

RESSALVA

Atendendo solicitação da autora, o texto completo desta tese será disponibilizado somente a partir de 13/05/2026.



**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGIA VEGETAL)**

**AS COMUNIDADES SAVÂNICAS DO CERRADO SÃO RESILIENTES AO
FOGO?**

MARIANA CORREA DAIREL



**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGIA VEGETAL)**

**AS COMUNIDADES SAVÂNICAS DO CERRADO SÃO RESILIENTES AO
FOGO?**

MARIANA CORREA DAIREL

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas – Biologia Vegetal.

Orientadora: Profa. Assoc. Alessandra Tomaselli Fidelis

**Rio Claro – SP
2024**

D134c	Dairel, Mariana Correa As comunidades savânicas do Cerrado são resilientes ao fogo? / Mariana Correa Dairel. -- Rio Claro, 2024 153 p. : il., tabs., fotos, mapas Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Rio Claro Orientadora: Alessandra Tomaselli Fidelis 1. estratégia de regeneração. 2. montagem de comunidades. 3. fogo. 4. Cerrado. 5. restauração ecológica. I. Título.
-------	--

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca da Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: AS COMUNIDADES SAVÂNICAS DO CERRADO SÃO RESILIENTES AO FOGO?

AUTORA: MARIANA CORREA DAIREL

ORIENTADORA: ALESSANDRA TOMASELLI FIDELIS

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Doutora em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal), área: Biologia Vegetal pela Comissão Examinadora:

Profa. Dra. ALESSANDRA TOMASELLI FIDELIS (Participação Virtual)
Departamento de Biodiversidade / Unesp - IB Rio Claro

Documento assinado digitalmente
 ALESSANDRA TOMASELLI FIDELIS
Data: 28/05/2024 08:06:43-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof.^a Dr.^a SOIZIG ANNE LE STRADIC (Participação Virtual)
BIOGECO Biodiversity, Genes & Communities / UMR INRAE/ University Bordeaux



Prof.^a Dr.^a VÂNIA REGINA PIVELLO (Participação Virtual)
Ecologia / Universidade de São Paulo

Documento assinado digitalmente
 VÂNIA REGINA PIVELLO
Data: 28/05/2024 09:08:42-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Dr. FERNANDO AUGUSTO DE OLIVEIRA E SILVEIRA (Participação Virtual)
Departamento de Botânica / Universidade Federal de Minas Gerais

Documento assinado digitalmente
 FERNANDO AUGUSTO DE OLIVEIRA E SILVEIRA
Data: 28/05/2024 09:57:39-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Dr. LUIS LÓPEZ MÁRSICO (Participação Virtual)
Departamento de Ecologia / Universidad de la República

LUIS ANTONIO LOPEZ MARSICO
PAÍS: URUGUAY
FECHA: 2024.05.28 | 10:25:52 -03:00
FIRMA ELECTRONICA AVANZADA | VALIDEZ LEGAL: LEY 18.600
FIRMA RESPALDADA POR


Rio Claro, 13 de maio de 2024

À amorosa memória de meu pai, José A. Dairel

E a cada indivíduo que participou desta jornada, contribuindo para meu crescimento
pessoal e acadêmico.

Dedico

AGRADECIMENTOS

A todos que participaram desta jornada, muitos neste plano e alguns em meu coração, que incentivaram, acompanharam e certamente experienciaram cada passo em direção à conclusão de mais uma etapa junto a mim, expresso a minha mais profunda gratidão.

Agradeço ao Mistério da Vida, aos meus irmãos de fé, *orisàs* e guias, que me acolheram e concederam força e saúde durante essa trajetória.

Aos meus pais, José Dairel (*in memoriam*) e Ilma, e ao meu irmão, Marco Túlio, que sempre foram meus grandes incentivadores. Eu sou imensamente grata pelo espaço seguro, amor incondicional e suporte que me conferiram nesta caminhada. Agradeço o incentivo para buscar e conquistar meus sonhos. Pai, grata por me dar forças mesmo de outro plano.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas – Biologia vegetal, do Departamento de Biodiversidade, e ao Instituto de Biociências da UNESP- Rio Claro, pelo apoio e infraestrutura.

À minha orientadora, Dra. Alessandra Fidelis, que tanto compartilhou de sua sabedoria e me ajudou a construir bases fundamentais para seguir no equilíbrio dinâmico dos prazeres e desafios dentro ciência. Com muita dedicação e carinho, colocava-me em lugares de conversas profundas com questionamentos auspiciosos, que muito me estimularam a desenvolver e crescer como cientista. Também agradeço por me acolher em seu grupo de pesquisa e por me ensinar tanto ao longo dessa jornada de oito anos de orientação. Grata por acreditar em meu potencial.

To Dr. Joseph Veldman and his research group for welcoming me to the Laboratory of Fire Ecology & Savanna Conservation from *Texas A&M University*.

Agradeço ao processo nº 2019/09659-1, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) e processo nº 2015/06743-0, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelos recursos financeiros disponibilizados para o desenvolvimento deste trabalho. Ao processo nº 2022/03447-5, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), pela concessão da bolsa de estágio no exterior para realização do doutorado sanduíche na *Texas A&M University*, EUA.

Agradeço à Neotropical Grassland Conservancy pelo apoio financeiro concedido para a realização deste trabalho.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES)– Código de Financiamento 001.

Ao Instituto Chico Mendes de Biodiversidade (ICMBio), pela permissão concedida (nº66013-1). À Fundação Grupo O Boticário e ao Sr. Lúcio, pela concessão das licenças de pesquisa para realização de coletas de dados em campo em ambas as Reservas Particulares do

Patrimônio Nacional: Reserva Natural Serra do Tombador e RPPN Catedral do Jalapão, respectivamente. À SMA/SP (260108-005.306/2018) e a Comissão Técnico-Científica (COTEC; processo nº 480/2018) pela autorização concedida para realização de queimas prescritas e coleta de dados na Estação Ecológica de Itirapina. Agradeço a troca de conhecimento, prático e teórico, com cada brigadista que cruzei ao longo dessas campanhas de campo. Obrigada por me ensinarem tanto.

Aos amigos do LEVeg, aqueles que ao longo de todos esses anos compartilharam a experiência de caminhar pela ciência, que estiveram sempre ao meu lado. Agradeço por todas as risadas, ajuda, apoio, conversas e pelas discussões que sempre me fizeram pensar além. Agradeço pelas campanhas de campo que, em muitos cenários, eram permeadas de diversão e em alguns outros, de apreensão. Em especial a Ju, que aceitou o desafio e deleite de uma extensa campanha de campo pelo Cerrado em diversas regiões com culturas e fisionomias mais deslumbrantes ao longo do nosso Brasil.

To colleagues and friends from *Texas A&M University*, thank you for welcoming me to TAMU. Especially to Ashish, Javier, Peter, and Leo for the support and also for all the conversations and knowledge improvement about fire ecology and savanna conservation around the World.

A todos vocês, o meu muito obrigada.

*"Vivendo, se aprende, mas o que se aprende, mais, é só fazer
outras maiores perguntas".*

João Guimarães Rosa

RESUMO

O fogo é um elemento natural e recorrente em ecossistemas campestres e savânicos do Cerrado. A comunidade vegetal, por sua vez, é resiliente e apresenta atributos distintos que permitem sua persistência e regeneração diante de eventos de distúrbio, sendo assim uma vegetação adaptada ao regime de fogo. No entanto, a maioria das Unidades de Conservação adotaram políticas de exclusão de fogo, comprometendo diretamente a conservação destes ecossistemas abertos e a provisão de serviços ecossistêmicos. Alterações no regime de fogo, consequentemente, implicarão em modificações na estrutura e diversidade do ecossistema. Nessa perspectiva, foram implementados experimentos em diferentes áreas de fisionomias campestres e savânicas do Cerrado distribuídas por diferentes regiões do Brasil. Em cada área, foram estabelecidas parcelas (1m², com distintos delineamentos dependendo da pergunta) com intuito de avaliar o efeito da exclusão do fogo versus queimas frequentes sobre a dinâmica da vegetação e montagem da comunidade. Além disso, foram avaliados os efeitos da reintrodução do fogo na regeneração da comunidade vegetal bem como na fonte de regeneração recrutada, em áreas com diferentes regimes de queima, que haviam sido excluídas do fogo por longos períodos e que foram, posteriormente, queimadas. Com esse trabalho, esperamos contribuir significativamente para o desenvolvimento de fundamentos teóricos e práticos que se destinem a conservação, restauração e manejo de fisionomias abertas do Cerrado.

Palavra-chave: estratégia de regeneração, montagem de comunidades, fogo, Cerrado, restauração ecológica

ABSTRACT

The fire is a natural and recurrent ecological factor in open ecosystems of the Cerrado. Plant communities are resilient to fire and exhibit different traits that enable their persistence and regeneration post-fire environments, showing to be fire-adapted. However, the majority of protected areas in Brazil adopted fire-zero policies, directly affecting the conservation of open ecosystems and the provision of ecosystem services. Alterations in the fire regime will consequently result in modifications in the plant community structure, and diversity. Therefore, experiments have been implemented in different areas of open savannas of the Cerrado, distributed across different regions of Brazil. In each area, plots (1m², with different experimental design depending on the question) were established to evaluate the effect of fire exclusion versus frequent fire events on plant community dynamics and assembly. Additionally, we assessed the effects of fire reintroduction in both plant community regeneration and regeneration sources, in areas with different fire regimes which had been excluded from fire for long periods and were subsequently burned. We believe to significantly contribute to the development of theoretical and practical elements for conservation, restoration, and management of open ecosystems of the Cerrado.

Keywords: regeneration strategies, community assembly, fire, Cerrado, restoration ecology

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL

1. O Cerrado e o Fogo	10
2. Objetivos	14
3. Descrição geral dos métodos.....	17
4. Estrutura da Tese	30

CAPÍTULO I	Fire controls tropical savanna plant composition, diversity, and aboveground biomass independent of trees.....	36
-------------------	--	----

CAPÍTULO II	Are tropical savannas resilient to fire? The example of the Cerrado.....	64
--------------------	--	----

CAPÍTULO III	How does fire regime shape regenerations strategies in tropical savannas?.....	96
---------------------	--	----

CAPÍTULO IV	Fire stimulates seedling recruitment from the seed bank in the Cerrado...	118
--------------------	---	-----

CONSIDERAÇÕES FINAIS	150
-----------------------------------	------------

INTRODUÇÃO GERAL

1. O CERRADO E O FOGO

A dinâmica das comunidades vegetais ao redor do globo é frequentemente determinada por uma interação complexa entre fatores climáticos e condições do solo (Polis, 1999). Em escalas regionais, os fatores ambientais como solo, fogo e precipitação são filtros determinantes para distribuição e estrutura de ecossistemas campestres e savânicos (Bond et al. 2005; Strömberg 2011), influenciando a disponibilidade hídrica e recursos no solo, o regime de distúrbio do sistema e a produtividade primária (Grace et al. 2006; Stevens et al. 2022)

Ecossistemas campestres e savânicos são mantidos e moldados pela interação entre distúrbios, como o fogo (Bond & Keeley, 2005), e condições ambientais como sazonalidade (Strömberg 2011; Veldman et al. 2015; Buisson et al. 2019). Embora a sazonalidade não seja um fator preditor significativo nas taxas de alteração de ecossistemas abertos nas savanas tropicais (Stevens et al., 2017), esses ambientes dependem de distúrbios frequentes intrínsecos ao sistema (Buisson et al., 2019), que influenciam e mantêm sua comunidade vegetal e garantem a conservação do ecossistema.

O fogo desempenha um papel evolutivo importante na distribuição dos ecossistemas terrestres (Bond & Keeley, 2005; Bowman et al., 2009), sendo um fator estruturador fundamental na vegetação, consumindo e modificando vários ecossistemas ao redor do globo (Bowman et al., 2009). Em ambientes savânicos, o fogo é responsável por manter e influenciar a estrutura e diversidade do ecossistema (Bond & Keeley, 2005), promovendo espécies graminoides e herbáceas na comunidade vegetal, que por sua vez, é composta principalmente pelo estrato altamente inflamável de gramíneas C4 (Bond et al., 2005). O aparecimento de gramíneas C4 e o domínio desse grupo no estrato herbáceo coincide com o aumento da frequência do fogo no globo, datada no Mioceno (Beerling & Osborne 2006), impondo fortemente um filtro e pressão seletiva na coexistência com espécies lenhosas (Archer & Scholes, 1997; Beerling & Osborne,

2006; Dantas et al., 2016; Simon et al., 2009), sendo desta forma um importante fator em comunidades savânicas

As gramíneas, espécies que dominam o estrato herbáceo de savanas, apresentam estratégias adaptativas como crescimento rápido, rebrote e acúmulo de biomassa morta ao redor do indivíduo, conferindo-lhes vantagens competitivas sobre o estrato arbustivo (Bond et al., 2005). Tais atributos conferem ao estrato herbáceo alta resiliência, alimentando o ciclo do fogo (D'Antonio & Vitousek, 1992), o que garante a manutenção de ecossistemas abertos típicos de savanas. Dessa maneira, a exclusão do fogo por longos períodos pode levar à transição de ecossistemas campestres e savânicos para ecossistemas dominados por lenhosas (Abreu et al., 2017; Rosan et al., 2019; Stevens et al., 2017), resultando em perda de biodiversidade, tanto da flora quanto da fauna, além de mudanças significativas nas propriedades dos ecossistemas (Abreu et al. 2017; Wieczorkowski et al. 2022). Portanto, o fogo não apenas influencia a distribuição global dos ecossistemas (Bond et al. 2005), mas determina o processo de montagem de comunidades de ecossistemas inflamáveis, resultado das interações entre fatores bióticos e ambientais (Götzenberger et al., 2012).

A interação entre fatores bióticos e abióticos, incluindo solo, precipitação, clima, disponibilidade hídrica e fogo, atua em uma escala espaço-temporal que estrutura e limita esses ecossistemas (Bond, 2008; Lehmann et al., 2014). Sendo assim, compreender como esses fatores, especialmente o fogo, moldam as respostas da vegetação é fundamental para prever a distribuição desses ecossistemas, sua funcionalidade, provisão de serviços ecossistêmicos, e a montagem das comunidades (Götzenberger et al. 2012). No entanto, políticas de exclusão do fogo e mudanças no uso da terra representam ameaças significativas para a conservação das savanas tropicais (Buisson et al., 2019; Veldman, Buisson, et al., 2015; Veldman, Overbeck, et al., 2015).

O Cerrado evoluiu na presença do fogo ao longo de milhões de anos (Simon et al., 2009). Plantas em ecossistemas inflamáveis possuem atributos adaptativos relacionados ao fogo, como

por exemplo, proteção de gemas (tanto aéreas quanto subterrâneas, Chiminazzo et al., 2021; Pausas et al., 2018), estímulo à germinação de sementes pela temperatura e fumaça (Ramos et al. 2016; Zironi et al. 2019), estímulo à floração (Pilon et al. 2018; Zironi et al. 2021; Fidelis et al. 2022). E assim, o processo de retroalimentação entre o fogo e a vegetação é responsável por manter a estrutura e dinâmica das comunidades campestres e savânicas do Cerrado (Coutinho 1982, Kauffmann et al. 1994), além de criar novas condições ambientais para o recrutamento de espécies.

Após o distúrbio, o processo de regeneração da comunidade vegetal depende de uma interação complexa entre fatores bióticos e abióticos, bem como das estratégias de regeneração da comunidade. No entanto, o processo de regeneração da comunidade vegetal aérea é principalmente influenciado pela disponibilidade de uma fonte viável de propágulos (Grubb, 1977; Thompson & Grime, 1979). Essa fonte de propágulos pode estar previamente estabelecida no próprio ecossistema, permitindo que a comunidade vegetal reconstitua sua biomassa aérea por meio do banco de sementes ou banco de gemas (germinação x rebrote). Alternativamente, pode ser uma fonte externa, trazida pela dispersão com a chuva de sementes (Anderson et al., 2012; Fenner & Thompson, 2005).

O processo de regeneração pós-fogo é influenciado pela disponibilidade de recursos, pela produtividade e pelo regime de queima de cada ecossistema (Bond & Keeley, 2005; Bond & Van Wilgen, 1996). Ecossistemas que experienciam eventos frequentes de queima e de baixa intensidade tendem a favorecer espécies rebrotadoras (espécies que apresentam órgãos/estruturas portadoras de gemas que permitem a produção de novos ramos), com o banco de gemas atuando como a principal fonte de propágulos (Bond & Midgley, 2003; Pausas & Keeley, 2014), como observado nos ecossistemas savânicos (Chiminazzo et al. 2021; Pilon et al. 2021; Zupo et al. 2021). Em contraste, em ambientes sujeitos a queimas de alta intensidade mas com baixa recorrência, espécies germinadoras são beneficiadas, tendo o banco de

sementes desempenhando um papel fundamental na regeneração pós-fogo da comunidade vegetal (Keeley & Zedler 1978).

Nas formações campestres e savânicas do Cerrado, que abrigam uma rica diversidade de espécies principalmente no estrato herbáceo (Coutinho 1978) aproximadamente 40% de sua cobertura original já foi convertida áreas agrosilvipastoris (Sano et al., 2010). O remanescente está sob ameaça devido a práticas inadequadas de manejo de fogo, como a política de supressão de fogo em áreas de Cerrado (Durigan & Ratter, 2016). A ausência de fogo interfere não apenas na composição e dinâmica da vegetação (Pivello, 2011) implicando na perda de espécies herbáceas (Parr et al. 2014; Abreu et al. 2017; Wieczorkowski et al. 2022) e no adensamento de árvores (Durigan & Ratter 2016, Stevens et al. 2017, Rosan et al. 2019), mas também causa uma considerável redução na provisão de serviços ecossistêmicos (Honda & Durigan 2016) afetando assim, a resiliência do sistema (Buisson et al. 2019, 2022).

O termo resiliência é usado para designar a capacidade do sistema responder a um distúrbio, resistindo e recuperando-se, no decorrer do tempo após o evento (Hodgson et al., 2015). Entender a resiliência em ecossistemas que são mantidos por distúrbios frequentes é de extrema importância para manutenção e conservação de ecossistemas campestres e savânicos do Cerrado. O fogo é um dos principais fatores ecológicos que mantêm as fisionomias abertas de savanas e florestas como estados alternativos no cerrado (Dantas et al. 2016). Uma vez que ocorre a supressão total do fogo no cerrado (distúrbios intrínsecos) o ecossistema pode assumir distintos estados de transição (savana-floresta) que são moldados principalmente pelo fogo.

Por muito tempo a política de exclusão de fogo em Unidades de Conservação do Cerrado foi uma realidade no Brasil (Schmidt et al. 2018). No entanto, atualmente, há um intenso debate em torno do uso do fogo como ferramenta de manejo, visando à conservação e restauração dessas áreas (Durigan & Ratter, 2016; Fidelis et al., 2018; Schmidt et al., 2018; Schmidt & Eloy 2020). Nesse contexto, a reintrodução do fogo em áreas onde sua presença foi suprimida por

longos períodos torna-se crucial. Muitas são as evidências quanto aos efeitos negativos da supressão do fogo no cerrado, principalmente seus efeitos da diminuição da diversidade de órgãos subterrâneos e densidade de gemas (Ferraro et al. 2020; Bombo et al. 2022) que é a principal fonte de regeneração da comunidade vegetal após a passagem do fogo (Pilon et al. 2021; Zupo et al. 2021). Contudo, o entendimento sobre a resiliência da comunidade vegetal diante do distúrbio do fogo ainda é limitado (Buisson et al. 2019) e não sabemos muito bem como os longos períodos de exclusão podem ter afetado a resiliência. Frente ao grau de vulnerabilidade dessas áreas e seu negligenciamento diante políticas públicas, os esforços nessa direção representam uma oportunidade de integrar conhecimentos teóricos e práticos para a conservação e restauração de fisionomias savânicas do Cerrado.

Considerando a relevância da ocorrência do fogo em ecossistemas savânicos tropicais, este trabalho visa compreender o impacto do fogo na resiliência do Cerrado, por meio da análise de áreas sujeitas a diferentes regimes de queima, principalmente em áreas onde o fogo foi excluído por longos períodos. Desta forma, busca-se avaliar como a presença ou ausência do distúrbio afeta a montagem de comunidades, incluindo estrutura, composição e diversidade, bem como sua capacidade de regenerar e persistir ao longo do tempo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abreu, R. C. R., Hoffmann, W. A., Vasconcelos, H. L., Pilon, N. A., Rossatto, D. R., & Durigan, G. (2017). The biodiversity cost of carbon sequestration in tropical savanna. *Science Advances*, 3(8), 1–8. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1701284>
- Anderson, T. M., Schutz, M., & Risch, A. C. (2012). Seed germination cues and the importance of the soil seed bank across an environmental gradient in the Serengeti. *Oikos*, 121(2), 306–312. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19803.x>
- Archer, S R; Scholes, R. J. (1997). Tree-Grass Interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28, 527–544. <https://about.jstor.org/terms>
- Beerling, D. J., & Osborne, C. P. (2006). The origin of the savanna biome. *Global Change Biology*, 12(11), 2023–2031. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01239.x>
- Bombo, A. B., Appezzato-da-Glória, B., & Fidelis, A. (2022). Fire exclusion changes belowground bud bank and bud-bearing organ composition jeopardizing open savanna resilience. *Oecologia*, 199(1), 153–164. <https://doi.org/10.1007/s00442-022-05172-1>
- Bond, W. J. (2008). What limits trees in C4 grasslands and savannas? Em *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* (Vol. 39, Número 1, p. 641–659). <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173411>
- Bond, W. J., & Keeley, J. E. (2005). Fire as a global “herbivore”: The ecology and evolution of flammable ecosystems. Em *Trends in Ecology and Evolution* (Vol. 20, Número 7, p. 387–394). <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.04.025>
- Bond, W. J., & Midgley, J. J. (2003). The evolutionary ecology of sprouting in woody plants. Em *International Journal of Plant Sciences* (Vol. 164, Número SUPPL. 3). <https://doi.org/10.1086/374191>
- Bond, W. J., & Van Wilgen, B. W. (Brian W.). (1996). *Fire and plants*. Chapman & Hall. https://books.google.com.br/books/about/Fire_and_Plants.html?id=w2eb8MouMZIC&redir_esc=y
- Bond, W. J., Woodward, F. I., & Midgley, G. F. (2005). The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phytologist*, 165(2), 525–538. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01252.x>
- Bowman, D. M. J. S., Balch, J. K., Artaxo, P., Bond, W. J., Carlson, J. M., Cochrane, M. A., D’Antonio, C. M., DeFries, R. S., Doyle, J. C., Harrison, S. P., Johnston, F. H., Keeley, J. E., Krawchuk, M. A., Kull, C. A., Marston, J. B., Moritz, M. A., Prentice, I. C., Roos, C. I., Scott, A. C., ... Pyne, S. J. (2009). Fire in the Earth System. *Science*, 324(5926), 481–484. <https://doi.org/10.1126/science.1163886>
- Buisson, E., Le Stradic, S., Silveira, F. A. O., Durigan, G., Overbeck, G. E., Fidelis, A., Fernandes, G. W., Bond, W. J., Hermann, J. M., Mahy, G., Alvarado, S. T., Zaloumis, N. P., & Veldman, J. W. (2019). Resilience and restoration of tropical and subtropical grasslands, savannas, and grassy woodlands. *Biological Reviews*, 94, 590–609. <https://doi.org/10.1111/brv.12470>
- Cardoso, A. W., Oliveras, I., Abernethy, K. A., Jeffery, K. J., Lehmann, D., Ndong, J. E., McGregor, I., Belcher, C. M., Bond, W. J., & Malhi, Y. S. (2018). Grass Species Flammability, Not Biomass, Drives Changes in Fire Behavior at Tropical Forest-Savanna Transitions. *Frontiers in Forests and Global Change* | www.frontiersin.org, 1(6). <https://doi.org/10.3389/ffgc.2018.00006>

- Charles-Dominique, T., Beckett, H., Midgley, G. F., & Bond, W. J. (2015). Bud protection: a key trait for species sorting in a forest-savanna mosaic. *New Phytologist*, 207(4), 1052–1060. <https://doi.org/10.1111/nph.13406>
- Chiminazzo, M. A., Bombo, A. B., Charles-Dominique, T., & Fidelis, A. (2021). Your best buds are worth protecting: Variation in bud protection in a fire-prone cerrado system. *Functional Ecology*, 35(11), 2424–2434. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13907>
- Clarke, P. J., Lawes, M. J., Midgley, J. J., Lamont, B. B., Ojeda, F., Burrows, G. E., Enright, N. J., & Knox, K. J. E. (2013). Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire. *New Phytologist*, 197(1), 19–35. <https://doi.org/10.1111/nph.12001>
- Conciani, D. E., Santos, L. P. dos, Silva, T. S. F., Durigan, G., & Alvarado, S. T. (2021). Human-climate interactions shape fire regimes in the Cerrado of São Paulo state, Brazil. *Journal for Nature Conservation*, 61(July 2020), 126006. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2021.126006>
- Coutinho, L. M. (1978). O conceito do cerrado. *Revista Brasileira de Botânica*, 1, 17–23.
- Coutinho, L. M. (1982). *Ecological Effects of Fire in Brazilian Cerrado* (p. 273–291). Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-68786-0_13
- Dairel, M., & Fidelis, A. (2020). The presence of invasive grasses affects the soil seed bank composition and dynamics of both invaded and non-invaded areas of open savannas. *Journal of Environmental Management*, 276, 111291. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.111291>
- Dantas, V. de L., Hirota, M., Oliveira, R. S., & Pausas, J. G. (2016). Disturbance maintains alternative biome states. *Ecology Letters*, 19(1), 12–19. <https://doi.org/10.1111/ele.12537>
- D'Antonio, C. M., & Vitousek, P. M. (1992). Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23(1), 63–87. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.23.110192.000431>
- Durigan, G., & Ratter, J. A. (2016). The need for a consistent fire policy for Cerrado conservation. *Journal of Applied Ecology*, 53(1), 11–15. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12559>
- Eiten, G. (1972). The cerrado vegetation of Brazil. *The Botanical Review*, 38(2), 201–341. <https://doi.org/10.1007/BF02859158>
- Fenner, M., & Thompson, K. (2005). The ecology of seeds. Em *Annals of Botany* (Vol. 97, Número 1). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/aob/mcj016>
- Fidelis, A., Alvarado, S., Barradas, A., & Pivello, V. (2018). The Year 2017: Megafires and Management in the Cerrado. *Fire*, 1(3), 49. <https://doi.org/10.3390/fire1030049>
- Fidelis, A., Appezzato-da-Glória, B., Pillar, V. D., & Pfadenhauer, J. (2014). Does disturbance affect bud bank size and belowground structures diversity in Brazilian subtropical grasslands? *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 209(2), 110–116. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2013.12.003>
- Gomes, L., Miranda, H. S., Soares-Filho, B., Rodrigues, L., Oliveira, U., & Bustamante, M. M. C. (2020). Responses of Plant Biomass in the Brazilian Savanna to Frequent Fires. *Frontiers in Forests and Global Change*, 3. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2020.507710>
- Götzenberger, L., de Bello, F., Bråthen, K. A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., Lepš, J., Lindborg, R., Moora, M., Pärtel, M., Pellissier, L., Pottier, J., Vittoz, P., Zobel, K., & Zobel, M. (2012). Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews*, 87(1), 111–127. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00187.x>

- Grubb, P. J. (1977). The Maintenance of Species-Richness in Plant Communities: the Importance of the Regeneration Niche. *Biological Reviews*, 52(1), 107–145. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1977.tb01347.x>
- Hodgson, D., McDonald, J. L., & Hosken, D. J. (2015). What do you mean, “resilient”? Em *Trends in Ecology and Evolution* (Vol. 30, Número 9, p. 503–506). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.06.010>
- Kauffman, J. B., Cummings, D. L., & Ward, D. E. (1994). Relationships of Fire, Biomass and Nutrient Dynamics along a Vegetation Gradient in the Brazilian Cerrado. *The Journal of Ecology*, 82(3), 519. <https://doi.org/10.2307/2261261>
- Keeley, J. E., Pausas, J. G., Rundel, P. W., Bond, W. J., & Bradstock, R. A. (2011). Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends in Plant Science*, 16(8), 406–411. <https://doi.org/10.1016/J.TPLANTS.2011.04.002>
- Keeley, J. E., & Zedler, P. H. (1978). Reproduction of Chaparral shrubs after fire: a comparison of sprouting and seeding strategies. *South American Midland Naturalist*, 99(1), 142–161. <https://doi.org/10.2307/2424939>
- Lamont, B. B., & Downes, K. S. (2011). Fire-stimulated flowering among resprouters and geophytes in Australia and South Africa. *Plant Ecology*, 212(12), 2111–2125. <https://doi.org/10.1007/s11258-011-9987-y>
- Lehmann, C. E. R., Anderson, T. M., Sankaran, M., Higgins, S. I., Archibald, S., Hoffmann, W. A., Hanan, N. P., Williams, R. J., Fensham, R. J., Felfili, J., Hutley, L. B., Ratnam, J., San Jose, J., Montes, R., Franklin, D., Russell-Smith, J., Ryan, C. M., Durigan, G., Hiernaux, P., ... Bond, W. J. (2014). Savanna vegetation-fire-climate relationships differ among continents. *Science*, 343(6170), 548–552. <https://doi.org/10.1126/science.1247355>
- Parr, C. L., Lehmann, C. E. R., Bond, W. J., Hoffmann, W. A., & Andersen, A. N. (2014). Tropical grassy biomes: Misunderstood, neglected, and under threat. *Trends in Ecology and Evolution*, 29(4), 205–213. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.02.004>
- Pausas, J. G., & Keeley, J. E. (2014). Evolutionary ecology of resprouting and seeding in fire-prone ecosystems. *New Phytologist*, 204(1), 55–65. <https://doi.org/10.1111/nph.12921>
- Pausas, J. G., Lamont, B. B., Paula, S., Appezzato-da-Glória, B., & Fidelis, A. (2018). Unearthing belowground bud banks in fire-prone ecosystems. *New Phytologist*, 217(4), 1435–1448. <https://doi.org/10.1111/nph.14982>
- Pausas, J. G., & Ribeiro, E. (2013). The global fire-productivity relationship. *Global Ecology and Biogeography*, 22(6), 728–736. <https://doi.org/10.1111/geb.12043>
- Pivello, V. R. (2011). The use of fire in the cerrado and Amazonian rainforests of Brazil: Past and present. *Fire Ecology*, 7(1), 24–39. <https://doi.org/10.4996/fireecology.0701024>
- Pivello, V. R., Vieira, I., Christianini, A. V., Ribeiro, D. B., da Silva Menezes, L., Berlinck, C. N., Melo, F. P. L., Marengo, J. A., Tornquist, C. G., Tomas, W. M., & Overbeck, G. E. (2021). Understanding Brazil's catastrophic fires: Causes, consequences and policy needed to prevent future tragedies. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 19(3), 233–255. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2021.06.005>
- Polis, G. A. (1999). Why Are Parts of the World Green? Multiple Factors Control Productivity and the Distribution of Biomass. Em *Source: Oikos* (Vol. 86, Número 1). <https://www.jstor.org/stable/3546565>

- Ramos, D. M., Liaffa, A. B. S., Diniz, P., Munhoz, C. B. R., Ooi, M. K. J., Borghetti, F., & Valls, J. F. M. (2016). Seed tolerance to heating is better predicted by seed dormancy than by habitat type in Neotropical savanna grasses. *International Journal of Wildland Fire*, 25(12), 1273–1280. <https://doi.org/10.1071/WF16085>
- Ratter, J., Ribeiro, J. F., & Bridgewater, S. (1997). The Brazilian Cerrado Vegetation and Threats to its Biodiversity. *Annals of Botany*, 80(3), 223–230. <https://doi.org/10.1006/anbo.1997.0469>
- Ribeiro, J. F., & Walter, B. M. T. (2008). As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. Em *Cerrado: ecologia e flora* (Vol. 1, p. 151–212).
- Rodrigues, C. A., Fidelis, A., & Roxburgh, S. (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>
- Rosan, T. M., Aragão, L. E. O. C., Oliveras, I., Phillips, O. L., Malhi, Y., Gloor, E., & Wagner, F. H. (2019). Extensive 21st-Century Woody Encroachment in South America's Savanna. *Geophysical Research Letters*, 46(12), 6594–6603. <https://doi.org/10.1029/2019GL082327>
- Sano, E. E., Rosa, R., Brito, J. L. S., & Ferreira, L. G. (2010). Land cover mapping of the tropical savanna region in Brazil. *Environmental Monitoring and Assessment*, 166(1–4), 113–124. <https://doi.org/10.1007/s10661-009-0988-4>
- Schmidt, I. B., Moura, L. C., Ferreira, M. C., Eloy, L., Sampaio, A. B., Dias, P. A., & Berlinck, C. N. (2018). Fire management in the Brazilian savanna: First steps and the way forward. *Journal of Applied Ecology*, 55(5), 2094–2101. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13118>
- Simon, M. F., Grether, R., de Queiroz, L. P., Skema, C., Pennington, R. T., & Hughes, C. E. (2009). Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(48), 20359–20364. <https://doi.org/10.1073/pnas.0903410106>
- Stevens, N., Lehmann, C. E. R., Murphy, B. P., & Durigan, G. (2017). Savanna woody encroachment is widespread across three continents. *Global Change Biology*, 23(1), 235–244. <https://doi.org/10.1111/gcb.13409>
- Thompson, K., & Grime, J. P. (1979). Seasonal Variation in the Seed Banks of Herbaceous Species in Ten Contrasting Habitats. *The Journal of Ecology*, 67(3), 893. <https://doi.org/10.2307/2259220>
- Veldman, J. W., Buisson, E., Durigan, G., Fernandes, G. W., Le Stradic, S., Mahy, G., Negreiros, D., Overbeck, G. E., Veldman, R. G., Zaloumis, N. P., Putz, F. E., & Bond, W. J. (2015). Toward an old-growth concept for grasslands, savannas, and woodlands. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 13(3), 154–162. <https://doi.org/10.1890/140270>
- Veldman, J. W., Overbeck, G. E., Negreiros, D., Mahy, G., Le Stradic, S., Fernandes, G. W., Durigan, G., Buisson, E., Putz, F. E., & Bond, W. J. (2015). Where Tree Planting and Forest Expansion are Bad for Biodiversity and Ecosystem Services. *BioScience*, 65(10), 1011–1018. <https://doi.org/10.1093/biosci/biv118>

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O objetivo desta tese foi avaliar a resiliência de ecossistemas campestres e savânicos do Cerrado frente ao importante fator ecológico modelador dessas comunidades: o fogo. A partir de estudos desenvolvidos em cenários de exclusão de fogo desses sistemas é que podemos investigar o efeito das queimadas mais frequentes sobre a dinâmica e montagem da comunidade vegetal. Tendo em vista que os ecossistemas campestres e savânicos tropicais são modelados não só pela presença de fogo, bem como pelas condições ambientais – principalmente solo e precipitação – escolhemos distintas áreas de Cerrado que apresentam grandes variações nos fatores ambientais e que, principalmente, apresentassem dois históricos de queimas extremos: excluídos do fogo há pelo menos 10 anos e áreas com maior frequência de queimas e que foram recentemente queimadas.

Nesse contexto, no **Capítulo 1**, nós mostramos que a composição de espécies da comunidade vegetal em áreas de Cerrado que estavam excluídas do fogo há longos períodos é diferente daquelas que experimentaram eventos de queima com maior frequência. Além disso, as áreas que queimam com maior frequência apresentam maior riqueza de espécies e uma maior beta-diversidade. Avaliando os componentes da beta-diversidade: turnover (troca de espécies na comunidade vegetal) x nestedness (ganho ou perda de espécies na comunidade vegetal), nós observamos que o componente de nestedness é significativamente maior nas comunidades queimadas, levando a inferir que o fogo leva a um aumento de espécies nessas áreas. Evidenciando assim, o efeito positivo do fogo na comunidade que neste cenário está induzindo o rebrote de espécies que já estavam no sistema subterrâneo dessas comunidades, mas que precisavam do fogo para se estabelecerem na comunidade vegetal aérea. Quanto à estrutura da comunidade, avaliadas através da coleta de biomassa no sistema, observamos que as áreas excluídas têm tendência a um maior acúmulo de espécies arbustivas que podem ser um proxy para processo de adensamento nas comunidades campestres e savânicas do Cerrado. E que ainda, encontramos um maior acúmulo de biomassa morta nessas comunidades, que podem nos

indicar o alto risco de incêndios severos e intensos na comunidade que por sua vez podem influenciar na regeneração da comunidade, bem como na sua resiliência.

Através do **Capítulo 1**, observamos que a exclusão do fogo é um forte fator ecológico que ameaça a resiliência do ecossistema, pois a ausência do fogo leva a uma alteração na estrutura e composição da comunidade vegetal aérea, bem como a perda de biodiversidade. Assim sendo, no **Capítulo 2** buscamos avaliar os efeitos da reintrodução das queimas nesses ecossistemas savânicos tropicais que estavam há longos períodos excluídos do fogo, com diferentes frequências de queima: alta frequência (AF) e baixa frequência (BF). De maneira geral, após 2 anos das queimas, a biomassa aérea e a produtividade do sistema não foram afetados independentemente das áreas. A comunidade vegetal ainda é capaz de recuperar sua biomassa aérea total, contudo a composição da biomassa total por formas de crescimento (graminóides, herbáceas não-graminóides e arbustos) apresentam expressivas diferenças: áreas com maior frequência de fogo apresentam maior contribuição de herbáceas não-graminóides quando comparado às áreas com menor frequência de fogo. Além disso, é importante observar que no segundo ano pós-queima a biomassa de herbáceas não-graminóides cai e há um aumento no acúmulo de biomassa morta, reforçando a necessidade de novas queimas para manter a estrutura e composição da comunidade vegetal aérea.

Quanto à composição da comunidade vegetal, observamos que as áreas com alta frequência (AF) e baixa frequência (BF) já são diferentes entre si antes da queima. Em AF, as áreas queimadas e não queimadas ainda são similares entre si. Por outro lado, a área BF queimada apresenta comunidades vegetais distintas da área BF não queimada. Além disso, a reintrodução do fogo na área BF não foi suficiente para aumentar a diversidade na comunidade vegetal e torná-la mais semelhante às comunidades encontradas nas áreas AF, tanto queimadas como não queimadas. Esse padrão mostra que o tempo de exclusão do fogo na área BF ultrapassou o limite que o sistema ainda consegue se manter resiliente frente ao fogo. Nas áreas BF, provavelmente já poderemos encontrar uma substituição de espécies resistentes por aquelas

sensíveis ao fogo, principalmente devido à perda de órgãos subterrâneos e banco de gemas de espécies que precisam de eventos frequentes de queima.

Uma vez que a resiliência do ecossistema está diretamente associada à disponibilidade e recrutamento de diferentes fontes de propágulo para regeneração da comunidade vegetal após eventos de fogo, no **Capítulo 3** buscamos avaliar o efeito da reintrodução do fogo em áreas com diferentes regimes de fogo (FE1985: 35 anos de exclusão de fogo, 1 queima em 1985; FE2009: 12 anos de exclusão de fogo, 3 eventos de queima sendo a última em 2009) sobre as estratégias de regeneração recrutadas. De maneira geral, o banco de gemas é a fonte de regeneração mais importante para comunidade vegetal mesmo após 35 anos de exclusão do fogo. Apesar da diferença no regime de fogo das áreas estudadas, o banco de gemas apresentou um número de gemas/m² semelhantes entre as áreas, FE1985 e FE2009. Contudo, o número de novos ramos recrutados após a queima foi maior em FE2009. Já o banco de sementes contribui pouco para a regeneração da comunidade vegetal. O banco de sementes tem maior número de sementes/m² em FE1985, apesar disso, na área FE2009 houve maior recrutamento de plântulas após o fogo. No banco de gemas, as espécies graminóides e arbustivas representam grande porcentagem do banco de gemas de ambas as áreas. Após a reintrodução do fogo, as espécies graminóides ainda são as espécies mais dominantes com expressivo recrutamento de novos perfilho via rebrote, evidenciando a resiliência dessas espécies, independente do regime de fogo das áreas. Por outro lado, o banco de sementes é composto principalmente por graminóides e herbáceas não-graminóides em FE2009 e por arbustos e herbáceas não-graminóides em FE1985 e, após a reintrodução do fogo há um expressivo recrutamento de espécies herbáceas em ambas as áreas. O aumento de plântulas de herbácea pode estar conectado com os efeitos diretos e indiretos do fogo no estímulo de germinação da semente que já estava armazenada no banco de sementes do solo. Além disso, houve uma queda expressiva no recrutamento de arbusto via plântulas.

Frente aos resultados obtidos da regeneração da comunidade vegetal através do banco de sementes, desenvolvemos o **Capítulo 4** que buscou avaliar o efeito do fogo no recrutamento de sementes do banco de sementes. Neste capítulo avaliamos as mesmas áreas estudadas no **Capítulo 3**. De forma geral, encontramos que o fogo aumenta o recrutamento de sementes do banco de sementes em ambas as áreas. A reintrodução do fogo promoveu diferentes respostas no recrutamento do banco de sementes: as espécies arbustivas tiveram uma queda na germinação de sementes do banco de sementes nas áreas FE1985, enquanto o recrutamento de espécies arbustivas não foi afetado pelo fogo em FE2009. Esse resultado é exatamente o que vimos através do recrutamento de plântulas no **Capítulo 3**. O tempo desde o último fogo parece influenciar a composição de espécies do banco de sementes, mostrando uma mudança de sistemas mais abertos para sistemas mais fechados. Depois do fogo, mais espécies do banco de sementes foram capazes de germinar, mostrando que os efeitos diretos e indiretos do fogo estão afetando a germinação de sementes que estão armazenadas no banco de sementes.

Por fim, os resultados obtidos neste trabalho ressaltam a importância da presença do fogo em ecossistemas savânicos e campestres do Cerrado. Os resultados aqui discutidos são de alta relevância não só para a ciência, mas também para atores não acadêmicos como gestores de unidades de conservação de Cerrado e tomadores de decisão, subsidiando a implementação do Manejo Integrado de Fogo (MIF), uma vez que a reintrodução do fogo em sistemas abertos controla o acúmulo de material combustível evitando grandes incêndios que podem ser bastante prejudiciais para regeneração da comunidade vegetal. Além disso, promovem um mosaico de comunidades vegetais na paisagem do sistema, visando a manutenção e conservação desses sistemas abertos.