

RESSALVA

Atendendo solicitação do autor,
o texto completo desta tese será
disponibilizado somente a partir
de 03/06/2026.



**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, EVOLUÇÃO E
BIODIVERSIDADE**

**AVALIAÇÃO DOS ATRIBUTOS FUNCIONAIS RELACIONADOS AO FOGO,
HERBIVORIA POR INSETOS E LUZ NO CERRADO**

VAGNER AUGUSTO ZANZARINI

**Rio Claro – SP
2024**

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, EVOLUÇÃO E
BIODIVERSIDADE**

**AVALIAÇÃO DOS ATRIBUTOS FUNCIONAIS RELACIONADOS AO FOGO,
HERBIVORIA POR INSETOS E LUZ NO CERRADO**

VAGNER AUGUSTO ZANZARINI

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ecologia, Evolução e Biodiversidade.
Orientadora Profa. Assoc. Alessandra Fidelis
Coorientador Prof. Assoc. Davi R. Rossatto

Z34a

Zanzarini, Vagner Augusto

Avaliação dos atributos funcionais relacionados ao fogo, herbivoria por insetos e luz no Cerrado / Vagner Augusto Zanzarini. -- Rio Claro, 2024

114 p. : il., tabs., fotos

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Rio Claro

Orientadora: Alessandra Tomaselli Fidelis

Coorientadora: Davi Rodrigo Rossatto

1. Ecologia de savanas tropicais. 2. Ecologia de comunidades vegetais. 3. Ecologia funcional. I. Título.

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

Essa ficha não pode ser modificada.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: AVALIAÇÃO DOS ATRIBUTOS FUNCIONAIS RELACIONADOS AO FOGO,
HERBIVORIA POR INSETOS E LUZ NO CERRADO

AUTOR: VÁGNER AUGUSTO ZANZARINI

ORIENTADORA: ALESSANDRA TOMASELLI FIDELIS

COORIENTADOR: DAVI RODRIGO ROSSATTO

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Doutor em Ecologia, Evolução e Biodiversidade, área: Biodiversidade pela Comissão Examinadora:

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

Prof. Dr. HERALDO LUIS DE VASCONCELOS (Participação Virtual)
Instituto de Biologia / Universidade Federal de Uberlândia

Profa. Dra. MARINA CORREA SCALON (Participação Virtual)
Setor de Ciências Biológicas / Universidade Federal do Paraná

Rio Claro, 03 de junho de 2024

Aos dois que sempre acreditaram e persistiram comigo.

AGRADECIMENTOS

Acredito que palavras nunca serão capazes de expressar minha gratidão. Deixo aqui um singelo ‘muito obrigado’, e a intenção de um dia retribuir todo esse agradecimento a cada uma das pessoas que protagonizaram comigo esta fase da vida.

Em especial, agradeço e dedico todo esse aprendizado adquirido aos meus pais, que sempre apoiaram e apoiam a mim e minha irmã, nos ensinando o verdadeiro significado do que é ser uma família.

Por toda experiência compartilhada, por todos os anos convividos, pelas viagens de campo e congressos, pela confiança e pelas inúmeras oportunidades no mundo da ciência, um imenso ‘muito obrigado’ a você, Alessandra, que desde a minha graduação me orientou e contribuiu para a construção do meu saber sobre ciência e ecologia. Sempre me recordarei das nossas aventuras pela África e pelo Cerrado. Agradeço também ao Davi Rossatto pela coorientação durante este período.

Agradeço à Universidade Estadual Paulista e o Programa de Pós-graduação em Ecologia, Evolução e Biodiversidade.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001. (CAPES, 88887.475935/2020-00).

Ao apoio financeiro concedido por meio do processo nº 2015/06743-0, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP).

Além disso, agradeço a Reserva Natural Serra do Tombador (RNST), à Fundação Grupo Boticário de Proteção à Natureza (Projeto nº 3177/2022) pelo financiamento a esta pesquisa. Em especial, agradeço toda equipe da RNST por todo apoio logístico e toda infraestrutura fornecida durante as coletas de dados em campo, e ao Maurício Cunha pela prontidão em nos ajudar em Cavalcante. Aos funcionários da RNST, agradeço também por todo conhecimento compartilhado sobre o Cerrado, conhecimento este que não se encontra nos livros e revistas científicas e, por isso, é tão valioso.

Agradeço todas as pessoas que contribuíram e contribuem com o Laboratório de Ecologia da Vegetação (LEVeg), especialmente por toda a boa convivência, trocas de ideias, imensas ajudas e grandes discussões. Obrigado pelos ótimos momentos, viagens de campo, congressos e por me ajudarem a construir este lindo trabalho.

Por fim, agradeço aos meus amigos e amigas que sempre torceram e torcem por mim. Muito obrigado a cada um de vocês, e também àquele que por último chegou e trouxe ainda mais torcida e amigos para construir novas memórias. Vocês fazem parte da minha família, e espero retribuir todo apoio e carinho, os quais jamais esquecerei.

Enfim, àquele que possibilita toda a vida, e a todos vocês: muito obrigado!

RESUMO

Variáveis climáticas determinam o estabelecimento de florestas nas regiões tropicais; porém, nestas mesmas condições, podemos observar a ocorrência de ecossistemas abertos, como as savanas também. A vegetação savânica é principalmente determinada por distúrbios, como o fogo e a herbivoria, que atuam na remoção da biomassa, mantendo a vegetação aberta, mesmo em condições favoráveis ao estabelecimento de uma vegetação mais adensada. Sendo assim, uma seleção de atributos relacionados ao fogo e à presença dos herbívoros ocorre nas savanas. A herbivoria pode ser exercida tanto por grandes e médios mamíferos, como nas savanas africanas, quanto por insetos, como nas savanas australianas e sul-americanas, onde alguns estudos indicam que esse grupo também atua no consumo da biomassa, contribuindo para manter a vegetação. Uma vez que esses fatores mantêm uma estrutura aberta na vegetação, diferentes incidências de luz atingem as comunidades herbáceas nesses mosaicos de savana e floresta, onde, nas áreas abertas mantidas por distúrbios, existe uma maior incidência de luz em comparação com as áreas fechadas mantidas por variáveis climáticas. Com isso, a seleção de atributos relacionados à alta ou baixa incidência de luz também ocorre nas comunidades savânicas e florestais. Além disso, as diferentes condições microclimáticas existentes diante de tais condições luz podem influenciar a abundância e os padrões de herbivoria por insetos. Enquanto nas áreas savânicas, a presença do fogo também pode afetar a dinâmica dos insetos no consumo da biomassa. Portanto, este trabalho tem como principal objetivo avaliar possíveis mudanças nos atributos funcionais das comunidades de plantas que compõem o estrato herbáceo (gramíneas, herbáceas e arbustos) em razão de alterações na ocorrência do fogo, padrões de herbivoria pelos insetos e disponibilidade de luz. Para isso, realizamos este estudo no Cerrado, onde mosaicos de florestas e savanas são encontrados. Especificamente, selecionamos áreas com diferentes frequências e anos desde o último fogo para realizarmos medições de atributos relacionados à inflamabilidade (quantidade de biomassa morta e teor de umidade da planta, temperatura máxima atingida e quantidade de biomassa consumida durante a queima e taxa de queima) e (i) investigar como mudanças em características do regime de fogo podem alterar a maneira como as savanas queimam. Também utilizamos áreas com altas e baixas frequências de fogo para mensurarmos atributos relacionados à herbivoria (dano foliar, concentração de taninos condensados e fenólicos totais) e (ii) investigar se o fogo pode influenciar a ação dos insetos no consumo de folhas, bem como se diferentes formas de crescimento (gramíneas, herbáceas e arbustos) possuem diferentes padrões de herbivoria. Por fim, utilizamos áreas de savanas abertas e adensadas e uma área florestal para (iii) avaliar se mudanças nos atributos relacionados ao fogo, a herbivoria por insetos e luz (dimensão foliar e pigmentos fotossintéticos) ocorrem. Como principais resultados, encontramos que a frequência de fogo e o ano desde a última queima influenciam a inflamabilidade de áreas savânicas, uma vez que a exclusão do fogo aumenta a quantidade de material combustível nas plantas, fazendo com que essas áreas queimem mais devagar e, conseqüentemente, apresentem um comportamento de fogo mais

intenso e severo, comprometendo a vegetação. A alta frequência de fogo também influencia positivamente a ação dos insetos, principalmente sobre as espécies de arbustos, as quais possuem folhas mais consumidas e, conseqüentemente, apresentam maiores concentrações de compostos de defesa. Concluindo, o fogo desempenha um papel crucial na determinação das savanas, influenciando os padrões de herbivoria nas áreas abertas, contribuindo para a abertura da vegetação, garantindo a chegada de luz e promovendo o estabelecimento de espécies adaptadas as altas concentrações de luz e também espécies graminóides que, ao mesmo tempo, influenciam a inflamabilidade do sistema. Enquanto nas áreas florestais, os padrões de herbivoria são maiores em relação às savanas, devido as condições de sombra no estrato herbáceo propiciada pelas lenhosas. Além disso, a baixa luminosidade faz com que atributos que otimizem a captação de luz sejam encontrados nas comunidades de plantas, indicando como este recurso pode influenciar as plantas neste tipo de vegetação. Portanto, entendemos que este estudo apresenta resultados inéditos a respeito de como esses fatores ambientais atuam sob as comunidades herbáceas e na manutenção das áreas savânicas, sendo o fogo o principal fator para a determinação dessa vegetação, garantindo sua funcionalidade e biodiversidade.

Palavras-chave: fogo, savana tropical, atributo, herbivoria por insetos, inflamabilidade, luz, Cerrado.

ABSTRACT

Climate variables determine the establishment of forests in tropical regions; however, under these same conditions, open ecosystems such as savannas also establish themselves. Savanna vegetation is primarily determined by disturbances, such as fire and herbivory, which consumes the biomass, keeping the vegetation open even under conditions favorable for woody vegetation. Thus, a selection of traits related to fire and the presence of herbivores occurs in savannas. Herbivory can be exerted by both large and medium mammals, as in African savannas, and by insects, as in Australian and South American savannas, where studies indicate that this group also consumes biomass, contributing to vegetation maintenance. Given that these disturbances maintain an open structure in the vegetation, different incidences of light reach herbaceous communities in the savannas and also in the forests, where in disturbance-driven environments, there is a higher incidence of light compared to closed areas maintained by climatic variables. Thus, the selection of traits related to high or low light incidence also occurs in savanna and forest communities, respectively. Moreover, the different microclimatic conditions existing under such light conditions can influence the abundance and patterns of herbivory by insects. While in the savannas, the presence of fire can also affect the dynamics of insects in biomass consumption. Therefore, this study aims to evaluate possible changes in the functional traits of herbaceous plant communities (grasses, forbs, and shrubs) due to changes in fire occurrence, insect herbivory patterns, and light availability. To do this, we conducted this study in the Cerrado, where forest and savanna mosaics are found. Specifically, we selected areas with different frequencies and years since the last fire to measure traits related to flammability (amount of dead biomass and plant moisture content, maximum temperature reached, amount of biomass consumed during burning, and burning rate) and (i) investigate how changes in fire regime characteristics influence the way savannas burn. We also used areas with high and low fire frequencies to measure herbivory-related traits (foliar damage, concentration of condensed tannins and total phenolics) and (ii) investigate if fire can influence insect leaf consumption, as well as if different growth forms (grasses, forbs, and shrubs) have different herbivory patterns. Finally, we used open and woody savanna areas and a forest area to (iii) assess whether changes in fire, insect herbivory, and light-related traits (leaf dimension and photosynthetic pigments) occur. As main results, we found that fire frequency and the year since the last fire influence the flammability of savanna areas, since fire exclusion increases the amount of dead biomass, especially in grasses, reducing the spread of fire consequently changing fire behavior, which can be more intense and severe, affecting the vegetation. Moreover, high fire frequency positively influences insect's herbivory, mainly on shrub species, which have more consumed leaves and, consequently, higher concentrations of defense compounds. Finally, we also observed that fire plays a crucial role in determining savannas, influencing herbivory patterns in open areas, contributing to vegetation openness, guaranteeing light incidences, and promoting the establishment of species adapted to high light concentrations and also grass species

that, at the same time, influence system's flammability. While in forest areas, herbivory patterns are higher compared to savannas, due to shading conditions in the herbaceous stratum provided by woody vegetation. Additionally, low light incidence leads to the selection of traits that optimizing light capture in plant communities, indicating how this resource can influence plants in this vegetation type. Therefore, we understand that this study brings new insights regarding how these environmental factors act on herbaceous communities and on the maintenance of savanna areas, and how fire is considered the main factor to determine savanna vegetation, contributing to the system's functionality and biodiversity.

Keywords: fire, tropical savanna, trait, herbivory by insects, flammability, light, Cerrado.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL.....	10
2. CAPÍTULO I.....	28
3. CAPÍTULO II.	56
4. CAPÍTULO III.....	78
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS	112

1. INTRODUÇÃO GERAL

A distribuição dos diferentes tipos de vegetação pode ser explicada por variáveis do clima, como por exemplo, temperatura e precipitação (Whittaker 1975). Nas regiões tropicais, altas temperaturas e altos níveis de precipitação determinam a ocorrência de florestas, onde umidade, disponibilidade de luz e nutrientes são recursos que garantem o estabelecimento e crescimento de árvores (Whittaker 1975; Grime 1979). Dessa maneira, podemos dizer que muitos tipos de vegetação no mundo são controlados por recursos (*green world hypothesis*; Bond 2005). Porém, principalmente nas regiões tropicais, existem vegetações abertas ocorrendo em condições ideais para suportar o estabelecimento de florestas (Bond 2005; Bond 2019), como por exemplo as savanas tropicais, que ocupam aproximadamente 23 milhões de km² (Cole 1986). As savanas são ecossistemas determinados não apenas pelo clima, mas principalmente pela presença do fogo e de herbívoros, que são distúrbios atuando no consumo da biomassa e consequentemente, mantendo esta vegetação aberta (Bond 2005; Archibald et al. 2020). Desta forma, a distribuição das vegetações não é apenas determinada pelos recursos, mas também por consumidores da vegetação, como o fogo (*black world hypothesis*) e os herbívoros (*brown world hypothesis*) (Fig. 1; Bond 2005; Bond 2019).

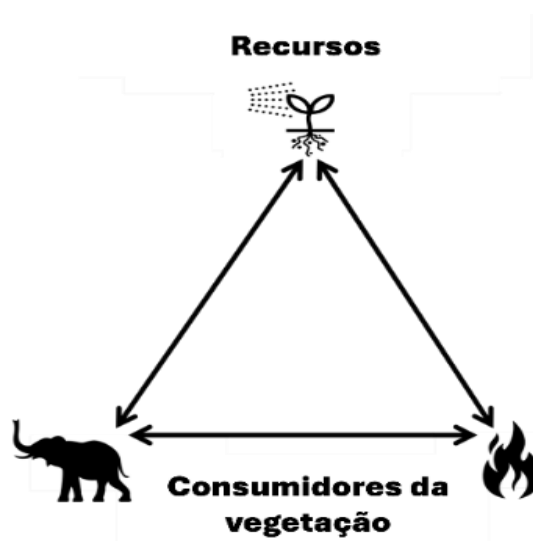


Figura 1: Representação da teoria proposta por Bond 2005, onde vegetações não são apenas mantidas pelo clima (recursos), mas também por consumidores da vegetação (fogo e herbívoros). Adaptado de Bond 2005.

Savanas são caracterizadas por um regime de chuvas sazonal e um mosaico de ecossistemas abertos até mais adensados (Archibald et al. 2020; Cole 1986). Sendo assim, os ecossistemas savânicos são caracterizados pela presença de um estrato herbáceo contínuo, alternado com espécies lenhosas ocorrendo de maneira esparsa na paisagem ou, em algumas áreas, de maneira adensada (Bond 2008; Archibald et al. 2020). Tal relação de coexistência entre esses distintos estratos é mantida não apenas por fatores climáticos e edáficos, mas também por regimes de distúrbios (Bond 2008; Staver et al. 2011). O fogo, por exemplo, é considerado um importante distúrbio promovendo a abertura da vegetação (Bond 2005; Bond & Keeley 2005) e devido a sua presença, as regiões savânicas representam mais de 80% da área total queimada anualmente na superfície terrestre (Parr et al. 2014). Além do fogo, a presença de grandes e médios herbívoros também é considerada um importante distúrbio nessas áreas (Bond 2005; Archibald et al. 2020). Porém, atualmente, apenas nas savanas africanas podemos encontrar a presença massiva da megafauna herbívora, já que nas savanas australianas e sul-americanas (e.g. Cerrado), esses mamíferos foram extintos no final do Pleistoceno (10 mil anos atrás, (Barnosky et al. 2004; Owen-Smith 2013). No entanto, alguns estudos apontam que os insetos herbívoros também atuam na remoção da biomassa (Andersen & Lonsdale 1990; Costa et al. 2008). Todavia, estas quantidades de biomassa consumidas são consideradas baixas quando comparado a sistemas florestais, por exemplo (Costa et al. 2008). Portanto, nas savanas da Austrália e América do Sul, o fogo desempenha o papel principal no consumo da biomassa (Bond 2005; Bond 2019), ocorrendo há pelo menos 4 milhões de anos, como no Cerrado (Simon et al. 2009).

O fogo desempenha um papel crucial na estrutura e composição das savanas (Williams et al. 2003; Cochrane 2009), sendo o principal fator estruturador da vegetação em diversas regiões savânicas do mundo, como o Cerrado (Coutinho 1990; Simon et al. 2009). Este distúrbio consome a vegetação de forma irregular, com frequência e intensidade variável, constituindo assim um regime específico para uma determinada região (Archibald et al. 2013). Porém, de modo geral, as queimadas em ambientes savânicos são de superfície, consumindo rapidamente a vegetação, que apresenta um material combustível fino, e de moderada à baixa intensidade (Archibald et al. 2013). Assim, o regime de fogo é uma força seletiva sobre a vegetação, filtrando atributos de plantas capazes de persistirem no ambiente inflamável (Bond & Van Wilgen 1996; Keeley et al. 2011).

Dentre os principais atributos presentes nas plantas das savanas, estão os relacionados com a inflamabilidade do sistema (Fig. 2). A inflamabilidade trata-se de um conjunto de características responsáveis pela ignição, consumo e propagação das chamas no indivíduo (Pausas et al. 2017). Com isso, as gramíneas, que é o grupo mais abundante do estrato herbáceo das savanas (Bond 2008; Strömberg 2011), apresentam atributos inflamáveis como uma alta quantidade de biomassa morta presa à planta, baixo teor de umidade e arquitetura que permite melhor oxigenação durante a queima, garantindo uma rápida propagação do fogo no indivíduo e, conseqüentemente, na vegetação (Simpson et al. 2016; Cardoso et al. 2018; Archibald et al. 2019). Existem também espécies com baixa inflamabilidade compondo o estrato herbáceo, como herbáceas e arbustos. Estas formas de crescimento possuem baixas quantidades de biomassa morta e altos teores de umidade em comparação com as gramíneas (Zanzarini et al. 2022). Porém, mesmo sendo menos inflamáveis, tais grupos acabam sendo consumidos durante a passagem do fogo, visto que a eficiência da combustão no consumo da vegetação pode chegar até 90% em savanas (Rissi et al. 2017).

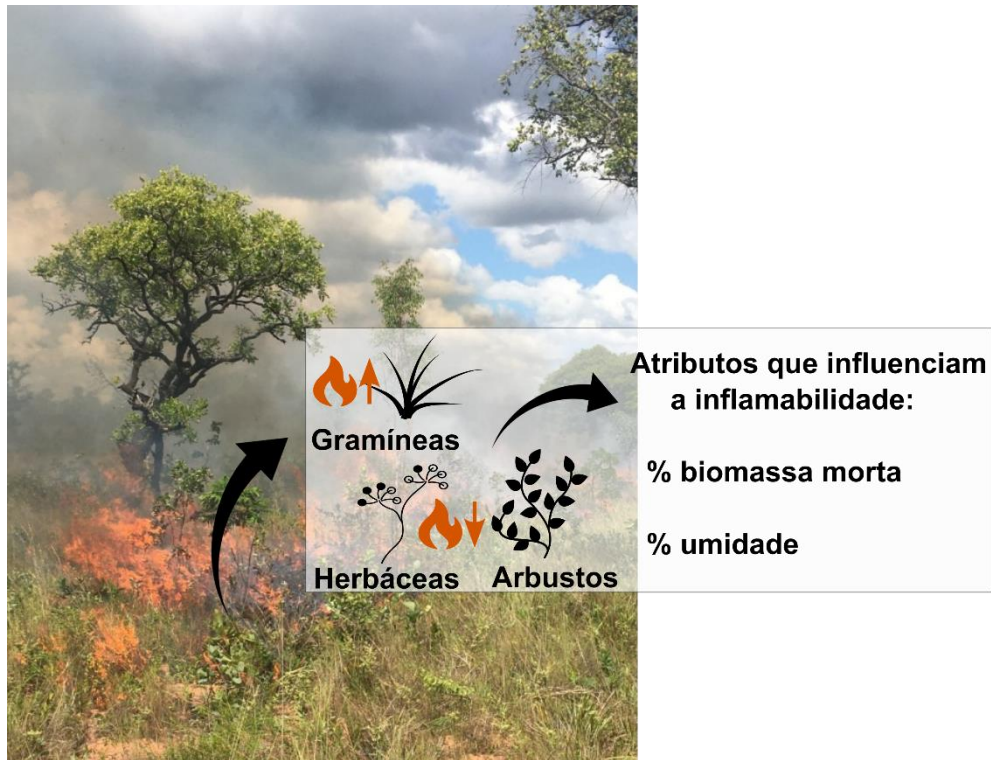


Figura 2: Atributos relacionados à inflamabilidade de áreas savânicas.

Apesar do papel dos insetos na remoção da biomassa de vegetações savânicas ser considerado baixo em relação ao fogo, é possível constatar que este grupo possui uma alta biodiversidade nas savanas tropicais (Fig. 3) (Massad 2023) e que este grupo pode ter um papel secundário na manutenção e determinação destes ecossistemas abertos. Além de ocorrerem nas savanas, os insetos também ocorrem com alta abundância e diversidade nas florestas (Novotny et al. 2006). Sendo assim, existem diferentes grupos de insetos herbívoros, os quais são responsáveis por se beneficiarem de diferentes partes da planta (Schowalter 2006). Dentre os mais comuns, podemos citar insetos mastigadores e sugadores (Schowalter 2006; de Araújo & Oliveira 2021), sendo os insetos mastigadores os principais responsáveis pelo consumo da biomassa vegetal (Andersen & Lonsdale 1990; Costa et al. 2008). Diversos atributos relacionados à presença dos insetos foram selecionados nas espécies vegetais, a fim de garantirem a sua persistência na comunidade vegetal (Schowalter 2006; Maron & Crone 2006).

Atributos físicos como a presença de tricomas e dureza foliar podem impedir o pouso, oviposição e mastigação dos insetos (Løe et al. 2007; War et al. 2012). Além disso, atributos químicos de defesa também são muito comuns nas plantas, como por exemplo a presença de taninos e compostos fenólicos, os quais podem ser induzidos pelas plantas durante a ação dos insetos (Wallace & Mansell 1976; Schowalter 2006; Barbehenn & Peter Constabel 2011). A presença de sílica em gramíneas também contribui para inibir a herbivoria foliar exercida pelos insetos, pois danos no aparato bucal e na digestibilidade podem ser causados (Hunt et al. 2008; Massey & Hartley 2009). Além disso, gramíneas apresentam menores quantidades de nutrientes nas folhas, não atraindo os insetos (Rossatto & Franco 2017). Já na floresta, maiores quantidades de nutrientes (e.g., nitrogênio) podem ser encontrados nas espécies de herbáceas e arbustos e, com isso, atrair os insetos (Rossatto & Franco 2017). Diante disso, podemos observar como diferentes atributos relacionados à presença dos insetos foram selecionados nas espécies vegetais, seja nos ecossistemas savânicos e/ou nos ecossistemas florestais.



Figura 3: Área de campo sujo no Cerrado e a presença de insetos herbívoros na vegetação.

Devido à presença desses distúrbios mantendo a abertura da vegetação principalmente pelo fogo, como nas savanas australianas e sul-americanas, a presença de alta intensidade de luz também se torna um importante fator, fazendo com que atributos relacionados aos altos

níveis de radiação sejam selecionados nas espécies vegetais de savanas (Fig. 4A) (Scholes & Archer 1997; Charles-Dominique et al. 2018). Enquanto isso, nos ecossistemas florestais, a cobertura do dossel propicia a formação de um ambiente sombreado, dificultando a chegada de luz, principalmente nas espécies do estrato herbáceo (Rossatto et al. 2018). Com isso, essas comunidades herbáceas requerem atributos que otimizem a captação da luz no ambiente sombreado (Fig. 4B). A presença de gramíneas C₄ altamente adaptadas às altas incidências de luz (e.g., folhas longas e estreitas) (Charles-Dominique et al. 2018; Pilon et al. 2020) e plantas com pigmentos fotossintetizantes que otimizam a absorção de luz (Rossatto et al. 2018), são encontradas nas comunidades das savanas. Espécies savânicas arbustivas também podem apresentar maiores concentrações de carotenoides em suas folhas, já que este pigmento auxilia na proteção contra o excesso de luz (Franco et al. 2007; Rossatto et al. 2018). Já nos ecossistemas florestais, a necessidade de capturar a luz difusa faz com que folhas largas e delgadas e o aumento na concentração de clorofila total sejam observados nas comunidades do estrato herbáceo, além de uma redução na abundância de gramíneas (Rossatto & Franco 2017; Rossatto et al. 2018; Pilon et al. 2020; Pinheiro et al. 2022). Sendo assim, variações na disponibilidade de luz podem influenciar na seleção de diferentes atributos e, consequentemente, na composição de espécies de savanas e florestas.



Figura 4: A) Sistema savânico e B) Sistema florestal ocorridos nas Reserva Natural Serra do Tombador, Cavalcante, Goiás.

A exclusão do fogo em áreas favoráveis ao estabelecimento de lenhosas, como solos profundos, arenosos e com alta disponibilidade de nutrientes, pode levar a uma substituição das espécies de savana por espécies florestais, ocasionando um adensamento lenhoso e, com o passar do tempo, uma mudança completa de estado (Pinheiro & Durigan 2009; Hoffmann et al. 2012; Rosan et al. 2019). Ao longo dessa mudança, reduções na inflamabilidade do sistema savânico são observadas, visto que gramíneas diminuem drasticamente sua abundância conforme as espécies lenhosas dominam o ambiente (Newberry et al. 2020; Pilon et al. 2020). Porém, em regiões onde as condições climáticas e edáficas não favorecem o crescimento de lenhosas, mudanças no estado da vegetação podem não ocorrer em razão da exclusão do fogo (Hoffmann et al. 2012; Veldman et al. 2015). Neste caso, o que ocorre é um aumento significativo nas quantidades de biomassa do estrato inflamável (gramíneas) (Rodrigues et al.

2021; Rodrigues & Fidelis 2022), podendo ocasionar eventos de fogo severos e intensos, que podem ser difíceis de controlar, colocando áreas adjacentes e sensíveis ao fogo em risco (Fidelis et al. 2018; Bowman et al. 2020).

Além disso, a presença do fogo nas savanas, além de contribuir para a abertura da vegetação, pode favorecer a presença de insetos (Kay et al. 2007; Lopes & Vasconcelos 2011; Ballarin et al. 2024). Áreas savânicas recém queimadas apresentam maiores quantidades de folhas consumidas pelos insetos em comparação a áreas excluídas do fogo (Lopes & Vasconcelos 2011). A presença do fogo também pode aumentar a disponibilidade de recursos para os insetos, visto que novas folhas são produzidas, contendo certos níveis nutricionais, atraindo os insetos (Fagundes et al. 2015). O fogo também pode promover relações mutualísticas inseto-plantas, visto que muitas espécies apresentam folhas com nectários extraflorais que atraem formigas que atuam como defensoras das plantas, por conta da ação dos insetos mastigadores (Delgado et al. 2017; Delgado et al. 2022; Porto et al. 2023). Assim sendo, entendemos que o fogo é um fator ecológico que beneficia não apenas a vegetação, mas também interações ecológicas entre a fauna herbívora das savanas.

Portanto, podemos esperar que em regiões onde savanas e florestas ocorrem, a frequência e variabilidade na ocorrência do fogo, insetos herbívoros e luz podem causar mudanças nos conjuntos de atributos das comunidades vegetais. Com isso, observar tais mudanças em uma escala de comunidade vegetal se faz necessária, a fim de salientar a importância de tais filtros na montagem de comunidades vegetais das savanas. Para isso, podemos investigar tais mudanças em comunidades herbáceas do Cerrado, considerado uma savana mélica, onde formações florestais e abertas coocorrem na paisagem (Coutinho 1982).

Referências bibliográficas

Andersen, A.N., & Lonsdale, M.W. 1990. Herbivory by Insects in Australian Tropical Savannas : A Review. *Journal of biogeography* 17: 433–444.

- 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*
- de Araújo, W.S., & Oliveira, J.B.B.S. 2021. Plant–herbivore assemblages composed of endophagous and exophagous insects have different patterns of diversity and specialization in Brazilian savannas. *Biotropica* 53: 1013–1020.
- Archibald, S., Bond, W.J., Hoffmann, W., Lehmann, C., Staver, C., & Stevens, N. 2020. Distribution and determinants of savannas. In *Savanna woody plants and large herbivores*, pp. 4–24.
- Archibald, S., Hempson, G.P., & Lehmann, C. 2019. A unified framework for plant life-history strategies shaped by fire and herbivory. *New Phytologist* 224: 1490–1503.
- 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.
- Ballarin, C.S., Mores, G.J., Alcarás de Goés, G., Fidelis, A., & Cornelissen, T. 2024. Trends and gaps in the study of fire effects on plant–animal interactions in Brazilian ecosystems. *Austral Ecology* 49: e13420.
- Barbehenn, R.V., & Peter Constabel, C. 2011. Tannins in plant–herbivore interactions. *Phytochemistry* 72: 1551–1565.
- Barnosky, A.D., Koch, P.L., Feranec, R.S., Wing, S.L., & Shabel, A.B. 2004. Assessing the causes of late pleistocene extinctions on the continents. *Science* 306: 70–75.
- 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. 2019. *Open Ecosystems: Ecology and Evolution Beyond the Forest Edge*. Oxford Univeristy Press.
- Bond, W.J. 2008. What Limits Trees in C4 Grasslands and Savannas? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39: 641–659.
- Bond, W.J., & Keeley, J.E. 2005. Fire as a global “herbivore”: the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in ecology & evolution* 20: 387–94.
- Bond, W.J., & Van Wilgen, B.W. 1996. *Fire and plants*. London, UK.
- Bowman, D.M.J.S., Kolden, C.A., Abatzoglou, J.T., Johnston, F.H., van der Werf, G.R., & Flannigan, M. 2020. Vegetation fires in the Anthropocene. *Nature Reviews Earth & Environment*. doi: 10.1038/s43017-020-0085-3
- Cardoso, A.W., Oliveras, I., Abernethy, K.A., Jeffery, K.J., Lehmann, D., Edzang Ndong, J., McGregor, I., Belcher, C.M., Bond, W.J., & Malhi, Y.S. 2018. Grass Species Flammability, Not Biomass, Drives Changes in Fire Behavior at Tropical Forest-Savanna Transitions. *Frontiers in Forests and Global Change* 1: 6.

- Charles-Dominique, T., Midgley, G.F., Tomlinson, K.W., & Bond, W.J. 2018. Steal the light: shade vs fire adapted vegetation in forest–savanna mosaics. *New Phytologist* 218: 1419–1429.
- Cochrane, M.A. 2009. *Tropical fire ecology: climate change, land use, and ecosystem dynamics*.
- Costa, N.A., Vasconcelos, L.H., Vieira-Neto, H.M.E., & Bruna, M.E. 2008. Do herbivores exert top-down effects in Neotropical savannas? Estimates of biomass consumption by leaf-cutter ants. *Journal of Vegetation Science* 19: 849–854.
- Coutinho, L.M. 1982. *Ecological effects of fire in Brazilian Cerrado* (B. J. Huntley & B. H. Walker, Eds.). Springer International Publishing, Berlin, Germany.
- Coutinho, L. 1990. Fire in the ecology of the Brazilian cerrado. *Ecological Studies* 84: 82–105.
- Delgado, M.N., De Moraes, H.C., & Rossatto, D.R. 2022. The role of leaf cutting and fire on extrafloral nectaries and nectar production in *Stryphnodendron adstringens* (FABACEAE, MIMOSOIDEAE) plants. *Plant Species Biology* 37: 268–277.
- Delgado, M.N., Somavilla, N.S., Bão, S.N., & Rossatto, D.R. 2017. Testing the optimal defense hypothesis in *Stryphnodendron adstringens* (Fabaceae, Mimosoideae) leaves: the role of structure, number, position and nectar composition of extrafloral nectaries. *Plant Species Biology* 32: 333–339.
- Fagundes, R.F., Anjos, D.V., Carvalho, R., & Del-Claro, K. 2015. Availability of food and nesting-sites as regulatory mechanisms for the recovery of ant diversity after fire disturbance. *Sociobiology* 62: 1–9.
- Fidelis, A., Alvarado, S., Barradas, A., & Pivello, V. 2018. The Year 2017: Megafires and Management in the Cerrado. *Fire* 1: 49.
- Franco, A.C., Matsubara, S., & Orthen, B. 2007. Photoinhibition, carotenoid composition and the co-regulation of photochemical and non-photochemical quenching in neotropical savanna trees. *Tree Physiology* 27: 717–725.
- Grime, J.P. 1979. Primary strategies in plants. *Transactions of the Botanical Society of Edinburgh* 43: 151–160.
- Hoffmann, W.A., Geiger, E.L., Gotsch, S.G., Rossatto, D.R., Silva, L.C.R., Lau, O.L., Haridasan, M., & Franco, A.C. 2012. Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes (F. Lloret, Ed.). *Ecology Letters* 15: 759–768.
- Hunt, J.W., Dean, A.P., Webster, R.E., Johnson, G.N., & Ennos, A.R. 2008. A Novel Mechanism by which Silica Defends Grasses Against Herbivory. *Annals of Botany* 102: 653–656.
- Kay, A.D., Schade, J.D., Ogdahl, M., Wesslerle, E.O., & Hobbie, S.E. 2007. Fire effects on insect herbivores in an oak savanna: The role of light and nutrients. *Ecological Entomology* 32: 754–761.

- 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:.
- Løe, G., Torång, P., Gaudeul, M., & Ågren, J. 2007. Trichome production and spatiotemporal variation in herbivory in the perennial herb *Arabidopsis lyrata*. *Oikos* 116: 134–142.
- Lopes, C.T., & Vasconcelos, H.L. 2011. Fire increases insect herbivory in a neotropical savanna. *Biotropica* 43: 612–618.
- Maron, J.L., & Crone, E. 2006. Herbivory: effects on plant abundance, distribution and population growth. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273: 2575–2584.
- Massad, T.J. 2023. Plant defences as functional traits: A comparison across savannas differing in herbivore specialization. *Journal of Ecology* 111: 2552–2567.
- Massey, F.P., & Hartley, S.E. 2009. Physical defences wear you down: progressive and irreversible impacts of silica on insect herbivores. *Journal of Animal Ecology* 78: 281–291.
- Newberry, B.M., Power, C.R., Abreu, R.C.R., Durigan, G., Rossatto, D.R., & Hoffmann, W.A. 2020. Flammability thresholds or flammability gradients? Determinants of fire across savanna–forest transitions. *New Phytologist* 228: 910–921.
- Novotny, V., Drozd, P., Miller, S.E., Kulfan, M., Janda, M., Basset, Y., & Weiblen, G.D. 2006. Why Are There So Many Species of Herbivorous Insects in Tropical Rainforests? *Science* 313: 1115–1118.
- Owen-Smith, N. 2013. Contrasts in the large herbivore faunas of the southern continents in the late Pleistocene and the ecological implications for human origins (B. Riddle, Ed.). *Journal of Biogeography* 40: 1215–1224.
- 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: 205–213.
- Pausas, J.G., Keeley, J.E., & Schwilk, D.W. 2017. Flammability as an ecological and evolutionary driver (M. Rees, Ed.). *Journal of Ecology* 105: 289–297.
- Pilon, N.A.L., Durigan, G., Rickenback, J., Pennington, R.T., Dexter, K.G., Hoffmann, W.A., Abreu, R.C.R., & Lehmann, C.E.R. 2020. Shade alters savanna grass layer structure and function along a gradient of canopy cover. *Journal of Vegetation Science* 1–11.
- Pinheiro, E.D.S., & Durigan, G. 2009. Dinâmica espaço-temporal (1962-2006) das fitofisionomias em unidade de conservação do Cerrado no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 32: 441–454.
- Pinheiro, L.F.S., Pilon, N.A.L., Rossatto, D.R., & Kolb, R.M. 2022. Shade drives plant community changes of ground-layer savanna vegetation: Short-term changes under an experimental approach. *Journal of Vegetation Science* 33:.

- Porto, G.F., Pezzonia, J.H., & Del-Claro, K. 2023. Extrafloral Nectary-Bearing Plants Recover Ant Association Benefits Faster and More Effectively after Frost-Fire Events Than Frost. *Plants* 12: 3592.
- 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: 427–433.
- Rodrigues, C.A., & Fidelis, A. 2022. Should we burn the Cerrado? Effects of fire frequency on open savanna plant communities. *Journal of Vegetation Science* 33: e13159.
- Rodrigues, C.A., Zironi, H.L., & Fidelis, A. 2021. Fire frequency affects fire behavior in open savannas of the Cerrado. *Forest Ecology and Management* 482: 118850.
- Rosan, T.M., Aragão, L.E.O.C., Oliveras, I., Phillips, O.L., Malhi, Y., Gloor, E., & Wagner, F.H. 2019. Extensive 21st-Century Woody Encroachment in South America's Savanna. *Geophysical Research Letters* 46: 6594–6603.
- Rossatto, D.R., de Araújo, P.E., da Silva, B.H.P., & Franco, A.C. 2018. Photosynthetic responses of understory savanna plants: Implications for plant persistence in savannas under tree encroachment. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 240: 34–39.
- Rossatto, D.R., & Franco, A.C. 2017. Expanding our understanding of leaf functional syndromes in savanna systems: the role of plant growth form. *Oecologia* 183: 953–962.
- Scholes, R.J., & Archer, S.R. 1997. Tree- grass interactions in savannas. *Annual review of ecology and systematics* 28: 517–44.
- Schowalter, T.D. 2006. Herbivory. In *Insect Ecology*, Elsevier.
- 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: 20359–20364.
- 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: 138–148.
- Staver, A.C., Archibald, S., & Levin, S.A. 2011. The global extent and determinants of savanna and forest as alternative biome states. *Science* 334: 230–232.
- Strömberg, C.A.E. 2011. Evolution of Grasses and Grassland Ecosystems. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 39: 517–544.
- Veldman, J.W., Buisson, E., Durigan, G., Fernandes, G.W., Le Stradic, S., Mahy, G., Negreiros, D., Overbeck, G.E., Veldman, R.G., Zaloumis, N.P., Putz, F.E., & Bond, W.J. 2015. Toward an old-growth concept for grasslands, savannas, and woodlands. *Frontiers in Ecology and the Environment* 13: 154–162.

- Wallace, J.W., & Mansell, R.L. 1976. *Biochemical Interaction Between Plants and Insects*. Springer, New York and London.
- War, A.R., Paulraj, M.G., Ahmad, T., Buhroo, A.A., Hussain, B., Ignacimuthu, S., & Sharma, H.C. 2012. Mechanisms of plant defense against insect herbivores. *Plant Signaling & Behavior* 7: 1306–1320.
- Whittaker, R.H. 1975. *Communities and Ecosystems*. Collier-Macmillan, London.
- 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, Berlin, Germany.
- Zanzarini, V., Andersen, A.N., & Fidelis, A. 2022. Flammability in tropical savannas: Variation among growth forms and seasons in Cerrado. *Biotropica* 54: 979–987.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este estudo nos auxilia no entendimento sobre como o fogo desempenha um papel crucial na manutenção e distribuição das savanas, em especial no Cerrado. Obtivemos importantes e inéditas conclusões sobre como os atributos relacionados à inflamabilidade do sistema, à herbivoria por insetos e à incidência de luz podem ser alterados em diferentes comunidades do estrato herbáceo do Cerrado e como o fogo também influencia os padrões de herbivoria e disponibilidade de luz. A frequência e o tempo desde a última queima são variáveis do regime de fogo que influenciam a inflamabilidade da vegetação. A exclusão do fogo nesse sistema, promove um aumento na quantidade de biomassa morta no estrato herbáceo, principalmente em gramíneas. Esse grupo acumula sua biomassa ao longo dos anos sem fogo, criando um material úmido e condensado, dificultando a oxigenação durante a queima. Assim, a taxa de propagação do fogo nessas plantas diminui, fazendo com que as chamas permaneçam queimando o indivíduo por muito mais tempo. Diante disso, se áreas excluídas do fogo por longos anos acabam queimando, naturalmente ou acidentalmente, incêndios severos e de alta intensidade podem ser esperados devido ao acúmulo de material combustível mais inflamável, podendo comprometer inclusive estruturas de rebrote aéreo de muitas espécies arbustivas e até mesmo o entorno dessas áreas. Sendo assim, alterações no comportamento do fogo são ocasionadas devido a mudanças nos atributos relacionados à inflamabilidade, comprometendo a forma como as savanas queimam.

A frequência do fogo também influencia positivamente a ação dos insetos em savanas como o Cerrado. Em áreas frequentemente queimadas, observamos que as plantas possuem maiores porcentagens de dano foliar e maiores concentrações de compostos de defesa à herbivoria por insetos, em comparação com áreas excluídas do fogo. Isso ocorre devido a produção de novas folhas, algumas delas ricas em nutrientes, que acabam atraindo os insetos.

Além disso, observamos que dentre as principais formas de crescimento encontradas no estrato herbáceo de savanas, gramíneas não possuem suas folhas consumidas pelos insetos, devido à presença de sílica e baixas concentrações de nutrientes em suas folhas, tornando-as não palatáveis aos insetos. Por outro lado, arbustos são os mais consumidos pelos insetos devido à maior quantidade de nutrientes presentes em suas folhas. Porém, como estratégia de defesa, produzem maiores quantidades de compostos fenólicos e taninos. Diante disso, podemos observar como a presença do fogo afeta as diversas interações ecológicas entre os insetos e plantas, visto que áreas queimadas podem prover maiores quantidades de recursos e com isso favorecer a comunidade de insetos.

Por fim, concluímos este estudo investigando como os atributos relacionados à inflamabilidade, aos insetos herbívoros e a incidência de luz ocorrem num gradiente de vegetação de savana aberta para uma mais adensada, além de uma formação florestal, a fim de entender quais são os principais fatores atuando como consumidores principais das savanas. Diante disso, observamos como o fogo pode ser considerado o consumidor principal nas savanas, visto que as espécies do estrato herbáceo, principalmente as gramíneas, encontram-se adaptadas em promover a propagação do fogo na vegetação. Já nas formações florestais, a ausência desse grupo leva a uma diminuição da inflamabilidade do sistema, tornando estes ambientes sensíveis ao fogo. Além disso, ao contrário do que hipotetizamos, os padrões de herbivoria por insetos foram maiores na formação florestal, certamente devido às condições favoráveis de sombra, umidade e nutrientes ofertadas neste ambiente, favorecendo os insetos. Com isso, concluímos que a herbivoria exercida pelos insetos nas savanas possui um papel secundário no consumo da biomassa, até mesmo devido aos insetos não serem atraídos pelas gramíneas, que é o grupo que mais domina o estrato herbáceo dessas áreas. Quanto a isso, concluímos que o fogo é o principal distúrbio atuando no consumo da vegetação herbácea de savanas, mantendo-as em estado aberto e inflamável. Já em relação às diferentes condições de

luminosidade nessas três áreas, observamos como as espécies de áreas abertas estão adaptadas às altas concentrações de luz, com estratégias para uma melhor captação e otimização desse recurso. Isso inclui a presença de pigmentos fotossintéticos, bem como pigmentos que conferem proteção contra a radiação. Já no ambiente sombreado, o que observamos foi que as espécies do estrato herbáceo possuem atributos que auxiliam na captação da luz difusa, a fim de conseguirem otimizar este recurso, sendo desta forma a luz o principal fator nas florestas.

Em resumo, entendemos que o fogo tem um papel fundamental na estruturação e determinação das savanas através da análise dos atributos de plantas do estrato herbáceo. Além disso, o fogo atua na abertura da vegetação, garantindo a chegada de luz, estimulando o desenvolvimento das gramíneas que são o componente principal na propagação das chamas pela vegetação. Também salientamos como a frequente presença do fogo nas savanas afeta positivamente a herbivoria por insetos, sendo este o principal grupo de herbívoros removendo biomassa em savanas como o Cerrado. Por fim, devemos enfatizar que exclusão do fogo pode levar a mudanças na estrutura das savanas, comprometendo sua funcionalidade e biodiversidade.

