
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E BIODIVERSIDADE

INFLAMABILIDADE DE ESPÉCIES DO ESTRATO HERBÁCEO DO CERRADO

VAGNER AUGUSTO ZANZARINI

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia e biodiversidade .

Novembro - 2019

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E BIODIVERSIDADE

INFLAMABILIDADE DE ESPÉCIES DO ESTRATO HERBÁCEO DO CERRADO

VAGNER AUGUSTO ZANZARINI

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia e biodiversidade .

Orientadora: Profa. Dra. Alessandra Fidelis

Rio Claro – SP

Novembro - 2019

Z34i

Zanzarini, Vagner Augusto

Inflamabilidade de espécies do estrato herbáceo do Cerrado /

Vagner Augusto Zanzarini. -- Rio Claro, 2019

60 p. : tabs., fotos

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp),
Instituto de Biociências, Rio Claro

Orientadora: Alessandra Fidelis

1. Ecossistemas inflamáveis. 2. Ecologia do fogo. 3. Ecossistemas
savânicos. 4. Cerrado. I. Título.

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

Essa ficha não pode ser modificada.

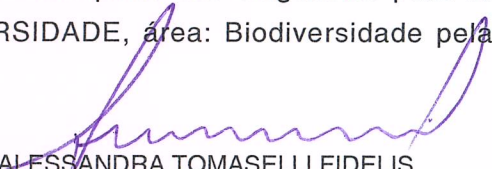
CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

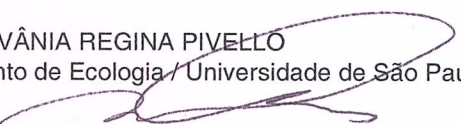
TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: INFLAMABILIDADE DOS ECOSISTEMAS SAVÂNICOS DO CERRADO

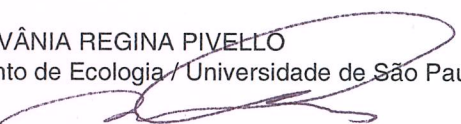
AUTOR: VÁGNER AUGUSTO ZANZARINI

ORIENTADORA: ALESSANDRA TOMASELLI FIDELIS

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Mestre em ECOLOGIA E BIODIVERSIDADE, área: Biodiversidade pela Comissão Examinadora:


Prof. Dra. ALESSANDRA TOMASELLI FIDELIS
Departamento de Botânica / UNESP - Instituto de Biociências de Rio Claro - SP


Prof. Dra. VÂNIA REGINA PIVELLO
Departamento de Ecologia / Universidade de São Paulo


Prof. Dr. VINÍCIUS DE LIMA DANTAS
Faculdade de Artes, Filosofia e Ciências Sociais / Universidade Federal de Uberlândia

Rio Claro, 29 de novembro de 2019

TÍTULO ALTERADO PARA:

INFLAMABILIDADE DE ESPÉCIES DO ESTRATO HERBÁCEO DO CERRADO

AGRADECIMENTOS

Acredito que a vida seja feita de ciclos. E como sabemos, ciclos são abertos e fechados ao longo do tempo. Durante esse tempo, aprendemos, vivenciamos, experimentamos, tropeçamos, levantamos e seguimos sempre em busca daquilo que buscamos pra nossa vida. Novamente me encontro no término de um ciclo, o qual tenho algumas considerações e agradecimentos a fazer, pois encerro aqui mais uma fase da minha construção como ser humano, tanto no âmbito profissional, como pessoal.

Inicialmente, preciso mencionar duas pessoas especiais e essenciais pra minha vida: meus pais, Edemir e Marcia. Não existem palavras que eu adicione aqui capazes de traduzir todo o sentimento de gratidão que tenho por vocês. Eu os agradeço por todo o companheirismo, amor, carinho, preocupação, compreensão, paciência e confiança que vocês, sempre como muita responsabilidade e afeto, doaram e doam para mim ao longo de toda vida. Eu chegar até aqui é muito fruto do empenho de vocês e essa conquista também é toda de vocês dois, pai e mãe. Pai, fazer churrasco de tantas plantas nesse mestrado só aconteceu por você ter me ajudado, sem indisposição alguma, a construir o equipamento que muito precisei. E mãe, obrigado por mais uma vez estar ao meu lado, me apoiar e me ajudar a construir esse momento sem nunca deixar de acreditar. Enfim, amo vocês e meu muito obrigado por tudo!

Junto a essas duas pessoas, mais uma figura se adiciona e completa a união da nossa família: minha irmã e melhor amiga: Mylena. My, você chegou em Rio Claro pra também viver um novo e desafiador ciclo quase que no mesmo momento em que eu iniciei este que se encerra. Acho que aprendemos muito juntos, compartilhando muitas vezes os mesmos anseios, outras vezes ouvindo os anseios um do outro, buscando compreender e fazer-se compreendido. E isso foi e ainda será muito possível devido ao amor, cumplicidade, confiança e muita preocupação que temos um com o outro. E é assim que nós entendemos que uma relação entre irmãos tem que ser, sempre cuidando um do outro e compartilhando momentos incríveis juntos. Muito obrigado por tudo até aqui e saiba que a minha felicidade se completa vendo que você também está feliz.

Aos meus avós deixo aqui o meu muito obrigado por todo afeto e amor ao longo da vida. Obrigado também por todos os ensinamentos e sabedoria que me passaram e me passam todos os dias.

Especialmente, quero agradecer à minha orientadora, Alessandra. Alê, muito obrigado por mais uma vez ter aceitado me orientar e fazer parte da minha construção como cientista. Sua dedicação e competência com o que faz são inspirações que sempre quero me recordar e levar pra vida. Agradeço por depositar em mim confiança e muita paciência durante esses anos todos, além de muito me ajudar nos trabalhos de campo, sempre entusiasmando e disposta a ensinar, desde a minha graduação até a conclusão desse projeto, o qual no início nós dois aceitamos fazê-lo e, hoje ele se conclui com resultados importantes para a ciência e pra conservação do nosso Cerrado. Muito obrigado por todo companheirismo, profissionalismo e amizade nesses anos!

Agradeço também por fazer parte do LEVeg, melhor laboratório de pesquisa que esse mundo acadêmico já viu! Em geral, um agradecimento a todos que por aqui passaram e, de certa forma, contribuíram para minha formação e para a formação desse nosso grupo. Especialmente, Helô, Cassy e Gabi: Companheiras de tantas idas ao Tombador, levantamentos, queimas controladas (as vezes, acidentalmente, não tão controladas) e, claro, cachoeiras! Obrigado por estarem comigo desde o começo da coleta de dados, me ajudando a tomar decisões e a coletar e queimar muitas plantas até altas horas na reserva, com nossa carinhosamente apelidada “chuchu-pantera”. Em segundo, e não menos importante, agradeço a todos que também estiveram presentes em alguns desses trabalhos de campo no Tombador e que estão sempre presente no dia-a-dia em Rio Claro. Mari, Jubs, Giovângela, Cuik, Marco, Núbia, Soizig e Daniel: Gente, vocês são sensacionais, saibam disso! Sempre digo que nós todos tivemos muita sorte em nos encontrar nessa vida acadêmica louca e poder compartilhar nossas experiências ao longo desses anos. A amizade de todos vocês quero muito levar pra vida! Obrigado por todo apoio, ajuda em campo/lab, viagens cansativas de campo, que em todas as vezes se tornaram mais leves, graças a presença de vocês. Enfim, obrigado a todos vocês por tudo até aqui!

Agora, gostaria muito de mencionar a presença de mais amigos especiais ao longo desse ciclo. Primeiramente, meus amigos dos tempos de graduação que pra vida toda vão seguir no meu coração: Chico, Maori, Lilo, Rafa, Luiza, Briza, Matias, Luan e Caxis, a amizade construída por nós ao longo desses anos é forte! Mesmo com a distância (geográfica) de muitos, seguimos sempre cuidando um do outro, tentando de alguma forma se encontrar, nem que seja pra um almoço ou um fim de semana em RC. Espero que isso permaneça entre nós e que quando nossos encontros forem possíveis, que sejam de muitas boas experiências! Além desse povo todo aí, existem dois seres que surgiram no meio dessa época, que decidiram ficar pra sempre juntos a mim: Emi e Camila, minhas grandes amigas, que por mais distantes que estamos um do outro, acho que nem um dia sequer ficamos sem nos falar, saber como o outro está, saber se deu tudo certo no trabalho, enfim, carinho e preocupação de quem realmente ama. Amizade sem medo de defender o outro e de sempre estar ao lado, mesmo quando a decisão que está sendo tomada não é a melhor. Muito obrigado por cruzarem a minha vida! Por fim e não menos importante: Victor, obrigado por toda vez que a gente conversa me fazer rir, enxergar a vida de maneira mais leve, assim como você enxerga. Seguimos juntos sempre!

Gostaria também de deixar um agradecimento ao meu supervisor durante meu período na Austrália: Alan, thank you so much for welcome in Darwin and help me during the flammability experiments, besides teach me so much about ecology of savannas. And also thank you to Maryanne, for welcome in Darwin and make me always feel at home. Aproveitando, agradeço pelos amigos que Darwin me deu durante esse curto tempo: Raquel e Diego, valeu por todas experiências compartilhadas em nossa, carinhosamente chamada Roça! Obrigado pela companhia nesse tempo.

Enfim, além de todos esses, muitas outras pessoas passaram por todo esse tempo e a cada um, meu muito obrigado! Um agradecimento também em especial a equipe da Reserva Natural Serra do Tombador (Whatson, Rosileide, Anderson, Silvânio, Rogério, Gilson e Adenilton), que sempre nos receberam e nos ajudaram nos trabalhos de campo na reserva. Agradeço também à Brigada Cerrado Vivo, comandada pelo Seu Juraci Maia, que está sempre a frente, sem medir esforços, para proteger o nosso Cerrado. Obrigado também Maurício por todas viagens e boas conversas. E também a equipe da Estação Ecológica e Experimental de Itirapina, por todo apoio logístico.

Agradecimentos também as agências financiadoras desse projeto: à Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo, pelo financiamento dos projetos FAPESP (2017/09914-6), FAPESP (2015/06743-0), FAPESP BEPE (2018/08101-4). E também ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e Biodiversidade da Universidade Estadual Paulista (Unesp), campus Rio Claro.

Muito obrigado a todos pelas experiências compartilhadas nesse ciclo, que agora se finaliza, mas que abriu muitas portas e oportunidades para seguirmos trilhando a vida!

RESUMO GERAL

Sistemas savânicos são compostos por espécies herbáceas, principalmente gramíneas C4, as quais se expandiram há milhões de anos atrás, alterando a ocorrência de fogo nas regiões sub e tropicas do globo terrestre. Assim sendo, em sistemas como o Cerrado, onde o fogo está presente há pelo menos 4 milhões de anos, as espécies selecionadas por este fator possuem atributos inflamáveis que contribuem para a propagação das chamas. A essa capacidade que diversas espécies possuem de entrarem em combustão e serem consumidas, chamamos de inflamabilidade, sendo um componente essencial dos sistemas inflamáveis, contribuindo para o regime de fogo do ambiente, a partir de fatores ambientais, como a sazonalidade, e composição de espécies. Sendo assim, este trabalho teve como objetivo compreender a inflamabilidade das espécies herbáceas de ambientes savânicos do Cerrado, bem como entender quais são os grupos e os atributos vegetais que mais influenciam a inflamabilidade do sistema de acordo com a sazonalidade do ambiente. Diferentes espécies de herbáceas, arbustos e gramíneas foram coletadas em áreas de campo sujo do Cerrado durante a estação chuvosa e ao longo da estação seca (começo, meio e fim). Medições dos atributos de inflamabilidade (temperatura máxima, taxa de queima e biomassa consumida) e morfofisiológicos (biomassa morta, teor de umidade e área específica foliar) dessas espécies foram realizadas durante tais épocas, afim de compreender se existia variações na inflamabilidade. Além disso, 21 espécies de gramíneas também foram coletadas no meio da estação seca em duas regiões de Cerrado campo sujo diferentes, onde os atributos citados acima também foram mensurados. Com isso, avaliamos a variabilidade na inflamabilidade entre as diversas espécies de gramíneas, além de compreender qual atributo vegetal estaria mais relacionado com o aumento da inflamabilidade. Assim sendo, concluímos que as gramíneas são as espécies que estão influenciando significativamente a inflamabilidade das vegetações savânicas, principalmente durante o meio da estação seca, pois é quando esse grupo encontrou-se mais inflamável. Por otro lado, os arbustos e as herbáceas se mostraram com baixa inflamabilidade, independente da época do ano. As gramíneas apresentaram tais variações entre as estações devido as mudanças na quantidade de biomassa morta e no teor de umidade, os quais foram considerados os principais influenciadores da inflamabilidade. Por fim, também foi possível observar que nem todas as espécies de gramíneas possuem a mesma inflamabilidade, havendo espécies menos e mais inflamáveis no sistema, contribuindo para a propagação heterogênea do fogo. Além disso, constatamos que a quantidade de biomassa morta foi o atributo vegetal que contribuiu para o aumento da inflamabilidade das espécies. Portanto, diante de tais resultados, concluímos que a presença das gramíneas compondo o estrato herbáceos dos sistemas savânicos, como o Cerrado, torna-se imprescindível para manter a inflamabilidade do sistema, bem como o regime de fogo, além de manter as características ambientais e estruturais das

fisionomias abertas, fazendo com que espécies como arbustos e herbáceas sejam também consumidas pelo fogo e, conseqüentemente, persistam na comunidade.

Palavras-chave: ecossistemas savânicos, Cerrado, ecologia do fogo, ecossistemas inflamáveis.

ABSTRACT

Savanna ecosystems are essentially covered by herbaceous species, mostly C4 grasses, which have a huge expansion million years ago, altering the fire occurrence in the sub and tropical regions of the world. Therefore, fire-prone ecosystems as the Cerrado, have fire present about 4 million years ago, which selected species with flammable traits enhancing the flames propagation. That capacity that several species possess to be consumed and spread the fire is called flammability, which is an essential component of flammable systems, contributing to fire regime, together with environmental factors, as seasonality and species composition. Thus, this study had the main aim understand the flammability of herbaceous species of the Cerrado open savannas physiognomies, besides understand which are the species groups and traits that most influence the system flammability, according to seasonality. Different species of forbs, shrubs and graminoids were collected in areas of Cerrado campo-sujo during the wet season and over the dry season (early, mid and late-dry). Flammability (maximum temperatures, burning rate and burnt biomass) and morphophysiological traits (dead biomass, moisture content and specific leaf area) measurements were taken across seasons, to understand the flammability changes. Moreover, 21 grass species were also collected in the middle of the dry season in two different regions of Cerrado campo-sujo, where the same traits were measured, to evaluate the variability of flammability among grass species, besides understand which is the plant trait that most increase the flammability. We conclude that grasses significantly influence the open savannas flammability, especially in the middle of the dry season, when the group reached the highest flammability, while forbs and shrubs have low flammability in all seasons. Grasses showed this variability across seasons due to changes in the quantity of dead biomass and moisture content, which were considered strongly flammability influencers. Finally, we observed that grasses did not burn at the same way, having species less flammable than others in the system. Indeed, we concluded that the dead biomass percentage was the most increased flammability. In conclusion, the grass presence is indispensable in the open savanna systems, as the Cerrado, besides affect the fire regime, maintaining the open physiognomies characteristics, making that forbs and shrubs species burn and persist in the community.

Key-words: savanna ecosystems, Cerrado, fire ecology, fire-prone ecosystems.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	8
Delineamento experimental	12
Estrutura da dissertação	17
Referências bibliográficas	18
Flammability influencers of open savannas in the Cerrado	24
Abstract	24
Introduction	25
Material and Methods	27
Results	29
Discussion	33
References	35
Supplementary Information	40
Grass traits variability influences flammability in open savannas in the Cerrado	42
Abstract	42
Introduction	43
Material and Methods	44
Results	46
Discussion	50
References	52
Supplementary Information	55
CONSIDERAÇÕES FINAIS	57
Referências bibliográficas	59

INTRODUÇÃO GERAL

A presença do fogo no ambiente terrestre é muito antiga e sua ocorrência se dá a partir da combinação de três componentes: oxigênio, material combustível e a presença de uma fonte de ignição (Cochrane, 2009; Fig. 1). Sendo assim, durante o Siluriano (420 milhões de anos atrás), a combinação desses parâmetros tornou-se possível a partir de mudanças causadas no ambiente que permitiram a esses componentes se intregarem e promoverem a combustão (Scott and Glasspool, 2006). Nessa época, mudanças nas concentrações de oxigênio, juntamente com o surgimento dos primeiros grupos de plantas terrestres, além das alterações climáticas, foram os principais fatores que contribuíram para a ocorrência do fogo (Scott and Glasspool, 2006), que desde então passou a atuar significativamente na distribuição dos ecossistemas globais (Bond, 2005; Cochrane, 2009).

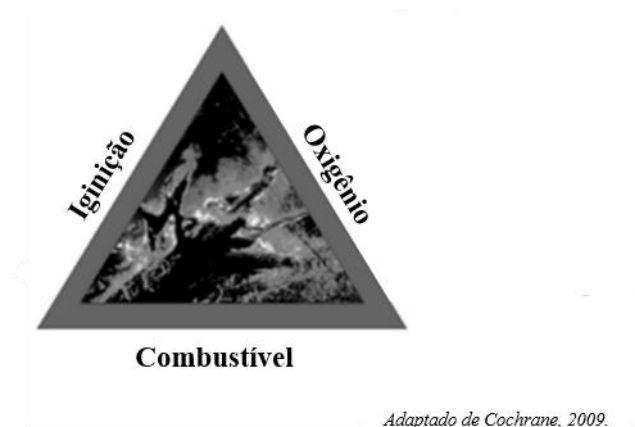


Figura 1: Triângulo dos componentes físicos do fogo, proposto por Cochrane, 2009.

Várias alterações ambientais ao longo do período geológico influenciaram a ocorrência do fogo em diversas áreas da Terra, alterando sua frequência e intensidade (Scott et al., 2014; Scott and Glasspool, 2006). Durante o final do Mioceno (7 a 3 milhões de anos atrás), a expansão dos campos dominados por plantas C₄, que substituíram muitas áreas com espécies C₃ nas regiões tropicais e subtropicais (Cerling et al., 1997), foi fundamental para uma alteração no regime de fogo da época e, consequentemente, mudanças nas características ambientais dessas áreas (Keeley and Rundel, 2005; Pausas and Keeley, 2009), contribuindo para a formação dos ambientes savânicos e campestres que ocorrem nessas regiões atualmente (Edwards et al., 2010; Scott et al., 2014). Assim sendo, as vegetações savânicas são classificadas como ambientes dependentes do fogo ou *fire-prone ecosystems* (Pausas and Keeley, 2009) e as principais áreas desse tipo de vegetação são encontradas nas regiões tropicais (Parr et al., 2014).

Devido a isso, o fogo é considerado um distúrbio natural fundamental para a manutenção de sistemas como os ambientes savânicos e campestres, agindo sobre os processos ecossistêmicos, bem como na evolução e diversificação das espécies vegetais (Bond and Van Wilgen, 1996; Cochrane, 2009; Whelan, 1995), inclusive selecionando espécies com atributos para tolerar, resistir e promover queimadas (Keeley et al., 2011). Com isso, esses diferentes atributos das espécies associados às características ambientais, influenciam as características de como o fogo se comporta no ambiente (Bond and Van Wilgen, 1996), afetando sua intensidade, temperatura e propagação, além do tipo de fogo, bem como a época e frequência em que ocorre, compondo o regime de fogo do ecossistema (Whelan, 1995). A presença das gramíneas no ambiente, por exemplo, contribui significativamente para o regime de fogo, pois possuem atributos que influenciam a inflamabilidade, por exercerem uma pressão no estabelecimento de espécies lenhosas, mantendo junto com os demais fatores estruturais da comunidade, a fisionomia do ambiente, tornando-o mais inflamável (Bond and Van Wilgen, 1996; Scott et al., 2014).

A inflamabilidade trata-se da capacidade que determinada espécie vegetal possui de entrar em combustão, mediante uma fonte de ignição presente no sistema e ser consumida pelo fogo (Bond and Van Wilgen, 1996; Mutch, 1970; Pausas et al., 2017). É um componente dos ambientes inflamáveis influenciado significativamente por diversas propriedades das plantas, podendo variar entre os diferentes grupos e espécies, além de ser influenciada e influenciar o regime de fogo (Bond and Van Wilgen, 1996; Pausas et al., 2017, 2012; Schwilk, 2015). Afim de facilitar o entendimento e a quantificação da inflamabilidade, devemos levar em conta a compreensão de três variáveis: *ignitabilidade* – facilidade da planta entrar em ignição; *combustibilidade* – intensidade da combustão, e *sustentabilidade* – tempo que a chama é sustentada (Anderson, 1970). Cada uma dessas variáveis está relacionada com atributos que podem ser mensurados em diversas escalas da planta, desde pequenos fragmentos até o indivíduo como um todo, dependendo do objetivo do estudo (Gill and Zylstra, 2005).

De modo geral, os atributos relacionados a quantidade e qualidade do material vegetal, são os que mais influenciam a inflamabilidade do sistema (Pausas et al., 2017; Simpson et al., 2016). Quanto maior a porcentagem de biomassa seca acumulada, maior a chance da planta entrar em ignição e ser consumida pelo fogo (Bond and Keane, 2017; Scott et al., 2014). Associado à proporção de biomassa viva e morta encontra-se o teor de umidade das plantas, que pode variar de acordo com as estratégias de absorção de água das plantas ao longo das estações do ano (Pausas et al., 2017). Além disso, a arquitetura da planta também se relaciona

com sua inflamabilidade, pois plantas com sistemas mais aerados permitem uma melhor circulação de oxigênio, elemento essencial para a propagação das chamas (Cochrane, 2009; Schwilk, 2003, 2015; Wragg et al., 2018).

As características químicas e fisiológicas foliares das plantas também são atributos que influenciam a inflamabilidade em diversos aspectos (Bowman et al., 2014; Mutch, 1970; Pausas et al., 2016, 2012). Espécies que possuem grandes quantidades de celulose presente nas folhas, juntamente com a presença de compostos secundários, como óleos e resinas se tornam mais inflamáveis na comunidade (Bond and Van Wilgen, 1996; Bowman et al., 2014; Pausas et al., 2016). O tamanho e forma das folhas também se relaciona com os níveis de inflamabilidade das plantas, pois espécies com com folhas longas e finas, além de maior área específica foliar podem facilitar no tempo de ignição (Bowman et al., 2014; Gill and Moore, 1996).

Diante disso, os diversos atributos das espécies vegetais coincidem com sua forma de crescimento, bem como na sua estratégia de estabelecimento e persistência no ambiente em que se encontram (Lavorel and Garnier, 2002). Algumas espécies de coníferas apresentam alta inflamabilidade devido aos compostos químicos presentes nas folhas, bem como na sua capacidade de reter ramos mortos à planta, promovendo o fogo (Pausas et al., 2017; Schwilk, 2003). Por outro lado, as espécies lenhosas encontradas nos ambientes savânicos tendem a serem menos inflamáveis, possuindo folhas coriáceas e troncos lignificados (Bowman et al., 2014; Coutinho, 1982), ao contrário das espécies herbáceas, como as gramíneas que possuem a biomassa mais fina e suficientemente acumulada para a propagação das chamas (Simpson et al., 2016). Além disso, espécies lenhosas e arbustivas possuem sistemas radiculares mais profundos, conseguindo uma melhor captação de água, enquanto que as gramíneas por possuírem raízes mais superficiais, acabam convertendo parte da sua biomassa em material morto e, consequentemente, perdendo umidade ao longo do período seco (Castro and Kauffman, 1998; Oliveira et al., 2005).

É conhecido que os diversos atributos que promovem a inflamabilidade estão também relacionados com diversas estratégias de competição e estabelecimento das espécies presentes na comunidade vegetal, não estando apenas relacionados com a capacidade dos ambientes serem queimados (Bond and Keane, 2017; Bond and Van Wilgen, 1996; Mutch, 1970; Pausas et al., 2017). Isso se comprova devido a inflamabilidade influenciar no *fitness* de diversas espécies (Bond and Midgley, 1995; Pausas et al., 2017). É sugerido que as espécies *fast-flammable* tendem a se beneficiar e

aumentar seu *fitness*, pois a rápida propagação das chamas faz com que o material seja consumido, mas não prejudique os sistemas radiculares e meristemáticos da planta, garantindo sua sobrevivência (Gagnon et al., 2010). Existem ainda espécies que, por serem mais inflamáveis, acabam evitando que sejam substituídas por outras espécies no sistema, sendo assim uma estratégia de persistência no ambiente (Bond and Van Wilgen, 1996).

Estratégias de competição também podem ser observadas devido a variação na inflamabilidade entre os indivíduos da comunidade (Bond and Van Wilgen, 1996). Bond et al., (2005) demonstram que podem existir indivíduos com estratégia de causar a morte de seus vizinhos, abrindo mais espaço para a recolonização pós-fogo (Bond and Midgley, 1995). Esses indivíduos podem queimar em temperaturas que são letais às plantas ao seu redor e, por possuírem uma rápida recolonização pós distúrbio, conseguem ocupar o espaço que foi aberto devido a mortalidade de seus vizinhos, reduzindo então a competição pós-fogo (Bond and Midgley, 1995). Portanto, pode-se dizer que a evolução dos atributos que conferem inflamabilidade às plantas também conferem benefícios para a permanência da espécie nas comunidades inflamáveis, devido ao aumento do seu *fitness* (Bond and Midgley, 1995).

Diversos são os ambientes inflamáveis distribuídos no globo, dentre eles as savanas tropicais, como já mencionado (Bond and Keeley, 2005). Localizadas no norte da Austrália, em alguns países da África e na América do Sul, em sua maioria no Brasil (Cerrado), as savanas tropicais são consideradas as áreas com maior ocorrência de fogo (Parr et al., 2014; Scholes and Archer, 1997). Esses sistemas ocupam uma área total de 20% do globo, além de serem responsáveis por 30% da produtividade primária bruta, desempenhando um importante papel nos ciclos biogeoquímicos globais (Parr and Lehmann, 2016; Parr et al., 2014; Scholes and Archer, 1997). Além disso, essas vegetações possuem uma alta biodiversidade de fauna e flora, que interagem entre si e contribuem para a manutenção dos processos ecológicos (Parr et al., 2014). Juntamente com o fogo, fatores ambientais como solo e topografia e fatores climáticos como a sazonalidade são essenciais para a formação dos ambientes savânicos (Coutinho, 1982; Furley, 1999; Lehmann et al., 2014; Scott et al., 2014). O solo contribui na distribuição das diversas fisionomias que podem ser encontradas, influenciando a capacidade hídrica e disponibilidade de recursos ao longo do ano (Booyesen and Tainton, 1984; Coutinho, 1982; Simon et al., 2009). A sazonalidade, por exemplo, encontra-se altamente relacionada com a ocorrência do fogo, devido ao regime de pluviosidade que implica na

produção de material vegetal durante a estação chuvosa, que mais tarde irá constituir o material combustível da estação seca, que será consumido pelo fogo em diferentes proporções desde o começo até o final do período sem chuvas (Archibald et al., 2013; Bond and Keeley, 2005; Coutinho, 1982).

Assim sendo, o Cerrado é considerado a savana com maior diversidade de espécies vegetais, havendo em torno de 12 mil registradas (Ranzato Filardi et al., 2018), e muitas delas com alto grau de endemismo, sendo esses alguns dos fatores que o faz ser considerado um *hotspot* de biodiversidade (Myers et al., 2000). O Cerrado ocupava uma área de mais de 2 milhões km², que vem sendo drasticamente convertida em áreas cultiváveis ao longo dos anos (Klink and Machado, 2005). É uma vegetação composta por um gradiente de fisionomias campestres, savânicas e florestais (Coutinho, 1982), sendo as características que distinguem cada uma dessas fitofisionomias baseadas na porcentagem de cobertura das espécies herbáceas, na qual o campo limpo representa a maior porcentagem de cobertura do estrato herbáceo e o cerradão representa a menor cobertura, devido a presença de um dossel lenhoso (Coutinho, 1982).

No Cerrado, presença do fogo é recordada há pelo menos 4 milhões de anos atrás e desde então esse fator ecológico atua sobre a montagem das comunidades vegetais (Coutinho, 1982; Simon et al., 2009). Além disso, fisionomias savânicas como, o *campo sujo*, podem ter até 80% da sua cobertura composta por espécies graminóides, compondo o estrato herbáceo contínuo, que também é composto por espécies de herbáceas e arbustos esparsos (Coutinho, 1982). As gramíneas compõem a maior parte do material combustível nessas áreas, que possuem uma eficiência de combustão maior que 90%, contribuindo para o consumo dos demais grupos de planta, contribuindo para a inflamabilidade do sistema (Rissi et al., 2017; Rodrigues et al., in prep.). Sendo assim, este estudo foi desenvolvido com o objetivo principal de avaliar a inflamabilidade das espécies e formas de crescimento que compõem o estrato herbáceo das fisionomias abertas do Cerrado, bem como quais são os atributos que influenciam no aumento ou não da inflamabilidade do sistema. Finalmente, tem-se como objetivo avaliar se a sazonalidade está influenciando a inflamabilidade das espécies, e consequentemente, do sistema.

DELINEAMENTO EXPERIMENTAL

Este estudo foi desenvolvido em duas unidades de conservação: A Reserva Natural Serra do Tombador (RNST, 47° 45–51'W e 13° 35–38'S, Cavalcante, Goiás; Fig.

2) e a Estação Ecológica de Itirapina (EEI, 47° 51'–48° 00' W e 22°11'–22° 15' S, Itirapina, São Paulo; Fig. 2.

A RNST, encontra-se na região central do país, conhecida por ser a maior reserva particular do patrimônio natural de cerrado. Possui uma área aproximada de 8900 ha., altitude entre 560 – 1118 m acima do nível do mar e precipitação entre 1500 – 1750 mm (Antonelli-Filho, 2011). A EEI, está situada na região Sudeste do país, entre os municípios de Itirapina e Brotas, sendo uma das poucas reservas de áreas abertas de Cerrado encontradas no estado de São Paulo. Sua área é de 2300 ha, com altitute entre 710 – 830 m acima do nível do mar e precipitação média de 1459 mm (Zanchetta et al., 2006).

Em ambas as áreas, as espécies foram amostradas em fisionomias de campo-sujo, conhecidas por possuírem um estrato herbáceo contínuo, com riqueza e abundância de espécies de gramíneas, além de espécies de arbustos, herbáceas e árvores, esta última com distribuição mais esparsas (Coutinho, 1982). Na RNST, as espécies foram coletadas em áreas com ausência de fogo de três anos. Por outro lado, na EEI, as espécies coletadas encontravam-se em áreas com exlcusão do fogo há mais de dez anos.

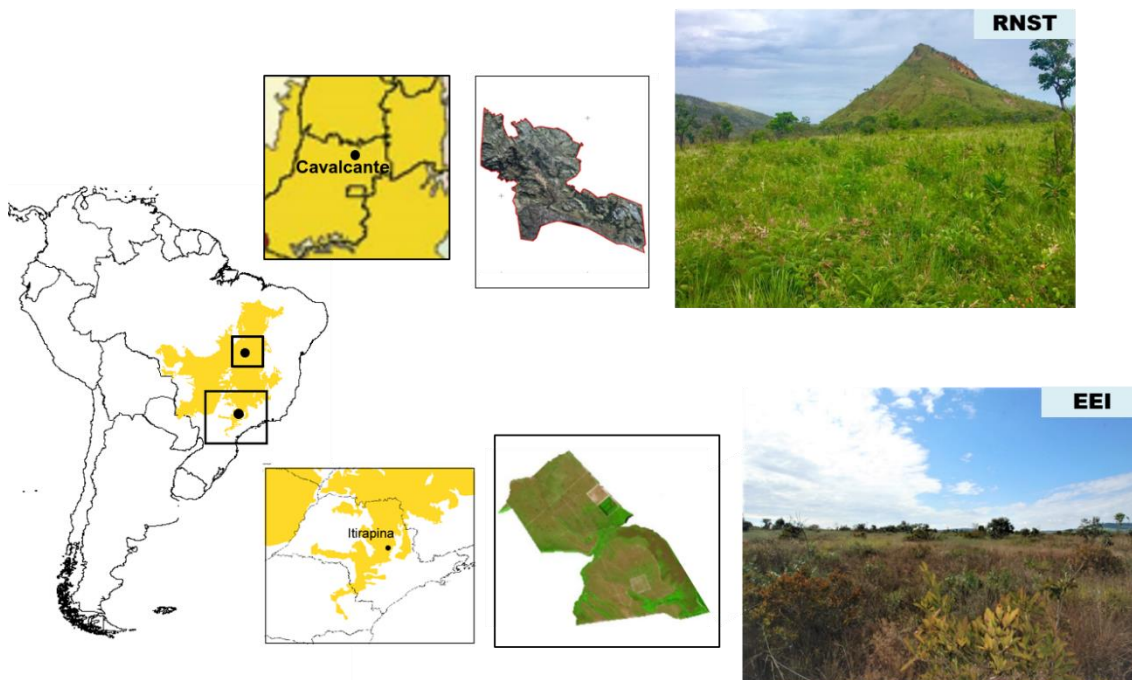


Figura 2: Localização da RPPN Reserva Natural Serra do Tombador (RNST), Cavalcante-GO e Estação Ecológica de Itirapina (EEI), SP. Adaptado de Gorgone-Barbosa e Chiari.

Para ambos os capítulos, nós coletamos e mensuramos dez indivíduos para cada espécie, onde separamos cinco indivíduos para a medição dos atributos de *inflamabilidade* e cinco para medir os atributos *morfofisiológicos* das plantas.

Tabela 1: Lista das espécies coletadas para as medições dos atributos de inflamabilidade e atributos vegetais em cada uma das unidades de conservação. **RNST:** Reserva Natural Serra do Tombador, Cavalcante-GO; **EEI:** Estação Ecológica de Itirapina-SP.

Local	Grupo funcional	Família	Espécie
RNST	Gramínea	Poaceae	<i>Anthraenantia lanata</i> (Kunth) Benth.
RNST	Gramínea	Poaceae	<i>Aristida longifolia</i>
RNST	Gramínea	Poaceae	<i>Aristida setifolia</i> Kunth.
RNST	Gramínea	Poaceae	<i>Axonopus aureus</i> P. Beauv
RNST	Gramínea	Poaceae	<i>Axonopus pressus</i> (Steud.) Parodi
RNST	Gramínea	Poaceae	<i>Echinolaena inflexa</i> (Poir.) Chase.
RNST	Gramínea	Poaceae	<i>Elionurus muticus</i> (Spreng) Kuntze.
RNST	Gramínea	Poaceae	<i>Mesosetum ferrugineum</i> (Trin.) Chase.
RNST	Gramínea	Poaceae	<i>Mesosetum loliiforme</i> (Hochst.) Chase.
RNST	Gramínea	Poaceae	<i>Oncorachis ramosa</i> (Zuloaga & Soderstr.) Morrone & Zuloaga.
RNST	Gramínea	Poaceae	<i>Paspalum pectinatum</i> Nees ex Trin.
RNST	Gramínea	Poaceae	<i>Paspalum</i> sp.
RNST	Gramínea	Poaceae	<i>Trachypogon spicatus</i> (L. f.) Kuntze
RNST	Gramínea	Poaceae	<i>Trichanthecium cyanescens</i> (Nees ex Trin.) Zuloaga & Morrone.
RNST	Gramínea	Poaceae	<i>Arthropogon villosus</i> Nees
RNST	Gramínea	Poaceae	<i>Schizachyrium</i> sp.
EEI	Gramínea	Poaceae	<i>Andropogon bicornis</i> L.
EEI	Gramínea	Poaceae	<i>Andropogon lateralis</i> Nees.
EEI	Gramínea	Poaceae	<i>Gymnopogon foliosus</i> (Willd.) Nees
EEI	Gramínea	Poaceae	<i>Loudetiopsis chrysothrix</i> (Nees) Conert
EEI	Gramínea	Poaceae	<i>Sporobolus aeneus</i> (Trin.) Kunth
EEI	Gramínea	Poaceae	<i>Tristachya leiostachya</i> Nees
RNST	Herbácea	Bignoniaceae	<i>Anemopaegma arvense</i> (Vell.) Stellfeld ex De Souza
RNST	Herbácea	Euphorbiaceae	<i>Euphorbia potentilloides</i> Boiss.
RNST	Herbácea	Lamiaceae	<i>Hyptis remota</i> Pohl ex Benth.
RNST	Herbácea	Asteraceae	<i>Ichthyothere hirsuta</i> Gardner
RNST	Herbácea	Convolvulaceae	<i>Ipomoea fiebrigii</i> O'Donnell
RNST	Arbusto	Moraceae	<i>Brosimum gaudichaudii</i> Trécul
RNST	Arbusto	Fabaceae	<i>Chamaecrista claussenii</i> (Benth.) H.S.Irwin & Barneby
RNST	Arbusto	Fabaceae	<i>Chamaecrista ochrosperma</i> (H.S.Irwin & Barneby) H.S.Irwin
RNST	Arbusto	Lamiaceae	<i>Medusantha mollissima</i> (Benth.) Harley & J.F.B.Pastore
RNST	Arbusto	Acanthaceae	<i>Ruellia nitens</i> Lindau

Os atributos de inflamabilidade foram medidos utilizando um equipamento construído com base no protocolo de Jaureguiberry et al. 2011 (Fig. 3), onde cada indivíduo foi queimado individualmente. Este equipamento consiste em um barril de

85x60, cortado ao meio longitudinalmente. No interior do barril, instalamos um conjunto com três queimadores paralelos, localizados a 15 cm do fundo. Também adaptamos uma grelha cobrindo todo interior do barril com aproximadamente 30 cm de distância dos queimadores. Entre a grelha e os queimadores, existe um maçarico que representa nossa fonte de ignição, controlado por uma valvula de gás. Acima da grelha acomodamos um sensor Termopar do Tipo K associado a um data logger para medir a temperatura durante a queima. No fundo do barril três aberturas com aproximadamente 8 cm de diâmetro foram cortadas para garantir a circulação de ar. E por fim, toda estrutura foi montada sobre um conjunto de barras de metal desmontável com 1 m de comprimento. Os queimadores e o maçarico estão acoplados a um botijão de gás com uma válvula de segurança.



Figura 3: A) Visão geral do equipamento para medição dos atributos de inflamabilidade baseado em *Jaureguiberry et al. 2011*. O equipamento consiste de um barril com dimensões aproximadas de 85 x 60 cm, cortado ao meio e posicionado horizontalmente sobre quatro pernas de metal. As amostras são arranjadas na grelha de forma horizontal para serem aquecidas, através dos queimadores inseridos no fundo do barril. **B)** Equipamento em funcionamento.

As queimas foram sempre realizadas no final da tarde sem a presença do vento, evitando qualquer interferência do tipo nos experimentos. De início, os queimadores foram ligados e mantidos durante todo procedimento numa temperatura aproximada de 120 °C. Cada indivíduo foi colocado na grelha separadamente no sentido horizontal e sempre com o ápice próximo do maçarico, e deixado por dois minutos em pré-aquecimento, fazendo com que a amostra perca sua umidade e esteja apta a queimar. Essas decisões em relação ao posicionamento da planta foram tomadas com bases em observações em relação ao sentido do fogo em campo e também com base nos protocolos

seguidos de Jaureguiberry et al. (2011). Por fim, após os dois minutos, o maçarico foi ligado dez segundos antes de atear fogo na amostra. As medições de inflamabilidade se iniciaram assim que a planta entrou em ignição e o maçarico foi desligado.

Assim sendo, durante o procedimento de queima os seguintes atributos foram mensurados:

- **Temperatura máxima (MT):** A maior temperatura atingida durante a queima do indivíduo, tomada em graus Celsius (°C).
- **Tempo de queima (BT):** O tempo de duração da queima foi feito em segundos. A contagem do tempo se iniciou assim que o maçarico foi desligado e terminou quando não havia mais chama acesa no materail.
- **Comprimento da porção queimada (BL):** Quantos centímetros (cm) da planta foi consumido pelo fogo.
- **Taxa de queima (BR):** Este parâmetro foi obtido dividindo BL/BT.
- **Porcentagem de biomassa consumida (BB):** Estimativa visual em porcentagem (%) da quantidade de material consumido.

Com base nesses parâmetros foi possível calcular um valor de inflamabilidade para cada indivíduo. Para isso, os valores obtidos para cada um dos atributos (MT, BR e BB) foram convertidos em valores proporcionais numa escala de zero a um, onde cada valor foi dividido pelo maior valor encontrado para o conjunto de espécies estudadas (Jaureguiberry et al., 2011). Por exemplo, se o maior valor encontrado para MT foi 600, dividimos os valores de cada uma das amostras por 600. Feito a transformação, nós somamos o valor de MT + BR + BB de cada indivíduo, obtendo a sua inflamabilidade, que varia de (0) pouco inflamável a (3) muito inflamável. Em casos onde os indivíduos não entraram em ignição, atribuímos zero para cada medição.

Os atributos morfológicos mensurados na planta foram obtidos com base nos protocolos de Pérez-Harguindeguy et al. (2013, Fig. 4). Para o primeiro capítulo, foi obtido em campo a porcentagem visual da biomassa morta (%), o peso fresco (%) e a área foliar (cm², utilizando o equipamento Li-cor 3000 portátil). Logo após as medições, o material foi acondicionado em sacos plásticos. Em laboratório, cada indivíduo foi secado em estufa com temperatura constante de 80 °C por 48 horas e em seguida foi obtido o peso seco (g) para obter o teor de umidade (%). As folhas utilizadas para as medições de área foliar também foram secadas em estufa e posteriormente pesadas, para a obtenção da área específica foliar (cm².g⁻¹). Em relação ao segundo capítulo, as mesmas medidas de teor de umidade e área específica foliar foram realizadas, porém também realizamos a

separação da biomassa viva e morta em laboratório que foram secadas e pesadas, afim de sabermos a razão da biomassa (%), dividindo a biomassa viva pela morta. Para maiores detalhes sobre a metodologia, acessar cada um dos capítulos.

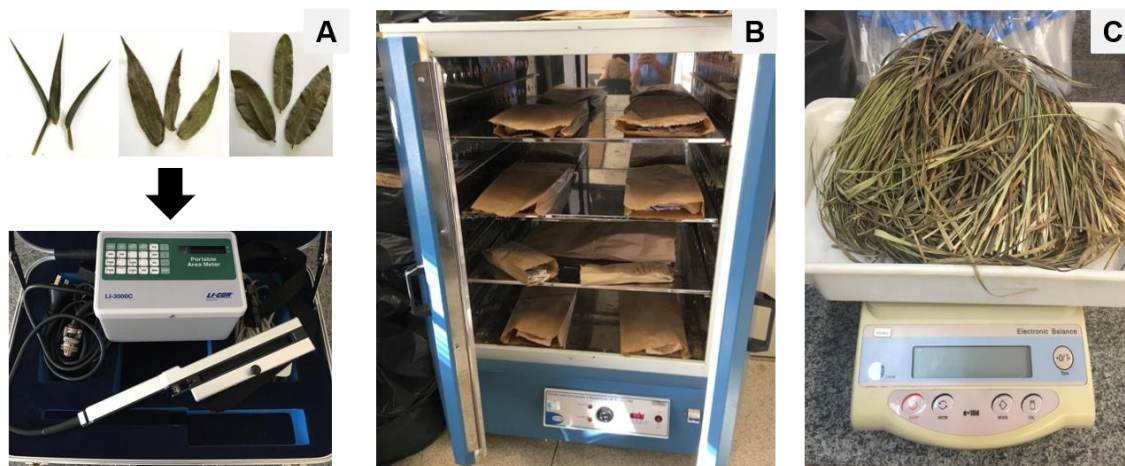


Figura 4: **A)** Medição de área foliar utilizando o equipamento Li-cor 3000. **B)** Processo de secagem das amostras em laboratório. **C)** Pesagem dos indivíduos após o processo de secagem.

ESTRUTURA DA DISSERTAÇÃO

Afim de detalhar o objetivo geral do trabalho, estruturamos essa dissertação em dois capítulos, que estão redigidos em língua inglesa e em forma de manuscritos para publicação em revistas científicas.

O **primeiro capítulo** trata-se sobre as diferenças na inflamabilidade entre as três formas de crescimento que compõem o estrato herbáceo de áreas de *campo sujo* do Cerrado (gramíneas, herbáceas e arbustos). Uma análise dos atributos de inflamabilidade e morfofisiológicos das espécies foi realizada, além de observar se existe também uma variação quanto a sazonalidade do ambiente, fazendo observações durante a estação chuvosa e no começo, meio e fim da estação seca. Nossa hipótese é de que as gramíneas sejam o grupo com maior inflamabilidade, apresentando uma variação ao longo das estações, devido às mudanças na quantidade e condições do material combustível, como umidade e porcentagem de biomassa morta. Este capítulo será enviado para *Journal of Ecology*.

Sabendo que as gramíneas são o grupo com maior cobertura nessas áreas abertas do Cerrado, propusemos um **segundo capítulo** com o objetivo de avaliar a inflamabilidade entre diferentes espécies de gramíneas durante a estação seca, além de avaliar quais são os atributos que causam a variabilidade interespecífica na

inflamabilidade do grupo. Nossa hipótese é de que haja uma grande variabilidade interespecífica, principalmente devido às diferentes quantidades de biomassa morta acumulada, além do teor de umidade e mudanças na área foliar específica das espécies. Este capítulo será enviado para *Journal of Ecology*.

Para concluir, no final da dissertação apresentamos algumas **considerações finais** obtidas a partir dos principais resultados do trabalho, para contribuir cientificamente no melhor entendimento sobre a inflamabilidade dessas áreas abertas e suas implicações ecológicas, além de servir como fonte de conhecimento para profissionais e tomadores de decisões em unidades de conservação do Cerrado.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Anderson, H.E., 1970. Forest fuel ignitibility. *Fire Technol.* 6, 312–319.
<https://doi.org/10.1007/BF02588932>
- Antonelli-Filho, R., 2011. Plano de Manejo da Reserva Natural Serra do Tombador, Cavalcante-Goiás. Plano Manejo da Reserv. Nat. Serra do Tombador, Cavalcante – GO 361–377.
- Archibald, S., Lehmann, C.E.R., Gómez-dans, J.L., Bradstock, R. a, 2013. Defining pyromes and global syndromes of fire regimes. *PNAS* 110, 6442–6447.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1211466110/-/DCSupplemental.www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1211466110>
- Bond, W.J., 2005. Large parts of the world are brown or black : A different view on the ‘Green World’ hypothesis. *J. Veg. Sci.* 16, 261–266.
- Bond, W.J., Keane, R.E., 2017. Fires, ecological effects of. *Chang. Hist.*
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809633-8.02098-7>
- Bond, W.J., Keeley, J.E., 2005. Fire as a global “herbivore”: the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends Ecol. Evol.* 20, 387–94.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.04.025>
- Bond, W.J., Midgley, J.J., 1995. Kill thy neighbour: an individualistic argument for the evolution of flammability. *Jstor* 73, 79–85.
- Bond, W.J., Van Wilgen, B.W., 1996. *Fire and plants*, Chapman & Hall. London, UK.
- Booyesen, P. V., Tainton, N.M., 1984. *Ecological Effects of Fire in South African Ecosystems*, Springer-. ed. Springer Berlin Heidelberg.
- Bowman, D.M.J.S., French, B.J., Prior, L.D., 2014. Have plants evolved to self-immolate? *Front. Plant Sci.* 5, 590. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00590>
- Castro, E.A., Kauffman, J.B., 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.
- Cerling, T.E., Harris, J.M., MacFadden, B.J., Leakey, M.G., Quade, J., Eisenmann, V., Ehleringer, J.R., 1997. Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary. *Nature*. <https://doi.org/10.1038/38229>
- Cochrane, M.A., 2009. Tropical fire ecology: climate change, land use, and ecosystem dynamics. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-77381-8>
- Coutinho, L.M., 1982. *Ecological effects of fire in brasilian Cerrado*. Springer International Publishing, Berlim, Germany.
- Edwards, E.J., Osborne, C.P., Strömberg, C.A.E., Smith, S.A., Bond, W.J., Christin,

- P.A., Cousins, A.B., Duvall, M.R., Fox, D.L., Freckleton, R.P., Ghannoum, O., Hartwell, J., Huang, Y., Janis, C.M., Keeley, J.E., Kellogg, E.A., Knapp, A.K., Leakey, A.D.B., Nelson, D.M., Saarela, J.M., Sage, R.F., Sala, O.E., Salamin, N., Still, C.J., Tipple, B.,
 2010. The origins of C 4 Grasslands: Integrating evolutionary and ecosystem science. *Science* (80-.). 328, 587–591. <https://doi.org/10.1126/science.1177216>
- Furley, P., 1999. The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 8, 223–241.
- Gagnon, P.R., Passmore, H.A., Platt, W.J., Myers, J.A., Paine, C.E.T., Harms, K.E.,
 2010. Does pyrogenicity protect burning plants? *Ecology* 91, 3481–3486. <https://doi.org/10.1890/10-0291.1>
- Gill, A.M., Moore, P.H.R., 1996. Ignitability of leaves of Australian plants.
- Gill, A.M., Zylstra, P., 2005. Flammability of Australian forests. *Aust. For.* 68, 87–93. <https://doi.org/10.1080/00049158.2005.10674951>
- Jaureguiberry, P., Bertone, G., Díaz, S., 2011. Device for the standard measurement of shoot flammability in the field. *Austral Ecol.* 36, 821–829. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2010.02222.x>
- 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 Plant Sci.* 16, 406–411. <https://doi.org/10.1016/J.TPLANTS.2011.04.002>
- Keeley, J.E., Rundel, P.W., 2005. Fire and the Miocene expansion of C4 grasslands. *Ecol. Lett.* 8, 683–690. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00767.x>
- Klink, C. a., Machado, R.B., 2005. Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conserv. Biol.* 19, 707–713. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00702.x>
- Lavorel, S., Garnier, E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.* 16, 545–556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>
- 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., Haidar, R., Bowman, D.M.J.S., Bond, W.J., 2014. Savanna vegetation-fire-climate relationships differ among continents. *Science* 343, 548–52. <https://doi.org/10.1126/science.1247355>
- Mutch, R.W., 1970. Wildland Fires and Ecosystems--A Hypothesis. *Ecol. Soc. Am.* 51, 1046–1051. <https://doi.org/10.2307/1933631>
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858.
- Oliveira, R.S., Bezerra, L., Davidson, E.A., Pinto, F., Klink, C.A., Nepstad, D.C., Mo, A., 2005. Deep root function in soil water dynamics in cerrado savannas of central Brazil. *Funct. Ecol.* 19, 574–581. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.01003.x>
- Parr, C., Lehmann, E.R.C., 2016. Tropical grassy biomes : linking ecology , human use and conservation. *R. Soc.* 371, 1–8.
- 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 Ecol. Evol.* 29, 205–213. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.02.004>
- Pausas, J.G., Alessio, G.A., Moreira, B., Segarra-Moragues, J.G., 2016. Secondary compounds enhance flammability in a Mediterranean plant. *Oecologia* 180, 103–110. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3454-8>
- Pausas, J.G., Alissio, G.A., Moreira, B., Corcobado, G., 2012. Fires enhance

- flammability in *Ulex parviflorus*. *New Phytol.* 193, 19–23.
- Pausas, J.G., Keeley, J.E., 2009. A burning story: The role of fire in the history of life. *Bioscience* 59, 593–601. <https://doi.org/10.1525/bio.2009.59.7.10>
- Pausas, J.G., Keeley, J.E., Schwilk, D.W., 2017. Flammability as an ecological and evolutionary driver. *J. Ecol.* 105, 289–297. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12691>
- Pérez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S.S., Cornwell, W.K.K., Craine, J.M.M., Gurvich, D.E.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J.J., Reich, P.B.B., Poorter, L., Wright, I.J.J., Etc., Ray, P., Etc., Díaz, S., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S.S., Cornwell, W.K.K., Craine, J.M.M., Gurvich, D.E.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J.J., Reich, P.B.B., Poorter, L., Wright, I.J.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., Vos, A.C. de, Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., Steege, H. ter, Heijden, M.G.A. van der, Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M. V., Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S., Cornelissen, J.H.C., 2013. New Handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide, *Australian Journal of Botany*. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1071/BT12225>
- Ranzato Filardi, F.L., De Barros, F., Baumgratz, J.F.A., Bicudo, C.E.M., Cavalcanti, T.B., Nadruz Coelho, M.A., Costa, A.F., Costa, D.P., Goldenberg, R., Labiak, P.H., Lanna, J.M., Leitman, P., Lohmann, L.G., Costa Maia, L., Mansano, V.F., Morim, M.P., Peralta, D.F., Pirani, J.R., Prado, J., Roque, N., Secco, R.S., Stehmann, J.R., Sylvestre, L.S., Viana, P.L., Walter, B.M.T., Zimbrão, G., Forzza, R.C., Abreu, M.C., Abreu, V.H.R., Acevedo-Rodríguez, P., Rafael, A.C., Afonso, E.A.L., Agra, L.A.N.N., Agra, M.F., Almeda, F., Almeida, G.S.S., Almeida, M.M., Almeida, N.B.C., Almeida, R.F., Almeida, T.E., Alves, F.M., Alves, M., Alves-Araújo, A., Amaral, M.C.E., Amélio, L.A., Amorim, A.M.A., Amorim, B.S., Amorim, V.O., Andrade, I.M., André, T., Andreato, R.H.P., Andrino, C.O., Angulo, M.B., Antar, G.M., Aona, L.Y.S., Arana, M., Aranha Filho, J.L.M., Araújo, A.O., Araújo, C.C., Araújo, C.A.T., Araújo, M.H.T., Asprino, R.C., Assis, F.C., Assis, L.C.S., Assis, M.C., Athayde Filho, F., Athiê-Souza, S.M., Azevedo, M.A.M., Bacci, L.F., Barbosa, A.R., Barbosa, C.V.O., Barbosa, J.F., Barbosa, M.R.V., Barbosa-Silva, R.G., Barboza, G.E., Barcelos, F.R.B., Barcelos, L.B., Barreto, K.L., Bastos, C.J.P., Bastos, C.A., Benelli, A., Bernacci, L.C., Beyer, M., Bezerra, A.C.C., Bigio, N.C., Biral, L., Bissoli, V.F., Bochorny, T., Bohs, L., Boldorini, A., Boldrini, I.I., Bolson, M., Bonadeu, F., Bordin, J., Bordon, N.G., Borges, L.M., Borges, R.A.X., Borges, R.L., Bortoluzzi, R.L.C., Bove, C.P., Bovini, M.G., Braga, J.M.A., Branco, S., Brauner, L.M., Braz, D.M., Bringel, J.B.A., Brito, A.L.V.T., Brito, C.R., Brito, E.S., Bruniera, C.P., Büneker, H.M., Bünge, M., Buril, M.T., Cabral, A., Cabral, E.L., Cabral, F.N., Caddah, M.K., Caires, C.S., Calazans, L.S.B., Caldas, D.K.D., Caliό, M.F., Calvo, J., Camargo, R.A., Campos-Rocha, A., Cândido, E.S., Canestraro, B.K., Canto-Dorow, T.S., Cardoso, A.L.R., Cardoso, D.B.O.S., Cardoso, L.J.T., Cardoso, P.H., Carmo, D.M., Carmo, J.A.M., Carneiro, C.R., Carneiro, C.E., Carneiro-Torres, D.S., Carrijo, T.T., Carrión, J.F., Caruzo, M.B.R., Carvalho Sobrinho, J.G., Carvalho, C.S., Carvalho, D.A.S., Carvalho, M.L.S., Carvalho-Silva, M., Castello, A.C.D., Castro, M.S., Catenacci, F.S., Cavalcanti, L.H., Cavalheiro, L., Cerqueira, R.M., Chacon, R.G., Chagas, E.C.O., Chautems, A., Chauveau, O., Christ, A.L., Christ, J.A., Clark, L.G., Coelho, A.A.O.P., Coelho, G.P., Coelho, R.L.G., Colletta, G.D., Colli-Silva, M., Conceição, A.S., Conceição, T.C., Condack, J.P.S., Conde,

M.L.G., Contro, F.L., Cordeiro, I., Cordeiro, L.S., Cordeiro, W.P.F.S., Côrtes, A.L.A., Coser, T.S., Costa e Silva, M.B., Costa, D.S., Costa, D.G.A., Costa, F.N., Costa, F.S.N., Costa, F.C.P., Costa, G.A.G., Costa, I.R., Costa, J.M., Costa, J.A.S., Costa, T. V., Costa, T.S., Costa-Lima, J.L., Costa-Silva, R., Cota, M.M.T., Couto, D.R., Couto, R.S., Couvo, A.F., Dal Molin, L.H., Daly, D., Damasceno, R.G.L., Deble, L.P., Delfini, C., Delgado, G.C., DelgadoSalinas, A., Dematteis, M., Dettke, G.A., Devecchi, M.F., Di Maio, F.R., Dias, M.C., Dias, P., Díaz, Y.C.A., Dittrich, V.A.O., Domínguez, Y., Dórea, M.C., Dorneles, M.P., Dressler, S., Duarte, M.C., Dutilh, J.H.A., Dutra, V.F., Echternacht, L., Egea, M.M., Eggers, L., Engels, M., Erkens, R.H.J., Eslabão, M.P., Espírito Santo, F.S., Esser, H.J., Essi, L., Esteves, G.L., Esteves, R.L., Ezcurra, C., Facco, M.G., Fader, A.A.C., Falcão, M.J.A., Fantecelle, L.B., Fantini, I.F., Farco, G.E., Faria, A.L.A., Faria, A.P.G., Faria, A.D., Faria, J.E.Q., Faria, M.T., Farinaccio, M.A., Fernandes, A.C., Fernandes, R.S., Fernandes, U.G., FernandesJúnior, A.J., Ferreira, F.M., Ferreira, G.E., Ferreira, J.P.R., Ferreira, P.P.A., Ferreira, S.C., Ferrucci, M.S., Fiaschi, P., Fierro, A.F., Filgueiras, T.S., Firetti-Leggieri, F., Fleischmann, A., Florentín, J.E., Florentín, M.N., Flores, A.S., Flores, T.B., Fonseca, L.H.M., Fontela-Pereira, J., Fontelas, J.C., Fraga, C.N., Fraga, F.R.M., Fraga, S., França, F., França, J.R.K.G., Francener, A., Francisco, J.N.C., Frazão, A., Freitas, F.S., Freitas, J., Freitas, M.F., Fritsch, P., Funez, L.A., Furtado, S.G., Gaglioti, A.L., Gandara, A., Garcia, F.C.P., Garcia, N., Gasper, A.L., Giacomini, L.L., Giaretta, A., Gibau, A., Gil, A.S.B., Gissi, D.S., Giuffre, P.M.W., Giulietti-Harley, A.M.G., Giussani, L.M., Goebel, G., Góes, M.B., Gomes, B.M., Gomes, M., Gomes-da-Silva, J., Gomes-Klein, V.L., González, V.M., Gonçalves, A.P.S., Gonçalves, D.J.P., Gonella, P.M., Gonzaga, D.R., González, F., Gonzatti, F., Gouvea, Y.F., Graham, S.A.T., Gregório, B.S., Grings, M., Groppo, M., Grossi, M.A., Guedes, J.S., Guerra, E., Guimarães, E.F., Guimarães, L.R.S., Guimarães, P.J.F., Gutiérrez, D.G., Hall, C.F., Hassemer, G., Hattori, E.K.O., Hechenleitner, P., Heiden, G., Henning, T., Hensold, N., Hinoshita, L.K.R., Hirai, R.Y., Hopkins, M.J.G., Hurbath, F., Iganci, J.R.V., Imig, D.C., Inácio, C.D., Indriunas, A., Jacques, E.L., Jacques, S.S.A., Jardim, J.G., Jesus, J.C., Jesus, P.B., Jesus-Costa, C., Johnson, D., Jordão, L.S.B., Kaehler, M., Kameyama, C., Kataoka, E.Y., Kessous, I.M., Kinoshita, L.S., Klein, V.P., Knapp, S., Koch, A.K., Koch, I., Kochanovski, F., Kollmann, L.J.C., Konno, T.U.P., Koschnitzke, C., Kotovski, E.R., Kriebel, R., Kulkamp, J., Leal, E.S., Leal, F.A.P., Leite, Á.C.F., Leite, W.P., Lima, A.A.R., Lima, D.F., Lima, H.C., Lima, J.S., Lima, L.F.G., Lima, L.R., Lima, L.F.P., Lima, R.B., Lima, V.L., Link-Pérez, M.A., Lirio, E.J., Lisboa, D.S., Lobão, A.Q., Loeuille, B.F.P., Loiola, M.I.B., Lombardi, J.A., Longhi-Wagner, H.M., Lopes, J.C., Lopes, L.O., Lopes, R.C., López, M.G., Lorencini, T.S., Lourenço, A.R.L., Lourenço, A.R., Louzada, R.B., Lovo, J., Lozano, E.D., Lucas, D.B., Lucas, E.J., Lüdtke, R., Luiz-Ponzo, A.P., Machado, A.F.P., Machado, E.P., Machado, T.M., Maciel, J.R., Maciel-Silva, A.S., Maciel-Silva, J.F., Magenta, M.A.G., Mamede, M.C.H., Marchioretto, M.S., Marinho, L.C., Marques, D., Marquete, R., Martins, A.B., Martins, M.L.L., Martins, M. V., Martins, R.C., Martins, S.E., Martins-Hall, C.O., Matias, L.Q., Matos, A.M.M.V., Matos, F.B., Matozinhos, C.N., Mattos, C.M.J., Mauad, A.V.S.R., Mayo, S.J., Mazine, F.F., Medeiros, D., Medeiros, E.V.S.S., Medeiros, H., Medeiros, M.C.M.P., Meerow, A.W., Meirelles, J., Mello, Z.R., Mello-Silva, R., Melo, A.L., Melo, C.V.V.D., Melo, E., Melo, J.I.M., Melo, T.M.S., Mendes, M.C.Q., Mendoza, M., Meneguzzo, T.E.C., Menezes, C.G., Menezes, M., Menini Neto, L., Mentz, L.A., Mesquita, A.L., Mezzonato-Pires, A.C., Michelangeli, F.A.,

Miguel, J.R., Miguel, L.M., Miotto, S.T.S., Miranda, V.F.O., Molina, J.M.P., Mondin, C.A., Monteiro, D., Monteiro, M.H.D.A., Monteiro, R.F., Moraes R., M., Morales, J.F., Morales, M., Moran, R.C., Moreira, A.L.C., Moreira, A.D.R., Moreira, B.A., Moreira, G.L., Moreira, P.F.F., Morokawa, R., Moroni, P., Mota, A.C., Mota, M., Mota, N.F.O., Moura, B.E.L., Moura, C.W.N., Moura, C.O., Moura, I.O., Moura, L.C., Moura, O.S., Moura, R.L., Moura, T.M., Mundim, J. V., Muniz, L.N., Mynssen, C.M., Nakajima, J.N., Nascimento, J.G.A., Nascimento, S.M., Nepomuceno, F.A.A., Nervo, M.H., Nery, E.K., Nicora Chequín, R., Nóbrega, G.A., Nunes, C.S., Nunes, T.S., O’Leary, N., Oellgaard, B., Oliveira, A.L.R., Oliveira, A.L.F., Oliveira, B.A., Oliveira, F.M.C., Oliveira, G.S., Oliveira, H.C., Oliveira, I.L.C., Oliveira, J.A., Oliveira, L.C., Oliveira, L.S.D., Oliveira, M.I.U., Oliveira, R.C., Oliveira, R.S., Oliveira, R.P., Oliveira, R.C.G., Orlandini, P., Pacífico, R.B., Paixão, L.C., Parra, L.R., Pastore, J.F.B., Pastore, M., Pastori, T., Paucar, J.O.A., Paula-Souza, J., Pederneiras, L.C., Peichoto, M.C., Peixoto, A.L., Pellegrini, M.O.O., Peñaloza-Bojacá, G.F., Perdiz, R.O., Pereira, A.P.N., Pereira, A.S.S., Pereira, J.B.S., Pereira, M.S., Pereira, P.E.E., Pereira, S.S., Perestrello, F.G.M., Perez, A.P.F., Pessoa, Cleiton S., Pessoa, Clenia S., Pessoa, E.M., Petrongari, F.S., Philbrick, T., Picanço, A.C.M., Pietrobon, M.R., Pignal, M., Pimenta, K.M., Pinto, R.B., Plos, A., Pontes Pires, A.F., Pontes, R.A.S., Pontes, T.A., Pott, V.J., Praia, T.S., Prata, A.P.N., Prochazka, L.S., Proença, C.E.B., Prudêncio, R.X.A., Pscheidt, A.C., Quaresma, A.S., Queiroz, G.A., Queiroz, L.P., Queiroz, R.T., Quinet, A., Rainer, H., Ramos, E., Ramos, G.J.P., Rando, J.G., Reginato, M., Reis e Silva, G.A., Reis, M.M.R., Reis, P.A., Ribas, O.S., Ribeiro, A.R.O., Ribeiro, J.E.L.S., Ribeiro, M., Ribeiro, P.G., Ribeiro, R.T.M., Ribeiro, R.N., Ribeiro-Silva, S., Riina, R., Ritter, M.R., Rivadavia, F., Rivera, V.L., Rizzo, B.D., Rocha, A.E., Rocha, M.J.R., Rodrigues, I.M.C., Rodrigues, K.F., Rodrigues, M.C., Rodrigues, R.S., Rollim, I.M., Romanini, R.P., Romão, G.O., Romão, M.V.V., Romero, R., Rosa, P., Rosa, P.O., Rosário, A.S., Rosário, S.M., Rosignoli-Oliveira, L.G., Rossetto, E.F.S., Rossi, L., Rossini, J., Royer, C.A., Rua, G.H., Sá, C.F.C., Saavedra, M.M., Saka, M.N., Sakuragui, C.M., Salas, R.M., Sales, M.F., Salimena, F.R.G., Salino, A., Sampaio, D., Sancho, G., Sano, P.T., Santana, K.C., Santiago, A.C.P., Santos, A., Santos, A.P.B., Santos, A.K.A., Santos, C.A.G., Santos, E.L., Santos, F.B., Santos, J.U.M., Santos, K., Santos, L.L., Santos, M.F., Santos, O.A., Santos, R.F., Santos, R.G.P., Santos, T.F., Santos-Silva, F., Santos-Silva, J., Saraiva, D.P., Sarkinen, T., Sartori, Â.L.B., Sassone, A.B., Scaravelli, F.S., Scatigna, A. V., Schaefer, J., Scheidegger, N.M.B., Schneider, A.A., Schneider, L.J.C., Schwartsburd, P.B., Schwarz, E.A., Sebastiani, R., Segarra, D. V., Seleme, E.P., Semir, J., Senna, L.R., Setubal, R.B., Shimizu, G.H., Shirasuna, R.T., Silva, A.V.M., Silva, A.L., Silva, A.S., Silva, B.N.F., Silva, C.C.A., Silva, C.R., Silva, Christian, Silva, Cintia V., Silva, D.N., Silva, F.A., Silva, F.O., Silva, G.H.L., Silva, L.N., Silva, M.J., Silva, M.F.O., Silva, M.S.D., Silva, N.M.F., Silva, O.L.M., Silva, R.R., Silva, S.R., Silva, T.R.S., Silva, Tatiane S., Silva, Thaynara S., Silva, W.L.S., Silva-Castro, M.M., Silva-Cobra, G.O., Silva-Gonçalves, K.C., Silva-Luz, C.L., Silveira, F.S., Silveira, J.B., Silveira, T.C., Simão-Bianchini, R., Simões, A.R., Simões, A.O., Simon, M.F., Singer, R.F., Siniscalchi, C.M., Siqueira, C.E., Smidt, E.C., Nathan, N.P., Snak, C., Soares Neto, R.L., Soares, A.E.R., Soares, E.L.C., Soares, K.P., Soares, M.V.B., Soares, M.L.C., Soares, P.N., Soares, R.S., Sobrado, S. V., Sobral, M., Somner, G. V., Sousa, D.J.L., Sousa, F.S., Sousa, G.M., Sousa, L.O.F., Sousa, M.W.S., Sousa, V.F., Souza, A.M., Souza, B.P., Souza, E.B., Souza, É.R., Souza, F.S., Souza, L.F.,

- Souza, M.C., Souza, M.A.D., Souza, P.C.B., Souza, R.M.B.S., Souza, V.C., Souza-Buturi, F.O., Spina, A.P., Stadnik, A.M.S., Staggemeier, V.G., Stapf, M.N.S., Stefano, R.D., Stern, S., Streher, N.S., Sundue, M., Takeuchi, C., Tardivo, R.C., Taylor, N.P., Teixeira, M.D.R., Teles, A.M., Temponi, L.G., Terra, V., Thode, V.A., Thomas, W.W., Tierno, L.R., Tissot-Squalli, M.L., Toledo, C.A.P., Torke, B.M., Tozzi, A.M.G.A., Trad, R.J., Trovó, M., Tuler, A.C., Udulutsch, R.G., Uribe, F.P., Valadares, R.T., Valdemarin, K.S., Valente, E.B., Valls, J.F.M., van den Berg, C., Vasconcelos, L. V., Vasconcelos, T.N.C., Vaz, A.M.S.F., Versiane, A.F.A., Versieux, L.M., Via do Pico, G.M., de Deus Vidal, J., Vidal, K.V.A., Vieira, J.P.S., Vieira, T.A.F., Viera Barreto, J.N., Vignoli-Silva, M., Vilas Bôas-Bastos, S.B., Villarreal A., J.C., Vincent, M.A., Vinícius-Silva, R., Vita, M.D., Viveros, R.S., Vogel Ely, C., Volet, D.P., Wallnöfer, B., Wanderley, M.G.L., Watanabe, M.T.C., Weigend, M., Welker, C.A.D., Wendt, T., Windisch, P.G., Zannin, A., Zappi, D.C., Zeferino, L.C., Zelenski, A., Zuloaga, F.O., Zuntini, A.R., 2018. Brazilian flora 2020: Innovation and collaboration to meet target 1 of the global strategy for plant conservation (GSPC). *Rodriguesia* 69, 1513–1527. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201869402>
- Rissi, M.N., Baeza, M.J., Gorgone-Barbosa, E., Zupo, T., Fidelis, A., 2017. Does season affect fire behaviour in the Cerrado? *Int. J. Wildl. Fire* 26, 427–433. <https://doi.org/10.1071/WF14210>
- Rodrigues, C.A., Zironi, H.L., Fidelis, A. Fire frequency affects fire behavior in open savannas in the Cerrado. Artigo em preparação
- Scholes, R.J., Archer, S.R., 1997. Tree- grass interactions in savannas. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28, 517–44.
- Schwilk, D.W., 2015. Dimensions of plant flammability. *New Phytol.* 206, 486–488. <https://doi.org/10.1111/nph.13372>
- Schwilk, D.W., 2003. Flammability Is a Niche Construction Trait: Canopy Architecture Affects Fire Intensity. *Am. Nat.* 162, 725–733. <https://doi.org/10.1086/379351>
- Scott, A.C., Bowman, D.M.J.S., Bond, W.J., Pyne, S.J., Alexander, M.E., 2014. *Fire on earth : an introduction*, Wiley. ed. West Sussex.
- Scott, A.C., Glasspool, I.J., 2006. Atmospheric oxygen over Phanerozoic time. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 96, 10955–10957. <https://doi.org/10.1073/pnas.96.20.10955>
- 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. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 20359–20364. <https://doi.org/10.1073/pnas.0903410106>
- Simpson, K.J., Ripley, B.S., Christin, P.A., Belcher, C.M., Lehmann, C.E.R., Thomas, G.H., Osborne, C.P., 2016. Determinants of flammability in savanna grass species. *J. Ecol.* 104, 138–148. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12503>
- Whelan, R.J., 1995. *The ecology of fire*. Cambridge University Press.
- Wragg, P.D., Mielke, T., Tilman, D., 2018. Forbs, grasses, and grassland fire behaviour. *J. Ecol.* 106, 1983–2001. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12980>
- Zanchetta, D., Silva, C.E.F., Macedo-Reis, C., Silva, D.A., Luca, E.F. de, Fernandes, F. de S., Lutgens, H.D., Tannus, J.L.S., Pinheiro, L. de S., Martins, Marcio Roberto Costa, R.S., 2006. *Plano de Manejo Integrado 1ª revisão*.

Flammability influencers of open savannas in the Cerrado

Vagner Zanzarini^{a*} (ORCID: 0000-0001-9418-651X) & Alessandra Fidelis^a (ORCID 0000-0001-9545-2285)

^a Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Lab of Vegetation Ecology, Avenida 24-A 1515, 13506-900, Rio Claro, Brazil

*author for correspondence: vagner.zanzarini@unesp.br

Manuscript submitted to Journal of Ecology

Abstract

1. The herbaceous layer is the most important component of tropical savannas, controlled by fire and environmental factors, such as seasonality. These species were selected by fire and have functional traits able to influence the system flammability throughout seasons.
2. We conducted our study in open savannas of the Cerrado, which have a species-rich layer of grasses, forbs and shrubs, aiming to understand which are the flammability influencers of open savannas. Also, we evaluated which was the most flammable growth form and how flammability changed across seasons. To answer our questions, flammability (maximum temperature, burning rate and burnt biomass) and morphophysiological traits (dead biomass percentage, moisture content and specific leaf area), of five species of forbs, grasses and shrubs were measured, during the wet and throughout the dry season.
3. Our results showed that grasses were the most flammable group, mostly during the middle of dry season, while forbs and shrubs did not increase their flammability even during the dry period. These differences in flammability were strongly influenced by the amount of dead biomass and moisture content, which were affected by seasonality, suggesting a seasonal flammable gradient.
4. *Synthesis:* Grasses are the most flammable growth form of open savannas in the Cerrado, promoting fire, mostly in the middle of dry season. This is possible due to their plant traits, e.g. dead biomass amount and moisture content, which enhance their capacity to burn, being considered the most important flammability influencers of these systems. Moreover, grasses in the system influence the fire consumption of forbs and shrubs, which are not flammable, but need fire to persist in the community.

Key-words: fire, *neotropical savanna*, *plant flammability*, *plant traits*.

Introduction

Large areas of the world have their vegetation determined by climate. However, many ecosystems can be consumer-controlled, being fire one of the most important factors controlling vegetation assembly (Bond, 2005). These ecosystems are classified as fire-prone environments since fire plays an important role on affecting vegetation structure, dynamics and composition, as well as controlling the amount of biomass (Whelan, 2006). These environments evolved with the presence of this natural disturbance that selected species with traits to tolerate, regenerate and/or to enhance their capacity to burn, being thus flammable (Keeley, Pausas, Rundel, Bond, & Bradstock, 2011; Pausas, Keeley, & Schwilk, 2017; Whelan, 2006).

Tropical savannas are fire-prone ecosystems that cover about 20% of the globe and they are responsible for 30% of the terrestrial primary productivity, being the areas that most burn in the world (Parr, Lehmann, Bond, Hoffmann, & Andersen, 2014; Scholes & Archer, 1997). Therefore, plants in these systems may have traits which enhance and spread fire. Flammability is considered the plant ability to burn after an ignition source and sustain a flame, influencing fire probability and behavior (Anderson, 1970; Pausas et al., 2017). Herbaceous species, such as C4 grasses, cover most of the savannas areas and they can be responsible to increase the fire activity together with other environmental factors which influence the structure of these systems (Keeley & Rundel, 2005). However, flammability is also related to the species fitness, suggesting thus, that they may have emerged not only related to fire regime properties, but also to species evolution (Bond & Van Wilgen, 1996).

Plant flammability is strongly influenced by fuel quantity/quality and by plant structure/architecture (Pérez-Harguindeguy et al., 2013), which can be measured in different ways (Gill & Zylstra, 2005), by using small fragments or leaves until the whole plant shoot (Jaureguiberry, Bertone, & Díaz, 2011). Moisture content, for example, is an important plant trait that can affect flammability (Pausas et al., 2017). Therefore, during the dry season, when moisture content of fuel load is lower (Rissi, Baeza, Gorgone-Barbosa, Zupo, & Fidelis, 2017), flammability might be higher. Not only moisture content, but also biomass quantity can influence combustion and fire spread (Bond & Van Wilgen, 1996; Simpson et al., 2016) and thus, the higher the amount of biomass, the higher the burn sustainability (Simpson et al., 2016). Moreover, plant flammability can also be related to leaf dimensions such as size and shape (Bowman, French, & Prior, 2014), since thin and long leaves with high specific leaf area tend to facilitate the ignition time (Bowman et al., 2014; Gill & Moore, 1996). Thus, these flammable traits were selected by the presence of fire, enhancing the flammability of the system and consequently, influencing the fire regime (Bond & Van Wilgen, 1996).

However, fire occurrence also depends on environmental characteristics, such as seasonality, that is an important factor shaping savannas structure (Archibald, Lehmann, Gómez-dans, & Bradstock, 2013; Lehmann et al., 2014). Biomass (fuel load) productivity, which will affect fire, can vary over the seasons (Govender, Trollope, & Van Wilgen, 2006; Rissi et al., 2017; Williams, Muller, Wahren, Setterfield, & Cusack, 2003). Moreover, the ratio of live/dead biomass can fluctuate from the wet season until the end of dry season, affecting thus the fire behavior (Rissi et al., 2017; Rodrigues et al., in prep.) and, consequently, changing the system flammability (Simpson et al., 2016). The material accumulated during the rainy season start to dry throughout the dry period, increasing fire probability (Pausas et al., 2017; Rissi et al., 2017). Although combustion efficiency in savannas is high (Rissi et al., 2017), different growth forms can vary their flammability, burning thus, differently: woody species tend to have lower flammability compared to herbaceous species, such as grasses (Jaureguiberry et al., 2011). Therefore, the composition of the fuel load may affect the flammability of the system, with grasses being greater flammability influencers than woody species.

Contributing to a better understanding about how plant traits and seasonality influences flammability, as well as the most important flammability influencers in savanna ecosystems is of crucial importance to understand how the savannas burn. Therefore, we conducted this study in open savannas of the Cerrado, that has the highest plant diversity among the tropical savannas (Klink & Machado, 2005; Ratter, Ribeiro, & Bridgewater, 1997). Fire is present in this system for about four million years, significantly influencing species composition (Simon et al., 2009), with the fuel load mainly composed by grasses (Rissi et al., 2017). However, the herbaceous layer is very rich in forb, shrubs and underground tree species, and thus, the fuel bed is heterogenous and might burn differently, influencing fire spread and occurrence. Thus, we aimed to investigate the variability on community flammability among seasons (wet, early-, mid- and late-dry season), measuring flammability and morphophysiological traits that could influence the flammability among different growth forms present in the herbaceous layers (grasses, forbs and shrubs) in the Cerrado. We hypothesized that variability of plant traits among seasons will influence the flammability of the system, such as the amount of dead biomass and moisture content. Moreover, we expect to find grasses being the most flammable group, especially during the mid- and late-dry season, due to their high capacity to accumulate dead biomass.

Material and methods

Study area

The study was conducted at the Reserva Natural Serra do Tombador in Central Brazil (RNST, 47° 45–51'W and 13° 35–38'S, 560 - 1118 m). The climate is tropical with two well-defined seasons: dry (May to October) and wet season (November to April). The mean annual rainfall is between 1300 and 1500 mm and mean temperature of 25° C (Antonelli-Filho, 2011).

The most common Cerrado physiognomies found there is the *campo sujo* (open savannas), characterized by a continuous herbaceous layer, composed mostly by graminoid species, and some scattered shrubs and trees (Coutinho, 1978). The study site is predominantly dominated by C4 grasses (e.g. *Oncorachis ramosa*, *Mesosetum ferrugineum*, *Axonopus aureus*), with a species-rich herbaceous layer, composed by forbs, subshrubs and shrubs.

Methods

The species were randomly collected in areas with less two years since the last fire and all individuals sampled were adults, not damaged. All reproductive parts were removed for traits measurements. We sampled a total of 15 dominant species in the community: five forbs, five grasses and five shrubs from different botanical families (Table S1). The species were collected in four different seasons: Wet (January) in the middle of the wet season; Early-dry (May) representing the beginning of dry season; Mid-dry (July) corresponding to the middle of dry season; and Late-dry (October) corresponding to the end of dry season and beginning of wet season. For each species, we sampled ten individuals in each different season and the individuals were placed in plastic bags separated to keep the same moisture conditions found in the field. We separated five individuals to measure flammability traits and five individuals to measure the morphophysiological traits (see below). The flammability and morphophysiological traits were measured in the same day that plants were sampled.

Flammability traits

To set up the flammability measurements, we used five individuals/species that were collected in the field. To burn the samples, we built an equipment like the one described by Jaureguiberry et al. (2011) and we burned each individual separately (Fig. S1). During the flammability measurements, environmental conditions needed to be constant without wind to avoid any interference in our measurements. Moreover, we kept the burners on until they reached a temperature of 120° C, leaving them on during all the burning process as a way to

represent the same fire temperatures found in the field (Daibes, Gorgone-Barbosa, Silveira, & Fidelis, 2018; Rissi et al., 2017). Each individual was placed separately in the grill for two minutes to preheat and lose moisture to simulate the same fire conditions. After that, the blowtorch (that represents our ignition source) was directed to the plant top material until the combustion started, being after that turned it off. We chose to start ignition on the plant top as a way to represent the direction of plant consumption during a burning in the field (Jaureguiberry et al., 2011). During the burning process, the following traits were measured:

- Maximum temperature (MT): we measured the maximum temperature reached during the burning process using a Type K thermocouple coupled to a data logger (measuring fire temperature every 2s), placing the thermocouple on the plant during the burn.
- Burning time (BT): time in seconds during the burning process.
- Length of the burnt portion of the shoot (BL): the amount plant consumed (cm).
- Burning rate (BR): this value was calculated dividing BL/BT.
- Percentage of burnt biomass (BB): it was estimated visually, representing the biomass percentage consumed by fire.

Based on these variables we calculated the overall flammability of each individual. The values obtained for each of the three components (MT, BR and BB) were converted to a proportional (0-1) scale, dividing each value by the maximum value found for all data sample (Jaureguiberry et al., 2011). Afterwards, we summed up the three component values, obtaining thus the overall flammability, that varies from 0 (no flammability) to 3 (maximum flammability). The individuals that did not burn, we attributed zero to the flammability parameters (Jaureguiberry et al., 2011).

Morphophysiological traits

To measure the morphophysiological traits, we used the other five individuals and estimated the dead biomass percentage (%) and weighed the fresh biomass (g) of all individuals in the field. Furthermore, we collected three leaves per individual to measure the leaf area (LA), using the Li-cor 3000, in order to obtain the SLA. All traits were measured following Pérez-Harguindeguy et al. (2013). Individuals were taken to the laboratory and placed in an oven with constant temperature of 80° C for 48 hours. We then, weighted them to obtain the dry weight to calculate the moisture content. And finally, to obtain the SLA the same leaves used to calculate LA were dried in an oven with temperature of 80° C for 48 hours and weighted (g).

Statistical analysis

To analyze how flammability and morphophysiological traits varied among seasons (wet, early-, mid- and late-dry season) and growth forms (forbs, grasses and shrubs), generalized linear mixed models (GLMM) with Gaussian distribution were performed. We considered season (wet, early-, mid-, late-dry season) and growth form (grasses, forbs and shrubs) as the fixed effects and species as the random effect. We used *lsmeans post hoc* test to compare pairwise the factors.

Regression models were used to investigate the relationships between the morphophysiological traits with flammability for each growth form to test if these traits were influencing the overall flammability. Principal Component Analysis (PCA) was conducted to understand the variability in morphophysiological traits (dead biomass percentage, moisture content and SLA) and how they were influencing the flammability of the different growth forms.

The analyses were conducted using the R Program (R Development Core Team 2018), using the following packages: lme4 (Bates et. al 2015), Multcomp (Hothorn et. al 2008), ggplot2 (Wickman 2016), lsmeans (Lenth 2016), Vegan (Oksanen et. al 2018), plsrm (Sanchez et. al 2017), plsdepot (Sanchez 2012) and ggbiplot (Vu 2011).

Results

Flammability varied across seasons ($p < 0.0001$) and growth forms ($p < 0.0001$) and there was an interaction between season and growth form ($p < 0.0001$). In the middle of dry season, flammability of grasses was the highest, mostly in relation to the wet period (**wet** = 0.89 ± 0.12 ; **mid-dry** = 1.76 ± 0.07 , $p < 0.0001$; Fig. 1). Grass flammability was also higher than forbs and shrubs during all the dry season ($p < 0.05$; Fig. 1), but during the wet season, flammability was the same among growth forms (**grasses** = 0.89 ± 0.12 — **forbs** = 0.56 ± 0.14 — **shrubs** = 0.34 ± 0.10 , $p > 0.05$; Fig. 1). Forbs and shrubs had similar flammability independently of season ($p > 0.05$; Fig. 1).

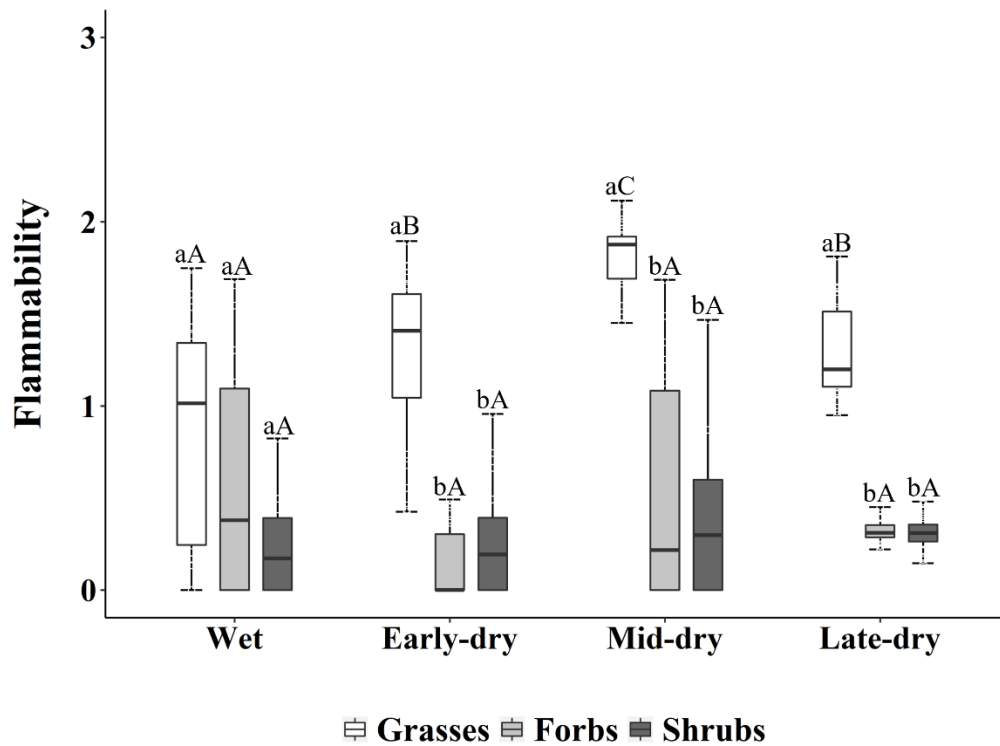


Figure 1: Flammability during the wet, dry-early, dry-mid and dry-late season for forbs, grasses and shrubs species from open savannas in Central Brazil. Boxplots represent the median (black line), and the first and third quartiles (lower and upper lines, respectively).

Grasses reached temperatures above 300° C during the mid-dry, while in the wet season temperatures decreased less than 200° C ($p < 0.0001$; Table 1) and was also the group that reached the highest temperature in all seasons (Table 1). Moreover, grass biomass from the mid-dry season was almost 100% consumed by fire, while biomass sampled in the wet season was 50% consumed ($p < 0.0001$; Table 1). On the other hand, forbs and shrubs did not exceed 110° C during the burning experiments and showed the same proportion of biomass consumed by fire, independently of season (Table 1).

In the middle of dry season, grasses showed 69% of dead biomass and 25% of moisture content. On the other hand, during the wet season the opposite trend was observed: dead biomass percentage decreased and the moisture content increased ($p < 0.0001$; Table 1). Moreover, forbs and shrubs always had lower percentages of dead biomass and higher moisture content in comparison to grasses, independently of season ($p < 0.0001$; Table 1). Finally, SLA varied for grasses and forbs across seasons. During the wet and early-dry season, grasses showed higher SLA, while during the mid and late-dry season grasses had lower SLA (Table 1). Forbs had higher SLA in the wet season and lower in the end of dry season (Table 1).

Table 1: Flammability (maximum temperature (°C); burning rate (cm.s⁻¹); burned biomass (%), Mean±SE) and morphophysiological traits (dead biomass (%), moisture content (%) and SLA (cm².g⁻¹), Mean±SE) of grasses, forbs, and shrubs species among seasons. Species collected in open savannas in Central- Brazil. Lower case represents significant differences among growth form in each season and upper case represents statistical differences for each growth form among seasons ($p \leq 0.05$).

Flammability and morphophysiological traits/season	Growth forms		
	Grasses	Forbs	Shrubs
Maximum temperature			
Wet	173.32±24.72 ^{aA}	91.22 ±26.77 ^{aA}	84.54±26.11 ^{aA}
Early-dry	260.59±18.39 ^{bB}	38.02±13.59 ^{aA}	90.56±24.79 ^{abA}
Mid-dry	342.28±24.77 ^{bC}	82.30±22.33 ^{aA}	84.54±26.11 ^{aA}
Late-dry	240.92±12.88 ^{bAB}	107.85±7.46 ^{aA}	87.04±5.04 ^{aA}
Burning rate			
Wet	0.27±0.03 ^{aA}	0.42±0.09 ^{aA}	0.24±0.06 ^{aA}
Early-dry	0.49±0.05 ^{aB}	0.22±0.06 ^{aA}	0.28±0.07 ^{aA}
Mid-dry	0.64±0.03 ^{aB}	0.36±0.08 ^{aA}	0.26±0.07 ^{aA}
Late-dry	0.40±0.04 ^{aA}	0.28±0.03 ^{aA}	0.34±0.04 ^{aA}
Burned biomass			
Wet	50.96±8.06 ^{aA}	25.80±7.69 ^{aA}	11.76±5.53 ^{abA}
Early-dry	64.6±6.68 ^{bA}	1.88±0.88 ^{aA}	7.68±3.68 ^{aA}
Mid-dry	96.2±3.80 ^{bB}	20.52±6.11 ^{aA}	21.36±6.43 ^{aA}
Late-dry	74.6±3.83 ^{bC}	4.10±0.93 ^{aA}	4.60±0.71 ^{aA}
Dead biomass			
Wet	40.0±4.16 ^{bA}	4±1.39 ^{aA}	0±0 ^{aA}
Early-dry	40.8±4.32 ^{bA}	0±0 ^{aA}	0±0 ^{aA}
Mid-dry	60.0±4.36 ^{bB}	2.80±1.58 ^{aA}	0±0 ^{aA}
Late-dry	69.36±3.81 ^{bB}	20.5±5.35 ^{aB}	2.68±0.81 ^{cA}
Moisture content			
Wet	50.06±2.31 ^{bA}	79.42±4.23 ^{aA}	52.99±4.82 ^{bA}
Early-dry	44.91±2.3 ^{bA}	69.51±3.91 ^{aA}	77.44±2.05 ^{aA}
Mid-dry	25.11±2.35 ^{bB}	51.08±5.26 ^{aB}	63.08±5.45 ^{aA}
Late-dry	32.05±4.67 ^{bAB}	61.25±4.68 ^{aAB}	50.06±4.91 ^{abA}
SLA			
Wet	72.92±6.24 ^{aA}	77.83±5.07 ^{aA}	60.92±3.96 ^{aA}
Early-dry	64.71±7.36 ^{aA}	66.41±5.0 ^{aAB}	67.1±4.88 ^{aA}
Mid-dry	41.11±2.56 ^{aB}	75.7±4.92 ^{aAC}	63.73±3.31 ^{aA}
Late-dry	44.12±3.84 ^{aB}	58.63±5.8 ^{aBC}	61.14±4.38 ^{aA}

Finally, dead biomass, moisture content and SLA explained variability of flammability in grasses ($p \leq 0.05$; Fig. 2) and SLA for shrubs ($p = 0.02$, Fig. 2), while morphophysiological traits did not influence flammability in forbs. The PCA axes accounted for 80% of explanation and showed a clear separation between grasses and the other groups. Grasses flammability was mostly influenced by dead biomass, while forbs and shrubs flammability were more influenced by moisture content (Fig. 3).

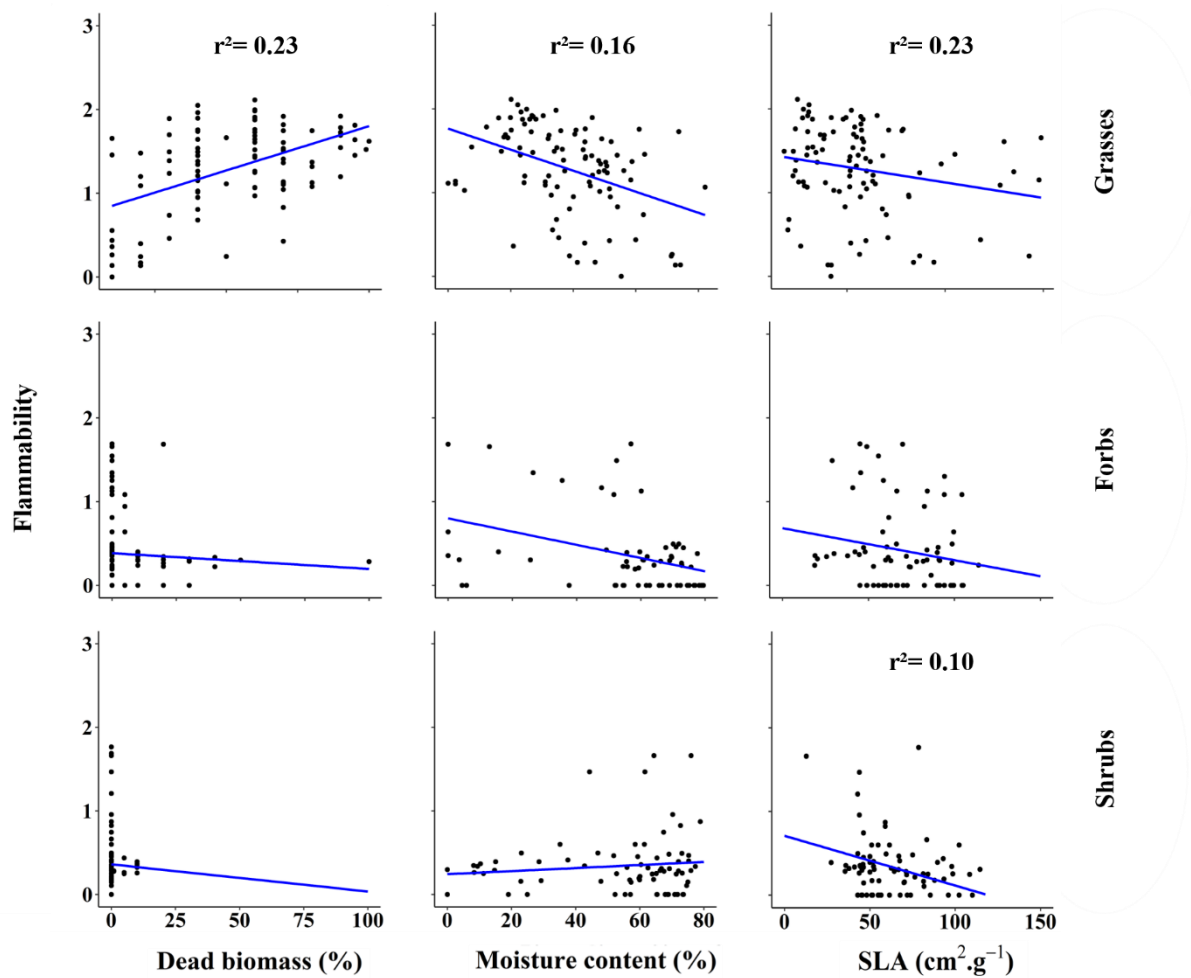


Figure 2: Linear regressions between morphophysiological traits (dead biomass, moisture content and SLA) and flammability for each growth form (grasses, forbs and shrubs). Species were sampled in open savannas in Central Brazil.

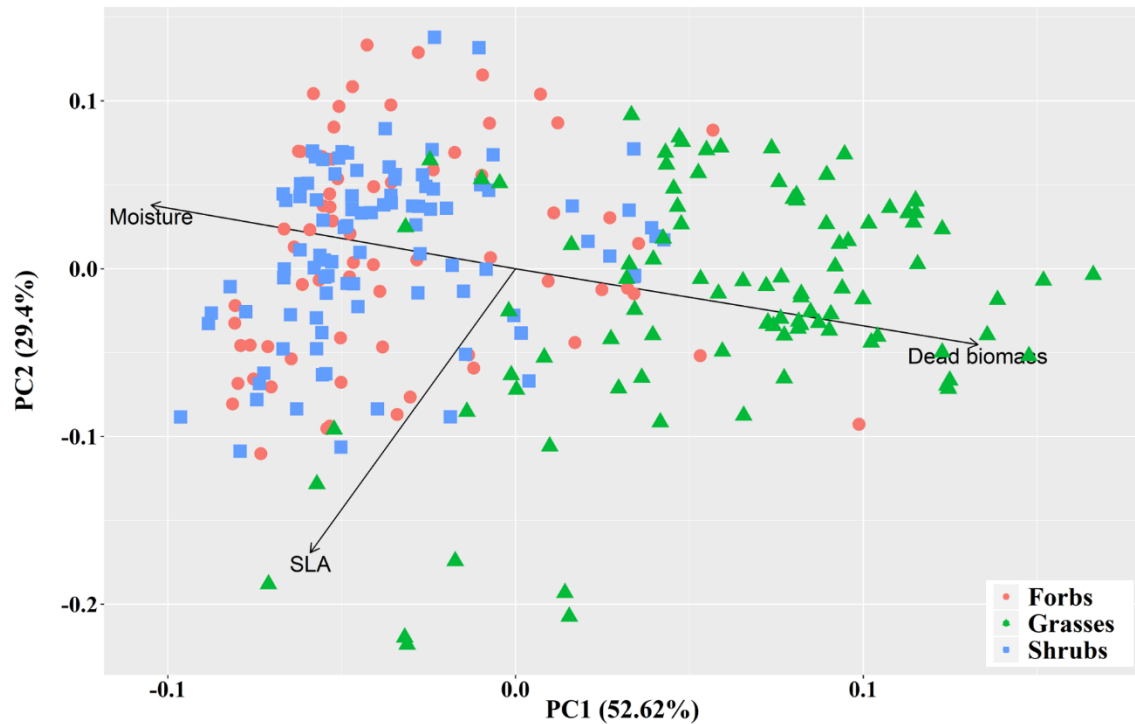


Figure 3: Principal Component Analysis (PCA) of morphophysiological traits of different 15 species from different growth form (grasses, forbs and shrubs) sampled in open savannas in Central Brazil.

Discussion

Grasses are driving the system flammability, contributing for a seasonal flammable gradient for open areas in the Cerrado. In the middle of dry season, grasses showed the highest flammability, increased by the percentages of dead biomass and moisture content, which were the main flammability influencers in savanna environments. Indeed, despite of the richness of forbs and shrubs in the Cerrado open areas (Coutinho, 1982), they are not influencing the system flammability, as they were not flammable.

Flammability variability occurred due to the seasonality, that is a determinant factor of savanna ecosystems (Archibald et al., 2013). Seasonality acts structuring the plant community and influencing the rainfall regime, which determine water availability in the soil (Grace, José, & Meir, 2006; Rossatto, Silveira Lobo Sternberg, & Franco, 2013). This variation between wet and dry season occurs because the wet period provides high- water availability, promoting an increasing in biomass production, besides keeping the grass species green and with high water balance (Oliveira et al., 2005; Silva & Klink, 2001). Even during the wet season, grasses were still more flammable than the other growth forms. On the other hand, forbs and shrubs were not affected by seasonality and always showed low flammability, mostly because their amount of dead biomass and moisture content did not vary among seasons.

Differences in moisture content and dead biomass among grasses, forbs and shrubs occur due the capacity of plants to absorb water from the soil and, mostly during the dry period, when water is scarce in the first soil horizon of open savannas (Castro & Kauffman, 1998; Oliveira et al., 2005). The root systems of these groups can contribute understanding why grasses lose moisture and convert the live in dead biomass, while forbs and shrubs did not show these changes (Castro & Kauffman, 1998; Oliveira et al., 2005). Grasses are composed by shallow-rooted systems, and follow the rainy cycle to produce the above biomass (Oliveira et al., 2005; Rossatto et al., 2013). Although forbs and shrubs share the same soil horizon with grasses, they can reach intermediate soils to reach water and resources, mostly during the dry period, when the competition by water is higher with grasses (Oliveira et al., 2005; Pivovarov et al., 2019; Rossatto et al., 2013). Thus, forbs and shrubs can keep the same moisture conditions over the seasons (Rossatto et al., 2013), while grasses reduce the moisture content producing amounts of dead biomass, that directly influence the flammability of the system.

In the Cerrado, grasses are responsible for 78% of the biomass productivity (Batmanian & Haridasan, 1985), and areas of open savannas have 80% of the soil covered by grasses (Coutinho, 1982). Thus, this group influence the fire regime, due to the accumulation of fast-flammable biomass able to burn during the fire season (Pausas et al., 2017). Moreover, grasses can retain the dead leaves for long periods (He, Lamont, & Downes, 2011), and due to their plant architecture, grasses tend to be well-aerated fuels, which can facilitate the oxygen aeration in the tussocks and the combustion during the burning process (Bowman et al., 2014; Setterfield, Rossiter-Rachor, Hutley, Douglas, & Williams, 2010). In addition, some fire-prone ecosystems showed species with high SLA being more flammable (Bowman et al., 2014), but we found a decrease in specific leaf area for grass species during the dry season. Grasses just showed high SLA during the rainy season, when SLA exerts a significant impact on productivity (Garnier, Shipley, Roumet, & Laurent, 2001). On the other hand, forbs and shrubs showed higher values of SLA in all seasons, due to large and thick leaves, being thus, less flammable (Pausas et al., 2017).

Therefore, we conclude that the presence of grasses in the system is crucial to enhance the system capacity to burn, especially during the dry season. The seasonality plays an important role on the variability of dead biomass percentage and moisture content of grasses, which are considered strong flammability influencers in savanna ecosystems. The presence of fire in the community enhances the herbaceous species, even forbs and shrubs, affecting their fitness (Zirondi et al. in prep; Pausas et al., 2017). Thus, if the grass composition is affected by changes in the physiognomy structure due to the absence of fire, for example, the flammability

will also be changed, impacting all the herbaceous groups, that are not flammable and need the grass presence to burn and persist in the fire-prone community.

Acknowledgments

The authors thank the (FAPESP 2015/06743-0) for financial support. VZ received grant from Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP 2017/09914-6) and AF received productivity grant from Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq 303988/2018-5). The authors also thank the Fundação Grupo o Boticário for permits and staff support (W. Fonseca, A. Terra, G. Berberino, R. Almeida, A. Figueredo and S. Borges) and H. Zironi, G. Damasceno C. A. Rodrigues, M. Dairel, G. Chiari, J. Teixeira, M. Chiminazzo and A. Bombo for helping during the field work experiments.

References

- Anderson, H. E. (1970). Forest fuel ignitibility. *Fire Technology*, 6(4), 312–319. doi: 10.1007/BF02588932
- Antonelli-Filho, R. (2011). Plano de Manejo da Reserva Natural Serra do Tombador, Cavalcante-Goiás, 361–377.
- Archibald, S., Lehmann, C. E. R., Gómez-dans, J. L., & Bradstock, R. a. (2013). Defining pyromes and global syndromes of fire regimes. *PNAS*, 110(16), 6442–6447. doi: 10.1073/pnas.1211466110/- /DCSupplemental.www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1211466110
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48. doi:10.18637/jss.v067.i01.
- Batmanian, G. J., & Haridasan, M. (1985). *Primary production and accumulation of nutrients by the ground layer community of cerrado vegetation of central Brazil*. Retrieved from <https://link.springer.com/content/pdf/10.1007%2FBF02197500.p>
- Bond, W. J. (2005). Large parts of the world are brown or black : A different view on the ‘Green World’ hypothesis. *Journal of Vegetation Science*, 16, 261–266.
- Bond, W. J., & Van Wilgen, B. W. (1996). Fire and plants. *Population and Community Biology Series*, 14. Chapman & Hall. London, UK Bowman, D. M. J. S., French, B. J., & Prior, L. D. (2014). Have plants evolved to self-immolate? *Frontiers in Plant Science*, 5, 590. doi: 10.3389/fpls.2014.00590
- Castro, E. A., & Kauffman, J. B. (1998). Ecosystem structure in the Brazilian Cerrado: a vegetation gradient of aboveground biomass, root mass and consumption by fire. *Journal*

- Tropical Ecology*, 14, 263–283.
- Coutinho, L. M. (1978). O conceito de cerrado. *Revista Brasileira de Botanica*, 1, 17–23.
- Coutinho, L. M. (1982). Ecological effects of fire in Brazilian Cerrado. *Ecology of Tropical Savannas*. Springer International Publishing. Berlin, Germany.
- Daibes, L. F., Gorgone-Barbosa, E., Silveira, F. A. O., & Fidelis, A. (2018). Gaps critical for the survival of exposed seeds during Cerrado fires. *Australian Journal of Botany*, 66(2), 116. doi: 10.1071/bt17098
- Fidelis, A., Fernanda, M., & Pivello, V. R. (2013). Above- and below-ground biomass and carbon dynamics in Brazilian Cerrado wet grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 24, 356–364. doi: 10.1111/j.1654-1103.2012.01465.x
- Fidelis, A., Rosalem, P., Zanzarini, V., Camargos, L. S., & Martins, A. R. (2019). From ashes to flowers: a savanna sedge initiates flowers 24 h after fire. *Ecology*, 100(5), doi: e02648. doi: 10.1002/ecy.2648
- Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C., & Laurent, G. (2001). A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology*, 15(5), 688–695. doi: 10.1046/j.0269-8463.2001.00563.x
- Gill, A. M., & Moore, P. H. R. (1996). *Ignitability of leaves of Australian plants*. Canberra: CSIRO.
- Gill, A. M., & Zylstra, P. (2005). Flammability of Australian forests. *Australian Forestry*, 68(2), 87–93. doi: 10.1080/00049158.2005.10674951
- Govender, N., Trollope, W. S. W., & Van Wilgen, B. W. (2006). The effect of fire season, fire frequency, rainfall and management on fire intensity in savanna vegetation in South Africa. *Journal of Applied Ecology*, 43(43), 748–758. doi: 10.1111/j.1365-2664.2006.01184.x
- Grace, J., José, J., & Meir, P. (2006). Productivity and carbon fluxes of tropical savannas. *Journal of Biogeography*, 33(3), 387–400. doi: 10.1111/j.1365-2699.2005.01448.x
- He, T., Lamont, B. B., & Downes, K. S. (2011). Banksia born to burn. *New Phytologist*, 191(1), 184–196. doi: 10.1111/j.1469-8137.2011.03663.x
- Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P. (2008). Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal* 50(3), 346–363.
- Jaureguiberry, P., Bertone, G., & Díaz, S. (2011). Device for the standard measurement of shoot flammability in the field. *Austral Ecology*, 36, 821–829. doi: 10.1111/j.1442-9993.2010.02222.x
- 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. doi: 10.1016/J.TPLANTS.2011.04.002
- Keeley, J. E., & Rundel, P. W. (2005). Fire and the Miocene expansion of C4 grasslands. *Ecology Letters*, 8(7), 683–690. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00767.x
- Klink, C. a., & Machado, R. B. (2005). Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology*, 19(3), 707–713. doi: 10.1111/j.1523-1739.2005.00702.x
- Lehmann, C. E. R., Anderson, T. M., Sankaran, M., Higgins, S. I., Archibald, S., Hoffmann, W. a, ... Bond, W. J. (2014). Savanna vegetation-fire-climate relationships differ among continents. *Science (New York, N.Y.)*, 343(6170), 548–552. doi: 10.1126/science.1247355
- Lenth, R. V. (2016). Least-Squares Means: The R Package lsmeans. *Journal of Statistical Software*, 69(1), 1–33. doi:10.18637/jss.v069.i01
- Oksanen, J. F., Blanchet, G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., Wagner, H. (2018). *vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-3.*
<https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Oliveira, R. S., Bezerra, L., Davidson, E. A., Pinto, F., Klink, C. A., Nepstad, D. C., & Mo, A. (2005). Deep root function in soil water dynamics in cerrado savannas of central Brazil. *Functional Ecology*, 19(4), 574–581. doi: 10.1111/j.1365-2435.2005.01003.x
- 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. doi: 10.1016/j.tree.2014.02.004
- Pausas, J. G., Keeley, J. E., & Schwilk, D. W. (2017). Flammability as an ecological and evolutionary driver. *Journal of Ecology*, 105(2), 289–297. doi: 10.1111/1365-2745.12691
- Pérez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Cornelissen, J. H. C. (2013). New Handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. In *Australian Journal of Botany* (Vol. 61). doi: <http://dx.doi.org/10.1071/BT12225>
- Pivovarovoff, A. L., Emery, N., Sharifi, M. R., Witter, M., Keeley, J. E., Rundel, P. W. (2019). The Effect of Ecophysiological Traits on Live Fuel Moisture Content. *Fire*, 2(2), 28. doi: 10.3390/fire2020028
- Ratter, J., Ribeiro, J., & Bridgewater, S. (1997). The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany*, 80, 223–230.

- Rissi, M. N., Baeza, M. J., Gorgone-Barbosa, E., Zupo, T., & Fidelis, A. (2017). Does season affect fire behaviour in the Cerrado? *International Journal of Wildland Fire*, 26(5), 427–433. doi: 10.1071/WF14210
- Rodrigues, C.A., Zironi, H.L., Fidelis, A., 2019. Fire frequency affects fire behavior in open savannas in the Cerrado. In preparation article.
- Rossatto, D. R., da Silveira Lobo Sternberg, L., & Franco, A. C. (2013). The partitioning of water uptake between growth forms in a Neotropical savanna: Do herbs exploit a third water source niche? *Plant Biology*, 15(1), 84–92. doi: 10.1111/j.1438-8677.2012.00618.
- Sanchez, G. (2012). plsdepot: Partial Least Squares (PLS) Data Analysis Methods. *R package version 0.1.17*. <https://CRAN.R-project.org/package=plsdepot>
- Sanchez, G., Trinchera, L., Russolillo, G. (2017). plspm: Tools for Partial Least Squares Path Modeling (PLS-PM). *R package version*.
- Scholes, R. J., & Archer, S. R. (1997). Tree- grass interactions in savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28, 517–544.
- Setterfield, S. A., Rossiter-Rachor, N. A., Hutley, L. B., Douglas, M. M., & Williams, R. J. (2010). Turning up the heat: the impacts of *Andropogon gayanus* (gamba grass) invasion on fire behaviour in northern Australian savannas. *Diversity and Distributions*, 16(5), 854–861. doi: 10.1111/j.1472-4642.2010.00688.x
- Silva, D. A., & Klink, C. A. (2001). Dinâmica de foliação e perfilhamento de duas gramíneas C4 e uma C3 nativas do Cerrado. *Revista Brasileira de Botânica*, 24(4), 441–446. doi: 10.1590/s0100-84042001000400010
- 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. doi: 10.1073/pnas.0903410106
- Simpson, K. J., Ripley, B. S., Christin, P. A., Belcher, C. M., Lehmann, C. E. R., Thomas, G. H., & Osborne, C. P. (2016). Determinants of flammability in savanna grass species. *Journal of Ecology*, 104(1), 138–148. doi: 10.1111/1365-2745.12503
- Vu, V. Q. (2011). ggbiplot: A ggplot2 based biplot. *R package version 0.55*. <http://github.com/vqv/ggbiplot>
- Whelan, R. J. (2006). *The ecology of fire – Developments since 1995 and outstanding questions*.
- Wickham, H. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag, New York, 2016.

Williams, R. J., Muller, W. J., Wahren, C. H., Setterfield, S. A., & Cusack, J. (2003). Fire in tropical savannas: the Kapalga experiment. (A. N. Andersen, R. J. Williams, & G. D. Cook, eds).Springer.

Supplementary information

Table S1: Species list sampled for flammability and morphophysiological traits measurements. Species were collected at Reserva Natural Serra do Tombador, Cavalcante, Goiás, Brazil.

Growth form	Family	Species
Grass	Poaceae	<i>Aristida setifolia</i> Kunth
Grass	Poaceae	<i>Axonopus aureus</i> P.Beauv.
Grass	Poaceae	<i>Mesosetum ferrugineum</i> (Trin.) Chase
Grass	Poaceae	<i>Mesosetum loliiforme</i> (Steud.) Hitchc.
Grass	Poaceae	<i>Oncorachis ramosa</i> (Zuloaga & Soderstr.) Morrone & Zuloaga
Forb	Bignoniaceae	<i>Anemopaegma arvense</i> (Vell.) Stellfeld ex De Souza
Forb	Euphorbiaceae	<i>Euphorbia potentilloides</i> Boiss.
Forb	Lamiaceae	<i>Hyptis remota</i> Pohl ex Benth.
Forb	Asteraceae	<i>Ichthyothere hirsuta</i> Gardner
Forb	Convolvulaceae	<i>Ipomoea fiebrigii</i> O'Donell
Shrub	Moraceae	<i>Brosimum gaudichaudii</i> Trécul
Shrub	Fabaceae	<i>Chamaecrista claussenii</i> (Benth.) H.S.Irwin & Barneby
Shrub	Fabaceae	<i>Chamaecrista ochrosperma</i> (H.S.Irwin & Barneby) H.S.Irwin
Shrub	Lamiaceae	<i>Medusantha mollissima</i> (Benth.) Harley & J.F.B.Pastore
Shrub	Acanthaceae	<i>Ruellia nitens</i> Lindau



Figure S1: **A)** Equipment for flammability traits measurements built based on *Jaureguiberry et al. 2011*. The device consisted of an 85×60 cm barrel cut in half and arranged horizontally on four long metal legs. The barrel was open at the front and closed at the back for wind protection. Samples were arranged on a grill and placed horizontally to be heated by a burner located beneath the grill. **B)** An equipment views during the flammability traits measurements.

Grass traits variability influences flammability in open savannas in the Cerrado

Vagner Zanzarini^{a*} (ORCID: 0000-0001-9418-651X) & Alessandra Fidelis^a (ORCID 0000-0001-9545-2285)

^a Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Lab of Vegetation Ecology, Avenida 24-A 1515, 13506-900, Rio Claro, Brazil

*author for correspondence: vagner.zanzarini@unesp.br

Manuscript to be submitted to New Phytologist

Abstract

- C4 grasses widespread throughout the tropical grassy biomes, replacing C3 grass systems. This phenomenon consistently changed the fire occurrence and regime, due to the new species composing these environments. In open savanna, as in the Cerrado, grasses are the most important component herbaceous layer, strongly influencing the flammability of system, mostly due to flammable traits such as biomass quantity and moisture content. Therefore, we aimed to investigate how grass traits variability is influencing the flammability of open savannas in the Cerrado and which are the plant traits driving this pattern among species.
- We collected and measured flammability (maximum temperature, burning rate and burnt biomass) and plant traits (dead biomass, moisture content and specific leaf area) of 21 grass species, from open areas of Cerrado during the dry season.
- Our results showed that grasses burn differently, showing a variability in their plant traits, mostly in the amount of dead biomass, which strongly drove this pattern.
- Therefore, variability among grass flammability is necessary to maintain the characteristics of an open system, because they can help burning non-flammable species, besides spread the fire in the community, influencing the fire behavior.

Key-words: fire- prone ecosystems, flammable traits, grasslands, plant flammability

Introduction

Since the late Miocene, climate has changed environmental conditions, contributing to the expansion of C4 grasslands, replacing C3 systems across the tropical and subtropical regions of the world (Keeley & Rundel, 2005). This event also changed the fire occurrence and frequency due to the new type of species composing the systems. These species had traits related to the local environmental conditions, such as high temperatures and sunlight, enhancing thus, the productivity (Cerling *et al.*, 1993; Edwards *et al.*, 2010). In addition, the presence of two marked seasons – wet and dry – played an important role on the fuel load of these tropical regions, because it enabled biomass to increase and be able to be consumed by fire (Keeley & Rundel, 2005; Karp *et al.*, 2018). Since this period, fire has played an important role on tropical grassland systems, influencing plant groups replacement, being responsible to maintain areas open and contributing to plant community composition and evolution (Edwards *et al.*, 2010; Karp *et al.*, 2018).

Nowadays, tropical grassy biomes cover about 20% of the global land surface and play a key role for ecosystem services and world climate (Parr *et al.*, 2014). Grassy biomes need special attention because they are responsible for 30% of the terrestrial productivity and store about 15% of the carbon on Earth, being important systems to control the global carbon cycle (Scholes & Archer, 1997; Parr *et al.*, 2014). Besides, these areas represent annually 85% of the global land area burnt, due to high frequencies of fire (Parr *et al.*, 2014; Pausas *et al.*, 2017). This fire recurrence is influenced by the species present in the community, which retain flammable traits selected by fire over the evolutionary time (Bond & Van Wilgen, 1996) and are intensified by interactions between plant community and environmental factors (Anderson, 1970; Mutch, 1970; Whelan, 2006; Keeley *et al.*, 2011; Pausas *et al.*, 2017). Therefore, the combination of all these components directly affect fire-prone ecosystem flammability (Anderson, 1970; Pausas *et al.*, 2017)

Biomass quantity and moisture content of species are important traits to consider in fire-prone environments, because they can modify the combustion and fire spread, besides the burning time (Simpson *et al.*, 2016; Pausas *et al.*, 2017). Different growth forms, as well as the chemical characteristics of their leaves can also have different contributions to increase or decrease flammability (Schwilk, 2003; Pausas *et al.*, 2016). In open savannas, for example, some Poaceae lineages are considered the most flammable groups, having great accumulation of fine and well-aerated fuels, enhancing their ignition and combustion spread throughout a fire event (Bowman *et al.*, 2014; Simpson *et al.*, 2016). However, in an African forest-savanna gradient, the grass composition – mediated by the tree canopy cover – changed the system

flammability (Cardoso *et al.*, 2018). Low flammability species decreased fire temperature and intensity, even though they had high quantities of biomass, and as a consequence, trees with dormant canopy buds in the woody system were not affected (Cardoso *et al.*, 2018). Therefore, differences in flammability of grasses drove tree survival.

Herbaceous species are the most abundant component in plant communities of grassland areas and thus, an investigation of their flammability traits and variability among species is crucial to understand how fire spread and burn in these fire-prone ecosystems (Ripley *et al.*, 2010; Simpson *et al.*, 2016), as the Cerrado. One of these flammable systems is the tropical savanna with the highest plant diversity in the world, having open physiognomies with almost 80% of grass cover, which is the most important group composing the fuel load (Coutinho, 1978; Klink and Machado, 2005; Ratter *et al.*, 1997; Rissi *et al.*, 2017; Rodrigues *et al.*, in prep.).

Fire presence in the Cerrado is recorded since ca. four million years B.P., shaping the landscape and vegetation (Simon *et al.*, 2009). In open areas (such as *campo sujo*), fires propagate fast, with low-height flames and occurring mostly after the middle of dry season, when dead biomass is sufficiently accumulated and dry (Rissi *et al.*, 2017). Combustion efficiency is high (>85%), consuming all the herbaceous layer, composed essentially by grasses, but also small shrubs and forb species (Coutinho, 1978; Rissi *et al.*, 2017; Rodrigues *et al.*, in prep.).

We sampled 21 species of grasses in open savannas of the Cerrado, which have a high number of grass species, addressing flammability and plant traits measurements with the entire individual. Thus, our study focused on two main questions: (1) Do differences in species traits influence flammability variability among grasses? (2) Which are the plant traits driving these variability patterns across species? We expect that flammability traits will vary among species, mostly due to differences in dead biomass accumulation and moisture content of each species, showing an interspecific variability in flammability among them.

Material and methods

Study area

All individuals were sampled in two protected areas of Cerrado open savannas (*campo sujo*), in a tropical climate with two marked seasons (wet and dry season) (Zanchetta *et al.*, 2006; Antonelli-Filho, 2011). The Reserva Natural Serra do Tombador (RNST, 47° 45–51'W and 13° 35–38'S, 8900 ha), is located in Central Brazil with altitude between 560 – 1118 m above sea level and precipitation between 1500 – 1750 mm (Antonelli-Filho, 2011). The

Estação Ecológica de Itirapina (EEI, 47° 51'–48° 00' W and 22°11'–22° 15' S, Southeastern Brazil), has a total area of 2300 ha, with altitude ranging from 710 – 830 m above sea level and an average annual precipitation of 1459 mm (Zanchetta *et al.*, 2006).

The individuals sampled at the RNST were collected in areas excluded from fire for 3 years. The area has a continuum species-rich herbaceous layer mostly composed by grass species, with sparse shrubs and forbs. On the other hand, at the EEI, species were sampled in areas with more than 10 years since last fire, having different grass species from the RNST and lower species richness.

Methods

We sampled a total of 21 grass species of different genus, that were dominant according to their abundance and occurrence in each study site: 16 species at RNST and 5 species at EEI (Table S1). All species sampled were C4 grasses, except *Echinolaena inflexa*, which is a C3 grass, collected at RNST. Species were collected in the middle of dry season and all individuals sampled were adults. Ten individuals/species were randomly collected in the field for each species and placed in plastic bags to keep the moisture conditions. When the individuals had inflorescences, these parts were removed. After that, we separated five individuals to measure flammability traits and five individuals to measure plant traits, at the same day.

Using an equipment for flammability experiments (Fig. S1), we measured the following flammability traits during the burning process: maximum temperature (**MT**, °C), burning rate (**BR**, cm/s), and percentage of burnt biomass (**BB**, %). Based on these variables, we calculate the overall flammability for each individual to obtain values of flammability, which varies from 0 (no flammability) to 3 (maximum flammability) (Jaureguiberry *et al.*, 2011; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013).

For the plant traits, the biomass of each individual was sorted into live and dead material already in the field, and the fresh biomass (g) of each part was weighed. Moreover, we collected three leaves per individual to measure leaf area (LA), using the Li-cor 3000. All samples were taken to the laboratory and the dry weight (g) of live and dead biomass, moisture content (%), biomass ratio (%) and specific leaf area (SLA, cm².g⁻¹) of each individual were measured. Samples were dried in constant temperature of 80°C for 48 hours and weighted (g). Then, we calculated percentage of live and dead biomass (%), and the total moisture content (%). Leaves used to measure LA were dried following the same procedure described above and weighted (g), obtaining SLA. All plant traits were measured following Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013) protocols.

Statistical analysis

Generalized Linear Models (GLM) with Gaussian distribution were performed to analyze the flammability variability among grass species, using the overall flammability as response variable.

To analyze which plant trait most influenced flammability, we built GLMMs with Gaussian distribution with single (moisture content, specific leaf area and dead biomass percentage) and combined variables (specific leaf area + live biomass percentage and moisture content + dead biomass percentage), considering species as a random effect. A model with all the variables together was also included in the analysis. The model's selection was performed using the Akaike's information criterion for small sample sizes (AICc), comparing the ΔAICc and Akaike weights (wAICc).

All analyses were conducted using the R Studio Program (R Development Core Team 2018), using the following packages: lme4 (Bates *et al.*, 2015), Multcomp (Hothorn *et al.*, 2008) and ggplot2 (Wickman, 2016).

Results

Overall, flammability significantly varied among grass species ($p < 0.0001$; Fig. 1). *Elionurus muticus* showed the highest flammability (2 ± 0.16 ; Fig. 1), while *Paspalum* sp. had the lowest (0.45 ± 0.18 ; Fig. 1). *Trachypogon spicatus* reached the highest temperature ($512.4 \pm 35.33^\circ\text{C}$; Fig. 2), while *Echinolaena inflexa* had the lowest one ($70.94 \pm 23.79^\circ\text{C}$; Fig. 2). Species such as *Aristida riparia*, *Anthraenantia lanata*, *Oncorachis ramosa* and *Elionurus muticus* showed high variability in their temperature (Fig. 2) and some species had their biomass 100% consumed by fire (e.g. *Arthropogon villosus*, *Elionurus muticus* and *Axonopus aureus*), while *Anthraenantia lanata* and *Paspalum* sp. were less than 15% consumed by fire during the measurements (Table S1).

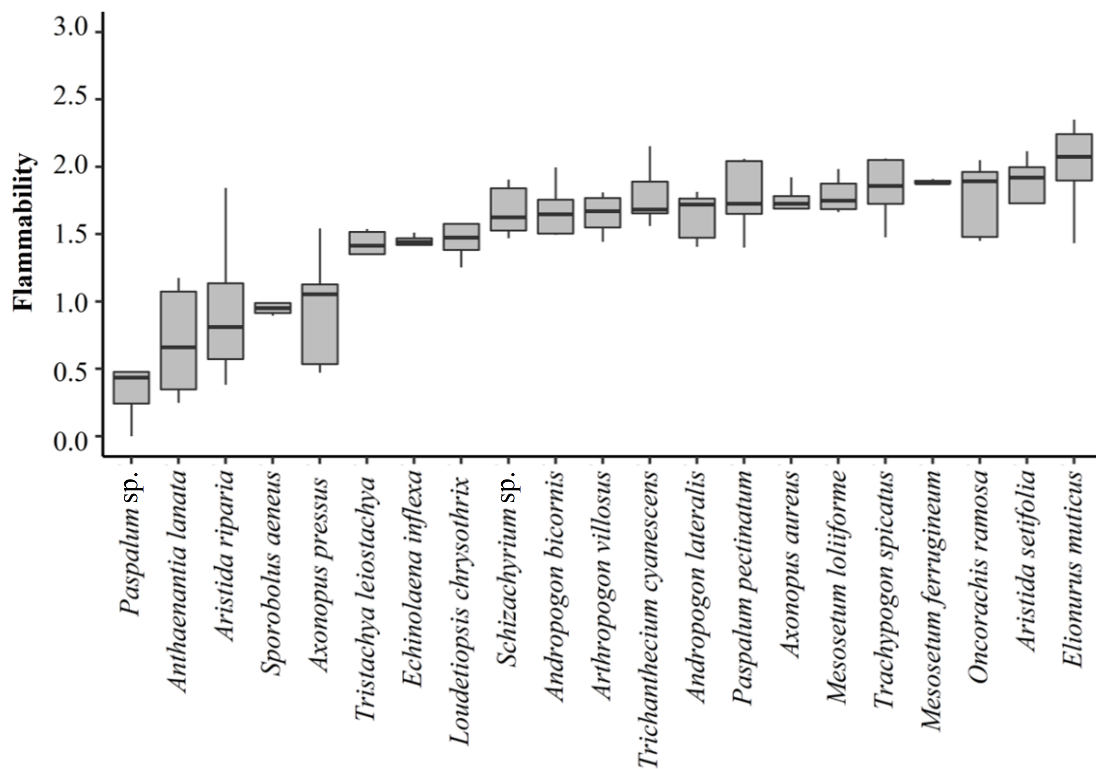


Figure 1: Overall flammability (0- no flammability; 3- maximum flammability), for each grass species collected in areas of *campo sujo* in central and southeastern Brazil.

Some species from sites where fire was excluded for 10 years, showed low temperatures during burning, e.g. *Loudetiopsis chrysotrix* ($138.6 \pm 26.15^\circ\text{C}$), *Sporobolus aeneus* ($119.2 \pm 21.12^\circ\text{C}$) and *Tristachya leiostachya* ($192.2 \pm 21.2^\circ\text{C}$; Fig. 2). These species also showed flammability lower than 1.5, while some species from areas where fire frequency was higher, temperatures were higher than 200°C and flammability higher than 1.6 (Fig. 2). Finally, moisture content varied from 9 – 58% among species.

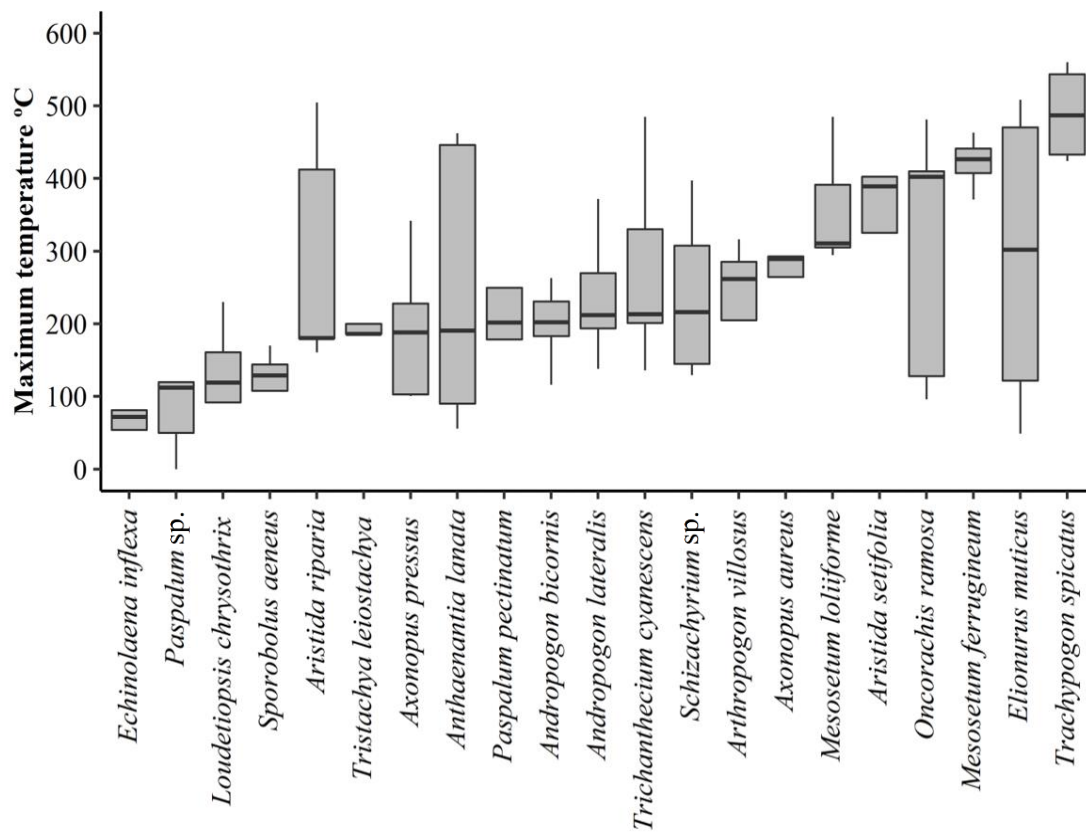


Figure 2: Maximum temperature (° C) reached during the burning experiments for each grass species collected in areas of *campo sujo* in central and southeastern Brazil.

In fact, dead biomass was the best model explaining flammability variability among grass species, accounting for 98% of the Akaike weights (Table 1). Species that reached the highest flammability (e.g. *Elionurus muticus*, *Mesosetum ferrugineum* and *Trachypogon spicatus*, Fig. 1) accumulated more than 50% of dead biomass in their tussocks, showing the relationship between flammability and dead biomass ($p < 0.05$; $R^2 = 0.55$; Fig. 3). On the other hand, moisture content and SLA were not good predictors to explain flammability (Table 1)

Table 1: Results from model selection between overall flammability and plant traits for grass species. ΔAICc , difference in AICc units between the model and the most parsimonious model of the candidate set (smallest ΔAICc value; the most parsimonious model is displayed in bold); $w\text{AICc}$, Akaike weight, indicates the relative probability of a given model being the best model out of those compared for the observed data.

Models	ΔAICc	$w\text{AICc}$
Dead biomass %	0.0	0.98
Moisture content	9.7	0.007
Specific leaf area	10.3	0.005
Moisture content + dead biomass %	12.2	0.002
Specific leaf area + live biomass %	12.8	0.001
All the variables	25.1	<0.001

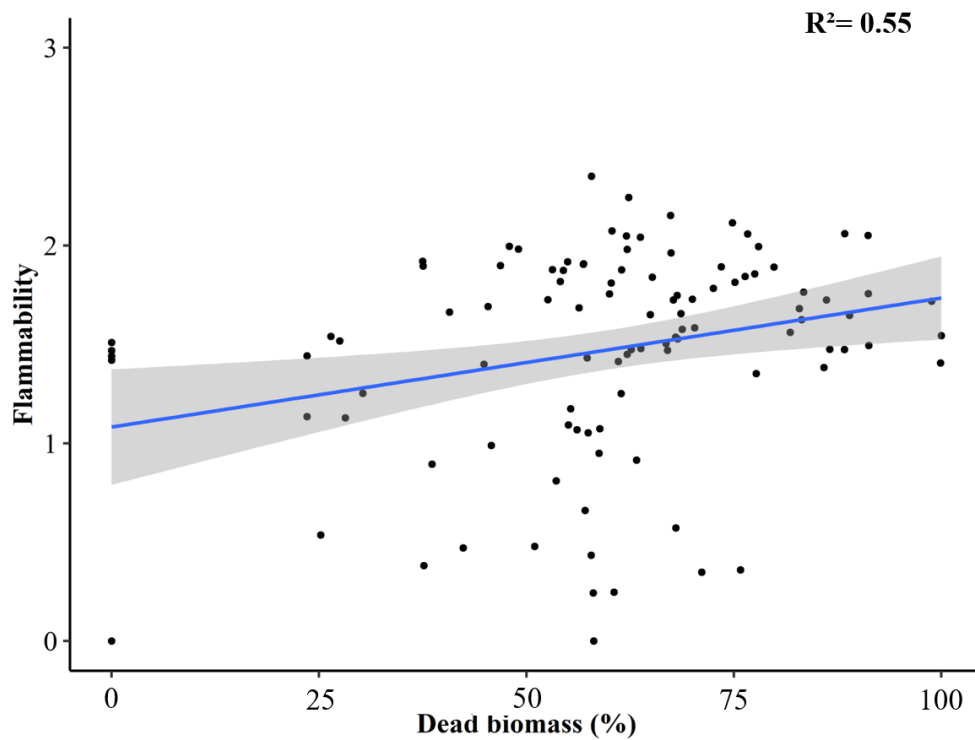


Figure 3: Flammability and dead biomass percentage regression of grass species collected in areas of *campo sujo* in central and southeastern Brazil.

Discussion

Not all grasses burn the same way. Our results showed high variability in flammability and plant traits among grass species of the Cerrado, which were driven mostly by differences in the amount of dead biomass, corroborating our hypothesis and suggesting that an interspecific approach needs to be considered. However, all variability of plant and flammability traits among grasses affect fire behavior, having fast-flammable species (Gagnon *et al.*, 2010), which can burn in a short period, spreading the fire and species that can sustain and propagate the flames. Thus, the variability of flammability among grasses is of great importance for fire to spread and to maintain the flammability of the system.

Herbaceous community in open savannas of Cerrado are mostly composed by grasses (Coutinho, 1982). Consequently, grasses are the most important functional group composing the fuel load in these areas (Rissi *et al.*, 2017; Rodrigues *et al.*, in prep.), exerting an important role on system flammability and, consequently, on fire regime and occurrence (Bowman *et al.*, 2014). Thus, changes in fire behavior are directly influenced by the variability of flammable traits among species, as found in this study. *Trachypogon spicatus*, for example, burned above 500°C, despite its low biomass amount, igniting easily, but not sustaining fire for a long period. However, this species plays an important role on the flammability of the system as a whole, since once it is burning, it contributes to the spread and the burning of other species present in the same system with low ignition, but which is highly flammable and have enough biomass to sustain fire (e.g. *Arthropogon villosus*). Thus, we suggest that in the system is crucial to have species with different functions, such as the ones igniting fast to start the fire (*fire-ignitors*, e.g. *Trachypogon spicatus* and *Axonopous aureus*). Other species may not be ignitable, but possess enough biomass to sustain the fire (*fire-sustainers*, e.g. *Mesosetum ferrugineum* and *Elionurus muticus*). Moreover, it is also important to have species burning fast all their biomass, spreading the fire in the herbaceous layer (*fire-spreaders*, e.g. *Arthropogon villosus*) and species with low flammability, which can decrease the fire propagation (*fire-stoppers*, e.g. *Sporobolus aeneus*). Therefore, although grasses are the major component in the fuel load, they have different traits, which can result in different functions in the system during fire and thus, the identification of these different fire-strategies may help us to understand fire behavior in different systems.

Disturbance frequency affects fire regime and behavior, and these factors also influence species composition in the system (Whelan, 1995; Bond & Van Wilgen, 1996). Fire exclusion in open savannas leads to a greater accumulation of dead biomass (Zanzarini *et al.*, in prep.) and thus, changes in flammability. For example, species from the EEI where fire exclusion was longer than 10 years showed to have high amounts of dead biomass. However, temperatures

during fire and their overall flammability were low, being among the less flammable grasses in our study. Therefore, fire history may also influence flammability in the system and should be considered.

Accordingly, grass species showed differences in dead biomass percentage, which enhanced their flammability as found in this study. Grass species regenerate very quickly after fire and each species accumulate different amount of biomass over the dry season (Simpson *et al.*, 2016; Ripley *et al.*, 2018). Consequently, these species have different percentages of moisture content due to the biomass accumulation. Biomass accumulation and moisture are stronger influencers of flammability: species with higher dead biomass percentage and lower moisture content tend to be more flammable (Simpson *et al.*, 2016; Pausas *et al.*, 2017). Moreover, evolutionary history and phylogenetics lineages are important issues to consider in determining fire responses in savanna systems (Simpson *et al.*, 2016; Ripley *et al.*, 2018). Many species from Andropogoneae and Paniceae occur in frequently burned areas (Visser *et al.*, 2012; Ripley *et al.*, 2018). Andropogoneae species (e.g. *Elionurus muticus*) accumulate tannins, which retards the decomposition, increasing thus, biomass accumulation that can be easily burned when fire occurs (Ripley *et al.*, 2018). On the other hand, species from Chloridoideae (e.g. *Sporobolus aeneus*) lineage tend to occur in areas where fire has been excluded or infrequent (Visser *et al.*, 2012).

Flammability traits variability among species may interfere in plant combustibility, and also in the burning efficiency (Anderson, 1970), that is highly correlated with fire temperature reached during a burning process (Jaureguiberry *et al.*, 2011). Differences in temperature during fire could imply some competition strategies that each group of species possess to survivor or to regenerate after a fire event (Bond & Midgley, 1995). Some species can burn in high and lethal temperatures, for example, occasioning death of their neighbors and opening space for colonization after the disturbance, favoring their fitness (Bond & Midgley, 1995). Therefore, grass variability in plant and flammability traits can also influence plant dynamics post-fire, maintaining an open environment by excluding woody and/or non-resistant species, which may shade and affect the herbaceous layer.

Indeed, species consumption by fire may also influence strategies of regeneration in plants (Pausas *et al.*, 2017). Some grass species can protect their buds against fire, and therefore, resprout faster than species that are completely consumed (Gagnon *et al.*, 2010; Simpson *et al.*, 2016). Some of the study species were 100% consumed by fire, possibly because they had enough oxygen aeration in the tussocks (Schwilk, 2015; Wragg *et al.*, 2018) and due to their higher amounts of dead biomass, which sustained the flames, enabling the plant to be entirely

consumed (Simpson *et al.*, 2016). However, some species of this study, such as *Loudetiopsis chrysothrix*, *Sporobolus aeneus* and *Tristachya leiostachya*, despite possessing high amounts of biomass, did not have aerated but dense tussocks, which avoid the oxygen circulation. Thus, these species tend to show low flammability, contributing to changes in the fire behavior.

Therefore, the variability among grass flammability have a crucial importance, enhancing the flammable properties of open savannas and contributing to the burning efficiency, specially to the less or non-flammable species, which needs to be close to ignitable species to be able to burn. These burning strategies play an important role on species regeneration, which influence the post-fire competition among grasses. However, flammability measurements at the species level are strongly recommended when we develop experiments with herbaceous species, which are the most important vegetation component in grassland ecosystems (Simpson *et al.*, 2016) such as the grasses, which have a great contribution on flammability in the Cerrado open areas.

Acknowledgements

The authors thank the Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP 2015/06743-0) for financial support. VZ received financial support from FAPESP (2017/09914-6). Moreover, the authors also thank the Fundação Grupo o Boticário for staff support (W. Fonseca, A. Terra, G. Berberino, R. Almeida and S. Borges, R. Berberino and A. Figueredo) and H. Zirondi, C. A. Rodrigues, M. Dairel, G. Chiari, J. Teixeira, M. Chiminazzo and A. Bombo, for helping during the lab and field work experiments.

References

- Anderson HE. 1970.** Forest fuel ignitability. *Fire Technology* **6**: 312–319.
- Antonelli-Filho R. 2011.** Plano de Manejo da Reserva Natural Serra do Tombador, Cavalcante-Goiás. *Plano de Manejo da Reserva Natural Serra do Tombador, Cavalcante – GO*: 361–377.
- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S 2015.** Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48. doi:10.18637/jss.v067.i01.
- Bond WJ, Midgley JJ. 1995.** Kill thy neighbour: an individualistic argument for the evolution of flammability. *Jstor* **73**: 79–85.
- Bond WJ, Van Wilgen BW. 1996.** *Fire and plants*. London, UK.
- Bowman DMJS, French BJ, Prior LD. 2014.** Have plants evolved to self-immolate? *Frontiers in Plant Science* **5**: 590.
- Cardoso AW, Oliveras I, Abernethy KA, Jeffery KJ, Lehmann D, Edzang Ndong J, McGregor I, Belcher CM, Bond WJ, Malhi YS. 2018.** Grass Species Flammability, Not Biomass, Drives Changes in Fire Behavior at Tropical Forest-Savanna Transitions. *Frontiers*

in *Forests and Global Change* 1: 6.

Cerling TE, Wang Y, Quade J. 1993. Expansion of C4 ecosystems as an indicator of global ecological change in the late Miocene. *Nature* **361**: 344–345.

Coutinho LM. 1978. O conceito de cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* **1**: 17–23.

Coutinho LM. 1982. *Ecological effects of fire in brasilian Cerrado* (B. J. Huntley and BH Walker, Eds.). Berlin, Germany: Springer International Publishing.

Edwards EJ, Osborne CP, Strömberg CAE, Smith SA, Bond WJ, Christin PA, Cousins AB, Duvall MR, Fox DL, Freckleton RP, et al. 2010. The origins of C 4 Grasslands: Integrating evolutionary and ecosystem science. *Science* **328**: 587–591.

Gagnon PR, Passmore HA, Platt WJ, Myers JA, Paine CET, Harms KE. 2010. Does pyrogenicity protect burning plants? *Ecology* **91**: 3481–3486.

Hothorn T, Bretz F, Westfall P. 2008. Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal* 50(3), 346–363.

Jaureguiberry P, Bertone G, Díaz S. 2011. Device for the standard measurement of shoot flammability in the field. *Austral Ecology* **36**: 821–829.

Karp AT, Behrensmeyer AK, Freeman KH. 2018. Grassland fire ecology has roots in the late Miocene. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **115**: 12130–12135.

Keeley JE, Pausas JG, Rundel PW, Bond WJ, Bradstock RA. 2011. Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends in Plant Science* **16**: 406–411.

Keeley JE, Rundel PW. 2005. Fire and the Miocene expansion of C4 grasslands. *Ecology Letters* **8**: 683–690.

Klink C a., Machado RB. 2005. Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology* **19**: 707–713.

Mutch RW. 1970. Wildland Fires and Ecosystems--A Hypothesis. *Ecological Society of America* **51**: 1046–1051.

Parr CL, Lehmann CER, Bond WJ, Hoffmann WA, Andersen AN. 2014. Tropical grassy biomes: Misunderstood, neglected, and under threat. *Trends in Ecology and Evolution* **29**: 205–213.

Pausas JG, Alessio GA, Moreira B, Segarra-Moragues JG. 2016. Secondary compounds enhance flammability in a Mediterranean plant. *Oecologia* **180**: 103–110.

Pausas JG, Keeley JE, Schwilk DW. 2017. Flammability as an ecological and evolutionary driver. *Journal of Ecology* **105**: 289–297.

Pérez-Harguindeguy N, Diaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MSS, Cornwell WKK, Craine JMM, Gurvich DEE, et al. 2013. *New Handbook for standardized measurment of plant functional traits worldwide.*

Ratter J, Ribeiro J, Bridgewater S. 1997. The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany* **80**: 223–230.

Ripley B, Donald G, Osborne CP, Abraham T, Martin T. 2010. Experimental investigation of fire ecology in the C3 and C4 subspecies of *Alloteropsis semialata*. *Journal of Ecology* **98**: 1196–1203.

Ripley B, Visser V, Christin P, Archibald S, Ripley B, Visser V, Christin P, Archibald S, Martin T, Osborne C. 2018. Fire ecology of C3 and C4 grasses depends on evolutionary history and frequency of burning but not photosynthetic type. *Ecology* **96**: 2679–2691.

Rissi MN, Baeza MJ, Gorgone-Barbosa E, Zupo T, Fidelis A. 2017. Does season affect fire behaviour in the Cerrado? *International Journal of Wildland Fire* **26**: 427–433.

Rodrigues CA, Zironi HL, Fidelis A. Fire frequency affects fire behavior in open savannas in the Cerrado. In preparation.

Scholes RJ, Archer SR. 1997. Tree- grass interactions in savannas. *Annual review of ecology and systematics* **28**: 517–4.

Schwilk DW. 2003. Flammability Is a Niche Construction Trait: Canopy Architecture Affects

- Fire Intensity. *The American Naturalist* **162**: 725–733.
- Schwilk DW. 2015.** Dimensions of plant flammability. *New Phytologist* **206**: 486–488.
- Simon MF, Grether R, de Queiroz LP, Skema C, Pennington RT, Hughes CE. 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**: 20359–20364.
- Simpson KJ, Ripley BS, Christin PA, Belcher CM, Lehmann CER, Thomas GH, Osborne CP. 2016.** Determinants of flammability in savanna grass species. *Journal of Ecology* **104**: 138–148.
- Visser V, Woodward FI, Freckleton RP, Osborne CP. 2012.** Environmental factors determining the phylogenetic structure of C4 grass communities. *Journal of Biogeography* **39**: 232–246.
- Whelan RJ. 1995.** *The ecology of fire*. Cambridge University.
- Whelan RJ. 2006.** *The ecology of fire – Developments since 1995 and outstanding questions*.
- Wickham H. 2016.** *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag, New York.
- Wragg PD, Mielke T, Tilman D. 2018.** Forbs, grasses, and grassland fire behaviour (H Cornelissen, Ed.). *Journal of Ecology* **106**: 1983–2001.
- Zanchetta D, Silva CEF, Macedo-Reis C, Silva DA, Luca EF de, Fernandes F de S, Lutgens HD, Tannus JLS, Pinheiro L de S, Martins, Marcio Roberto Costa RS. 2006.** Plano de Manejo Integrado. 1ª revisão.
- Zanzarini V, Le Stradic S, Chiari G, Fidelis A.** Biomass and flammability of different old-growth grasslands according to fire history. In preparation.

Supplementary information

Table S2: Location, time since last fire, tussock size, dead biomass (%), maximum temperature (MT, °C), burning rate (BR, cm. s⁻¹) and burnt biomass (BB, %) of grass species (Mean±SE) collected in open savannas in Central (RNST) and Southeastern Brazil (EEI).

Subfamily	tribe	Species	Location	Last fire	Tussock size	Dead biomass	MT	BR	BB
Panicoideae	Andropogoneae	<i>Andropogon bicornis</i> L.	EEI	>10 years	Large	83	199±24.77	1±0.15	99±1
Panicoideae	Andropogoneae	<i>Andropogon lateralis</i> Nees	EEI	>10 years	Large	89	237.2±39.74	0.73±0.21	98±1.22
Panicoideae	Andropogoneae	<i>Elionurus muticus</i> (Spreng.) Kuntze	RNST	<3 years	Medium	57	352.56±107.77	1.16±0.42	100±0
Panicoideae	Andropogoneae	<i>Schizachyrium</i> sp.	RNST	<3 years	Medium	68	239.22±50.6	0.77±0.04	100±0
Panicoideae	Andropogoneae	<i>Trachypogon spicatus</i> (L.f.) Kuntze	RNST	<3 years	Small	86	512.4±35.33	0.28±0.08	88.6±4.89
Aristidoideae	Aristideae	<i>Aristida riparia</i> Trin.	RNST	<3 years	Medium	52	287.7±71.38	0.53±0.19	28±16.17
Aristidoideae	Aristideae	<i>Aristida setifolia</i> Kunth	RNST	<3 years	Small	65	335.9±80.1	0.72±0.07	81±19
Panicoideae	Panicaceae	<i>Trichanthecium cyanescens</i> (Nees ex Trin.) Zuloaga & Morrone	RNST	<3 years	Medium	76	273.15±61.52	0.93±0.01	100±0
Panicoideae	Paspaleae	<i>Anthaenantha lanata</i> (Kunth) Benth.	RNST	<3 years	Medium	61	249.06±86.71	0.44±0.06	13.2±4.21
Panicoideae	Paspaleae	<i>Arthropogon villosus</i> Nees	RNST	<3 years	Medium	54	228.8±53.11	0.75±0.13	100±0
Panicoideae	Paspaleae	<i>Axonopus aureus</i> P. Beauv.	RNST	<3 years	Small	62	292.82±38.49	0.69±0.05	100±0
Panicoideae	Paspaleae	<i>Axonopus pressus</i> (Steud.) Parodi	RNST	<3 years	Medium	36	192.3±44.78	0.63±0.11	40±14.4
Panicoideae	Paspaleae	<i>Echinoalaena inflexa</i> (Poir.) Chase	RNST	<3 years	Small	0	70.94±23.79	0.7±0.18	80±20
Panicoideae	Paspaleae	<i>Mesosetum ferrugineum</i> (Trin.) Chase	RNST	<3 years	Large	53	421.84±15.58	0.49±0.08	100±0
Panicoideae	Paspaleae	<i>Mesosetum loliiforme</i> (Hochst.) Chase	RNST	<3 years	Medium	54	357.26±36.26	0.55±0.04	100±0
Panicoideae	Paspaleae	<i>Oncorachis ramosa</i> (Zuloaga & Soderstr.) Morrone & Zuloaga	RNST	<3 years	Medium	66	303.56±79.51	0.73±0.05	100±0
Panicoideae	Paspaleae	<i>Paspalum pectinatum</i> Nees	RNST	<3 years	Small	64	219.88±60.23	1.14±0.25	100±0
Panicoideae	Paspaleae	<i>Paspalum</i> sp.	RNST	<3 years	Small	56	149.28±81.76	0.39±0.11	6.2±3.6
Panicoideae	Tristachyideae	<i>Loudetiopsis chrysanthrix</i> (Nees) Conert	EEI	>10 years	Large	62	138.6±26.15	0.9±0.21	98±2
Panicoideae	Tristachyideae	<i>Tristachya leiostachya</i> Nees	EEI	>10 years	Large	58	192.2±21.2	0.42±0.05	91±7.81
Chloridoideae	Zoysieae	<i>Sporobolus aeneus</i> (Trin.) Kunth	EEI	>10 years	Large	54	119.2±21.12	0.42±0.1	65±8.94



S1: A) Equipment for flammability traits measurements built based on *Jaureguiberry et al. 2011*. The device consisted of an 85×60 cm barrel cut in half and arranged horizontally on four long metal legs. The barrel was open at the front and closed at the back for wind protection. Samples were arranged on a grill and placed horizontally to be heated by a burner located beneath the grill. **B)** An equipment views during the flammability traits measurements.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O Cerrado é caracterizado por possuir um gradiente de fitofisionomias desde áreas campestres, savânicas a florestais (Coutinho, 1982). As fisionomias savânicas do Cerrado, como o campo sujo, possuem um rico estrato herbáceo com espécies de gramíneas, herbáceas e arbustos (Coutinho, 1982; Furley, 1999). As gramíneas são responsáveis por 78% da produtividade dessas áreas (Batmanian and Haridasan, 1985), cobrindo 80% da vegetação (Coutinho, 1982), além de serem o principal componente do material combustível, contribuindo para uma eficiência de combustão de 89% (Rissi et al., 2017; Rodrigues et al., in prep.).

O fogo é um dos fatores ecológicos mais importantes para as vegetações savânicas, como o Cerrado (Fig. 1), pois, atua na seleção de espécies, influenciando assim, a montagem das comunidades vegetais (Bond and Van Wilgen, 1996; Coutinho, 1982; Simon et al., 2009). Além do fogo, fatores ambientais como a sazonalidade também atuam sobre estas vegetações, devido às mudanças no regime de pluviosidade ao longo do ano (Archibald et al., 2013). Assim sendo, tais mudanças ambientais entre as estações, como a queda na precipitação, faz com que as espécies que possuam estruturas radiculares mais superficiais sejam impactadas, convertendo sua biomassa viva em morta, além de diminuir sua porcentagem de umidade (Grace et al., 2006; Oliveira et al., 2005; Pivovarov et al., 2019; Rossatto et al., 2013). Com isso, tais espécies acabam contribuindo para a ocorrência de fogo, uma vez que o material combustível encontra-se apto a propagar as chamas. Devido à comunidade de maneira geral possuir atributos vegetais com características inflamáveis, ou seja, que são capazes de entrar em combustão a partir de uma fonte de ignição (Bond and Van Wilgen, 1996; Mutch, 1970; Pausas et al., 2017), ambientes savânicos tendem a apresentar alta inflamabilidade.



Figura 1: Ocorrência do fogo em uma área de campo sujo do Cerrado.

Diante disso, nosso estudo mostrou que a presença de diferentes espécies de gramíneas se torna essencial para a manutenção desses sistemas, uma vez que esse grupo se destacou significativamente como o mais inflamável do estrato herbáceo. Além disso, a grande variabilidade interespecífica encontrada nessas espécies e também as diferenças na inflamabilidade entre os grupos herbáceos, afeta a propagação do fogo e seu comportamento heterogêneo. Isso ocorre devido a comunidade possuir tanto espécies com altas capacidades de entrar em ignição, quanto espécies que não possuem tal característica, mas que possuem biomassa morta suficiente para sustentar o fogo e então propagá-lo no ambiente, além de serem responsáveis pela queima das espécies não inflamáveis. Com isso, a comunidade vegetal é capaz de permanecer no sistema, uma vez que muitas espécies precisam do fogo para florescer, por exemplo (Zirondi et al., in prep.).

Por fim, observamos também que a sazonalidade desempenha um papel fundamental, pois ela influencia a inflamabilidade das savanas, visto que as gramíneas aumentaram a inflamabilidade durante a estação seca, especialmente no meio da seca. Essa diferença na inflamabilidade do grupo em relação às herbáceas e arbustos, além da variação entre a estação seca e chuvosa, ocorreu devido a forte influência dos atributos vegetais, como a quantidade de biomassa morta acumulada e o teor de umidade, presente em cada grupo.

Concluindo, entendemos que as gramíneas contribuem para a propagação do fogo, influenciando seus parâmetros comportamentais, como a intensidade (Rissi et al., 2017; Rodrigues et al., in prep). Além disso, entendemos que sem a presença do principal componente do material combustível (Rissi et al., 2017; Rodrigues et al., in prep), não há a propagação do mesmo. Por isso, a presença desse grupo influencia significativamente a a ignitabilidade, sustentabilidade, combustibilidade e consumabilidade da comunidade vegetal e, conseqüentemente, está afetando a permanência de diversos grupos e espécies no sistema.

Além disso, mudanças na frequência de fogo podem levar a uma alteração na composição das espécies, bem como na estrutura das fisionomias, influenciando a inflamabilidade. Portanto, a presença de espécies com atributos inflamáveis se tornam imprescindíveis para a manutenção das áreas abertas de savanas, como o campo sujo (Fig. 2), excluindo espécies lenhosas e mantendo as condições favoráveis para o estabelecimento e persistência do estrato herbáceo.



Figura 2: Área de Cerrado campo-sujo localizada na Reserva Natural Serra do Tombador, Cavalcante, Goiás, Brasil.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Archibald, S., Lehmann, C.E.R., Gómez-dans, J.L., Bradstock, R. a, 2013. Defining pyromes and global syndromes of fire regimes. PNAS 110, 6442–6447.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1211466110/-/DCSupplemental.www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1211466110>
- Batmanian, G.J., Haridasan, M., 1985. Primary production and accumulation of nutrients by the ground layer community of cerrado vegetation of central Brazil.

- Bond, W.J., Van Wilgen, B.W., 1996. Fire and plants, Chapman & Hall. London, UK.
- Coutinho, L.M., 1982. Ecological effects of fire in Brazilian Cerrado. Springer International Publishing, Berlin, Germany.
- Furley, P., 1999. The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 8, 223–241.
- Grace, J., José, J., Meir, P., 2006. Productivity and carbon fluxes of tropical savannas. *J. Biogeogr.* 33, 387–400. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01448.x>
- Mutch, R.W., 1970. Wildland Fires and Ecosystems--A Hypothesis. *Ecol. Soc. Am.* 51, 1046–1051. <https://doi.org/10.2307/1933631>
- Oliveira, R.S., Bezerra, L., Davidson, E.A., Pinto, F., Klink, C.A., Nepstad, D.C., Mo, A., 2005. Deep root function in soil water dynamics in cerrado savannas of central Brazil. *Funct. Ecol.* 19, 574–581. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.01003.x>
- Pausas, J.G., Keeley, J.E., Schwilk, D.W., 2017. Flammability as an ecological and evolutionary driver. *J. Ecol.* 105, 289–297. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12691>
- Pivovarovoff, A.L., Emery, N., Sharifi, M.R., Witter, M., Keeley, J.E., Rundel, P.W., 2019. The Effect of Ecophysiological Traits on Live Fuel Moisture Content. *Fire* 2, 28. <https://doi.org/10.3390/fire2020028>
- Rissi, M.N., Baeza, M.J., Gorgone-Barbosa, E., Zupo, T., Fidelis, A., 2017. Does season affect fire behaviour in the Cerrado? *Int. J. Wildl. Fire* 26, 427–433. <https://doi.org/10.1071/WF14210>
- Rodrigues, C.A., Zironi, H.L., Fidelis, A. Fire frequency affects fire behavior in open savannas in the Cerrado. Artigo em preparação.
- Rossatto, D.R., da Silveira Lobo Sternberg, L., Franco, A.C., 2013. The partitioning of water uptake between growth forms in a Neotropical savanna: Do herbs exploit a third water source niche? *Plant Biol.* 15, 84–92. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00618.x>
- 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. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 20359–20364. <https://doi.org/10.1073/pnas.0903410106>
- Zironi, H.L., Ooi, M., Fidelis, A. Fire affects flowering and fruiting of Cerrado species. Artigo em preparação.