

RESSALVA

Atendendo solicitação da
autora, o texto completo desta tese
será disponibilizado somente a partir
de 14/03/2026.

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

**SEEKING THE BURNING QUESTION: A TRAIT-BASED PLANT RESPONSE TO
FIRE IN A TROPICAL SAVANNA**

HELOIZA LOURENÇO ZIRONDI

**Rio Claro – SP
2025**

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

**SEEKING THE BURNING QUESTION: A TRAIT-BASED PLANT RESPONSE TO
FIRE IN A TROPICAL SAVANNA**

HELOIZA LOURENÇO ZIRONDI

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutora em Ecologia, Evolução e Biodiversidade.

Orientadora: Profa. Assoc.
Alessandra Tomaselli Fidelis
Coorientador: Dr. Mark Ooi

Z81s

Zirondi, Heloiza Lourenço

Seeking the burning question: a trait-based plant response to fire in a tropical savanna / Heloiza Lourenço Zirondi. -- Rio Claro, 2025
134 p. : il., tabs.

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

Orientadora: Alessandra Tomaselli Fidelis

Coorientador: Mark Ooi

1. Fogo e ecologia. 2. Atributos de plantas. 3. Sementes. 4.
Germinação. 5. Cerrado. I. Título.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: Seeking the burning question: a trait-based plant response to fire in a tropical savanna

AUTORA: HELOIZA LOURENÇO ZIRONDI

ORIENTADORA: ALESSANDRA TOMASELLI FIDELIS

COORIENTADOR: MARK OOI

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

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

Profa. Dra. ROBERTA DAYRELL DE LIMA CAMPOS (Participação Virtual)
Department of Biodiversity, Conservation and Attractions, Government of Western Australia / Biodiversity and Conservation Science

Prof. Dr. AILTON GONÇALVES RODRIGUES JUNIOR (Participação Virtual)
Departamento de Ciências Biológicas / Unesp - IBILCE

Rio Claro, 14 de março de 2025

Dedico este trabalho aos meu pais, por todo amor e suporte!

E a todos aqueles que se fizeram presentes,

o meu mais sincero obrigada!

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente à Deus que me deu forças para alcançar mais um objetivo e finalizar um ciclo.

Aos meus pais, Miriam e Eliel, pelos carinhos, conselhos, ensinamentos, amor e suporte! Obrigada por me incentivarem a seguir meus objetivos, trabalhar pelos meus sonhos e acreditar na minha capacidade. Aos meus irmãos Beatriz e Leandro pelo amor e por estarem sempre ao meu lado! Aos meus sobrinhos Luigi e Lorena por trazerem alegria e amor!

Ao Heitor pelo amor, companheirismo, escuta e parceria nessa caminhada!

Aos meus familiares e amigos de uma vida que me acompanharam e compartilharam os momentos bons! Obrigada pelas risadas e abraços!

À Ale, aquela que me inspirou e ensinou a ser cientista! Obrigada por tantas partilhas e ensinamentos ao longo desses anos! Agradeço por mais um ciclo finalizado sob sua guia.

To my co-supervisor Mark for all contributions, knowledge, and kindness.

A todos membros e colaboradores do LEveg, aos que passaram – Raquel, Gabi Damasceno, Giovana, Vagner, Cassy, Maroca, Gabi Santos, Amanda, Daniel, Ju, Soizig, Mário e aos que permanecem: Aline, Mari Dairrel, Marco, Juliano, Gabi D., Letícia, Rafa, Felipe, Mari G., Mari A., Yuri e Léo. Agradeço o suporte e amizade! Agradeço pelas discussões, tempo e energia que dedicaram ao apoiar este trabalho! Agradeço principalmente aos “sementólogos” sem o qual esse trabalho não seria possível! Obrigada pelas risadas sinceras e por compartilhar essa experiência comigo!

I also thank Professor Gerhard Leubner and his lab members. I appreciate so much the opportunities and knowledge exchange! Thank you, Marta, Naema, Lena, Joe, Tina, Jake, Kazumi, Jonathan, Arian and Tom. I appreciate the friends I made for life there! Also thank Dr. Roberta Dayrell and Dr. Angelino Carta for the collaboration and opportunities in my time abroad!

À todos colaboradores que carinhosamente compartilharam conhecimento e aceitaram fazer parte deste trabalho!

Às pessoas de Cavalcante que foram essenciais para realização desse trabalho: Mauricio Cunha e os colaboradores da Reserva Natural Serra do Tombador: Whatson F. Rezende, Anderson F. Terra, Gilson de A. Berberino, Rogério B. de Almeida e Silvanio A. Borges.

Agradeço as agências de fomento que financiaram este projeto.

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

O presente trabalho foi realizado com apoio da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), Brasil. Processos “2020/15891-1”, “2019/09903-0”, “2015/06743-0” e BEPE “2022/14483-2”. As opiniões, hipóteses e conclusões ou recomendações expressas

neste material são de responsabilidade do(s) autor(es) e não necessariamente refletem a visão da FAPESP.

To the Association for Fire Ecology (Wayne Harrison Memorial Scholarship-2021) and the Association for Tropical Biology and Conservation (ATBC) 2021 Seed Research Grant.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Evolução e Biodiversidade e ao departamento de Biodiversidade da UNESP-Rio Claro pela oportunidade.

Enfim, a todos aqueles que fizeram parte da minha vida nesta caminhada meu MUITÍSSIMO Obrigada!

"Se você puder
olhar para as sementes do tempo,
E dizer qual grão vai crescer e qual não vai, fale comigo. "

- William Shakespeare, *Macbeth*, 1:3



RESUMO

O regime de fogo influencia as respostas das plantas e seus atributos em ambientes pirofíticos. Além disso, diferentes regimes de fogo podem levar a mudanças na resposta das plantas, na diversidade e na dinâmica da comunidade. Diante disso, este estudo teve como objetivo avaliar como o regime de fogo afeta os atributos das plantas em uma savana tropical. Para isso, a pesquisa foi estruturada em objetivos principais: i) Avaliar como a frequência do fogo afeta o trade-off na alocação de recursos entre estruturas vegetativas e reprodutivas em espécies rebrotadoras clonais e não-clonais; ii) Examinar como as respostas germinativas a fatores relacionados ao fogo (choque térmico e fumaça) são afetadas quando as sementes ficam armazenadas *in situ*; iii) Explorar a relação entre a tolerância das sementes a altas temperaturas e seus atributos em espécies do Cerrado. Para responder à primeira questão, foram medidos atributos de sementes e plantas em áreas com diferentes frequências de fogo no Cerrado. Os experimentos de enterrio para o segundo objetivo foram conduzidos em duas áreas de Cerrado no Sudeste e Centro do Brasil, enquanto dados de viabilidade provenientes de diferentes regiões do Cerrado foram utilizados para o terceiro objetivo. Os resultados ressaltaram a importância dos atributos funcionais para compreender as respostas das plantas ao fogo no Cerrado. Dentre os principais achados, destacam-se: (i) a eficácia das estratégias de sobrevivência e regeneração adotadas pelas espécies do Cerrado, que apresentam poucos trade-offs na alocação de recursos, sendo essas relações fortemente influenciadas pelo regime de fogo; (ii) o papel decisivo de fatores como o ambiente, o tempo de permanência no solo e a época de dispersão, que afetam diretamente os atributos germinativos e a resposta das sementes à exposição a altas temperaturas e à fumaça; e (iii) a identificação de atributos das sementes que, em conjunto com outros fatores, determinam a tolerância térmica, evidenciando que essa adaptação aos efeitos do fogo é tanto espécie-específica quanto dependente das condições ambientais. Esperamos que os resultados desta pesquisa possam fornecer informações fundamentais sobre os atributos reprodutivos e a resposta e estratégias das plantas ao regime de fogo, contribuindo na conservação da diversidade do Cerrado e de outras savanas tropicais.

Palavra-chave: fogo e ecologia, atributos de plantas, sementes, germinação, Cerrado.

ABSTRACT

The fire regime influences plant responses and their traits in fire-prone environments. Additionally, different fire regimes can lead to changes in plant responses, biodiversity, and community dynamics. Given this, the aim of this study was to evaluate how the fire regime affects plant traits in a tropical savanna. To achieve this, the research was structured around three main objectives: i) Assess how fire frequency influences the trade-off in resource allocation between vegetative and reproductive structures in clonal and non-clonal resprouting species; ii) Examine how germination responses to fire-cues (heat shock and smoke) are affected when seeds remain stored *in situ*; iii) Explore the relationship between seed tolerance to high temperatures and seed traits in Cerrado species. To address the first objective, seed and plant traits were measured in areas with different fire frequencies in the Cerrado. Burial experiments for the second objective were conducted in two Cerrado areas in southeastern and central Brazil, while viability data for species from different regions of the biome were used for the third objective. The results highlighted the importance of functional traits in understanding plant responses to fire in the Cerrado. Key findings include: (i) the effectiveness of survival and regeneration strategies employed by Cerrado species, which show few trade-offs in resource allocation, with these relationships being strongly influenced by fire regimes; (ii) the critical role of factors such as environment, time in the soil, and dispersal season, which directly affect germination traits and seed responses to high temperatures and smoke exposure; and (iii) the identification of seed traits that, in combination with other factors, determine heat tolerance, emphasizing that this adaptation to fire is both species-specific and condition-dependent. We expect that the results of this research will provide essential insights into reproductive traits and plant responses to the fire regime, contributing to a better understanding of plant strategies in post-fire environments and to the conservation of biodiversity in the Cerrado and other tropical savannas.

Keywords: fire ecology, plant traits, seeds, germination, Cerrado

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	10
CAPÍTULO 1 <i>Are there trade-offs? Resource allocation between vegetative and reproductive traits in a tropical savanna</i>.....	34
Abstract.....	35
Introduction	36
Material and Methods.....	38
Results.....	43
Discussion	51
References	55
Supplementary Materials	58
CAPÍTULO 2 <i>In situ seed storage affects germination responses to fire-related cues in Cerrado species</i>	75
Abstract.....	76
Introduction	77
Material and Methods.....	79
Results.....	81
Discussion	91
References	97
Supplementary Material.....	101
CAPÍTULO 3 <i>Seeds of Fire: Unraveling the Link Between Heat Tolerance and Seed Traits in Cerrado Species</i>.....	109
Abstract.....	110
Introduction	110
Material and Methods.....	113
Results.....	115
Discussion	120
References	124
Supplementary Materials	128
CONSIDERAÇÕES FINAIS	130
Referências.....	134

INTRODUÇÃO GERAL

A importância dos atributos em ecologia de comunidades

Atributos são características dos organismos (fisiológicas, morfológicas e fenológicas) que podem ser mensuradas ao nível do indivíduo (Violle *et al.* 2007). Em plantas, os atributos influenciam suas funções, fitness e respostas a fatores bióticos e abióticos (Garnier *et al.* 2016; Funk *et al.* 2017; de Bello *et al.* 2021). Portanto, o conhecimento sobre esses atributos pode ajudar a elucidar processos ecológicos, respostas a distúrbios e padrões nas comunidades vegetais (Garnier *et al.* 2016; Funk *et al.* 2017; Larson *et al.* 2020). Por exemplo, plantas mais altas e com folhas maiores possuem vantagens competitivas na aquisição de luz, o que confere maior sucesso no estabelecimento e ambientes onde a luz é um fator limitante, como florestas (Díaz *et al.* 2016). Esses atributos (altura da planta e área foliar), juntamente com a área foliar específica (SLA), conteúdo de nitrogênio e seed mass, estão entre os mais utilizados para entender padrões nas estratégias ecológicas e funções das plantas (Levine 2016; Moles 2018).

Além dos atributos vegetativos, os atributos reprodutivos também são de grande relevância, pois atributos de sementes e germinação podem fornecer informações essenciais sobre processos como recrutamento, estabelecimento de plântulas, funções das plantas e estratégias ecológicas (Jiménez-Alfaro *et al.* 2016; Saatkamp *et al.* 2019). Além disso, os atributos das sementes geralmente não estão relacionados aos atributos das folhas ou outros atributos vegetativos, tornando-os uma importante fonte de informações para compreender os atributos das plantas em sua totalidade (Laughlin 2014; Pierce *et al.* 2014; Jiménez-Alfaro *et al.* 2016). Por exemplo, o tamanho (peso) e a forma das sementes já foram associadas à persistência inicial das plantas, aos processos de dispersão, às respostas a distúrbios e à competição (Westoby *et al.* 2002; Fenner & Thompson 2005; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2016). Conforme observado por Leger *et al.* (2019), uma gramínea perene tem maiores chances de sobreviver à primeira estação de crescimento quando as sementes são provenientes de populações com sementes maiores e emergência mais rápida.

Portanto, existe uma diversidade de atributos das plantas a serem explorados e o aprofundamento do conhecimento sobre eles e suas interações pode melhorar a compreensão das funções e padrões das plantas (Levine 2016; Funk *et al.* 2017; Moles 2018).

Atributos de plantas em ecossistemas inflamáveis

O fogo é um fator determinante em diversos sistemas ao redor do globo, que influencia direta e indiretamente organismos, processos, composição e dinâmica das comunidades vegetais (Whelan 1995; Bond & van Wilgen 1996; Bowman *et al.* 2009). Além de alterar o ciclo de nutrientes, o fogo afeta as interações entre plantas (Bond & van Wilgen 1996; Keeley *et al.* 2011) e conseqüentemente pode afetar o fitness das espécies em diferentes níveis, seja alterando a alocação de recursos em plantas rebrotadoras (Bond & van Wilgen 1996) ou influenciando os atributos da progênie por meio de efeitos na planta-mãe e no ambiente (Donohue 2009).

Dessa forma, plantas de ecossistemas inflamáveis exibem atributos morfológicos, anatômicos e fisiológicos relacionados ao fogo, permitindo-lhes sobreviver, reproduzir e persistir nesses ambientes (Keeley *et al.* 2011; Simon & Pennington 2012). Essas plantas possuem características relacionadas à persistência, como cascas espessas (Gignoux *et al.* 1997; Chiminazzo *et al.* 2023), gemas e meristemas protegidos que conferem aos indivíduos a capacidade de rebrota (Clarke *et al.* 2013; Pausas *et al.* 2018; Chiminazzo *et al.* 2021). Em locais onde o fogo é recorrente, muitas espécies são rebrotadoras e podem apresentar crescimento clonal, o que, por sua vez, influencia a resposta das plantas ao distúrbio (Lamont *et al.* 2011; Clarke *et al.* 2013). O fogo pode impactar a clonalidade (crescimento lateral) ao alterar condições como níveis de luminosidade e disponibilidade de nutrientes, aumentando a fertilidade do solo e estimulando o crescimento clonal (Brewer & Platt 1994). Plantas clonais também possuem vantagens em ambientes pós-fogo quando comparadas a plantas não clonais, pois o crescimento clonal pode originar muitos indivíduos que, embora geneticamente idênticos, têm o potencial de serem fisicamente e fisiologicamente independentes, proporcionando uma fonte adicional de recursos (Suzuki & Stuefer 1999; Duchoslavová & Jansa 2018; Herben & Klimešová 2020).

No Cerrado, um hotspot de biodiversidade (Myers *et al.* 2000), onde o fogo está presente há pelo menos 4 milhões de anos (Simon *et al.* 2009), as plantas possuem atributos adaptados ao fogo que influenciam sua persistência e estratégias de regeneração no ambiente pós-fogo, principalmente para espécies estrato herbáceo (Coutinho 1990).

Por exemplo, em relação à persistência, sabe-se que a maioria das plantas do Cerrado tem a capacidade de rebrotar após o fogo, pois os meristemas estão protegidos nos caules ou em órgãos subterrâneos (Coutinho 1982, 1990; Appezzato-da-Glória 2003; Pilon *et al.* 2021, Zupo *et al.* 2021). Grande parte dessas plantas tem sua parte aérea completamente consumida durante o fogo e depende da capacidade de rebrota para sobreviver no ambiente, algumas apresentando crescimento clonal (Coutinho 1982, 1990; Hoffmann 1998; Appezzato-da-Glória 2003; Pilon *et al.* 2021).

As plantas também apresentam atributos de regeneração em ambientes inflamáveis, incluindo o estímulo da germinação ocasionado pela fumaça, a quebra de dormência física por choques térmicos (Auld & Ooi 2009; Moreira *et al.* 2010a; Soós *et al.* 2019) e a tolerância das sementes a altas temperaturas (Ribeiro *et al.* 2013; Fichino *et al.* 2016; Daibes *et al.* 2019; Zirondi *et al.* 2019; Zupo *et al.* 2021). Apesar de estudos demonstraram que as respostas aos fatores do fogo, como fumaça e temperatura, para espécies do Cerrado não possuírem um padrão (Daibes *et al.* 2022), sendo a maioria das respostas espécie-específicas (ver Zirondi *et al.* 2019; Zupo *et al.* 2021; Motta *et al.* 2024), um fator que se destaca é a tolerância das sementes às altas temperaturas. A tolerância das sementes a altas temperaturas podem estar associada a certos atributos, como o tamanho das sementes (Ribeiro *et al.* 2015), o tipo de dormência (Ramos *et al.* 2016) e o conteúdo de água das sementes (Tangney *et al.* 2019). Esses atributos, entre outros, permitem a sobrevivência das plantas e o sucesso nos processos de recrutamento após o fogo.

Por fim, outros fatores ambientais podem se somar aos atributos e alterar as respostas das sementes ao fogo. No Cerrado, Dairel *et al.* (2024) evidenciou um aumento significativo na germinação pós-fogo de sementes do banco de sementes em áreas antes excluídas do fogo. Ainda assim, faltam estudos sobre como o tempo de armazenamento *in situ* poderia afetar as respostas dos atributos aos fatores do fogo como exposição à fumaça e altas temperaturas.

Influência do regime de fogo nos atributos das plantas

As plantas não são adaptadas ao fogo em si, mas aos regimes de fogo (Keeley *et al.* 2011). Assim, a ocorrência de certo atributo depende da pressão exercida por características do regime de fogo (ex. época, intensidade e frequência do fogo) (Bond & van Wilgen 1996; Keeley *et al.* 2011). Dentre essas, a frequência do fogo é uma característica importante do regime de fogo, pois atua como um filtro, selecionando espécies adaptadas a intervalos específicos de retorno do fogo. Por exemplo, plantas que necessitam de mais tempo para crescer e atingir a maturidade (como as germinadoras) só sobreviveriam em áreas com baixa frequência de fogo (Bond & van Wilgen 1996; Keeley *et al.* 2011). Por outro lado, plantas com alta capacidade de rebrota conseguem persistir em habitats com maior frequência de fogo (Bond & Midgley 2001; Pausas *et al.* 2004).

Os atributos de sementes e germinação também são afetados por mudanças na frequência do fogo, como a morfologia das sementes (Saracino *et al.* 2017), sua persistência e dormência (Ooi 2012; Jiménez-Alfaro *et al.* 2016). Gomez-Gonzalez *et al.* (2011) observaram que uma espécie de Asteraceae apresentou sementes mais pubescentes, arredondadas e com pericarpos mais espessos em áreas com maior frequência de fogo. Assim, diferentes regimes de fogo podem levar a populações com diferentes atributos das plantas e na frequência com que esses atributos aparecem na comunidade. Contudo, há ainda lacunas de conhecimento sobre como o regime de fogo afeta esses atributos em espécies de savanas abertas.

Alguns fatores influenciam os regimes de fogo, como a presença de espécies invasoras, atividades humanas e mudanças climáticas (Brooks *et al.* 2004; Bond & Parr 2010; Pivello 2011; Stevens *et al.* 2016; Alvarado *et al.* 2018). No Cerrado, o regime de fogo - principalmente a estação e a frequência do fogo - vem sendo alterados devido a mudanças no uso da terra (agricultura e pastagem) e políticas de supressão de fogo (Coutinho 1990; Fidelis & Pivello 2011; Pivello 2011; Schmidt & Eloy 2020). A política de supressão de fogo, conhecida como “política de fogo zero”, tem mudado recentemente (Schmidt *et al.* 2018; Fidelis *et al.* 2018), mas já resultou em consequências negativas, como a perda de riqueza de espécies herbáceas e o adensamento em algumas áreas (Durigan & Ratter 2016; Abreu *et al.* 2017). Em geral, alterações nos regimes de fogo em savanas tropicais têm grandes impactos sobre as interações entre espécies vegetais, os processos ecossistêmicos, a dinâmica e a biodiversidade da comunidade. Portanto, compreender como mudanças nos regimes de distúrbios afetam os

ecossistemas de savanas é de suma importância para entender os fatores que influenciam sua distribuição (Hoffmann *et al.* 2012).

Importância ecológica

As informações sobre atributos de persistência e regeneração são essenciais para compreender como o fogo afeta os ciclos de vida das plantas e, conseqüentemente, a montagem das comunidades e os processos ecológicos em ambientes inflamáveis (Jiménez-Alfaro *et al.* 2016; Larson & Funk 2016; Saatkamp *et al.* 2019). Essas informações são fundamentais para garantir a conservação da biodiversidade, pois, ao entender como o fogo impacta as comunidades vegetais, é possível planejar ações que assegurem sua preservação, especialmente em relação às espécies presentes no estrato herbáceo. O estrato herbáceo apresenta alta diversidade e concentra grande número de espécies relevantes em áreas abertas do Cerrado, contribuindo significativamente para o armazenamento de carbono no subsolo e fornecendo diversos serviços ecossistêmicos para a sociedade (Castro & Kauffman 1998; Fidelis *et al.* 2013; Honda & Durigan 2016; Buisson *et al.* 2019, 2022).

As sementes desempenham um papel crucial como fonte de propágulos na restauração de ecossistemas. Entender os requisitos para a germinação pode melhorar esse processo e ser determinante para o sucesso da restauração (Jiménez-Alfaro *et al.* 2016). Por exemplo, a restauração no Cerrado por meio de semeadura direta tem enfrentado desafios devido a fatores como disponibilidade de sementes viáveis, presença de espécies invasoras e características do solo (Silva & Vieira 2017; Pellizzaro *et al.* 2017; Pilon *et al.* 2019; Sampaio *et al.* 2019).

Embora a semeadura direta tenha se mostrado eficiente para a recuperação de algumas áreas, especialmente com o uso de espécies arbóreas e arbustivas (Silva & Vieira 2017; Pellizzaro *et al.* 2017), ainda há lacunas no conhecimento sobre os requisitos de germinação de espécies herbáceas para a restauração de ecossistemas abertos no Cerrado. Além disso, faltam estudos sobre como sementes do banco de sementes do solo respondem a estímulos de fogo após serem armazenadas *in situ*. Esse conhecimento seria valioso para a restauração

de ecossistemas abertos do Cerrado. Ao compreender como esses atributos influenciam a comunidade vegetal, seria possível melhorar o sucesso da germinação e do estabelecimento de plantas em áreas de restauração. Também permitiria entender as mudanças no ambiente pós-fogo, preservar espécies e desenvolver planos de manejo do fogo voltados para a conservação da diversidade vegetal.

Portanto, considerando o fogo como um distúrbio recorrente no Cerrado, este estudo buscou investigar como os atributos das plantas foram afetados pelo fogo em uma savana tropical. Além de avaliar o trade-off na alocação de recursos em plantas rebrotadoras e como variam conforme a frequência do fogo, o estudo também avaliou os impactos nos atributos das sementes e respostas ao fogo ao longo do tempo, quando armazenadas no solo, e a relação entre os atributos e a tolerância às altas temperaturas em espécies do Cerrado.

Estrutura da Tese

A tese foi estruturada em Introdução geral, três capítulos e conclusões gerais onde são abordados um resumo dos principais achados deste estudo assim como implicações ecológicas gerais do tema abordado. A introdução geral e as considerações finais foram redigidas em português, enquanto os capítulos foram redigidos em inglês, já no formato de artigos científicos e colocados na seguinte ordem:

No primeiro capítulo **“Are there trade-offs? Resource allocation between vegetative and reproductive traits in a tropical savanna”**, investigamos se diferentes frequências de fogo (alta e baixa) e tempo desde a última queima afetaram a alocação de recursos entre estruturas vegetativas e reprodutivas (sementes) em plantas rebrotadoras (clonais e não-clonais).

No segundo capítulo **“In situ seed storage affects germination responses to fire-related cues in Cerrado species”**, avaliamos como o tempo de armazenamento no solo afeta as respostas germinativas aos fatores do fogo, choque de temperatura e fumaça.

No terceiro capítulo **“Seeds of Fire: Unraveling the link between heat tolerance and seed traits in Cerrado species”**, avaliamos como os atributos de sementes influenciam na tolerância das sementes às altas temperaturas.

Referências Bibliográficas

- Abreu R.C.R., Hoffmann W.A., Vasconcelos H.L., Pilon N.A., Rossatto D.R., Durigan G. (2017) The biodiversity cost of carbon sequestration in tropical savanna. *Science Advances* **3**:e1701284.
- Alencar N.L.M., Innecco R., Gomes-Filho E., Gallão M.I., Alvarez-Pizarro J.C., Prisco J.T., de Oliveira A.B. (2012) Seed reserve composition and mobilization during germination and early seedling establishment of *Cereus jamacaru* D.C. ssp. *jamacaru* (Cactaceae). *Anais da Academia Brasileira de Ciencias* **84**:823–832.
- Alvarado S.T., Silva T.S.F., Archibald S. (2018) Management impacts on fire occurrence: A comparison of fire regimes of African and South American tropical savannas in different protected areas. *Journal of Environmental Management* **218**:79–87.
- Appezato-da-Glória B. (2003) *Morfologia de sistema subterrâneos: histórico e evolução do conhecimento no Brasil*. Pinto.
- Auld T.D., Ooi M.K.J. (2009) Heat increases germination of water-permeable seeds of obligate-seeding *Darwinia* species (Myrtaceae). *Plant Ecology* **200**:117–127.
- Baskin C.C., Baskin J.M. (2014) *Seeds: Ecology, biogeography, and, evolution of dormancy and germination*. Elsevier Science, San Diego.
- de Bello F., Carmona C.P., Dias A.T.C., Götzenberger L., Moretti M., Berg M.P. (2021) *Handbook of Trait-Based Ecology*. Cambridge University Press.

- Bond W.J., Midgley J.J. (2001) Ecology of sprouting in woody plants: The persistence niche. *Trends in Ecology and Evolution* **16**:45–51.
- Bond W.J., Parr C.L. (2010) Beyond the forest edge: Ecology, diversity and conservation of the grassy biomes. *Biological Conservation* **143**:2395–2404.
- Bond W.J., van Wilgen B.W. (1996) *Fire and plants*, 1st edn. Chapman Hall, London.
- Bowman D.M.J.S., Balch J.K., Artaxo P., Bond W.J., Carlson J.M., Cochrane M.A., D'Antonio C.M., DeFries R.S., Doyle J.C., Harrison S.P., Johnston F.H., Keeley J.E., Krawchuk M.A., Kull C.A., Marston J.B., Moritz M.A., Prentice I.C., Roos C.I., Scott A.C., Swetnam T.W., Van Der Werf G.R., Pyne S.J. (2009) Fire in the earth system. *Science* **324**:481–484.
- Brewer J.S., Platt W.J. (1994) Effects of fire season and soil fertility on clonal growth in a pyrophilic forb, *Pityopsis graminifolia* (Asteraceae). *American Journal of Botany* **81**:805–814.
- Brooks M.L., Antonio C.M.D., Richardson D.M., Grace J.B., Keeley J.O.N.E., Tomaso J.M.D.I., Hobbs R.J., Pellant M., Pyke D. (2004) Effects of Invasive Alien Plants on Fire Regimes. *BioScience* **54**:677–688.
- Buisson E., Le Stradic S., Silveira F.A.O., Durigan G., Overbeck G.E., Fidelis A., Fernandes G.W., Bond W.J., Hermann J.M., Mahy G., Alvarado S.T., Zaloumis N.P., Veldman J.W. (2019) Resilience and restoration of tropical and subtropical grasslands, savannas, and grassy woodlands. *Biological Reviews* **94**:590–609.
- Castro E.A. DE, Kauffman J.B. (1998) Ecosystem structure in the Brazilian Cerrado: a vegetation gradient of aboveground biomass, root mass and consumption by fire. *Journal of Tropical Ecology* **14**:263–283.
- Chiminazzo M.A., Bombo A.B., Charles-Dominique T., Fidelis A. (2021) Your best buds are worth protecting: Variation in bud protection in a fire-prone cerrado system. *Functional Ecology* **35**:2424–2434.
- Chiminazzo M.A., Bombo A.B., Charles-Dominique T., Fidelis A. (2023) To protect or to hide: Why not both? An investigation of fire-related strategies in Cerrado woody species. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* **306**
- Clarke P.J., Lawes M.J., Midgley J.J., Lamont B.B., Ojeda F., Burrows G.E., Enright N.J., Knox K.J.E. (2013) Resprouting as a key functional trait: how buds , protection and resources drive persistence after fire. *New Phytologist* **197**:19–35.
- Cornelissen J.H.C., Lavorel S., Garnier E., Diaz S., Buchmann N., Gurvich D.E., Reich P.B., Ter Steege H., Morgan H.D., Van Der Heijden M.G. a, Pausas J.G., Pooter H. (2003) Handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany* **51**:335–380.
- Coutinho L.M. (1978) O conceito de cerrado. *Revista brasileira de Botânica* **1**:17–23.
- Coutinho L.M. (1982) Ecological Effect of Fire in Brazilian Cerrado. In: Huntley BJ, Walker BH (eds) *Ecological Effects of Fire*. Springer, Berlin, pp 273–291.
- Coutinho L.M. (1990) Fire in the ecology of the Brazilian Cerrado. In: *Fire in the Tropical Biota*. pp 82–105.
- Daibes L.F., Ordóñez-Parra C.A., Dayrell R.L.C., Silveira F.A.O. (2022) Regeneration from seeds in South American savannas, in particular the Brazilian Cerrado. In: *Plant Regeneration from Seeds: A Global Warming Perspective*. pp 183–197.
- Daibes L.F., Pausas J.G., Bonani N., Nunes J., Silveira F.A.O., Fidelis A. (2019) Fire and legume germination in a tropical savanna: ecological and historical factors. *Annals of Botany*:1–11.
- Daldegan, G. A., de Carvalho Júnior, O. A., Guimarães, R. F., Gomes, R. A. T., de Figueiredo Ribeiro, F., & McManus, C. (2014). Spatial patterns of fire recurrence using remote sensing and GIS in the Brazilian savanna: Serra do Tombador Nature Reserve, Brazil. *Remote Sensing*, **6**(10), 9873–9894.
- Dayrell R.L.C., Ott T., Horrocks T., Poschlod P. (2023) Automated extraction of seed morphological traits from images. *Methods in Ecology and Evolution*.
- Díaz S., Kattge J., Cornelissen J.H.C., Wright I.J., Lavorel S., Dray S., Reu B., Kleyer M., Wirth C., Colin Prentice I., Garnier E., Bönsch G., Westoby M., Poorter H., Reich P.B., Moles A.T., Dickie J., Gillison A.N., Zanne A.E., Chave J., Joseph Wright S., Sheremet Ev S.N., Jactel H., Baraloto C., Cerabolini B., Pierce S., Shipley B., Kirkup

- D., Casanoves F., Joswig J.S., Günther A., Falczuk V., Rüger N., Mahecha M.D., Gorné L.D. (2016) The global spectrum of plant form and function. *Nature* **529**:167–171.
- Diederichsen A., Raney J.P. (2006) Seed colour, seed weight and seed oil content in *Linum usitatissimum* accessions held by Plant Gene Resources of Canada. *Plant Breeding* **125**:372–377.
- Donohue K. (2009) Completing the cycle: Maternal effects as the missing link in plant life histories. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **364**:1059–1074.
- Duchoslavová J., Jansa J. (2018) The direction of carbon and nitrogen fluxes between ramets in *Agrostis stolonifera* changes during ontogeny under simulated competition for light. *Journal of Experimental Botany* **69**:2149–2158.
- Durigan G., Ratter J.A. (2016) The need for a consistent fire policy for Cerrado conservation (J. James, Ed.). *Journal of Applied Ecology* **53**:11–15.
- Fenner M., Thompson K. (2005) *The ecology of seeds*.
- Fichino B.S., Dombroski J.R.G., Pivello V.R., Fidelis A. (2016) Does Fire Trigger Seed Germination in the Neotropical Savannas? Experimental Tests with Six Cerrado Species. *Biotropica* **48**:181–187.
- Fidelis A., Alvarado S., Barradas A., Pivello V. (2018) The Year 2017: Megafires and Management in the Cerrado. *Fire* **1**:49.
- Fidelis A., Lyra M.F. di S., Pivello V.R. (2013) Above- and below-ground biomass and carbon dynamics in Brazilian Cerrado wet grasslands. *Journal of Vegetation Science* **24**:356–364.
- Fidelis A., Pivello V.R. (2011) Deve-se usar o fogo como instrumento de manejo no Cerrado e Campos Sulinos? *Biodiversidade Brasileira* **1**:12–25.
- Funk J.L., Larson J.E., Ames G.M., Butterfield B.J., Cavender-Bares J., Firn J., Laughlin D.C., Sutton-Grier A.E., Williams L., Wright J. (2017) Revisiting the Holy Grail: Using plant functional traits to understand ecological processes. *Biological Reviews* **92**:1156–1173.
- Garnier E., Navas M.-L., Grigulis K. (2016) *Plant Functional Diversity*.
- Gignoux J., Clobert J., Menaut J.C. (1997) Alternative fire resistance strategies in savanna trees. *Oecologia* **110**:576–583.
- Herben T., Klimešová J. (2020) Evolution of clonal growth forms in angiosperms. *New Phytologist* **225**:999–1010.
- Hoffmann W.A. (1998) Post-burn reproduction of woody plants in a neotropical savanna: The relative importance of sexual and vegetative reproduction. *Journal of Applied Ecology* **35**:422–433.
- Hoffmann W.A., Geiger E.L., Gotsch S.G., Rossatto D.R., Silva L.C.R., Lau O.L., Haridasan M., Franco A.C. (2012) Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: How plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecology Letters* **15**:759–768.
- Honda E.A., Durigan G. (2016) Woody encroachment and its consequences on hydrological processes in the savannah. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **371**
- Jäger a. K., Light M.E., Van Staden J. (1996) Effects of source of plant material and temperature on the production of smoke extracts that promote germination of light-sensitive lettuce seeds. *Environmental and Experimental Botany* **36**:421–429.
- Jiménez-Alfaro B., Silveira F.A.O., Fidelis A., Poschlod P., Commander L.E. (2016) Seed germination traits can contribute better to plant community ecology. *Journal of Vegetation Science* **27**
- Keeley J.E., Pausas J.G., Rundel P.W., Bond W.J., Bradstock R. a. (2011) Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends in Plant Science* **16**:406–411.
- Klimešová J., Martínková J., Pausas J.G., de Moraes M.G., Herben T., Yu F.H., Puntieri J., Vesk P.A., de Bello F., Janeček Š., Altman J., Appezzato-da-Glória B., Bartušková A., Crivellaro A., Doležal J., Ott J.P., Paula S., Schnablová R., Schweingruber F.H., Ottaviani G. (2019) Handbook of standardized protocols for collecting plant modularity traits. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **40**:125485.
- Lamont B.B., Enright N.J., He T. (2011) Fitness and evolution of resprouters in relation to fire. *Plant Ecology* **212**:1945–1957.

- Larson J.E., Anacker B.L., Wanous S., Funk J.L. (2020) Ecological strategies begin at germination: Traits, plasticity and survival in the first 4 days of plant life (J. Baltzer, Ed.). *Functional Ecology* **34**:968–979.
- Larson J.E., Funk J.L. (2016) Regeneration: an overlooked aspect of trait-based plant community assembly models. *Journal of Ecology* **104**:1284–1298.
- Laughlin D.C. (2014) Applying trait-based models to achieve functional targets for theory-driven ecological restoration. *Ecology Letters* **17**:771–784.
- Leger E.A., Atwater D.Z., James J.J. (2019) Seed and seedling traits have strong impacts on establishment of a perennial bunchgrass in invaded semi-arid systems. *Journal of Applied Ecology* **56**:1343–1354.
- Levine J.M. (2016) Ecology: A trail map for trait-based studies. *Nature* **529**:163–164.
- Li Y., Beisson F., Pollard M., Ohlrogge J. (2006) Oil content of Arabidopsis seeds: The influence of seed anatomy, light and plant-to-plant variation. *Phytochemistry* **67**:904–915.
- Moles A.T. (2018) Being John Harper: Using evolutionary ideas to improve understanding of global patterns in plant traits (D. Gibson, Ed.). *Journal of Ecology* **106**:1–18.
- Moreira B., Tormo J., Estrelles E., Pausas J.G. (2010a) Disentangling the role of heat and smoke as germination cues in Mediterranean Basin flora. *Annals of botany* **105**:627–635.
- Moreira B., Tormo J., Estrelles E., Pausas J.G. (2010b) Disentangling the role of heat and smoke as germination cues in Mediterranean Basin flora. *Annals of botany* **105**:627–635.
- Motta G.S.T., Pilon N., Fidelis A., Kolb R.M. (2024) Smoke effects on the germination of Cerrado species. *Plant Ecology* **225**:685–693.
- Myers N., Fonseca G. a B., Mittermeier R. a, Fonseca G. a B., Kent J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **403**:853–858.
- Oliveira-Filho A.T., Ratter J.A. (2002) Vegetation Physiognomies and Woody Flora of the Cerrado Biome. In: Oliveira PS, Marquis RJ (eds) *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. Columbia University Press, New York, pp 91–120.
- Ooi M.K.J. (2012) Seed bank persistence and climate change Mark (C. Moritz, Ed.). *Seed Science Research* **22**:S53–S60.
- Paula S., Pausas J.G. (2008) Burning seeds: Germinative response to heat treatments in relation to resprouting ability. *Journal of Ecology* **96**:543–552.
- Pausas J.G., Bradstock R. a., Keith D. a., Keeley J.E., Hoffman W., Kenny B., Lloret F., Trabaud L. (2004) Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. *Ecology* **85**:1085–1100.
- Pausas J.G., Lamont B.B., Paula S., Appezzato-da-Glória B., Fidelis A. (2018) Unearthing belowground bud banks in fire-prone ecosystems. *New Phytologist* **217**:1435–1448.
- Pellizzaro K.F., Cordeiro A.O.O., Alves M., Motta C.P., Rezende G.M., Silva R.R.P., Ribeiro J.F., Sampaio A.B., Vieira D.L.M., Schmidt I.B. (2017) “Cerrado” restoration by direct seeding: field establishment and initial growth of 75 trees, shrubs and grass species. *Revista Brasileira de Botanica* **40**:681–693.
- Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Garnier E., Lavorel S., Poorter H., Jaureguiberry P., Bret-Harte M.S., Cornwell W.K., Craine J.M., Gurvich D.E., Urcelay C., Veneklaas E.J., Reich P.B., Poorter L., Wright I.J., Ray P., Enrico L., Pausas J.G., de Vos A.C., Buchmann N., Funes G., Quétier F., Hodgson J.G., Thompson K., Morgan H.D., ter Steege H., Sack L., Blonder B., Poschlod P., Vaieretti M. V., Conti G., Staver A.C., Aquino S., Cornelissen J.H.C. (2016) Corrigendum: New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **64**:715–716.
- Pérez-Vich B., Velasco L., Fernández-Martínez J.M. (1998) Determination of seed oil content and fatty acid composition in sunflower through the analysis of intact seeds, husked seeds, meal and oil by near-infrared reflectance spectroscopy. *JAOCS, Journal of the American Oil Chemists’ Society* **75**:547–555.
- Pierce S., Bottinelli A., Bassani I., Ceriani R.M., Cerabolini B.E.L. (2014) How well do seed production traits correlate with leaf traits, whole-plant traits and plant ecological strategies? *Plant Ecology* **215**:1351–1359.
- 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**:569–580.

- 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*:1365-2745.13456.
- Pivello V.R. (2011) The use of fire in the cerrado and Amazonian rainforests of Brazil: Past and present. *Fire Ecology* **7**:24–39.
- Ramos D.M., Liaffa A.B.S., Diniz P., Munhoz C.B.R., Ooi M.K.J., Borghetti F., Valls J.F.M. (2016) Seed tolerance to heating is better predicted by seed dormancy than by habitat type in Neotropical savanna grasses. *International Journal of Wildland Fire* **25**:1273–1280.
- Ranal M.A., Santana D.G. de (2006) How and why to measure the germination process? *Revista Brasileira de Botânica* **29**:1–11.
- Ranal M.A., Santana D.G. de, Ferreira W.R., Mendes-Rodrigues C. (2009) Calculating germination measurements and organizing spreadsheets. *Revista Brasileira de Botânica* **32**:849–855.
- Ribeiro L.C., Barbosa E.R.M., Van Langevelde F., Borghetti F. (2015) The importance of seed mass for the tolerance to heat shocks of savanna and forest tree species. *Journal of Vegetation Science* **26**
- Ribeiro L.C., Pedrosa M., Borghetti F. (2013) Heat shock effects on seed germination of five Brazilian savanna species. *Plant Biology* **15**:152–157.
- Saatkamp A., Cochrane A., Commander L., Guja L.K., Jimenez-Alfaro B., Larson J., Nicotra A., Poschlod P., Silveira F.A.O., Cross A.T., Dalziel E.L., Dickie J., Erickson T.E., Fidelis A., Fuchs A., Golos P.J., Hope M., Lewandowski W., Merritt D.J., Miller B.P., Miller R.G., Offord C.A., Ooi M.K.J., Satyanti A., Sommerville K.D., Tangney R., Tomlinson S., Turner S., Walck J.L. (2019) A research agenda for seed-trait functional ecology. *New Phytologist* **221**:1764–1775.
- Sampaio A.B., Vieira D.L.M., Holl K.D., Pellizzaro K.F., Alves M., Coutinho A.G., Cordeiro A., Ribeiro J.F., Schmidt I.B. (2019) Lessons on direct seeding to restore Neotropical savanna. *Ecological Engineering* **138**:148–154.
- Saracino A., Bellino A., Allevato E., Mingo A., Conti S., Rossi S., Bonanomi G., Carputo D., Mazzoleni S. (2017) Repeated stand-replacing crown fires affect seed morphology and germination in aleppo pine. *Frontiers in Plant Science* **8**:1–11.
- Saura-Mas S., Lloret F. (2009) Linking post-fire regenerative strategy and leaf nutrient content in Mediterranean woody plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **11**:219–229.
- Schmidt I.B., Eloy L. (2020) Fire regime in the Brazilian Savanna: Recent changes, policy and management. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* **268**:151613.
- Schmidt I.B., Moura L.C., Ferreira M.C., Eloy L., Sampaio A.B., Dias P.A., Berlinck C.N. (2018) Fire management in the Brazilian savanna: First steps and the way forward (R. Zenni, Ed.). *Journal of Applied Ecology* **55**:2094–2101.
- Silva R.R.P., Vieira D.L.M. (2017) Direct seeding of 16 Brazilian savanna trees: responses to seed burial, mulching and an invasive grass (A.T.R. Acosta, Ed.). *Applied Vegetation Science* **20**:410–421.
- Simon M.F., Grether R., de Queiroz L.P., Skema C., Pennington R.T., Hughes C.E. (2009) Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106**:20359–20364.
- Simon M.F., Pennington T. (2012) Evidence for Adaptation to Fire Regimes in the Tropical Savannas of the Brazilian Cerrado. *International Journal of Plant Sciences* **173**:711–723.
- Soós V., Badics E., Incze N., Balázs E. (2019) Fire-Borne Life: A Brief Review of Smoke-Induced Germination. *Natural Product Communications* **14**:1934578X1987292.
- Stevens N., Lehmann C.E.R., Murphy B.P., Durigan G. (2016) Savanna woody encroachment is widespread across three continents. *Global Change Biology*:1–10.
- Suzuki J.I., Stuefer J.F. (1999) On the ecological and evolutionary significance of storage in clonal plants. *Plant Species Biology* **14**:11–17.
- Tangney R., Merritt D.J., Fontaine J.B., Miller B.P. (2019) Seed moisture content as a primary trait regulating the lethal temperature thresholds of seeds. *Journal of Ecology* **107**:1093–1105.

- Tonguç M., Elkoyunu R., Erbaş S., Karakurt Y. (2012) Changes in seed reserve composition during germination and initial seedling development of safflower (*Carthamus tinctorius* L.). *Turkish Journal of Biology* **36**:107–112.
- Violle C., Navas M.-L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I., Garnier E. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116**:882–892.
- Westoby M., Falster D.S., Moles A.T., Vesk P.A., Wright I.J. (2002) Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**:125–159
- Whelan R.J. (1995) *The ecology of fire*. Cambridge University Press.
- Wigley B.J., Charles-Dominique T., Hempson G.P., Stevens N., Tebeest M., Archibald S., Bond W.J., Bunney K., Coetsee C., Donaldson J., Fidelis A., Gao X., Gignoux J., Lehmann C., Massad T.J., Midgley J.J., Millan M., Schwillk D., Siebert F., Solofondranohatra C., Staver A.C., Zhou Y., Kruger L.M. (2020) A handbook for the standardised sampling of plant functional traits in disturbance-prone ecosystems, with a focus on open ecosystems. *Australian Journal of Botany* **68**:473–531.
- Zanchetta D., Reis C.M., Delgado J.M., Silva C.E.F., de Luca E.F., Fernandes F.D., Lutgens H.D., Tannus J.L.S., Pinheiro L.S., Martins M.R.C., Sawaya R. (2006) Plano de Manejo Integrado. Estações Ecológica e Experimental de Itirapina-SP. Primeira Revisão.
- Zanzarini V.A. (2019) *Inflamabilidade de espécies do estrato herbáceo do Cerrado*. Universidade Estadual Paulista
- Zirondi H.L., Silveira F.A.O., Fidelis A. (2019) Fire effects on seed germination: heat shock and smoke on permeable vs impermeable seed coats. *Flora* **253**:98–106.
- Zupo T., Daibes L.F., Pausas J.G., Fidelis A. (2021) Post-fire regeneration strategies in a frequently burned Cerrado community. *Journal of Vegetation Science* **32**:e12968.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

No geral, o estudo forneceu evidências da importância dos atributos para se avaliar as respostas das plantas ao fogo no Cerrado. Os resultados, que podem ajudar a preencher as lacunas de conhecimento ainda existentes nessa savana tropical, incluem: i) a eficácia das estratégias de sobrevivência e regeneração das plantas do Cerrado, que apresentam poucos trade-offs na alocação de recursos, e como essas relações são influenciadas pelo regime de fogo; ii) a influência do ambiente, do tempo no solo e da época de dispersão como fatores cruciais que afetam os atributos germinativos e as respostas das sementes à exposição a altas temperaturas e à fumaça e iii) a identificação de atributos de sementes, em combinação com outros fatores, como determinantes da tolerância das sementes a altas temperaturas, destacando a relação espécie-específica e, além disso, condição-específica na adaptação dos atributos reprodutivos ao fogo.

Sabe-se que a maioria das espécies do Cerrado são rebrotadoras, como parte da estratégia de persistir nesse ambiente de constante distúrbio (Zupo *et al.* 2021; Chiminazzo *et al.* 2023). Portanto as espécies precisam sempre alocar recursos para a formação dos novos ramos (Bazzaz & Grace 1997) após o distúrbio. No entanto, esses recursos também são necessários na formação de frutos e sementes (Reekie & Bazzaz 2005) os quais continuam a ser produzidos por essas espécies. Apesar da germinação não ser a principal estratégia, ainda é de grande importância para eventualmente garantir a colonização de novas áreas (Zupo *et al.* 2021) e variabilidade genética da população. Ademais, estudos recentes demonstraram que a exclusão do fogo, mesmo que por curtos períodos, afeta os atributos de sementes e a germinação quando comparados a áreas recém-queimadas (Zirondi *et al.* 2024). Essas evidências levantam questões importantes: o uso contínuo de recursos para o rebrote pode levar a trade-offs entre atributos vegetativos e reprodutivos? E, em áreas de alta frequência de fogo, onde os distúrbios são mais recorrentes, a relação entre esses atributos seria afetada de forma diferente?

Ao contrário do que se esperava, os resultados do Capítulo 1 indicaram que, primeiramente há uma baixa ocorrência de trade-offs entre atributos vegetativos e reprodutivos

nas espécies avaliadas. Além disso, essa relação entre atributos reprodutivos e vegetativos pode ser positiva ou na maioria dos casos inexistente. Isso sugere que as espécies do Cerrado possuem acesso a recursos o suficiente eliminando a necessidade de trade-offs entre a maioria de seus atributos, possivelmente devido à capacidade de armazenamento de reservas e às altas taxas fotossintéticas (Scalon & Rossatto 2021; Cozin *et al.* 2024). As estratégias das plantas só foram alteradas em nível de comunidade nas áreas de baixa frequência de fogo, onde o tempo sem distúrbios pode ter sido suficiente para esgotar macronutrientes específicos, impactando negativamente as estruturas reprodutivas. Já em nível de espécie, a relação entre atributos vegetativos e reprodutivos variou, sem um padrão definido, podendo estar associada a estratégias de vida específicas e aos parâmetros do regime de fogo. Portanto, os atributos das plantas e as interações entre eles são fortemente influenciados pelas condições ambientais vivenciadas por cada indivíduo, evidenciando uma elevada plasticidade das respostas das espécies frente ao distúrbio.

Isso nos leva ao segundo capítulo. Se a relação entre atributos vegetativos e reprodutivos é influenciada por uma combinação de condições e fatores, não seria razoável supor que a resposta das sementes aos fatores de fogo (choque de temperatura e fumaça) também fosse alterada? Os resultados confirmaram essa hipótese, demonstrando que o efeito dos fatores de fogo na germinação varia de acordo com o período de dispersão das sementes (sazonalidade) e o tempo que permanecem no solo. No entanto, diferentemente de outros ambientes pirofíticos, não foi identificado um padrão claro nessas respostas (Daibes *et al.* 2022). Dessa forma, para compreender completamente as respostas das espécies a esses fatores, é essencial conduzir experimentos com uma gama mais ampla de sementes, considerando diferentes idades (tempo após a dispersão) e condições de armazenamento. Isso permitirá eliminar o viés associado ao uso exclusivo de dados de sementes frescas ou de um único lote/coleta, proporcionando uma visão mais precisa dos processos de recrutamento em ecossistemas inflamáveis.

Até o presente momento, a maioria dos estudos realizados para o Cerrado com este enfoque de avaliar as respostas germinativas a choques de temperatura não encontraram resultados padrões na quebra de dormência ou estímulo de germinação, porém observaram a

tolerância das sementes às altas temperaturas (Ribeiro *et al.* 2015; Ramos *et al.* 2016; Zupo *et al.* 2021; Daibes *et al.* 2022). O que levou ao terceiro capítulo, que demonstrou a importância de atributos como dormência, tamanho e forma das sementes, forma de crescimento, e fatores como o habitat na definição da tolerância das sementes às altas temperaturas.

Portanto, os resultados deste estudo têm importantes implicações tanto ecológicas quanto práticas para a conservação do Cerrado. Este trabalho foi o primeiro a mostrar que a relação entre atributos vegetativos e reprodutivos em plantas rebrotadoras é espécie-específico e influenciada pelos parâmetros do fogo e clonalidade. E esclarecer que as condições e tempos de armazenamento vão alterar as respostas aos fatores de fogo, portanto sendo enviesado afirmações sobre as sementes do Cerrado não terem adaptações ao fogo, sendo que não foi avaliado isso em sementes de diversos lotes e idade. As respostas das plantas demonstraram uma notável plasticidade, influenciada por fatores como tempo, sazonalidade e atributos. Os atributos vegetativos e reprodutivos avaliados se mostraram fundamentais para compreender os padrões e estratégias adaptativas em relação ao fogo no Cerrado. No entanto, sua análise isolada é limitada; a inclusão de outros fatores ambientais é essencial para uma compreensão mais abrangente.

Ao revelar a complexidade das respostas das plantas e a influência de atributos específicos na persistência e regeneração em ecossistemas inflamáveis, este trabalho fornece subsídios essenciais para o desenvolvimento de estratégias de restauração mais eficientes. O conhecimento sobre os efeitos do tempo de armazenamento das sementes e suas respostas a estímulos relacionados ao fogo pode ser aplicado na restauração de áreas degradadas, especialmente em fisionomias abertas do Cerrado. Atualmente, a restauração por semeadura direta tem ganhado espaço em diversos ecossistemas devido ao seu menor custo em comparação com outras técnicas (Raupp *et al.* 2020). No entanto, sua implementação ainda enfrenta desafios, como a aplicabilidade em larga escala, a disponibilidade de sementes nativas viáveis (de Souza & Engel 2023), a influência do solo e a presença de espécies invasoras (Silva & Vieira 2017). Em fisionomias abertas, resultados promissores começaram a ser encontrados (ver Sampaio *et al.* 2019; Wiederhecker *et al.* 2024). No entanto ainda falta conhecimento prévio sobre como o fogo,

distúrbio presente no Cerrado, interage na germinação e consequentemente o estabelecimento das espécies herbáceas e arbustivas no processo de restauração. Ao se ter conhecimento de como as respostas germinativas aos fatores de fogo são moduladas pelo tempo de armazenamento, essa informação poderia guiar na escolha de espécies para a restauração nesse ambiente inflamável, levando a um maior sucesso no estabelecimento, garantindo diversidade de espécies e serviços ecossistêmicos.

Por fim, este estudo reforça a necessidade de pesquisas que abordem atributos funcionais em um espectro mais amplo de espécies, permitindo conclusões mais robustas. Os desafios se encontram muitas vezes na logística da pesquisa, uma vez que alguns dos atributos são considerados *hard traits*, que demandam grandes investimentos financeiros e logísticos.

Esses achados também destacam a importância de práticas de conservação que considerem a variabilidade das respostas das espécies ao fogo, contribuindo para a manutenção da biodiversidade e dos serviços ecossistêmicos dessa savana tropical.



Referências

- Bazzaz F.A., Grace J. (1997) Plant resource allocation. Academic Press.
- Chiminazzo M.A., Bombo A.B., Charles-Dominique T., Fidelis A. (2023) To protect or to hide: Why not both? An investigation of fire-related strategies in Cerrado woody species. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 306
- Coutinho L.M. (1982) Ecological Effect of Fire in Brazilian Cerrado. In: Huntley BJ, Walker BH (eds) *Ecological Effects of Fire*. Springer, Berlin, pp 273–291.
- Coutinho L.M. (1990) Fire in the ecology of the Brazilian Cerrado. In: *Fire in the Tropical Biota*. pp 82–105.
- Cozin B.B., Ferreira T.C., Daibes L.F., de Carvalho I.F., dos Santos B.S., de Souza R.P., de Camargos L.S., Martins A.R. (2024) Unveiling the hidden reserves: allocation strategies associated with underground organs of Cerrado legumes in fire-prone savannas (U. Mathesius, Ed.). *Functional Plant Biology* 51.
- Daibes L.F., Ordóñez-Parra C.A., Dayrell R.L.C., Silveira F.A.O. (2022) Regeneration from seeds in South American savannas, in particular the Brazilian Cerrado. In: *Plant Regeneration from Seeds: A Global Warming Perspective*. pp 183–197.
- Ramos D.M., Liaffa A.B.S., Diniz P., Munhoz C.B.R., Ooi M.K.J., Borghetti F., Valls J.F.M. (2016) Seed tolerance to heating is better predicted by seed dormancy than by habitat type in Neotropical savanna grasses. *International Journal of Wildland Fire* 25:1273–1280.
- Raupp P.P., Ferreira M.C., Alves M., Campos-Filho E.M., Sartorelli P.A.R., Consolaro H.N., Vieira D.L.M. (2020) Direct seeding reduces the costs of tree planting for forest and savanna restoration. *Ecological Engineering* 148:105788.
- Reekie E.G., Bazzaz F.A. (2005) *Reproductive Allocation in Plants*. Elsevier.
- Ribeiro L.C., Barbosa E.R.M., Van Langevelde F., Borghetti F. (2015) The importance of seed mass for the tolerance to heat shocks of savanna and forest tree species. *Journal of Vegetation Science* 26.
- Sampaio A.B., Vieira D.L.M., Holl K.D., Pellizzaro K.F., Alves M., Coutinho A.G., Cordeiro A., Ribeiro J.F., Schmidt I.B. (2019) Lessons on direct seeding to restore Neotropical savanna. *Ecological Engineering* 138:148–154.
- Scalon M.C., Rossatto D.R. (2021) Ground layer Cerrado plants sustain higher maximum photosynthetic rates after medium-term fire events. *Flora* 285:151962.
- Silva R.R.P., Vieira D.L.M. (2017) Direct seeding of 16 Brazilian savanna trees: responses to seed burial, mulching and an invasive grass (A.T.R. Acosta, Ed.). *Applied Vegetation Science* 20:410–421.
- de Souza D.C., Engel V.L. (2023) Advances, challenges, and directions for ecological restoration by direct seeding of trees: Lessons from Brazil. *Biological Conservation* 284:110172.
- Wiederhecker A., Cardoso Ferreira M., Barbosa Rodrigues S., Bonesso Sampaio A., Belloni Schmidt I., Ribeiro J.F., Ogata R.S., Rodrigues M.I., Silva-Coelho A.C., Sousa Abreu I., Montenegro T.F., Mascia Vieira D.L. (2024) Ten years of directing seeding restoration in the Brazilian savanna: Lessons learned and the way forward. *Journal of Environmental Management* 365:121576.
- Zirondi H.L., Ooi M.K.J., Fidelis A. (2024) Short-term fire exclusion affects germination and seed traits in tropical savannas. *Plant Biology*
- Zupo T., Daibes L.F., Pausas J.G., Fidelis A. (2021) Post-fire regeneration strategies in a frequently burned Cerrado community. *Journal of Vegetation Science* 32:e12968.