



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

Sofia Casali

**EFEITOS DO REGIME DE FOGO E DO CONTEXTO AMBIENTAL NA
DIVERSIDADE DOS CAMPOS DO PLANALTO SERRANO CATARINENSE, SUL
DO BRASIL**

Florianópolis

2023

Sofia Casali

Título: Efeitos do regime de fogo e do contexto ambiental na diversidade dos campos do Planalto Serrano Catarinense, sul do Brasil

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal de Santa Catarina como requisito parcial para a obtenção do título de Mestra em Ecologia.

Orientador: Prof. Eduardo L. H. Giehl, Dr.
Coorientador: Rafael Barbizan Sühs, Dr.

Florianópolis
2023

Sofia Casali

Título: Efeitos do regime de fogo e do contexto ambiental na diversidade dos campos do Planalto Serrano Catarinense, sul do Brasil

O presente trabalho em nível de Mestrado foi avaliado e aprovado, em 27 de outubro de 2023, pela banca examinadora composta pelos seguintes membros:

Profa. Malva Isabel Medina Hernández, Dra.
Universidade Federal de Santa Catarina

Prof. Gerhard Ernst Overbeck, Dr.
Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Certificamos que esta é a versão original e final do trabalho de conclusão que foi julgado adequado para obtenção do título de Mestra em Ecologia.

Insira neste espaço a
assinatura digital

Coordenação do Programa de Pós-Graduação

Insira neste espaço a
assinatura digital

Prof. Eduardo L. H. Giehl Dr.
Orientador

Florianópolis, 2023.

Casali, Sofia

Efeitos do regime de fogo e contexto ambiental sobre a diversidade dos campos do Planalto Serrano Catarinense, sul do Brasil / Sofia Casali ; orientador, Eduardo Luis Hettwer Giehl, coorientador, Rafael Barbizan Sûhs, 2023.
68 p.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa Catarina, Centro de Ciências Biológicas, Programa de Pós Graduação em Ecologia, Florianópolis, 2023.

Inclui referências.

1. Ecologia. 2. Ecologia de Comunidades. 3. Distúrbios ecológicos. 4. Fogo. I. Hettwer Giehl, Eduardo Luis . II. Barbizan Sûhs, Rafael. III. Universidade Federal de Santa Catarina. Programa de Pós-Graduação em Ecologia. IV. Título.

Dedico este trabalho a minha mãe Maria
e meu pai Ricardo (*in memoriam*),
por terem me inspirado e motivado para
trabalhar pelo que mais amava.

AGRADECIMENTOS

Durante estes dois anos e quatro meses de mestrado descobri um caminho que achava longe e pouco plausível de acontecer. A ideia de continuar meus estudos após a graduação se tornou difusa nos últimos anos, considerando a natureza do lugar em que me encontrava. Adversidades da vida foram opacando o caminho que com tanta alegria tinha iniciado. Foi um caminhar com tropeços, a minha motivação estava desaparecendo, e com ela a minha identidade. Porém, graças ao acompanhamento de família e amizades, e um transitar com terapia, recuperei o que tinha perdido. Eu tive muito privilégio, o amor e apoio das pessoas ao meu redor, especialmente da minha mãe, me ajudaram a materializar o que queria ser, uma pesquisadora.

Desta forma, quero começar agradecendo aos meus pais, Maria e Ricardo, por terem me dado uma vida repleta de amor e cuidado. A minha mãe, quem admiro desde criança, sempre me incentivou para explorar o mundo e ir atrás do que eu queria ser. Sua força, inteligência e empatia me motivam a continuar lutando por um mundo mais justo, onde os nossos espaços como mulheres já não tenham que ser conquistados, senão estejam aí por direito. Ao meu pai, quem já não está mais fisicamente conosco, porém me acompanha todos os dias no meu coração, sei que estaria orgulhoso de mim, como ele sabia transmitir. Mãe e pai, amo profundamente vocês. A minha vó Yoli, por ser o sustento de toda a família. A da cozinha com cheiro gostoso, que alimentou minha infância com comidas e amor. A quem nunca duvidou de onde eu ia chegar, vó te amo. Aos meus irmãos, Nati, Juli e Enzo, por terem feito a minha infância linda. Amor profundo por vocês.

Quero agradecer as duas pessoas que me acompanharam neste caminho desafiador, e fizeram dele um mais leve, meus orientadores. Edu, já sem eu ter pisado solo brasileiro me deu a confiança e oportunidade de me aventurar no projeto que iria me fazer apaixonar pelos campos. Além de um grande professor e orientador, é uma amizade da qual tenho a honra de ter na minha vida. Ao Rafa, por ter me acompanhado em todos os campos e me mostrado as maravilhas da serra catarinense. Um verdadeiro professor de campo, me transmitiu inúmeros saberes da prática que alimentaram meu pensamento crítico. As conversas sobre ecologia me ajudaram a enxergar o mundo de uma forma muito mais conectada, compreendendo que nós como espécie humana somos parte dele e quão importante é entender o nosso papel, para construir uma ciência mais realista e justa.

Quero agradecer aquelas pessoas que a universidade me deu o privilégio de conhecer, aos meus amigos e colegas do PPGECCO-UFSC. Para começar, a minha grande amiga Joana, que tivemos a sorte de coincidir no mesmo laboratório e apaixonarmos em simultâneo pela serra. Você é luz, amor e inspiração, obrigada por todo o apoio incondicional ao longo da nossa amizade. A Jéssica, pelas conversas e risos, me faz muito feliz ter você na minha vida. Sua força e coragem me inspiram muito. Vocês duas me abriram seu coração quando eu tinha acabado de chegar, foram as primeiras amizades que fiz, me dando forças nos momentos sem que me sentia deslocada, sem pertencer a nenhum lugar. Amo vocês! A meus amigos Dani, Isis, Luiza, Luiz e Thais, pela amizade linda que me deram! O acolhimento que eu senti com vocês minimizaram os efeitos que traz migrar a um país desconhecido, com uma língua e cultura diferente. Porém no trajeto até aqui descobri que nos unem muitas mais coisas do que nos diferencia, e aprendi tanta coisa com vocês! Suas aulas sobre brasilidades foram essenciais para eu terminar de me apaixonar por esse país incrível, seu aconchego me fez sentir em casa! Obrigada pelas alegrias e abraços, amo vocês.

Um agradecimento as e aos integrantes do Divecon, especialmente para a Ana, Duda, Júlia, Mariah, rede de mulheres, amigas e colegas que me fazem crescer todos os dias. Obrigada por todas as conversas e apoio e, sobretudo, por disponibilizar braços nos momentos de menos força. Sou muito afortunada de ter vocês na minha vida, amo vocês!

Quero agradecer enormemente as pessoas que ajudaram em campo. Ao Johnny e Sophi, pessoas lindas que tive a honra de conhecer na serra, colocando seus corpos e energias para concretizar parte desse trabalho, realmente teria sido muito difícil sem vocês. Ao Gustavo, por aceitar o desafio de se aventurar pelo mundo das plantas campestres, e me ajudar a coletar boa parte dos dados. Com vocês ganhei uma amizade inesquecível, me presentearam com muitos risos, comidinhas gostosas e grandes aventuras! Carinho enorme por vocês.

A mis amistades de Resistencia que siempre estuvieron al otro lado del teléfono, apoyándome y enviándome su fuerza, sin importar las barreras geográficas. A Agustina, mi hermana elegida desde que tenemos 3 años, sos mi motor, inspiración y fortaleza. Gran parte de lo que soy hoy es gracias a vos, y te agradezco muchísimo por eso. Lara, mi otra hermana elegida, siempre me motivó para alcanzar mis metas. Siempre vio el potencial de las personas y sobre todo las motivó para a creer en sí mismas. A Anahí, amiga y compañera de profesión, sos una gran persona en mi vida. Las amo.

Quiero agradecer a mi prima Nalá por ayudarme a hacer el puente para poder venir a estudiar a Brasil. Me ayudaste tanto a cumplir mi objetivo. Recibiéndome en tu hogar, auxiliándome cuando no sabía cómo hacer los trámites para poder residir y conseguir la beca, hasta las innumerables charlas y mimos con comida rica! Sin vos, los primeros meses habrían sido muy difíciles para mí. Gracias de todo corazón, te amo.

Um agradecimento especial ao meu companheiro Rafa, por todo o apoio durante toda esta etapa. Em você encontrei momentos de paz que foram imprescindíveis para minha saúde mental durante o mestrado. Agradeço a paciência durante meu processo de adaptação, por compreender os momentos difíceis e atenuar a carga mental. Agradeço por enaltecer minhas virtudes e por construir comigo um amor justo e transformador. Te amo!

Por último, ao Brasil, pela oportunidade de me formar e crescer intelectual e pessoalmente. Às professoras e professores do PPGECO-UFSC, pelas aulas e discussões fomentadas e respeitadas. O processo de aprendizagem só pode acontecer onde há escuta e troca. À banca avaliadora, Malva Medina Hernández e Gerhard Overbeck pelo interesse em ler meu trabalho e realizar suas valiosas contribuições. Agradeço ao PELD-BISC por ter me dado a oportunidade de realizar a pesquisa no Parque Nacional São Joaquim. Também agradeço à FAPESC pelo financiamento para realizar os campos e ao CNPq pela bolsa concedida, sem ela não teria conseguido fazer este mestrado.

*“En lo mucho que he rodado
por cerros, pampas y montes
me han conversado los caminos
con sus profundas razones*

*Consejos tienen las sendas
verdades los callejones
cuanto más largo el camino
más hondas son sus lecciones [...]*”

Leña verde, Atahualpa Yupanqui – cantor folclórico argentino

RESUMO

A ocorrência e a diversidade de ecossistemas podem ser definidas pelo regime de distúrbios e contexto ambiental. Fatores abióticos e interações bióticas locais podem influenciar a diversidade de espécies. O regime de distúrbios com queimas recorrentes e pastejo por gado doméstico promove a ocorrência e permanência de campos em mosaicos campestres-florestais. Esse regime de distúrbios é tradicionalmente aplicado por produtores rurais, mas impedido em unidades de conservação. A aplicação de um manejo antidistúrbio pode levar à dominância dos campos por poucas espécies, e ao acúmulo de necromassa, a qual diminui o espaço disponível nas comunidades herbáceas e aumenta a inflamabilidade. Além disto, outras condições ambientais locais podem interagir com distúrbios para determinar a organização de comunidades de plantas campestres. Desta forma, nosso objetivo foi avaliar possíveis fatores estruturadores da diversidade da vegetação e verificar a influência do regime de fogo e do contexto ambiental local sobre os campos de altitude, no sul do Brasil. Nossa hipótese foi de que a diversidade de espécies é maximizada em locais com um regime de fogo bianual, porque evita o acúmulo de necromassa, permitindo maior diversidade de espécies. Realizamos o estudo em campos de altitude no Parque Nacional de São Joaquim. Amostramos a vegetação em 336 quadrados de 1×1 m, distribuídos em 28 parcelas de 70×70 m e agrupadas em 7 blocos. Para os quadrados, obtivemos dados de volume de biomassa e necromassa, profundidade do solo, cobertura de rochas, solo descoberto, inclinação do terreno, índice de carga térmica e quantidade de esterco bovino (variáveis ambientais locais). Para as parcelas, obtivemos dados de frequência e recorrência de fogo a partir de imagens de satélite nos últimos 32 anos e tempo sem fogo (regime de fogo). Avaliamos a diversidade alfa como a riqueza de espécies e a dominância de espécies com o índice de Simpson por quadrado. Verificamos ainda a relação entre volume de necromassa com a dominância de espécies. Por último, avaliamos a diversidade beta obtendo a partição dos componentes de troca de espécies e diferença na riqueza por quadrado. A diversidade alfa, beta e dominância foram modeladas em função das variáveis ambientais locais e do regime de fogo com modelos lineares generalizados mistos. Com relação à diversidade alfa, nossos resultados demonstraram que o volume de necromassa, dominância de espécies e solo descoberto se relacionaram negativamente com a riqueza de espécies. O tempo sem fogo, biomassa e solo descoberto tiveram relação positiva com a dominância, enquanto a inclinação do terreno, relação negativa. Por fim, a necromassa teve relação positiva com a dominância. O componente com maior contribuição para a diversidade beta foi a troca de espécies, que foi relacionada com necromassa, biomassa, profundidade do solo e cobertura da rocha. Nossos resultados indicam que tanto o fogo quanto fatores ambientais locais estruturam as comunidades campestres. A relação negativa entre necromassa e riqueza de espécies indica que impedir distúrbios, como fogo e pastejo, reduz indiretamente a diversidade campestre pelo acúmulo de necromassa. Ao mesmo tempo, fatores locais como profundidade do solo, afloramentos de rochas e características do terreno podem fornecer espaços diferentes para a ocorrência de novas espécies. Tal entendimento sobre padrões de diversidade e fatores estruturadores permitirá elaborar práticas de manejo mais adequadas à conservação da diversidade dos campos.

PALAVRAS-CHAVE: diversidade alfa e beta; regime de fogo; contexto ambiental; dominância; campos de altitude

ABSTRACT

The occurrence and diversity of ecosystems can be defined by the disturbance regime and environmental context. Abiotic factors and local biotic interactions can influence species diversity. The disturbance regime with recurrent burning and grazing by domestic cattle promotes the occurrence and permanence of grasslands in grassland-forest mosaics. This disturbance regime is traditionally applied by landholders but is prevented in conservation units. The application of anti-disturbance management can lead to the dominance of grasslands by a few species, and the accumulation of litter, which decreases the space available in herbaceous communities and increases flammability. In addition, other local environmental conditions can interact with disturbances to determine the organization in plant communities. Thus, our aim was to evaluate possible structuring factors of vegetation diversity and verify the influence of the fire regime and the local environmental context on highland grasslands in southern Brazil. Our hypothesis was that species diversity is maximised in places with a biannual fire regime because it prevents the accumulation of litter, allowing for greater species diversity. We carried out the study in high-altitude fields in São Joaquim National Park. We sampled the vegetation in 336 squares with 1×1 m each, distributed in 28 plots with 70×70 m each and grouped into 7 blocks. For the quadrats, we obtained data on biomass and necromassa volume, soil depth, rock cover, bare soil, slope, heat load index and the amount of cattle manure (local environmental variables). For the plots, we obtained fire frequency and recurrence data from satellite images over the last 32 years, and time without fire (fire regime). We assessed alpha diversity as species richness and species dominance using Simpson's index per square. We also checked the relationship between litter volume and species dominance. Finally, we assessed beta diversity by obtaining the partitioning of the components of species exchange and difference in richness per square. Alpha and beta diversity and dominance were modelled as a function of local environmental variables and fire regime using generalised linear mixed models. In relation to alpha diversity, our results showed that litter volume, species dominance and bare soil were negatively related to species richness. Time without fire, biomass and bare soil were positively related to dominance, while slope was negatively related. Finally, litter was positively related to dominance. The component with the greatest contribution to beta diversity was species turnover, which was related to litter, biomass, soil depth and rock. Our results indicate that both fire and local environmental factors structure grassland communities. The negative relationship between and species richness indicates that preventing disturbances, such as fire and grazing, indirectly reduces grassland diversity through the accumulation of litter. At the same time, local factors such as soil depth and rock out crop scan provide different spaces for new species occurrence. This understanding of diversity patterns and structuring factors will allow us to develop management practices better suited to conserve grassland diversity.

Keywords: alpha and beta diversity; fire regime; environmental context; dominance; highland grasslands.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Manejo tradicional integrando pastejo com gado e fogo nos campos de altitude, sul do Brasil. Foto de Rafael Barbizan Sühs. 17
- Figura 2.** Imagens de satélites Landsat 7 destacando os blocos amostrais (em amarelo) na região dos campos de Santa Bárbara, Parque Nacional de São Joaquim, sul do Brasil. A) 22 de maio de 2022, B) e C) 27 de agosto de 2022 e D) 01 de novembro de 2022.. 28
- Figura 3.** Efeitos do contexto ambiental sobre a riqueza de espécies nos campos de altitude, sul do Brasil. Mudanças na riqueza de espécies em relação a (A) volume de necromassa, (B) dominância e (C) área de solo descoberto (GLMM, pseudo- $R^2 = 24\%$). 33
- Figura 4.** Efeitos do regime de fogo e contexto ambiental sobre a dominância, nos campos de altitude, sul do Brasil. Mudanças nos valores do índice em relação ao (A) tempo sem fogo, (B) inclinação do terreno, (C) volume de biomassa e (D) solo descoberto (GLMM, pseudo- $R^2=26\%$)..... 34
- Figura 5.** Efeitos da dominância de espécies sobre o volume de necromassa, nos campos de altitude, sul do Brasil (GLMM, $Z= 3.23$, $P= 0.0012$)..... 35
- Figura 6.** Fluxograma agregando os resultados de três modelos onde a riqueza de espécies, dominância e necromassa foram consideradas como respostas. As setas indicam as relações relevantes encontradas e a espessura da seta representa o tamanho do efeito das variáveis explicativas (calculado a partir dos coeficientes estandardizados de cada modelo)..... 36
- Figura 7.** Análise de redundância baseada em distâncias (db-RDA) representando a influência do contexto ambiental no componente de troca de espécies da diversidade beta dos campos de altitude, sul do Brasil. A troca de espécies esteve relacionada com o volume de necromassa, volume de biomassa, profundidade e cobertura de rocha ($R^2 = 24\%$) 37
- Figura MS1.** Gráfico de barras representando as cinco famílias botânicas com maior cobertura relativa por bloco amostral, nos campos de altitude, sul do Brasil. A cobertura relativa de cada família foi calculada incluindo-se os valores de cobertura dos táxons não identificados (não representados no gráfico). 52

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Relação da riqueza e dominância de espécies com o histórico do fogo e o contexto ambiental nos campos de altitude. Parâmetros estimados a partir do GLMM.	34
Tabela 2. Relação entre o componente de troca de espécies da diversidade beta e o contexto ambiental nos campos de altitude. Parâmetros estimados a partir de PERMANOVA.....	37
Tabela MS1. Histórico do regime de fogo para cada bloco dentro da área de estudo nos campos de altitude, sul do Brasil. Os blocos representados de 1 a 7 e as parcelas de 1 a 4. Foram obtidas a recorrência do fogo (total anos / número de eventos), frequência do fogo (número de eventos / total anos) e tempo sem fogo (dias desde o último evento).	51
Tabela MS2. Lista de táxons coletados incluindo nomes de família, gêneros, espécies e formas de vidas dos campos de altitude, sul do Brasil.	52
Tabela MS3. Porcentagem de coberturas para cada morfoespécie coletada nos blocos amostrais. Morfoespécies sem identificar estão nomeadas e enumeradas como “NI”...	56

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	15
CAPÍTULO 1: O FOGO E O CONTEXTO AMBIENTAL COMO PROMOTORES DOS PADRÕES DE DIVERSIDADE DOS CAMPOS DE ALTITUDE NO SUL DO BRASIL	21
INTRODUÇÃO.....	21
MATERIAIS E MÉTODOS	25
Área de estudo	25
Delineamento amostral	26
Regime de fogo.....	27
Amostragem da vegetação e de variáveis ambientais.....	28
Análise dos dados	29
Diversidade alfa, dominância e necromassa	29
Diversidade beta.....	31
RESULTADOS.....	32
Diversidade alfa	32
Dominância, necromassa e suas relações com o ambiente.....	33
Diversidade beta e seus componentes.....	36
DISCUSSÃO.....	38
Efeitos da dominância e do contexto ambiental na diversidade alfa	38
Contexto ambiental como resposta à diversidade beta	40
O regime de fogo importa em comunidades de plantas campestres?	42
CONCLUSÕES.....	43
AGRADECIMENTOS	44
APOIO FINANCEIRO.....	44
REFERÊNCIAS	44
MATERIAL SUPLEMENTAR	51
CONCLUSÕES GERAIS	63
REFERÊNCIAS GERAIS.....	64

INTRODUÇÃO GERAL

A diversidade de uma comunidade ecológica pode ser moldada por diversos fatores, dentre eles, os distúrbios. Em termos de definição, a palavra distúrbio apresenta diferentes conotações, sendo um dos conceitos mais objetivos o proposto por Grime (1979): ‘eventos ou processos que tem como resultado a remoção total ou parcial de biomassa de uma comunidade’. Os distúrbios ecológicos são componentes-chave dentro dos ecossistemas, sejam aquáticos, terrestres ou marinhos, influenciando padrões de diversidade ao longo do espaço e do tempo (TURNER, 2010). Os distúrbios podem ser responsáveis por manter a diversidade taxonômica, funcional e genética de diversos sistemas (BANKS et al., 2013). Distúrbios têm ainda papel importante para explicar a coexistência de espécies e manutenção de padrões de diversidade dentro (diversidade alfa) e entre comunidades (diversidade beta) (ACKERLY; CORNWELL, 2007; TILMAN, 1990).

O fogo é, dentre os distúrbios, um dos mais importantes em aspectos ecológicos e evolutivos. O fogo se caracteriza por desempenhar um papel importante em diversos ecossistemas, como florestas boreais, bosques de eucalipto, arbustais, savanas e campos (BOND; WOODWARD; MIDGLEY, 2005). Porém, o fogo não é um distúrbio recente, com registros desde o final do período Siluriano, há 420 milhões de anos. Sua origem se remete com o surgimento das primeiras plantas que, ao gerar biomassa, se converteram em combustível em potencial. O surgimento das plantas também levou a um aumento nos níveis de oxigênio e, junto a fontes de ignição (como erupções vulcânicas) se combinaram para gerar eventos de fogo (PAUSAS; KEELEY, 2009). Conforme passou o tempo, a diversificação das angiospermas foi promovida pelo fogo, criando habitats e impulsionando a sua expansão durante o Cretáceo (BOND; SCOTT, 2010). Já no final do Mioceno, campos e savanas começaram a surgir e a substituir áreas de florestas, pelo incremento dos eventos de fogo nesse período (EDWARDS et al., 2010). Essa expansão possivelmente foi impulsionada com o surgimento de gramíneas de tipo fotossintético C4, que se adaptaram ao fogo com estruturas anatômicas e ajustes fisiológicos para aumentar a eficiência da fotossíntese e maximizar a produção de biomassa (EDWARDS et al., 2010; SIMON et al., 2009).

Além do fogo, outro distúrbio relevante para a evolução dos ecossistemas terrestres é a herbivoria (DANTAS; PAUSAS, 2022). Até o final do Mioceno, há 65 milhões de anos, a megafauna herbívora teve um papel fundamental na manutenção e

estruturação de ecossistemas abertos ou não florestais, como os campos, assim como na evolução da flora e fauna associada (BOBE, 2006; GALETTI et al., 2018). Particularmente, espécies campestres têm desenvolvido certas características direcionadas pela pressão seletiva da herbivoria, sendo algumas delas o crescimento rizomatoso ou prostrado e a presença de meristemas intercalares (GALETTI et al., 2018). Desta maneira, os distúrbios são elementos essenciais para compreender os aspectos ecológicos e evolutivos dos ecossistemas campestres, destacando sua relevância para a conservação destes ecossistemas no planeta.

Ecossistemas abertos são compostos por plantas intolerantes à sombra, geralmente com elevada dominância de plantas herbáceas (não lenhosas), especialmente gramíneas perenes (OVERBECK et al., 2022). Grande parte dos ecossistemas abertos ao redor do mundo são extremamente ricos em termos de diversidade taxonômica, filogenética e funcional, como também apresentam altas taxas de endemismos de espécies (BOND; PARR, 2010; PARR et al., 2014). Por exemplo, savanas brasileiras podem atingir uma diversidade comparável com a da Amazônia brasileira, ainda apresentando a metade da extensão desta última (FILARDI et al., 2018). Além disso, ecossistemas abertos proveem uma série de serviços ecossistêmicos, como regulação do clima, da água e do solo, produção de alimentos, além de serviços culturais (BENGTSSON et al., 2019). Os ecossistemas abertos são essenciais na regulação dos ciclos hidrológicos, ao ter maior infiltração e retenção da água proveniente das chuvas, comparado com florestas (HONDA; DURIGAN, 2016). Ecossistemas abertos também se apresentam como potenciais reservas de carbono (WIGLEY et al., 2020). Além disso, ecossistemas abertos proveem forragem para a pecuária e polinizadores importantes para a agricultura (ÖCKINGER; SMITH, 2006). Atualmente no Brasil, ecossistemas abertos cobrem um 27% do território nacional, sendo representados principalmente dentro dos biomas Cerrado, Pampa e Pantanal, e dentro da Amazônia, Floresta Atlântica e Caatinga, em formações vegetais de tipo savana e campo (IBGE, 2019; OVERBECK et al., 2015)

No sul do Brasil, os campos são mantidos por fogo, pastejo por herbívoros de grande porte, fatores edáficos e climáticos, ou uma combinação destes que limitam o estabelecimento de lenhosas, mantendo ainda sua diversidade (Behling et al., 2004; Overbeck et al., 2022). A megafauna e o fogo foram os principais responsáveis pela manutenção dos campos ao longo do tempo (BEHLING; PILLAR, 2007). Nos últimos

milênios, com a extinção de boa parte da megafauna e com a chegada de populações pré-colombianas, especialmente há cerca de 3000 anos A.P., a frequência do fogo aumentou, enquanto a herbivoria diminuiu (BITENCOURT; KRAUSPENHAR, 2006; KERN, 1998). Porém, no século XVII, a megafauna começa a aumentar novamente no sul do Brasil, em decorrência da introdução de animais domésticos (bovinos, ovinos e equinos) por colonos europeus e jesuítas, para a produção de carne e couro (NABINGER; MORAES; MARASCHIN, 2009; ZARTH; GERHARDT, 2009). Ainda mais recentemente, ao longo dos últimos séculos, pecuaristas que se instalaram nos campos de altitude do sul do Brasil passaram a manejar o fogo em conjunção com o pastejo por parte de seus rebanhos de animais domésticos, criados de forma extensiva (NABINGER; MORAES; MARASCHIN, 2009; SÜHS; GIEHL; PERONI, 2020). Nesse manejo, o fogo é usado para remover necromassa e promover o rebrote da vegetação campestre, o que melhora a palatabilidade e as taxas de consumo pelo gado doméstico (COLLINS, 1987; SÜHS; GIEHL; PERONI, 2020, Figura 1).



Figura 1. Manejo tradicional integrando pastejo com gado e fogo nos campos de altitude, sul do Brasil. Foto de Rafael Barbizan Sühs.

Apesar do conhecimento que se tem sobre os campos, várias ameaças à diversidade destes ainda são produto de pouco conhecimento ou negligência. Políticas públicas que priorizem a manutenção e conservação da diversidade campestre ainda são escassas. As ameaças aos campos estão crescendo, e abrangem uma série de práticas que afetam aos mesmos (SILVEIRA et al., 2020). Tanto a sociedade em geral, quanto

uma parte da comunidade científica, ainda acredita que os campos resultam da degradação de florestas, e, portanto, precisam passar por restauração (NOSS et al., 2015). Esta concepção provavelmente se deve a uma valoração econômica altamente enviesada das florestas e da madeira, combinada com o uso da terra onde florestas se convertem em pastagens, principalmente pelo desmatamento (SILVEIRA et al., 2020).

Outra ameaça aos campos é a supressão ou impedimento de distúrbios. Um manejo de prevenção ou impedimento de fogo e pastejo (manejo antidistúrbios) tem sido comumente aplicado em unidades de conservação do sul do Brasil. Sob este manejo antidistúrbios, algumas espécies tendem a se tornar dominantes, pelo rápido acúmulo de biomassa e elevação da abundância relativa local, excluindo espécies competidoras fracas (ANDRADE et al., 2016; NABINGER; MORAES; MARASCHIN, 2009). Com o tempo, a biomassa se transforma em necromassa, se acumulando como um potencial combustível, aumentando o risco de incêndios catastróficos, que podem reduzir a biodiversidade (BEHLING; PILLAR, 2007). Além disso, longos períodos sem fogo podem levar à substituição de áreas de campo por arbustais (SÜHS et al., 2021) ou florestas (FERREIRA; ELY; BEAL-NEVES, 2021), onde o adensamento por arbustos ou árvores pode afetar negativamente a produção de forragem e ameaçar a diversidade campestre (ARCHER et al., 2017; OVERBECK et al., 2007; SÜHS; GIEHL; PERONI, 2020). Considerando que o fogo e o pastejo são distúrbios que fazem parte dos campos há milênios, é de suma importância compreender seus efeitos e como estes podem determinar a distribuição de comunidades campestres e sua diversidade.

Além da relação potencial com distúrbios, a diversidade dos campos pode ser influenciada por fatores abióticos e interações bióticas na escala local, ao longo do espaço e do tempo (LORTIE et al., 2004). Ao mesmo tempo, as interações dentro das comunidades podem ser influenciadas pelos distúrbios e, assim, conjuntamente influenciar a diversidade (CADOTTE, 2007; HOU et al., 2019). Por exemplo, a quantidade de biomassa, necromassa e solo exposto, relacionadas com a frequência ou recorrência de distúrbios, podem gerar alterações na disponibilidade de recursos e assim promover mudanças na diversidade (BOND; KEELEY, 2005; FIDELIS et al., 2010; OVERBECK et al., 2005; PODGAISKI et al., 2014). Estas variáveis regulam outras variáveis como luz, umidade e temperatura, consideradas importantes para a colonização, germinação e estabelecimento das espécies (FIDELIS et al., 2012, 2014; PILON et al., 2021). Por outro lado, fatores abióticos locais relacionados à topografia

também podem afetar a diversidade de espécies, influenciando na disponibilidade de recursos. A profundidade do solo, inclinação do terreno e presença de afloramentos de rochas podem modificar a absorção de água e nutrientes e diminuir o espaço disponível, assim como prover refúgios contra distúrbios para determinadas espécies (CANTÓN et al., 2004; DEMBICZ et al., 2021; HARA et al., 1996). Além disso, a inclinação e a face de exposição do terreno, juntamente com a latitude, determinam a carga térmica local, um indicador importante do estresse hídrico (DEMBICZ et al., 2021). Desta forma, compreender as interrelações entre os distúrbios e os fatores ambientais locais pode permitir um melhor entendimento de diferenças de diversidade em diferentes escalas. Portanto, determinar a organização de comunidades sob distúrbios recorrentes passa pela compreensão de como distúrbios, fatores abióticos e interações bióticas interagem.

A influência dos distúrbios e do contexto ambiental sobre a diversidade pode ser estimada em diferentes escalas espaciais. A diversidade alfa pode ser representada pela riqueza de espécies de um local ou comunidade, enquanto a diversidade beta é interpretada como a diferenciação na composição de espécies entre locais ou comunidades. Já a diversidade gama é representada pelo conjunto total de espécies de uma região. Além disso, a diversidade beta pode ser particionada em dois componentes: troca de espécies e diferença de riqueza (LEGENDRE, 2014; LEGENDRE; BORCARD; PERES-NETO, 2005; LEGENDRE; DE CÁCERES, 2013). Estes vários aspectos da diversidade podem ser influenciados pelos distúrbios e pelo contexto ambiental de forma distinta. No caso da diversidade alfa, a riqueza de espécies pode aumentar em áreas manejadas com fogo devido à redução na abundância de espécies dominantes e aumento da chance de estabelecimento de outras espécies (FACELLI; PICKETT, 1991; FIDELIS et al., 2012; JONER; GIEHL; PILLAR, 2021). No caso da diversidade beta, pode haver um aumento da troca de espécies se houverem diferenças ambientais ou de regime de distúrbios significativas entre locais ou comunidades (KALLIMANIS et al., 2008; MASUNGA; MOE; PELEKEKAE, 2013). Por outro lado, perdas de espécies podem ocorrer de forma direcional em resposta ao regime de distúrbios ou condições ambientais desfavoráveis, gerando uma expectativa de alta diversidade beta pelo componente de diferença de riqueza. A avaliação simultânea da diversidade alfa e beta permite avaliar se os campos com um manejo antidistúrbio refletem em uma diminuição da quantidade de espécies ou homogeneização da composição, alterando a diversidade em escalas distintas.

Embora o uso de fogo na gestão de campos seja comum em áreas privadas, em áreas protegidas, como unidades de conservação, é implementado um manejo antidistúrbio e, portanto, seus efeitos podem ser desconhecidos ou controversos (MISTRY et al., 2019). Considerando que o manejo antidistúrbio constitui uma ameaça para os campos, o conhecimento dos efeitos destas práticas sobre a diversidade é fundamental para promover políticas ambientais que incluam práticas de manejo adequadas para sua conservação. Assim, visto que campos dependem de distúrbios e que alterações no regime de fogo devem atuar em conjunto com o contexto ambiental, nosso objetivo foi avaliar a influência do regime de distúrbio e a interação deste com fatores abióticos, a dominância ecológica, e o acúmulo de biomassa e necromassa sobre a diversidade alfa e beta em campos de altitude do sul do Brasil. Tendo em vista o conhecimento existente sobre o manejo do fogo, nossa hipótese é de que a diversidade alfa e beta dos campos seja maximizada em locais sob regime de fogo frequente e onde tenham ocorrido queimadas recentes porque este regime de distúrbio evita o acúmulo de necromassa, favorecendo o estabelecimento das espécies e promove heterogeneidade ambiental, o que também favoreceria diferenças de espécies entre comunidades. Esperamos ainda que o volume de biomassa e necromassa, profundidade do solo, inclinação do terreno, índice de carga térmica, solo descoberto, presença de rochas e intensidade do pastejo por gado bovino expliquem parte adicional da variação na diversidade campestre. Por fim, avaliamos ainda a relação entre a necromassa e dominância, já que podem influenciar a diversidade de comunidades campestres, também influenciadas pelo regime de distúrbios e pelo contexto ambiental.

CAPÍTULO 1: O FOGO E O CONTEXTO AMBIENTAL COMO PROMOTORES DOS PADRÕES DE DIVERSIDADE DOS CAMPOS DE ALTITUDE NO SUL DO BRASIL

Sofia Casali¹²; Rafael B. Sühs¹²; Eduardo L. H. Giehl¹²

¹Departamento de Zoologia e Ecologia/Universidade Federal de Santa Catarina, Brasil

²Programa de pós-graduação em Ecologia/ Universidade Federal de Santa Catarina, Brasil

INTRODUÇÃO

A diversidade de uma comunidade ecológica pode ser moldada por diversos fatores. Comunidades de plantas são estruturadas por fatores abióticos e interações bióticas locais ao longo do espaço e do tempo (Lortie et al., 2004). Além disso, a remoção total ou parcial de biomassa de uma comunidade causada por distúrbios também pode resultar em mudanças importantes nas comunidades (Grime, 1979). Distúrbios têm, portanto, um papel importante para explicar a coexistência de espécies e manutenção de padrões de diversidade dentro (diversidade alfa) e entre comunidades (diversidade beta) (Ackerly & Cornwell, 2007; Tilman, 1990). Ao mesmo tempo, a diversidade pode responder às interações dentro das comunidades, que podem ser influenciadas pelos distúrbios (Cadotte, 2007; Hou et al., 2019). Portanto, determinar a organização de comunidades sob distúrbios recorrentes passa pela compreensão de como distúrbios, fatores abióticos e interações bióticas interagem.

O fogo e a herbivoria são exemplos de distúrbios que são estruturadores das comunidades vegetais, embora tenham diferenças em seus efeitos. O fogo é um distúrbio que atua em diversos ecossistemas globais (Pausas & Keeley, 2009) e que teve um papel fundamental na diversificação de angiospermas, especialmente de gramíneas C4, que se adaptaram ao fogo com estruturas anatômicas e ajustes fisiológicos para aumentar a eficiência da fotossíntese e maximizar a produção de biomassa (Edwards et al., 2010; Simon et al., 2009). Ao favorecer gramíneas C4, o fogo impulsionou a expansão e evolução de campos e savanas ao redor do mundo (Bond & Scott, 2010; Edwards et al., 2010; Simon et al., 2009). Além disso, os efeitos do fogo são comparáveis, em parte, aos efeitos de herbívoros, com semelhanças parciais em termos de remoção de biomassa e alterações na composição de espécies e formas de vida em sistemas controlados por consumidores (revisão em Bond & Keeley, 2005). Porém, os

efeitos do fogo e da herbivoria podem ser distintos em outros aspectos, especialmente se considerado que herbívoros geralmente são seletivos e, por outro lado, que o efeito do fogo envolve pouca ou nenhuma seletividade.

A diferença no distúrbio promovido pelo fogo, herbivoria ou ambos, ou a prevenção destes, tem consequências distintas sobre as comunidades de plantas campestres. O fogo remove a necromassa, que é a biomassa morta ainda em pé ou aquela prostrada, e gera espaço ao nível do solo, que podem promover a colonização de novas espécies (Fidelis et al., 2014; Overbeck et al., 2005). Já o pastejo, além de abrir espaço, pode influenciar as comunidades mediante o consumo seletivo da biomassa de determinadas espécies palatáveis (Boldrini, 2009; Ferreira et al., 2020) em detrimento de outras plantas vivas ou da necromassa. Apesar das diferenças, ambos distúrbios ocorrem frequentemente em conjunto. No sul do Brasil, a megafauna e o fogo foram os principais responsáveis pela manutenção dos campos ao longo do tempo (Behling & Pillar, 2007). Nos últimos milênios, com a extinção de boa parte da megafauna e com a chegada de populações pré-colombianas, especialmente há cerca de 3000 anos A.P., a frequência do fogo aumentou, enquanto a herbivoria diminuiu (Bitencourt & Krauspenhar, 2006; Kern, 1998). Porém, no século XVII, a megafauna começou a aumentar novamente no sul do Brasil, em decorrência da introdução de animais domésticos (bovinos, ovinos e equinos) por colonos europeus e jesuítas, para a produção de carne e couro (Nabinger et al., 2009; Zarth & Gerhardt, 2009). Ainda mais recentemente, ao longo dos últimos séculos, pecuaristas que se instalaram nos campos de altitude do sul do Brasil passaram a manejar o fogo em conjunção com o pastejo por parte de seus rebanhos, criados de forma extensiva (Andrade et al., 2016; Sühs et al., 2020). Nesse manejo, o fogo é usado para remover necromassa acumulada no final do inverno, e promover o rebrote da vegetação campestre, o que melhora a palatabilidade e as taxas de consumo pelo gado doméstico (Boldrini, 2009; Sühs et al., 2020). Tendo em vista a longa exposição dos campos da região ao fogo e ao pastejo, são esperadas mudanças nos campos na ausência destes distúrbios.

Um manejo de prevenção ou impedimento de fogo e pastejo (manejo antidistúrbios) tem sido comumente aplicado em unidades de conservação do sul do Brasil. Sob este manejo antidistúrbios, algumas espécies tendem a se tornar dominantes, pelo rápido acúmulo de biomassa e elevação da abundância relativa local, excluindo espécies competidoras fracas (Andrade et al., 2016; Nabinger et al., 2009). Com o

tempo, parte da biomassa é convertida em necromassa, se acumulando como um potencial combustível, aumentando o risco de incêndios catastróficos, que podem reduzir a diversidade (Behling & Pillar, 2007). Além disso, longos períodos sem fogo podem levar à substituição de áreas de campo por arbustais (Sühs et al., 2021) ou florestas (Ferreira et al., 2021). O adensamento por arbustos ou árvores pode afetar negativamente a produção de forragem e ameaçar a diversidade campestre (Archer et al., 2017; Overbeck et al., 2007; Sühs et al., 2020). Considerando que o fogo e o pastejo são distúrbios que fazem parte dos campos há milênios, é de suma importância compreender seus efeitos e como estes podem determinar a distribuição de comunidades campestres e sua diversidade.

Além da relação potencial com distúrbios, a diversidade dos campos pode ser influenciada por fatores abióticos e interações bióticas na escala local. Por exemplo, a quantidade de biomassa, necromassa e solo exposto, relacionadas com a frequência ou recorrência de distúrbios, podem gerar alterações na disponibilidade de recursos e assim promover mudanças na diversidade (Bond & Keeley, 2005; Fidelis et al., 2010; Overbeck et al., 2005; Podgaiski et al., 2014). Estas variáveis regulam outras variáveis como luz, umidade e temperatura, considerados importantes para a colonização, germinação e estabelecimento das espécies (Fidelis et al., 2012, 2014; Pilon et al., 2021). Por outro lado, fatores abióticos locais relacionados à topografia também podem afetar a diversidade de espécies, influenciando na disponibilidade de recursos. A profundidade do solo, inclinação do terreno e presença de afloramentos de rochas podem modificar a absorção de água e nutrientes e diminuir o espaço disponível, assim como prover refúgios contra distúrbios para determinadas espécies (Cantón et al., 2004; Dembicz et al., 2021; Hara et al., 1996). Além disso, a inclinação e a face de exposição do terreno, juntamente com a latitude, determinam a carga térmica local, um indicador importante do estresse hídrico (Dembicz et al., 2021). Desta forma, compreender as interrelações entre os distúrbios e os fatores ambientais locais pode permitir um melhor entendimento de diferenças de diversidade em diferentes escalas.

A diversidade pode ser estimada em diferentes escalas espaciais. A diversidade alfa pode ser representada pela riqueza de espécies de uma comunidade na escala local, enquanto a diversidade beta é interpretada como a diferenciação na composição de espécies entre comunidades locais. Já a diversidade gama é representada pelo conjunto total de espécies de uma região. Além disso, a diversidade beta pode ser particionada em

dois componentes: troca de espécies e diferença de riqueza (Legendre, 2014; Legendre et al., 2005; Legendre & De Cáceres, 2013). Estes vários aspectos da diversidade podem ser influenciados pelos distúrbios e pelo contexto ambiental de forma distinta. No caso da diversidade alfa, a riqueza de espécies pode aumentar em áreas manejadas com fogo devido à redução na abundância de espécies dominantes e aumento da chance de estabelecimento de outras espécies (Facelli & Pickett, 1991; Fidelis et al., 2012; Joner et al., 2021). No caso da diversidade beta, pode haver um aumento da troca de espécies se houverem diferenças ambientais ou de regime de distúrbios significativas entre locais ou comunidades (Kallimanis et al., 2008; Masunga et al., 2013). Por outro lado, perdas de espécies podem ocorrer de forma direcional em resposta ao regime de distúrbios ou condições ambientais desfavoráveis, gerando uma expectativa de alta diversidade beta pelo componente de diferença de riqueza. A avaliação simultânea da diversidade alfa e beta permite avaliar se os campos com um manejo antidistúrbio refletem em uma diminuição da quantidade de espécies ou homogeneização da composição, alterando a diversidade em escalas distintas.

Considerando que os campos são suscetíveis a alterações nos regimes de distúrbios e que alterações de regime devem atuar em conjunto com o contexto ambiental, nosso objetivo foi avaliar a influência do regime de fogo e a interação deste com fatores abióticos, a dominância ecológica e o acúmulo de biomassa e necromassa sobre a diversidade alfa e beta em campos de altitude do sul do Brasil. Tendo em vista o conhecimento existente sobre o manejo do fogo, nossa hipótese é de que a diversidade alfa e beta dos campos seja maximizada em locais sob regime de fogo frequente e onde tenham ocorrido queimadas recentes, já que este regime de distúrbio evita o acúmulo de necromassa, favorecendo o estabelecimento das espécies e promove heterogeneidade ambiental, favorecendo a diversidade beta devido à diferença de espécies entre habitats. Esperamos ainda que o volume de biomassa e necromassa, profundidade do solo, inclinação do terreno, índice de carga térmica, solo descoberto, presença de rochas e intensidade do pastejo por gado bovino expliquem parte adicional da variação na diversidade campestre. Por fim, avaliamos ainda a relação entre necromassa e dominância, já que podem influenciar a diversidade de comunidades campestres, mas também são influenciadas pelo regime de distúrbios e pelo contexto ambiental.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado em campos nativos localizados no Parque Nacional de São Joaquim (PNSJ), Santa Catarina, Brasil (-28.148694°, -49.578962°) (Figura 1). Esta região cobre uma das áreas mais elevadas do sul do Brasil, atingindo até 1800 m de altitude. O PNSJ tem 49.800ha, das quais 13.000 ha de propriedades rurais ainda não foram indenizadas pelo governo brasileiro. A área de estudo apresenta uma vegetação em mosaico, constituída por campos de altitude, Floresta Ombrófila Mista (ou floresta com araucárias) e Floresta Ombrófila Densa, representada por matas nebulares. Nos campos de altitude, a vegetação está representada por espécies nativas, com predominância das famílias botânicas Poaceae, Asteraceae, Cyperaceae e Fabaceae (Menezes et al., 2022). Nos campos, o manejo tradicional por proprietários rurais consiste na criação de gado de baixa densidade, combinado com eventos de queima a cada dois anos para promover o rebrote de gramíneas e herbáceas para o pastoreio. Com base em dados do período de 2007-2020, a precipitação média anual foi de 2.822 mm/ano, distribuída uniformemente ao longo do ano, e a temperatura média anual foi de 11,1 °C. A temperatura média mínima do mês mais frio (julho) foi de 7,7 °C e a temperatura média máxima do mês mais quente (janeiro) foi de 14,3 °C (INMET-inmet.gov.br).

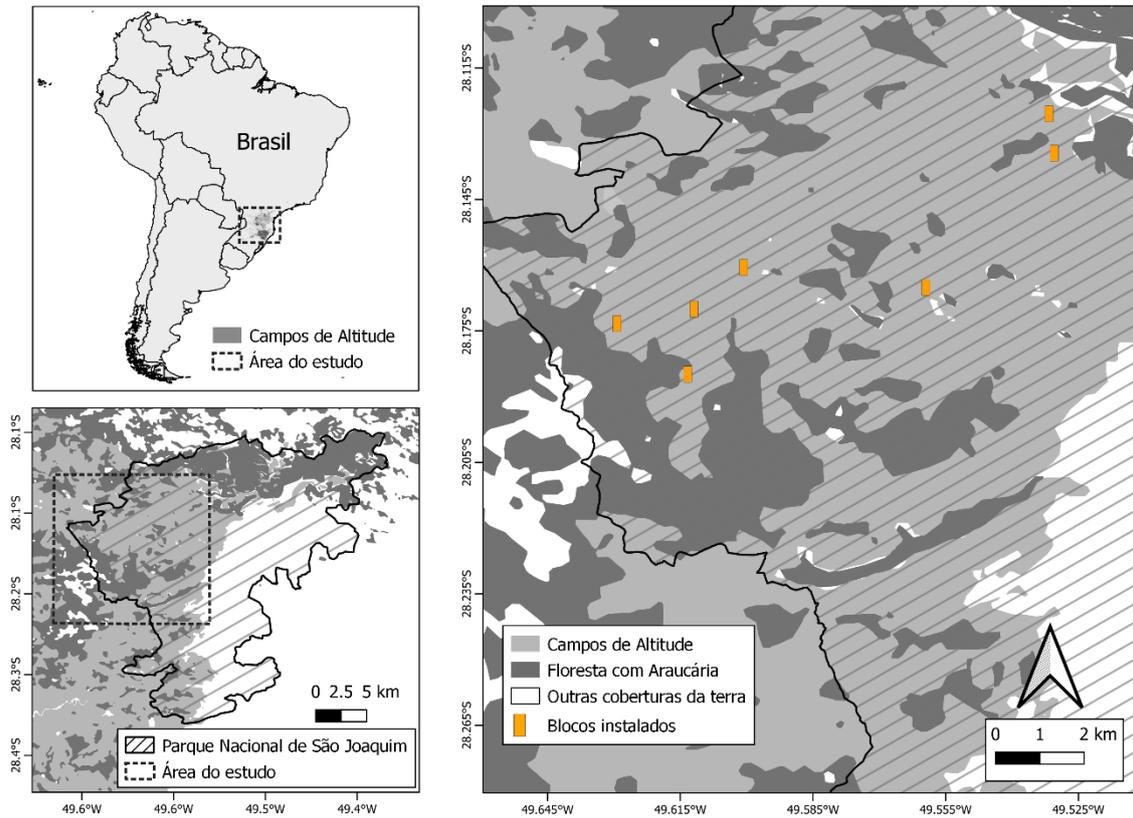


Figura 1. Mapa da área de estudo, incluindo o mosaico entre campos de altitude e floresta com araucária, sul do Brasil.

Delineamento amostral

O desenho experimental consistiu em um delineamento em blocos, cada um contendo quatro parcelas de 70 m × 70 m. Os blocos distam ao menos 1 km entre si. Cada bloco teve suas parcelas instaladas em campos fisionomicamente homogêneos e em elevações semelhantes. Em cada parcela, instalamos 12 unidades amostrais de 1 m × 1 m (denominados “quadrados”), organizados em três transeções contendo quatro quadrados o que resultou em 48 quadrados por bloco (Figura 2) e, tendo em vista que foram instalados sete blocos, foram 336 quadrados no total (7 blocos × 4 parcelas × 12 quadrados).

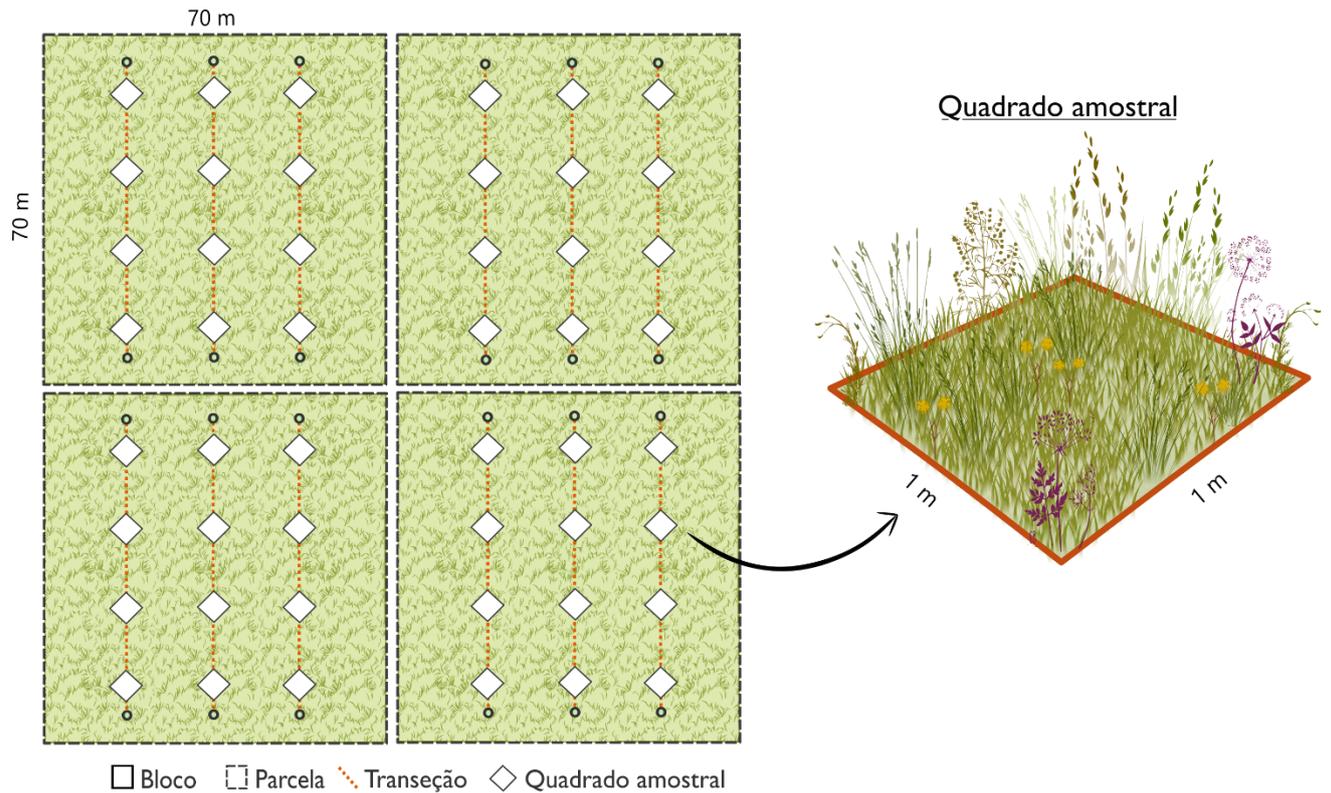


Figura 2. Esquema do desenho amostral, incluindo o bloco com as parcelas e os respectivos quadrados instalados nos campos de altitude, sul do Brasil.

Regime de fogo

Avaliamos o regime de fogo em cada parcela a partir da frequência de fogo (número de eventos de fogo por unidade de tempo), tempo sem fogo (quantidade de dias desde o último fogo) e presença de fogo recente (Material suplementar, tabela 1). Para isso, coletamos imagens dos satélites Landsat e Sentinel, obtendo imagens com resoluções de 30 e 10 m, respectivamente. Obtivemos as imagens de satélite a partir da plataforma Sentinel Hub. Cada imagem foi obtida em formato RGB (True Color) com tamanho correspondente à área de estudo e abrangendo integralmente os sete blocos. Em cada imagem, inspecionamos cada bloco e parcela de forma visual para detectar áreas queimadas. As parcelas foram consideradas queimadas quando apresentava sinais de queima, como áreas irregulares de cores escuras (Figura 4). Quando as imagens apresentavam interferências como linhas pretas ou cobertura por nuvens que afetavam total ou parcialmente os locais de interesse, a informação foi interpretada como indisponível (NA). A coleta de imagens e as informações do regime de fogo compreenderam um período de 32 anos (1990-2022), a partir de um total de 473

imagens. As imagens foram processadas no software QGis (QGis Development Team, 2023).

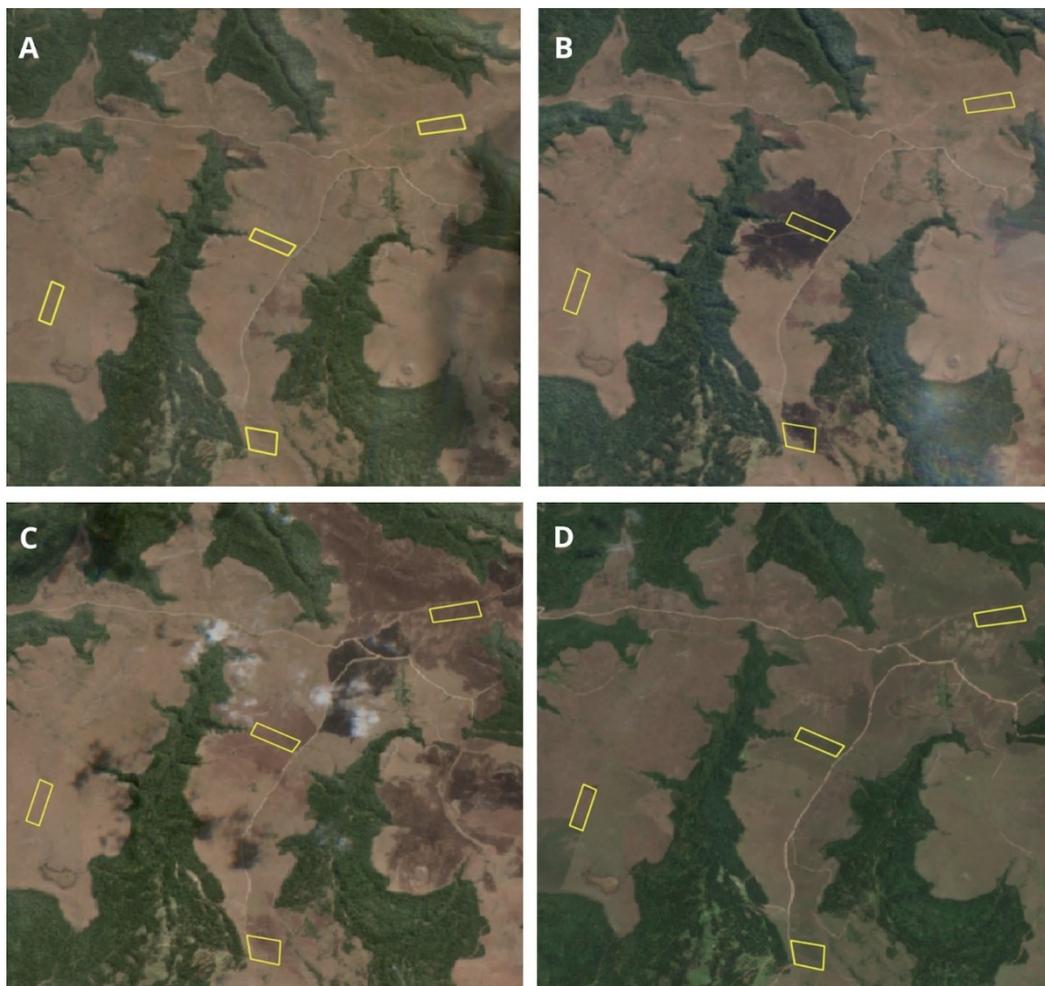


Figura 2. Imagens de satélites Landsat 7 destacando os blocos amostrais (em amarelo) na região dos campos de Santa Bárbara, Parque Nacional de São Joaquim, sul do Brasil. A) 22 de maio de 2022, B) e C) 27 de agosto de 2022 e D) 01 de novembro de 2022.

Amostragem da vegetação e de variáveis ambientais

A amostragem da vegetação e das variáveis ambientais foi realizada nos quadrados de $1\text{ m} \times 1\text{ m}$. Coletamos dados da composição e cobertura das espécies presentes em cada quadrado. A cobertura foi estimada por avaliação visual, determinando a proporção da área do quadrado coberta por cada espécie. Espécies com menos de 1% de cobertura receberam o valor mínimo de 0,5%.

Como variáveis ambientais, coletamos dados de altura e cobertura (em área) por necromassa (biomassa morta em pé ou prostrada) ou biomassa (biomassa viva em pé ou prostrada), para determinar o volume ocupado por ambas em cada quadrado

(mediante a fórmula $V = A \times H$, onde “V” é o volume, “A” é a área e “H” é a altura). Medimos a profundidade do solo tomando medidas com uma haste de ferro usada para perfurar o solo até encontrar a rocha. Obtivemos dados de inclinação do terreno com clinômetro. Estimamos ainda a área de cobertura por rochas em cada quadrado. Como indicador de estresse hídrico, calculamos o índice de carga térmica (ICT) usando a face de exposição e a inclinação do terreno, assumindo que uma face de exposição de 315° recebe a maior carga térmica diurna no hemisfério sul (Dembicz et al., 2021; McCune & Keon, 2002). Assim, as encostas íngremes e expostas a NW têm valores máximos, próximos ou iguais a um, e as encostas mais íngremes expostas a SE e áreas planas têm valores mínimos, próximos ou iguais a zero. Por último, coletamos dados de presença de gado, a partir da contagem de esterco bovino dentro e nos arredores de cada quadrado (em uma circunferência traçada partir do centro dos quadrados e com raio de 3 m).

Análise dos dados

Nossas análises tiveram como objetivo determinar como a diversidade alfa, dominância, necromassa e diversidade beta são influenciadas por variáveis ambientais e, por sua vez, como a dominância influencia a necromassa e a diversidade. Partindo do princípio de que tínhamos uma lista extensa de variáveis ambientais, potencialmente correlacionadas, nosso primeiro passo foi realizar uma pré-seleção de variáveis usando como critério o valor de inflação da variância (VIF). Neste procedimento, quando as variáveis apresentaram alta correlação ($VIF > 5$, (Akinwande et al., 2015)), elas foram removidas, iniciando-se pelas variáveis com maior VIF até que todas as variáveis restantes tivessem $VIF < 5$. Nesta etapa duas variáveis foram removidas (presença de fogo recente e incidência da radiação), restando como variáveis explicativas: necromassa, biomassa, pastejo potencial, índice de carga térmica (ICT), inclinação, profundidade do solo, área de solo descoberto, cobertura do solo por rochas expostas, tempo sem fogo (TSF) e frequência de fogo.

Diversidade alfa, dominância e necromassa

Modelamos as medidas de diversidade alfa, a dominância e necromassa (variáveis resposta) em função das variáveis relacionadas ao histórico de fogo e variáveis do contexto ambiental local (variáveis de efeito fixo). Para a diversidade alfa, dominância e necromassa, os blocos foram incluídos como variáveis de efeito aleatório, de forma que foram ajustados Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMM) entre

variáveis explicativas e respostas. A distribuição para o modelo de cada variável resposta foi selecionado com base na inspeção visual e teste dos resíduos dos modelos para os pressupostos de normalidade, homoscedasticidade, enviesamento, sobredispersão e valores extremos (“outliers”). Após estas verificações, a riqueza de espécies foi modelada com distribuição gaussiana (normal) e função de ligação identidade, a dominância (índice de Simpson) com distribuição Gamma e função de ligação logarítmica e a necromassa com a distribuição gaussiana com função de ligação logarítmica. Os modelos finais foram finalmente selecionados a partir de um procedimento de simplificação, onde as variáveis explicativas que não tiveram significância sobre as variáveis resposta ($p < 0,05$) foram sendo removidas uma a uma, iniciando-se por aquelas com menor tamanho de efeito (estatística Z mais próxima de zero). A seguir, seguem algumas considerações adicionais sobre cada modelo completo e ajustes feitos.

Para entender as diferenças na diversidade alfa, usamos a riqueza de espécies por quadrado como variável resposta. O modelo foi representado da seguinte forma:

$$\text{Riqueza} \sim \text{gado} + \text{biomassa} + \text{necromassa} + \text{profundidade} + \text{inclinação} + \text{ICT} + \text{rocha} \\ + \text{solo} + \text{TSF} + \text{frequência} + \text{dominância} + (1 \mid \text{bloco})$$

Para a dominância de espécies em cada quadrado, calculamos o índice de Simpson ($D = \sum p_i^2$) e transformamos para número efetivo de espécies ($1/D$), onde valores baixos correspondem a comunidades cuja abundância total é dominada por uma ou poucas das espécies presentes (Sommerfield et al., 2008). Este indicador de dominância foi então modelado em função das variáveis de histórico de fogo e do contexto ambiental. O modelo completo foi construído da seguinte forma:

$$\text{Dominância} \sim \text{gado} + \text{biomassa} + \text{necromassa} + \text{profundidade} + \text{inclinação} + \text{ICT} + \\ \text{rocha} + \text{solo} + \text{TSF} + \text{frequência} + (1 \mid \text{bloco})$$

Por fim, criamos um modelo incluindo a necromassa como variável resposta e a dominância como preditora para verificar se a dominância das espécies influenciava o volume de necromassa. Neste modelo, as outras variáveis preditoras utilizadas nos modelos anteriores não foram incorporadas devido a falhas na convergência e/ou na validação deste modelo. Além disso, para corrigir padrões nos resíduos e assim torná-lo válido, incluímos o tempo sem fogo e a cobertura por rocha em um modelo para ajustar

a dispersão da variável resposta. O modelo mencionado foi construído da seguinte forma:

$$\text{Necromassa} + 0.00001 \sim \text{dominância} + (1 \mid \text{bloco}), \text{dispformula} = \sim \log(\text{TSF}) + \log(\text{rocha} + 1)$$

Diversidade beta

Em relação a diversidade beta, construímos modelos utilizando Análise de Redundância baseada em distâncias (db-RDA), para determinar quais variáveis explanatórias determinam a variação na composição de espécies nos componentes da partição da diversidade beta. Os modelos foram simplificados e selecionados com base no valor de significância das variáveis explanatórias ($p < 0,05$), que foram gerados por permutação. Em cada caso, foram realizadas 999 permutações com a aplicação de restrições (permutação livre apenas de blocos completos e livre dentro de blocos) para diminuir a chance de falsos positivos.

Calculamos a diversidade beta taxonômica como a partição da variância total da amostra. Para isso, transformamos a matriz de espécies em uma matriz de dissimilaridade de presença-ausência, aplicando o coeficiente de Sorensen. Após esta transformação, calculamos a medida de diversidade beta total a partir da partição dos componentes de troca de espécies e diferença na riqueza de espécies (Legendre & De Cáceres, 2013). Os modelos seguiram a seguinte organização:

$$\text{Diversidade beta [troca]} \sim \text{gado} + \text{biomassa} + \text{necromassa} + \text{profundidade} + \text{inclinação} + \text{ICT} + \text{rocha} + \text{solo} + \text{TSF} + \text{frequência} + \text{dominância}$$

$$\text{Diversidade beta [diferença de riqueza]} \sim \text{gado} + \text{biomassa} + \text{necromassa} + \text{profundidade} + \text{inclinação} + \text{ICT} + \text{rocha} + \text{solo} + \text{TSF} + \text{frequência} + \text{dominância}$$

Por fim, para verificar o ajuste dos modelos finais e das db-RDAs, calculamos o pseudo- R^2 de cada um. As análises estatísticas foram executadas no software R (R Core Team 2023), utilizando os pacotes “glmmTMB” para construir os modelos, “DHARMA” para diagnóstico dos resíduos e validação dos modelos, “MuMin” para o ajuste (pseudo- R^2) dos modelos, “visreg” para visualização dos efeitos dos modelos, “vegan” para a dbRDA, “ggplot2” para construir os gráficos, “adespatial” para particionar a diversidade beta e “permute” para a restrição das permutações das db-

RDAs (Breheny & Burchett, 2017; Brooks et al., 2017; Dray et al., 2023; Hartig, 2020; Oksanen et al., n.d.; Wickham, 2016)

RESULTADOS

Foram registrados um total de 290 morfoespécies, pertencentes a 43 famílias botânicas. Das 290 morfoespécies, 139 (~48%) foram identificadas ao nível de espécie, 44 (~15%) ao nível de gênero e 106 (~36%) ficaram sem identificação (Material suplementar, tabela 2). Em termos de cobertura, as morfoespécies identificadas tiveram um ~96% da cobertura total na área de estudo, sendo que as não identificadas cobriram um ~4%. Os táxons identificados foram representados em sua maioria pelas famílias Poaceae (~22%), Asteraceae (~21%) e Cyperaceae (~8%). Em termos de cobertura, 10 famílias (23%) foram responsáveis por 91% da cobertura total (Material suplementar, figura 1).

Diversidade alfa

A riqueza de espécies foi relacionada de forma negativa com volume de necromassa, dominância e área de solo descoberto (pseudo- $R^2 = 24\%$). Especificamente, a necromassa e a dominância tiveram uma forte relação negativa com a riqueza (Fig. 4 A-B). A proporção de solo descoberto também teve relação negativa com a riqueza, porém com menor tamanho de efeito (Figura 4 C; Tabela 1).

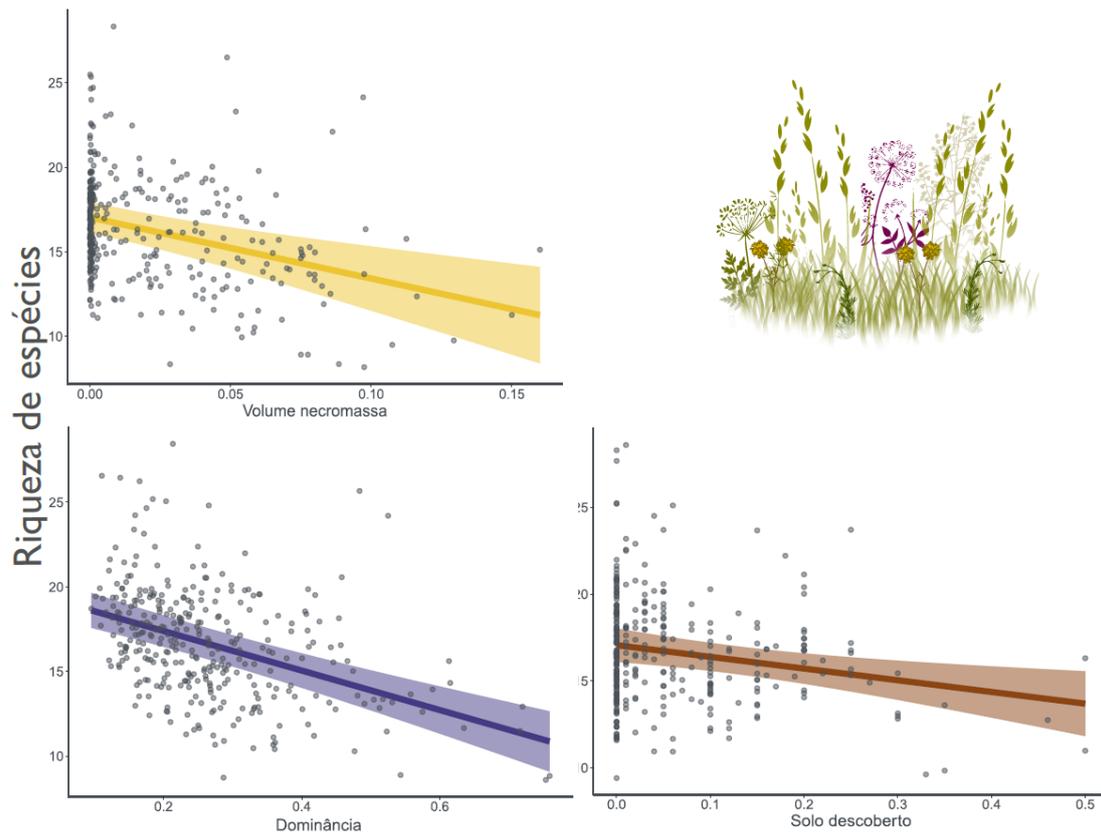


Figura 3. Efeitos do contexto ambiental sobre a riqueza de espécies nos campos de altitude, sul do Brasil. Mudanças na riqueza de espécies em relação a (A) volume de necromassa, (B) dominância e (C) área de solo descoberto (GLMM, pseudo- $R^2 = 24\%$).

Dominância, necromassa e suas relações com o ambiente

A dominância foi relacionada com biomassa, tempo sem fogo, inclinação do terreno e solo descoberto (pseudo $R^2 = 26\%$). A biomassa, o tempo sem fogo e o solo descoberto tiveram relações positivas, indicando a ocorrência de mais espécies dominantes em condições em que estas variáveis tiveram maiores valores (Fig. 5 A, C-D). A inclinação do terreno, por outro lado, teve relação negativa com a dominância, demonstrando uma maior uniformidade das abundâncias de diferentes espécies em locais mais inclinados (Tabela 1; Figura 5 B).

Já a necromassa teve relação positiva com a dominância, o que indica que nos locais com uma maior quantidade de necromassa há mais espécies dominantes ($Z= 3.23$, $P= 0.0012$) (Figura 6).

Tabela 1. Relação da riqueza e dominância de espécies com o histórico do fogo e o contexto ambiental nos campos de altitude. Parâmetros estimados a partir do GLMM.

Modelo	Variáveis	Coefficiente	Erro Padrão.	Z
Riqueza de espécies	Necromassa	-36.13	8.81	-4.10
	Dominância	-11.67	1.54	-7.56
	Solo descoberto	-6.73	2.26	-2.97
Dominância	TSF	0.0005	0.00007	6.469
	Inclinação	-0.0094	0.00346	-2.740
	Biomassa	0.5074	0.1878	2.702
	Solo descoberto	0.6615	0.2792	2.369

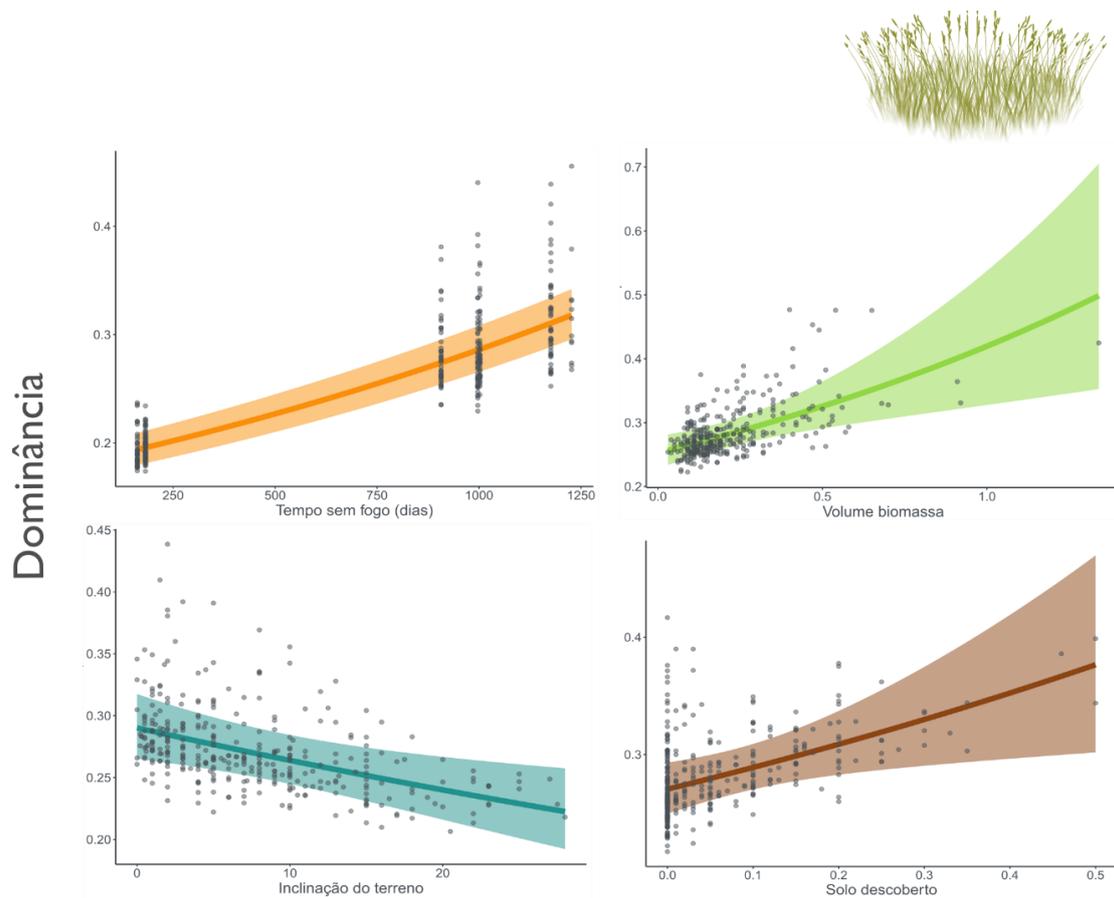


Figura 4. Efeitos do regime de fogo e contexto ambiental sobre a dominância, nos campos de altitude, sul do Brasil. Mudanças nos valores do índice em relação ao (A) tempo sem fogo, (B) inclinação do terreno, (C) volume de biomassa e (D) solo descoberto (GLMM, pseudo- $R^2=26\%$).

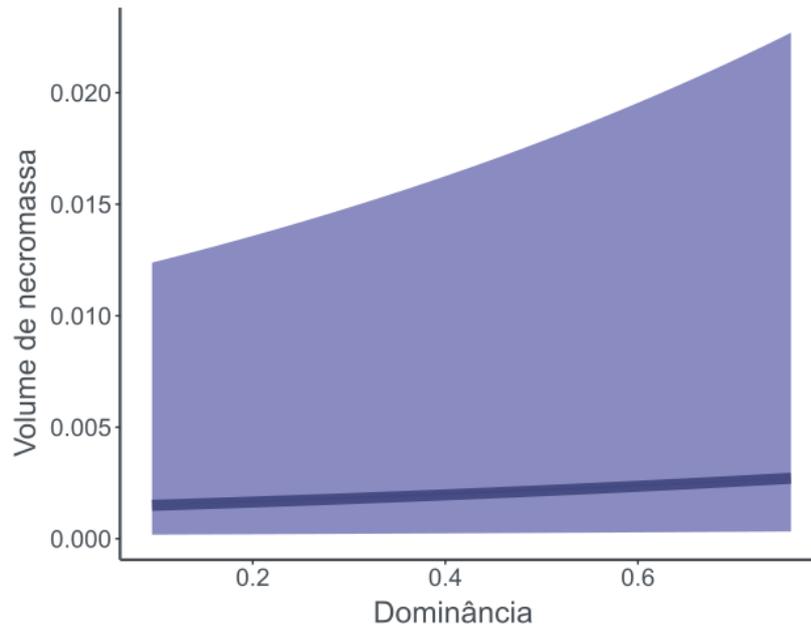


Figura 5. Efeitos da dominância de espécies sobre o volume de necromassa, nos campos de altitude, sul do Brasil (GLMM, $Z= 3.23$, $P= 0.0012$)

A combinação dos resultados dos três modelos determina uma série de relações significativas que demonstram conexões entre a riqueza de espécies, dominância e necromassa. O tempo sem fogo teve uma relação positiva com a dominância de espécies, que por sua vez foi influenciada pela biomassa e solo descoberto e negativamente pela inclinação. Por último, como esperado, a dominância teve uma relação positiva com a necromassa. (Figura 7).

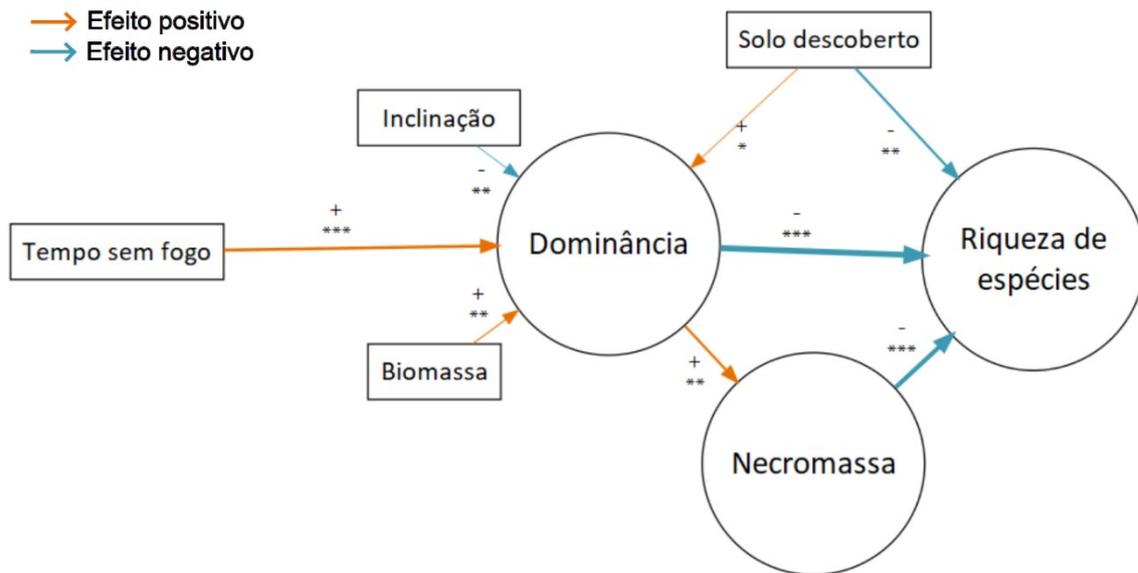


Figura 6. Fluxograma agregando os resultados de três modelos onde a riqueza de espécies, dominância e necromassa foram consideradas como respostas. As setas indicam as relações relevantes encontradas e a espessura da seta representa o tamanho do efeito das variáveis explicativas (calculado a partir dos coeficientes estandardizados de cada modelo).

Diversidade beta e seus componentes

Os resultados da diversidade beta demonstraram que as comunidades campestres apresentaram uma baixa diferença na composição de espécies (diversidade beta total = 0.35). A diferença na composição dos campos se deu em maior proporção pelo componente de troca de espécies e muito pouco por diferenças de riqueza (troca de espécies = 0.28; diferença na riqueza = 0.06). O componente de troca de espécies respondeu significativamente ao contexto ambiental, porém não ao regime de fogo. A troca de espécies foi relacionada mais fortemente com a necromassa, seguido pela biomassa, cobertura de rocha e profundidade do solo (pseudo- $R^2 = 24\%$; Tabela 2), indicando uma distribuição heterogênea das espécies (Figura 8). Embora tenha apresentado pouca relevância para a diversidade beta, o componente de diferença na riqueza foi relacionado com a necromassa e a área de solo descoberto (pseudo- $R^2 = 0.345$ $P < 0.0001$; $R^2 = 0.034$; $P = 0.01$).

Tabela 2. Relação entre o componente de troca de espécies da diversidade beta e o contexto ambiental nos campos de altitude. Parâmetros estimados a partir de PERMANOVA.

Variáveis	Pseudo-R ²	Pseudo-F	P
Necromassa	0.111	62.732	<0.05
Biomassa	0.093	52.602	<0.01
Profundidade	0.025	14.310	<0.05
Rocha	0.020	11.301	<0.01

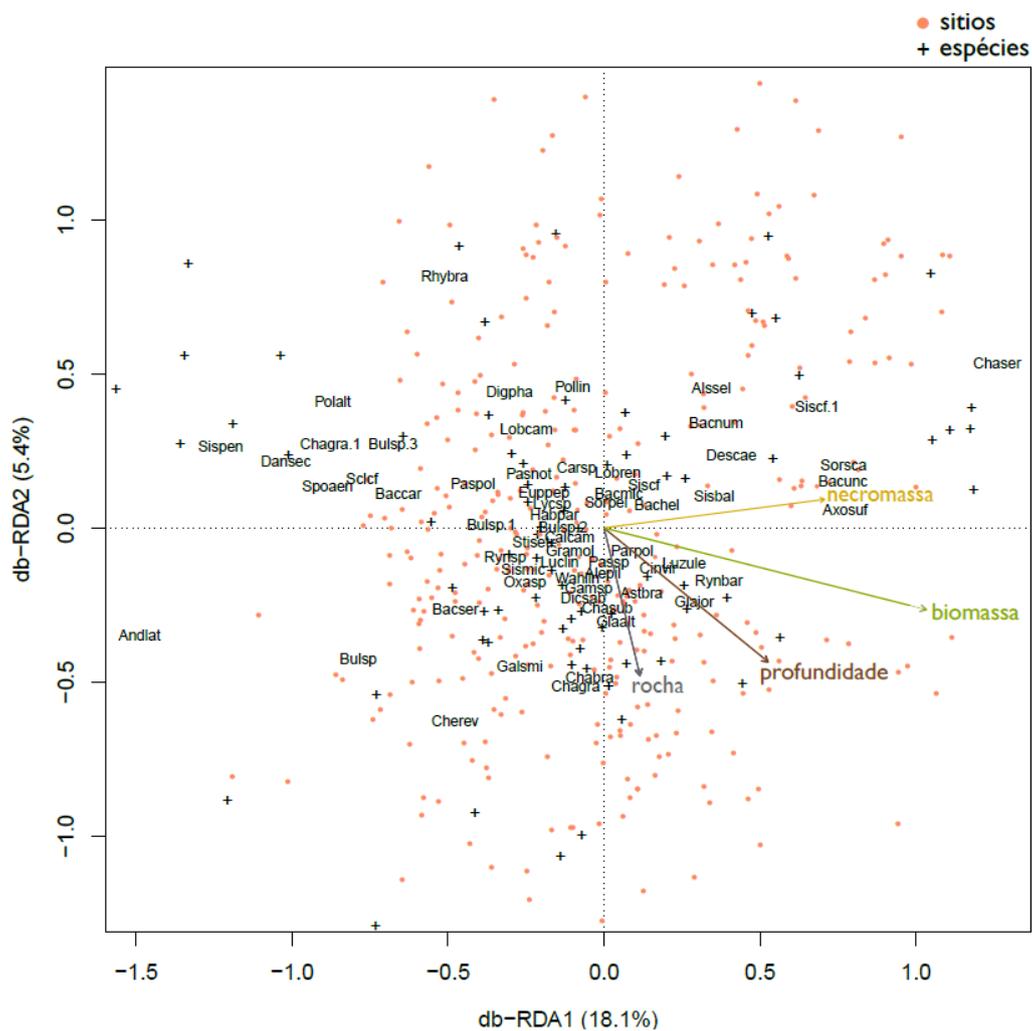


Figura 7. Análise de redundância baseada em distâncias (db-RDA) representando a influência do contexto ambiental no componente de troca de espécies da diversidade beta dos campos de altitude, sul do Brasil. A troca de espécies esteve relacionada com o volume de necromassa, volume de biomassa, profundidade e cobertura de rocha ($R^2 = 24\%$)

DISCUSSÃO

Conforme nossas hipóteses, o regime de fogo teve um papel importante na estruturação das comunidades campestres, porém não para todos os aspectos considerados. O tempo sem fogo foi a principal variável relacionada ao distúrbio e afetou positivamente a dominância de espécies. Interessantemente, a diversidade alfa foi afetada forte e negativamente pela necromassa e, em menor medida, pelo solo descoberto. Já a diversidade beta teve uma relação positiva significativa com a necromassa, biomassa, profundidade e cobertura de rocha. Desta forma, conseguimos apontar para mecanismos de como as comunidades campestres estão moldadas.

Efeitos da dominância e do contexto ambiental na diversidade alfa

Embora o tempo sem fogo não tenha mostrado uma resposta direta para a diversidade de espécies, nossos resultados sugerem um caminho que conecta mecanismos distintos e onde o distúrbio apresenta papel crucial para a diversidade campestre. Observamos que o regime de fogo tem uma relação direta com a dominância: quanto maior o tempo sem fogo, maior a dominância. Esta relação está vinculada à presença de determinadas espécies campestres, como gramíneas cespitosas C4, caracterizadas por serem tolerantes a condições desfavoráveis e ao mesmo tempo por acumularem biomassa rapidamente entre eventos de fogo (Bond et al., 2005; Edwards et al., 2010; Overbeck et al., 2018). As gramíneas C4 que formam touceiras são consideradas competidoras eficazes e podem acabar excluindo outras espécies de porte menor, que por isso são consideradas como tendo baixa capacidade de competição (Andrade et al., 2016; Boldrini & Eggers, 1996; Nabinger et al., 2009). De fato, boa parte das espécies dominantes da área do estudo caracterizam-se por formarem touceiras, a exemplo de *Andropogon lateralis*, *Axonopus suffultus* e *Digitaria phaeotrix*. Esta competição resulta de uma alta produção de biomassa, que pode desfavorecer o estabelecimento de outras espécies (Collins, 1987; Facelli & Pickett, 1991; Thomas et al., 2019). Com o tempo e com a ausência de distúrbios, esta biomassa se transforma em necromassa, e que então reduz o espaço e altera a disponibilidade de luz, umidade e temperatura (Hou et al., 2019; Ward et al., 2020). Dentre os distúrbios, o fogo tem alta capacidade de remover a necromassa, além de biomassa, possibilitando o aumento na riqueza de espécies em parte por meio do banco de sementes ou bulbos dormentes e persistentes que brotam após o distúrbio (Fidelis et al., 2014) ou pela chegada de novos propágulos dispersados principalmente pelo vento, como espécies da família Poaceae e

Asteraceae, abundantes nos campos. Desta forma, a remoção da necromassa e a diminuição de espécies dominantes a partir de distúrbios de baixa intensidade pode ser considerada uma das principais causas de aumento temporário da riqueza de espécies, impedindo a exclusão de espécies menos competitivas neste sistema (Connell, 1978; Fidelis et al., 2010, 2012; Overbeck et al., 2005). Portanto, podemos considerar que a relação distúrbio-necromassa é um fator fundamental para entender os mecanismos ecológicos que moldam a diversidade local dos campos.

Distúrbios como o fogo também modificam a quantidade de solo descoberto, uma condição importante que promove a quebra de dormência de sementes por um aumento de temperatura e/ou luminosidade, além de fornecer espaço e microhabitats para o estabelecimento de espécies (Fidelis et al., 2012, 2014; Pilon et al., 2019). Porém, nossos resultados indicam uma relação negativa entre riqueza de espécies e o solo descoberto, o que pode estar relacionado à nossa forma de amostragem, aliado ainda ao manejo antidistúrbio aplicado na região. Boa parte de nossa amostragem foi realizada após uma queimada recente (entre quatro e cinco meses após o fogo), em locais onde o regime de distúrbios foi alterado na última década, uma mudança de regime que potencialmente intensificou as queimadas subsequentes. Estas áreas queimadas recentemente, que apresentavam maiores valores de solo descoberto no momento da amostragem, podem indicar que não houve tempo suficiente para a recuperação de biomassa. Ainda assim, estudos no sul do Brasil tem demonstrado que os campos podem recuperar sua diversidade e biomassa a partir de um ano ou menos após um distúrbio, tanto com fogo (Joner et al., 2021; Overbeck et al., 2005), quanto com pastejo e roçada (Ferreira et al., 2020; Thomas et al., 2019). Desta forma, explicações mais prováveis são que a colonização por espécies ausentes dos locais ainda não ocorreu ou que o evento de fogo mencionado, que ocorreu fora do período mais comum para as queimadas prescritas feitas na região, tenha tido um efeito negativo sobre a capacidade de recuperação local das comunidades.

Fatores topográficos como a inclinação também podem afetar a dominância de espécies, influenciando aspectos como a disponibilidade de água, luz, nutrientes e até mesmo regular a ocorrência e frequência de distúrbios (Cantón et al., 2004; Daubenmire, 1968; Hara et al., 1996). Nossos resultados indicam que locais menos inclinados tiveram maior dominância por algumas espécies campestres. Locais com maior inclinação podem apresentar condições desfavoráveis para espécies muito

produtivas como as gramíneas. Por exemplo, terrenos inclinados podem limitar a absorção de nutrientes devido a um maior escoamento da água pela superfície do solo (Amezaga et al., 2004), bem como na redução de outros componentes do solo, como alumínio e matéria orgânica, que podem determinar diferenças na composição de espécies (Menezes et al., 2022). A limitação na absorção de nutrientes pode afetar o desenvolvimento de certas espécies, como gramíneas cespitosas, diminuindo sua dominância (Srinivasan et al., 2015). Outro aspecto que a inclinação pode influenciar é o comportamento dos distúrbios, particularmente do fogo, que pode se deslocar mais rapidamente em locais mais inclinados (Daubenmire, 1968), queimando parcialmente a vegetação e, provavelmente, evitando que espécies sensíveis ao distúrbio desapareçam, resultando em maior diversidade.

Contexto ambiental como resposta à diversidade beta

O contexto ambiental também foi fundamental para a compreensão dos mecanismos que estruturam a diversidade beta. Encontramos que os campos não são tão diferentes entre si, sendo a diferença de composição principalmente pela troca de espécies, ou seja, têm riquezas similares. O componente de troca de espécies foi associado ao contexto ambiental, porém não ao regime do fogo, o que demonstra que as características ambientais avaliadas selecionam a distribuição das espécies. O fato do componente de troca de espécies ser a principal causa da diferenciação na composição de espécies sugere alguns mecanismos ecológicos potenciais, como um papel indireto do fogo, mediado pela necromassa e fatores relacionados à dispersão e ao estabelecimento.

O volume de necromassa foi importante para explicar diferenças na composição de espécies, e esteve associado principalmente às gramíneas *Axonopus suffultus* e *Sorghastrum scaberrimum*. Ambas são espécies C4, dominantes, e encontradas em locais há mais tempo sem fogo. Em campos não manejados, estas espécies podem se tornar dominantes, excluindo ou reduzindo fortemente a abundância de outras espécies e alterando a diversidade beta (Fidelis et al., 2012; Ward et al., 2023). Outra espécie associada com mais necromassa foi *Baccharis uncinella*, espécie lenhosa que se estabelece em campos sem distúrbios e que pode levar a substituição dos campos nativos por arbustais (Koch et al., 2016; Sühs et al., 2020). Porém, as áreas avaliadas em nosso estudo estiveram sob um regime de manejo similar, o que refletiu em pouca diferença na estrutura da vegetação dos campos, e conduzindo ao volume de

necromassa ser o principal fator de diferenciação entre comunidades. Assim, apesar da necromassa ter afetado negativamente a diversidade alfa (escala local), ela promoveu a diversidade beta ao gerar diferenças entre locais por causa do último evento de fogo.

A diversidade dos campos sujeitos a distúrbios é simultaneamente determinada por fatores locais, relacionados com a dispersão e o estabelecimento, e pelo conjunto de espécies existentes na escala regional (Olf & Ritchie, 1998). Espécies com dispersão anemocórica, como as das famílias Poaceae e Asteraceae, podem ser mais eficazes na dispersão, comparadas a espécies autocóricas (Da Silva Menezes et al., 2016; Thomson et al., 2010), o que explicaria a elevada diversidade destas espécies. Porém, as espécies eficazes na dispersão também podem possuir requerimentos específicos para seu estabelecimento. Embora o acúmulo de necromassa tenda a reduzir a riqueza de espécies em escala local por meio de modificações das interações entre espécies, tal acúmulo pode promover a ocorrência de espécies sensíveis a distúrbios na comunidade e aumentar a diversidade em escalas maiores (Ferreira et al., 2021). Como exemplo, em escala de paisagem, a presença de manchas com diferentes tempos sem manejo pode direcionar a uma alta diversidade beta, por introduzir uma heterogeneidade de habitats tanto para espécies vegetais como para insetos, artrópodes e aves (Beal-Neves et al., 2020; Dembicz et al., 2021; Joner et al., 2021; Valkó et al., 2016). Além disso, caso as áreas fiquem muito tempo sem distúrbios, as vantagens apresentadas pelas espécies cespitosas na ausência de distúrbios se mostram transitórias, porque podem ser posteriormente favorecidas espécies lenhosas pioneiras que fazem diminuir a chegada de luz aos estratos herbáceos (Bond et al., 2005) e levar a uma perda da diversidade campestre (Sühs et al., 2020).

Os solos e a topografia também podem determinar heterogeneidade ambiental ao longo da paisagem e levar a uma maior diversidade beta (Dembicz et al., 2021). Tanto a profundidade do solo quanto a cobertura por rochas influenciaram a distribuição das espécies entre as comunidades dos campos de altitude estudadas. Estas duas variáveis evidenciaram certas preferências que algumas espécies têm para seu estabelecimento e desenvolvimento. Por exemplo, as espécies *Cinnagrostis viridiflavescens*, *Glandularia jordanensis* e o gênero *Polygala* tiveram ocorrência mais frequente em áreas de solos mais rasos. Esta preferência pode estar vinculada à morfologia destas espécies, especialmente as prostradas e herbáceas pequenas, que possuem pouco desenvolvimento radicular. Por outro lado, solos profundos podem ser favoráveis para espécies como

gramíneas cespitosas, que tem a capacidade de produzir grandes quantidades de biomassa subterrânea e/ou aérea, o que possivelmente exclui as outras espécies por competição por nutrientes, água ou luz (Braun et al., 2022). Ainda, as espécies que se beneficiam de solos profundos podem desenvolver estruturas de proteção contra distúrbios (por exemplo: rizomas, bulbos) ao contrário de outras espécies que precisam de outras proteções para sobreviver, por exemplo afloramentos rochosos. Nos campos, as rochas protegem as espécies mais sensíveis contra o fogo e pastejo, gerando uma heterogeneidade ambiental e aumentando a diversidade beta (Dembicz et al., 2021; Keil et al., 2012). Espécies também podem responder de forma variada ante outras variáveis (e.g. edáficas e climáticas), que podem interferir no seu estabelecimento (Menezes et al., 2022). Portanto, a ocorrência de espécies resulta de um conjunto de fatores que podem influenciar no estabelecimento de cada uma, aumentando a diversidade beta.

No nosso estudo houve um padrão de distribuição de espécies dominantes ao longo dos locais, porém espécies raras se mostraram diferentes entre sítios, contribuindo para troca de espécies e, portanto, para o aumento na diversidade beta. Cabe destacar que os campos de altitude podem ser considerados refúgios de espécies campestres endêmicas ou ameaçadas, por possuir uma elevada heterogeneidade ambiental (Baselga, 2008; Fjeldså et al., 2012; Hughes & Eastwood, 2006). Durante o estudo, foram encontradas espécies endêmicas como *Plantago rahniana*, *Chascolytrum serranum*, espécies ameaçadas como *Melica arzivencoi* e a espécie *Geranium brasiliense* que teve seu primeiro registro para Santa Catarina. É importante ressaltar que os esforços de conservação à escala local ou regional exige conjuntos de dados robustos sobre a comunidade vegetal, sendo a identificação das espécies essencial. Devido a que o estudo contou com uma porcentagem alta de número de morfoespécies não identificadas (porém baixa em cobertura), sublinha a importância de trabalhar na identificação total do conjunto de amostras para obter resultados ainda mais consistentes. Desta forma, consideramos pertinente continuar estudando tanto os fatores locais quanto as espécies campestres para entender de que maneira podemos melhorar os esforços de conservação para garantir sítios mais diversos.

O regime de fogo importa em comunidades de plantas campestres?

Neste trabalho, verificamos que o tempo sem fogo e o contexto ambiental foram os principais estruturadores das comunidades campestres de altitude do sul do Brasil. Porém, diferentemente do esperado, a frequência de fogo e o pastejo não influenciaram

a diversidade alfa e beta dos campos de forma direta, apesar do regime de distúrbios, dentre eles, o fogo, serem reconhecidamente importantes para os campos (Behling & Pillar, 2007; Ferreira et al., 2021; Fidelis, 2020; Overbeck et al., 2005; Sühs et al., 2020). Parte disto se deu porque nossos dados de frequência de fogo foram limitados a um intervalo de dois a quatro anos, aproximadamente, demonstrando um manejo similar do distúrbio em todas as áreas. Esta baixa variação da frequência do fogo provavelmente não foi suficiente para determinar um tamanho de efeito que seria resultante de uma gama de frequências mais abrangente. Uma alternativa para averiguar essa hipótese seria executar experimentos que incluam diferentes regimes de fogo ao longo do tempo, como implementado em savanas africanas (Uys et al., 2004) e campos no sul do Brasil (Ferreira et al., 2021). Não obstante, nossos resultados evidenciaram um caminho indireto que parece relevante para conectar o tempo sem fogo com a diversidade por meio da regulação da dominância, biomassa e necromassa nos campos da região.

CONCLUSÕES

Encontramos que o regime de fogo teve uma influência sobre a diversidade, porém só para a riqueza de espécies. Conforme a nossa hipótese, comprovamos que a necromassa teve um papel importante sobre a diversidade, estando diretamente relacionado com a presença do distúrbio. O efeito da dominância de espécies também foi uma peça importante para entender a relação negativa existente entre a necromassa e a diversidade. Ao mesmo tempo, comprovamos que variações ambientais locais também tiveram efeitos na riqueza e na composição de espécies, embora como papel secundário neste trabalho.

Nosso estudo aponta que mudanças no regime de distúrbios podem ter efeitos em um curto prazo, onde o acúmulo de necromassa, além de aumentar as probabilidades de incêndios catastróficos, afeta a diversidade de espécies. Políticas de manejo que envolvem restrições de distúrbios promovidas por unidades de conservação podem constituir um potencial ameaça para os ecossistemas campestres. Para elaborar políticas mais adequadas, são necessários estudos que envolvam experimentos de longa duração, para entender os efeitos dos distúrbios sobre a diversidade dos campos ao longo do tempo. Finalmente, destacamos a importância de testar com maior profundidade o modelo de relações diretas e indiretas entre variáveis, sugerido com base nos nossos resultados encontrados.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos a todas as pessoas que contribuíram nesse estudo, especialmente a Jonata Silveira, Sophia Kusterko e Gustavo Lemes pelo apoio na logística e instalação dos blocos amostrais e coleta de dados, e a todas as pessoas que contribuíram na construção deste trabalho. Agradecemos a Gerhard Overbeck e a Malva Medina Hernández pelas valiosas contribuições ao trabalho. Também agradecemos ao Luís Funez pela identificação das espécies. Por último, agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de mestrado recebida pela Sofia Casali.

APOIO FINANCEIRO

Nosso trabalho foi executado como parte do programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração da Biodiversidade de Santa Catarina (PELD-BISC, número de projeto 2021TR386), financiado pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e pela Fundação de Amparo e Pesquisa de Santa Catarina (FAPESC).

REFERÊNCIAS

- Ackerly, D. D., & Cornwell, W. K. (2007). A trait-based approach to community assembly: Partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters*, *10*(2), 135–145. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.01006.x>
- Akinwande, M. O., Dikko, H. G., & Samson, A. (2015). Variance Inflation Factor: As a Condition for the Inclusion of Suppressor Variable(s) in Regression Analysis. *Open Journal of Statistics*, *05*(07), Article 07. <https://doi.org/10.4236/ojs.2015.57075>
- Amezaga, I., Mendarte, S., Albizu, I., Besga, G., Garbisu, C., & Onaindia, M. (2004). Grazing Intensity, Aspect, and Slope Effects on Limestone Grassland Structure. *Rangeland Ecology & Management*, *57*(6), 606–612. [https://doi.org/10.2111/1551-5028\(2004\)057\[0606:GIAASE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2111/1551-5028(2004)057[0606:GIAASE]2.0.CO;2)
- Andrade, B. O., Bonilha, C. L., Ferreira, P. M. A., Boldrini, I. I., & Overbeck, G. E. (2016). Highland grasslands at the southern tip of the atlantic forest biome: Management options and conservation challenges. *Oecologia Australis*, *20*(2), 37–61. <https://doi.org/10.4257/oeco.2016.2002.04>
- Archer, S. R., Andersen, E. M., Predick, K. I., Schwinning, S., Steidl, R. J., & Woods, S. R. (2017). Woody plant encroachment: Causes and consequences. *Rangeland Systems: Processes, Management and Challenges*, 25–84.

- Baselga, A. (2008). Determinants of species richness, endemism and turnover in European longhorn beetles. *Ecography*, *31*(2), 263–271. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.5335.x>
- Beal-Neves, M., Chiarani, E., Ferreira, P. M. A., & Fontana, C. S. (2020). The role of fire disturbance on habitat structure and bird communities in South Brazilian Highland Grasslands. *Scientific Reports*, *10*(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-76758-z>
- Behling, H., & Pillar, V. D. P. (2007). Late Quaternary vegetation, biodiversity and fire dynamics on the southern Brazilian highland and their implication for conservation and management of modern Araucaria forest and grassland ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *362*(1478), 243–251. <https://doi.org/10.1098/RSTB.2006.1984>
- Bitencourt, A. L. V., & Krauspenhar, P. M. (2006). Possible prehistoric anthropogenic effect on *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze expansion during the late Holocene. *Revista Brasileira de Paleontologia*, *9*(1), 109–116.
- Boldrini, I. I. (Ed.). (2009). *Biodiversidade dos campos do planalto das araucárias*. Ministério do Meio Ambiente, Secretaria de Biodiversidade e Florestas.
- Boldrini, I. I., & Eggers, L. (1996). Vegetação campestre do sul do Brasil: Dinâmica de espécies à exclusão do gado. *Acta Botanica Brasilica*, *10*(1), 37–50. <https://doi.org/10.1590/S0102-33061996000100004>
- 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*(7), 387–394. <https://doi.org/10.1016/J.TREE.2005.04.025>
- Bond, W. J., & Scott, A. C. (2010). Fire and the spread of flowering plants in the Cretaceous. *New Phytologist*, *188*(4), 1137–1150.
- Bond, W. J., Woodward, F. I., & Midgley, G. F. (2005). The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phytologist*, *165*(2), 525–538. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01252.x>
- Braun, L., Kadmon, R., Tomiolo, S., Májeková, M., & Tielbörger, K. (2022). Is more less? A comprehensive experimental test of soil depth effects on grassland diversity. *Oikos*, *2022*(5), e08535.
- Breheeny, P., & Burchett, W. (2017). Visualization of regression models using visreg. *R J.*, *9*(2), 56.
- Brooks, M. E., Kristensen, K., Van Benthem, K. J., Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A., Skaug, H. J., Machler, M., & Bolker, B. M. (2017). glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *The R Journal*, *9*(2), 378–400.
- Cadotte, M. W. (2007). COMPETITION–COLONIZATION TRADE-OFFS AND DISTURBANCE EFFECTS AT MULTIPLE SCALES. *Ecology*, *88*(4), 823–829. <https://doi.org/10.1890/06-1117>

- Cantón, Y., Del Barrio, G., Solé-Benet, A., & Lázaro, R. (2004). Topographic controls on the spatial distribution of ground cover in the Tabernas badlands of SE Spain. *CATENA*, 55(3), 341–365. [https://doi.org/10.1016/S0341-8162\(03\)00108-5](https://doi.org/10.1016/S0341-8162(03)00108-5)
- Collins, S. L. (1987). Interaction of Disturbances in Tallgrass Prairie: A Field Experiment. *Ecology*, 68(5), 1243–1250. <https://doi.org/10.2307/1939208>
- Connell, J. H. (1978). Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs: High diversity of trees and corals is maintained only in a nonequilibrium state. *Science*, 199(4335), 1302–1310. <https://doi.org/10.1126/science.199.4335.1302>
- Da Silva Menezes, L., Müller, S. C., & Overbeck, G. E. (2016). Scale-specific processes shape plant community patterns in subtropical coastal grasslands. *Austral Ecology*, 41(1), 65–73. <https://doi.org/10.1111/aec.12299>
- Daubenmire, R. (1968). Ecology of Fire in Grasslands. In *Advances in Ecological Research* (Vol. 5, pp. 209–266). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60226-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60226-3)
- Dembicz, I., Velez, N., Boch, S., Janišová, M., Palpurina, S., Pedashenko, H., Vassilev, K., & Dengler, J. (2021). Drivers of plant diversity in Bulgarian dry grasslands vary across spatial scales and functional-taxonomic groups. *Journal of Vegetation Science*, 32(1), e12935. <https://doi.org/10.1111/jvs.12935>
- Dray, S., Bauman, D., Blanchet, G., Borcard, D., Clappe, S., Guénard, G., Jombart, T., Larocque, G., Legendre, P., & Madi, N. (2023). *Adespatial: Multivariate Multiscale Spatial Analysis R Package Version 0.3-2. 2018*.
- Edwards, E. J., Osborne, C. P., Strömberg, C. A. E., Smith, S. A., C Grasses Consortium, Bond, W. J., Christin, P.-A., Cousins, A. B., Duvall, M. R., Fox, D. L., Freckleton, R. P., Ghannoum, O., Hartwell, J., Huang, Y., Janis, C. M., Keeley, J. E., Kellogg, E. A., Knapp, A. K., Leakey, A. D. B., ... Tipple, B. (2010). The Origins of C₄ Grasslands: Integrating Evolutionary and Ecosystem Science. *Science*, 328(5978), 587–591. <https://doi.org/10.1126/science.1177216>
- Facelli, J. M., & Pickett, S. T. A. (1991). Plant litter: Its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review*, 57(1), 1–32. <https://doi.org/10.1007/BF02858763>
- Ferreira, P. M. A., Andrade, B. O., Podgaiski, L. R., Dias, A. C., Pillar, V. D., Overbeck, G. E., Mendonça, M. de S., & Boldrini, I. I. (2020). Long-term ecological research in southern Brazil grasslands: Effects of grazing exclusion and deferred grazing on plant and arthropod communities. *PLOS ONE*, 15(1), e0227706. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0227706>
- Ferreira, P. M. A., Ely, C. V., & Beal-Neves, M. (2021). Different post-fire stages encompass different plant community compositions in fire-prone grasslands from Southern Brazil. *Flora*, 285(September), 151937. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151937>
- Fidelis, A. (2020). Is fire always the “bad guy”? *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 268. <https://doi.org/10.1016/J.FLORA.2020.151611>

- Fidelis, A., Appezzato-da-Glória, B., Pillar, V. D., & Pfadenhauer, J. (2014). Does disturbance affect bud bank size and belowground structures diversity in Brazilian subtropical grasslands? *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 209(2), 110–116. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2013.12.003>
- Fidelis, A., Blanco, C. C., Müller, S. C., Pillar, V. D., & Pfadenhauer, J. (2012). Short-term changes caused by fire and mowing in Brazilian *Campos* grasslands with different long-term fire histories. *Journal of Vegetation Science*, 23(3), 552–562. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01364.x>
- Fidelis, A., Delgado-Cartay, M. D., Blanco, C. C., Müller, S. C., Pillar, V. D., & Pfadenhauer, J. (2010). *FIRE INTENSITY AND SEVERITY IN BRAZILIAN CAMPOS GRASSLANDS*. 35.
- Fjeldså, J., Bowie, R. C. K., & Rahbek, C. (2012). The Role of Mountain Ranges in the Diversification of Birds. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43(1), 249–265. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145113>
- Grime, J. P. (1979). *Plant strategies and vegetation processes.*, (John Wiley & Sons: Chichester, UK).
- Hara, M., Hirata, K., Fujihara, M., & Oono, K. (1996). Vegetation structure in relation to micro-landform in an evergreen broad-leaved forest on Amami Ohshima Island, south-west Japan. *Ecological Research*, 11(3), 325–337. <https://doi.org/10.1007/BF02347790>
- Hartig, F. (2020). DHARMA: Residual diagnostics for hierarchical (multi-level/mixed) regression models. *R Package Version 0.3*, 3(5).
- Hou, D., He, W., Liu, C., Qiao, X., & Guo, K. (2019). Litter accumulation alters the abiotic environment and drives community successional changes in two fenced grasslands in Inner Mongolia. *Ecology and Evolution*, 9(16), 9214–9224. <https://doi.org/10.1002/ece3.5469>
- Hughes, C., & Eastwood, R. (2006). Island radiation on a continental scale: Exceptional rates of plant diversification after uplift of the Andes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(27), 10334–10339. <https://doi.org/10.1073/pnas.0601928103>
- Joner, F., Giehl, E. L. H., & Pillar, V. D. (2021). Functional and taxonomic alpha and beta diversity responses to burning grasslands in southern Brazil. *Journal of Vegetation Science*, 32(4). <https://doi.org/10.1111/jvs.13060>
- Kallimanis, A. S., Mazaris, A. D., Tzanopoulos, J., Halley, J. M., Pantis, J. D., & Sgardelis, S. P. (2008). How does habitat diversity affect the species–area relationship? *Global Ecology and Biogeography*, 17(4), 532–538. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00393.x>
- Keil, P., Schweiger, O., Kühn, I., Kunin, W. E., Kuussaari, M., Settele, J., Henle, K., Brotons, L., Pe'er, G., Lengyel, S., Moustakas, A., Steinicke, H., & Storch, D. (2012). Patterns of beta diversity in Europe: The role of climate, land cover and distance across scales. *Journal of Biogeography*, 39(8), 1473–1486. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2012.02701.x>

- Kern, A. A. (1998). Antecedentes Indígenas: Problemáticas teóricometodológicas das sínteses sobre a pré-história regional. *Rev. Do Mus. Arqueol. e Etnol*, 15–24.
- Koch, C., Conradi, T., Gossner, M. M., Hermann, J.-M., Leidinger, J., Meyer, S. T., Overbeck, G. E., Weisser, W. W., & Kollmann, J. (2016). Management intensity and temporary conversion to other land-use types affect plant diversity and species composition of subtropical grasslands in southern Brazil. *Applied Vegetation Science*, 19(4), 589–599. <https://doi.org/10.1111/avsc.12262>
- Legendre, P. (2014). Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 23(11), 1324–1334. <https://doi.org/10.1111/geb.12207>
- Legendre, P., Borcard, D., & Peres-Neto, P. R. (2005). Analyzing Beta Diversity: Partitioning the Spatial Variation of Community Composition Data. *Ecological Monographs*, 75(4), 435–450. <https://doi.org/10.1890/05-0549>
- Legendre, P., & De Cáceres, M. (2013). Beta diversity as the variance of community data: Dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecology Letters*, 16(8), 951–963. <https://doi.org/10.1111/ele.12141>
- Lortie, C. J., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F. I., & Callaway, R. M. (2004). Rethinking plant community theory. *Oikos*, 107(2), 433–438. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13250.x>
- Masunga, G. S., Moe, S. R., & Pelekekae, B. (2013). Fire and Grazing Change Herbaceous Species Composition and Reduce Beta Diversity in the Kalahari Sand System. *Ecosystems*, 16(2), 252–268. <https://doi.org/10.1007/s10021-012-9611-6>
- McCune, B., & Keon, D. (2002). Equations for potential annual direct incident radiation and heat load. *Journal of Vegetation Science*, 13(4), 603–606. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02087.x>
- Menezes, L. S., Ely, C. V., Lucas, D. B., Minervini-Silva, G. H., Vélez-Martin, E., Hasenack, H., Trevisan, R., Boldrini, I. I., Pillar, V. D., & Overbeck, G. E. (2022). Reference values and drivers of diversity for South Brazilian grassland plant communities. *Anais Da Academia Brasileira de Ciências*, 94(1), e20201079. <https://doi.org/10.1590/0001-3765202220201079>
- Mouillot, D., & Lepretre, A. (1999). A comparison of species diversity estimators. *Researches on Population Ecology*, 41, 203–215.
- Nabinger, C., Moraes, A. de, & Maraschin, G. E. (2009). Campos in southern Brazil. *Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology*, 355–376. <https://doi.org/10.1079/9780851994529.0355>
- Oksanen, J., Simpson, G., Blanchet, F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P., O'hara, R., Solymos, P., Stevens, M., & Szocs, E. (n.d.). *Vegan: Community Ecology Package, R Package Version 2.6-4*. 2022.
- Olf, H., & Ritchie, M. E. (1998). Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 13(7), 261–265.

- Overbeck, G. E., Müller, S. C., Fidelis, A., Pfadenhauer, J., Pillar, V. D., Blanco, C. C., Boldrini, I. I., Both, R., & Forneck, E. D. (2007). Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9(2), 101–116. <https://doi.org/10.1016/J.PPEES.2007.07.005>
- Overbeck, G. E., Müller, S. C., Pillar, V. D., & Pfadenhauer, J. (2005). Fine-scale post-fire dynamics in southern Brazilian subtropical grassland. *Journal of Vegetation Science*, 16(6), 655–664. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02408.x>
- Overbeck, G. E., Scasta, J. D., Furquim, F. F., Boldrini, I. I., & Weir, J. R. (2018). The South Brazilian grasslands – A South American tallgrass prairie? Parallels and implications of fire dependency. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 16(1), 24–30. <https://doi.org/10.1016/J.PECON.2017.11.002>
- Pausas, J. G., & Keeley, J. E. (2009). A Burning Story: The Role of Fire in the History of Life. *BioScience*, 59(7), 593–601. <https://doi.org/10.1525/bio.2009.59.7.10>
- Pilon, N. A. L., Assis, G. B., Souza, F. M., & Durigan, G. (2019). Native remnants can be sources of plants and topsoil to restore dry and wet cerrado grasslands. *Restoration Ecology*, 27(3), 569–580. <https://doi.org/10.1111/rec.12902>
- 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*, 109(1), 154–166. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13456>
- Podgaiski, L. R., da Silva Goldas, C., Ferrando, C. P. R., Silveira, F. S., Joner, F., Overbeck, G. E., de Souza Mendonça Jr, M., & Pillar, V. D. (2014). Burning effects on detritivory and litter decay in Campos grasslands. *Austral Ecology*, 39(6), 686–695. <https://doi.org/10.1111/aec.12132>
- Simon, M. F., Grether, R., De Queiroz, L. P., Skema, C., Pennington, R. T., & Hughes, C. E. (2009). Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(48), 20359–20364. <https://doi.org/10.1073/pnas.0903410106>
- Somerfield, P., Clarke, K., & Warwick, R. (2008). Simpson Index. In *Encyclopedia of Ecology* (pp. 3252–3255). <https://doi.org/10.1016/B978-008045405-4.00133-6>
- Srinivasan, M., Bhatia, S., & Shenoy, K. (2015). Vegetation-environment relationships in a South Asian tropical montane grassland ecosystem: Restoration implications. *Tropical Ecology*, 56, 201.
- Sühs, R. B., Giehl, E. L. H., & Peroni, N. (2020). Preventing traditional management can cause grassland loss within 30 years in southern Brazil. *Scientific Reports*, 10(1). <https://doi.org/10.1038/S41598-020-57564-Z>
- Sühs, R. B., Rosa, F. S., Silveira, J., Peroni, N., & Giehl, E. L. H. (2021). The influence of fire and cattle grazing on Araucaria population structure in forest-grasslands mosaics. *Flora*, 281, 151853. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151853>

- Thomas, P. A., Overbeck, G. E., & Müller, S. C. (2019). Restoration of abandoned subtropical highland grasslands in Brazil: Mowing produces fast effects, but hay transfer does not. *Acta Botanica Brasilica*, 33(3), 405–411. <https://doi.org/10.1590/0102-33062018abb0377>
- Thomson, F. J., Moles, A. T., Auld, T. D., Ramp, D., Ren, S., & Kingsford, R. T. (2010). Chasing the unknown: Predicting seed dispersal mechanisms from plant traits. *Journal of Ecology*, 98(6), 1310–1318. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01724.x>
- Tilman, D. (1990). Constraints and Tradeoffs: Toward a Predictive Theory of Competition and Succession. *Oikos*, 58(1), 3–15. <https://doi.org/10.2307/3565355>
- Uys, R. G., Bond, W. J., & Everson, T. M. (2004). The effect of different fire regimes on plant diversity in southern African grasslands. *Biological Conservation*, 118(4), 489–499. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.09.024>
- Valkó, O., Deák, B., Magura, T., Török, P., Kelemen, A., Tóth, K., Horváth, R., Nagy, D. D., Debnár, Z., Zsigrai, G., Kapocsi, I., & Tóthmérész, B. (2016). Supporting biodiversity by prescribed burning in grasslands—A multi-taxa approach. *Science of The Total Environment*, 572, 1377–1384. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.01.184>
- Ward, D., Kirkman, K. P., Tsvuura, Z., Morris, C., & Fynn, R. W. S. (2020). Are there common assembly rules for different grasslands? Comparisons of long-term data from a subtropical grassland with temperate grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 31(5), 780–791. <https://doi.org/10.1111/jvs.12906>
- Wickham, H. (2016). Data Analysis. In H. Wickham, *Ggplot2* (pp. 189–201). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4_9
- Zarth, PA, Gerhardt M (2009) Uma história ambiental do pampa do RioGrande do Sul. In Teixeira Filho, Althen ed. Lavouras de destruição: a (im)posição do consenso. Pelotas: UFPEL. p 249-295

MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela MS1. Histórico do regime de fogo para cada bloco dentro da área de estudo nos campos de altitude, sul do Brasil. Os blocos representados de 1 a 7 e as parcelas de 1 a 4. Foram obtidas a recorrência do fogo (total anos / número de eventos), frequência do fogo (número de eventos / total anos) e tempo sem fogo (dias desde o último evento).

Bloco	Parcela	Recorrência	Frequência	Tempo sem fogo
1	1	3	0,33	182
	2	3,75	0,26	182
	3	3	0,33	1227
	4	3,33	0,3	182
2	1	2	0,5	162
	2	2	0,5	162
	3	2	0,5	162
	4	2	0,5	162
3	1	2,72	0,36	182
	2	3	0,33	182
	3	3,33	0,3	182
	4	3,33	0,3	182
4	1	2	0,5	907
	2	2	0,5	907
	3	2	0,5	907
	4	1,87	0,53	907
5	1	2,72	0,36	1176
	2	2,3	0,43	1176
	3	2,72	0,36	1176
	4	2,7	0,36	1176
6	1	3	0,33	1002
	2	3	0,33	1002
	3	3,3	0,3	1002
	4	3	0,33	1002
7	1	3	0,33	997
	2	2,7	0,36	997
	3	3	0,33	997
	4	2,7	0,36	997

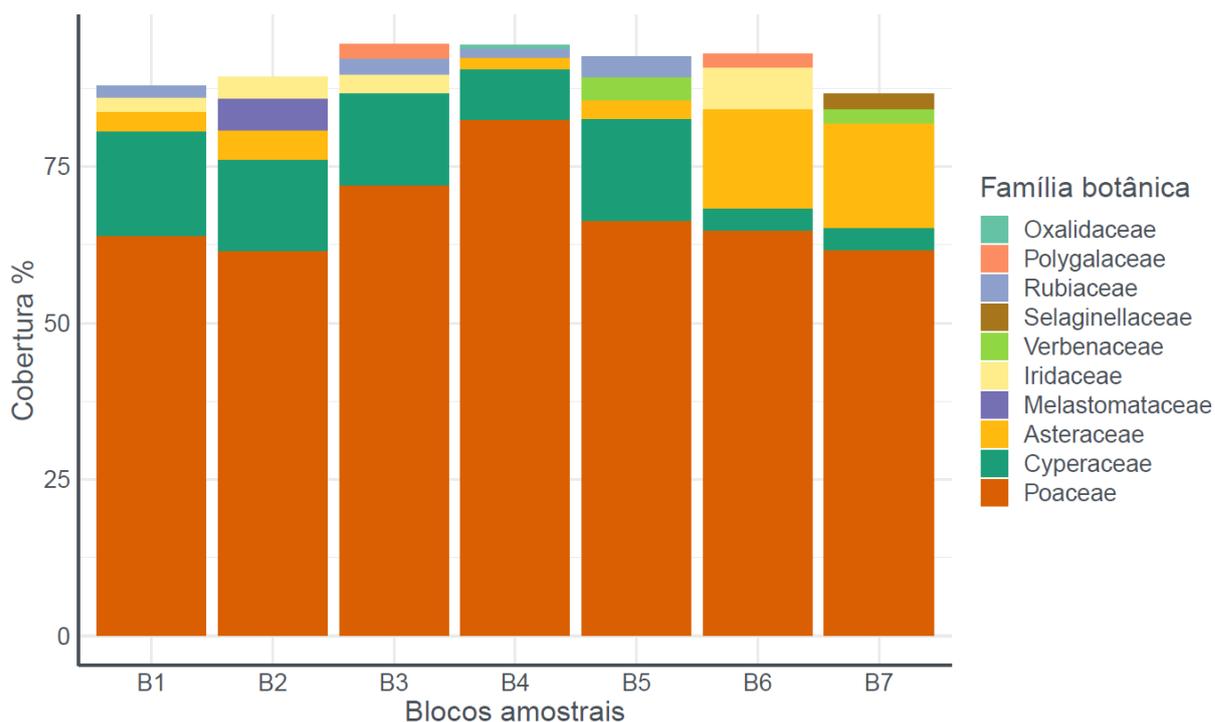


Figura MS1. Gráfico de barras representando as cinco famílias botânicas com maior cobertura relativa por bloco amostral, nos campos de altitude, sul do Brasil. A cobertura relativa de cada família foi calculada incluindo-se os valores de cobertura dos táxons não identificados (não representados no gráfico).

Tabela MS2. Lista de táxons coletados incluindo nomes de família, gêneros, espécies e formas de vidas dos campos de altitude, sul do Brasil.

Família	Nome científico	Forma de vida
Alstroemeriaceae	<i>Alstroemeria sellowiana</i> Seub. ex Schenk	Erva
Alstroemeriaceae	<i>Alstroemeria</i> spL.	
Amaryllidaceae	<i>Zephyranthes flavissima</i> Ravenna	Erva
Amaryllidaceae	<i>Zephyranthes</i> Herb.	
Apiaceae	<i>Apium sellowianum</i> H.Wolff	Erva
Apiaceae	<i>Eryngium</i> L.	
Apiaceae	<i>Eryngium zosterifolium</i> H.Wolff	Erva
Araliaceae	<i>Hydrocotyle pusilla</i> A.Rich.	Erva
Araliaceae	<i>Hydrocotyle</i> L.	
Asteraceae	<i>Hypochaeris lutea</i> (Vell.) Britton	Erva
Asteraceae	<i>Achyrocline</i> (Less.) DC.	
Asteraceae	<i>Aldama</i> La Llave & Lex.	
Asteraceae	<i>Aspilia montevidensis</i> (Spreng.) Kuntze	Erva
Asteraceae	<i>Baccharis aliena</i> (Spreng.) Joch.Müll.	Arbusto
Asteraceae	<i>Baccharis apicifoliosa</i> A.A.Schneid. & Boldrini	Arbusto, Subarbusto
Asteraceae	<i>Baccharis crispera</i> Spreng.	Subarbusto
Asteraceae	<i>Baccharis helichrysoides</i> DC.	Arbusto,Subarbusto
Asteraceae	<i>Baccharis lymanii</i> G.M.Barroso ex G.Heiden	Arbusto,Subarbusto

Asteraceae	<i>Baccharis microcephala</i> (Less.) DC.	Arbusto,Subarbusto
Asteraceae	<i>Baccharis nummularia</i> Heering ex Malme	Arbusto
Asteraceae	<i>Baccharis pentodonta</i> Malme	Subarbusto
Asteraceae	<i>Baccharis phylicifolia</i> DC.	Subarbusto
Asteraceae	<i>Baccharis ramboi</i> G.Heiden& Macias	Subarbusto
Asteraceae	<i>Baccharis</i> L.	
Asteraceae	<i>Baccharis uncinella</i> DC.	Arbusto
Asteraceae	<i>Barrosoa</i> R.M.King& H.Rob.	
Asteraceae	<i>Chaptalia excapa</i> (Pers.) Baker	Erva
Asteraceae	<i>Chaptalia graminifolia</i> (Dusén ex Malme) Cabrera	Erva
Asteraceae	<i>Chevreulia revoluta</i> A.A. Schneid. & R. Trevis.	Erva
Asteraceae	<i>Conyza retirensis</i> Cabrera	Subarbusto
Asteraceae	<i>Conyza</i> Less.	
Asteraceae	<i>Eupatorium</i> L.	
Asteraceae	<i>Gamochaeta americana</i> (Mill.) Wedd.	Erva
Asteraceae	<i>Gamochaeta erecta</i> Deble	Erva
Asteraceae	<i>Gamochaeta</i> Wedd.	
Asteraceae	<i>Gyptis tanacetifolia</i> (Gillies ex Hook. & Arn.) D.J.N. Hind & Flann	Subarbusto
Asteraceae	<i>Hieracium commersonii</i> Monnier	Erva
Asteraceae	<i>Hieracium</i> L.	
Asteraceae	<i>Hypochaeris lutea</i> (Vell.) Britton	Erva
Asteraceae	<i>Lepidaploa</i> (Cass.) Cass.	
Asteraceae	<i>Lucilia linearifolia</i> Baker	Erva
Asteraceae	<i>Pamphalea maxima</i> Less.	Erva
Asteraceae	<i>Perezia cubatanensis</i> Less.	
Asteraceae	<i>Pseudognaphalium</i> Kirp.	
Asteraceae	<i>Senecio brasiliensis</i> (Spreng.) Less.	
Asteraceae	<i>Senecio leptolobus</i> DC.	Erva,Subarbusto
Asteraceae	<i>Senecio selloi</i> (Spreng.) DC.	Erva,Subarbusto
Asteraceae	<i>Senecio</i> L.	
Asteraceae	<i>Trichocline catharinensis</i> Cabrera	Erva
Asteraceae	<i>Vernonia echioides</i> Less.	Subarbusto
Blechnaceae	<i>Austroblechnum penna-marina</i> (Poir.) Gasper & V.A.O. Dittrich	Erva
Blechnaceae	<i>Lomariocycas schomburgkii</i> (Klotzsch) Gasper & A.R. Sm.	Erva
Campanulaceae	<i>Lobelia camporum</i> Pohl	Erva
Campanulaceae	<i>Lobelia reniformis</i> Cham.	Erva
Campanulaceae	<i>Wahlenbergia linarioides</i> (Lam.) DC.	Erva
Caryophyllaceae	<i>Cerastium commersonianum</i> Ser.	Erva
Caryophyllaceae	<i>Paronychia revoluta</i> C.E. Carneiro& Furlan	Erva
Commelinaceae	<i>Tradescantia crassula</i> Link & Otto	Erva
Convolvulaceae	<i>Dichondra sericea</i> Sw.	Erva
Cyperaceae	<i>Bulbostylis juncoides</i> (Vahl) Kük. ex Osten	Erva
Cyperaceae	<i>Bulbostylis</i> Kunth	
Cyperaceae	<i>Carex catharinensis</i> Boeckeler	Erva
Cyperaceae	<i>Carex fuscula</i> d'Urv.	Erva

Cyperaceae	<i>Carex meridionalis</i> (Kük.) Herter	Erva
Cyperaceae	<i>Carex phalaroides</i> Kunth	Erva
Cyperaceae	<i>Cyperus rigens</i> C. Presl	Erva
Cyperaceae	<i>Cyperus sesquiflorus</i> (Torr.) Mattf. & Kük.	Erva
Cyperaceae	<i>Cyperus</i> L.	
Cyperaceae	<i>Rhynchospora barrosiana</i> Guagl.	Erva
Cyperaceae	<i>Rhynchospora boeckeleriana</i> Silva Filho & Boldrini	Erva
Cyperaceae	<i>Rhynchospora crinigera</i> Boeckeler	Erva
Cyperaceae	<i>Rhynchospora polyantha</i> Steud.	Erva
Cyperaceae	<i>Rhynchospora</i> Vahl	
Cyperaceae	<i>Rhynchospora</i> Vahl	
Cyperaceae	<i>Scleria ciliata</i> Michx.	Erva
Dennstaedtiaceae	<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	
Dennstaedtiaceae	<i>Pteridium</i> Gled. ex Scop.	
Ericaceae	<i>Gaylussacia</i> Kunth	
Eriocaulaceae	<i>Paepalanthus catharinae</i> Ruhland	Erva
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia peperomioides</i> Boiss.	Erva
Eriocaulaceae	<i>Eriocaulon</i> L.	
Fabaceae	<i>Adesmia</i> DC.	
Fabaceae	<i>Lupinus rubriflorus</i> Planchuelo	Erva
Fabaceae	<i>Trifolium</i> L.	
Gentianaceae	<i>Zygostigma australe</i> (Cham. & Schtdl.) Griseb.	Erva
Geraniaceae	<i>Geranium arachnoideum</i> A.St.-Hil.	Erva
Geraniaceae	<i>Geranium brasiliense</i> Progel	Erva
Gesneriaceae	<i>Sinningia allagophylla</i> (Mart.) Wiehler	Erva
Iridaceae	<i>Calydorea campestris</i> (Klatt) Baker	Erva
Iridaceae	<i>Sisyrinchium balansae</i> Baker	Erva
Iridaceae	<i>Sisyrinchium micranthum</i> Cav.	Erva
Iridaceae	<i>Sisyrinchium pendulum</i> Ravenna	Erva
Iridaceae	<i>Sisyrinchium</i> L.	
Juncaceae	<i>Juncus ramboi</i> Barros	Erva
Juncaceae	<i>Juncus</i> L.	
Juncaceae	<i>Luzula ulei</i> Buchenau	Erva
Lamiaceae	<i>Cunila galioides</i> Benth.	Erva, Subarbusto
Lamiaceae	<i>Salvia procurrens</i> Benth.	
Lentibulariaceae	<i>Utricularia tridentata</i> Sylvén	Erva
Linaceae	<i>Linum litorale</i> A.St.-Hil.	
Lycopodiaceae	<i>Lycopodium</i> L.	
Lythraceae	<i>Cuphea urbaniana</i> Koehne	Subarbusto
Malvaceae	<i>Krapovickasia macrodon</i> (A.DC.) Fryxell	Erva
Melastomataceae	<i>Chaetogastra gracilis</i> (Bonpl.) DC.	Erva, Subarbusto
Melastomataceae	<i>Chaetogastra</i> DC.	
Melastomataceae	<i>Rhynchanthera brachyrhyncha</i> Cham.	Arbusto, Subarbusto
Myrtaceae	<i>Siphoneugena reitzii</i> D. Legrand	Árvore
Orchidaceae	<i>Habenaria araneiflora</i> Barb. Rodr.	Erva
Orchidaceae	<i>Habenaria parviflora</i> Lindl.	Erva
Orchidaceae	<i>Habenaria</i> Willd.	

Orobanchaceae	<i>Buchnera</i> L.	
Oxalidaceae	<i>Oxalis</i> L.	
Oxalidaceae	<i>Oxalis telmatica</i> Lourteig	Erva
Plantaginaceae	<i>Bacopa monnieri</i> (L.) Pennell	Erva
Plantaginaceae	<i>Mecardonia</i> Ruiz & Pav.	
Plantaginaceae	<i>Plantago australis</i> Lam.	Erva
Plantaginaceae	<i>Plantago brasiliensis</i> Sims	Erva
Plantaginaceae	<i>Plantago guilleminiana</i> Decne.	Erva
Plantaginaceae	<i>Plantago</i> L.	
Poaceae	<i>Agrostis montevidensis</i> Spreng. ex Nees	
Poaceae	<i>Andropogon lateralis</i> Nees	
Poaceae	<i>Andropogon macrothrix</i> Trin.	Erva
Poaceae	<i>Aristida flaccida</i> Trin. & Rupr.	Erva
Poaceae	<i>Axonopus suffultus</i> (Mikan ex Trin.) Parodi	Erva
Poaceae	<i>Bromus auleticus</i> Trin. ex Nees	Erva
Poaceae	<i>Bromus brachyanthera</i> Döll	Erva
Poaceae	<i>Chascolytrum brasilense</i> (Nees) L. Essi, Longhi-Wagner & Souza-Chies	Erva
Poaceae	<i>Chascolytrum calotheca</i> (Trin.) L. Essi, Longhi-Wagner & Souza-Chies	Erva
Poaceae	<i>Chascolytrum poomorphum</i> (J. Presl) L. Essi, Longhi-Wagner & Souza-Chies	Erva
Poaceae	<i>Chascolytrum serranum</i> L. N. Silva	
Poaceae	<i>Chascolytrum</i> Desv.	
Poaceae	<i>Chascolytrum subaristatum</i> (Lam.) Desv.	Erva
Poaceae	<i>Chascolytrum uniolae</i> (Nees) L. Essi, Longhi-Wagner & Souza-Chies	Erva
Poaceae	<i>Chloris</i> Sw.	
Poaceae	<i>Cinnagrostis viridiflavescens</i> (Poir.) P.M. Peterson, Soreng, Romasch. & Barberá	
Poaceae	<i>Danthonia secundiflora</i> J. Presl	Erva
Poaceae	<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P. Beauv.	Erva
Poaceae	<i>Dichantherium sabulorum</i> (Lam.) Gould & C.A. Clark	Erva
Poaceae	<i>Digitaria phaeothrix</i> (Trin.) Parodi	Erva
Poaceae	<i>Eragrostis polytricha</i> Nees	Erva
Poaceae	<i>Eragrostis</i> Wolf	
Poaceae	<i>Eriochrysis holcoides</i> (Nees) Kuhlm.	Erva
Poaceae	<i>Eustachys petraea</i> (Sw.) Desv.	Erva
Poaceae	<i>Holcus lanatus</i> L.	Erva
Poaceae	<i>Holcus</i> L.	
Poaceae	<i>Melica arzivencoi</i> Valls & Barcellos	Erva
Poaceae	<i>Nassella megapotamia</i> (Spreng. ex Trin.) Barkworth	Erva
Poaceae	<i>Nassella sellowiana</i> (Nees ex Trin. & Rupr.) Peñail.	Erva
Poaceae	<i>Paspalum filifolium</i> Nees ex Steud.	Erva
Poaceae	<i>Paspalum notatum</i> Flügge	Erva
Poaceae	<i>Paspalum plicatulum</i> Michx.	Erva
Poaceae	<i>Paspalum polyphyllum</i> Nees	Erva

Poaceae	<i>Paspalum</i> L.	
Poaceae	<i>Piptochaetium montevidense</i> (Spreng.) Parodi	Erva
Poaceae	<i>Piptochaetium palustre</i> Muj.-Sall. & Longhi-Wagner	Erva
Poaceae	<i>Piptochaetium</i> J.Presl	
Poaceae	<i>Sorghastrum pellitum</i> (Hack.) Parodi	Erva
Poaceae	<i>Sorghastrum scaberrimum</i> (Nees) Herter	Erva
Poaceae	<i>Sporobolus aeneus</i> (Trin.) Kunth	
Poaceae	<i>Nassella mucronata</i> (Kunth) R.W.Pohl	
Poaceae	<i>Stipa</i> L.	
Polygalaceae	<i>Polygala altomontana</i> Lüdtké et al.	Erva
Polygalaceae	<i>Polygala brasiliensis</i> L.	Erva
Polygalaceae	<i>Polygala linoides</i> Poir.	Erva
Polygalaceae	<i>Polygala</i> L.	
Primulaceae	<i>Lysimachia abscondita</i> Funez	
Rubiaceae	<i>Galianthe grandifolia</i> E.L.Cabral	Arbusto, Subarbusto
Rubiaceae	<i>Galium hypocarpium</i> (L.) Endl. ex Griseb.	
Rubiaceae	<i>Galium smithreitzii</i> Dempster	Erva
Selaginellaceae	<i>Sellaginella sellowiana</i> Hieron	
Solanaceae	<i>Calibrachoa sellowiana</i> (Sendtn.) Wijsman	Subarbusto
Solanaceae	<i>Nicotiana bonariensis</i> Lehm.	Erva
Solanaceae	<i>Solanum americanum</i> Mill.	Erva
Verbenaceae	<i>Glandularia</i> Gmelin.	Erva
Verbenaceae	<i>Glandularia jordanensis</i> (Moldenke) N.O'Leary & P.Peralta	Erva
Verbenaceae	<i>Glandularia lobata</i> (Vell.) P.Peralta & Thode	Erva
Verbenaceae	<i>Verbena alata</i> Otto ex Sweet	Arbusto, Subarbusto
Verbenaceae	<i>Verbena montevidensis</i> Spreng.	Erva
Verbenaceae	<i>Verbena</i> L.	
Violaceae	<i>Pombalia parviflora</i> (Mutis ex L.f.) Paula-Souza	Erva
Violaceae	<i>Viola</i> L.	
Xyridaceae	<i>Xyris serrana</i> E.D.Lozano & Wand.	
Xyridaceae	<i>Xyris</i> Gronov. ex L.	

Tabela MS3. Porcentagem de coberturas para cada morfoespécie coletada nos blocos amostrais. Morfoespécies sem identificar estão nomeadas e enumeradas como “NI”.

Espécie	B1	B2	B3	B4	B5	B6	B7
<i>Alstroemeria sellowiana</i>	0	6.5	0.5	8.5	0	18	34.5
<i>Alstroemeria</i> sp.	0	0	0	0	0	0	1.5
<i>Zephyranthes flavissima</i>	0	0	0	0	0	3.5	0
<i>Zephyranthes</i> sp.	0	0	0.5	0	0.5	0	0
<i>Apium sellowianum</i>	0	0	0	0	0	0	15
<i>Eryngium</i> sp.	0	1	0	0	0.5	0	0

<i>Eryngium zosterifolium</i>	0	0	1.5	0	0	0	10
<i>Hydrocotyle pusilla</i>	1	0	0	0	12	0	2.5
<i>Hydrocotyle sp.</i>	0	0	0	0	0	0	6.5
<i>Hypochaeris lutea</i>	16	4.5	0	6	0	0	0
<i>Achyrocline sp.</i>	0	0	0	0	1	0	0
<i>Aldama sp.</i>	0	0	0	0	3.5	0	0
<i>Aspilia montevidensis</i>	0	0	0	0	1	0	0
<i>Baccharis aliena</i>	0	0	0	0	4	0	0
<i>Baccharis apicifoliosa</i>	0	0	0	0	2.5	0	0
<i>Baccharis crispa</i>	1	1	0	0	0	0	0
<i>Baccharis helichrysoides</i>	0	0	0	0	0	18.5	11
<i>Baccharis lymanii</i>	0	0	0	0	0	0	196.5
<i>Baccharis microcephala</i>	0	0	0	9	0	0	0
<i>Baccharis nummularia</i>	0	0	0	0	0	436	0
<i>Baccharis pentodonta</i>	0	0	0	0	1	0	0
<i>Baccharis phyllicifolia</i>	0	8	0	0	0.5	0.5	0
<i>Baccharis ramboi</i>	0	6	0	0	0	0	0
<i>Baccharis sp.</i>	2.5	0	0	1	8.5	0	0
<i>Baccharis uncinella</i>	0	0	0	0	0	0	431
<i>Barrosoa sp.</i>	0	0	0	0	0	0	31
<i>Chaptalia excapa</i>	0	3	0	0	0	0	0
<i>Chaptalia graminifolia</i>	16	140	25	17.5	27	14	8.5
<i>Chevreulia revoluta</i>	32	2	4	21.5	28	0	0.5
<i>Conyza retirensis</i>	0	0.5	0	0	0	0	0
<i>Conyza sp.</i>	0	0	0	0	3.5	0	0
<i>Eupatorium sp.</i>	1.5	0	0	0	0	19.5	37.5
<i>Gamochaeta americana</i>	0.5	0	1.5	0	1	0	0
<i>Gamochaeta erecta</i>	0.5	0	0.5	0	0	0	0
<i>Gamochaeta sp.</i>	10.5	0.5	0	0.5	8.5	0	0.5
<i>Gyptis tanacetifolia</i>	0.5	0	0	0.5	14.5	0	0
<i>Hieracium commersonii</i>	2.5	14.5	0	0	0	0	0
<i>Hieracium sp.</i>	0	0	0.5	11.5	0	0	0
<i>Hypochaeris lutea</i>	23	1	0	0	0	0	0
<i>Lepidaploa sp.</i>	0	0	0	0	1	0	0
<i>Lucilia linearifolia</i>	15.5	0.5	0	0	3	0	0
<i>Pamphalea maxima</i>	0	0	0	0	0	0	2
<i>Perezia cubatanensis</i>	0	0	0	0	0	0	0.5
<i>Pseudognaphalium sp.</i>	1	0	0	0	0	0	0
<i>Senecio brasiliensis</i>	11	0	0.5	0	0.5	0	0
<i>Senecio leptolobus</i>	0	0	0	0	8	0	0
<i>Senecio selloi</i>	1	6.5	0	1	0	13	0
<i>Senecio sp.</i>	0	0	1	0	0	0	0
<i>Trichocline catharinensis</i>	4	0	0	0	0	0	0
<i>Vernonia echioides</i>	0	0	0	0	0	0	2
<i>Austroblechnum penna-marina</i>	0	0	0	0	4	0	47
<i>Lomariocycas schomburgkii</i>	0.5	0	0	0	0	0	10
<i>Lobelia camporum</i>	1	33	4	1.5	0.5	18.5	0.5
<i>Lobelia reniformis</i>	0	0	0	13.5	0.5	0	0

<i>Wahlenbergia linarioides</i>	0.5	3	0	1.5	7.5	0.5	0
<i>Cerastium commersonianum</i>	2.5	8	1	2	1	0.5	2
<i>Paronychia revoluta</i>	5	0	0	0	6	0	0
<i>Tradescantia crassula</i>	0	0	0	0	2.5	0	0
<i>Dichondra sericea</i>	0	0	0	0	1.5	0	0
<i>Bulbostylis juncooides</i>	0	0	0	0	68.5	0	0
<i>Bulbostylis sp.</i>	310.5	260	290.5	151.5	171.5	27	31.5
<i>Carex catharinensis</i>	1	0	0	0	0	0	0
<i>Carex fuscula</i>	0	0	0	0	0	0	2
<i>Carex meridionalis</i>	16.5	6	0	0	0.5	0	20.5
<i>Carex phalaroides</i>	0	0	1	0	0	0	0
<i>Cyperus rigens</i>	1	0	0	0	0	0	0
<i>Cyperus sesquiflorus</i>	24.5	0	0	0	0	0	0
<i>Cyperus sp.</i>	0	0.5	0	0	2	0	0
<i>Rhynchospora barrosiana</i>	0	5	0	0	99.5	15.5	22.5
<i>Rhynchospora boeckeleriana</i>	0	0	0	0	21	0	0
<i>Rhynchospora crinigera</i>	0	0	0	0	0	0	0.5
<i>Rhynchospora polyantha</i>	0	0	0	0	0	0	34.5
<i>Rhynchospora sp.</i>	79.5	55.5	0	39	108	20	0
<i>Rhynchospora sp.</i>	0	0	0	0	10	0	0
<i>Scleria ciliata</i>	202	259.5	290	85	172.5	40	33.5
<i>Pteridium aquilinum</i>	6	0	0	0	0	0	0
<i>Pteridium sp.</i>	10	0	0	0	0	0	0
<i>Gaylussacia sp.</i>	0	2	0	1	0	0	0
<i>Paepalanthus catharinae</i>	0	4.5	0	0	0	0	0
<i>Euphorbia peperomioides</i>	15.5	1.5	31.5	9	3	5	12.5
<i>Eriocaulon sp.</i>	0	0	0	0	0	0	4
<i>Adesmia sp.</i>	0.5	0	0	0	3.5	0	0
<i>Lupinus rubriflorus</i>	2	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium sp.</i>	0	0	0	0	1	0	0
<i>Zygostigma australe</i>	0	0	0	0	0.5	0	0
<i>Geranium arachnoideum</i>	0	0	0	0	1	0	7.5
<i>Geranium brasiliense</i>	0	0	0	0	0	0	0.5
<i>Sinningia allagophylla</i>	0	0	0	0	10	0	0
<i>Calydorea campestris</i>	4.5	0	0	1	0	0	0
<i>Sisyrinchium balansae</i>	0	1	0.5	7.5	0	18.5	15.5
<i>Sisyrinchium micranthum</i>	12.5	4.5	1.5	0	14	2	0
<i>Sisyrinchium pendulum</i>	65	127	113.5	4.5	3	187.5	17
<i>Sisyrinchium sp.</i>	0	7.5	1.5	0.5	0	0	0
<i>Juncus ramboi</i>	0	0	0	0	0.5	0	0.5
<i>Juncus sp.</i>	0	0	0	0	15	0	0
<i>Luzula ulei</i>	0	2.5	17.5	4	1	0	8
<i>Cunila galioides</i>	0	0	0	0	4	0	2
<i>Salvia procurrens</i>	0	0	0	0	15.5	0	0
<i>Utricularia tridentata</i>	0	3	0	0	0	0.5	0
<i>Linum litorale</i>	0	0	0	1.5	0	0	0
<i>Lycopodium sp.</i>	0	17.5	0	2	0	8	1
<i>Cuphea urbaniana</i>	0	0	0	0	0	0	50

<i>Krapovickasia macrodon</i>	0	0	0	0	1	0	0
<i>Chaetogastra gracilis</i>	11	0	0	0	8.5	0	0
<i>Chaetogastra sp.</i>	0	0	0	0	0	0	22.5
<i>Rhynchanthera brachyrhyncha</i>	3.5	208	19	10	0	57.5	48
<i>Siphoneugena reitzii</i>	0	0	0	0	0	40	0
<i>Habenaria araneiflora</i>	0	0	0	0	0	0.5	0
<i>Habenaria parviflora</i>	0.5	0	6	1	1	0	0
<i>Habenaria sp.</i>	5.5	11	0	3.5	0	5.5	0.5
<i>Buchnera sp.</i>	0	0	0	0	0.5	0	0
<i>Oxalis sp.</i>	13.5	6.5	36.5	23	8	0.5	3
<i>Oxalis telmatica</i>	0	0	0.5	0	0	14	0
<i>Bacopa monnieri</i>	0	1	1	2	0	0	0
<i>Mecardonia sp.</i>	0	0	0	0	0.5	0	0
<i>Plantago australis</i>	0	0	0	0	0	0	18.5
<i>Plantago brasiliensis</i>	0	1	1	0	0	0	1
<i>Plantago guilleminiana</i>	0	0	1	0	0.5	0	0
<i>Plantago sp.</i>	0	0.5	0	0	4.5	0	0
<i>Agrostis montevidensis</i>	0	0	0	0	0	2.5	7.5
<i>Andropogon lateralis</i>	768.5	853	384.5	816	1193	14	10
<i>Andropogon macrothrix</i>	0	4.5	0	0	0	0	0
<i>Aristida flaccida</i>	0	0	0	0	1.5	0	0
<i>Axonopus suffultus</i>	374.5	166.5	269	105	977	664	958
<i>Bromus auleticus</i>	0	0	0	0	0	0	0.5
<i>Bromus brachyanthera</i>	0	0	0	0	0	4	0
<i>Chascolytrum brasilense</i>	0	1	0	1	80	0	1
<i>Chascolytrum calotheca</i>	0	0	6	0	1.5	0	0
<i>Chascolytrum poomorphum</i>	0	0	0	0	0.5	0	0
<i>Chascolytrum serranum</i>	0	0	0	0	0	208	195.5
<i>Chascolytrum sp.</i>	0	0	0	0	0	17	10
<i>Chascolytrum subaristatum</i>	21	0	1	6	15	0	0
<i>Chascolytrum uniolae</i>	47	1.5	30	8	0.5	0	0
<i>Chloris sp.</i>	0	0	0	0	0.5	0	0
<i>Cinnagrostis viridiflavescens</i>	2	0	1	0	25.5	1.5	3.5
<i>Danthonia secundiflora</i>	328	724	173	34.5	26	4.5	61.5
<i>Deschampsia cespitosa</i>	6.5	63	1	1	2	50	56
<i>Dichantherium sabulorum</i>	10.5	2	11.5	4	12.5	4.5	0.5
<i>Digitaria phaeothrix</i>	203	159.5	787	1038	18	294	281
<i>Eragrostis polytricha</i>	15.5	0	0	5	0	0	0
<i>Eragrostis sp.</i>	0	2	6.5	0	11	0	0
<i>Eriochrysis holcoides</i>	0	61	72	158	0	74.5	253
<i>Eustachys petraea</i>	0	0	0	0	1.5	0	0
<i>Holcus lanatus</i>	15	0	0	0	0	0	0
<i>Holcus sp.</i>	0	3	0	1.5	1	0	0
<i>Melica arzivencoi</i>	0	0	0	0	0	0	9
<i>Nassella megapotamia</i>	0	0	22	0	0	0	0
<i>Nassella sellowiana</i>	0	0	0	0	0	0	1
<i>Paspalum filifolium</i>	0	10.5	0	0	0	7	8
<i>Paspalum notatum</i>	4	152.5	3	0.5	1	1.5	8.5

<i>Paspalum plicatulum</i>	0	0	6	14.5	15	0	0
<i>Paspalum polyphyllum</i>	18.5	89	23	48.5	55	15	1
<i>Paspalum sp.</i>	2	3	1.5	0	28.5	9	0.5
<i>Piptochaetium montevidense</i>	12	0	0	0	1	0	0
<i>Piptochaetium palustre</i>	0	2	4	0	0	0	0
<i>Piptochaetium sp.</i>	0	0	0	0	1	0	0
<i>Sorghastrum pellitum</i>	514	44	98	563	211	656	0
<i>Sorghastrum scaberrimum</i>	0	0	0	0	0	0	767.5
<i>Sporobolus aeneus</i>	70.5	127	926	17	0	0	0
<i>Nassella mucronata</i>	22.5	0	0	0.5	0.5	0	0
<i>Stipa sp.</i>	0	0	0	0	2.5	0	0
<i>Polygala altomontana</i>	10.5	28.5	69	16.5	6	20.5	0
<i>Polygala brasiliensis</i>	1	0.5	3.5	0	5	0	0.5
<i>Polygala linoides</i>	2	20	12.5	3	12	46.5	10.5
<i>Polygala sp.</i>	0	0	0	0	0.5	0	0
<i>Lysimachia abscondita</i>	0	0	0	0	2.5	0	0
<i>Galianthe grandifolia</i>	0	0	0	0	4.5	0	0
<i>Galium hypocarpium</i>	0	0	0	0	0.5	0	0
<i>Galium smithreitzii</i>	71	15.5	100	45	125.5	4.5	33
<i>Sellaginella sellowii</i>	0	0	0	0	0.5	2	114
<i>Calibrachoa sellowiana</i>	0	0	0	0	5	0	0
<i>Nicotiana bonariensis</i>	0	0	0	0	0.5	0	0
<i>Solanum americanum</i>	3.5	0	0	0	0	0	0
<i>Glandularia sp.</i>	0	0	0	0	93	0	0
<i>Glandularia jordanensis</i>	3	5.5	26	20	59	2	77
<i>Glandularia lobata</i>	0	0	0	0	0	1	8.5
<i>Verbena alata</i>	0	0	0	0	0.5	0	0
<i>Verbena montevidensis</i>	0	0	0	0	2	0	0
<i>Verbena sp.</i>	0	0	0	0	0.5	0	0
<i>Pombalia parviflora</i>	0	0	0	0	0.5	0	0
<i>Viola sp.</i>	0	0	0	0	0	0.5	0
<i>Xyris serrana</i>	0	5.5	0	0	0	0	0
<i>Xyris sp.</i>	0	0	0	0	0	2	20
NI1	0	0	0	0	6	0	0
NI2	0.5	0	0	0	0	0	0
NI3	0	0	0	1	8	0	0
NI4	0	0	0	0	0	0	8
NI5	0	0	0	0	0.5	0	0
NI6	0	0	0.5	0	0	0	0
NI7	0.5	0	0	0	0.5	0	0
NI8	0	0	0	0	0	0	0.5
NI9	0	0	1	0	0	0	0
NI10	2.5	1	0.5	0	0	1.5	0
NI11	0	0	0	1	10.5	0	1
NI12	0	3	0	0	0	0	0
NI13	5	0	0	0	0	0	0
NI14	0.5	0	0	0	0	0	0
NI15	0	0	0	0	0.5	0	0

<i>NI16</i>	0	0	1	0	0	0	0
<i>NI17</i>	0	0	0	0	0	2	0
<i>NI18</i>	0	0	1	0	0	0	0
<i>NI19</i>	0	0	0	0	0	0.5	0
<i>NI20</i>	0	0	0	0	0	0.5	0
<i>NI21</i>	0	0	0	0	0.5	0	0
<i>NI22</i>	0	0	0	0.5	0	0	0
<i>NI23</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>NI24</i>	0	0.5	0	0	0	0	0
<i>NI25</i>	0	0	0	0	0.5	0	0
<i>NI26</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>NI27</i>	8	0	1	0	0.5	1.5	0.5
<i>NI28</i>	1	0	0	0	0	0	0
<i>NI29</i>	0	0	0	0.5	0	0	0
<i>NI30</i>	0	0.5	0	0	0.5	0	1
<i>NI31</i>	0	0	0.5	0	0	0	0
<i>NI32</i>	0.5	0	0	0	0	0	41
<i>NI33</i>	0	0	0	0	0	0	0.5
<i>NI34</i>	0	0.5	0	0	1.5	0	0
<i>NI35</i>	20	18	10.5	26	0	2.5	0.5
<i>NI36</i>	0	6.5	1	0	0	0	0
<i>NI37</i>	0	0	0	0	3	0	0
<i>NI38</i>	0	0	0	0	5	0	0
<i>NI39</i>	12	15	0	0	0	0	0
<i>NI40</i>	0.5	0	0	0	0	0	0
<i>NI41</i>	0	0	1	0	0	0	0
<i>NI42</i>	0	0.5	0	0	0	0	0
<i>NI43</i>	0	0	0.5	0	0	0	0
<i>NI44</i>	0	0	0	0	0.5	0.5	0
<i>NI45</i>	0	0	1	0	0	0	0
<i>NI46</i>	114.5	22.5	8	8.5	2.5	0	0
<i>NI47</i>	0.5	0	0	0	4.5	0	0
<i>NI48</i>	0	0	0	0	0	0.5	0
<i>NI49</i>	0	0	0	0	0	0	1
<i>NI50</i>	0.5	20.5	3.5	8.5	2.5	9.5	1
<i>NI51</i>	0	0	0	1.5	0	0	0
<i>NI52</i>	0.5	0	0	0	0	0	0
<i>NI53</i>	0	0	0	0	0.5	0	0
<i>NI54</i>	0	0	0	0	2	0	0
<i>NI55</i>	0	0	0	15.5	0	0	0
<i>NI56</i>	0	0	0	0	2.5	0	0
<i>NI57</i>	0	0	0	0	0.5	0	0
<i>NI58</i>	0	0	0	0	2	0	0
<i>NI59</i>	1	0	0	0	0	0	0
<i>NI60</i>	0	0	0	0	1	0	0
<i>NI61</i>	0	0	0	0	0	0	38
<i>NI62</i>	0	0	0	0	2	0	0
<i>NI63</i>	0	0	0	0	1.5	0	0

<i>NI64</i>	0	0	0	0	0.5	0	0
<i>NI65</i>	0	0	0	0	0.5	0	0
<i>NI66</i>	0	0	0	0	0.5	0	0
<i>NI67</i>	0	0	0	0	0.5	0	0
<i>NI68</i>	0	0	0	0	0	0	3
<i>NI69</i>	0	0	0	0	8.5	0	0
<i>NI70</i>	4	0	0	0	0	0	0
<i>NI71</i>	0	5	0	0	0	0	0
<i>NI72</i>	95	13	0	0	23	0	0
<i>NI73</i>	0	0	0	0	0.5	0	0
<i>NI74</i>	0	0	1	0	0	0	0
<i>NI75</i>	0	0	0	0	0.5	0	0
<i>NI76</i>	0	0	0	0	1	0	0
<i>NI77</i>	0.5	0	0	0	0	0	0
<i>NI78</i>	0	0	0	0	5	0	0
<i>NI79</i>	0	0	0	0	1	0	0
<i>NI80</i>	0	0	0	0	0	0	10
<i>NI81</i>	0	0	0	0	0	0	5
<i>NI82</i>	0	0	0	0	0	0	25
<i>NI83</i>	5	0	0	0	0	0	1
<i>NI84</i>	0	134	1	1	5	9	1
<i>NI85</i>	0	0	0	1.5	0	0	0
<i>NI86</i>	1	0	0	0	0	0	0
<i>NI87</i>	1	0	0	0	0	0	0
<i>NI88</i>	0	0	0	0	0.5	0	0
<i>NI89</i>	0	0	0	0	0.5	0	0
<i>NI90</i>	0	0	0	0	1	0	0
<i>NI91</i>	0	0	0	0.5	0	0	0
<i>NI92</i>	0	0	0	0	0.5	0	0
<i>NI93</i>	1	0	0	1.5	3.5	0	1.5
<i>NI94</i>	0	0	0	0	0.5	0	0
<i>NI95</i>	0	0	0	0	0	0	1
<i>NI96</i>	0	0	1	0	0	0	0
<i>NI97</i>	0	0	0	0	8.5	0	0
<i>NI98</i>	0	0	0	0	0.5	0	0
<i>NI99</i>	0	0	0	0.5	1	0	0
<i>NI100</i>	0	0	0	0	0	0	0.5
<i>NI101</i>	0	0	0	0	0.5	0	0
<i>NI102</i>	0	0	0	0	0	0	20
<i>NI103</i>	0	0	0	0	0	1	0
<i>NI104</i>	0	0	0	0.5	0	0	0
<i>NI105</i>	0	0	0	0	10.5	0	0
<i>NI106</i>	71	0	0	0	0	4	0

CONCLUSÕES GERAIS

No nosso trabalho, conseguimos visualizar um primeiro panorama sobre fatores determinantes da diversidade e composição de comunidades campestres nos campos de altitude. Ao longo do capítulo, fomos descobrindo mecanismos interessantes entre as espécies e seu ambiente, destacando-se a relevância das relações do tempo sem fogo e outras variáveis sobre a diversidade. Em relação a diversidade alfa, embora a presença de distúrbios determine respostas na diversidade de espécies, descobrimos que existem relações indiretas entre o fogo e algumas variáveis do contexto ambiental que também podem atuar em consequência com a presença do distúrbio. Longos períodos sem fogo podem favorecer o desenvolvimento de espécies dominantes, o que afetou negativamente a riqueza de espécies. Ao mesmo tempo, verificamos que o desenvolvimento de espécies dominantes esteve relacionado com o acúmulo de necromassa, provavelmente pela presença de espécies gramíneas cespitosas que se caracterizam por serem produtivas, além de ter ciclos de vidas anuais ou bianuais onde a parte aérea morre e se acumula, formando volumes de necromassa. Embora a relação entre necromassa e dominância tenha sido significativa, consideramos as análises de natureza exploratória. Para entender melhor a relação entre necromassa e dominância, consideramos fundamental incorporar medidas adicionais. Isso envolve avaliar características funcionais das espécies e incorporar medidas de biomassa e necromassa, acompanhado por uma avaliação em tempo mais longo.

Em relação à diversidade beta, verificamos a importância de variáveis de contexto ambiental na variação espacial das comunidades campestres. A relação da diversidade beta com variáveis ambientais como biomassa e necromassa e topográficas como rochas e profundidade respondem possíveis requerimentos das espécies para se dispersarem e estabelecerem, favorecendo assim a troca de espécies. Ao mesmo tempo, podemos observar que variáveis mais relacionadas ao distúrbio, como necromassa, foi importante para a ocorrência de dominantes e espécies lenhosas. Esta resposta à necromassa pode refletir a existência de espécies mais sensíveis ao distúrbio nos locais com maior tempo sem fogo, e espécies mais tolerantes em locais com menor tempo sem fogo, maximizando assim a troca de espécies. Por sua vez, locais com diferentes tempos sem fogo constituem condições determinantes para a dispersão e estabelecimento das espécies (*e.g.* temperatura por luz e umidade). Assim, entender o que forja os padrões

espaciais da diversidade de espécies campestres nos permitirá escolher caminhos que garantam a conservação de áreas extensas e com comunidades variadas.

Nosso trabalho permitiu nos aproximar a uma melhor compreensão das comunidades campestres, a fim de melhorar práticas que contribuam para a conservação deste ecossistema. Em relação ao manejo com ou sem distúrbios, políticas antidistúrbios em unidades de conservação podem constituir uma ameaça potencial para os campos. O acúmulo de necromassa por restrição de fogo e pastejo tem demonstrado ser um potencial combustível para eventos de fogo catastrófico, demonstrando a necessidade de implementação de práticas de manejo que evitem que eventos catastróficos aconteçam. Além disso, para elaborar políticas mais adequadas, são necessários estudos que envolvam experimentos de longa duração, para poder esclarecer ainda melhor os efeitos dos distúrbios sobre a diversidade dos campos. Finalmente, destacamos a importância de testar estatisticamente de forma mais aprofundada modelos de relações diretas e indiretas entre variáveis, sugerido com base nos nossos resultados.

REFERÊNCIAS GERAIS

ACKERLY, D. D.; CORNWELL, W. K. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components. **Ecology Letters**, v. 10, n. 2, p. 135–145, 2007.

ANDRADE, B. O. et al. Highland grasslands at the southern tip of the atlantic forest biome: Management options and conservation challenges. **Oecologia Australis**, v. 20, n. 2, p. 37–61, 2016.

ARCHER, S. R. et al. Woody plant encroachment: causes and consequences. **Rangeland systems: Processes, management and challenges**, p. 25–84, 2017.

BANKS, S. C. et al. How does ecological disturbance influence genetic diversity? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 28, n. 11, p. 670–679, nov. 2013.

BEHLING, H. et al. Late Quaternary Araucaria forest, grassland (Campos), fire and climate dynamics, studied by high-resolution pollen, charcoal and multivariate analysis of the Cambará do Sul core in southern Brazil. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 203, n. 3–4, p. 277–297, 28 jan. 2004.

BEHLING, H.; PILLAR, V. D. P. Late Quaternary vegetation, biodiversity and fire dynamics on the southern Brazilian highland and their implication for conservation and management of modern Araucaria forest and grassland ecosystems. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 362, n. 1478, p. 243–251, 28 fev. 2007.

BENGTSSON, J. et al. Grasslands—more important for ecosystem services than you might think. **Ecosphere**, v. 10, n. 2, 2019.

- BITENCOURT, A. L. V.; KRAUSPENHAR, P. M. Possible prehistoric anthropogenic effect on *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze expansion during the late Holocene. **Revista Brasileira de paleontologia**, v. 9, n. 1, p. 109–116, 2006.
- BOBE, R. The evolution of arid ecosystems in eastern Africa. **Journal of Arid Environments**, Special Issue Historical biogeography and origin and evolution of arid and semi-arid environments. v. 66, n. 3, p. 564–584, 1 ago. 2006.
- BOND, W. J.; KEELEY, J. E. Fire as a global “herbivore”: The ecology and evolution of flammable ecosystems. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 20, n. 7, p. 387–394, jul. 2005.
- BOND, W. J.; PARR, C. L. Beyond the forest edge: Ecology, diversity and conservation of the grassy biomes. **Biological Conservation**, v. 143, n. 10, p. 2395–2404, out. 2010.
- BOND, W. J.; SCOTT, A. C. Fire and the spread of flowering plants in the Cretaceous. **New Phytologist**, v. 188, n. 4, p. 1137–1150, 2010.
- BOND, W. J.; WOODWARD, F. I.; MIDGLEY, G. F. The global distribution of ecosystems in a world without fire. **New Phytologist**, v. 165, n. 2, p. 525–538, 2005.
- CADOTTE, M. W. COMPETITION–COLONIZATION TRADE-OFFS AND DISTURBANCE EFFECTS AT MULTIPLE SCALES. **Ecology**, v. 88, n. 4, p. 823–829, abr. 2007.
- CANTÓN, Y. et al. Topographic controls on the spatial distribution of ground cover in the Tabernas badlands of SE Spain. **CATENA**, v. 55, n. 3, p. 341–365, 22 fev. 2004.
- COLLINS, S. L. Interaction of Disturbances in Tallgrass Prairie: A Field Experiment. **Ecology**, v. 68, n. 5, p. 1243–1250, 1987.
- DANTAS, V. L.; PAUSAS, J. G. The legacy of the extinct Neotropical megafauna on plants and biomes. **Nature Communications**, v. 13, n. 1, p. 129, 2022.
- DEMBICZ, I. et al. Drivers of plant diversity in Bulgarian dry grasslands vary across spatial scales and functional-taxonomic groups. **Journal of Vegetation Science**, v. 32, n. 1, p. e12935, 2021.
- EDWARDS, E. J. et al. The Origins of C₄ Grasslands: Integrating Evolutionary and Ecosystem Science. **Science**, v. 328, n. 5978, p. 587–591, 30 abr. 2010.
- FACELLI, J. M.; PICKETT, S. T. A. Plant litter: Its dynamics and effects on plant community structure. **The Botanical Review**, v. 57, n. 1, p. 1–32, jan. 1991.
- IBGE, 2019. Biomas e sistema costeiro-marinho do Brasil: compatível com a escala 1:250000. Rio de Janeiro.
- FERREIRA, P. M. A.; ELY, C. V.; BEAL-NEVES, M. Different post-fire stages encompass different plant community compositions in fire-prone grasslands from Southern Brazil. **Flora**, v. 285, n. September, p. 151937, 2021.
- FIDELIS, A. et al. FIRE INTENSITY AND SEVERITY IN BRAZILIAN CAMPOS GRASSLANDS. v. 35, 2010.

- FIDELIS, A. et al. Short-term changes caused by fire and mowing in Brazilian *Campos* grasslands with different long-term fire histories. **Journal of Vegetation Science**, v. 23, n. 3, p. 552–562, jun. 2012.
- FIDELIS, A. et al. Does disturbance affect bud bank size and belowground structures diversity in Brazilian subtropical grasslands? **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 209, n. 2, p. 110–116, fev. 2014.
- FILARDI F.L.R., et al. (2018) Brazilian Flora 2020: innovation and collaboration to meet Target 1 of the Global Strategy for Plant Conservation (GSPC). **Rodriguesia**, v. 69, p.1513–1527.
- GALETTI, M. et al. Ecological and evolutionary legacy of megafauna extinctions. **Biological Reviews**, v. 93, n. 2, p. 845–862, maio 2018.
- HARA, M. et al. Vegetation structure in relation to micro-landform in an evergreen broad-leaved forest on Amami Ohshima Island, south-west Japan. **Ecological Research**, v. 11, n. 3, p. 325–337, dez. 1996.
- HONDA, E. A.; DURIGAN, G. Woody encroachment and its consequences on hydrological processes in the savannah. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 371, n. 1703, p. 20150313, 19 set. 2016.
- HOU, D. et al. Litter accumulation alters the abiotic environment and drives community successional changes in two fenced grasslands in Inner Mongolia. **Ecology and Evolution**, v. 9, n. 16, p. 9214–9224, 2019.
- JONER, F.; GIEHL, E. L. H.; PILLAR, V. D. Functional and taxonomic alpha and beta diversity responses to burning grasslands in southern Brazil. **Journal of Vegetation Science**, v. 32, n. 4, jul. 2021.
- KALLIMANIS, A. S. et al. How does habitat diversity affect the species–area relationship? **Global Ecology and Biogeography**, v. 17, n. 4, p. 532–538, jul. 2008.
- KERN, A. A. Antecedentes Indígenas: problemáticas teóricometodológicas das sínteses sobre a pré-história regional. **Rev. do Mus. Arqueol. e Etnol**, p. 15–24, 1998.
- LEGENDRE, P. Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 23, n. 11, p. 1324–1334, 2014.
- LEGENDRE, P.; BORCARD, D.; PERES-NETO, P. R. Analyzing Beta Diversity: Partitioning the Spatial Variation of Community Composition Data. **Ecological Monographs**, v. 75, n. 4, p. 435–450, 2005.
- LEGENDRE, P.; DE CÁCERES, M. Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning. **Ecology Letters**, v. 16, n. 8, p. 951–963, ago. 2013.
- LORTIE, C. J. et al. Rethinking plant community theory. **Oikos**, v. 107, n. 2, p. 433–438, nov. 2004.

- MASUNGA, G. S.; MOE, S. R.; PELEKEKAE, B. Fire and Grazing Change Herbaceous Species Composition and Reduce Beta Diversity in the Kalahari Sand System. **Ecosystems**, v. 16, n. 2, p. 252–268, 1 mar. 2013.
- MISTRY, J. et al. New perspectives in fire management in South American savannas: The importance of intercultural governance. **Ambio**, v. 48, n. 2, p. 172–179, 15 fev. 2019.
- NABINGER, C.; MORAES, A. DE; MARASCHIN, G. E. Campos in southern Brazil. **Grassland ecophysiology and grazing ecology**, p. 355–376, 16 nov. 2009.
- NOSS, R. F. et al. How global biodiversity hotspots may go unrecognized: lessons from the North American Coastal Plain. **Diversity and Distributions**, v. 21, n. 2, p. 236–244, fev. 2015.
- ÖCKINGER, E.; SMITH, H. G. Semi-natural grasslands as population sources for pollinating insects in agricultural landscapes: Population sources for pollinators. **Journal of Applied Ecology**, v. 44, n. 1, p. 50–59, 23 nov. 2006.
- OVERBECK, G. E. et al. Fine-scale post-fire dynamics in southern Brazilian subtropical grassland. **Journal of Vegetation Science**, v. 16, n. 6, p. 655–664, 2005.
- OVERBECK, G. E. et al. Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 9, n. 2, p. 101–116, 11 dez. 2007.
- OVERBECK, G. E. et al. Conservation in Brazil needs to include non-forest ecosystems. **Diversity and Distributions**, v. 21, n. 12, p. 1455–1460, 2015.
- OVERBECK, G. E. et al. Placing Brazil's grasslands and savannas on the map of science and conservation. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 56, p. 125687, set. 2022.
- PARR, C. L. et al. Tropical grassy biomes: misunderstood, neglected, and under threat. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 29, n. 4, p. 205–213, abr. 2014.
- PAUSAS, J. G.; KEELEY, J. E. A Burning Story: The Role of Fire in the History of Life. **BioScience**, v. 59, n. 7, p. 593–601, jul. 2009.
- PILON, N. A. L. et al. The diversity of post-fire regeneration strategies in the cerrado ground layer. **Journal of Ecology**, v. 109, n. 1, p. 154–166, 2021.
- PODGAISKI, L. R. et al. Burning effects on detritivory and litter decay in Campos grasslands. **Austral Ecology**, v. 39, n. 6, p. 686–695, 2014.
- SILVEIRA, F. A. O. et al. Myth-busting tropical grassy biome restoration. **Restoration Ecology**, v. 28, n. 5, p. 1067–1073, set. 2020.
- SIMON, M. F. et al. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. 48, p. 20359–20364, dez. 2009.
- SÜHS, R. B. et al. The influence of fire and cattle grazing on Araucaria population structure in forest-grasslands mosaics. **Flora**, v. 281, p. 151853, ago. 2021.

SÜHS, R. B.; GIEHL, E. L. H.; PERONI, N. Preventing traditional management can cause grassland loss within 30 years in southern Brazil. **Scientific Reports**, v. 10, n. 1, 1 dez. 2020.

TILMAN, D. Constraints and Tradeoffs: Toward a Predictive Theory of Competition and Succession. **Oikos**, v. 58, n. 1, p. 3–15, 1990.

TURNER, M. G. Disturbance and landscape dynamics in a changing world. **Ecology**, v. 91, n. 10, p. 2833–2849, out. 2010.

WIGLEY, B. J. et al. Grasses continue to trump trees at soil carbon sequestration following herbivore exclusion in a semiarid African savanna. **Ecology**, v. 101, n. 5, p. e03008, maio 2020.

ZARTH, P. A.; GERHARDT, M. Uma história ambiental do pampa do RioGrande do Sul. **Lavouras de destruição: a (im)posição do consenso**. In Teixeira Filho, Althen ed, p 249-295, dezembro 2009.