

RESSALVA

Atendendo solicitação da autora,
o texto completo desta tese será
disponibilizado somente a partir
de 11/10/2024.

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

**COMO O FOGO E A INVASÃO BIOLÓGICA AFETAM A DINÂMICA DE CARBONO
EM ECOSISTEMAS CAMPESTRES E SAVÂNICOS DO CERRADO?**

JULIANA MACEDO GITAHY TEIXEIRA

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

**COMO O FOGO E A INVASÃO BIOLÓGICA AFETAM A DINÂMICA DE CARBONO
EM ECOSSISTEMAS CAMPESTRES E SAVÂNICOS DO CERRADO?**

JULIANA MACEDO GITAHY TEIXEIRA

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

**Rio Claro – SP
2022**

T266c Teixeira, Juliana Macedo Gitahy
Como o fogo e a invasão biológica afetam a dinâmica de carbono em
ecossistemas campestres e savânicos do Cerrado? / Juliana Macedo
Gitahy Teixeira. -- Rio Claro, 2022
178 p. : il., tabs., fotos, mapas

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp),
Instituto de Biociências, Rio Claro
Orientadora: Alessandra Tomaselli Fidelis
Coorientadora: Soizig Anne Le Stradic

1. dinâmica de carbono. 2. regime de fogo. 3. invasões biológicas.
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.



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

Câmpus de Rio Claro



CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: "Como o fogo e a invasão biológica afetam a dinâmica de carbono em ecossistemas campestres e savânicos do Cerrado"

AUTORA: JULIANA MACEDO GITAHY TEIXEIRA

ORIENTADORA: ALESSANDRA TOMASELLI FIDELIS

COORIENTADOR: SOIZIG LE STRADIC

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

Profa. Dra. ALESSANDRA TOMASELLI FIDELIS (Participação Virtual)
Departamento de Biodiversidade / UNESP Instituto de Biociências de Rio Claro

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

Profa. Dra. PRISCILLA DE PAULA LOIOLA (Participação Virtual)
Departamento de Biodiversidade / Universidade Estadual Paulista

Prof. Dr. RAFAEL SILVA OLIVEIRA (Participação Virtual)
Instituto de Biologia, Departamento de Botânica / Universidade Estadual de Campinas - UNICAMP

Prof. Dr. RAFAEL DE OLIVEIRA XAVIER (Participação Virtual)
Departamento de Ecologia / Universidade de São Paulo

Signer ID: MNLO8RVYT8...

Rio Claro, 11 de outubro de 2022



À todas as pessoas que desta tese fizeram parte.

AGRADECIMENTOS

À todas as pessoas que contribuíram direta, ou indiretamente, para que aqui chegássemos. Chegássemos, porque uma parte de mim é a soma de um pouco de muitas pessoas. Pessoas essas, que chegaram, partiram ou que aqui permanecem, mas que comigo trilharam este caminho. A vocês, o meu muito obrigada.

Ao programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, e ao Departamento de Biodiversidade, pela infraestrutura e apoio.

À minha orientadora, Dra. Alessandra Fidelis, por me aceitar como integrante do seu grupo de pesquisa, pela atenção, confiança, compreensão e oportunidades. Também te agradeço pela generosidade em compartilhar o seu conhecimento e amor pelos ecossistemas campestres e savânicos. Muito obrigada pela sua orientação e por construirmos esse trabalho juntas.

À minha coorientadora, Dra. Soizig Le Stradic, por aceitar me coorientar, pela confiança, atenção, paciência, leveza, incentivo, e por me ensinar tanto a cada momento compartilhado. Muito obrigada por ter me recebido na Alemanha, ser atenta aos detalhes e por também construir esse trabalho comigo. Agradeço também a sua amizade, carinho, companheirismo e todas as aventuras e risadas proporcionadas nos diferentes continentes.

À Dra. Lara Souza, minha orientadora durante o período de doutorado sanduíche, por ter me recebido em seu laboratório e por aceitar vir ao Brasil para nos ajudar a coletar parte dos dados deste trabalho. Também te agradeço pela atenção, paciência, confiança, alegria, conversas, e pelos ensinamentos e incentivos. Muito obrigada por construir esse trabalho conosco, e pela oportunidade de trabalhar com você e seu grupo.

Ao CNPq, Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (141715/2018-9), pela concessão de bolsa durante o período de doutorado.

A *National Geographic Society* (NGS 51903C-18), e a FAPESP, processos 2015/06743-0; 2018/14995-8, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pela concessão do aporte financeiro para a realização deste trabalho.

A Fundação Grupo O Boticário, e todos os seus funcionários. Em especial ao Watson, Anderson, Rosileide, Silvânio, Rogério e ao Adenilton, por todo o suporte para a realização da coleta de dados deste trabalho. Também agradeço por todos os momentos agradáveis que passamos na Reserva Natural Serra do Tombador.

A Brigada Cerrado Vivo, em especial ao Seu Juraci Maia, por tanto ensinar, e por sempre seguir firme e forte protegendo o Cerrado.

Ao Instituto Chico Mendes de Biodiversidade (ICMBio), pela permissão concedida (66013-1 - 2018), e suporte durante as coletas de dados em campo.

Ao *Fulbright Program- Brazil (Doctoral Dissertation Research Award, DDRA 2019-2020)*, pela concessão de bolsa para a realização do doutorado sanduíche na *The University of Oklahoma, Oklahoma Biological Survey & Department of Microbiology and Plant Biology*, EUA. Obrigada pela oportunidade de fazer parte da família *Fulbright*.

A *Bayerisches Hochschulzentrum für Lateinamerika (BAYLAT)* pelo suporte financeiro para a realização da visita técnica a *Chair of Restoration Ecology* da *Technische Universität München (TUM)*.

To Dr. Johannes Kollmann and his team for welcoming me at Chair of Restoration Ecology from *Technische Universität München (TUM)*.

A *International Association for Vegetation Science (IAVS)* pelo suporte financeiro para participar das reuniões anuais IAVS-2019, Bremen, DE e IAVS-2022, Madri, ES. Estas oportunidades foram de profunda importância para a construção dos caminhos que trilho ao fazer ciência.

A minha família, que torce e apoia. Em especial ao meus pais, Débora e Ruben, minha avó, Ruth, meu irmão, Gabriel, e ao meu sobrinho, Luís, que mesmo de longe sempre estão por perto de alguma forma.

Ao Alexandre, meu companheiro, que da forma mais generosa da palavra me acompanhou, com muita leveza, doçura e amor. Muito obrigada por todo o apoio e suporte por esta caminhada científica, meu amor.

Aos amigos e companheiros LEVegianes, por toda a ajuda, discussões, partilha, conversas, filosofias, aprendizados, aventuras, alegrias e por ninguém nunca soltar a mão de ninguém. Vocês são parte fundamental deste trabalho. E não só dele, mas também da minha construção como cientista, e da ciência da qual acredito: inclusiva, diversa, humana, honesta, horizontal, coletiva e que não foge à luta de classes. Obrigada por juntas resistirmos e persistirmos por esse caminho. Vocês fizeram e fazem toda a diferença.

To all OU colleagues and friends. Thank you for welcoming me at OU. You made me feel like home. Special thanks to Karen (Creusa), Tess, Josh, Greg, Ranell, Karen, Clau Colla, Letícia and Paulo. I will never forget the time we spent together. Leticia e Paulo, muito obrigada por oferecerem as noites de Machado de Assis. Elas fizeram as semanas muito mais felizes.

As amigas Bi, Ana, Li, Tacinha, Deia, Fefe, Mari (amiguini), Clá, Lulu e Cris, por acompanharem de perto, ou de longe, mas sempre torceram por mim. Bi, Ana e Li, obrigada pelos momentos e as refeições maravilhosas que compartilhamos em Rio Claro. Amigas, a caminhada tem muito mais poesia com todas vocês.

Ao time Natação Caimbrã, por tornar as pausas para o almoço muito mais divertidas.

A todos colegas cientistas, em especial aos brasileiros, pela inspiração, persistência e resistência. Muito obrigada.

*"Poderoso para mim não é aquele que descobre ouro.
Para mim poderoso é aquele que descobre as insignificâncias
(do mundo e as nossas)"*

Manoel de Barros
(Tratado geral das grandezas do ínfimo)

RESUMO

Promover o estoque de carbono torna-se uma ferramenta importante para a mitigação de mudanças climáticas. Os ecossistemas neotropicais campestres e savânicos são ambientes inflamáveis, com alta diversidade de espécies e alto potencial para a provisão de serviços ecossistêmicos, como o estoque de carbono. Porém, a provisão deste serviço ecossistêmico pode ser modificada por mudanças no regime de fogo e pela invasão biológica, que são grandes ameaças a estes ecossistemas. O papel da mudança de regime de fogo (*i.e.*, diferentes frequências) e da invasão biológica na dinâmica de carbono dos ecossistemas campestres e savânicos precisam ser analisados. O objetivo principal desta tese foi entender como o fogo e a invasão biológica afetam a dinâmica de carbono em ecossistemas campestres e savânicos do Cerrado. Para isso, avaliamos: (i) como o fogo afeta os fluxos de entrada e de saída de carbono (C) analisando os processos e os caminhos de mudanças destes fluxos (*i.e.*, biomassa, diversidade); (ii) como o fogo afeta a biomassa subterrânea e a composição dos órgãos subterrâneos; e (iii) como diferentes frequências de fogo e gramíneas africanas invasoras afetam os fluxos de entrada e saída do C. Para responder essas perguntas, utilizamos: áreas de campo sujo nas quais o fogo foi manipulado com diferentes frequências de fogo (pergunta i, ii e iii), em um experimento na região central do Brasil (Reserva Natural Serra do Tombador, RNST); quatro outras áreas que compreendem ecossistemas campestres e savânicos ocorrendo do limite norte até a região sudeste do Cerrado (pergunta ii) ; e áreas invadidas por *Urochloa brizantha* e não invadidas (pergunta iii), localizadas também na região central do Cerrado (RNST). Foram mensurados a troca líquida de dióxido de carbono do ecossistema (NEE), a eficiência do uso de água no ecossistema (eWUE), e o carbono orgânico do solo (SOC), representando o fluxo de entrada de C no sistema. Medimos também a evapotranspiração do ecossistema (ET) e a respiração do solo, representando a saída de carbono do ecossistema. Coletamos atributos funcionais aéreos (área foliar específica, forma de crescimento, altura) e subterrâneos (área específica de raiz, matéria seca de raiz, densidade do tecido de raiz) relacionados com a dinâmica do C nas comunidades de campo sujo, além da biomassa aérea e subterrânea, incluindo raízes e órgãos. Os órgãos subterrâneos foram classificados de acordo com as suas funções relacionadas ao banco de gemas. No capítulo 1, demonstramos que o fogo aumenta o SOC, a diversidade funcional, e o investimento em biomassa de raízes. Porém, a relação entre o fogo e as modificações dos processos ligados ao fluxo de entrada de carbono (SOC e NEE) e a diversidade funcional não foi evidenciada em nosso estudo. No capítulo 2, evidenciamos que o fogo aumentou a biomassa total de raízes e a proporção de xilopódios. Também demonstramos que sem o fogo a biomassa de órgãos subterrâneos se manteve mesmo após 12 anos de exclusão, porém, houve variação na composição dos órgãos subterrâneos. No capítulo 3, demonstramos que áreas submetidas a alta frequência de fogo recuperam rapidamente as taxas de entrada de carbono (NEE), e que a presença de espécies invasoras leva a ausência de variação sazonal no fluxo de C como foi observado em áreas não invadidas. Os resultados desta tese ajudam a entender melhor como a dinâmica do C acontece no Cerrado, ajudando a criação de modelos e ações que contemplem o potencial serviço de estoque de C destes ecossistemas.

Palavras-chave: dinâmica do carbono, regime de fogo, invasões biológicas, diversidade funcional, alocação de biomassa, Cerrado.

ABSTRACT

Increasing carbon stocks become an important tool for mitigating climate change. Neotropical grassland and savanna ecosystems are fire-prone ecosystems, with high species diversity and a high potential for the provision of ecosystem services, such as carbon stock. However, the provision of this ecosystem service can be strongly modified by changes in the fire regime and by biological invasion, which are two of the major threats to these ecosystems. The role of fire (in the context of changes in fire regime, i.e., different frequencies) and biological invasion on carbon dynamics of grassland and savanna ecosystems needs to be analyzed. The main goal of this work was to understand how fire and biological invasion can affect carbon dynamics in Cerrado grassland and savanna ecosystems. We assessed: (i) how fire affects carbon (C) fluxes (outputs and inputs) by analyzing the pathways between fire and C fluxes (i.e., biomass, diversity); (ii) how fire affects belowground biomass and belowground organ composition; and (iii) how different fire frequencies and biological invasion by African grass affect C fluxes. To answer these questions, we used: areas of *campo sujo* where fire was manipulated according to different fire frequencies (question i, ii and iii), in an experiment in central Brazil (*Reserva Natural Serra do Tombador*, RNST); four other areas comprising grassland and savanna ecosystems occurring from the northern limit to the southeastern region of the Cerrado (question ii); and areas invaded by *Urochloa brizantha* and uninvaded areas (question iii), also located in the central region of the Cerrado (RNST). Net ecosystem exchange carbon dioxide (NEE), ecosystem water use efficiency (eWUE), and soil organic carbon (SOC) were measured, representing ecosystem C input. We also measured ecosystem evapotranspiration (ET) and soil respiration, representing ecosystem C output. We collected aerial (i.e. specific leaf area, growth form, height) and belowground (i.e. specific root area, root dry matter content, root tissue density) functional traits related to the dynamics of C in the *campo sujo* communities, as well as the aerial and belowground biomass (including roots and organs). The belowground organs were classified according to their bud-bearing functions. In Chapter 1, we demonstrated that fire increased SOC, functional diversity, and root biomass investment. However, the pathways between C input (SOC and NEE) and the functional diversity were not evidenced in our study. In chapter 2, we showed that fire increased the total root biomass and the proportion of xylopodia. We also demonstrated that 12 years of fire exclusion were not enough to change total belowground organs biomass. However, fire exclusion led to variation in the composition of belowground organs. In Chapter 3, we demonstrated that areas subjected to high fire frequencies quickly recovered C input rates (NEE). The presence of invasive species led to the absence of seasonal variation in C flux as observed in non-invaded areas. The results of this thesis help to better understand how C dynamics can be modified in the Cerrado, thus assisting the creation of models and actions implementation that addresses the potential C stock service of the Cerrado grassland and savanna ecosystem.

Keywords: carbon dynamics, fire regime, biological invasion, functional diversity, biomass allocation, Cerrado.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	14
Contextualização	14
1. Dinâmica do Carbono	16
1.1. Efeito do fogo na dinâmica do carbono em ecossistemas campestres e savânicos	17
1.2. Atividades antrópicas e a dinâmica do carbono em ecossistemas campestres e savânicos	19
2. Importância de estruturas subterrâneas em ecossistemas campestres e savânicos	20
3. Fogo, diversidade funcional e a dinâmica de carbono em ecossistemas campestres e savânicos	24
4. Ecossistemas campestres e savânicos do Cerrado	26
5. Objetivos	30
6. Estrutura da Tese	31
 CAPÍTULO I	
Fire promotes functional plant diversity and modifies soil carbon dynamics in tropical savanna (Teixeira, J., Souza, L., Le Stradic, S., Fidelis, A.)	49
 CAPÍTULO II	
Does fire affect belowground biomass composition and allocation in tropical grasslands and savannas open? (Teixeira, J., Le Stradic, S., Souza, L., Bombo, A.B., Dairel, M., Fidelis, A.)	99
 CAPÍTULO III	
Ecosystem dynamics in response to fire frequency and biological invasion in the Cerrado (Teixeira, J., Souza, L., Le Stradic, S., Damasceno, G., Gorgone-Barbosa, E., Fidelis, A.)	136
 CONSIDERAÇÕES FINAIS	171



Vista geral de um campo sujo do Brasil central
(Reserva Natural Serra do Tombador, Goiás).

INTRODUÇÃO GERAL

Um dos grandes desafios da atualidade é a mitigação das mudanças climáticas. As emissões de carbono atmosférico chegaram na última década (2010-2019) a marcas equivalentes a 59 ± 6.6 giga toneladas de gás carbônico equivalente por ano ($\text{GtCO}_2\text{-eq yr}^{-1}$), valores nunca registrados na história humana (Dhakal et al. 2022). Mesmo com a redução de 5,8% do total de emissões em 2020 devido a pandemia de COVID-19, em 2021 as emissões se igualaram as de 2019, com previsões de novos aumentos para os anos subsequentes (Friedlingstein et al. 2022). Este aumento está associado, entre outros, a queima de combustíveis fósseis e mudanças no uso da terra em regiões tropicais do globo, representando juntos a emissão de $39.3 \text{ GtCO}_2\text{-eq yr}^{-1}$ no ano de 2021, o que corresponde a 76% do total de emissões (IPCC 2022; Friedlingstein et al. 2022). Assim, segundo os recentes acordos e cooperações globais, como o Acordo de Paris (UNFCCC 2015) e o Pacto Climático de Glasgow (UNFCCC 2021), são essenciais a implementação de medidas que diminuam essas emissões. Especificamente, estima-se que essas emissões devem ser reduzidas a taxas de 1.4 GtCO_2 ao ano (Friedlingstein et al. 2022), para assegurar que as taxas de entrada e saída de carbono (i.e., balanço de carbono) limitem o aumento da temperatura da Terra a 1.5°C (IPCC 2022; Lecocq et al. 2022).

Promover o estoque de carbono através da conservação e da restauração de ecossistemas, inclusive ecossistemas abertos pode ser uma importante ferramenta para ajudar a solucionar este problema (Griscom et al. 2017; Yang et al. 2019). Estima-se que com a restauração de ecossistemas campestres pode-se alcançar o sequestro anual de $3.4 \text{ GtCO}_2\text{-eq}$ de carbono no solo (Bai & Cotrufo 2022). E assim, potencialmente reduzindo as emissões até 2100 em magnitudes de até $248.7 \pm 154.6 \text{ GtCO}_2\text{eq}$, se somente forem incluídos os ecossistemas campestres úmidos (Zou et al. 2022). Já a conservação de ecossistemas savânicos pode acumular anualmente de 52 a 26 giga toneladas de carbono (GtC) (Grace et al. 2006). Isso acontece porque ecossistemas campestres e savânicos representam 40% da cobertura terrestre (Dixon et al. 2014) e tem alto potencial para o armazenamento de carbono no solo (Jobbagy & Jackson 2000; Lloyd et al. 2008; Wigley et al. 2020; Bai & Cotrufo 2022) e em biomassa, este último representando 17% do total de carbono estocado em biomassa no mundo (Spawn et al. 2020). Aproximadamente 85% do carbono armazenado em ecossistemas savânicos está embaixo da terra na forma de biomassa de raízes,

carbono orgânico do solo (SOC) (Bardgett et al. 2021; Zhou et al. 2022) e em estruturas de reservas portadoras de gemas (*i.e.*, órgãos subterrâneos) (Fidelis et al. 2013; Bombo et al. 2022).

Apesar destes ecossistemas armazenarem muito carbono no solo, eles representam regiões com altas emissões de carbono atmosférico (IPCC 2022). As emissões de carbono atmosférico estão relacionadas à alta conversão de áreas naturais abertas em áreas agricultáveis ou de pastagens plantadas (Conant et al. 2017; Bonanomi et al. 2019; IPBES 2019), e a um dos fatores naturais que mantém esses ecossistemas abertos: o fogo (Bond & Keeley 2005; Bond & Parr 2010; Hoffmann et al. 2012; Veldman, Buisson, et al. 2015; Pausas & Bond 2019). Anualmente a queima de ecossistemas campestres e savânicos representa 80% do total de áreas queimadas no planeta (Strömberg & Staver 2022). Assim, acordos mundiais focados na redução dos gases de efeito estufa através da conservação e restauração de ecossistemas (Jørgensen 2015), não incluem os ecossistemas campestres e savânicos como prioridade em suas ações, ou até mesmo priorizam o plantio de árvores em áreas nativas campestres e savânicas (Parr et al. 2014; Dudley et al. 2020; Buisson et al. 2022). Isto foi inicialmente promovido devido a identificação histórica dos ecossistemas campestres e savânicos como áreas sem funcionalidade e degradadas, com aptidão para o plantio de árvores (Veldman, Overbeck, et al. 2015; Veldman et al. 2017; Bastin et al. 2019; Stevens et al. 2022), porém desconsiderando e subestimando o serviço de armazenamento de carbono no solo (Fidelis et al. 2013; Bai & Cotrufo 2022; Zhou et al. 2022).

Dentro deste contexto, identificar o papel dos ecossistemas abertos para a mitigação das mudanças climáticas torna-se essencial. Porém ainda não é claro quais são os mecanismos que regulam a dinâmica de carbono (*i.e.* entrada e saída de carbono) (Grace et al. 2006), e como as grandes ameaças destes sistemas (por exemplo, alteração dos distúrbios naturais e a invasão biológica) podem alterar estes mecanismos (Bond 2022). Principalmente em relação aos ecossistemas tropicais savânicos, que são ecossistemas inflamáveis caracterizados por clima sazonal (Staver et al. 2011; Buisson et al. 2019; Keeley & Pausas 2019). Isso porque, a dinâmica do carbono em ecossistemas savânicos depende não só da sazonalidade, mas da interação e feedback com o fogo, tornando-se ainda mais complexa (Pausas & Bond 2020b; Strömberg & Staver 2022).

1. Dinâmica do Carbono

A dinâmica do carbono dos ecossistemas pode ser entendida como uma medida de fluxos de entrada (*e.g.*, fotossíntese, produção primária líquida, do inglês *net primary production*, NPP, entre outros), e de saída (*e.g.*, respiração, decomposição e consumo de plantas) de carbono (Baldocchi 2008). A fotossíntese fixa energia nos ecossistemas e suporta diretamente o crescimento das plantas. A fotossíntese produz material orgânico (*i.e.*, serapilheira, exsudação de raízes, morte de raízes) que é consumido por animais e a microbiota do solo, movendo o carbono das plantas para o solo (*i.e.*, SOC) (Norby & Jackson 2000; Chapin et al. 2011a). A perda de carbono nos ecossistemas acontece através da respiração de plantas, de sua morte total ou parcial, da secreção de compostos orgânicos voláteis, como também da transferência do carbono das plantas para microrganismos simbioticamente associados ou pelo consumo das plantas por distúrbios, *e.g.*, fogo (Chapin et al. 2011b). Uma forma de mensurar esses processos se dá através da estimativa de NEE (do inglês *net ecosystem exchange of carbon dioxide*), que representa a diferença entre o dióxido de carbono (CO₂) que as plantas conseguem assimilar pela fotossíntese, e a perda de CO₂ pela respiração de plantas e da atividade microbiana (NEE, do inglês *net ecosystem exchange of carbon dioxide*) (Law 2005); de ET (do inglês *evapotranspiration*) que representa a perda de água pela transpiração das plantas e do solo; e da eficiência do uso de água (eWUE, do inglês *ecosystem water use efficiency*) que é a relação entre a assimilação de carbono e perda de água entre a superfície terrestre e a atmosfera (Tubiello et al. 1999).

Todos esses processos ecossistêmicos são diretamente dependentes do clima (por exemplo variação interanual da temperatura e precipitação, sazonalidade), da estrutura, da composição e dos atributos funcionais presentes nas comunidades, já que esses fatores podem alterar tanto a disponibilidade como a eficiência no uso de diferentes recursos (*i.e.*, água, incidência de luz e nutrientes) no sistema, limitando ou não o ganho de carbono ecossistêmico (Chapin et al. 2011b). Por exemplo, por muitas vezes serem mais eficientes no uso de recursos, ecossistemas com alta diversidade (funcional e taxonômica) tendem a apresentar maior capacidade em ganho de carbono em comparação aos menos diversos (Tilman et al. 1997; De Deyn et al. 2011; Chen et al. 2018; Yang et al. 2019). Em ecossistemas campestres e savânicos, no início da época chuvosa há um aumento de ET e NEE como consequência das altas taxas fotossintéticas no sistema (Miranda et al. 1997; Giambelluca et al. 2009). Isso acontece, devido ao aumento da área foliar produzida

durante a produção de biomassa, que encontra recursos favoráveis (água) para o seu crescimento (Giambelluca et al. 2009). Já durante o período seco, há a diminuição da ET como uma estratégia de conservação de água (Miranda et al. 1997; Giambelluca et al. 2009).

1.1. Efeito do fogo na dinâmica do carbono em ecossistemas campestres e savânicos

A dinâmica do carbono em ecossistemas campestres e savânicos é fortemente influenciada pela presença de distúrbios, como por exemplo o fogo (Weng et al. 2012; Beringer et al. 2015). O fogo é um distúrbio natural em ecossistemas savânicos e nos ecossistemas campestres tropicais, e um dos principais responsáveis pela manutenção do estado aberto destes ecossistemas, especialmente em regiões que as características climáticas suportam a existência de florestas (Buisson et al. 2019). Em ecossistemas inflamáveis abertos, o fogo atua reciclando o carbono e nutrientes (Pivello et al. 2010), assim seu regime influencia fortemente a entrada e a saída do carbono no sistema (Chapin et al. 2011b; Weng et al. 2012; Pellegrini et al. 2018). A saída de carbono nesses sistemas também acontece devido a queima da biomassa aérea e da serrapilheira (Figura 1). O consumo da biomassa pelo fogo, leva a emissão direta de carbono na atmosfera, e, para estes ecossistemas, é uma medida conhecida como ‘fluxo natural’ (*i.e.*, fluxo de combustão, Grace et al. 2006). A emissão de carbono atmosférico, proferido pela queima destes ambientes inflamáveis, representa uma fonte de emissões da grandeza de 2.2 GtC o que equivale a 65.3% das emissões globais provenientes de queimadas (Van Der Werf et al. 2017). Porém, devido aos ecossistemas inflamáveis serem resilientes ao fogo (Keeley et al. 2011), eles rapidamente compensam a saída de carbono em magnitudes iguais ou superiores a sua condição antes da queima (Santos et al. 2003; Jones et al. 2019), através da rápida regeneração da vegetação (Keeley et al. 2011; McLauchlan et al. 2020; Bowman et al. 2020; Simpson et al. 2021).

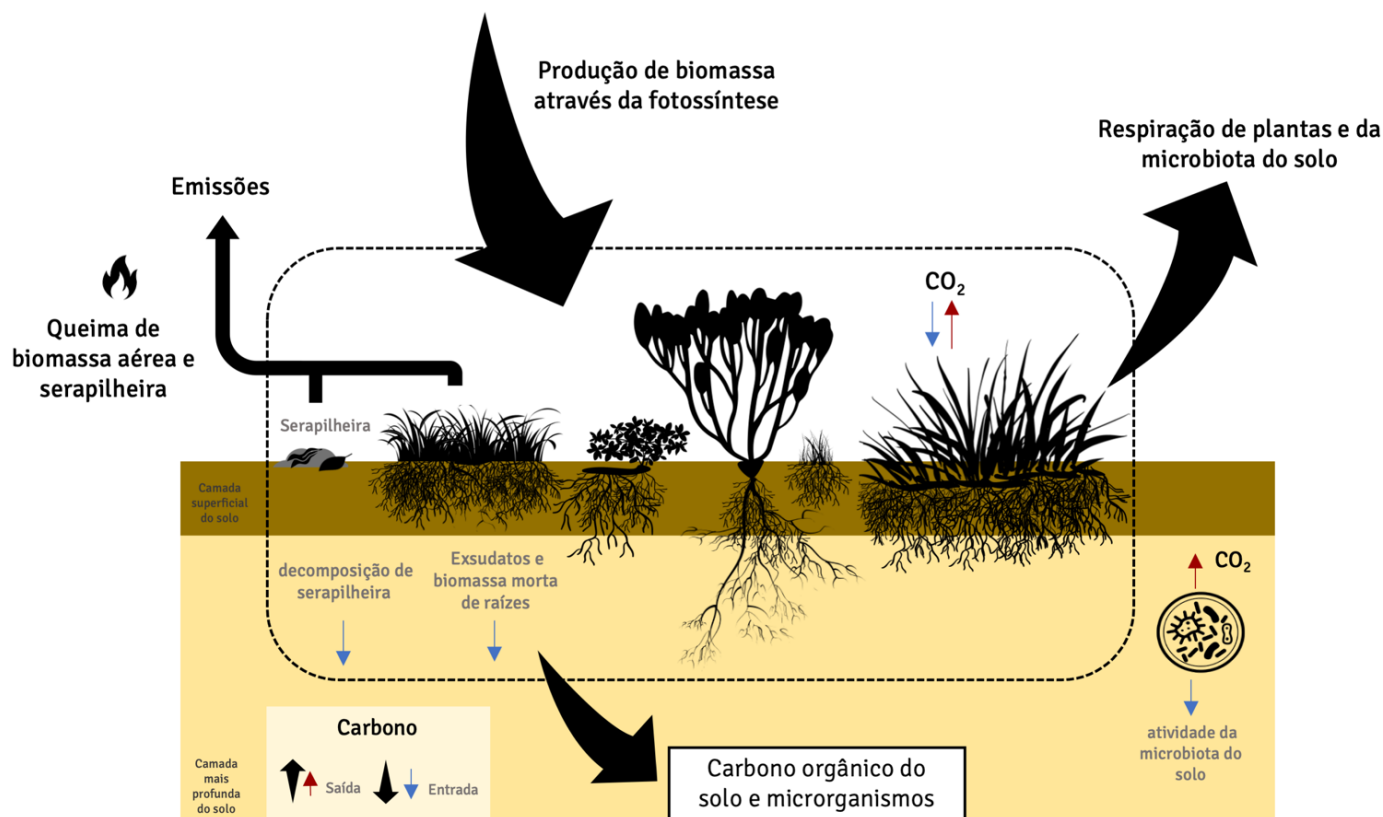


Figura 1. Visão geral dos maiores fluxos de carbono que compõem a dinâmica de carbono de ecossistemas savânicos. O carbono entra nos ecossistemas através da produção de biomassa (área e subterrânea) pela fotossíntese das plantas. Grande parte da biomassa é transferida para matéria orgânica do solo na forma de biomassa morta de raízes, exsudatos de raízes e serapilheira. A saída de carbono acontece através da respiração de plantas (folhas e raízes) e de microrganismos, e do consumo da biomassa através de distúrbios. No caso dos ecossistemas inflamáveis, a saída de carbono através do consumo da biomassa aérea, é uma medida conhecida como fluxo natural (i.e. fluxo de combustão), que representa a emissão de carbono atmosférico como resultado de queimas (Grace et al. 2006), rapidamente compensada através da rápida regeneração pós fogo. Nestes ecossistemas todos estes processos são influenciados pelo regime de fogo e sazonalidade. As setas azuis e vermelhas representam a entrada e saída de C respectivamente, mais específicas. Figura baseada em Chapin (2011b) e Bai e Cotrufo (2022). Os ícones utilizados são do *thenoun.project.com*: grass (Milena Zanotelli, Jhonatan, Angel Santos Freya), drought (Adrien Coquet), Flowers (Travis Bird), microbes (Dima Lagunov), roots (Guilhem and Julia Amadeo), shrub (Sofscase).

1.2. Atividades antrópicas e a dinâmica do carbono em ecossistemas campestres e savânicos

Atividades antrópicas podem modificar a dinâmica do carbono de ecossistemas campestres e savânicos (Scholze et al. 2006). A alteração do regime natural do fogo, através do aumento ou diminuição da frequência do fogo (Keeley & Pausas 2019; McLauchlan et al. 2020; Bowman et al. 2020), e/ou invasões biológicas (Ehrenfeld 2010; Simberloff et al. 2013) são umas destas atividades. Porém cada uma delas pode afetar diferentemente a dinâmica do carbono. O aumento da frequência do fogo em savanas tropicais promove a diminuição do material combustível, o aumento do solo descoberto (Rodrigues et al. 2021), e o aumento da mortalidade da vegetação lenhosa, levando a diminuição da evapotranspiração do solo e das taxas de NEE, comprometendo o sequestro de carbono do sistema (Quesada et al. 2004; Medeiros & Miranda 2008; Gomes et al. 2020; Santos et al. 2021). Em seu outro extremo, a supressão do fogo pode levar ao adensamento lenhoso e substituições de espécies de savana por florestais (Abreu et al. 2017; Zhou et al. 2022). A mudança de composição e estrutura destes ecossistemas, pode levar a um aumento de ET (Honda & Durigan 2016; Schreiner-McGraw et al. 2020), a diminuição de eWUE do sistema (Scott et al. 2014), e a possível diminuição de SOC, principalmente por que o crescimento subterrâneo da vegetação é desproporcionalmente menor do que o crescimento aéreo (February et al. 2020; Zhou et al. 2022).

Por sua vez, a invasão por gramíneas, pode gerar modificação na dinâmica do carbono (Ens et al. 2015) mas seus efeitos em ecossistemas neotropicais são pouco conhecidos (Chong et al. 2021). Processos relacionados ao uso de água e nutrientes, decomposição e produtividade, apesar de serem fortemente dependentes de condições ambientais (Ricciardi et al. 2021), podem ser mais eficientes em sistemas invadidos (Cavaleri and Sack 2010; Fei et al. 2014, Vila et al. 2011). Isso pode acontecer principalmente porque gramíneas invasoras quando comparadas a gramíneas nativas acumulam mais biomassa, crescem mais rápido, investem em folhas mais amplas e, em alguns casos, o investimento também pode ocorrer na biomassa subterrânea (Musso et al. 2021; Willians and Baruch 2000). Estas características podem influenciar positivamente os processos de assimilação de carbono na biomassa e no solo (Funk & Vitousek 2007; Garcia et al. 2022),

favorecendo a persistência e ocorrências das invasoras no sistema (Williams & Baruch 2000; Ehrenfeld 2010).

Assim, apesar de representarem importantes ameaças a conservação de savanas abertas tropicais (Buisson et al. 2019), o efeito de diferentes frequências de fogo, e dos níveis de cobertura de espécies invasoras na dinâmica de carbono nestes ecossistemas são pouco avaliados (porém veja Garcia et al. 2022).

2. Importância de estruturas subterrâneas em ecossistemas campestres e savânicos

Em ecossistemas campestres e savânicos, as comunidades vegetais investem grande parte de sua biomassa nas partes subterrâneas (Figura 2, De Castro & Kauffman 1998; Poorter et al. 2012; Oliveras et al. 2013; Jackson et al. 2017; Ottaviani et al. 2020). O alto investimento em biomassa subterrânea, em conjunto com o carbono orgânico do solo, representa os principais componentes de estoque de carbono em ecossistemas abertos inflamáveis (Bai & Cotrufo 2022; Zhou et al. 2022). A alocação de biomassa subterrânea nestes ecossistemas, caracteriza-se como uma importante estratégia adaptativa em ambientes inflamáveis (Veldman, Buisson, et al. 2015; Buisson et al. 2019; Ottaviani et al. 2020; Buisson et al. 2022). Este investimento acontece, em parte, através de órgãos subterrâneos, que são estruturas protetoras de gema e/ou com capacidade de reserva (Clarke et al. 2013; Klimešová et al. 2018), e de raízes (Figura 2, Gill & Jackson 2000; Mokany et al. 2006; Jackson et al. 2016). A presença de órgãos portadores de gemas e de reserva permite às comunidades de plantas destes sistemas persistir, através do rápido rebrotamento pós-fogo (Clarke et al. 2013; Pausas et al. 2018). Por sua vez, alguns tipos de órgãos permitem aumentar a habilidade de colonização através do crescimento clonal (Klimešová et al. 2018; Pausas & Paula 2020). Já o investimento em produção de raízes, proporciona as espécies de plantas a rápida aquisição de recursos (Kramer-Walter et al. 2016; Hodge 2004). Esta rápida aquisição é tanto necessária para a regeneração pós-fogo, como para o alcance da maturidade reprodutiva

durante os períodos de condições ambientais favoráveis (Kramer-Walter et al. 2016; Simpson et al. 2019).

A forma cuja biomassa subterrânea é alocada (*i.e.*, tipo de órgãos subterrâneos e tipo de raízes) também pode determinar as respostas das plantas ao fogo, devido às diferenças funcionais (*i.e.*, persistência, resistência, propagação lateral), morfológicas (*i.e.*, número e localização de gemas, diâmetro de raízes) e anatômicas (*i.e.*, meristemas de reserva, tipos de componente de reserva) destas estruturas (Fidelis et al. 2014; Pausas et al. 2018; Klimešová et al. 2019; Pilon et al. 2021; Zupo et al. 2021). Por exemplo, os rizomas proporcionam o crescimento clonal e a rápida regeneração de várias espécies herbáceas. Tais funções são relacionadas à ocupação do espaço e regeneração pós-fogo (Ottaviani et al. 2017; Pausas et al. 2018). Os rizomas produzem ramos horizontais subterrâneos, têm moderada quantidade de gemas (~10 a 100 gemas) protegidas por catafilos, e são estruturas de reserva de carboidratos, água e nutrientes (Lamont & Downes 2011; de Moraes et al. 2016; Pausas et al. 2018). Bulbos e cormos não têm capacidade clonal e possuem baixa quantidade de gemas (< 10) que são por sua vez altamente protegidas (Pausas et al. 2018). Assim essas estruturas proporcionam rápido rebrotamento pós-fogo, pois são relacionadas com o grande acúmulo de material de reserva (Al-Tardeh et al. 2008; Rodrigues & Estelita 2009; Pausas et al. 2018). Órgãos como *root crowns* não possuem capacidade clonal, mas tem banco de gemas localizados na superfície do solo, sendo associadas ao rebrotamento pós-fogo de raízes de espécies lenhosas (Pausas et al., 2018). Já os xilopódios são órgãos lenhosos de estrutura complexa, com alto potencial gemífero (muitas gemas, localizadas próximo ao solo), dependentes de estruturas de reserva adicionais como raízes com acúmulo de reservas (Appezato-da-Glória et al. 2008; Pausas et al. 2018). Xilopódios e *root crowns* são característicos de plantas associadas a ecossistemas com alta frequência de fogo, principalmente as savanas tropicais da América do Sul (Appezato-da-Glória et al. 2008; Pausas et al. 2018).



Figura 2. Estruturas subterrâneas encontradas em ecossistemas campestres e savânicos. A- Rebrotamento pós fogo, a partir de órgãos subterrâneos portadores de gemas. Foto de Alessandra Fidelis. B- Xilopódio de *Ichthyothere hirsuta* Gardner. Foto de Alessandra Fidelis. C- Diversidade de órgãos subterrâneos portadores de gemas e/ou reserva coletados em área de campo sujo no centro do Brasil (reserva Natural Serra do Tombador, RNST, Góias). D- Xilopódio de *Brosimum gaudichaudii* Trécul. Foto de Aline Bombo. E- Sub amostra de raízes finas coletadas em área de campo sujo no centro-oeste do país (Parque Nacional Chapada dos Guimarães, PNCG, Mato Grosso do Sul).

O investimento em biomassa de raízes de ecossistemas campestres e savânicos, acontece na forma de raízes grossas ($> 2\text{mm}$, *coarse roots*) e finas ($< 2\text{mm}$) (Tomlinson et al. 2012; Wigley et al. 2019), nas camadas mais superficiais do solo, entre 0-30 cm de profundidade (De Castro & Kauffman 1998; Le Stradic et al. 2021). O investimento em raízes grossas, está relacionado com o suporte da rede de raízes finas e das estruturas da planta, e com o transporte de nutrientes e água aos ramos (Oliveira et al. 2005; Tobin et al. 2007). Mas é o investimento em raízes finas que está relacionado à aquisição e absorção de nutrientes (McCormack et al. 2015). O fogo estimula a produção de raízes finas principalmente de espécies graminóides nas camadas mais superficiais do solo ($< 20\text{ cm}$ de profundidade), caracterizando-se como uma estratégia eficiente para a o uso de recursos pós-fogo destes ecossistemas (Oliveras et al. 2013; Pellegrini et al. 2020; Le Stradic et al. 2021), em que há um incremento de nutrientes no solo devido às cinzas provenientes da biomassa consumida durante a queima (Pivello et al. 2010). Por sua vez, é a biomassa de raízes que contribui mais do que a biomassa aérea para o carbono no solo em ecossistemas campestres e savânicos (Schenk & Jackson 2002; Wang et al. 2019). Também é a deposição de biomassa morta de raízes uma das formas mais comumente incorporadas em SOC nestes ecossistemas (Jackson et al. 2017; Bai & Cotrufo 2022).

Alterações no regime de fogo nos ecossistemas campestres e savânicos, como por exemplo a diminuição da frequência de fogo, podem ocasionar a perda da resiliência e mudança de seu estado campestre e savânico para, por exemplo um estado florestal (Buisson et al. 2019). Isso acontece porque há a substituição de espécies herbáceas por lenhosas, levando a perda das estruturas subterrâneas das espécies herbáceas (Bombo et al. 2022), e a diferenças em alocação de biomassa (Le Stradic et al. 2021), em que o investimento é proporcionalmente maior na biomassa aérea do que na subterrânea (Zhou et al. 2022). Essas modificações podem levar a alterações na dinâmica de carbono, em especial em seu sequestro (Bai & Cotrufo 2022), levando a menores quantidades de carbono estocado em forma de biomassa subterrânea nestes ecossistemas (Zhou et al. 2022). Além do mais, devido a perda das estruturas subterrâneas das espécies herbáceas e graminóides, a regeneração pós-fogo desta vegetação, que é característica dos ecossistemas campestres e savânicos, pode não acontecer (Buisson et al. 2019; Buisson et al. 2022). Porém, apesar de já existirem estudos que quantificaram a relação do fogo com a alocação de biomassa subterrânea, considerando seus diferentes componentes (Fidelis et al. 2013; Fidelis et al. 2014; Bombo et al. 2021; Le Stradic et al. 2021; Bombo et al. 2022), essa relação não é necessariamente linear, e pode

variar de acordo com o regime de fogo e fatores ambientais (como tipo de solo, e precipitação). Assim, é de suma importância compreender como a alocação de biomassa nestes ecossistemas é afetada pelo fogo, afetando a capacidade de regeneração e o investimento em carbono no solo, na forma de biomassa subterrânea.

3. Fogo, diversidade funcional e a dinâmica de carbono em ecossistemas campestres e savânicos

O fogo é o agente de seleção dominante em vários ecossistemas abertos (Cowling 1987; He et al. 2019; Lamont et al. 2019), estimulando a diversificação de espécies ao longo dos últimos 6-8 milhões de anos (Simon et al. 2009; He et al. 2011; He et al. 2016). O fogo gera um aumento da biodiversidade, especialmente de plantas que possuem atributos selecionados pelo fogo (i.e., banco de gemas em órgãos subterrâneos, e rápido rebrotamento pós-fogo) (Coutinho 1990; Bond et al. 2005; Bond & Parr 2010; Keeley et al. 2011; Pivello 2011; Buisson et al. 2019). Esses atributos garantem a persistência destas espécies em ambientes inflamáveis (Archibald et al. 2019). Em contrapartida, sem o fogo a biodiversidade destes ecossistemas é afetada com a diminuição de espécies de plantas (Abreu et al. 2017), resultando em uma mudança de estado em que a vegetação florestal substitui a campestre e savânica (Bond et al. 2005; Buisson et al. 2019).

A variação na composição de comunidades de plantas em resposta ao fogo é associada com a variação de atributos funcionais (Loreau 2000; Keeley et al. 2011; Lamont et al. 2013). A variação de atributos funcionais é relacionada com a medida de diversidade funcional (Petchey & Gaston 2002). Por sua vez, esta variação de atributos é importante para determinar as diferentes funções de um ecossistema (Díaz & Cabido 2001; Tilman 2001; Garnier et al. 2016), como por exemplo, a provisão do estoque de carbono no solo (Petchey & Gaston 2006; Chen et al. 2018). Já se sabe que a diversidade de plantas é importante para a formação e o estoque de carbono no solo (Yang et al. 2019). A alta diversidade de plantas em ecossistemas campestres e savânicos aumenta o estoque de carbono no solo por elevar a entrada de carbono na forma de biomassa subterrânea (i.e., biomassa de raízes), promover o crescimento microbiano, turnover e deposição de necromassa

(Lange et al. 2015; Chen et al. 2018; Prommer et al. 2020). Isto acontece devido a atributos das plantas que são chave para a dinâmica de carbono: os atributos de raízes (De Deyn et al. 2008; Laughlin et al. 2021; Freschet et al. 2021; Carmona et al. 2021).

Por exemplo, alto comprimento específico de raízes finas (SRL, *specific root length*, comprimento de raiz fina por unidade de massa investida), baixa densidade do sistema de raízes (RTD, *root tissue density*), e baixo diâmetro de raízes de espécies graminóides nas camadas superficiais do solo, promovem a estas plantas eficiência na aquisição de recursos (Freschet et al. 2018; Linder et al. 2018; Case et al. 2020), e alta taxa de crescimento (Kramer-Walter et al. 2016; Simpson et al. 2020). Estas características se relacionam com o input de carbono (i.e., SOC e biomassa) na camada mais superficial do solo, devido ao maior crescimento, inclusive nas raízes, que leva ao investimento em biomassa de raízes finas (Jobbagy & Jackson 2000; De Deyn et al. 2008; Pellegrini et al. 2020; Weemstra et al. 2020). Já alta profundidade de raízes e grande diâmetro, são atributos mais relacionados com o crescimento da vegetação lenhosa e ao uso de água em camadas profundas do solo (Case et al. 2020; Zhou et al. 2020). Espécies com estes atributos, podem estar relacionadas com o aumento de SOC nas camadas mais profundas do solo (Pellegrini et al. 2020; Pellegrini et al. 2021).

Alterações no regime de fogo, podem produzir diferentes paisagens e selecionar diferentes atributos (Bond & Keeley 2005; Keeley et al. 2011; Enright et al. 2014). Por exemplo, menores frequências de fogo em ambientes inflamáveis, como as savanas do Cerrado (Pivello 2011), podem levar a uma mudança na composição de espécie (e.g., espécies arbóreas substituindo espécies graminóides e herbáceas). Com isso, esta alteração da frequência do fogo pode selecionar majoritariamente atributos relacionados com a maior alocação em biomassa aérea do que subterrânea (e.g., maiores valores para altura da planta, largura e comprimento de folhas), ao uso de recurso em camadas mais profundas do solo (e.g., altos valores para a profundidade de raízes), e com semelhante estratégia de regeneração (e.g., atributos com baixos valores para habilidade clonal e rebrotamento, ver Klimešová et al. 2019). Por sua vez, estas mudanças de atributos, podem resultar em alterações na dinâmica do carbono, através do comprometimento da entrada de carbono no solo (Chen et al. 2018). Isso acontece, por que os atributos selecionados a partir da diminuição da frequência de fogo, não estão relacionados a maior alocação de biomassa subterrânea (e.g., alta habilidade clonal e de rebrotamento, altos valores para densidade do sistema de raízes), como é

característico de ecossistemas campestres e savânicos do Cerrado (Pausas et al. 2018; Ottaviani et al. 2020; Le Stradic et al. 2021).

Desse modo, a avaliação da diversidade funcional passa a ser fundamental para entender os mecanismos de modificação da dinâmica do carbono em resposta ao fogo, mas continua sendo ainda pouco explorada.

4. Ecossistemas campestres e savânicos do Cerrado

A vegetação do Cerrado é dominante no centro do Brasil e originalmente representava 23% do território nacional, mas atualmente representa apenas 12% do território (MapBiomas 2022). Essa vegetação é composta por diferentes fisionomias que formam um gradiente estrutural indo de ecossistemas campestres, savânicos até florestais (Oliveira-Filho & Ratter 2002). Os ecossistemas campestres no Cerrado (Figura 3), abrigam uma grande variedade de plantas intolerantes à sombra, com alta dominância de gramíneas perenes C4, formando um estrato graminóides contínuo (Eiten 1972; Overbeck et al. 2022). Os filtros ambientais que limitam o crescimento de árvores nestas regiões são responsáveis pela formação e manutenção das diferenças destes ecossistemas campestres. Estes filtros são variáveis e podem ocorrer de forma conjunta, como por exemplo o fogo, e fatores edáficos (*e.g.*, baixa fertilidade e características físicas do solo), ou até mesmo em resposta ao regime hidrológico (Overbeck et al. 2022; Villalobos-Veja et al. 2014). Por exemplo, campos rupestres representam um dos ecossistemas campestres do Cerrado com o maior grau de endemismo no Brasil (BFG 2015), e seus principais filtros são: substrato pobre em nutrientes, grande proporção de afloramentos rochosos, baixa capacidade de retenção de água no solo (Silveira et al. 2016). Essa vegetação ocorre majoritariamente em altitudes superiores a 800-900 m acima do mar, com grande proporção de afloramentos rochosos (Silveira et al. 2016).

Já os ecossistemas savânicos são os ecossistemas dominantes no Cerrado, mas também ocorrem na Amazônia, Pantanal, Mata Atlântica e Caatinga (Figura 3, Overbeck et al. 2022). Os ecossistemas savânicos do Cerrado são caracterizados por serem um ecossistema com seu estrato herbáceo composto majoritariamente por gramíneas C4, sob clima tropical sazonal (5 a 7 meses de estação seca), com a presença de arbustos e árvores esparsas, que variam em diferentes

densidades (menor densidade de árvores, campo sujo, cobertura arbórea < 5%) até fechadas (maior densidade de árvores, cerrado denso, cobertura arbórea de 50% a 70%) (Oliveira-Filho & Ratter 2002; Ribeiro & Walter 2008). Estes ecossistemas savânicos do Cerrado possuem altos níveis riqueza, sendo considerada a savana mais rica em espécies de plantas do mundo (mais de 12 mil espécies plantas), em que a maior diversidade de plantas está no substrato herbáceo (~ 64%, Myers et al. 2000; Mendonça et al. 2008). O fogo interagindo com o clima, regime hidrológico e solo, é um filtro importante para definir e manter a heterogeneidade dos ecossistemas savânicos e campestres do Cerrado (Eiten 1972; Eiten 1978; Coutinho 1990).

O fogo tem um papel chave para a definição desses ecossistemas savânicos do Cerrado (Bond & Keeley 2005; Bond et al. 2005), pois a condição climática onde eles estão localizados, com precipitação anual acima de 1000mm (Eiten 1972; Alvares et al. 2013), geralmente está associada à florestas (Whittaker 1965). Assim, de acordo com a frequência e a intensidade do fogo há a limitação ou não do estabelecimento e o crescimento de árvores (Bond & Keeley 2005; Pausas & Bond 2020a). Os ecossistemas savânicos abertos são presentes quando há maior frequência de fogo, enquanto as formações mais florestais ocorrem com menor frequência de fogo (Bond & Keeley 2005). Assim, a variação no regime de fogo possibilita que ecossistemas campestres ocorram com ecossistemas savânicos abertos até os mais lenhosos ou florestais (Oliveira-Filho & Ratter 2002; Staver et al. 2011; Bueno et al. 2017).

Porém, o inadequado manejo do fogo nestes ecossistemas (*e.g.*, políticas de fogo zero) promoveu historicamente a sua degradação levando à homogeneização da vegetação através da diminuição de espécies herbáceas, e a mudança de seu estado aberto para um florestal (Pivello 2011; Abreu et al. 2017; Durigan 2020). Essas políticas de fogo zero tiveram como consequência a ocorrência de grandes incêndios, com características muito distintas dos fogos naturais, que são fogos superficiais, rápidos e de baixa severidade (Pivello 2011; Durigan & Ratter 2016; Fidelis et al. 2018). Em consequência aos impactos destas políticas de fogo zero, desde 2014 iniciaram-se políticas do Manejo Integrado do Fogo (MIF) em áreas protegidas, que buscam criar um mosaico de diferentes regimes de fogo na escala da paisagem através de queimas prescritas, para reduzir a prevalência de incêndios, proteger a vegetação sensível ao fogo e reduzir os conflitos entre gestores de áreas protegidas e comunidades locais (Schmidt et al. 2018; Schmidt & Eloy 2020)(Schmidt et al. 2018; Schmidt & Eloy 2020). Contudo, para que estas políticas avancem, mais estudos são

necessários, em especial os relacionados a entender qual é o efeito de diferentes regimes de fogo na dinâmica do carbono (Schmidt et al. 2018).

As invasões biológicas também podem ser uma ameaça para estes ecossistemas (Buisson et al. 2019; Buisson et al. 2022; Stevens et al. 2022). Em especial, as gramíneas invasoras africanas, utilizadas como pastagem de gado, como as espécies do gênero *Urochloa*, como *U. brizantha* (Hochst. ex A.Rich.) R.D.Webster e *U. decumbens* (Stapf) R.D.Webster (Pivello et al. 1999; Durigan et al. 2007; Souza et al. 2020). Estas espécies foram escolhidas para a implementação de pastagens, pois elas apresentam maior produtividade e palatabilidade em comparação com as gramíneas nativas, além de se adaptarem bem ao clima do Cerrado (tolerância a seca) (Kornelius et al. 1979). Assim, por apresentarem atributos que conferem vantagens competitivas, como rápido crescimento e acúmulo de biomassa, alta capacidade de dispersão, altas taxas de reprodução e sobrevivência (Pyšek & Richardson 2007; Funk et al. 2008), estas espécies expandem sua área de ocorrência, e já se encontram por todos os ecossistemas campestres e savânicos do Brasil (Pivello et al. 1999; Assis et al. 2021; Overbeck et al. 2022). Estas espécies competem com as espécies nativas de gramíneas alterando a composição e a dinâmica da vegetação (Damasceno et al. 2018), podendo alterar o regime de fogo (Gorgone-Barbosa et al. 2015), e impactar a dinâmica de carbono destes ecossistemas (Garcia et al. 2022). Por fim, a mudança no regime de fogo também pode favorecer o processo de invasão nestes ecossistemas (Buisson et al. 2019).

Os ecossistemas campestres e savânicos do Cerrado são excelentes modelos para entender os impactos das mudanças antrópicas na dinâmica do carbono em ecossistemas abertos inflamáveis, pois além de sua grande relevância para a conservação da biodiversidade, tem como uma das principais ameaças as mudanças no regime de fogo e invasões biológicas (Fidelis et al. 2018; Buisson et al. 2019; Souza et al. 2020; Bond 2022; Stevens et al. 2022).

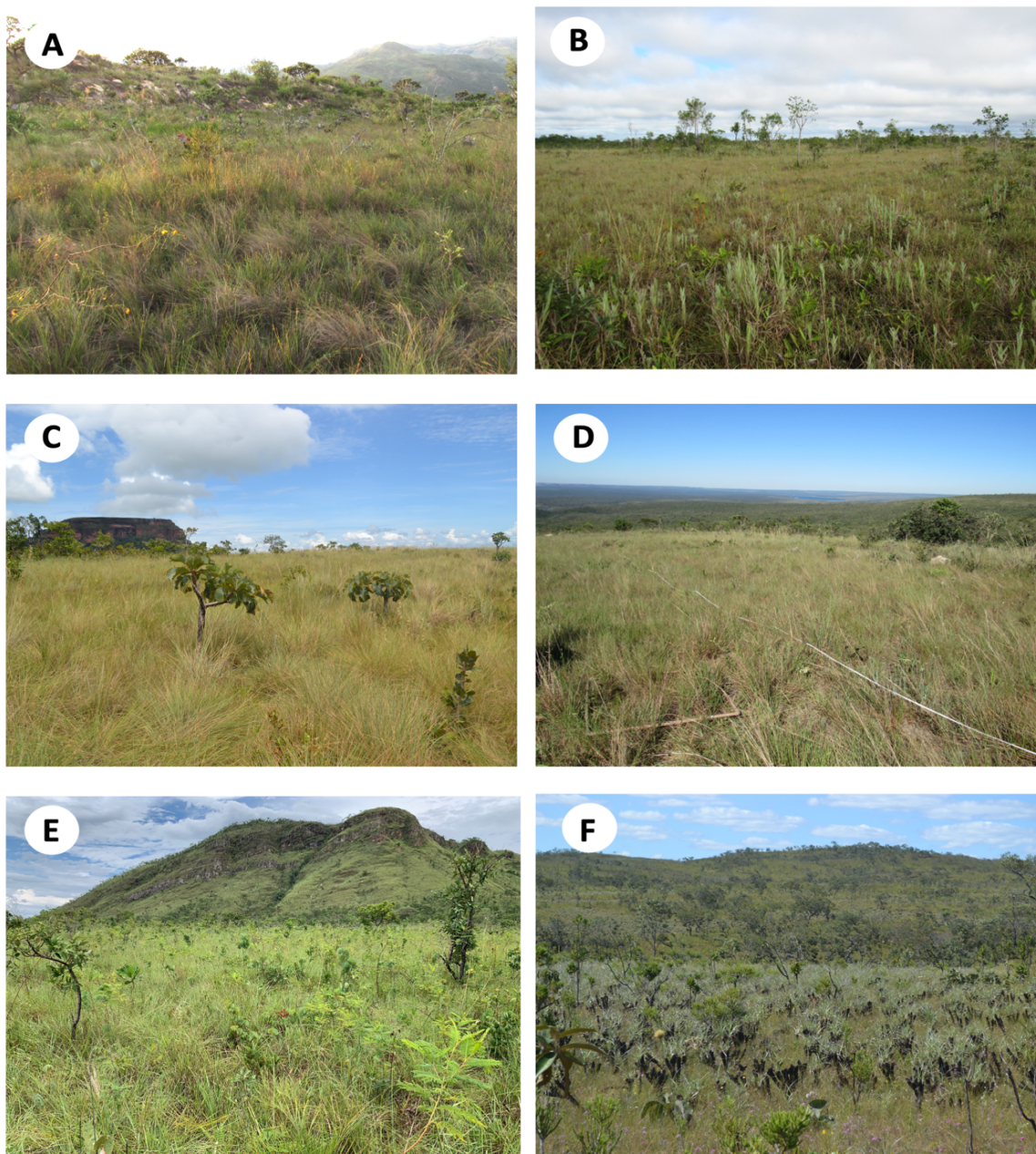


Figura 3. Ecossistemas campestres e savânicos do Cerrado. A- Parque Nacional Serra do Cipó, Minas Gerais, campo rupestre. B- Parque Nacional Campos Amazônicos, Rondônia, porção norte do Cerrado; C- Parque Nacional Chapada dos Guimarães, Mato Grosso do Sul, porção centro-oeste; D- Parque Nacional de Brasília, Distrito Federal, e E e F- Reserva Natural Serra do Tombador, Goiás, representam a porção central do Cerrado. B-F: representam fisionomias de campo sujo. E: Fotografia de Alessandra Fidelis.

5. Objetivos

O objetivo geral desta tese foi investigar como o fogo (diferentes frequências de fogo) e invasões biológicas afetam a dinâmica do carbono (fluxo de entrada e saída de carbono) em savanas tropicais, utilizando o Cerrado como nosso modelo de estudo (Figura 4). Para isso, buscamos entender:

- (i) como o fogo afeta a entrada (i.e., NEE, eWUE, SOC) e a saída (i.e. ET, e respiração do solo) de carbono analisando processos ligados a esses fluxos, e avaliando os potenciais mecanismos de mudanças (i.e., variação da diversidade funcional e biomassa) desses fluxos (Capítulo 1);
- (ii) como o fogo afeta a alocação de biomassa e os diferentes componentes da biomassa subterrânea em diversos ecossistemas campestres e savânicos (Capítulo 2);
- (iii) como o fogo e a invasão biológica afetam a entrada (i.e., NEE, eWUE) e saída (i.e. ET) de carbono, e como estes fluxos interagem com a variação sazonal destes ecossistemas (Capítulo 3).

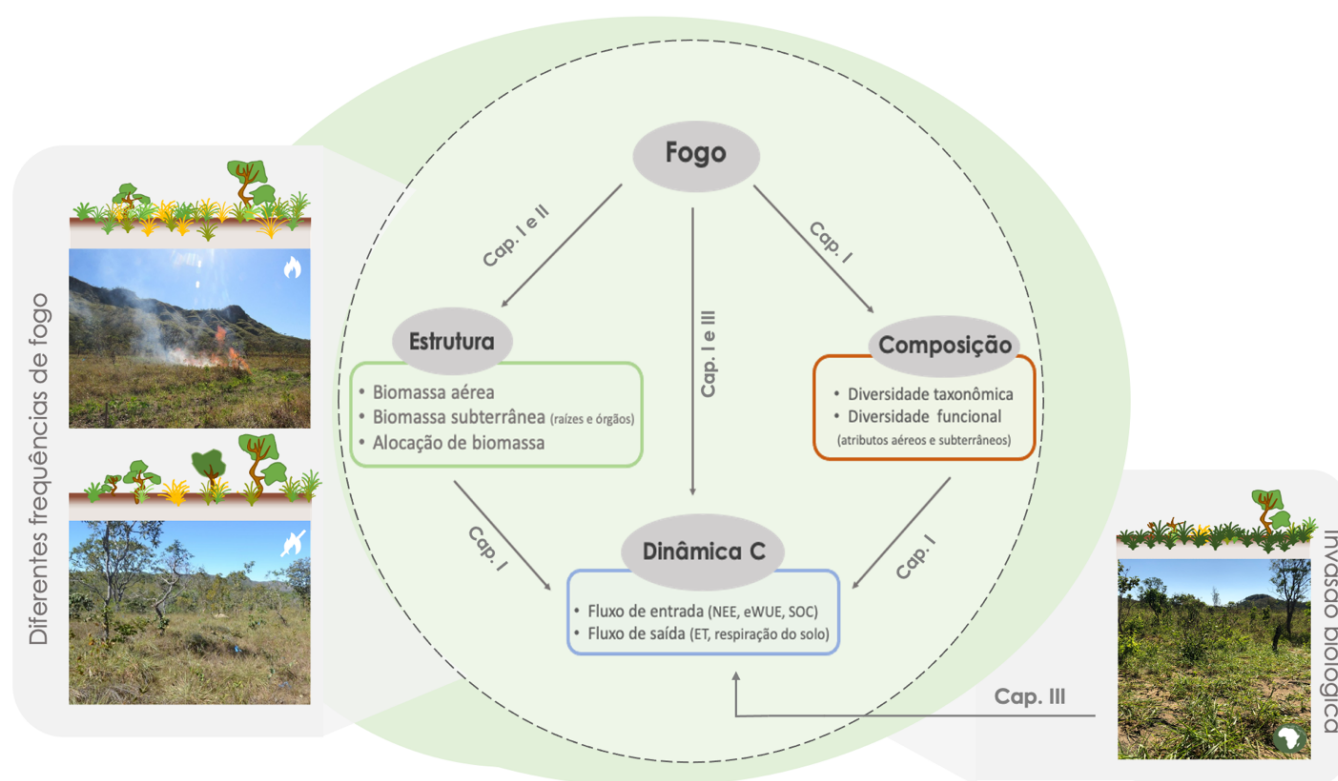


Figura 4. Resumo esquemático da estruturação geral desta tese com base nos pontos de investigação realizados em savanas abertas do Cerrado. As setas representam os possíveis efeitos e interações estudadas

neste trabalho. O círculo pontilhado representa o conjunto de interações estudadas. O efeito da invasão biológica foi testado diretamente na dinâmica de carbono

6. Estrutura da Tese

Para atingir os objetivos desta tese, elaboramos três capítulos (Figura 5), em que no primeiro capítulo ***“Fire promotes functional plant diversity and modifies soil carbon dynamics in tropical savanna”*** (“O fogo promove a diversidade funcional de plantas e modifica a dinâmica do carbono no solo em savanas tropicais”) buscamos entender como o fogo impactou as funções ecossistêmicas ligadas a dinâmica do carbono além da estrutura e da diversidade do sistema (objetivos i). Hipotetizamos que o fogo promove a entrada de carbono no sistema e reduz a sua saída, através do aumento de alocação em biomassa subterrânea e da promoção da diversidade taxonômica e funcional. Para responder a esta pergunta comparamos uma área de savana frequentemente queimada (queimas bienais) com uma área excluída do fogo há mais de 16 anos no centro do Brasil, onde mensurados atributos funcionais, biomassa e NEE, ET, eWUE e SOC, em parcelas pertencentes a um experimento de fogo de longo-prazo (Projeto FAPESP 2015/06743-0, *“How does fire season affects Cerrado Vegetation?”*) (Figura 5).

No segundo capítulo, ***“Does fire affect belowground biomass allocation and composition in tropical grasslands and savannas?”*** (“O fogo afeta a alocação e composição de biomassa subterrânea em formações tropicais campestres e savânicas”) buscamos entender como o fogo afeta a alocação e a composição da biomassa subterrânea analisando tanto as raízes e os órgãos subterrâneos (objetivo ii). Hipotetizamos que o fogo aumenta a alocação de biomassa subterrânea através do investimento em órgãos subterrâneos e de raízes finas e promove diferenças na composição de órgãos subterrâneos. Analisamos biomassa subterrânea incluindo raízes e órgãos além de avaliar a composição em órgãos subterrâneos portadores de gemas e reserva em cinco diferentes áreas que compreendem ecossistemas campestres e savânicos do Cerrado, comparando áreas frequentemente queimadas com áreas excluídas do fogo há pelo menos mais de 12 anos.



Figura 5. Experimentos de fogo de longo prazo parte do projeto “*How does fire season affects Cerrado Vegetation?*”, coordenado pela Profa. Dra. Alessandra Fidelis. Neste experimento, foram estabelecidas parcelas de 30m x 30m em uma área de campo sujo onde se manejam os seguintes tratamentos de queima

com quatro réplicas cada: anuais, bienais, trienais (desde 2011 queimas em Maio, Julho e Outubro representando o período prévio, o meio e o final da estação seca) e controles (excluídas do fogo desde 2011) para mais detalhes veja Rissi et al (2017) e Rodrigues et al. (2021). A- Parcelas experimentais estabelecidas desde 2011 na Reserva Natural Serra do Tombador (RNST), no município de Cavalcante, Goiás. Foto de Marco Chiminazzo. B-Equipe de brigadistas da RNST durante uma das queimas experimentais. C-Medições dos parâmetros do fogo realizadas durante a queima experimental em julho de 2021 pelos cientistas do Laboratório de Ecologia da Vegetação (LEVeg), da Universidade Estadual Paulista (UNESP, Rio Claro). D- Pós-queima imediato. E- Três meses após a queima experimental realizada em maio de 2021. Do lado esquerdo parcela bienal não queimada.

No terceiro capítulo “*Ecosystem dynamics in response to fire frequency and biological invasion in the Cerrado*” (“A dinâmica do ecossistema em resposta a frequência de fogo e a invasão biológica no Cerrado”) investigamos como distintas frequências de fogo e invasão biológica podem afetar a dinâmica do carbono durante as estações seca e chuvosa em formações campestres do Cerrado (objetivo iii). Nós esperamos que a diminuição da frequência de fogo irá diminuir a entrada de carbono do sistema quando comparada a altas frequências de fogo. Durante a estação chuvosa, esperávamos um aumento nas taxas de entrada de carbono nas áreas recentemente queimadas, porque a produção de biomassa viva é estimulada (rebrotamento da vegetação). Nas áreas em que houve a diminuição da frequência de fogo, esperávamos maiores taxa de saída de carbono durante a estação chuvosa, devido a maiores taxas de transpiração das plantas. Na estação seca, esperávamos a redução nas taxas de entrada de carbono nos sistemas sob altas frequências de fogo, e maiores taxas na entrada de carbono no sistema com a diminuição da frequência de fogo, devido o maior acúmulo de biomassa deste sistema. Em relação à invasão biológica, esperamos que áreas invadidas promovam maior entrada e saída de carbono no sistema quando comparadas a áreas não invadidas, principalmente na estação seca. Isso acontece porque as espécies invasoras podem apresentar alta eficiência no uso da água para o investimento em carbono (i.e., biomassa) quando comparadas as nativas. Para que pudéssemos responder essa pergunta, mensuramos NEE, ET e eWUE durante a estação seca e a chuvosa em uma área experimental de savana no centro do Brasil (Figura 6), onde se é manipulada queimas anuais, bienais e exclusão do fogo, e onde existem áreas invadidas pela gramínea africana *Urochloa brizantha* (Hochst. ex A.Rich.).

Ao final apresentamos as **Considerações Finais** deste trabalho. Nesta sessão retomamos os principais resultados encontrados, suas aplicações para o avanço da ciência e precedentes para estudos potenciais. Também indicamos como os achados desta tese podem subsidiar ações de

manejo e tomadores de decisões que reconheçam e conservem os potenciais serviços ecossistêmicos promovidos pelos ecossistemas campestres e savânicos que, por sua vez, podem auxiliar o controle das mudanças climáticas.

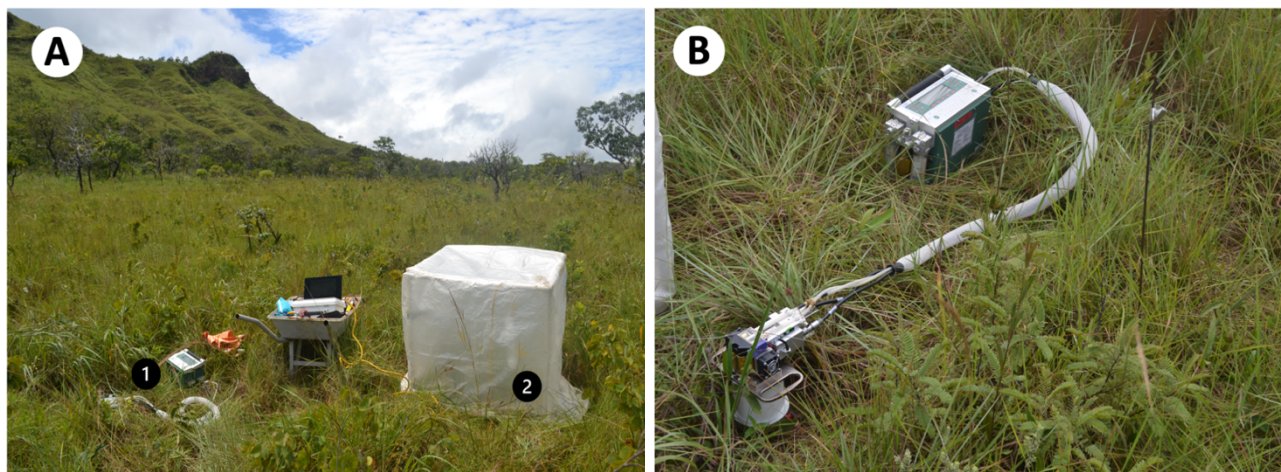


Figura 6. Mensuração dos processos relacionados aos fluxos de entrada e saída de carbono. A- Detalhamento de medições realizadas em campo, através do rastreamento: (1) da respiração do solo; (2) da diferença entre o dióxido de carbono (CO_2) que as plantas conseguem assimilar pela fotossíntese, e a perda de CO_2 pela respiração das plantas e da atividade microbiana (NEE, do inglês *net ecosystem exchange of carbono dioxide*); e da perda de água de transpiração das plantas e do solo (ET). As medidas de NEE e ET demonstradas nessa figura, foram realizadas através da utilização de um equipamento que registra ao longo do tempo as taxas de CO_2 e vapor de água. Para que isso aconteça, o equipamento é colocado preso a um tripé, em conjunto com dois ventiladores elétricos de 15 cm de diâmetro, e coberto por uma câmara de polietileno *rip-stop* (0.49 m^2 de área total e 0.37 m^3 de volume). A ventilação artificial tem a função de misturar o ar dentro da câmara, para que não haja um aumento de temperatura dentro da câmara. O polietileno *rip-stop* mantém as temperaturas constantes durante as medições (*e.g.*, o aumento da temperatura durante a medição não excede 1°C). Como o NEE integra a absorção de CO_2 pelas plantas via fotossíntese, e a liberação de CO_2 pela respiração do solo (respiração de raízes e microrganismos), estima-se individualmente a liberação média de CO_2 do solo. B- Equipamento utilizado para estimar as taxas de CO_2 do solo.

REFERÊNCIAS

- Abreu, R.C.R., Hoffmann, W.A., Vasconcelos, H.L., Pilon, N.A., Rossatto, D.R., & Durigan, G. 2017. The biodiversity cost of carbon sequestration in tropical savanna. *Science Advances* 3: 1–8.
- Abreu, R.C.R., Hoffmann, W.A., Vasconcelos, H.L., Pilon, N.A., Rossatto, D.R., & Durigan, G. 2017. The biodiversity cost of carbon sequestration in tropical savanna. *Science Advances* 3: 1–8.
- Al-Tardeh, S., Sawidis, T., Diannelidis, B.E., & Delivopoulos, S. 2008. Water content and reserve allocation patterns within the bulb of the perennial geophyte red squill (*Liliaceae*) in relation to the Mediterranean climate. *Botany* 86: 291–299.
- Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., De Moraes Gonçalves, J.L., & Sparovek, G. 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22: 711–728.
- Appezato-da-Glória, A.B., Curry, G., Kasue, M., Soares, M., Hayashi, A.H., Appezato-de-glória, B., The, S., Society, B., Feb, N.J., Appezato-da-gl, B., Cury, G., Kasue, M., Soares, M., & Hayashi, A.H. 2008. Underground Systems of Asteraceae Species from the Brazilian Cerrado. 135: 103–113.
- 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.
- Assis, G.B., Pilon, N.A.L., Siqueira, M.F., & Durigan, G. 2021. Effectiveness and costs of invasive species control using different techniques to restore cerrado grasslands. *Restoration Ecology* 29:.
- Bai, Y., & Cotrufo, M.F. 2022. Grassland soil carbon sequestration: Current understanding, challenges, and solutions. 608: 603–608.
- Baldocchi, D. 2008. “Breathing” of the terrestrial biosphere: lessons learned from a global network of carbon dioxide flux measurement systems. *Australian Journal of Botany* 56: 1.
- Bardgett, R.D., Bullock, J.M., Lavorel, S., Manning, P., Schaffner, U., Ostle, N., Chomel, M., Durigan, G., L. Fry, E., Johnson, D., Lavallee, J.M., Le Provost, G., Luo, S., Png, K., Sankaran, M., Hou, X., Zhou, H., Ma, L., Ren, W., Li, X., Ding, Y., Li, Y., & Shi, H. 2021. Combatting global grassland degradation. *Nature Reviews Earth & Environment* 2: 720–735.
- Bastin, J.-F.F., Finegold, Y., Garcia, C., Mollicone, D., Rezende, M., Routh, D., Zohner, C.M., & Crowther, T.W. 2019. The global tree restoration potential. *Science* 365: 76–79.
- Beringer, J., Hutley, L.B., Abramson, D., Arndt, S.K., Briggs, P., Bristow, M., Canadell, J.G., Cernusak, L.A., Eamus, D., Edwards, A.C., Evans, B.J., Fest, B., Goergen, K., Grover, S.P., Hacker, J., Haverd, V., Kanniah, K., Livesley, S.J., Lynch, A., Maier, S., Moore, C., Raupach, M., Russell-Smith, J., Scheiter, S., Tapper, N.J., & Uotila, P. 2015. Fire in Australian savannas: From leaf to landscape. *Global Change Biology* 21: 62–81.
- BFG, T.B.F.G. 2015. Growing knowledge: an overview of Seed Plant diversity in Brazil. *Rodriguésia* 66: 1085–1113.
- Bombo, A.B., Appezato-da-Glória, B., & Fidelis, A. 2022. Fire exclusion changes belowground bud bank and bud-bearing organ composition jeopardizing open savanna resilience. *Oecologia* 199: 153–164.

- Bombo, A., Siebert, F., & Fidelis, A. 2021. Fire and herbivory shape belowground bud banks in a semi-arid African savanna. *African Journal of Range & Forage Science*. doi: 10.2989/10220119.2021.1982004
- Bonanomi, J., Tortato, F.R., Gomes, R. de S.R., Penha, J.M., Bueno, A.S., & Peres, C.A. 2019. Protecting forests at the expense of native grasslands: Land-use policy encourages open-habitat loss in the Brazilian cerrado biome. *Perspectives in Ecology and Conservation* 17: 26–31.
- Bond, W.J. 2022. Out of the shadows: ecology of open ecosystems. *Plant Ecology & Diversity* 14: 205–222.
- Bond, W.J., & Keeley, J.E. 2005. Fire as a global “herbivore”: The ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 387–394.
- Bond, W.J., & Parr, C.L. 2010. Beyond the forest edge: Ecology, diversity and conservation of the grassy biomes. *Biological Conservation* 143: 2395–2404.
- Bond, W.J., Woodward, F.I., & Midgley, G.F. 2005. The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phytologist* 165: 525–538.
- 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
- Bueno, M.L., Pennington, R.T., Dexter, K.G., Kamino, L.H.Y., Pontara, V., Neves, D.M., Ratter, J.A., & de Oliveira-Filho, A.T. 2017. Effects of Quaternary climatic fluctuations on the distribution of Neotropical savanna tree species. *Ecography* 40: 403–414.
- Buisson, E., Archibald, S., Fidelis, A., & Suding, K.N. 2022. Ancient grasslands guide ambitious goals in grassland restoration. *Science* 377: 594–598.
- Buisson, E., Le Stradic, S., Silveira, F.A.O., Durigan, G., Overbeck, G.E., Fidelis, A., Fernandes, G.W., Bond, W.J., Hermann, J.-M., Mahy, G., Alvarado, S.T., Zaloumis, N.P., & Veldman, J.W. 2019. Resilience and restoration of tropical and subtropical grasslands, savannas, and grassy woodlands. *Biological Reviews*. doi: 10.1111/brv.12470
- Carmona, C.P., Bueno, C.G., Toussaint, A., Träger, S., Díaz, S., Moora, M., Munson, A.D., Pärtel, M., Zobel, M., & Tamme, R. 2021. Fine-root traits in the global spectrum of plant form and function. *Nature* 597: 683–687.
- Case, M.F., Nippert, J.B., Holdo, R.M., & Staver, A.C. 2020. Root-niche separation between savanna trees and grasses is greater on sandier soils. *Journal of Ecology* 108: 2298–2308.
- Cavaleri, M.A., & Sack, L. 2010. Comparative water use of native and invasive plants at multiple scales: a global meta-analysis. *Ecology* 91: 2705–2715.
- Chapin, F.S., Matson, P.A., Vitousek, P.M., Chapin, F.S., Matson, P.A., & Vitousek, P.M. 2011a. Carbon Inputs to Ecosystems. In *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*, pp. 123–156. Springer New York.

- Chapin, F.S., Matson, P.A., Vitousek, P.M., Chapin, F.S., Matson, P.A., & Vitousek, P.M. 2011b. Plant Carbon Budgets. In *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*, pp. 157–181. Springer New York.
- Chen, S., Wang, W., Xu, W., Wang, Y., Wan, H., Chen, D., Tang, Z., Tang, X., Zhou, G., Xie, Z., Zhou, D., Shangguan, Z., Huang, J., He, J.S., Wang, Y., Sheng, J., Tang, L., Li, X., Dong, M., Wu, Y., Wang, Q., Wang, Z., Wu, J., Stuart Chapin, F., & Bai, Y. 2018. Plant diversity enhances productivity and soil carbon storage. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 115: 4027–4032.
- Chong, K.Y., Corlett, R.T., Nuñez, M.A., Chiu, J.H., Courchamp, F., Dawson, W., Kuebbing, S., Liebhold, A.M., Padmanaba, M., Souza, L., Andersen, K.M., Fei, S., Lee, B.P.Y.-H., Lum, S., Luskin, M.S., Ngo, K.M., & Wardle, D.A. 2021. Are Terrestrial Biological Invasions Different in the Tropics? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 52: 291–314.
- Clarke, P.J., Lawes, M.J., Midgley, J.J., Lamont, B.B., Ojeda, F., Burrows, G.E., Enright, N.J., & Knox, K.J.E. 2013. Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire. *New Phytologist* 197: 19–35.
- Conant, R.T., Cerri, C.E.P., Osborne, B.B., & Paustian, K. 2017. Grassland management impacts on soil carbon stocks: A new synthesis: A. *Ecological Applications* 27: 662–668.
- Coutinho, L.M. 1990. Fire in the Ecology of the Brazilian Cerrado. In *Fire in the Tropical Biota*, pp. 82–105. Springer, Berlin, Heidelberg, Freiburg.
- Cowling, R.M. 1987. Fire and its role in coexistence and speciation in Gondwanan. *South African Journal of Science* 83:.
- Damasceno, G., Souza, L., Pivello, V.R., Gorgone-Barbosa, E., Giroldo, P.Z., & Fidelis, A. 2018. Impact of invasive grasses on Cerrado under natural regeneration. *Biological Invasions* 20: 3621–3629.
- De 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 of Tropical Ecology* 14: 263–283.
- De Deyn, G.B., Cornelissen, J.H.C., & Bardgett, R.D. 2008. Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology Letters* 11: 516–531.
- De Deyn, G.B., Shiel, R.S., Ostle, N.J., Mcnamara, N.P., Oakley, S., Young, I., Freeman, C., Fenner, N., Quirk, H., & Bardgett, R.D. 2011. Additional carbon sequestration benefits of grassland diversity restoration. *Journal of Applied Ecology* 48: 600–608.
- de Moraes, M.G., de Carvalho, M.A.M., Franco, A.C., Pollock, C.J., & Figueiredo-Ribeiro, R. de C.L. 2016. Fire and Drought: Soluble Carbohydrate Storage and Survival Mechanisms in Herbaceous Plants from the Cerrado. *BioScience* 66: 107–117.
- Dhakal, S., Minx, J.C., Toth, F., Abdel-Aziz, A., Figueroa Meza, M.J., Hubacek, K., Jonckheere, I.G.C., Kim, Y.-G., Nemet, G.F., Pachauri, S., Tan, X.C., & Wiedmann, T. 2022. Emissions Trends and Drivers. In *IPCC, 2022: Climate Change 2022: Mitigation of Climate Change. Contribution of Working Group III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, p. 127. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA.

- Dixon, A.P., Faber-Langendoen, D., Josse, C., Morrison, J., & Loucks, C.J. 2014. Distribution mapping of world grassland types. *Journal of Biogeography* 41: 2003–2019.
- Díaz, S., & Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 646–655.
- Dudley, N., Eufemia, L., Fleckenstein, M., Periago, M.E., Petersen, I., & Timmers, J.F. 2020. Grasslands and savannahs in the UN Decade on Ecosystem Restoration. *Restoration Ecology* 28: 1313–1317.
- Durigan, G. 2020. Zero-fire: Not possible nor desirable in the Cerrado of Brazil. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 268: 151612.
- Durigan, G., De Siqueira, M.F., & Franco, G.A.D.C. 2007. Threats to the Cerrado remnants of the State of São Paulo, Brazil. *Scientia Agricola* 64: 355–363.
- Durigan, G., & Ratter, J.A. 2016. The need for a consistent fire policy for Cerrado conservation. *Journal of Applied Ecology* 53: 11–15.
- Ehrenfeld, J.G. 2010. Ecosystem consequences of biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 41: 59–80.
- Eiten, G. 1978. Delimitation of the cerrado concept. *Vegetatio* 36: 169–178.
- Eiten, G. 1972. The cerrado vegetation of Brazil. *The Botanical Review* 38: 201–341.
- Enright, N.J., Fontaine, J.B., Lamont, B.B., Miller, B.P., & Westcott, V.C. 2014. Resistance and resilience to changing climate and fire regime depend on plant functional traits. *Journal of Ecology* 102: 1572–1581.
- Ens, E., Hutley, L.B., Rossiter-Rachor, N.A., Douglas, M.M., & Setterfield, S.A. 2015. Resource-use efficiency explains grassy weed invasion in a low-resource savanna in north Australia. *Frontiers in Plant Science* 6: 1–10.
- February, E., Pausch, J., & Higgins, S.I. 2020. Major contribution of grass roots to soil carbon pools and CO₂ fluxes in a mesic savanna. *Plant and Soil* 454: 207–215.
- Fei, S., Phillips, J., & Shouse, M. 2014. Biogeomorphic Impacts of Invasive Species. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 45: 69–87.
- Fidelis, A., Alvarado, S.T., Barradas, A., & Pivello, V. 2018. The Year 2017: Megafires and Management in the Cerrado. *Fire* 1: 49.
- Fidelis, A., Appezzato-da-Glória, B., Pillar, V.D., & Pfadenhauer, J. 2014. Does disturbance affect bud bank size and belowground structures diversity in Brazilian subtropical grasslands? *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 209: 110–116.
- Fidelis, A., Lyra, M.F. di S., & Pivello, V.R. 2013. Above- and below-ground biomass and carbon dynamics in Brazilian Cerrado wet grasslands (O. Wildi, Ed.). *Journal of Vegetation Science* 24: 356–364.
- Freschet, G.T., Roumet, C., Comas, L.H., Weemstra, M., Bengough, A.G., Rewald, B., Bardgett, R.D., De Deyn, G.B., Johnson, D., Klimešová, J., Lukac, M., McCormack, M.L., Meier, I.C., Pagès, L., Poorter, H., Prieto, I., Wurzbürger, N., Zadworny, M., Bagniewska-Zadworna, A., Blancaflor, E.B.,

- Brunner, I., Gessler, A., Hobbie, S.E., Iversen, C.M., Mommer, L., Picon-Cochard, C., Postma, J.A., Rose, L., Ryser, P., Scherer-Lorezen, M., Soudzilovskaia, N.A., Sun, T., Valverde-Barrantes, O.J., Weigelt, A., York, L.M., & Stokes, A. 2021. Root traits as drivers of plant and ecosystem functioning: current understanding, pitfalls and future research needs. *New Phytologist*. doi: 10.1111/nph.17072
- Freschet, G.T., Violle, C., Bourget, M.Y., Scherer-Lorezen, M., & Fort, F. 2018. Allocation, morphology, physiology, architecture: the multiple facets of plant above- and below-ground responses to resource stress. *New Phytologist* 219: 1338–1352.
- Friedlingstein, P., Jones, M.W., O’Sullivan, M., Andrew, R.M., Bakker, D.C.E., Hauck, J., Le Quéré, C., Peters, G.P., Peters, W., Pongratz, J., Sitch, S., Canadell, J.G., Ciais, P., Jackson, R.B., Alin, S.R., Anthoni, P., Bates, N.R., Becker, M., Bellouin, N., Bopp, L., Chau, T.T.T., Chevallier, F., Chini, L.P., Cronin, M., Currie, K.I., Decharme, B., Djeutchouang, L.M., Dou, X., Evans, W., Feely, R.A., Feng, L., Gasser, T., Gilfillan, D., Gkritzalis, T., Grassi, G., Gregor, L., Gruber, N., Gürses, Ö., Harris, I., Houghton, R.A., Hurtt, G.C., Iida, Y., Ilyina, T., Luijkx, I.T., Jain, A., Jones, S.D., Kato, E., Kennedy, D., Klein Goldewijk, K., Knauer, J., Korsbakken, J.I., Körtzinger, A., Landschützer, P., Lauvset, S.K., Lefèvre, N., Lienert, S., Liu, J., Marland, G., McGuire, P.C., Melton, J.R., Munro, D.R., Nabel, J.E.M.S., Nakaoka, S.-I., Niwa, Y., Ono, T., Pierrot, D., Poulter, B., Rehder, G., Resplandy, L., Robertson, E., Rödenbeck, C., Rosan, T.M., Schwinger, J., Schwingshackl, C., Séférian, R., Sutton, A.J., Sweeney, C., Tanhua, T., Tans, P.P., Tian, H., Tilbrook, B., Tubiello, F., van der Werf, G.R., Vuichard, N., Wada, C., Wanninkhof, R., Watson, A.J., Willis, D., Wiltshire, A.J., Yuan, W., Yue, C., Yue, X., Zaehle, S., & Zeng, J. 2022. Global Carbon Budget 2021. *Earth System Science Data* 14: 1917–2005.
- Funk, J.L., Cleland, E.E., Suding, K.N., & Zavaleta, E.S. 2008. Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 695–703.
- Funk, J.L., & Vitousek, P.M. 2007. Resource-use efficiency and plant invasion in low-resource systems. *Nature* 446: 1079–1081.
- Garcia, D.B., Xavier, R.O., Camargo, P.B., Vieira, S.A., & Pivello, V.R. 2022. Can an invasive African grass affect carbon and nitrogen stocks in open habitats of the Brazilian Cerrado? *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 286: 151968.
- Garnier, E., Navas, M.-L., & Grigulis, K. 2016. *Plant Functional Diversity*.
- Giambelluca, T.W., Scholz, F.G., Bucci, S.J., Meinzer, F.C., Goldstein, G., Hoffmann, W.A., Franco, A.C., & Buchert, M.P. 2009. Evapotranspiration and energy balance of Brazilian savannas with contrasting tree density. *Agricultural and Forest Meteorology* 149: 1365–1376.
- Gill, R.A., & Jackson, R.B. 2000. Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems. *New Phytologist* 147: 13–31.
- Gomes, L., Miranda, H.S., Silvério, D.V., & Bustamante, M.M.C. 2020. Effects and behaviour of experimental fires in grasslands, savannas, and forests of the Brazilian Cerrado. *Forest Ecology and Management* 458:.
- Gorgone-Barbosa, E., Pivello, V.R., Bautista, S., Zupo, T., Rissi, M.N., & Fidelis, A. 2015. How can an invasive grass affect fire behavior in a tropical savanna? A community and individual plant level approach. *Biological Invasions* 17: 423–431.

- Grace, J., José, J.S., Meir, P., Miranda, H.S., & Montes, R.A. 2006. Productivity and carbon fluxes of tropical savannas. In *Journal of Biogeography*, pp. 387–400.
- Griscom, B.W., Adams, J., Ellis, P.W., Houghton, R.A., Lomax, G., Miteva, D.A., Schlesinger, W.H., Shoch, D., Siikamäki, J.V., Smith, P., Woodbury, P., Zganjar, C., Blackman, A., Campari, J., Conant, R.T., Delgado, C., Elias, P., Gopalakrishna, T., Hamsik, M.R., Herrero, M., Kiesecker, J., Landis, E., Laestadius, L., Leavitt, S.M., Minnemeyer, S., Polasky, S., Potapov, P., Putz, F.E., Sanderman, J., Silvius, M., Wollenberg, E., & Fargione, J. 2017. Natural climate solutions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114: 11645–11650.
- He, T., Lamont, B.B., & Downes, K.S. 2011. Banksia born to burn. *New Phytologist* 191: 184–196.
- He, T., Lamont, B.B., & Manning, J. 2016. A Cretaceous origin for fire adaptations in the Cape flora. *Scientific Reports* 6: 34880.
- He, T., Lamont, B.B., & Pausas, J.G. 2019. Fire as a key driver of Earth’s biodiversity. *Biological Reviews*. doi: 10.1111/brv.12544
- Hodge, A. 2004. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist* 162: 9–24.
- 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. *Ecology Letters* 15: 759–768.
- Honda, E.A., & Durigan, G. 2016. Woody encroachment and its consequences on hydrological processes in the savannah. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 371:.
- IPBES. 2019. Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services (E. S. Brondizio, J. Settele, S. Díaz, & H. T. Ngo, Eds.). IPBES secretariat, Bonn, Germany.
- IPCC. 2022. Climate Change 2022: Mitigation of Climate Change. Contribution of Working Group III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (P. R. Shukla, J. Skea, R. Slade, A. A. Khourdajie, R. van Diemen, M. D. McCollum, S. Pathak, P. Some, R. Vyas, M. Fradera, A. Belkacemi, G. Hasija, S. Lisboa, & J. M. Luz, Eds.). Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA.
- Jackson, R.B., Lajtha, K., Crow, S.E., Hugelius, G., Kramer, M.G., & Piñeiro, G. 2017. The Ecology of Soil Carbon: Pools, Vulnerabilities, and Biotic and Abiotic Controls. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 48: 419–445.
- Jackson, A.R.B., Mooney, H.A., & Schulze, E. 2016. A Global Budget for Fine Root Biomass , Surface Area , and Nutrient Contents Published by : National Academy of Sciences Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/42683> A global budget for fine root biomass , surface area , and nutrient contents. 94: 7362–7366.
- Jobbagy, E.G., & Jackson, R.B. 2000. The Vertical Distribution of Soil Organic Carbon and Its Relation to Climate and Vegetation. *Ecological Applications* 10: 423.

- Jones, M.W., Santín, C., van der Werf, G.R., & Doerr, S.H. 2019. Global fire emissions buffered by the production of pyrogenic carbon. *Nature Geoscience* 12: 742–747.
- Jørgensen, D. 2015. Ecological restoration as objective, target, and tool in international biodiversity policy. *Ecology and Society* 20:.
- Keeley, J.E., & Pausas, J.G. 2019. Distinguishing disturbance from perturbations in fire-prone ecosystems. *International Journal of Wildland Fire* 28: 282–287.
- 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: 406–411.
- Klimešová, J., Martínková, J., & Ottaviani, G. 2018. Belowground plant functional ecology: Towards an integrated perspective (K. Field, Ed.). *Functional Ecology* 32: 2115–2126.
- Klimešová, J., Martínková, J., Pausas, J.G., de Moraes, M.G., Herben, T., Yu, F.-H., Puntieri, J., Vesk, P.A., de Bello, F., Janeček, Š., Altman, J., Appezzato-da-Glória, B., Bartušková, A., Crivellaro, A., Doležal, J., Ott, J.P., Paula, S., Schnablová, R., Schweingruber, F.H., & Ottaviani, G. 2019. Handbook of standardized protocols for collecting plant modularity traits. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 40: 125485.
- Kornelius, E., Saueressig, M.G., & Goedert, W.J. 1979. Pastures establishment and management in the cerrado of Brazil. In *Pasture production in acid soil of the tropics*, pp. 147–166. O3EG-5. CIAT, Cali, Colombia.
- Kramer-Walter, K.R., Bellingham, P.J., Millar, T.R., Smissen, R.D., Richardson, S.J., & Laughlin, D.C. 2016. Root traits are multidimensional: specific root length is independent from root tissue density and the plant economic spectrum. *Journal of Ecology* 104: 1299–1310.
- Lamont, B.B., & Downes, K.S. 2011. Fire-stimulated flowering among resprouters and geophytes in Australia and South Africa. *Plant Ecology* 212: 2111–2125.
- Lamont, B.B., He, T., & Downes, K.S. 2013. Adaptive responses to directional trait selection in the Miocene enabled Cape proteas to colonize the savanna grasslands. *Evolutionary Ecology* 27: 1099–1115.
- Lamont, B.B., He, T., & Yan, Z. 2019. Evolutionary history of fire-stimulated resprouting, flowering, seed release and germination. *Biological Reviews* 94: 903–928.
- Lange, M., Eisenhauer, N., Sierra, C.A., Bessler, H., Engels, C., Griffiths, R.I., Mellado-Vázquez, P.G., Malik, A.A., Roy, J., Scheu, S., Steinbeiss, S., Thomson, B.C., Trumbore, S.E., & Gleixner, G. 2015. Plant diversity increases soil microbial activity and soil carbon storage. *Nature Communications* 6:.
- Laughlin, D.C., Mommer, L., Sabatini, F.M., Bruelheide, H., Kuyper, T.W., McCormack, M.L., Bergmann, J., Freschet, G.T., Guerrero-Ramírez, N.R., Iversen, C.M., Kattge, J., Meier, I.C., Poorter, H., Roumet, C., Semchenko, M., Sweeney, C.J., Valverde-Barrantes, O.J., van der Plas, F., van Ruijven, J., York, L.M., Aubin, I., Burge, O.R., Byun, C., Čuštrevska, R., Dengler, J., Forey, E., Guerin, G.R., Hérault, B., Jackson, R.B., Karger, D.N., Lenoir, J., Lysenko, T., Meir, P., Niinemets, Ü., Ozinga, W.A., Peñuelas, J., Reich, P.B., Schmidt, M., Schrod, F., Velázquez, E., & Weigelt,

- A. 2021. Root traits explain plant species distributions along climatic gradients yet challenge the nature of ecological trade-offs. *Nature Ecology & Evolution*. doi: 10.1038/s41559-021-01471-7
- Law, B. 2005. Carbon dynamics in response to climate and disturbance: Recent progress from multi-scale measurements and modeling in AmeriFlux. In *Plant Responses to Air Pollution and Global Change*, pp. 205–213. Springer Japan, Tokyo.
- Le Stradic, S., Roumet, C., Durigan, G., Cancian, L., & Fidelis, A. 2021. Variation in biomass allocation and root functional parameters in response to fire history in Brazilian savannas. *Journal of Ecology* 109: 4143–4157.
- Lecocq, F., Winkler, H., Daka, J.P., Fu, S., Gerber, J.S., Kartha, S., Krey, V., Lofgren, H., Masui, T., Marthur, R., Portugal-Pereira, J., Sovacool, B.K., Vilarino, M.V., & Zhou, N. 2022. Mitigation and development pathways in the near- to mid-term. In IPCC, 2022: *Climate Change 2022: Mitigation of Climate Change*. Contribution of Working Group III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, p. 156. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA.
- Linder, H.P., Lehmann, C.E.R., Archibald, S., Osborne, C.P., & Richardson, D.M. 2018. Global grass (Poaceae) success underpinned by traits facilitating colonization, persistence and habitat transformation. *Biological Reviews* 93: 1125–1144.
- Lloyd, J., Bird, M.I., Vellen, L., Miranda, A.C., Veenendaal, E.M., Djangbletey, G., Miranda, H.S., Cook, G., & Farquhar, G.D. 2008. Contributions of woody and herbaceous vegetation to tropical savanna ecosystem productivity: A quasi-global estimate. *Tree Physiology* 28: 451–468.
- Loreau, M. 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: Recent theoretical advances. *Oikos* 91: 3–17.
- MapBiomass. 2022. MapBiomass Collection 7 (1985–2021).
- McCormack, M.L., Dickie, I.A., Eissenstat, D.M., Fahey, T.J., Fernandez, C.W., Guo, D., Helmisaari, H.S., Hobbie, E.A., Iversen, C.M., Jackson, R.B., Leppälammi-Kujansuu, J., Norby, R.J., Phillips, R.P., Pregitzer, K.S., Pritchard, S.G., Rewald, B., Zadworny, M., Leppälammi-Kujansuu, J., Norby, R.J., Phillips, R.P., Pregitzer, K.S., Pritchard, S.G., Rewald, B., & Zadworny, M. 2015. Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytologist* 207: 505–518.
- McLauchlan, K.K., Higuera, P.E., Miesel, J., Rogers, B.M., Schweitzer, J., Shuman, J.K., Tepley, A.J., Varner, J.M., Veblen, T.T., Adalsteinsson, S.A., Balch, J.K., Baker, P., Batllori, E., Bigio, E., Brando, P., Cattau, M., Chipman, M.L., Coen, J., Crandall, R., Daniels, L., Enright, N., Gross, W.S., Harvey, B.J., Hatten, J.A., Hermann, S., Hewitt, R.E., Kobziar, L.N., Landesmann, J.B., Loranty, M.M., Maezumi, S.Y., Mearns, L., Moritz, M., Myers, J.A., Pausas, J.G., Pellegrini, A.F.A., Platt, W.J., Roozeboom, J., Safford, H., Santos, F., Scheller, R.M., Sherriff, R.L., Smith, K.G., Smith, M.D., & Watts, A.C. 2020. Fire as a fundamental ecological process: Research advances and frontiers. *Journal of Ecology* 108: 2047–2069.
- Medeiros, M.B., & Miranda, H.S. 2008. Post-Fire Resprouting and Mortality in Cerrado Woody Plant Species Over a Three-Year Period. *Edinburgh Journal of Botany* 65:.
- Mendonça, R.C., Felfili, J.M., Walter, B.M.T., Silva-Júnior, M.C., Rezendo, A.V., Filgueiras, T.S., Nogueira, P.E., & Fagg, C.W. 2008. Flora vascular do bioma Cerrado: checklist com 12356

- especies. In *Cerrado: Ecologia e Flora*, Embrapa Cerrados/ Embrapa Informações Tecnológica, Brasília, DF.
- Miranda, A.C., Miranda, H.S., Lloyd, J., Grace, J., Francey, R.J., McIntyre, J.A., Meir, P., Riggan, P., Lockwood, R., & Brass, J. 1997. Fluxes of carbon, water and energy over Brazilian cerrado: An analysis using eddy covariance and stable isotopes. *Plant, Cell and Environment* 20: 315–328.
- Mokany, K., Raison, R.J., & Prokushkin, A.S. 2006. Critical analysis of root: Shoot ratios in terrestrial biomes. *Global Change Biology* 12: 84–96.
- Musso, C., Fontenele, H.G.V., Pinto, G., Oliveira, R., Correia, C., Moutinho-Pereira, J.M., Soares, A.M.V.M., & Loureiro, S. 2021. Effects of water and nutrient availability on morphological, physiological, and biochemical traits of one invasive and one native grass of a Neotropical savanna. *Environmental and Experimental Botany* 182:.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B., & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858.
- Norby, R.J., & Jackson, R.B. 2000. Root dynamics and global change: seeking an ecosystem perspective: REVIEW Root dynamics and global change. *New Phytologist* 147: 3–12.
- Oliveira, R.S., Bezerra, L., Davidson, E.A., Pinto, F., Klink, C.A., Nepstad, D.C., & Moreira, A. 2005. Deep root function in soil water dynamics in cerrado savannas of central Brazil. *Functional Ecology* 19: 574–581.
- Oliveira-Filho, A.T., & Ratter, J.A. 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado Biome. In Oliveira, P.S. & Marquis, R.J. (eds.), *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*, pp. 91–120. Columbia University Press, New York.
- Oliveras, I., Meirelles, S.T., Hirakuri, V.L., Freitas, C.R., Miranda, H.S., & Pivello, V.R. 2013. Effects of fire regimes on herbaceous biomass and nutrient dynamics in the Brazilian savanna. *International Journal of Wildland Fire* 22: 368–380.
- Ottaviani, G., Martínková, J., Herben, T., Pausas, J.G., & Klimešová, J. 2017. On Plant Modularity Traits: Functions and Challenges. *Trends in Plant Science* 22: 648–651.
- Ottaviani, G., Molina-Venegas, R., Charles-Dominique, T., Chelli, S., Campetella, G., Canullo, R., & Klimešová, J. 2020. The Neglected Belowground Dimension of Plant Dominance. *Trends in Ecology and Evolution* 35: 763–766.
- Overbeck, G.E., Vélez-martin, E., Menezes, S., Anand, M., Baeza, S., Carlucci, M.B., Michele, S., Durigan, G., Fidelis, A., Guido, A., Moro, M.F., Munhoz, B.R., Reginato, M., Rodrigues, R.S., Fermina, M., Sampaio, A.B., Barbosa, H., Fernando, A.O., Sosinski, Ê.E., Staude, I.R., Temperton, V.M., Turchetto, C., Veldman, W., Viana, P.L., & Zappi, D.C. 2022. Placing Brazil's grasslands and savannas on the map of science and conservation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. doi: 10.1016/j.ppees.2022.125687
- 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., & Bond, W.J. 2020a. Alternative Biome States in Terrestrial Ecosystems. *Trends in Plant Science* 25: 250–263.
- Pausas, J.G., & Bond, W.J. 2019. Humboldt and the reinvention of nature. *Journal of Ecology* 107: 1031–1037.
- Pausas, J.G., & Bond, W.J. 2020b. On the Three Major Recycling Pathways in Terrestrial Ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 35: 767–775.
- Pausas, J.G., Lamont, B.B., Paula, S., Appezzato-da-Glória, B., & Fidelis, A. 2018. Unearthing belowground bud banks in fire-prone ecosystems. *New Phytologist* 217: 1435–1448.
- Pausas, J.G., & Paula, S. 2020. Grasses and fire: the importance of hiding buds: A response to Moore et al. (2019) ‘Effects of drought and fire on resprouting capacity of 52 temperate Australian perennial native grasses.’ *New Phytologist* 226: 957–959.
- Pellegrini, A.F.A., Ahlström, A., Hobbie, S.E., Reich, P.B., Nieradzik, L.P., Staver, A.C., Scharenbroch, B.C., Jumpponen, A., Anderegg, W.R.L., Randerson, J.T., & Jackson, R.B. 2018. Fire frequency drives decadal changes in soil carbon and nitrogen and ecosystem productivity. *Nature* 553: 194–198.
- Pellegrini, A.F.A., Caprio, A.C., Georgiou, K., Finnegan, C., Hobbie, S.E., Hatten, J.A., & Jackson, R.B. 2021. Low-intensity frequent fires in coniferous forests transform soil organic matter in ways that may offset ecosystem carbon losses. *Global Change Biology* 27: 3810–3823.
- Pellegrini, A.F.A., McLauchlan, K.K., Hobbie, S.E., Mack, M.C., Marcotte, A.L., Nelson, D.M., Perakis, S.S., Reich, P.B., & Whittinghill, K. 2020. Frequent burning causes large losses of carbon from deep soil layers in a temperate savanna. *Journal of Ecology* 108: 1426–1441.
- Petchey, O.L., & Gaston, K.J. 2006. Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741–758.
- Petchey, O.L., & Gaston, K.J. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5: 402–411.
- Pilon, N.A.L., Cava, M.G.B., Hoffmann, W.A., Abreu, R.C.R., Fidelis, A., & Durigan, G. 2021. The diversity of post-fire regeneration strategies in the cerrado ground layer. *Journal of Ecology*. doi: 10.1111/1365-2745.13456
- Pivello, V.R. 2011. The use of fire in the cerrado and Amazonian rainforests of Brazil: Past and present. *Fire Ecology* 7: 24–39.
- Pivello, V.R., Oliveras, I., Miranda, H.S., Haridasan, M., Sato, M.N., & Meirelles, S.T. 2010. Effect of fires on soil nutrient availability in an open savanna in Central Brazil. *Plant and Soil* 337: 111–123.
- Pivello, V.R., Shida, C.N., & Meirelles, S.T. 1999. Alien grasses in Brazilian savannas: A threat to the biodiversity. *Biodiversity and Conservation* 8: 1281–1294.
- Poorter, H., Niklas, K.J., Reich, P.B., Oleksyn, J., Poot, P., & Mommer, L. 2012. Biomass allocation to leaves, stems and roots: Meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist* 193: 30–50.

- Prommer, J., Walker, T.W.N., Wanek, W., Braun, J., Zezula, D., Hu, Y., Hofhansl, F., & Richter, A. 2020. Increased microbial growth, biomass, and turnover drive soil organic carbon accumulation at higher plant diversity. *Global Change Biology* 26: 669–681.
- Pyšek, P., & Richardson, D.M. 2007. Traits Associated with Invasiveness in Alien Plants: Where Do we Stand? *Biological Invasions* 193: 97–125.
- Quesada, C.A., Miranda, A.C., Hodnett, M.G., Santos, A.J.B., Miranda, H.S., & Breyer, L.M. 2004. Seasonal and depth variation of soil moisture in a burned open savanna (campo sujo) in central Brazil. *Ecological Applications* 14: 33–41.
- Ribeiro, J.F., & Walter, B.M.T. 2008. As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. In Sano, S.M., De Almeida, S.P., & Ribeiro, J.F. (eds.), *Cerrado: Ecologia e flora*, pp. 152–212. Embrapa Cerrados/Embrapa Informações Tecnológica.
- Ricciardi, A., Iacarella, J.C., Aldridge, D.C., Blackburn, T.M., Carlton, J.T., Catford, J.A., Dick, J.T.A., Hulme, P.E., Jeschke, J.M., Liebhold, A.M., Lockwood, J.L., MacIsaac, H.J., Meyerson, L.A., Pyšek, P., Richardson, D.M., Ruiz, G.M., Simberloff, D., Vilà, M., & Wardle, D.A. 2021. Four priority areas to advance invasion science in the face of rapid environmental change. *Environmental Reviews* 29: 119–141.
- 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, A.C., & Estelita, M.E.M. 2009. Morphoanatomy of the stem in Cyperaceae. *Acta Botanica Brasilica* 23: 889–901.
- Rodrigues, C.A., Zirondi, H.L., & Fidelis, A. 2021. Fire frequency affects fire behavior in open savannas of the Cerrado. *Forest Ecology and Management* 482: 118850.
- Santos, F.L.M., Nogueira, J., Souza, R.A.F. de, Falleiro, R.M., Schmidt, I.B., & Libonati, R. 2021. Prescribed Burning Reduces Large, High-Intensity Wildfires and Emissions in the Brazilian Savanna. *Fire* 4: 56.
- Santos, A.J.B., Silva, G.T.D.A., Miranda, H.S., Miranda, A.C., & Lloyd, J. 2003. Effects of fire on surface carbon, energy and water vapour fluxes over campo sujo savanna in central Brazil. *Functional Ecology* 17: 711–719.
- Schenk, H.J., & Jackson, R.B. 2002. The global biogeography of roots. *Ecological Monographs* 72: 18.
- Schmidt, I.B., & Eloy, L. 2020. Fire regime in the Brazilian Savanna: Recent changes, policy and management. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 268: 151613.
- Schmidt, I.B., Moura, L.C., Ferreira, M.C., Eloy, L., Sampaio, A.B., Dias, P.A., & Berlinck, C.N. 2018. Fire management in the Brazilian savanna: First steps and the way forward (R. Zenni, Ed.). *Journal of Applied Ecology* 55: 2094–2101.
- Scholze, M., Knorr, W., Arnell, N.W., & Prentice, I.C. 2006. A climate-change risk analysis for world ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103: 13116–13120.

- Schreiner-McGraw, A.P., Vivoni, E.R., Ajami, H., Sala, O.E., Throop, H.L., & Peters, D.P.C. 2020. Woody Plant Encroachment has a Larger Impact than Climate Change on Dryland Water Budgets. *Scientific Reports* 10: 1–9.
- Scott, R.L., Huxman, T.E., Barron-Gafford, G.A., Darrel Jenerette, G., Young, J.M., & Hamerlynck, E.P. 2014. When vegetation change alters ecosystem water availability. *Global Change Biology* 20: 2198–2210.
- Silveira, F.A.O., Negreiros, D., Barbosa, N.P.U., Buisson, E., Carmo, F.F., Carstensen, D.W., Conceição, A.A., Cornelissen, T.G., Echternacht, L., Fernandes, G.W., Garcia, Q.S., Guerra, T.J., Jacobi, C.M., Lemos-Filho, J.P., Le Stradic, S., Morellato, L.P.C., Neves, F.S., Oliveira, R.S., Schaefer, C.E., Viana, P.L., & Lambers, H. 2016. Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. *Plant and Soil* 403: 129–152.
- Simberloff, D., Martin, J.L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D.A., Aronson, J., Courchamp, F., Galil, B., García-Berthou, E., Pascal, M., Pyšek, P., Sousa, R., Tabacchi, E., & Vilà, M. 2013. Impacts of biological invasions: What's what and the way forward. *Trends in Ecology and Evolution* 28: 58–66.
- 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.
- Simpson, K.J., Bennett, C., Atkinson, R.R.L., Mockford, E.J., McKenzie, S., Freckleton, R.P., Thompson, K., Rees, M., & Osborne, C.P. 2020. Photosynthesis and the economic spectra of leaf and root traits independently influence growth rates in grasses (Y. Le Bagousse-Pinguet, Ed.). *Journal of Ecology* 108: 1899–1909.
- Simpson, K.J., Jardine, E.C., Archibald, S., Forrestel, E.J., Lehmann, C.E.R., Thomas, G.H., & Osborne, C.P. 2021. Resprouting grasses are associated with less frequent fire than seeders. *New Phytologist* 230: 832–844.
- Simpson, K.J., Olofsson, J.K., Ripley, B.S., & Osborne, C.P. 2019. Frequent fires prime plant developmental responses to burning. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 286:.
- Souza, C.M., Shimbo, J.Z., Rosa, M.R., Parente, L.L., Alencar, A.A., Rudorff, B.F.T., Hasenack, H., Matsumoto, M., Ferreira, L.G., Souza-Filho, P.W.M., de Oliveira, S.W., Rocha, W.F., Fonseca, A.V., Marques, C.B., Diniz, C.G., Costa, D., Monteiro, D., Rosa, E.R., Vélez-Martin, E., Weber, E.J., Lenti, F.E.B., Paternost, F.F., Pareyn, F.G.C., Siqueira, J.V., Viera, J.L., Neto, L.C.F., Saraiva, M.M., Sales, M.H., Salgado, M.P.G., Vasconcelos, R., Galano, S., Mesquita, V.V., & Azevedo, T. 2020. Reconstructing three decades of land use and land cover changes in brazilian biomes with landsat archive and earth engine. *Remote Sensing* 12:.
- Spawn, S.A., Sullivan, C.C., Lark, T.J., & Gibbs, H.K. 2020. Harmonized global maps of above and belowground biomass carbon density in the year 2010. *Scientific Data* 7: 112.
- 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.
- Stevens, N., Bond, W., Feurdean, A., & Lehmann, C.E.R. 2022. Grassy Ecosystems in the Anthropocene. *Annual Review of Environment and Resources* 47: annurev-environ-112420-015211.

- Strömberg, C.A.E., & Staver, A.C. 2022. The history and challenge of grassy biomes. *Science* 377: 592–593.
- Tilman, D. 2001. Functional Diversity. In Levin, S.A. (ed.), *Encyclopedia of Biodiversity*, pp. 109–120. Academic Press, New York.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., & Siemann, E. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277: 1300–1302.
- Tobin, B., Čermák, J., Chiatante, D., Danjon, F., Di Iorio, A., Dupuy, L., Eshel, A., Jourdan, C., Kalliokoski, T., Laiho, R., Nadezhdina, N., Nicoll, B., Pagès, L., Silva, J., & Spanos, I. 2007. Towards developmental modelling of tree root systems. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology* 141: 481–501.
- Tomlinson, K.W., Sterck, F.J., Bongers, F., da Silva, D.A., Barbosa, E.R.M., Ward, D., Bakker, F.T., van Kaauwen, M., Prins, H.H.T., de Bie, S., & van Langevelde, F. 2012. Biomass partitioning and root morphology of savanna trees across a water gradient. *Journal of Ecology* 100: 1113–1121.
- Tubiello, F.N., Lin, G., Druitt, J.W., & Marino, B.D.V. 1999. Ecosystem-level evapotranspiration and water-use efficiency in the desert biome of Biosphere 2. *Ecological Engineering* 13: 263–271.
- UNFCCC, U.N.F.C. on C.C. 2015. Adoption of the Paris Agreement. In United Nations, Paris, France.
- UNFCCC, U.N.F.C. on C.C. 2021. Glasgow Climate Pact, Decision -/CP.26, advance unedited version'. In Glasgow, UK.
- Van Der Werf, G.R., Randerson, J.T., Giglio, L., Van Leeuwen, T.T., Chen, Y., Rogers, B.M., Mu, M., Van Marle, M.J.E., Morton, D.C., Collatz, G.J., Yokelson, R.J., & Kasibhatla, P.S. 2017. Global fire emissions estimates during 1997–2016. *Earth System Science Data* 9: 697–720.
- 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.
- Veldman, J.W., Overbeck, G.E., Negreiros, D., Mahy, G., Le Stradic, S., Fernandes, G.W., Durigan, G., Buisson, E., Putz, F.E., & Bond, W.J. 2015. Tyranny of trees in grassy biomes. *Science* 347: 484–485.
- Veldman, J.W., Silveira, F.A.O., Fleischman, F.D., Ascarrunz, N.L., & Durigan, G. 2017. Grassy biomes: An inconvenient reality for large-scale forest restoration? A comment on the essay by Chazdon and Laestadius. *American Journal of Botany* 104: 649–651.
- Vila, M., Espinar, J.L., Hejda, M., Hulme, P.E., Jarosik, V., Maron, J.L., Pergl, J., Schaffner, U., Sun, Y., & Pysek, P. 2011. Ecological impacts of invasive alien plants: A meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters* 14: 702–708.
- Villalobos-Vega, R., Salazar, A., Miralles-Wilhelm, F., Haridasan, M., Franco, A.C., & Goldstein, G. 2014. Do groundwater dynamics drive spatial patterns of tree density and diversity in Neotropical savannas? (K. Wesche, Ed.). *Journal of Vegetation Science* 25: 1465–1473.

- Wang, J., Sun, J., Yu, Z., Li, Y., Tian, D., Wang, B., Li, Z., & Niu, S. 2019. Vegetation type controls root turnover in global grasslands (B. Enquist, Ed.). *Global Ecology and Biogeography* 28: 442–455.
- Weemstra, M., Kiorapostolou, N., van Ruijven, J., Mommer, L., de Vries, J., & Sterck, F. 2020. The role of fine-root mass, specific root length and life span in tree performance: A whole-tree exploration. *Functional Ecology* 34: 575–585.
- Weng, E., Luo, Y., Wang, W., Wang, H., Hayes, D.J., McGuire, A.D., Hastings, A., & Schimel, D.S. 2012. Ecosystem carbon storage capacity as affected by Disturbance regimes: A general theoretical model. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 117: 1–15.
- Wigley, B.J., Augustine, D.J., Coetsee, C., Ratnam, J., & Sankaran, M. 2020. Grasses continue to trump trees at soil carbon sequestration following herbivore exclusion in a semiarid African savanna. *Ecology* 101: 1–10.
- Wigley, B.J., Staver, A.C., Zytowski, R., Jagodzinski, A.M., & Wigley-Coetsee, C. 2019. Root trait variation in African savannas. *Plant and Soil* 441: 555–565.
- Williams, D.G., & Baruch, Z. 2000. African grass invasion in the Americas: Ecosystem consequences and the role of ecophysiology. *Biological Invasions* 2: 123–140.
- Yang, Y., Tilman, D., Furey, G., & Lehman, C. 2019. Soil carbon sequestration accelerated by restoration of grassland biodiversity. *Nature Communications* 10: 718.
- Zhou, Y., Singh, J., Butnor, J.R., Coetsee, C., Boucher, P.B., Case, M.F., Hockridge, E.G., Davies, A.B., & Staver, A.C. 2022. Limited increases in savanna carbon stocks over decades of fire suppression. *Nature*.
- Zhou, Y., Wigley, B.J., Case, M.F., Coetsee, C., & Staver, A.C. 2020. Rooting depth as a key woody functional trait in savannas. *New Phytologist* 227: 1350–1361.
- Zou, J., Ziegler, A.D., Chen, D., McNicol, G., Ciais, P., Jiang, X., Zheng, C., Wu, J., Wu, J., Lin, Z., He, X., Brown, L.E., Holden, J., Zhang, Z., Ramchunder, S.J., Chen, A., & Zeng, Z. 2022. Rewetting global wetlands effectively reduces major greenhouse gas emissions. *Nature Geoscience* 15: 627–632.
- Zupo, T., Daibes, L.F., Pausas, J.G., & Fidelis, A. 2021. Post-fire regeneration strategies in a frequently burned Cerrado community. *Journal of Vegetation Science* 32:.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O principal objetivo desta tese foi investigar como o fogo e a invasão biológica podem afetar a dinâmica do carbono em ecossistemas neotropicais campestres e savânicos, utilizando como modelo de estudo o Cerrado. No capítulo 1, nós mostramos que o fogo promoveu a entrada de carbono no ecossistema (NEE), favoreceu a diversidade funcional e a biomassa subterrânea, além de promover o carbono no solo (SOC) (Figura 1). Estes resultados demonstram que quando o fogo é excluído do sistema, a diversidade funcional diminui. A longo prazo, a diminuição da diversidade funcional pode afetar a resiliência do sistema em áreas onde o fogo foi excluído, por afetar a rápida e diversa resposta pós-fogo (Pilon et al. 2021; Zupo et al. 2021; Le Stradic et al. 2021).

Por se tratar de ambientes naturalmente inflamáveis, estes ecossistemas queimam, naturalmente ou até mesmo por meio do estabelecimento do manejo integrado de fogo e (ver Schmidt et al. 2018; Schmidt & Eloy 2020). Os eventos de fogo globalmente estão mais frequentes (Chergui et al. 2018), intensos (Singleton et al. 2019) e extensos (Collins et al. 2021). Áreas excluídas do fogo por muito tempo geram usualmente incêndios de maiores proporções e severidade, devido ao maior acúmulo do material combustível (Fidelis et al. 2018). Estes fatores levam ao aumento da emissão de gases atmosféricos (Bowman et al. 2020), desaceleração do ciclo de nutrientes (Archibald et al. 2018), e a perda de espécies típicas de savanas (Durigan & Ratter 2016; Abreu et al. 2017). Assim, com a perda de espécies típicas de savanas, e a diminuição da diversidade funcional observada em nosso estudo, as estratégias de resposta ao fogo (e.g., rápido rebrote, eficiência no uso de recurso pós-fogo) podem ser perdidas. Com isso, a habilidade natural destes ecossistemas em compensar a perda de carbono provinda da combustão de biomassa, através do rebrote, também pode ser comprometida, alterando então, a dinâmica do carbono.

A relação entre as modificações dos processos ligados ao fluxo de entrada de carbono (SOC e NEE) e a diversidade funcional não foi evidenciada em nosso estudo. Outros estudos evidenciaram que a entrada de carbono em ecossistemas está fortemente associada aos atributos de raízes, porém ela é fortemente mediada por atividades microbianas (Rossi et al. 2020; Bai & Cotrufo 2022). A dinâmica do microbioma das plantas tem um papel muito importante nas respostas solo-plantas que afetam a entrada e a saída de carbono em ambientes inflamáveis (Pressler et al. 2019; Vermeire et al. 2021). Estudos recentes também indicam que atributos relacionados com a interação raízes-

atividades microbianas (i.e., quantidade e composição de exsudatos de raízes), podem trazer mais precisão ao entendimento da relação entre os atributos funcionais de plantas e a dinâmica de carbono (Freschet et al. 2020; Freschet et al. 2021). Especialmente, em ecossistemas complexos, como os ecossistemas campestres e savânicos, acreditamos que futuros estudos relacionados à avaliação do componente subterrâneo das comunidades vegetais e o papel que ele oferece no ciclo de carbono poderia ajudar no entendimento da relação entre a diversidade funcional e o fluxo de entrada de carbono nestes sistemas. Assim, este estudo abre precedentes para a inclusão da dinâmica do microbioma das plantas para o completo entendimento das relações que permeiam a dinâmica de carbono de um ambiente inflamável.

No capítulo 2, quando olhamos para a biomassa subterrânea e a sua alocação, a presença do fogo gerou maior alocação de biomassa na parte subterrânea devido a um investimento importante no sistema radicular, incluindo-se tanto as raízes finas (<2mm) como grossas (> 2mm) (Figura 1). Também demonstramos que mais de 12 anos de exclusão de fogo ainda não foram suficientes para modificar a biomassa total de órgãos subterrâneos. Porém, este tempo foi suficiente para alterar a composição desta biomassa de órgãos subterrâneos. Com a exclusão de fogo, a maior biomassa é proveniente de órgãos relacionados ao crescimento clonal (rizomas) e o desaparecimento de órgãos que são exclusivamente relacionados ao rebrote e a presença de fogo como os xilopódios. Contrariamente, demonstramos que nas aéreas que queimam há maior biomassa de xilopódios, indicando a sua importância para a persistência de plantas adaptadas ao fogo. Essas mudanças, por sua vez, podem influenciar a capacidade de regeneração do sistema. Espécies com órgãos subterrâneos com capacidade clonal podem rapidamente colonizar novas áreas, enquanto espécies com órgãos sem a capacidade clonal, a colonização de novas áreas pode ser lenta, ou até mesmo não ocorrer (Bombo et al. 2022). Estes resultados são de grande importância para ações relacionadas ao manejo de fogo e à restauração de ecossistemas campestres e savânicos do Cerrado. Indicamos que estas ações devem priorizar a manutenção dos feedbacks entre a vegetação o fogo, para garantir a conservação do banco de gemas e, principalmente, a diversidade dos órgãos subterrâneos destes ecossistemas.

No capítulo 3, olhamos os fluxos de entrada e saída de carbono em resposta a distintas frequências de fogo e à invasão biológica. Nossos resultados demonstraram que: (i) a alta frequência de fogo diminui os fluxos de carbono logo após o evento de fogo. Porém os sistemas demonstram rápido restabelecimento de seus fluxos, logo na primeira estação chuvosa; (ii) a

exclusão do fogo apresenta maiores valores para a entrada de carbono (NEE); e (ii) que a invasão biológica apesar de não promover alterações nos fluxos, neutraliza o efeito da variação sazonal destes processos, diferentemente do que acontece nos ambientes não invadidos, que respondem a variação sazonal (Figura 1). A partir de nossos resultados, sugerimos que sejam feitos novos estudos que estimem o efeito de longo prazo nas mudanças do regime de fogo e do estabelecimento dos processos de invasão biológica nestes ecossistemas.

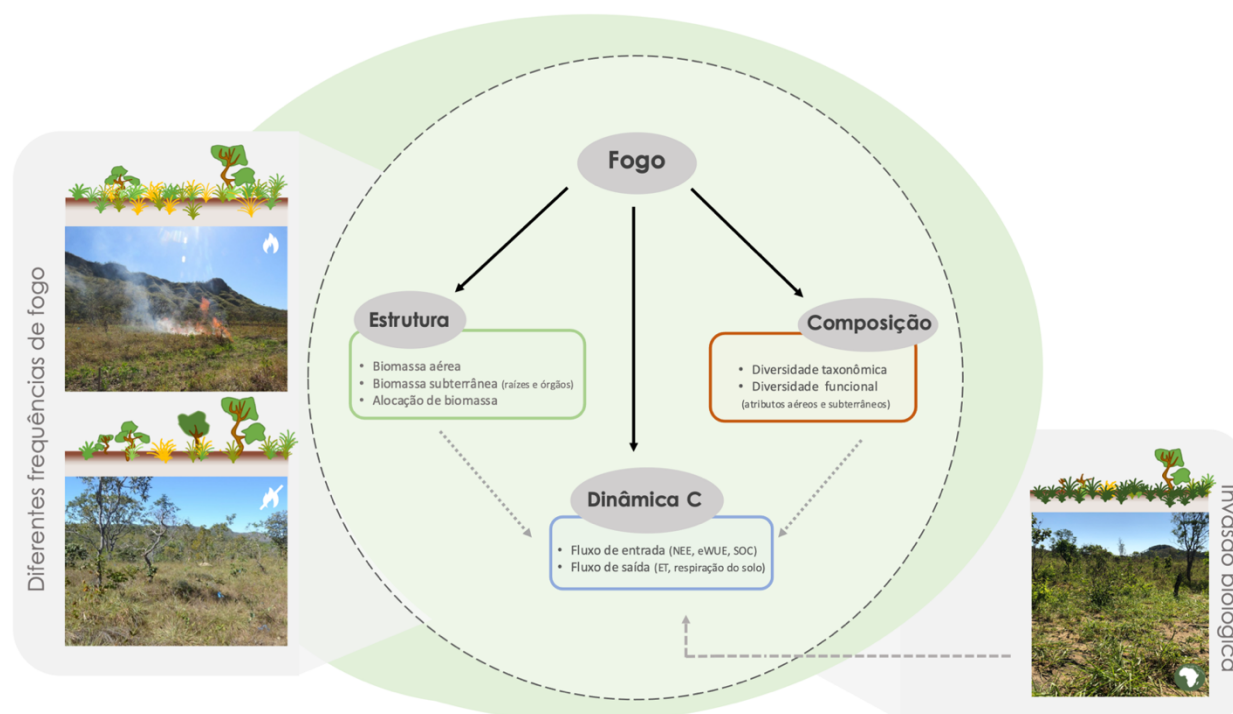


Figura 1. Resumo esquemático dos achados gerais desta tese com base nos pontos de investigação realizados em savanas abertas do Cerrado. As setas representam os efeitos e interações estudadas neste trabalho. As setas pretas representam as relações evidenciadas, e as setas tracejadas as evidências não encontradas.

Mudanças de longo-prazo nas frequências de fogo e no estabelecimento dos processos de invasão biológica podem modificar processos ecossistêmicos através da modificação da composição e de estrutura das comunidades vegetais (Damasceno et al. 2018; Buisson et al. 2019; Pausas & Bond 2020). Além da perda de biodiversidade, gramíneas africanas invasoras podem promover modificações no comportamento do fogo, por exemplo, através do aumento da altura das chamas e da temperatura (Gorgone-Barbosa et al. 2015; Williamson et al. 2020). Isso acontece,

porque gramíneas invasoras tem maior acúmulo de material combustível (Damasceno & Fidelis 2020). Assim, mudanças do comportamento do fogo, em especial o aumento da temperatura, podem acarretar a mortalidade da microbiota presente na superfície no solo (Dove et al. 2021), levando a possíveis alterações nos fluxos de carbono do sistema. Por sua vez, a abundância de espécies invasoras, como as gramíneas africanas, também é dependente do regime de fogo (Damasceno and Fidelis 2020). Estudos que abordem os diferentes regimes de fogo em conjunto com a invasão biológica, em diferentes escalas espaciais (i.e. populações, comunidades, ecossistemas) e temporais (médio e longo prazo), são fundamentais para a completa compreensão da intensidade e magnitude dos efeitos da frequência do fogo e invasões biológicas na dinâmica do carbono dos ecossistemas campestres e savânicos neotropicais (Damasceno 2022).

Por fim, as evidências encontradas neste trabalho ressaltam a importância da manutenção dos distúrbios naturais como o fogo para a conservação e provisão das funções e serviços ecossistêmicos em ecossistemas campestres e savânicos (He et al. 2019; Zhao et al. 2020), em especial os do Cerrado. Ressaltamos que o fogo é parte estratégica para a manutenção da dinâmica do carbono (Bai & Cotrufo 2022; Zhou et al. 2022), um ciclo biogeoquímico de suma importância para a humanidade. Desta maneira, qualquer alteração nestes distúrbios, assim como o aumento da intensidade dos processos de invasões biológicas, pode levar à alterações da dinâmica do carbono, e potencialmente à perda de um dos importantes serviços ecossistêmicos oferecidos por estes ecossistemas: o estoque de carbono (Fidelis et al. 2013; Wigley et al. 2020; Bardgett et al. 2021; Zhou et al. 2022).

Recentemente, o Painel Intergovernamental para a Mudança do Clima (IPCC) reconheceu que apesar do grande volume de emissões da queima de áreas naturais, as formações abertas têm alto potencial para o sequestrar uma quantidade de carbono aproximadamente equivalente à biomassa consumida (Jia et al. 2021). Porém, os modelos elaborados pelo IPCC não olham para o fluxo de carbono destas formações como gerador de subprodutos de carbono que podem ser armazenados por longos períodos de tempos com magnitudes superiores às emissões atmosféricas (Jones et al. 2019). Esta tese pode ajudar a subsidiar tais modelos, destacando a importância não só das formações abertas, mas do componente subterrâneo como um todo destas formações e da relação planta-solo, responsáveis pela provisão e manutenção de serviços ecossistêmicos que auxiliam no controle das mudanças climáticas.

REFERÊNCIAS

- Abreu, R.C.R., Hoffmann, W.A., Vasconcelos, H.L., Pilon, N.A., Rossatto, D.R., & Durigan, G. 2017. The biodiversity cost of carbon sequestration in tropical savanna. *Science Advances* 3: 1–8.
- Archibald, S., Lehmann, C.E.R., Belcher, C.M., Bond, W.J., Bradstock, R.A., Daniau, A.L., Dexter, K.G., Forrester, E.J., Greve, M., He, T., Higgins, S.I., Hoffmann, W.A., Lamont, B.B., McGlinn, D.J., Moncrieff, G.R., Osborne, C.P., Pausas, J.G., Price, O., Ripley, B.S., Rogers, B.M., Schwill, D.W., Simon, M.F., Turetsky, M.R., Van Der Werf, G.R., & Zanne, A.E. 2018. Biological and geophysical feedbacks with fire in the Earth system. *Environmental Research Letters* 13:.
- Bai, Y., & Cotrufo, M.F. 2022. Grassland soil carbon sequestration: Current understanding, challenges, and solutions. *608*: 603–608.
- Bardgett, R.D., Bullock, J.M., Lavorel, S., Manning, P., Schaffner, U., Ostle, N., Chomel, M., Durigan, G., L. Fry, E., Johnson, D., Lavalley, J.M., Le Provost, G., Luo, S., Png, K., Sankaran, M., Hou, X., Zhou, H., Ma, L., Ren, W., Li, X., Ding, Y., Li, Y., & Shi, H. 2021. Combatting global grassland degradation. *Nature Reviews Earth & Environment* 2: 720–735.
- Bombo, A.B., Appezzato-da-Glória, B., & Fidelis, A. 2022. Fire exclusion changes belowground bud bank and bud-bearing organ composition jeopardizing open savanna resilience. *Oecologia* 199: 153–164.
- 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
- Buisson, E., Le Stradic, S., Silveira, F.A.O., Durigan, G., Overbeck, G.E., Fidelis, A., Fernandes, G.W., Bond, W.J., Hermann, J.-M., Mahy, G., Alvarado, S.T., Zaloumis, N.P., & Veldman, J.W. 2019. Resilience and restoration of tropical and subtropical grasslands, savannas, and grassy woodlands. *Biological Reviews*. doi: 10.1111/brv.12470
- Chergui, B., Fahd, S., Santos, X., & Pausas, J.G. 2018. Socioeconomic Factors Drive Fire-Regime Variability in the Mediterranean Basin. *Ecosystems* 21: 619–628.
- Collins, L., Bradstock, R.A., Clarke, H., Clarke, M.F., Nolan, R.H., & Penman, T.D. 2021. The 2019/2020 mega-fires exposed Australian ecosystems to an unprecedented extent of high-severity fire. *Environmental Research Letters* 16: 044029.
- Damasceno, G. 2022. Invasion by African grasses and restoration of open Cerrado formations: an approach by state-and-transition models.
- Damasceno, G., & Fidelis, A. 2020. Abundance of invasive grasses is dependent on fire regime and climatic conditions in tropical savannas. *Journal of Environmental Management* 271: 111016.
- Damasceno, G., Souza, L., Pivello, V.R., Gorgone-Barbosa, E., Giroldo, P.Z., & Fidelis, A. 2018. Impact of invasive grasses on Cerrado under natural regeneration. *Biological Invasions* 20: 3621–3629.
- Dove, N.C., Klingeman, D.M., Carrell, A.A., Cregger, M.A., & Schadt, C.W. 2021. Fire alters plant microbiome assembly patterns: integrating the plant and soil microbial response to disturbance. *New Phytologist*.

- Durigan, G., & Ratter, J.A. 2016. The need for a consistent fire policy for Cerrado conservation. *Journal of Applied Ecology* 53: 11–15.
- Fidelis, A., Alvarado, S.T., Barradas, A., & Pivello, V. 2018. The Year 2017: Megafires and Management in the Cerrado. *Fire* 1: 49.
- Fidelis, A., Lyra, M.F. di S., & Pivello, V.R. 2013. Above- and below-ground biomass and carbon dynamics in Brazilian Cerrado wet grasslands (O. Wildi, Ed.). *Journal of Vegetation Science* 24: 356–364.
- Freschet, G., Pagès, L., Iversen, C., Comas, L., Rewald, B., Roumet, C., Klimešová, J., Zadworny, M., Poorter, H., Postma, J., Freschet, G., Pagès, L., Iversen, C., Comas, L., & Rewald, B. 2020. A starting guide to root ecology: strengthening ecological concepts and standardizing root classification, sampling, processing and trait measurements To cite this version: HAL Id: hal-02918834.
- Freschet, G.T., Roumet, C., Comas, L.H., Weemstra, M., Bengough, A.G., Rewald, B., Bardgett, R.D., De Deyn, G.B., Johnson, D., Klimešová, J., Lukac, M., McCormack, M.L., Meier, I.C., Pagès, L., Poorter, H., Prieto, I., Wurzbarger, N., Zadworny, M., Bagniewska-Zadworna, A., Blancaflor, E.B., Brunner, I., Gessler, A., Hobbie, S.E., Iversen, C.M., Mommer, L., Picon-Cochard, C., Postma, J.A., Rose, L., Ryser, P., Scherer-Lorenzen, M., Soudzilovskaia, N.A., Sun, T., Valverde-Barrantes, O.J., Weigelt, A., York, L.M., & Stokes, A. 2021. Root traits as drivers of plant and ecosystem functioning: current understanding, pitfalls and future research needs. *New Phytologist*. doi: 10.1111/nph.17072
- He, T., Lamont, B.B., & Pausas, J.G. 2019. Fire as a key driver of Earth's biodiversity. *Biological Reviews*. doi: 10.1111/brv.12544
- Jia, G., Shevliakova, E., Artaxo, P., Noblet-Ducoudré, N.D., Houghton, R., House, J., Kitajima, K., Lennard, C., Popp, A., Sirin, A., Sukumar, R., & Verchot, L. 2021. 2019: Land–climate interactions. In Shukla, P.R., Skea, J., Buendia, E.C., Masson-Delmotte, V., Pörtner, H.-O., Roberts, D.C., Zhai, P., Slade, R., Connors, S., Diemen, R. van, Ferrat, M., Haughey, E., Luz, S., Neogi, S., Pathak, M., Petzold, J., Portugal, J., Pereira, P., Vyas, E., Huntley, K., Kissick, M., & Belkacemi, J.M. (eds.), *Climate Change and Land: an IPCC special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems*,
- Jones, M.W., Santín, C., van der Werf, G.R., & Doerr, S.H. 2019. Global fire emissions buffered by the production of pyrogenic carbon. *Nature Geoscience* 12: 742–747.
- Le Stradic, S., Roumet, C., Durigan, G., Cancian, L., & Fidelis, A. 2021. Variation in biomass allocation and root functional parameters in response to fire history in Brazilian savannas. *Journal of Ecology* 109: 4143–4157.
- Pausas, J.G., & Bond, W.J. 2020. On the Three Major Recycling Pathways in Terrestrial Ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 35: 767–775.
- Pilon, N.A.L., Cava, M.G.B., Hoffmann, W.A., Abreu, R.C.R., Fidelis, A., & Durigan, G. 2021. The diversity of post-fire regeneration strategies in the cerrado ground layer. *Journal of Ecology*. doi: 10.1111/1365-2745.13456

- Pressler, Y., Moore, J.C., & Cotrufo, M.F. 2019. Belowground community responses to fire: meta-analysis reveals contrasting responses of soil microorganisms and mesofauna. *Oikos* 128: 309–327.
- Rossi, L.M.W., Mao, Z., Merino-Martín, L., Roumet, C., Fort, F., Taugourdeau, O., Boukcim, H., Fourtier, S., Del Rey-Granado, M., Chevallier, T., Cardinael, R., Fromin, N., & Stokes, A. 2020. Pathways to persistence: plant root traits alter carbon accumulation in different soil carbon pools. *Plant and Soil* 452: 457–478.
- Schmidt, I.B., & Eloy, L. 2020. Fire regime in the Brazilian Savanna: Recent changes, policy and management. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 268: 151613.
- Schmidt, I.B., Moura, L.C., Ferreira, M.C., Eloy, L., Sampaio, A.B., Dias, P.A., & Berlinck, C.N. 2018. Fire management in the Brazilian savanna: First steps and the way forward (R. Zenni, Ed.). *Journal of Applied Ecology* 55: 2094–2101.
- Singleton, M.P., Thode, A.E., Sánchez Meador, A.J., & Iniguez, J.M. 2019. Increasing trends in high-severity fire in the southwestern USA from 1984 to 2015. *Forest Ecology and Management* 433: 709–719.
- Vermeire, M.-L., Thoresen, J., Lennard, K., Vikram, S., Kirkman, K., Swemmer, A.M., Te Beest, M., Siebert, F., Gordijn, P., Venter, Z., Brunel, C., Wolfaard, G., Krumins, J.A., Cramer, M.D., & Hawkins, H.-J. 2021. Fire and herbivory drive fungal and bacterial communities through distinct above- and belowground mechanisms. *Science of The Total Environment* 785: 147189.
- Wigley, B.J., Augustine, D.J., Coetsee, C., Ratnam, J., & Sankaran, M. 2020. Grasses continue to trump trees at soil carbon sequestration following herbivore exclusion in a semiarid African savanna. *Ecology* 101: 1–10.
- Zhao, Y., Liu, Z., & Wu, J. 2020. Grassland ecosystem services: a systematic review of research advances and future directions. *Landscape Ecology* 35: 793–814.
- Zhou, Y., Singh, J., Butnor, J.R., Coetsee, C., Boucher, P.B., Case, M.F., Hockridge, E.G., Davies, A.B., & Staver, A.C. 2022. Limited increases in savanna carbon stocks over decades of fire suppression. *Nature*.
- Zupo, T., Daibes, L.F., Pausas, J.G., & Fidelis, A. 2021. Post-fire regeneration strategies in a frequently burned Cerrado community. *Journal of Vegetation Science* 32:.

