentais sobre o manejo e a conservação adequados dos ecossistemas do Cerrado.

Assim, nesse contexto, investigamos como queimadas frequentes e sequenciais afetam a camada de gramíneas do Cerrado, explorando propriedades da comunidade, guildas funcionais e respostas populacionais em áreas de campo submetidas a um regime anual de fogo. Especificamente, buscamos responder às seguintes perguntas: (i) queimadas anuais afetam a abundância, riqueza e composição da comunidade de gramíneas? (ii) queimadas anuais alteram a composição funcional da comunidade? (iii) as espécies de gramíneas diferem em sua resposta ao fogo? e (iv) se diferem, existem mecanismos e/ou atributos associados às diferentes respostas? Com isso, esperávamos testar a resiliência da camada de gramíneas sob condições extremas, com nossos resultados esclarecendo a resposta das espécies ao regime de queima mais frequente possível, o que permitiria generalizações para frequências de fogo mais moderadas e adequadas. Nós hipotetizamos que, em um regime de queima frequente e extremo, a comunidade de gramíneas teria sua riqueza diminuída pela exclusão de espécies menos resistentes, e que as queimas alterariam a composição da comunidade. Também esperávamos que o funcionamento da comunidade fosse alterado, aumentando a proporção de espécies com regeneração vegetativa. Por fim, hipotetizamos que as espécies responderiam diferentemente, e que a rebrota seria o principal mecanismo de regeneração pós fogo. Embora as vegetações abertas do Cerrado também sejam compostas por herbáceas não-graminoides, subarbustos e

pequenos arbustos, escolhemos restringir nosso experimento somente às gramíneas devido à importância já ressaltada desse grupo para a caracterização, a estabilidade e o funcionamento da comunidade.

## MÉTODOS

### ***Área de estudo e delineamento experimental***

O estudo foi conduzido na Estação Ecológica de Santa Bárbara (EESB; 22°46'33" – 22°50'30" S, 49°10'27" – 49°15'36" W), São Paulo, Brasil. O local é uma área de Cerrado (2715 ha) no limite sul do bioma em uma zona de transição para a Mata Atlântica. O clima é úmido e sazonal, com invernos secos e verões chuvosos (Köppen Cfa; Alvares et al. 2013), precipitação anual de aproximadamente 1300 mm, e temperaturas médias mensais de 18°C–22°C. A região é afetada por geadas eventuais (Pilon et al. 2022). Os solos são classificados como latossolos profundos, ácidos, distróficos e com alto teor de areia. O local abrange um gradiente de fisionomias de Cerrado que vão de campos a florestas (campo sujo a cerradão; *sensu* Ribeiro e Walter 2008). Desde 2015, um experimento de fogo de longo prazo foi estabelecido na área, compreendendo 30 parcelas permanentes ao longo do gradiente de fisionomias (Abreu et al. 2017; Durigan et al. 2020).

Para explorar o efeito do fogo nas gramíneas, nós selecionamos três parcelas permanentes de campo sujeitas a um regime de queima anual. As parcelas estão em dois fragmentos de campo sujo que, antes do experimento, haviam passado por uma única queima nos últimos 30 anos, estando sob exclusão de fogo por pelo menos quatro anos antes da coleta de dados. A partir do início do experimento, as parcelas foram queimadas anualmente de 2015 a 2021 (sete queimas anuais) no meio da estação seca (julho ou agosto). Cada parcela tinha 50 m x 20 m (0,1 ha) e contava com 40 subparcelas de 1 m<sup>2</sup> aninhadas e distribuídas em formato de grade. As subparcelas estavam espaçadas a 3 m umas das outras e a 2,5 m da borda da parcela. Todas as parcelas eram compostas por vegetação aberta dominada por gramíneas e com poucos arbustos e árvores (cobertura do dossel < 10%), apresentando composição, riqueza e abundância semelhantes antes do experimento. Além das gramíneas, as parcelas apresentam grande cobertura de herbáceas não-graminoides, subarbustos e pequenos arbustos, que juntos compõem o restante do estrato rasteiro. Figuras detalhadas do delineamento experimental e das medidas iniciais das parcelas estão disponíveis nos Apêndices 1 e 2.

### **Coleta de dados**

Para coletar os dados, nós contamos e identificamos todos os indivíduos de gramíneas dentro de cada subparcela (totalizando 120 unidades amostrais de 1 m<sup>2</sup>) em dois momentos: antes da primeira queima, em 2015, e novamente depois das sete queimas prescritas, em 2022. As amostragens foram realizadas no final da estação chuvosa (março), quando as gramíneas atingem o pico de biomassa e crescimento (Sarmiento 1992), garantindo a contagem e identificação precisa de todos os indivíduos. Consideramos cada touceira (aglomerado de perfilhos e colmos conectados à mesma base) como um indivíduo, uma vez que as gramíneas do Cerrado são geralmente cespitosas (Filgueiras 2021). Em caso de dúvida, a base dos indivíduos era escavada para verificar se os perfilhos estavam conectados ou não. Os indivíduos nas bordas das subparcelas foram contados somente se a maior parte da sua circunferência basal estivesse dentro da subparcela.

Para cada espécie registrada no experimento, nós coletamos dados de atributos relevantes para a persistência populacional e o funcionamento da comunidade considerando um regime de queima frequente (Tabela 1). Exploramos sete atributos relacionados a adaptações fisiológicas, estratégias regenerativas e capacidade competitiva: (i) subtipo fotossintético C<sub>4</sub> (NADPme, NADme ou PCK); (ii) tipo de rebrota (não rebrotador, rebrota basal, rebrota em túnica ou rebrota subterrânea); (iii) especialização de habitat (gramíneas generalistas ou especialistas); (iv) propagação vegetativa (presença ou ausência); (v) reprodução pós-fogo (estimulada, não afetada ou inibida); (vi) síndrome de dispersão (anemocoria, epizocoria ou barocoria); e (vii) tamanho da touceira (pequena, média ou grande). Os atributos foram classificados como atributos de resposta e/ou efeito (Violle et al. 2007) e seu significado ecológico está apresentado na Tabela 1. Os atributos das espécies foram obtidos principalmente a partir de observações de campo das populações locais e, quando necessário, foram complementados por pesquisa na literatura e pela análise de espécimes de herbário. Os atributos foram classificados pelos seguintes critérios:

- (i) Para classificar os subtipos fotossintéticos C<sub>4</sub>, buscamos na literatura dados sobre mecanismos fotossintéticos e anatomia foliar.
- (ii) Para classificar os tipos de rebrota, consideramos a localização e a proteção das gemas. Espécies não rebrotadoras não têm gemas para rebrotar. Espécies com rebrota basal ou em túnica possuem gemas na coroa da raiz, mas diferem na proteção – a rebrota basal é protegida por uma fina camada de solo, enquanto as túnicas possuem bainhas foliares persistentes que envolvem as gemas e fornecem maior proteção ao tecido meristemático (*sensu* Rachid-Edwards 1956; Pilon et al. 2021). Espécies com rebrota subterrânea têm gemas profundas no solo, com maior isolamento térmico.
- (iii) Para classificar a especialização de habitat, consideramos a ocorrência das espécies em habitats antropizados. Gramíneas especialistas habitam essencialmente campos e savanas nativos, enquanto espécies generalistas também colonizam habitats antropizados e degradados (*sensu* Fontenele e Miranda 2024).
- (iv) Para classificar a propagação vegetativa, buscamos sinais de propagação clonal (expansão lateral, fragmentação da touceira e/ou estolões) nas touceiras.
- (v) Para classificar a reprodução pós-fogo, consideramos a floração no primeiro ano após a queima. Espécies estimuladas têm sua floração aumentada e/ou adiantada pelo fogo, enquanto espécies inibidas têm sua floração reduzida e/ou atrasada. Esta classificação não se aplica a espécies não rebrotadoras, pois elas não rebrotam e, portanto, não florescem após a queima.
- (vi) Para classificar as síndromes de dispersão, consideramos a morfologia do diásporo/semente e sua interação com o ambiente. Espécies anemocóricas têm sementes leves, com estruturas que facilitam a dispersão pelo vento (brácteas aladas, múltiplos pelos longos, aristas finas e longas, e colmos persistentes que são levados pelo vento). Espécies epizoocóricas têm o ápice das sementes em forma de flecha, com aristas longas e grossas que fixam as sementes na pelagem de animais. Espécies barocóricas têm sementes sem estruturas específicas para

facilitar a dispersão ou apresentam sementes pesadas demais para serem transportadas pelo vento.

- (vii) Para classificar o tamanho das touceiras, consideramos o volume médio ocupado pelos indivíduos de uma espécie, sua ocupação espacial e sua capacidade de sombrear e dificultar o crescimento de outras touceiras. As espécies foram classificadas como pequenas, médias ou grandes com base em nossas estimativas visuais de sua produção, acúmulo e projeção (vertical e horizontal) de biomassa durante o estágio vegetativo. As observações foram feitas dentro das parcelas em vários indivíduos durante o pico de crescimento das espécies – portanto, as classes de tamanho são proporcionais e referentes apenas às espécies e populações deste estudo. Espécies de tamanho pequeno produzem touceiras simples e pouco estruturadas, compostas por poucos colmos e folhas que não sombreiam outros indivíduos. Espécies de tamanho médio produzem touceiras mais volumosas que se projetam horizontal e verticalmente, sombreando espécies menores, mas sem comprometer completamente sua captação de luz, permitindo a coexistência de touceiras nas suas proximidades. Espécies de tamanho grande produzem touceiras volumosas e densas, com alta acumulação de biomassa, sombreando indivíduos próximos e formando grandes aglomerados.

**Tabela 1.** Atributos relevantes para a persistência populacional e o funcionamento da comunidade de gramíneas sob um regime de queima frequente.

Atributo		Significado ecológico	Referências
<b>Subtipo fotossintético</b>	C <sub>4</sub> NADPme	<i>Atributo de resposta:</i>	Cabido et al. 2008, Wigley-Coetsee and Staver 2020
	C <sub>4</sub> NADme	Capacidade de lidar com o estresse hídrico resultante do rebrotamento após uma queima na estação seca. A tolerância à seca segue NADPme < PCK < NADme.	
	C <sub>4</sub> PCK		
<b>Tipo de rebrota</b>	Não-rebrotador	<i>Atributo de resposta:</i>	Rachid-Edwards 1956, Pausas and Paula 2020, Pilon et al. 2021
	Basal	Potencial de rebrota após o fogo em relação à localização e proteção das gemas. A proteção contra o fogo segue: não-rebrotador < basal < em túnica < subterrânea.	
	Em túnica		
	Subterrânea		
<b>Especialização de habitat</b>	Generalista	<i>Atributo de resposta:</i> Potencial regenerativo, potencial de rebrotamento e investimento em sementes. Especialistas têm menor investimento em sementes, mas maior tolerância ao fogo e regeneração vegetativa.	Fontenele and Miranda 2024
	Especialista	<i>Atributo de efeito:</i> Resiliência, tolerância ao fogo e potencial regenerativo da comunidade, mesmo em áreas degradadas.	
<b>Propagação vegetativa</b>	Presença	<i>Atributo de resposta:</i> Potencial para estabelecer novos indivíduos e dominar espacialmente por meio da propagação clonal.	Franklin et al. 2021, Klimešová et al. 2021
	Ausência	<i>Atributo de efeito:</i> Potencial de regeneração vegetativa e influência sobre a diversidade genética da comunidade.	

Atributo	Significado ecológico	Referências
<b>Reprodução pós-fogo</b>	<u>Atributo de resposta:</u> Estimulada	
	Potencial de produzir sementes e recrutar novos indivíduos após evento de fogo.	
	<u>Atributo de efeito:</u> Inibida Não afetada Fenologia, disponibilidade de sementes e dinâmica de curto prazo da comunidade pós-fogo.	Lamont and Downes 2011
<b>Síndrome de dispersão</b>	<u>Atributo de resposta:</u> Anemocoria	
	Potencial para alcançar e colonizar clareiras distantes na vegetação via recrutamento de plântulas.	Pausas and Lavorel 2003,
	Epizoocoria Barocoria	Baskin and Baskin 2014
<b>Tamanho da touceira</b>	<u>Atributo de resposta:</u> Pequena	
	Capacidade de competir por recursos e ocupar espaço. Grandes touceiras assimilam mais recursos, sombreiam indivíduos próximos, aumentam a mortalidade de vizinhos e dificultam o recrutamento de plântulas.	Silva and Castro 1989, Zimmermann et al. 2008, Zimmermann et al. 2015
	<u>Atributo de efeito:</u> Média Grande Estrutura e competição interespecífica dentro da comunidade.	

### **Análise de dados**

Para caracterizar as mudanças no estrato graminoso, nós comparamos os dados de antes e depois das sete queimas anuais, verificando como as queimas prescritas afetaram as propriedades da comunidade, as guildas funcionais e as populações das espécies. Nós consideramos cada subparcela de 1 m<sup>2</sup> como uma unidade experimental, avaliando o conjunto de 120 subparcelas como uma amostragem representativa da comunidade de gramíneas dentro da área de estudo. Assim, buscamos diferenças dentro das subparcelas entre os períodos. As análises foram realizadas no programa R (versão 4.3.2; R Core Team 2023) utilizando os pacotes *ade4*, *FD*, *here*, *metafor*, *rio*, *sensiPhy*, *vegan*, *V.PhyloMaker2* e a coleção *tidyverse* (Viechtbauer 2010; Laliberté e Legendre 2010; Oksanen et al. 2013; Paterno et al. 2018; Thioulouse et al. 2018; Wickham et al. 2019; Jin e Qian 2022; Chan et al. 2023; Müller e Bryan 2023). As figuras foram criadas com Adobe Illustrator e os pacotes *ggplot2*, *ggtree* e *extrafont* (Wickham 2009; Chang 2014; Yu et al. 2017).

### Respostas da comunidade

Para avaliar se as sete queimas anuais afetaram a riqueza e a abundância da comunidade, primeiro calculamos estatísticas descritivas para cada um dos períodos de amostragem: riqueza total, abundância total e relativa, riqueza média por m<sup>2</sup> e densidade média por m<sup>2</sup>. Em seguida, para os valores médios, comparamos os dados de antes e depois das queimas, adotando a abordagem de tamanho do efeito Log Response Ratio, em que se calcula o tamanho médio da mudança entre os períodos (Hedges et al. 1999). Para levar em conta a dependência temporal das amostras, as variâncias dos tamanhos de resposta foram ajustadas por um coeficiente de correlação de Pearson entre os dados de antes e depois (Lajeunesse 2011). Para cada tamanho de efeito, nós construímos intervalos de confiança de 95% (Quinn e Keough 2002) para determinar se as médias pós-fogo eram significativamente diferentes das médias antes do fogo. Ou seja, mudanças estatisticamente significativas não incluíram valores de efeito zero dentro dos intervalos de confiança. Por fim, todos os valores foram convertidos em porcentagens para encontrar a mudança relativa entre os períodos.

Para avaliar se as sete queimas anuais afetaram a composição da comunidade, primeiro fizemos uma Ordenação Não-Métrica Multidimensional (NMDS) com base na matriz das abundâncias das espécies em cada subparcela em ambos os períodos, considerando dados padronizados pela transformação de Hellinger. Para esse agrupamento, utilizamos o índice de dissimilaridade de Bray-Curtis e 1000 iterações, e construímos elipses de agrupamento levando em conta intervalos de confiança de 95% (Legendre e Legendre 2012). Em seguida, testamos a dissimilaridade entre as comunidades de antes e depois do fogo, utilizando uma Análise de Variância Multivariada Permutacional (PERMANOVA; Anderson 2001). Isso foi seguido por uma Análise de Homogeneidade das Dispersões Multivariadas (Anderson 2006), para verificar se os resultados da PERMANOVA estavam relacionados a diferenças nas identidades das espécies (variação entre grupos; posição das elipses) ou a mudanças na homogeneidade da comunidade (variação dentro do grupo; dispersão dos pontos e amplitude das elipses). Ambas as análises usaram a mesma matriz de dissimilaridade utilizada para o NMDS e consideraram  $\alpha = 0.05$ .

### Respostas funcionais

Para avaliar se as sete queimas anuais afetaram a composição funcional da comunidade de gramíneas, e por consequência seu funcionamento, primeiro calculamos estatísticas descritivas da representatividade dos atributos dentro da comunidade. Em seguida, adotamos a abordagem da proporcionalidade de guildas (Götzenberger et al. 2012) de comparar a mudança na proporção de indivíduos dentro das guildas funcionais entre os períodos. Isto é, para cada um dos quatro atributos de efeito (especialização de habitat, propagação vegetativa, reprodução pós-fogo e tamanho da touceira; Tabela 1), nós realizamos um Teste de Independência do Qui-Quadrado para verificar se as queimadas anuais alteraram as abundâncias totais (todas as subparcelas juntas) dos atributos ( $\alpha = 0,05$ ). Nós consideramos apenas os atributos de efeito, pois estávamos interessados no funcionamento da comunidade de gramíneas. Para atributos binários, aplicamos a correção de continuidade de Yates para tabelas de contingência 2 x 2. Para atributos não binários, também realizamos análises *post-hoc* baseadas nos resíduos padronizados ajustados de Pearson com uma correção de

Bonferroni (Beasley e Schumacher 1995). A reprodução pós-fogo das espécies não rebrotadoras foi considerada inibida para esta análise.

### Respostas populacionais

Para investigar se as espécies de gramíneas diferiram em sua resposta ao fogo, nós estimamos as mudanças no tamanho de cada população, comparando a densidade por m<sup>2</sup> antes e depois das sete queimas, utilizando a mesma abordagem de tamanho de efeito das análises de comunidade. Novamente, convertamos os tamanhos de efeito em porcentagens para encontrar a mudança relativa entre os períodos e, em seguida, classificamos as espécies como tendo suas populações beneficiadas, prejudicadas ou não afetadas pelas queimas. Para esta e as análises populacionais subsequentes, consideramos apenas espécies que tinham populações com um tamanho mínimo estabelecido ( $n > 5$ , 20 das 31 espécies, 65% da comunidade).

Em seguida, para explorar a possibilidade de as respostas das espécies ao fogo serem um atributo conservado evolutivamente, nós calculamos o sinal filogenético nas respostas populacionais utilizando tanto o  $\lambda$  de Pagel quanto o  $K$  de Blomberg. Valores elevados desses parâmetros indicariam dependência filogenética na resposta ao fogo, considerando um modelo Browniano de evolução de atributos (Münkemüller et al. 2012). Inicialmente, geramos 100 árvores filogenéticas para nossas espécies, utilizando a megafilogenia de angiospermas atualizada (Jin e Qian 2022). Esse número de árvores foi necessário para lidar com as incertezas nas posições das espécies, já que lacunas filogenéticas foram resolvidas aleatoriamente durante a construção das árvores. Assim, visando reduzir o viés causado pela incerteza filogenética, estimamos o sinal filogenético na mudança relativa das populações para todas as árvores geradas e depois comparamos as estimativas dos parâmetros para avaliar a dependência filogenética (Paterno et al. 2018). Derivamos os valores médios para  $\lambda$  de Pagel e  $K$  de Blomberg com intervalos de confiança de 95% e uma estatística de valor  $P$  ( $\alpha = 0,05$ ).

### Mecanismos de persistência e atributos das espécies

Para investigar os mecanismos por trás das respostas populacionais, nós aplicamos uma abordagem de particionamento populacional que permitiu estimar a contribuição do rebrotamento, do recrutamento via sementes, da clonalidade e da renovação populacional para a persistência das espécies sob queimas anuais. Inicialmente, para cada espécie, nós examinamos como sua ocorrência (abundância nas subparcelas) variou entre as amostragens e calculamos os indivíduos que foram mantidos (estabilidade da abundância dentro de uma subparcela), os indivíduos que foram mortos (diminuição da abundância dentro de uma subparcela), os indivíduos que colonizaram novas subparcelas (aumento de abundância onde a espécie não estava presente) e os indivíduos que colonizaram subparcelas onde a espécie já estava presente. Assumimos que a estabilidade da abundância resultava do rebrotamento e que os aumentos de abundância resultavam do recrutamento via sementes. No entanto, para espécies com propagação vegetativa conhecida (Apêndice 3), consideramos que aumentos de abundância onde a espécie já estava presente resultavam de clonalidade. Com essa análise, pudemos estimar a renovação populacional (percentual de indivíduos pré-fogo que foram substituídos) e a proporção da população pós-fogo que era composta por indivíduos remanescentes de antes das queimas, por indivíduos recrutados via sementes após as queimas (recrutamento de plântulas) e por indivíduos clonados após as queimas.

Em seguida, com o objetivo de identificar mecanismos de persistência dentro da comunidade, realizamos análise de agrupamento hierárquico das espécies utilizando o método de critério de agrupamento de Ward em uma matriz de distância de Hellinger (Legendre e Legendre 2012), com base nas quatro variáveis obtidas acima. Construímos um dendrograma para explorar visualmente os dados e, em seguida, sintetizamos os grupos em mecanismos de persistência sob queimas anuais. Os grupos foram baseados na interpretabilidade ecológica, e o ajuste do agrupamento foi verificado pelo Coeficiente de Correlação Cofonética e pela Análise da Largura de Silhueta (Borcard et al. 2018).

Por fim, realizamos uma segunda análise de agrupamento hierárquico para explorar visualmente o conjunto completo de respostas populacionais, mecanismos de

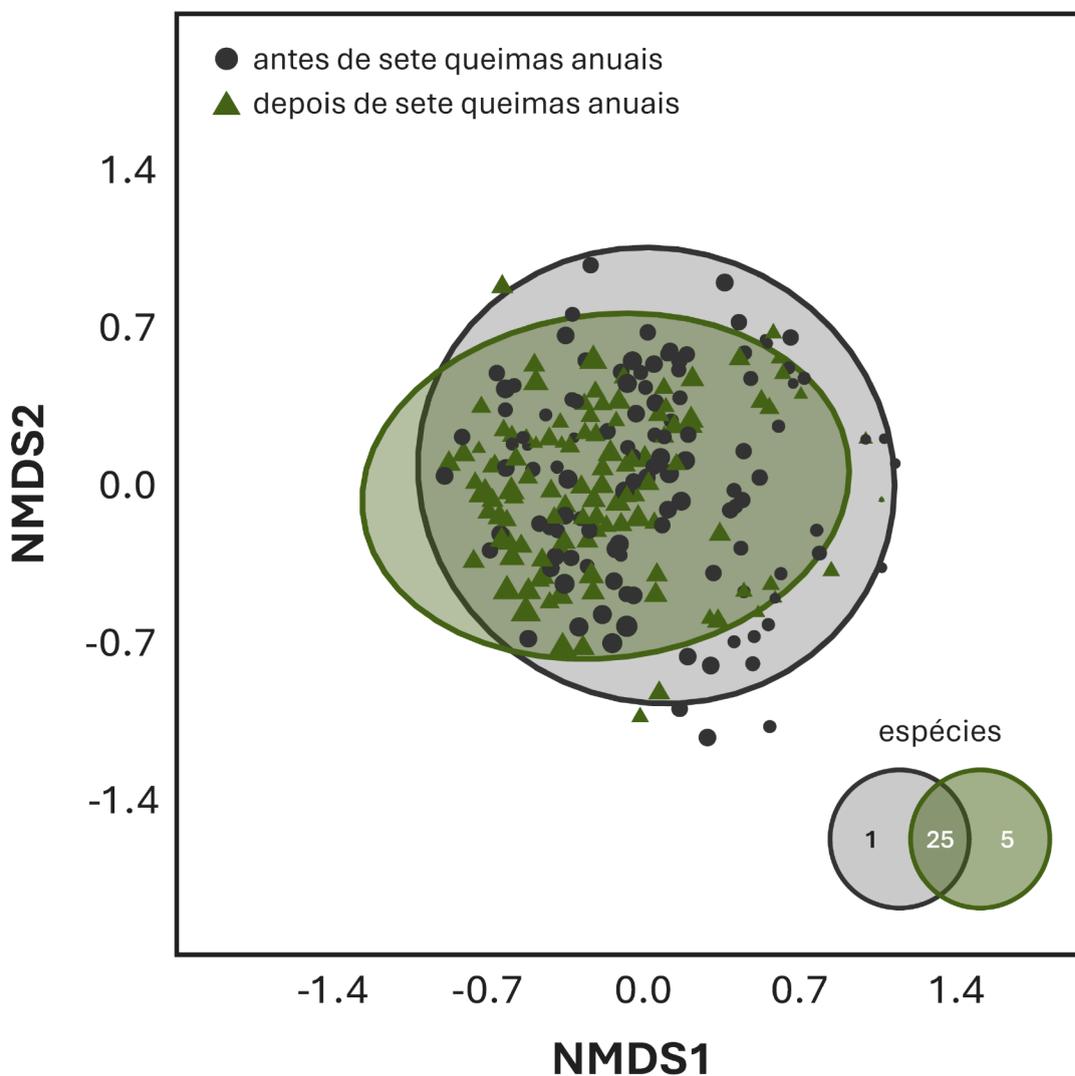
persistência e atributos, e para procurar conjuntos de atributos associados às respostas e mecanismos. Desta vez, utilizamos um método de ligação de Ward, baseado em uma matriz de distância de Gower (Legendre e Legendre 2012), incluindo os atributos das espécies (Tabela 1), as mudanças relativas nas populações, o percentual de indivíduos pré-fogo que foram substituídos e os mecanismos de persistência (conforme classificados pelo algoritmo de agrupamento anterior). Assim, construímos um dendrograma para a visualização dos múltiplos atributos interagindo para embasar as respostas e mecanismos. O ajuste do agrupamento foi verificado pelo Coeficiente de Correlação Cofonética (Borcard et al. 2018).

## RESULTADOS

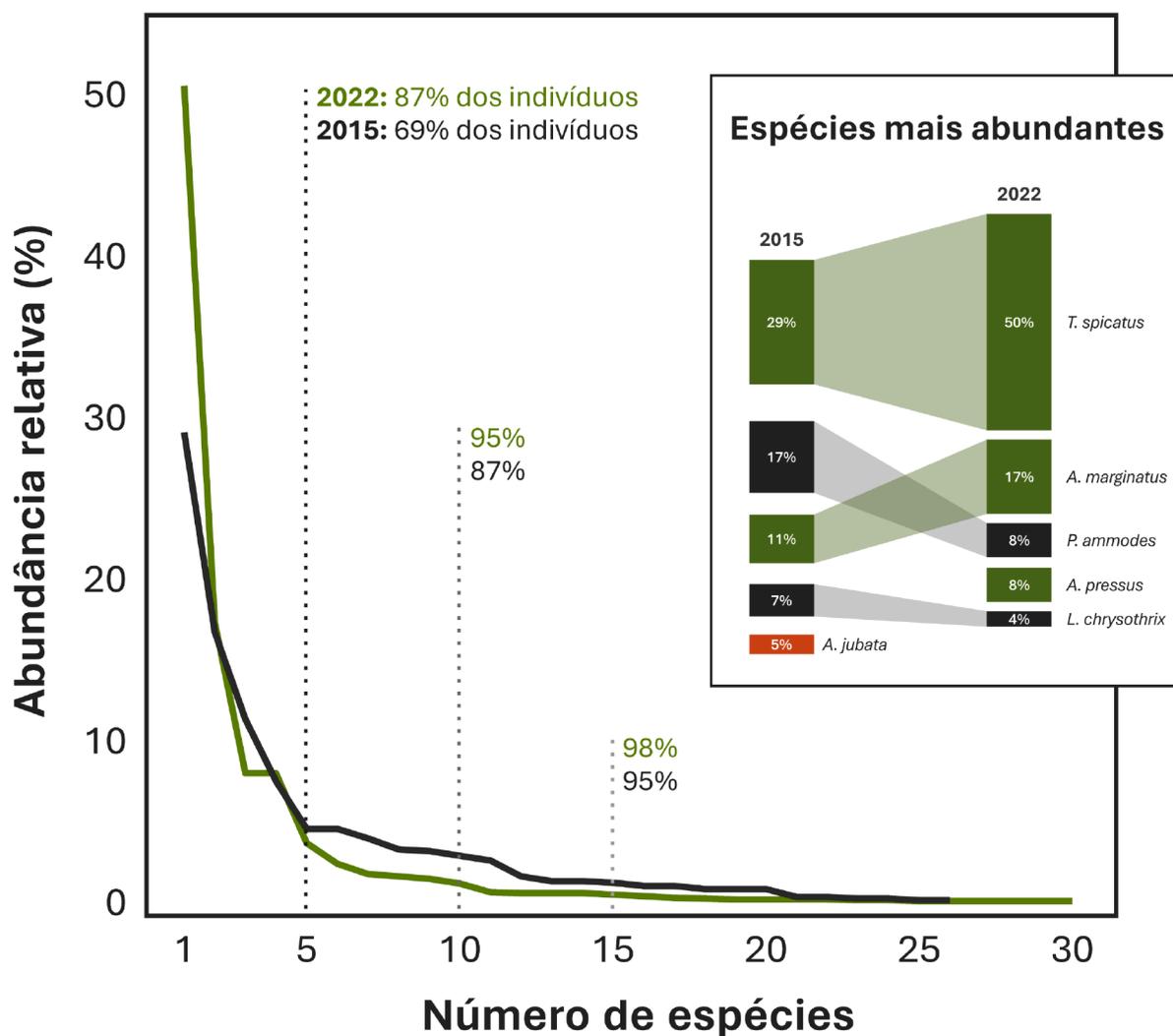
### *Respostas da comunidade*

Sete queimas anuais dobraram a densidade de gramíneas (de 8 para 17 indivíduos por m<sup>2</sup>; mudança relativa média = 100% ± 7% erro padrão) e aumentaram a riqueza total (de 26 para 30 espécies), mas não alteraram significativamente a riqueza por m<sup>2</sup> (4 espécies por m<sup>2</sup>; MR = -3% ± 4%). Os valores absolutos variaram de 0 a 41 indivíduos por m<sup>2</sup> e de 0 a 8 espécies por m<sup>2</sup> antes das queimas, em comparação com 0 a 66 indivíduos por m<sup>2</sup> e 0 a 9 espécies por m<sup>2</sup> depois das sete queimas. Uma única espécie foi excluída pelas sete queimas (a espécie ruderal anual *Gymnopogon foliosus*), mas cinco novas espécies foram registradas (*Axonopus siccus*, *Digitaria corynotricha*, *Paspalum guenoarum*, *Paspalum pectinatum* e *Tristachya leiostachya*). No entanto, essas espécies estavam limitadas a um ou dois indivíduos cada e restritas a poucas subparcelas. Conseqüentemente, embora a análise de dissimilaridade tenha mostrado resultado significativo (PERMANOVA, *Pseudo-F* = 7,255, *P* = 0,001), a composição da comunidade permaneceu semelhante (Figura 1) e as mudanças nas identidades das espécies explicaram uma fração mínima da variação total (*R*<sup>2</sup> = 0,030). Por outro lado, houve diferença estatisticamente significativa nas variâncias das comunidades (Análise de Homogeneidade, *F* = 4,252, *P* = 0,037). Ou seja, as identidades das espécies permaneceram praticamente inalteradas pelas sete queimas anuais, mas a homogeneidade da comunidade aumentou, uma vez que a comunidade pós-fogo se tornou mais uniforme (diferentes amplitudes das elipses na Figura 1).

O aumento da dominância das espécies mais abundantes contribuiu para uma comunidade mais uniforme. Antes das queimas, as cinco espécies mais abundantes representavam 69% dos indivíduos, aumentando para 87% após as sete queimas anuais (Figura 2). As espécies dominantes permaneceram semelhantes após o fogo, com *Trachypogon spicatus* sendo a espécie mais abundante em ambos os levantamentos. No entanto, *Aristida jubata*, anteriormente a quinta espécie mais abundante, diminuiu em importância após as queimas e foi substituída por *Axonopus pressus*, que se tornou a quarta espécie mais abundante (Figura 2).



**Figure 1.** Composição da comunidade de gramíneas do Cerrado antes e depois de sete queimas anuais no meio da estação seca. Composição visualizada por uma Ordenação Multidimensional Não-Métrica (NMDS) das abundâncias das espécies em cada levantamento (stress = 0,240; elipses são intervalos de confiança de 95%). Os símbolos representam as 120 subparcelas de 1 m<sup>2</sup> amostradas, e o tamanho é proporcional à riqueza de espécies (mínimo = 0 espécies, máximo = 9 espécies). O Diagrama de Venn mostra o número de espécies compartilhadas entre os levantamentos.

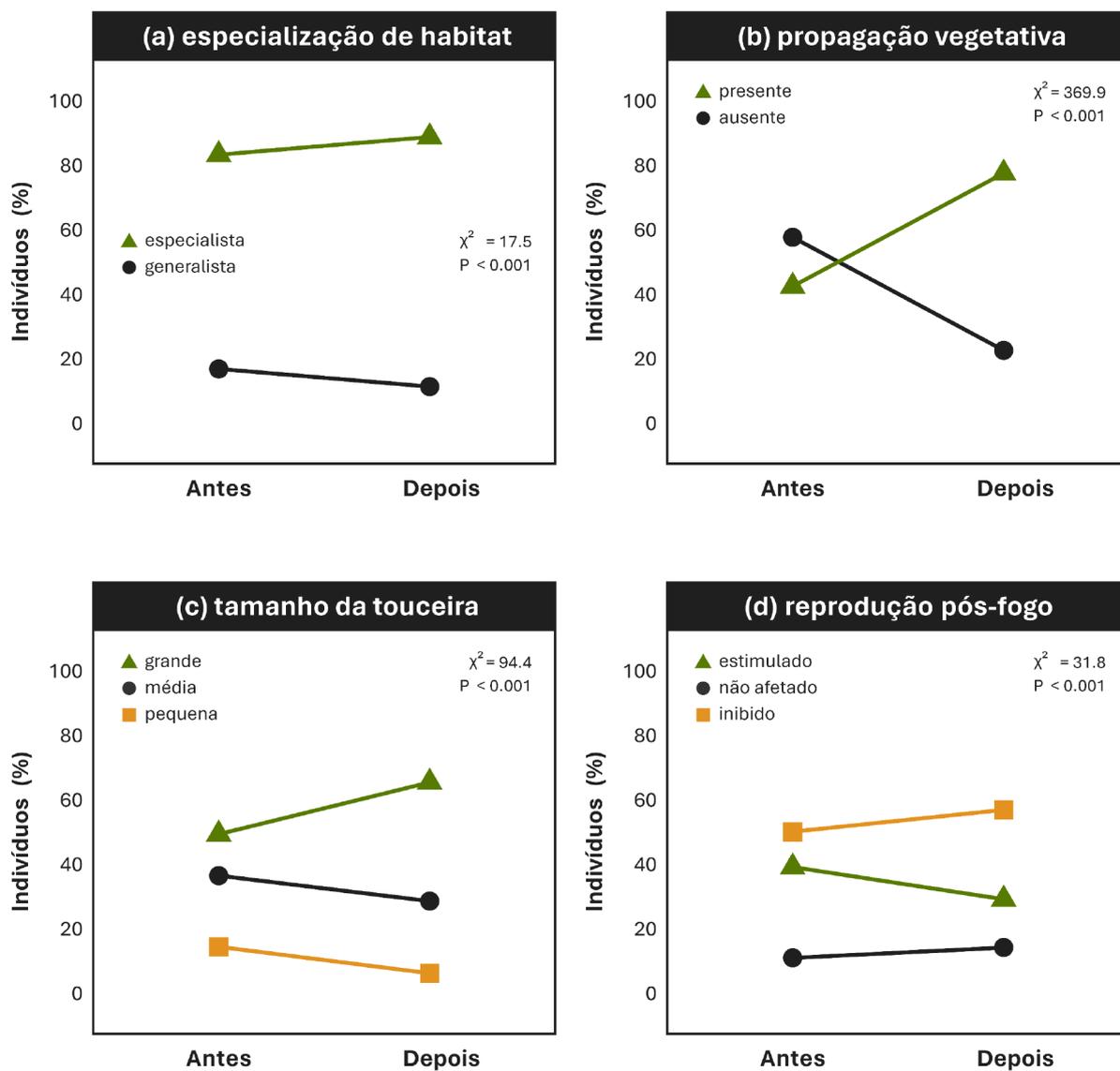


**Figure 2.** Dominância da comunidade e abundâncias relativas das espécies de gramíneas do Cerrado antes (2015) e depois (2022) de sete queimas anuais no meio da estação seca. As espécies são *Aristida jubata*, *Axonopus marginatus*, *Axonopus pressus*, *Loudetiopsis chrysothrix*, *Paspalum ammodes* e *Trachypogon spicatus*.

### **Respostas funcionais**

Entre as 31 espécies registradas, havia uma única gramínea anual não rebrotadora (*Gymnopogon foliosus*). Todas as outras espécies eram perenes e rebrotadoras com rizomas curtos (gramíneas cespitosas), e a rebrota em túnica foi o tipo mais comum (55% das espécies), seguida pela rebrota basal (32%) e pela rebrota subterrânea (10%). Todas as espécies apresentavam fotossíntese C<sub>4</sub>, com pouca variação no subtipo fotossintético: 81% tinham o subtipo NADPme, 13% NADme e 6% PCK. Gramíneas especialistas compunham 68% das espécies registradas. A propagação vegetativa foi observada em 16% das espécies, das quais uma se propagava por estolões e as demais por perfilhamento lateral. A reprodução estimulada pelo fogo foi encontrada em 39% das espécies, enquanto a reprodução inibida pelo fogo e a independente do fogo corresponderam cada uma a 29% das espécies da comunidade. A anemocoria foi a síndrome de dispersão mais comum (55%), seguida pela barocoria (29%) e epizocoria (16%). Quanto ao tamanho das touceiras, as espécies registradas estavam distribuídas uniformemente entre as classes de tamanho, com gramíneas de touceiras médias representando 36% das espécies, seguidas pelas de grande porte (32%) e pequeno porte (32%). Os dados de atributos para cada espécie estão detalhados no Apêndice 3.

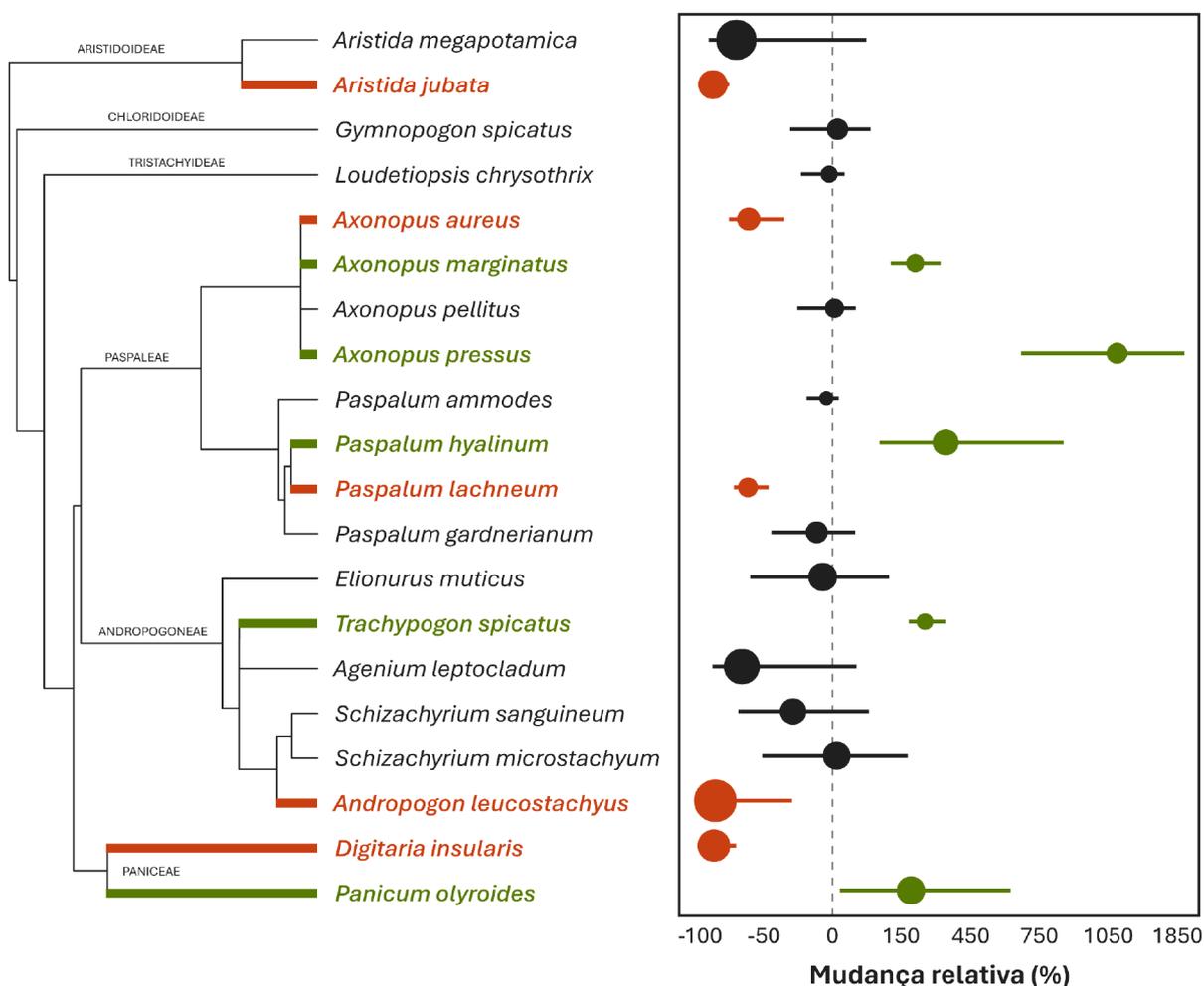
As sete queimas anuais afetaram a composição funcional da comunidade de gramíneas, alterando as frequências de todos os atributos de efeito (Figura 3;  $P < 0,001$  para todas as análises). O fogo reduziu a contribuição relativa das gramíneas generalistas de 17% para 11% e aumentou a proporção de indivíduos com potencial clonal (espécies com propagação vegetativa) de 42% para 77%. A representatividade da floração estimulada pelo fogo diminuiu de 39% para 29%, enquanto a floração inibida pelo fogo aumentou de 50% para 57%. As queimas anuais também aumentaram a proporção de indivíduos de gramíneas de touceiras grandes, de 49% para 65%, diminuindo a importância relativa das espécies de porte pequeno (de 14% para 6%) e médio (de 36% para 29%).



**Figura 3.** Composição funcional da camada de gramíneas do Cerrado antes e depois de sete queimas anuais no meio da estação seca, considerando quatro atributos relevantes para o funcionamento da comunidade sob regime de queimas frequentes. O significado ecológico dos atributos está descrito na Tabela 1.

### **Respostas populacionais**

As espécies de gramíneas apresentaram respostas diferentes ao fogo, com 25% das espécies avaliadas prejudicadas pelo fogo, 25% beneficiadas e 50% não afetadas (Figura 4). O fogo reduziu as abundâncias das espécies generalistas *Andropogon leucostachyus*, *Aristida jubata* e *Digitaria insularis*, e das gramíneas especialistas *Axonopus aureus* e *Paspalum lachneum*, com reduções populacionais variando de -65% a -93%. Juntas, as espécies prejudicadas representavam 15% da comunidade pré-fogo, mas sua importância foi reduzida para 1% após as queimas. Notavelmente, a população remanescente de *Andropogon leucostachyus* foi reduzida a um único indivíduo. Para as espécies beneficiadas, as queimas aumentaram sua contribuição para a abundância da comunidade de 43% para 79%. As queimas anuais resultaram em aumento de 11 vezes na população de *Axonopus pressus* (MR = 1146% ± 21%), seguido por aumento de 3 vezes na população de *Paspalum hyalinum* (MR = 338% ± 49%) e aumento de 2 vezes nas populações de *Trachypogon spicatus* (MR = 248% ± 13%), *Axonopus marginatus* (MR = 206% ± 17%) e *Panicum olyroides* (MR = 188% ± 59%). As respostas das espécies ao fogo não se mostraram associadas com suas relações filogenéticas (Figura 4), como indicado por sinal filogenético muito fraco nas mudanças relativas dos tamanhos populacionais (média de  $\lambda$  de Pagel < 0,001,  $P = 1,000$ ; média de  $K$  de Blomberg = 0,089,  $P = 0,839$ ).



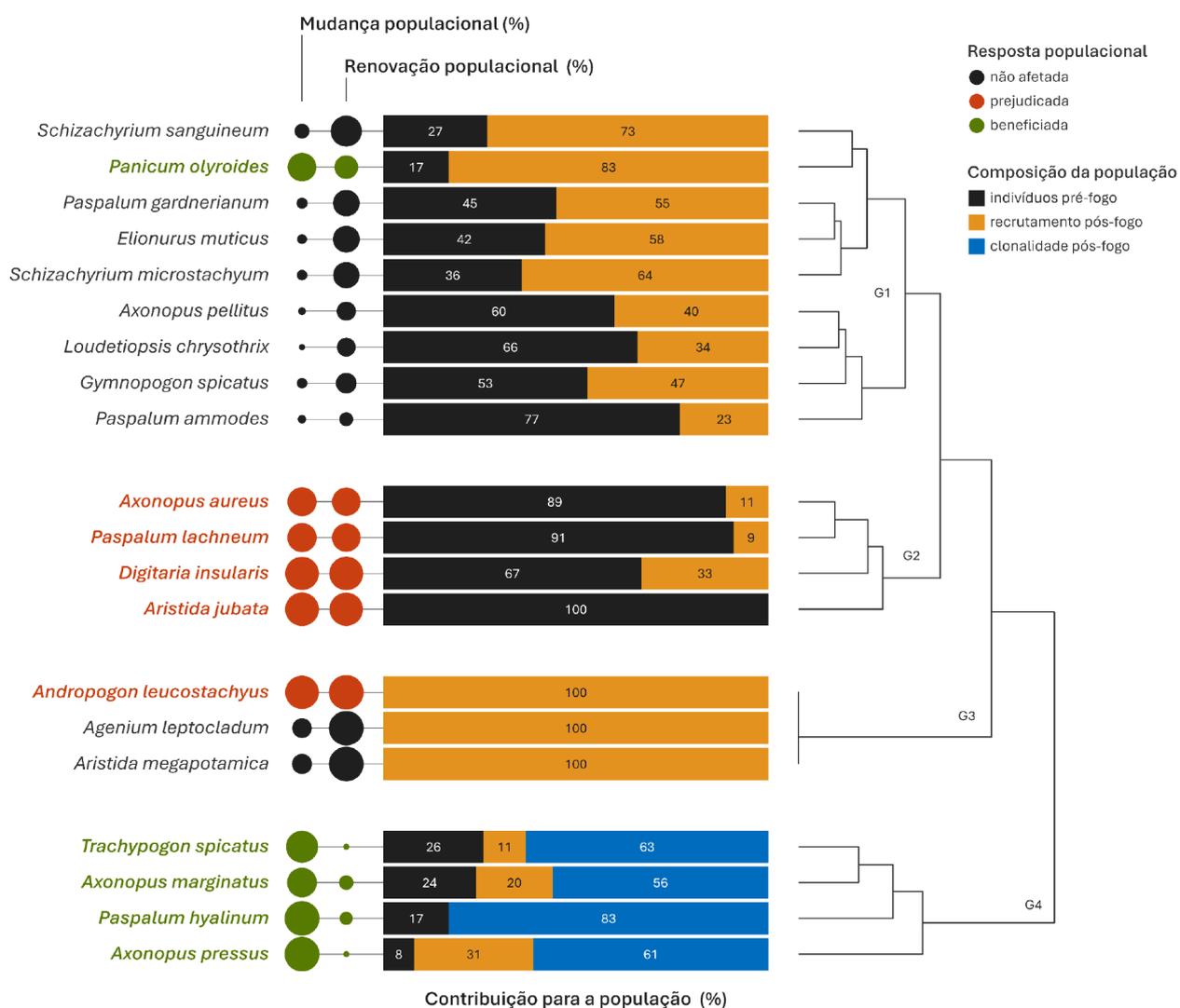
**Figure 4.** Mudança relativa nos tamanhos populacionais de gramíneas do Cerrado submetidas a sete queimas anuais no meio da estação seca. Os círculos representam o tamanho médio da mudança (*Log Response Ratio*; transformada em porcentagem), com intervalos de confiança de 95%, e o tamanho do círculo é proporcional à variância da amostra. Os caracteres coloridos indicam aumentos populacionais estatisticamente significativos (verde) ou reduções (laranja). O dendrograma indica a relação filogenética entre as espécies (*sensu* Soreng et al. 2022) e ilustra o fraco sinal filogenético nas respostas populacionais (média de  $\lambda$  de Pagel < 0,001,  $P = 1,000$ ; média de  $K$  de Blomberg = 0,089,  $P = 0,839$ ).

### ***Mecanismos de persistência e atributos das espécies***

Com base nos grupos separados pela análise de clusters (Figura 5), identificamos quatro mecanismos de persistência populacional sob queimas anuais (descrição detalhada na Tabela 2). Primeiro, o **Mecanismo de Rebrotamento + Recrutamento** (Grupo 1) compreende espécies cujas populações são estabilizadas tanto pelo rebrotamento dos indivíduos pré-fogo quanto pelo recrutamento de plântulas. Esse mecanismo inclui oito espécies com populações não afetadas pelo fogo e uma espécie beneficiada. A renovação populacional varia conforme as contribuições relativas de rebrotamento e recrutamento. Em segundo lugar, o **Mecanismo de Rebrotamento** (Grupo 2) compreende espécies cujas populações são essencialmente mantidas pelo rebrotamento de indivíduos que sobreviveram às queimas, com contribuição desprezível do recrutamento de plântulas. As quatro espécies com esse mecanismo apresentam populações desfavorecidas pelas queimas. O terceiro mecanismo de persistência é o **Mecanismo de Recrutamento** (Grupo 3), que abrange espécies cujas populações são estabilizadas/mantidas por meio do recrutamento de plântulas, com pouca contribuição do rebrotamento de indivíduos pré-fogo. Esse grupo inclui uma espécie desfavorecida e duas não afetadas, todas com alta renovação populacional. Por fim, o **Mecanismo de Clonalidade** (Grupo 4) inclui espécies cujas populações derivam quase inteiramente da propagação clonal. Este grupo abrange as quatro espécies beneficiadas que apresentam propagação vegetativa e é caracterizado por baixas taxas de renovação populacional, mas com aumentos populacionais significativos após as queimas.

Nós encontramos poucas conexões perceptíveis entre as respostas populacionais, os mecanismos de persistência e o conjunto de atributos estudados (Figura 6). O subtipo fotossintético não apresentou variação suficiente entre as espécies estudadas (Apêndice 3). Em contraste, houve grande e aparentemente aleatória variação nos atributos de tipo de rebrota, reprodução pós-fogo, síndrome de dispersão e tamanho da touceira, já que os atributos foram distribuídos de forma independente das respostas e mecanismos das espécies (Figura 6). Conseqüentemente, as espécies apresentaram pouca sobreposição em seus conjuntos de atributos, e o agrupamento funcional

retornou grupos muito semelhantes ao agrupamento anterior. Ainda assim, a propagação vegetativa teve a associação mais clara com a resposta populacional, pois o potencial clonal estava relacionado ao aumento populacional e ao Mecanismo de Clonalidade (Tabela 2). Os atributos também foram distribuídos aleatoriamente quando visualizados pela relação filogenética das espécies (Apêndice 4).



**Figura 5.** Respostas das populações de gramíneas do Cerrado submetidas a sete queimas anuais no meio da estação seca, com foco na contribuição da renovação populacional, rebrotamento, recrutamento e clonalidade para a composição populacional pós-queimas. O dendrograma e seus grupos resultam da análise de agrupamento das variáveis de composição populacional (Coeficiente de Correlação Cofonética = 0,888) e representam os mecanismos de persistência das espécies sob queimas frequentes: G1 – Mecanismo de Rebrotamento + Recrutamento; G2 – Mecanismo de Rebrotamento; G3 – Mecanismo de Recrutamento; G4 – Mecanismo de Clonalidade (mecanismos detalhados na Tabela 2).



**Tabela 2.** Mecanismos de persistência populacional para gramíneas do Cerrado submetidas a um regime de queimas anuais no meio da estação seca. Os grupos (Gs) indicam os resultados da análise de agrupamento que apontou os mecanismos de persistência (veja Figura 5).

<b>Mecanismos de persistência em um regime de queima anual</b>	
<b>Rebrotamento + Recrutamento (G1)</b>	Espécies com este mecanismo mantêm suas populações por meio do rebrotamento de indivíduos pré-fogo e do recrutamento de plântulas. Essas espécies superam os gargalos de sobrevivência e recrutamento, mostrando robusta tolerância ao fogo juntamente com alto potencial de recrutamento. Assim, este mecanismo permite que os tamanhos populacionais permaneçam inalterados por queimas frequentes, sendo o mecanismo mais comum encontrado na comunidade. Esse mecanismo também pode beneficiar as abundâncias das espécies por meio da colonização de espaços abertos na superfície do solo e do estabelecimento de plântulas, aumentando seus tamanhos populacionais. Não há propagação clonal.
<b>Rebrotamento (G2)</b>	Espécies com este mecanismo mantêm suas populações essencialmente por meio do rebrotamento de indivíduos sobreviventes ao fogo. O recrutamento de plântulas é pouco relevante na estabilidade populacional, possivelmente devido à baixa disponibilidade de propágulos e/ou ao potencial de recrutamento limitado. Consequentemente, o recrutamento de plântulas representa o principal gargalo de persistência para essas espécies. Assim, essas espécies são desfavorecidas por queimas anuais, pois a maioria dos indivíduos mortos pelo fogo não pode ser substituída. Não há propagação clonal.
<b>Recrutamento (G3)</b>	Espécies com este mecanismo estabilizam suas populações principalmente por meio do recrutamento de plântulas. O rebrotamento desempenha papel menor na manutenção populacional, possivelmente devido à baixa tolerância ao fogo entre os indivíduos adultos. Consequentemente, a sobrevivência representa o principal gargalo de persistência para essas espécies. Assim, essas espécies são desfavorecidas por queimas frequentes se o recrutamento for insuficiente ou prejudicado, mas podem manter seus tamanhos populacionais quando o recrutamento de plântulas é suficiente para compensar a mortalidade induzida pelo fogo (e, assim, apresentam alta renovação populacional). Não há propagação clonal.

**Clonalidade**

(G4)

Espécies com este mecanismo mantêm suas populações quase inteiramente por meio da propagação clonal. Essas espécies superam o gargalo de sobrevivência ao mostrar alta tolerância ao fogo (baixa renovação populacional) e compensam o gargalo de recrutamento por meio de propagação vegetativa agressiva. Conseqüentemente, esse mecanismo permite que essas espécies multipliquem suas populações ao longo dos eventos de queima, apesar de seu baixo potencial de recrutamento.

## DISCUSSÃO

Neste estudo mostramos que o estrato graminoso do Cerrado se beneficia de queimas frequentes e que, notavelmente, ele é resiliente até mesmo a um regime de queima extremo, como sete queimadas anuais. Também demonstramos que as espécies respondem de forma diferente ao fogo e que o rebrotamento, o recrutamento e a clonalidade contribuem de maneira diferente para a persistência das espécies. Assim, avançamos na ecologia vegetal do Cerrado ao elucidar as estratégias dentro de sua comunidade de gramíneas e ao desmistificar a ideia de que as gramíneas formam um grupo uniforme. Portanto, fornecemos evidências robustas para o uso de queimadas prescritas nos campos naturais, indicando que a reintrodução e a continuidade de queimas frequentes favorecem as gramíneas.

### ***A camada de gramíneas é resiliente a queimadas anuais***

Após sete queimadas anuais, a composição da comunidade permaneceu inalterada e a densidade de gramíneas dobrou, evidenciando a resiliência do estrato graminoso a eventos de queima repetidos. De fato, as gramíneas do Cerrado são especialistas em regeneração pós-fogo, principalmente devido a atributos como um banco de gemas protegido, rizomas com armazenamento de recursos e um crescimento rápido (Rachid-Edwards 1956; Sarmiento 1992; De Moraes et al. 2016; Pilon et al. 2021a). Essas características permitem que a camada de gramíneas se recupere completamente até mesmo em uma única estação de crescimento, preparando os indivíduos para tolerar queimas muito frequentes (Gomes et al. 2020; Pilon et al. 2021a; Rodrigues e Fidelis 2022; Fontenele e Miranda 2024). Portanto, essa regeneração vegetativa robusta garantiu a estabilidade da comunidade, e isto foi complementado pelas gramíneas explorando eficazmente as oportunidades de colonização criadas pelo fogo, assim se beneficiando das queimas repetidas em vez de serem prejudicadas.

Notavelmente, as queimadas dobraram a densidade de gramíneas, uma vez que elas promoveram mudanças generalizadas no estrato rasteiro (abertura de clareiras na vegetação, diminuição do tamanho das touceiras e regulação da competição

interespecífica) que favoreceram o estabelecimento de novos indivíduos (Coutinho 1990; Zimmermann et al. 2008; Zupo et al. 2022; Rodrigues e Fidelis 2022). No entanto, essas oportunidades de estabelecimento não beneficiaram todas as espécies igualmente, pois o efeito de “densidade dobrada” foi causado principalmente pelas poucas gramíneas clonais dominantes. A propagação vegetativa agressiva dessas espécies possivelmente cobriu rapidamente as clareiras abertas pelo fogo e assim impediu a ocupação do espaço pelas outras espécies (Franklin et al. 2021; Klimešová et al. 2021). Consequentemente, em vez de promover riqueza em pequena escala ou heterogeneidade, as queimadas anuais aumentaram a dominância pré-existente dessas espécies clonais e homogeneizaram a comunidade em pequena escala, tornando a camada de gramíneas mais uniforme.

Ainda assim, cinco novas espécies foram registradas depois das queimadas prescritas, e isto é um indicador positivo de que o fogo aumenta a riqueza em escala de paisagem. Queimadas frequentes podem aumentar a diversidade de gramíneas em ecossistemas tropicais abertos (Smith et al. 2013; Wieczorkowski et al. 2024), mas esse efeito tem sido subnotificado no Cerrado (ver Antar et al. 2022 para um exemplo). No entanto, até mesmo queimadas isoladas já podem aumentar a riqueza total das comunidades de gramíneas do Cerrado (Durigan et al. 2020), às vezes não por meio de colonização, mas por permitir que indivíduos dormentes que foram excluídos do fogo por longos períodos rebrotem de órgãos subterrâneos persistentes (Pilon et al. 2021a, b; Rodrigues e Fidelis 2022). Na verdade, como as novas espécies registradas são encontradas nas proximidades das subparcelas amostradas (Abreu et al. 2017), não está claro se estas eram novas colonizadoras ou apenas espécies que tinham indivíduos dormentes nas subparcelas. Porém, independentemente disso, o aumento na riqueza demonstra que as queimadas facilitam a coexistência de mais indivíduos e, portanto, tornam possível o aumento do número de espécies, mesmo que sejam ocorrências raras.

### ***Funcionamento diferenciado marca a comunidade pós-fogo***

As sete queimadas anuais alteraram o funcionamento da comunidade ao mudar as proporções entre os grupos funcionais. Inicialmente, o aumento na densidade de

gramíneas (consequentemente, maior cobertura de gramíneas) gradualmente formou uma camada de combustível mais contínua, aumentando a inflamabilidade do ecossistema (D'Antonio e Vitousek 1992; Newberry et al. 2020). Em seguida, as queimadas anuais seletivamente filtraram as guildas sensíveis ao fogo, enquanto aumentavam a importância de atributos relacionados à regeneração vegetativa (ou seja, especialização de habitat, expansão vegetativa, floração inibida pelo fogo). Portanto, à medida que mais queimas ocorriam e mais indivíduos eram recrutados, a comunidade tornou-se cada vez mais dominada por espécies tolerantes ao fogo, aumentando a resiliência geral do estrato graminoso. Essas mudanças na composição funcional também tornaram a comunidade progressivamente mais dependente da regeneração vegetativa do que de recrutamento, especialmente devido à maior prevalência da floração inibida pelo fogo. No entanto, a típica floração pós-fogo das gramíneas do Cerrado (Pilon et al. 2018; Fontenele et al. 2020a) não foi perdida – essas populações foram mantidas com o mesmo tamanho, mas agora formam uma fração menor da nova comunidade total. Da mesma forma, embora as espécies de touceiras grandes tenham aumentado em prevalência, a comunidade não se tornou estruturalmente dominada por grandes touceiras. Em vez disso, as queimas recorrentes regularam o tamanho das touceiras e diminuíram a competição interespecífica (Zimmermann et al. 2008), promovendo uma distribuição mais equilibrada do tamanho dos indivíduos.

### ***Um quebra-cabeça de respostas, mecanismos e atributos***

As gramíneas do Cerrado diferem não apenas em suas respostas ao fogo, mas também em seus mecanismos de persistência e nos atributos associados a eles. Curiosamente, essas diferenças variam dentro dos grupos de resposta e são distribuídas aleatoriamente entre as espécies, formando um arranjo complexo e específico de cada espécie que não pode ser explicado por relações filogenéticas nem pelos atributos investigados. Quanto à filogenia, os ecossistemas do Cerrado têm sido relativamente estáveis por vários milênios, estabelecendo um conjunto de espécies que enfrentaram pressões seletivas semelhantes (como o fogo) por tempo suficiente para perder as suas limitações evolutivas originárias (Simon et al. 2009; Simon e Pennington 2012). Assim, até mesmo espécies de linhagens oriundas de ecossistemas menos propensos ao fogo

(Aristidoideae e Chloridoideae; logo potencialmente menos tolerantes às queimas) apresentaram respostas semelhantes às de linhagens originalmente de ecossistemas mais inflamáveis (Andropogoneae e Paspaleae) (Ripley et al. 2015; Lehmann et al. 2019; Gallaher et al. 2022). Portanto, em vez das limitações previstas por semelhança filogenética, são as atuais e singulares diferenças entre as espécies que acarretam as diferentes respostas ao fogo. Mesmo assim, os grupos de resposta não podem ser interpretados como grupos funcionais, pois houve poucas sobreposições nos atributos das espécies. Na verdade, até mesmo conjuntos semelhantes de atributos conferiram vantagens/desvantagens diferentes às espécies, demonstrando o quebra-cabeça de atributos que modula as respostas ao fogo. Essa complexidade (incluindo os atributos aqui não considerados, especialmente aqueles relacionados ao estabelecimento e à competição) é crucial para a coexistência de uma comunidade tão rica, ainda que composta por várias espécies redundantes e filogeneticamente próximas.

Ainda assim, uma única associação clara entre atributo e resposta emergiu: a propagação vegetativa, surgindo como o Mecanismo de Clonalidade (G4), é o principal atributo que leva ao crescimento populacional em um regime de queima frequente. A propagação clonal tem várias vantagens (Franklin et al. 2021; Klimešová et al. 2021; Maracahipes et al. 2024; e referências dentro de cada um). Inicialmente, os indivíduos recém-clonados superam os estágios vulneráveis de plântulas ao receberem recursos das plantas parentais, melhorando suas chances de estabelecimento. Consequentemente, a ocupação espacial clonal é mais rápida e ocorre por meio de perfilhos que se espalham lateralmente (curta distância) e/ou estolões (longa distância), favorecendo uma colonização mais fácil e ampla. Essa rápida expansão horizontal também beneficia a aquisição de recursos, já que a propagação espacialmente agregada pode dominar recursos espacialmente restritos, enquanto a ligação inicial entre os indivíduos melhora o compartilhamento dos recursos. Assim, juntas, essas vantagens aumentam as populações clonais e fornecem garantias contra distúrbios, condições extremas ou falhas na produção de sementes. Portanto, as espécies clonais raramente se estabelecem via sementes e plântulas, mas mantêm populações de longa duração com baixas taxas de renovação populacional, resultando em alta dominância. Dessa

forma, as gramíneas clonais são melhores competidoras do que as espécies não clonais, especialmente quando há clareiras na vegetação, como após as queimas.

Já para as várias outras espécies não clonais, o rebrotamento e recrutamento satisfatório foram cruciais para a persistência, tornando o Mecanismo de Rebrotamento + Recrutamento (G1) o mais comum na comunidade. Notavelmente, essas espécies evitam os gargalos de sobrevivência e recrutamento por terem uma forte tolerância ao fogo e rápida regeneração associadas a um recrutamento bem-sucedido que substitui os indivíduos mortos durante a queima. De fato, é até surpreendente que apesar das limitações conhecidas na produção de sementes de algumas dessas espécies (Aires et al. 2014; Kolb et al. 2016; Dairel e Fidelis 2020; Fontenele et al. 2020a; Fontenele e Miranda 2022; Motta et al. 2024), suas populações sejam renovadas com uma grande proporção de plântulas, enfatizando a importância do recrutamento de plântulas para a persistência das gramíneas do Cerrado. Além disso, esses recrutas provavelmente adquirem tolerância ao fogo cedo em sua história de vida, ou o sucesso no recrutamento seria insuficiente para estabilizar ou aumentar as populações neste regime de queima anual. Essas características distinguem essas espécies daquelas com os Mecanismos de Rebrotamento (G2) ou Recrutamento (G3), que podem ter suas populações levadas ao colapso num regime de queima prolongado devido a restrições de recrutamento (para G2) e sobrevivência (para G3). A floração inibida pelo fogo, o baixo estabelecimento e a má qualidade das sementes provavelmente explicam a desvantagem do G2, enquanto o declínio das populações do G3 está mais relacionado aos seus indivíduos adultos serem pouco tolerantes ao fogo e exigirem intervalos sem queima mais longos.

De qualquer forma, os mecanismos aqui definidos (e suas implicações) representam estratégias sob um regime extremo de fogo, com sete queimadas anuais. Sob frequências mais moderadas, as distinções entre os mecanismos devem se tornar menos evidentes e os grupos de resposta podem mudar. Por exemplo, considerando um regime de queima bienal, espécies com o Mecanismo de Rebrotamento (G2) podem não estar tão próximas do colapso populacional, já que a segunda estação de crescimento pós-fogo pode fornecer tempo suficiente para produção de sementes e regeneração. Da mesma forma, o Mecanismo de Recrutamento (G3) pode ser dissolvido, pois o ano sem fogo pode permitir que alguns recrutas desenvolvam tolerância suficiente para

sobreviver. Assim, regimes de queima mais moderados possivelmente deslocarão as espécies para o Mecanismo de Rebrotamento + Recrutamento (G1), enquanto suas espécies originalmente não afetadas reduzirão as taxas de renovação populacional (aumentando a contribuição do rebrotamento para a persistência) e potencialmente aumentarão seus tamanhos populacionais, caso o potencial de recrutamento seja mantido. Ainda assim, espécies com o Mecanismo de Colonização (G4) devem permanecer dominantes sob várias frequências de queima, embora queimadas menos frequentes possam desacelerar sua multiplicação ao diminuir as clareiras na vegetação. No geral, os Mecanismos de Rebrotamento + Recrutamento e Colonização (G1 e G4) são as principais estratégias que permitem que as gramíneas do Cerrado prosperem sob vários regimes de queima, e outros possíveis mecanismos possivelmente representam apenas plasticidades desses mecanismos em resposta às frequências de fogo.

### ***Lições para o manejo e conservação***

No Cerrado, políticas de supressão total do fogo ameaçam os campos e savanas ao promoverem o avanço de vegetação lenhosa, prejudicando gravemente o estrato rasteiro que é muito mais biodiverso, mas intolerante ao sombreamento (Durigan e Ratter 2016; Abreu et al. 2017; Pivello et al. 2021). As gramíneas são particularmente prejudicadas nesses ecossistemas mais arborizados, com indivíduos persistindo sob o dossel por meio de seus órgãos subterrâneos, mal conseguindo realizar suas funções vitais (Pilon et al. 2021b). O funcionamento geral do ecossistema também é ameaçado, já que a cobertura e biomassa reduzida das gramíneas compromete a inflamabilidade, o balanço de carbono e a infiltração de água (Castro e Kauffman 1998; Moreira 2000; Honda e Durigan 2016; Abreu et al. 2017; Newberry et al. 2020). Portanto, a supressão total de fogo nesses ecossistemas abertos não deve ser buscada caso a biodiversidade, a conservação e serviços ecossistêmicos além do estoque de carbono sejam prioridades. Logo, o uso do fogo se torna uma ação de manejo crucial (Durigan 2020), e isso é particularmente mais relevante nas áreas de Cerrado ao sul do bioma, como em nosso local de estudo, onde o avanço da vegetação lenhosa é mais rápido e agressivo do que nas regiões ao norte (Stevens et al. 2017). No entanto, há um temor enraizado de que queimas frequentes sejam prejudiciais a essas comunidades, especialmente porque

grande parte do processo decisório atual de manejo do fogo está focado nos componentes arbóreos e arbustivos (Schmidt et al. 2018), que de fato são prejudicados pelas queimas (Miranda et al. 2009; Gomes et al. 2020). Assim, queimas frequentes — especialmente no meio e final da estação seca — são temidas em várias situações, mas essa preocupação geralmente resulta da transposição da menor tolerância ao fogo das plantas lenhosas para o estrato rasteiro. Apesar disso, a principal lição de manejo deste estudo é que incêndios frequentes não devem ser vistos como uma ameaça às gramíneas do Cerrado.

*Lição 1:* queimas frequentes são muito mais benéficas para as comunidades de gramíneas do que a supressão prolongada de fogo, e a reintrodução do fogo, como fizemos, é uma ferramenta eficaz para melhorar a inflamabilidade e a resiliência da comunidade. No entanto, a frequência de queima deve ser decidida com cuidado. A dicotomia de resposta ao fogo entre os componentes lenhoso e graminoso define o equilíbrio desses ecossistemas. Assim, o manejo e a conservação desses ecossistemas exigem um mosaico de regimes que beneficiem ambos os componentes, incorporando a pirodiversidade. Entretanto, o limiar de frequência de queima deve permitir que a camada de gramíneas prospere enquanto o componente lenhoso é mantido sob controle, dificultando o adensamento, mas também permitindo o funcionamento e a persistência das plantas lenhosas. Queimadas anuais podem cruzar esse limiar, excluindo espécies de árvores e arbustos. Assim, prescrever o fogo com frequências extremas deve levar em consideração essa possibilidade. Além disso, a frequência ideal de queima também deve beneficiar ervas, subarbustos e outros componentes não gramíneos do estrato rasteiro. Ainda que essas plantas também sejam prejudicadas pela exclusão prolongada de fogo, sua resposta a queimas repetidas permanece pouco estudada.

*Lição 2:* as gramíneas recuperam sua carga de combustível em uma única estação de crescimento, permitindo queimas anuais. Assim, se o manejo do fogo não atuar precisamente com queimas prescritas preventivas, há o potencial de incêndios anuais que terão custos muito maiores ao atingir a vegetação sensível ao fogo. Em vez disso, ações estratégicas de manejo de fogo podem incluir queimadas frequentes nos tipos de vegetação aberta, como forma tanto de beneficiar a biodiversidade quanto de

prevenir danos relacionados ao fogo a outros tipos de vegetação. Nosso estudo apoia essa visão, mostrando que há uma preocupação excessiva em relação aos efeitos prejudiciais de queimas frequentes nos campos.

*Lição 3:* nossa análise de particionamento populacional sugere que as gramíneas clonais são boas candidatas para intervenções de restauração ecológica. Sua multiplicação e colonização rápida são condições desejáveis para utilização em plantios de restauração, proporcionando rápida expansão horizontal que pode rapidamente recuperar serviços ecossistêmicos cruciais e competir com espécies indesejadas. No entanto, essas gramíneas clonais possivelmente terão dificuldades de estabelecimento via sementes e devem ser multiplicadas principalmente através da translocação de material vegetal, propagação clonal e/ou produção de mudas.

## CONCLUSÃO

Neste estudo revelamos a notável resiliência das gramíneas do Cerrado a um regime de queima extremo prolongado. Após sete queimas anuais, a comunidade de gramíneas manteve sua composição, aumentou sua riqueza total, dobrou sua densidade e melhorou sua resiliência. Além disso, as espécies de gramíneas responderam de maneira distinta ao fogo, e identificamos dois mecanismos principais que regulam suas populações: o mecanismo de rebrotamento + recrutamento e o agressivo mecanismo de clonalidade. Particularmente, destacamos a alta contribuição do recrutamento de plântulas para a persistência da maioria das espécies, algo que possivelmente diminui sob frequências de fogo mais moderadas. No geral, nosso estudo fornece evidências de que queimadas recorrentes no meio da estação seca (sejam anuais ou em frequências mais moderadas) não são prejudiciais à comunidade de gramíneas e devem ser menos preocupantes do que os regimes prolongados de supressão de fogo, que levam à perda de cobertura, biomassa e diversidade de gramíneas. Assim, considerando a importância crucial das gramíneas para a estrutura e o funcionamento dos ecossistemas abertos — especialmente no que diz respeito à inflamabilidade, hidrologia e ciclagem de carbono — queimadas prescritas são uma ferramenta de manejo adequada para campos e savanas quando o objetivo é manter ou recuperar a resiliência do ecossistema. Essas informações são fundamentais para a conservação dos ecossistemas do Cerrado, especialmente para o avanço do uso do fogo como ferramenta de manutenção da biodiversidade.

Ainda assim, devemos reconhecer algumas limitações ao generalizar os padrões relatados. Primeiramente, este estudo se concentra no Cerrado do sul do bioma e, portanto, generalizações para regiões mais centrais e ao norte devem ser feitas com cautela, já que os efeitos de estações secas mais longas e áridas sobre a produtividade das gramíneas e a regeneração das espécies são desconhecidos. Em segundo lugar, os mecanismos de persistência descritos aqui não devem ser generalizados para comunidades sob adensamento lenhoso, pois as pressões competitivas diferentes podem restringir os mecanismos de colonização e, portanto, alterar os agrupamentos de espécies e a contribuição do rebrotamento, recrutamento e clonalidade para a persistência das espécies. Da mesma forma, ainda há muito a ser aprendido sobre a

resposta das gramíneas a outras épocas de queima e sobre a validade desses mecanismos em outros locais. No geral, essas lacunas de conhecimento devem ser tópicos prioritários para o avanço da ecologia do fogo e das gramíneas, além do manejo e da conservação no Cerrado. Por fim, concluímos incentivando os pesquisadores a considerarem cuidadosamente o estudo de populações e suas dinâmicas de longo prazo, especialmente para espécies do estrato rasteiro. A análise populacional que aplicamos aqui foi crucial para elucidar os efeitos do fogo nessas comunidades, e mais análises semelhantes para outras espécies do estrato rasteiro serão fundamentais para apoiar intervenções de manejo.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abreu RCR, Hoffmann WA, Vasconcelos HL, et al (2017) The biodiversity cost of carbon sequestration in tropical savanna. *Sci Adv* 3:e1701284.

<https://doi.org/10.1126/sciadv.1701284>

Aires SS, Sato MN, Miranda HS (2014) Seed characterization and direct sowing of native grass species as a management tool. *Grass Forage Sci* 69:470–478.

<https://doi.org/10.1111/gfs.12077>

Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, et al (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol Zeitschrift* 22:711–728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>

Anderson MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol* 26:32–46. <https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.2001.01070.x>

Anderson MJ (2006) Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics* 62:245–253. <https://doi.org/10.1111/j.1541-0420.2005.00440.x>

Andrade LAZ, Miranda HS (2014) The dynamics of the soil seed bank after a fire event in a woody savanna in central Brazil. *Plant Ecol* 215:1199–1209.

<https://doi.org/10.1007/s11258-014-0378-z>

Antar GM, Pivello VR, Gerolamo CS, et al (2022) Herb–subshrub diversity in open savanna sites with distinct fire regimes in the Jalapão region, Brazil. *J Trop Ecol* 38:331–339. <https://doi.org/10.1017/s0266467422000232>

Baskin CC, Baskin JM (2014) *Seeds: Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Academic Press, New York

Beasley TM, Schumacher RE (1995) Multiple regression approach to analyzing contingency tables: Post hoc and planned comparison procedures. *J Exp Educ* 64:79–93. <https://doi.org/10.1080/00220973.1995.9943797>

Borcard D, Gillet F, Legendre P (2018) *Numerical Ecology with R*, Second edi. Springer New York, New York, NY

Cabido M, Pons E, Cantero JJ, et al (2008) Photosynthetic pathway variation among C 4 grasses along a precipitation gradient in Argentina. *J Biogeogr* 35:131–140.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01760.x>

- Castro EA de, Kauffman JB (1998) Ecosystem structure in the Brazilian Cerrado: A vegetation gradient of aboveground biomass, root mass and consumption by fire. *J Trop Ecol* 14:263–283. <https://doi.org/10.1017/S0266467498000212>
- Chan C, Leeper T, Becker J, Schoch D (2023) rio: A Swiss-army knife for data file
- Chang W (2014) extrafont: Tools for using fonts
- Clarke PJ, Lawes MJ, Midgley JJ, et al (2013) Resprouting as a key functional trait: How buds, protection and resources drive persistence after fire. *New Phytol* 197:19–35. <https://doi.org/10.1111/nph.12001>
- Coetsee C, February EC, Wigley BJ, et al (2023) Soil organic carbon is buffered by grass inputs regardless of woody cover or fire frequency in an African savanna. *J Ecol* 111:2483–2495. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14199>
- Coutinho LM (1990) Fire in the ecology of the Brazilian Cerrado. In: Goldammer JG (ed) *Fire in the tropical biota*. Springer, Berlin, Germany, pp 82–105
- D’Antonio CM, Vitousek PM (1992) Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annu Rev Ecol Syst* 23:63–87. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.23.110192.000431>
- Dairé M, Fidelis A (2020) How does fire affect germination of grasses in the Cerrado? *Seed Sci Res* 1–9. <https://doi.org/10.1017/S0960258520000094>
- De Moraes MG, De Carvalho MAM, Franco AC, et al (2016) Fire and drought: soluble carbohydrate storage and survival mechanisms in herbaceous plants from the Cerrado. *Bioscience* 66:107–117. <https://doi.org/10.1093/biosci/biv178>
- de Souza GF, Almeida RF, Bijos NR, et al (2021) Herbaceous-shrub species composition, diversity and soil attributes in moist grassland, shrub grassland and savanna in Central Brazil. *Brazilian J Bot* 44:227–238. <https://doi.org/10.1007/s40415-020-00672-x>
- Durigan G (2020) Zero-fire: Not possible nor desirable in the Cerrado of Brazil. *Flora* 268:151612. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2020.151612>
- Durigan G, Pilon NAL, Abreu RCR, et al (2020) No net loss of species diversity after prescribed fires in the Brazilian savanna. *Front For Glob Chang* 3:1–15. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2020.00013>
- Durigan G, Ratter JA (2016) The need for a consistent fire policy for Cerrado conservation. *J Appl Ecol* 53:11–15. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12559>

- Filgueiras TS (2021) Gramíneas do Cerrado. IBGE, Rio de Janeiro, Brazil  
Flora do Brasil 2020 Database Flora do Brasil 2020. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>.  
Accessed 8 Jan 2022
- Fontenele HGV, Cruz-Lima LFS, Pacheco-Filho JL, Miranda HS (2020a) Burning grasses, poor seeds: post-fire reproduction of early-flowering Neotropical savanna grasses produces low-quality seeds. *Plant Ecol* 221:1265–1274.  
<https://doi.org/10.1007/s11258-020-01080-7>
- Fontenele HGV, Figueirôa RNA, Pereira CM, et al (2020b) Protected from fire, but not from harm: seedling emergence of savanna grasses is constrained by burial depth. *Plant Ecol Divers* 13:189–198. <https://doi.org/10.1080/17550874.2020.1729889>
- Fontenele HGV, Miranda HS (2024) Fire has contrasting effects on the survival, growth, and reproduction of Cerrado grasses with differing regenerative strategies. *Appl Veg Sci* 27:1–13. <https://doi.org/10.1111/avsc.12775>
- Fontenele HGV, Miranda HS (2022) Seed ecology of post-fire flowering species from the Cerrado. *Seed Sci Res* 32:222–229. <https://doi.org/10.1017/S0960258522000277>
- Franklin S, Alpert P, Salguero-Gómez R, et al (2021) Next-gen plant clonal ecology. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 49:.. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2021.125601>
- Gallaher TJ, Peterson PM, Soreng RJ, et al (2022) Grasses through space and time: An overview of the biogeographical and macroevolutionary history of Poaceae. *J Syst Evol* 60:522–569. <https://doi.org/10.1111/jse.12857>
- Gomes L, Miranda HS, Soares-Filho B, et al (2020) Responses of Plant Biomass in the Brazilian Savanna to Frequent Fires. *Front For Glob Chang* 3:1–11.  
<https://doi.org/10.3389/ffgc.2020.507710>
- Götzenberger L, de Bello F, Bråthen KA, et al (2012) Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biol Rev* 87:111–127.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00187.x>
- Hedges L V., Gurevitch J, Curtis PS (1999) The meta-analysis of response ratios in experimental ecology. *Ecology* 80:1150–1156. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1150:TMAORR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1150:TMAORR]2.0.CO;2)
- Honda EA, Durigan G (2016) Woody encroachment and its consequences on hydrological processes in the savannah. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 371:20150313.  
<https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0313>

- Jin Y, Qian H (2022) V.PhyloMaker2: An updated and enlarged R package that can generate very large phylogenies for vascular plants. *Plant Divers* 44:335–339. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2022.05.005>
- Klimešová J, Ottaviani G, Charles-Dominique T, et al (2021) Incorporating clonality into the plant ecology research agenda. *Trends Plant Sci* 26:1236–1247. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.07.019>
- Kolb RM, Pilon NAL, Durigan G (2016) Factors influencing seed germination in Cerrado grasses. *Acta Bot Brasilica* 30:87–92. <https://doi.org/10.1590/0102-33062015abb0199>
- Lajeunesse MJ (2011) On the meta-analysis of response ratios for studies with correlated and multi-group designs. *Ecology* 92:2049–2055. <https://doi.org/10.1890/11-0423.1>
- Laliberté E, Legendre P (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91:299–305. <https://doi.org/10.1890/08-2244.1>
- Lamont BB, Downes KS (2011) Fire-stimulated flowering among resprouters and geophytes in Australia and South Africa. *Plant Ecol* 212:2111–2125. <https://doi.org/10.1007/s11258-011-9987-y>
- Legendre P, Legendre L (2012) *Numerical Ecology*. Elsevier
- Lehmann CER, Griffith DM, Simpson KJ, et al (2019) Functional diversification enabled grassy biomes to fill global climate space. *bioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/583625>
- Maracahipes L, Faggiani APS, Campos BH, et al (2024) Shedding light on the relevance of asexual reproduction in the savannas: Cloning in Velloziaceae. *Biotropica* 1–5. <https://doi.org/10.1111/btp.13343>
- Miranda HS, Sato MN, Neto WN, Aires FS (2009) Fires in the Cerrado, the Brazilian savanna. In: Cochrane MA (ed) *Tropical fire ecology: climate change, land use and ecosystem dynamics*. Springer-Praxis, Heidelberg, pp 427–450
- Moreira AG (2000) Effects of fire protection on savanna structure in Central Brazil. *J Biogeogr* 27:1021–1029. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00422.x>
- Moreira B, Tormo J, Pausas JG (2012) To resprout or not to resprout: factors driving intraspecific variability in resprouting. *Oikos* 121:1577–1584. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.20258.x>

- Motta GST, Pilon NAL, Fidelis A, Kolb RM (2024) Smoke effects on the germination of Cerrado species. *Plant Ecol*. <https://doi.org/10.1007/s11258-024-01427-4>
- Müller K, Bryan J (2023) here: A Simpler Way to Find Your Files
- Münkemüller T, Lavergne S, Bzeznik B, et al (2012) How to measure and test phylogenetic signal. *Methods Ecol Evol* 3:743–756. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00196.x>
- Musso C, Miranda HS, Aires SS, et al (2015) Simulated post-fire temperature affects germination of native and invasive grasses in cerrado (Brazilian savanna). *Plant Ecol Divers* 8:219–227. <https://doi.org/10.1080/17550874.2014.910714>
- Newberry BM, Power CR, Abreu RCR, et al (2020) Flammability thresholds or flammability gradients? Determinants of fire across savanna–forest transitions. *New Phytol* 228:910–921. <https://doi.org/10.1111/nph.16742>
- Nolan RH, Collins L, Leigh A, et al (2021) Limits to post-fire vegetation recovery under climate change. *Plant Cell Environ* 44:3471–3489. <https://doi.org/10.1111/pce.14176>
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, et al (2013) vegan: Community ecology package. <https://cran.r-project.org/package=vegan>
- Parr CL, Lehmann CER, Bond WJ, et al (2014) Tropical grassy biomes: misunderstood, neglected, and under threat. *Trends Ecol Evol* 29:205–213. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.02.004>
- Paterno GB, Penone C, Werner GDA (2018) sensiPhy: An r-package for sensitivity analysis in phylogenetic comparative methods. *Methods Ecol Evol* 9:1461–1467. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12990>
- Pausas JG, Lavorel S (2003) A Hierarchical Deductive Approach for Functional Types in Disturbed Ecosystems. *J Veg Sci* 14:409–416
- Pausas JG, Paula S (2020) Grasses and fire: the importance of hiding buds. *New Phytol* 226:957–959. <https://doi.org/10.1111/nph.15964>
- Pilon NAL, Cava MGB, Hoffmann WA, et al (2021a) The diversity of post-fire regeneration strategies in the cerrado ground layer. *J Ecol* 109:154–166. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13456>

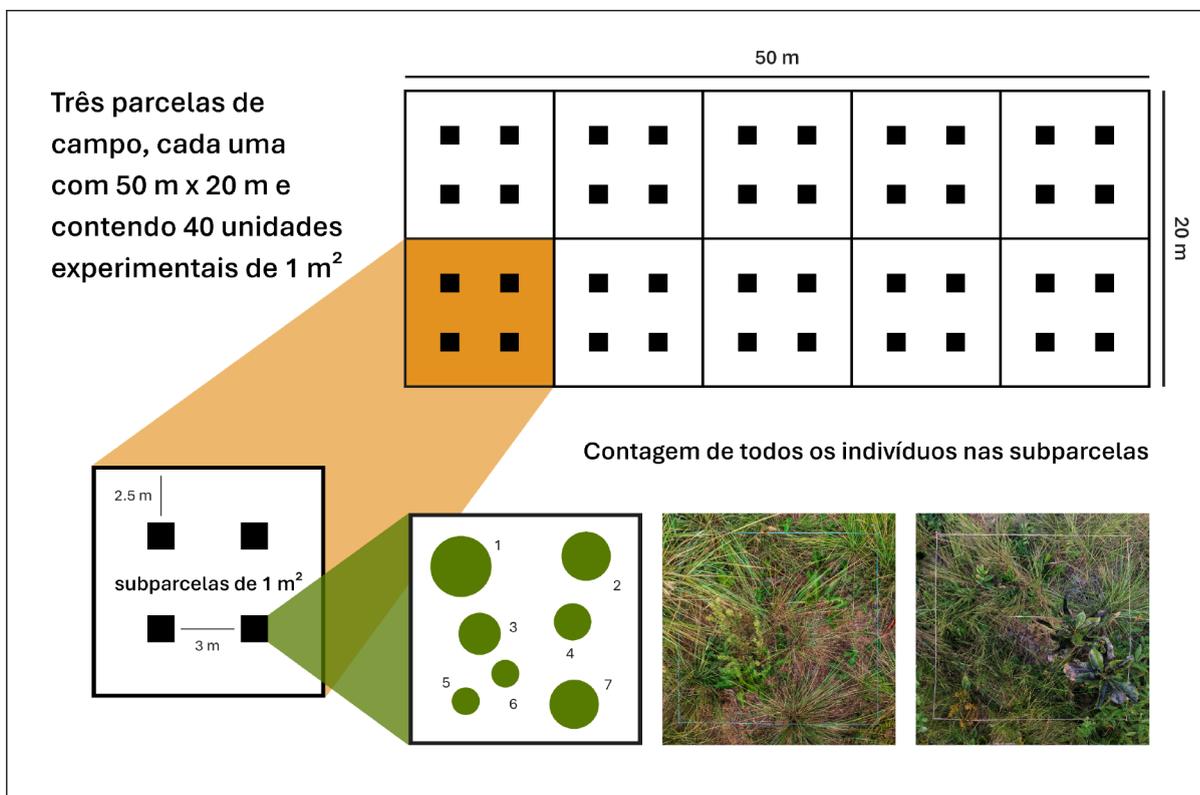
- Pilon NAL, Cava MGB, Hoffmann WA, et al (2022) Effects and response of the Cerrado ground-layer to frost along the canopy cover gradient. *Oecologia* 200:199–207. <https://doi.org/10.1007/s00442-022-05259-9>
- Pilon NAL, Durigan G, Rickenback J, et al (2021b) Shade alters savanna grass layer structure and function along a gradient of canopy cover. *J Veg Sci* 32:jvs.12959. <https://doi.org/10.1111/jvs.12959>
- Pilon NAL, Hoffmann WA, Abreu RCR, Durigan G (2018) Quantifying the short-term flowering after fire in some plant communities of a cerrado grassland. *Plant Ecol Divers* 11:259–266. <https://doi.org/10.1080/17550874.2018.1517396>
- Pivello VR, Vieira I, Christianini A V., et al (2021) Understanding Brazil's catastrophic fires: Causes, consequences and policy needed to prevent future tragedies. *Perspect Ecol Conserv* 19:233–255. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2021.06.005>
- Quinn GP, Keough MJ (2002) *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press, New York, USA
- R Core Team (2023) *R: A language and environment for statistical computing*. <https://www.R-project.org>
- Rachid-Edwards M (1956) Alguns dispositivos para proteção de plantas contra a seca e o fogo. *Bol da Fac Filos Ciências e Let Univ São Paulo Botânica* 13:35. <https://doi.org/10.11606/issn.2318-5988.v13i0p35-69>
- Ramos-Neto MB, Pivello VR (2000) Lightning fires in a Brazilian Savanna National Park: Rethinking management strategies. *Environ Manage* 26:675–684. <https://doi.org/10.1007/s002670010124>
- Ribeiro JF, Walter BMT (2008) As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF (eds) *Cerrado: ecologia e flora*. Embrapa Cerrados/Embrapa Informação Tecnológica, Brasília, Brazil, pp 151–212
- Ripley B, Visser V, Christin PA, et al (2015) Fire ecology of C3 and C4 grasses depends on evolutionary history and frequency of burning but not photosynthetic type. *Ecology* 96:2679–2691. <https://doi.org/10.1890/14-1495.1>
- Rodrigues CA, Fidelis A (2022) Should we burn the Cerrado? Effects of fire frequency on open savanna plant communities. *J Veg Sci* 33:. <https://doi.org/10.1111/jvs.13159>
- Sarmiento G (1992) Adaptive strategies of perennial grasses in South American savannas. *J Veg Sci* 3:325–336. <https://doi.org/10.2307/3235757>

- Schmidt IB, Eloy L (2020) Fire regime in the Brazilian Savanna: recent changes, policy and management. *Flora* 268:151613. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2020.151613>
- Schmidt IB, Moura LC, Ferreira MC, et al (2018) Fire management in the Brazilian savanna: First steps and the way forward. *J Appl Ecol* 55:2094–2101. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13118>
- Silva JF, Castro F (1989) Fire, growth and survivorship in a Neotropical savanna grass *Andropogon semiberbis* in Venezuela. *J Trop Ecol* 5:387–400. <https://doi.org/10.1017/S0266467400003849>
- Simon MF, Grether R, De Queiroz LP, et al (2009) Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proc Natl Acad Sci* 106:20359–20364. <https://doi.org/10.1073/pnas.0903410106>
- Simon MF, Pennington T (2012) Evidence for adaptation to fire regimes in the tropical savannas of the Brazilian Cerrado. *Int J Plant Sci* 173:711–723. <https://doi.org/10.1086/665973>
- Smith MD, van Wilgen BW, Burns CE, et al (2013) Long-term effects of fire frequency and season on herbaceous vegetation in savannas of the Kruger National Park, South Africa. *J Plant Ecol* 6:71–83. <https://doi.org/10.1093/jpe/rts014>
- Soreng RJ, Peterson PM, Zuloaga FO, et al (2022) A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae) III: An update. *J Syst Evol* 60:476–521. <https://doi.org/10.1111/jse.12847>
- Stevens N, Lehmann CER, Murphy BP, Durigan G (2017) Savanna woody encroachment is widespread across three continents. *Glob Chang Biol* 23:235–244. <https://doi.org/10.1111/gcb.13409>
- Thioulouse J, Dufour AB, Jombart T, et al (2018) Multivariate analysis of ecological data with ade4. Springer New York, New York, NY
- Veldman JW, Buisson E, Durigan G, et al (2015) Toward an old-growth concept for grasslands, savannas, and woodlands. *Front Ecol Environ* 13:154–162. <https://doi.org/10.1890/140270>
- Viechtbauer W (2010) Conducting Meta-Analyses in R with the metafor Package. *J Stat Softw* 36:1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v036.i03>
- Violle C, Navas M-L, Vile D, et al (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882–892. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x>

- Wickham H (2009) *ggplot2*. Springer New York, New York, NY
- Wickham H, Averick M, Bryan J, et al (2019) Welcome to the Tidyverse. *J Open Source Softw* 4:1686. <https://doi.org/10.21105/joss.01686>
- Wieczorkowski JD, Lehmann CER, Archibald S, et al (2024) Fire facilitates ground layer plant diversity in a Miombo ecosystem. *Ann Bot* 133:743–756. <https://doi.org/10.1093/aob/mcae035>
- Wigley-Coetsee C, Staver AC (2020) Grass community responses to drought in an African savanna. *African J Range Forage Sci* 37:43–52. <https://doi.org/10.2989/10220119.2020.1716072>
- Yu G, Smith DK, Zhu H, et al (2017) Ggtree: an R Package for Visualization and Annotation of Phylogenetic Trees With Their Covariates and Other Associated Data. *Methods Ecol Evol* 8:28–36. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12628>
- Zhou Y, Bomfim B, Bond WJ, et al (2023) Soil carbon in tropical savannas mostly derived from grasses. *Nat Geosci* 16:710–716. <https://doi.org/10.1038/s41561-023-01232-0>
- Zimmermann J, Higgins SI, Grimm V, et al (2015) Local density effects on individual production are dynamic: insights from natural stands of a perennial savanna grass. *Oecologia* 178:1125–1135. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3291-9>
- Zimmermann J, Higgins SI, Grimm V, et al (2008) Recruitment filters in a perennial grassland: the interactive roles of fire, competitors, moisture and seed availability. *J Ecol* 96:1033–1044. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01409.x>
- Zupo T, Gorgone-Barbosa E, Ninno Rissi M, Daibes LF (2022) Experimental burns in an open savanna: Greater fuel loads result in hotter fires. *Austral Ecol* 47:1101–1112. <https://doi.org/10.1111/aec.13202>

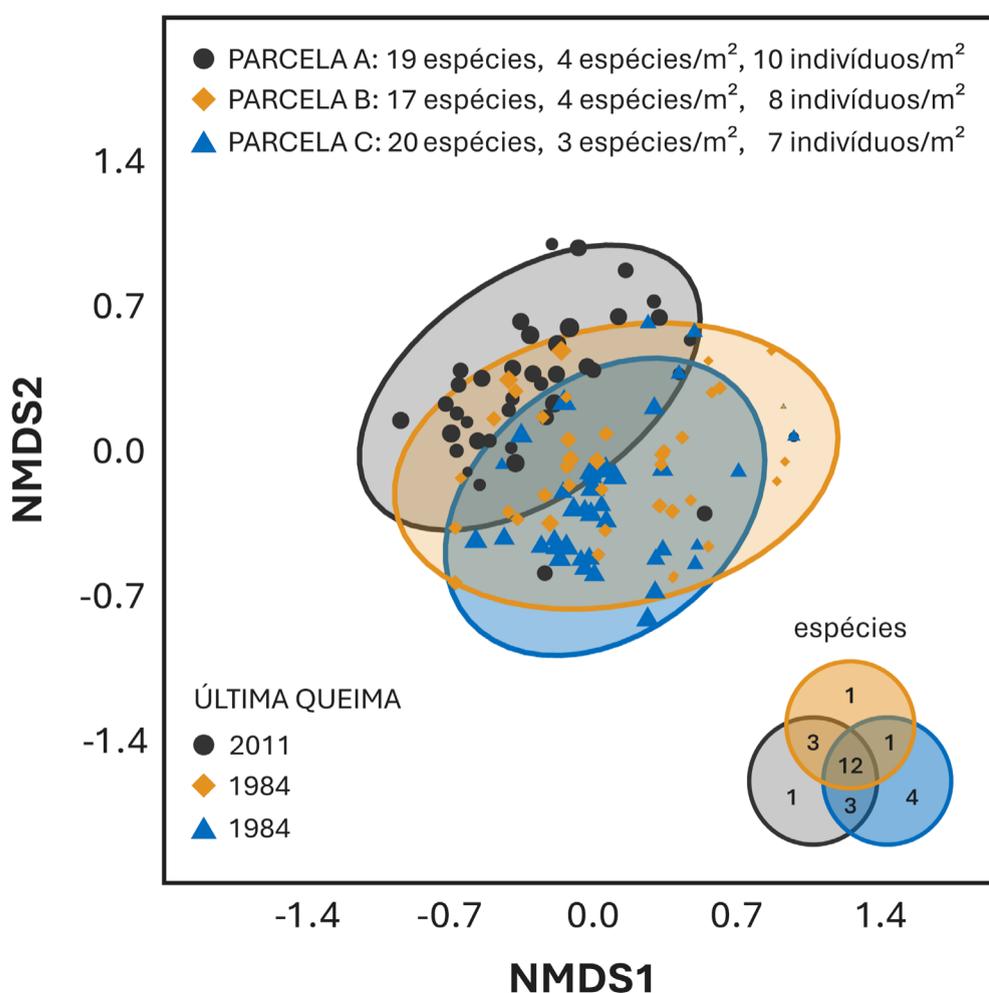
## APÊNDICE 1. REPRESENTAÇÃO DAS PARCELAS E SUBPARCELAS

**Apêndice 1.** Representação das parcelas e subparcelas experimentais utilizadas no estudo



## APÊNDICE 2. VALORES DESCRITIVOS PRÉ-FOGO

**Apêndice 2.** Valores médios descritivos e composição da comunidade de gramíneas do Cerrado em cada uma das parcelas de campo selecionadas para o experimento antes do início das queimas prescritas. A composição da comunidade está visualizada por uma Ordenação Multidimensional Não-Métrica (NMDS) das abundâncias das espécies em cada levantamento (stress = 0,240; elipses são intervalos de confiança de 95%). Os símbolos representam as 120 subparcelas de 1 m<sup>2</sup> amostradas, e o tamanho é proporcional à riqueza de espécies (mínimo = 0 espécies, máximo = 8 espécies). O Diagrama de Venn mostra as espécies compartilhadas entre os levantamentos.



## APÊNDICE 3. ATRIBUTOS DAS ESPÉCIES

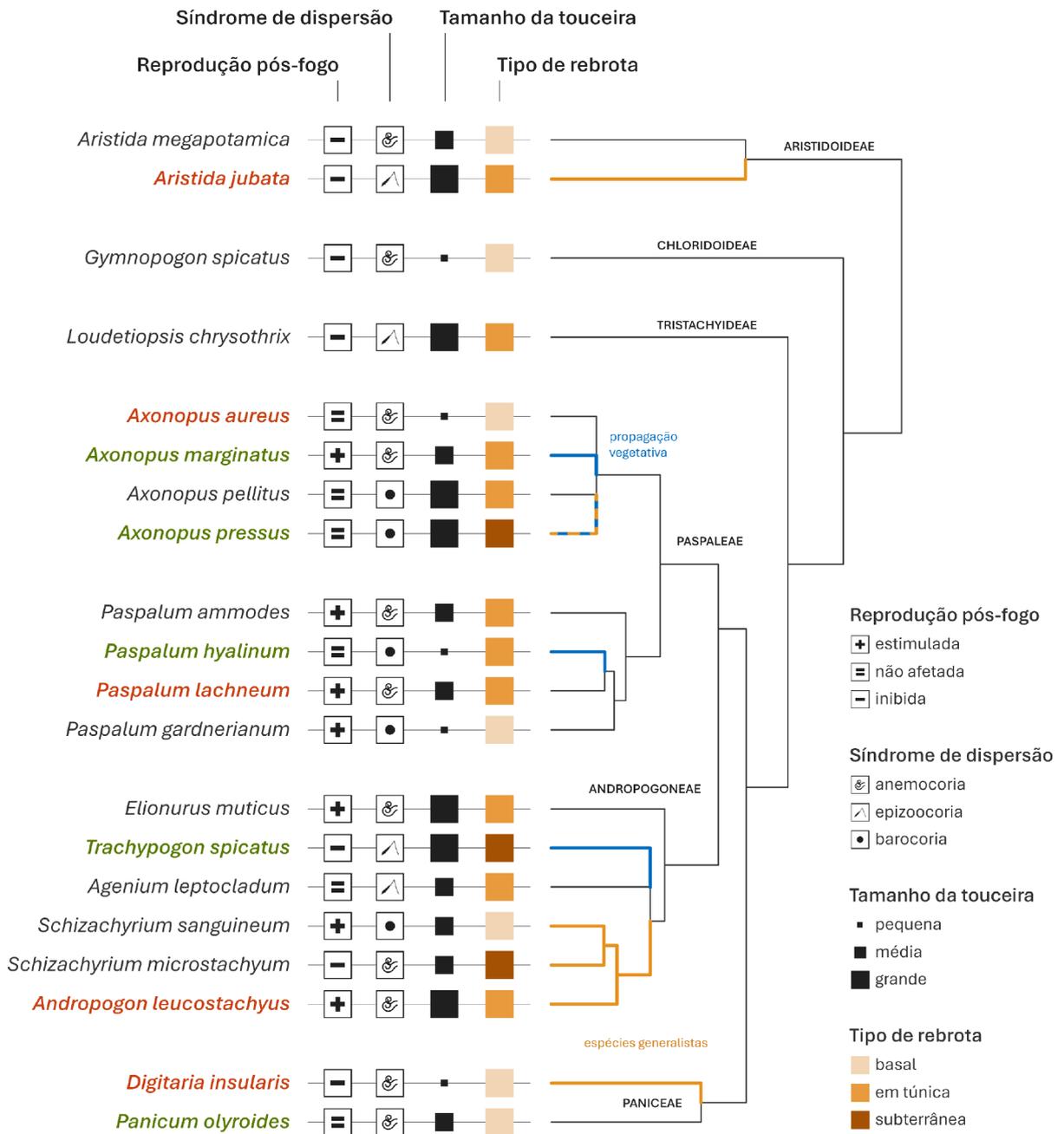
**Apêndice 3.** Atributos relevantes para a persistência populacional e o funcionamento da comunidade sob um regime de fogo frequente.

<b>Espécie</b>	<b>Subtipo fotossintético</b>	<b>Tipo de rebrota</b>	<b>Especialização de habitat</b>	<b>Propagação vegetativa</b>	<b>Reprodução pós-fogo</b>	<b>Síndrome de dispersão</b>	<b>Tamanho da touceira</b>
<i>Agenium leptocladum</i>	NADPme	Túnica	Especialista	Não	Não afetada	Epizoocoria	Médio
<i>Andropogon leucostachyus</i>	NADPme	Túnica	Generalista	Não	Estimulada	Anemocoria	Grande
<i>Anthaenantia lanata</i>	NADPme	Túnica	Especialista	Não	Estimulada	Anemocoria	Médio
<i>Aristida jubata</i>	NADPme	Túnica	Generalista	Não	Inibida	Epizoocoria	Grande
<i>Aristida megapotamica var. brevipes</i>	NADPme	Basal	Especialista	Não	Inibida	Anemocoria	Médio
<i>Aristida riparia</i>	NADPme	Basal	Generalista	Não	Inibida	Anemocoria	Pequeno
<i>Axonopus aureus</i>	NADPme	Basal	Especialista	Não	Não afetada	Anemocoria	Pequeno
<i>Axonopus marginatus</i>	NADPme	Túnica	Especialista	Sim (estolão)	Estimulada	Anemocoria	Médio
<i>Axonopus pellitus</i>	NADPme	Túnica	Especialista	Não	Não afetada	Barocoria	Grande
<i>Axonopus pressus</i>	NADPme	Subterrânea	Generalista	Sim (rizoma)	Não afetada	Barocoria	Grande
<i>Axonopus siccus</i>	NADPme	Túnica	Especialista	Não	Não afetada	Barocoria	Grande
<i>Digitaria corynotricha</i>	NADPme	Túnica	Especialista	Não	Não afetada	Barocoria	Pequeno
<i>Digitaria insularis</i>	NADPme	Basal	Generalista	Não	Inibida	Anemocoria	Pequeno
<i>Elionurus muticus</i>	NADPme	Túnica	Especialista	Não	Estimulada	Anemocoria	Grande

<b>Espécie</b>	<b>Subtipo fotossintético</b>	<b>Tipo de rebrota</b>	<b>Especialização de habitat</b>	<b>Propagação vegetativa</b>	<b>Reprodução pós-fogo</b>	<b>Síndrome de dispersão</b>	<b>Tamanho da touceira</b>
<i>Gymnopogon foliosus</i>	NADme	Non-resprouter	Generalista	Não	-	Anemocoria	Pequeno
<i>Gymnopogon spicatus</i>	NADme	Basal	Generalista	Não	Inibida	Anemocoria	Pequeno
<i>Loudetiopsis chrysothrix</i>	PCK	Túnica	Especialista	Não	Inibida	Epizoocoria	Grande
<i>Panicum olyroides</i>	NADme	Basal	Especialista	Não	Não afetada	Anemocoria	Médio
<i>Paspalum ammodes</i>	NADPme	Túnica	Especialista	Não	Estimulada	Anemocoria	Médio
<i>Paspalum carinatum</i>	NADPme	Túnica	Especialista	Não	Estimulada	Anemocoria	Pequeno
<i>Paspalum gardnerianum</i>	NADPme	Basal	Especialista	Não	Estimulada	Barocoria	Pequeno
<i>Paspalum guenoarum</i>	NADPme	Basal	Generalista	Não	Não afetada	Barocoria	Médio
<i>Paspalum hyalinum</i>	NADPme	Túnica	Especialista	Sim (rizoma)	Não afetada	Barocoria	Pequeno
<i>Paspalum lachneum</i>	NADPme	Túnica	Especialista	Não	Estimulada	Anemocoria	Médio
<i>Paspalum pectinatum</i>	NADPme	Túnica	Especialista	Não	Estimulada	Anemocoria	Grande
<i>Paspalum polyphyllum</i>	NADPme	Basal	Especialista	Não	Estimulada	Anemocoria	Pequeno
<i>Schizachyrium microstachyum</i>	NADPme	Subterrânea	Generalista	Não	Inibida	Anemocoria	Médio
<i>Schizachyrium sanguineum</i>	NADPme	Basal	Generalista	Não	Estimulada	Barocoria	Médio
<i>Sporobolus cubensis</i>	NADme	Túnica	Especialista	Não	Estimulada	Barocoria	Médio
<i>Trachypogon spicatus</i>	NADPme	Subterrânea	Especialista	Sim (rizoma)	Inibida	Epizoocoria	Grande
<i>Tristachya leiostachya</i>	PCK	Túnica	Especialista	Sim (rizoma)	Inibida	Epizoocoria	Grande

## APÊNDICE 4. ATRIBUTOS VISUALIZADOS PELA FILOGENIA

**Apêndice 4.** Atributos visualizados pela relação filogenética das espécies (*sensu* Soreng et al. 2022). As palavras coloridas representam aumentos (verde) ou diminuições (laranja) populacionais estatisticamente significativas.





COORDENADORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO  
INSTITUTO DE BIOLOGIA  
Universidade Estadual de Campinas  
Caixa Postal 6109. 13083-970, Campinas, SP, Brasil  
Fone (19) 3521-6378. email: cpgib@unicamp.br

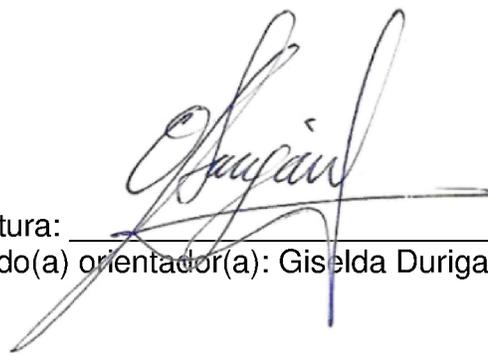


## ANEXO 1. DECLARAÇÃO DE BIOÉTICA E BIOSSEGURANÇA

### DECLARAÇÃO

Em observância ao **§5º do Artigo 1º da Informação CCPG-UNICAMP/001/15**, referente a Bioética e Biossegurança, declaro que o conteúdo de minha Dissertação de Mestrado, intitulada **“DINÂMICA DE POPULAÇÕES E COMUNIDADES DE GRAMÍNEAS DE CERRADO MEDIANTE SETE QUEIMAS ANUAIS”**, desenvolvida no Programa de Pós-Graduação em Ecologia do Instituto de Biologia da Unicamp, não versa sobre pesquisa envolvendo seres humanos, animais ou temas afetos a Biossegurança.

Assinatura: Hudson Gabriel V. Fontenele  
Nome do(a) aluno(a): Hudson Gabriel Virtuoso Fontenele

Assinatura:   
Nome do(a) orientador(a): Giselda Durigan

Data: 25/11/2024

## ANEXO 2. DECLARAÇÃO DE DIREITOS AUTORAIS

### Declaração

As cópias de artigos de minha autoria ou de minha co-autoria, já publicados ou submetidos para publicação em revistas científicas ou anais de congressos sujeitos a arbitragem, que constam da minha Dissertação/Tese de Mestrado/Doutorado, intitulada **DINÂMICA DE POPULAÇÕES E COMUNIDADES DE GRAMÍNEAS DE CERRADO MEDIANTE SETE QUEIMAS ANUAIS**, não infringem os dispositivos da Lei n.º 9.610/98, nem o direito autoral de qualquer editora.

Campinas, 25 de novembro de 2024

Assinatura: Hudson Gabriel V. Fontenele

Nome do(a) autor(a): **Hudson Gabriel Virtuoso Fontenele**

RG n.º 3.664.317 - SSP/DF



Assinatura : \_\_\_\_\_

Nome do(a) orientador(a): **Giselda Durigan**

RG n.º 6.957.729 – SSP/SP