

RESSALVA

Atendendo solicitação da autora, o texto completo desta tese será disponibilizado somente a partir de 26/06/2027.



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
Instituto de Biociências – Câmpus de Botucatu/Rio Claro
Seção Técnica de Pós-Graduação



**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL
(INTERUNIDADES)**

**GERMINAÇÃO E ESTABELECIMENTO DE GRAMÍNEAS DO
CERRADO E SUA RESILIÊNCIA AO FOGO**

ROSANI KLEIN REINKE

Tese apresentada ao Instituto de Biociências, Câmpus de Rio Claro, UNESP, para obtenção do título de doutora no Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Interunidades entre o Instituto de Biociências do Câmpus de Botucatu e Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro.

RIO CLARO – SP
2025



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
Instituto de Biociências – Câmpus de Botucatu/Rio Claro
Seção Técnica de Pós-Graduação



**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL
(INTERUNIDADES)**

**GERMINAÇÃO E ESTABELECIMENTO DE GRAMÍNEAS DO
CERRADO E SUA RESILIÊNCIA AO FOGO**

ROSANI KLEIN REINKE

ORIENTADORA: ROSANA MARTA KOLB

COORIENTADORA: NATASHI APARECIDA LIMA PILON

Tese apresentada ao Instituto de Biociências, Câmpus de Rio Claro, UNESP, para obtenção do título de doutora no Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Interunidades entre o Instituto de Biociências do Câmpus de Botucatu e Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro.

R372g

Reinke, Rosani Klein

Germinação e estabelecimento de gramíneas do Cerrado e sua resiliência ao fogo / Rosani Klein Reinke. -- Rio Claro, 2025
138 p.

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

Orientadora: Rosana Marta Kolb

Coorientadora: Natashi Aparecida Lima Pilon

1. Armazenamento de sementes. 2. Crescimento de gramíneas. 3. Dormência em sementes. 4. Fumaça. 5. Fogo. I. Título.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO


TÍTULO DA TESE: **Germinação e estabelecimento de gramíneas do Cerrado e sua resiliência ao fogo**

AUTORA: ROSANI KLEIN REINKE


ORIENTADORA: ROSANA MARTA KOLB

COORIENTADORA: NATASHI APARECIDA LIMA PILON


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

Documento assinado digitalmente
 **ROSANA MARTA KOLB**
Data: 27/06/2025 17:03:19-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof.^a Dr.^a ROSANA MARTA KOLB (Participação Virtual)
Departamento de Ciências Biológicas / UNESP Faculdade de Ciências e Letras - Assis

Documento assinado digitalmente
 **GISELDA DURIGAN**
Data: 30/06/2025 16:24:32-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof.^a Dr.^a GISELDA DURIGAN (Participação Virtual)
Núcleo de Restauração Ecológica e Recuperação de Áreas Degradadas - Floresta Estadual de Assis / Instituto de Pesquisas Ambientais do Estado de São Paulo

Documento assinado digitalmente
 **CASSIA BEATRIZ RODRIGUES MUNHOZ**
Data: 02/07/2025 15:34:17-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof.^a Dr.^a CASSIA BEATRIZ RODRIGUES MUNHOZ (Participação Virtual)
Departamento de Botânica / Universidade de Brasília - UNB

Prof.^a Dr.^a JULIANA MACEDO GITAHY TEIXEIRA (Participação Virtual)
Postdoctoral Researcher Associate / Department of Ecology and Evolutionary Biology / Yale University: New Haven

Profa. Dra. SOIZIG ANNE LE STRADIC (Participação Virtual)
Biodiversity, Genes & Communities / University of Bordeaux

Rio Claro, 26 de junho de 2025

Dedico essa conquista à minha família, minha base, sem eles nada disso seria possível.

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus pais Rosemeri e Ignácio, meus exemplos de vida e de caráter, que nunca mediram esforços na realização dos meus sonhos, e que mesmo com pouco estudo sempre me incentivaram e acreditaram em mim. Essa conquista é dedicada a vocês. Agradeço aos meus irmãos Rosângela, Angélica, André, Rejane e Renata e a toda a minha família por estarem sempre ao meu lado, compreendendo as minhas escolhas.

Minha gratidão especial à querida professora Rosana, que aceitou me orientar mesmo sem termos nos conhecido antes do doutorado e apesar da distância que nos separava. Desde o início desta jornada acadêmica e científica, recebi uma orientação atenta, dedicada e inspiradora. Além de uma profissional incrível, também és uma pessoa maravilhosa e te agradeço por cada palavra, cada conselho e abraço que me deu quando eu mais precisava. Obrigado por exigir como orientadora e, ao mesmo tempo, por ser tão humana, compreensiva e presente. Obrigado por caminhar ao meu lado durante todo esse percurso. Minha mais sincera gratidão.

Meu agradecimento à querida coorientadora, professora Natashi, por ter, lá no início, sugerido que eu estudasse as gramíneas e toda a interação com o fogo em vez das arbóreas, com as quais eu já estava habituada. No começo, foi um desafio lidar com sementes tão pequenas, mas felizmente meu lado paciente e perfeccionista logo se encantou por elas, e hoje quero continuar me aprofundando nesse universo fascinante. Obrigada por todas as correções cuidadosas, pelas trocas de ideias, pelo apoio com a estatística e por sua constante visão positiva. Sou muito grata por toda a dedicação que teve com a minha orientação.

Aos amigos que fiz no LAFEP, Rafael, Isabella, Ariane, Gabriel, Luiz Felipe, Jonathan, Renan, Pedro, Daniela, Raphael e Graciele. Agradeço imensamente a todos pelo apoio durante as coletas — algumas tranquilas, outras cheias de desafios. Carregar 60 sacos de terra em um único dia não foi nada fácil e, confesso, rendeu uma dor nas costas que durou a semana inteira. Sou muito grata também por toda a ajuda medindo folhas e perfilhos, contando, organizando dados — de dia e à noite. Em cada página dos meus cadernos há um pedacinho da letra de cada um, o que mostra como cada contribuição foi essencial para essa pesquisa. Ninguém escapou dos perrengues: cavar buracos até tarde da noite para enterrar os vasos antes das queimas, ou das noites em que batemos o recorde de sair só depois da 1h30 da manhã. Tudo isso fez parte do processo e fez com que cada etapa fosse mais leve por estarmos juntos.

Obrigado por todas as discussões científicas, pelas conversas aleatórias, pelas palavras de apoio, pelo carinho e, acima de tudo, pela amizade ao longo desses anos.

Aos técnicos de laboratório Giselli Hara, Allan Chiea, Moisés e Caetano por todo o auxílio durante o período de realização desta tese.

Aos funcionários do setor de manutenção da Unesp, Milton, Roberto, Heike, Aurélio, Humberto e Ailton, pelo auxílio antes, durante e depois dos experimentos de queima realizados e pela conservação das casas de vegetação.

À Faculdade de Ciências e Letras de Assis – Unesp e ao Laboratório de Anatomia e Fisiologia Ecológica de Plantas (LAFEP), pela disponibilização da infraestrutura necessária para a condução desta pesquisa.

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal Interunidades (Botucatu – Rio Claro), pela formação proporcionada e pelo apoio direto e indireto.

Agradeço à Dra. Giselda Durigan, que por ter a licença para a realização de queima experimental na Estação Ecológica de Águas de Santa Bárbara (processo nº 0000043961/2022) e por ter o apoio do Projeto Temático FAPESP nº 2020/01378-0, tornou possível a coleta de solo em áreas recentemente queimadas e não queimadas, viabilizando a condução dos experimentos desta tese que resultaram no artigo “Time since fire and soil depth shape grass regeneration niche in Cerrado”.

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

Agradeço a Capes pela bolsa de doutorado (processos 88887.598300/2021-00 e 88887.817585/2023-00).

O presente trabalho foi realizado com apoio do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) (processo 404699/2023-5).

Agradeço também àqueles que, por acaso, me esqueci de mencionar, mas que, direta ou indiretamente, contribuíram para a finalização deste trabalho.

Meu muito obrigado a todos!

*“Se não houver frutos, valeu a beleza das flores;
se não houver flores, valeu a sombra das folhas;
se não houver folhas, valeu a intenção da semente”.*

Henfil

RESUMO

Introdução: O fogo é um fator ecológico fundamental no Cerrado, onde as gramíneas dominam a camada herbácea. Os eventos de fogo influenciam a regeneração das plantas por meio de múltiplos mecanismos, por exemplo, alterando as propriedades do solo, estimulando a germinação de sementes por meio de compostos derivados da fumaça e exercendo pressão seletiva sobre características relacionadas à resiliência pós-fogo. Apesar dos avanços na compreensão das respostas de plantas adultas, o conhecimento sobre os estágios iniciais de vida, incluindo a germinação e a resiliência das plântulas ao fogo, permanece limitado.

Objetivos: (i) Avaliar como a fumaça em conjunto com a temperatura e armazenamento, influenciam a germinação de sementes de gramíneas; (ii) Investigar como o solo pós fogo e 6 meses após o fogo afetam a emergência e o crescimento das plântulas; e (iii) Determinar a idade em que os indivíduos jovens de gramíneas adquirem resiliência ao fogo em termos de sobrevivência e capacidade de rebrota.

Metodologia: Utilizando gramíneas nativas do Cerrado, conduzimos: (1) ensaios de germinação, com 14 espécies (com sementes frescas e armazenadas por 6 meses), utilizando diferentes concentrações de água de fumaça (2,5 e 5%) e regimes de temperatura (27°C constante e 30/20°C alternados); (2) avaliação da emergência e do crescimento em três espécies cultivadas em solos coletados de áreas de Cerrado recentemente queimadas, 6 meses após o fogo e áreas não queimadas, em duas profundidades (0-2 cm e 0-10 cm); e (3) avaliação da resposta pós-fogo de três espécies a partir da queima controlada dos indivíduos aos 3, 6, 12 e 18 meses de idade. As respostas pós-fogo, incluindo sobrevivência, rebrotamento, número de perfilhos e folhas, comprimento e biomassa das folhas, foram monitoradas ao longo de 4 meses após a queima.

Resultados: As respostas de germinação à fumaça foram fortemente influenciadas pela dormência das sementes, pela temperatura e pelo armazenamento das sementes. Espécies dormentes apresentaram germinação maior e mais rápida quando expostas à fumaça, enquanto espécies não dormentes apresentaram respostas variáveis, mas geralmente foram não responsivas. As interações entre a concentração de fumaça, temperatura e sementes frescas ou armazenadas determinaram as respostas germinativas específicas de cada espécie. Solos de áreas recentemente queimadas promoveram emergência mais rápida de plântulas (redução de 42% no tempo médio de emergência) e maior crescimento, com aumento da biomassa da parte aérea e das raízes, e da produção de perfilhos. No entanto, os efeitos foram transitórios, diminuindo 6 meses após a passagem do fogo para a maioria das espécies. A resiliência ao fogo aumentou com a idade da planta, já que as taxas de sobrevivência e rebrotamento foram maiores em plantas com 18

meses. *Trachypogon spicatus* e *Aristida riparia* demonstraram resiliência ao fogo já com 3 meses de idade, enquanto *Loudetiopsis chrysothrix* foi mais sensível, mas ainda assim houve rebrota em 50% das plantas. **Conclusões:** O fogo influencia a regeneração das gramíneas do Cerrado em todas as fases de vida. A fumaça atua como um sinal eficaz para a germinação, particularmente para sementes dormentes. Solos recentemente queimados favorecem temporariamente o crescimento das mudas, enquanto a resiliência ao fogo é adquirida gradualmente e varia de acordo com a espécie. Esses resultados ressaltam a importância de integrar características específicas da espécie e o histórico do fogo às estratégias de restauração ecológica e manejo do fogo no Cerrado.

Palavras-chave: armazenamento de sementes, crescimento de gramíneas, dormência em sementes, fumaça, germinação de sementes, rebrota, solos pós-queima, fogo.

ABSTRACT

Introduction: Fire is a key ecological factor in the Cerrado, where grasses dominate the herbaceous layer. Fire events influence plant regeneration through multiple mechanisms, including altering soil properties, stimulating seed germination via smoke-derived compounds, and exerting selective pressure on traits related to post-fire resilience. Despite advances in understanding adult plant responses, knowledge about early life stages, including germination and seedling resilience to fire, remains limited. **Objectives:** (i) To evaluate how smoke, together with temperature and storage, influences grass seed germination; (ii) To investigate how post-fire and 6-month post-fire soil conditions affect seedling emergence and growth; and (iii) to determine the age at which young grass individuals acquire resilience to fire in terms of survival and resprouting capacity. **Methodology:** Using native Cerrado grasses, we conducted: (1) germination tests with 14 species (with fresh seeds and seeds stored for 6 months), using different concentrations of smoke water (2.5 and 5%) and temperature regimes (constant 27°C and alternating 30/20°C); (2) evaluation of emergence and growth in three species grown in soils collected from recently burned Cerrado areas, 6 months after the fire, and unburned areas, at two depths (0-2 cm and 0-10 cm); and (3) evaluation of the post-fire response of three species after controlled burning of individuals at 3, 6, 12, and 18 months of age. Post-fire responses, including survival, resprouting, number of tillers and leaves, leaf length, and biomass, were monitored for 4 months after the fire. **Results:** Germination responses to smoke were strongly influenced by seed dormancy, temperature, and seed storage. Dormant species showed higher and faster germination when exposed to smoke, while non-dormant species had variable responses, being generally non-responsive. Interactions between smoke concentration, temperature, and fresh or stored seeds determined species-specific germination responses. Soils from recently burned areas promoted faster seedling emergence (42% reduction in mean emergence time) and greater growth, with increased shoot and root biomass and tiller production. However, the effects were transient, diminishing 6 months after fire for most species. Resilience to fire increased with plant age, as survival and resprouting rates were higher in 18-month-old plants. *Trachypogon spicatus* and *Aristida riparia* demonstrated resilience to fire at 3 months of age, while *Loudetiopsis chrysothrix* was more sensitive, but there was still resprout in 50% of the plants. **Conclusions:** Fire influences the regeneration of Cerrado grasses at all life stages. Smoke acts as an effective signal for germination, particularly for dormant seeds. Recently burned soils temporarily favor seedling growth, while resilience to fire is acquired gradually and varies by species. These findings highlight the importance of integrating

species-specific traits and fire history into ecological restoration and fire management strategies in the Cerrado.

Keywords: Seed storage, grass growth, seed dormancy, smoke, seed germination, regrowth, post-burn soils, fire.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	14
REFERÊNCIAS.....	19
CAPÍTULO 1. Interactive effects of smoke, temperature regime, and seed storage on the germination of Cerrado grass species	26
Abstract.....	27
Introduction.....	28
Material and methods.....	31
Results.....	35
Discussion.....	46
Conclusion.....	55
References.....	57
Supplementary materials.....	68
CAPÍTULO 2. Time since fire and soil depth shapes grass regeneration niche in Cerrado.....	78
Abstract.....	80
Introduction.....	81
Materials and methods.....	84
Results.....	88
Discussion.....	96
Conclusion.....	101
References.....	102
Supplementary materials.....	113
CAPÍTULO 3. How early do Cerrado grasses become fire-resilient? Insights from an ontogenetic experiment.....	117
Abstract.....	118
Introduction.....	119
Materials and methods.....	120
Results.....	125
Discussion.....	129
Conclusion.....	131
References.....	133
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	137

INTRODUÇÃO GERAL

As savanas estão incluídas no conceito de biomas tropicais gramíneos, que englobam todos os tipos vegetacionais ocorrentes nos trópicos com estrato gramíneo contínuo, e com cobertura de copas inferior a 80%, nos quais o fogo é um fator determinante para sua manutenção (PARR et al. 2014). O estrato herbáceo, dominado principalmente por gramíneas C4, seguidas de outras ervas e subarbustos, desempenha papel fundamental na dinâmica de queimas, servindo como principal combustível do fogo, mantendo a ecologia das espécies dependentes do fogo nas savanas (SCHOLES & ARCHER, 1997; ARCHIBALD et al. 2018; LEHMANN et al. 2019).

O Cerrado é considerado a savana de maior biodiversidade vegetal do mundo (OLIVEIRA & MARQUIS, 2002), e é um dos 25 hotspots globais - áreas prioritárias para conservação (MITTERMEIER et al. 1999). A inclusão do Cerrado entre os hotspots se deve à alta ocorrência de endemismos e ao alto grau de ameaças. Atualmente, apenas 3,1% de sua área total está protegida em unidades de conservação de proteção integral e 5,5% em unidades de conservação de uso sustentável, restando apenas 50% de sua área original (BRASIL, 2015; BUSTAMANTE et al. 2016).

O Cerrado é composto por um mosaico de fisionomias campestres, savânicas e florestais, sendo as fisionomias savânicas as que ocupam maior abrangência territorial (COUTINHO 2002; OLIVEIRA-FILHO & RATTER, 2002). Esse mosaico de fisionomias é atribuído a uma série de fatores edafoclimáticos (como sazonalidade, profundidade do solo, dinâmica de saturação hídrica) e a dinâmica de distúrbios naturais (como fogo e geadas) (HOFFMANN & MOREIRA 2002; KLINK & MOREIRA 2002; OLIVEIRA-FILHO & RATTER, 2002; GOTTSBERGER & SILBERBAUER-GOTTSBERGER, 2006; LEHMANN et al. 2011; HOFFMANN et al. 2019). Como em outras savanas tropicais, o fogo é um fator frequente no Cerrado e a maioria das espécies tem adaptações para sobreviver a queimadas periódicas (KEELEY et al. 2011; CLARKE et al. 2013; COSTA et al. 2013; CHARLES-DOMINIQUE et al. 2015; PAUSAS, 2015). Para tanto, as plantas apresentam características como casca espessa nos troncos de árvores, tecidos e estruturas para proteção das gemas aéreas, órgãos subterrâneos de reserva contendo gemas com potencial de rebrota, e dormência em sementes (RANAL et al. 2006; APEZZATO-DA-GLORIA, 2012; PILON et al. 2020). Assim, a partir da presença dessas características, a capacidade de rebrotar e o tipo de rebrota são atributos que variam entre as espécies (BOND & MIDGLEY, 2001;

MEDEIROS & MIRANDA, 2008; SIMON & PENINGTON, 2012; CLARKE et al. 2013), e junto com o recrutamento através de sementes determinam a persistência das espécies no ecossistema após a passagem do fogo (CLARKE et al. 2015; PILON et al. 2020).

O estrato herbáceo-arbustivo é responsável por manter a flamabilidade dos ecossistemas savânicos e campestres do Cerrado, principalmente pelo acúmulo de biomassa aérea seca das gramíneas, promovendo feedbacks e controlando a densidade de indivíduos arbóreos (HIGGINS et al. 2000; STAVER et al. 2011; HOFFMANN et al. 2012; NEWBERRY et al. 2020). Assim, a manutenção dos feedbacks de queima, via conservação do estrato herbáceo-arbustivo, é crucial para o funcionamento dos ecossistemas abertos do Cerrado. Apesar da grande importância desse estrato, menos atenção tem sido dispensada para as espécies que o compõem, em comparação com o conhecimento já acumulado para espécies arbóreas (PARR et al. 2014; VELDMAN et al. 2015).

Além de altamente resilientes, algumas espécies, dentre elas as gramíneas, apresentam mecanismos reprodutivos ligados ao fogo, como a indução da floração (MUNHOZ & FELFILI, 2007; PILON et al. 2018; FIDELIS et al. 2019; ZIRONDI et al. 2021). A produção de flores foi estimulada pelo fogo em 79% das 47 espécies de Cerrado estudadas por PILON et al. (2018), sendo que 100% das gramíneas estudadas floriram nos primeiros 3 meses após a queima. Contudo, pouco se sabe sobre a qualidade, as respostas germinativas e a viabilidade das sementes das espécies de gramíneas nativas, tanto as que florescem após a passagem do fogo quanto as que não têm esse padrão de resposta.

Além do florescimento, a germinação também pode ser estimulada pela fumaça, sendo observado para algumas espécies de gramíneas nativas do Cerrado o estímulo à germinação, além de uma geminação mais rápida (LE STRADIC et al. 2015; RAMOS et al. 2019; DAIREL & FIDELIS, 2020; FERNANDES et al. 2021; MOTTA et al. 2024). A fumaça possui compostos orgânicos e inorgânicos que têm a capacidade de promover a germinação de sementes (KEELEY & PAUSAS, 2018), como a carriquina (KAR¹), uma molécula orgânica pertencente à classe dos butenolídeos. Além de induzir a germinação, a carriquina também regula alguns hormônios, como as giberelinas e o ácido abscísico, que são associados à dormência nas sementes (MENG et al. 2017). A resposta germinativa aos compostos da fumaça pode ser influenciada por fatores como a sua concentração, fatores ambientais como temperatura e regime de luz, e fatores intrínsecos como o estágio de maturação das sementes (LONG et al. 2011). Alguns estudos mostraram que o armazenamento das sementes por alguns meses, seja no solo (BAKER et al. 2005) ou em laboratório (COMMANDER et al. 2009),

pode intensificar a resposta das sementes aos compostos da fumaça. Contudo, faltam estudos que avaliem a combinação de diferentes regimes de temperatura com diferentes concentrações de fumaça e armazenamento. Tendo em vista que as respostas de germinação à fumaça são espécie-específicas (MOTTA et al. 2024) e que o regime de temperatura e o armazenamento das sementes podem aliviar a dormência fisiológica das sementes (KOLB et al. 2016), espera-se que os mesmos alterem a sensibilidade das sementes aos compostos da fumaça. Assim, são necessários estudos que combinem esses fatores para melhor compreensão da fisiologia e ecologia da germinação de espécies de Cerrado, para assim orientar práticas de restauração e manejo por meio da semeadura.

Além de estimular o florescimento, a passagem de fogo leva ao aumento de áreas com solo exposto, criando novos habitats adequados para a germinação e propagação vegetativa das espécies heliófitas do estrato herbáceo-arbustivo (COUTINHO, 1990; FIDELIS et al., 2012; PILON et al., 2020). Assim, nos primeiros meses após a passagem do fogo, há aumento da disponibilidade de luz e da amplitude térmica diária na superfície do solo, devido a reduções no albedo e no sombreamento (CASTRO-NEVES & MIRANDA, 1996; WARD et al. 2012; FIDELIS & BLANCO, 2014). Tais mudanças podem beneficiar espécies de gramíneas cuja germinação é facilitada pela presença de luz e pela alternância de temperaturas (KOLB et al. 2016), promovendo a quebra de dormência. Muitas espécies podem permanecer no banco de sementes do solo por meses até que germinem, e estudos têm indicado que a dormência dessas sementes pode ser aliviada através de seu armazenamento (WILLIS & GROVES 1991; AIRES et al. 2014). Contudo, muitas espécies de gramíneas apresentam baixa germinabilidade e qualidade de sementes, podendo ter mais de 70% de suas sementes vazias (KOLB et al. 2016; MARCOS-FILHO, 2016).

No ambiente pós-fogo, as mudanças estruturais na cobertura da vegetação ocorrem concomitantemente com alterações físicas e químicas no solo, com a deposição de cinzas aumentando a disponibilidade de nutrientes (CAVALCANTI, 1978). Esse é um fator que pode favorecer o crescimento e o estabelecimento de novas plantas. As cinzas também podem conter substâncias, como as carriquinas, que são conhecidas por estimular a germinação de sementes e o desenvolvimento inicial de plantas (FLEMATTI et al. 2015).

Esse efeito de crescimento maior e acelerado da planta em solos recentemente queimados pode ser transitório, devido ao aumento temporário da disponibilidade de nutrientes proporcionado pelas cinzas (CAVALCANTI 1978; WAN et al. 2001; LUDWIG et al. 2018; PELLEGRINI & JACKSON 2020). A presença de compostos que estimulam a

germinação ocorre particularmente na camada superficial do solo (KELLMAN 1979; RAMOS et al. 2019; ZIRONDI et al. 2019; FERNANDES et al. 2021). Neste cenário, imediatamente após a queima, período em que a absorção pelas raízes é menos restritiva, devido à abundância de nutrientes, as plantas tendem a alocar maior biomassa em brotos do que em raízes (POORTER & NAGEL, 2000; OLIVEIRA et al. 2022). Assim, o crescimento pode ser maior no solo recentemente queimado do que em solos queimados há mais tempo ou não queimados (RHEINHEIMER et al. 2003; PELLEGRINI et al. 2018).

Apesar do crescente reconhecimento da importância do estrato herbáceo-arbustivo das savanas e do aumento significativo de estudos elucidando a ecologia e a dinâmica ao fogo desse componente nos últimos anos, ainda existem lacunas substanciais a serem preenchidas, como por exemplo, (i) Como as sementes respondem à fumaça em combinação com diferentes temperaturas e armazenamento? (ii) O crescimento das plantas é afetado pelas diferenças no solo após a passagem do fogo? e (iii) Qual a idade necessária para que as plantas se tornem resilientes à passagem do fogo? Com a crescente demanda de se reestabelecer regimes de queima em áreas protegidas e também de restauração de áreas degradadas (SCHMIDT et al. 2018; BUISSON et al. 2019), faz-se necessário entender como a passagem do fogo influencia o desenvolvimento das plantas e quanto tempo de vida é preciso para garantir a sobrevivência da vegetação pós-fogo. Sabe-se que diversas gramíneas possuem resiliência ao fogo através de estruturas subterrâneas, como rizomas curtos, o que possibilita sua rápida rebrota após a ação do fogo, recompondo áreas queimadas de forma eficaz (COUTINHO, 1990; MIRANDA et al. 2002; HOFFMANN et al. 2012; PILON et al. 2021). No entanto, a idade das plantas pode afetar de forma significativa a sua resiliência ao fogo. Pesquisas indicam que as plantas em crescimento podem ser mais suscetíveis ao fogo, devido ao desenvolvimento reduzido dos sistemas radiculares e à menor capacidade de rebrota (PAUSAS & KEELEY, 2014). Em contrapartida, as plantas já estabelecidas devem ser mais resilientes, seja devido ao acúmulo de reservas subterrâneas ou ao crescimento da espessura dos tecidos de proteção (OVERBECK & PFADENHAUER, 2007).

Dessa maneira, o presente estudo teve como objetivos verificar as respostas de germinação e crescimento de gramíneas nativas do Cerrado, bem como o tempo de vida em meses necessário para que se tornem resilientes ao fogo. Devido à importância das gramíneas nativas para o funcionamento desses ecossistemas abertos e de sua rápida resposta após a passagem do fogo, focamos nossa investigação nessa guilda funcional. Assim, dividimos essa tese em três artigos (capítulos):

Capítulo 1: Interactive effects of smoke, temperature regime, and seed storage on the germination of Cerrado grass species

Neste capítulo investigamos a germinação de 14 espécies de gramíneas nativas do Cerrado submetidas à combinação de diferentes concentrações de água de fumaça (2,5% e 5%), regimes de temperatura (constante de 27 °C e alternada de 30/20 °C), tanto em sementes recém-colhidas quanto armazenadas por 6 meses. Objetivamos avaliar como a fumaça, a temperatura e o armazenamento influenciam a germinação de sementes de gramíneas dormentes e não dormentes, bem como o comportamento de cada espécie.

Capítulo 2: Time since fire and soil depth shapes grass regeneration niche in Cerrado

Neste capítulo investigamos a emergência (porcentagem e tempo médio) e o crescimento (número de perfilhos, massa seca aérea e de raízes) de três gramíneas (*Echinolaena inflexa*, *Loudetiopsis chrysothrix* e *Trachypogon spicatus*) cultivadas em solos coletados em áreas recentemente queimadas e 6 meses após a queima, bem como em solos de áreas adjacentes que não foram queimadas por pelo menos 3 anos. Objetivamos avaliar se o solo após a passagem do fogo altera a emergência e o crescimento das plantas, e quão persistentes os potenciais efeitos encontrados poderiam ser ao longo do tempo. Esse capítulo foi publicado na revista *Plant Ecology* (<https://doi.org/10.1007/s11258-024-01480-z>).

Capítulo 3: How early do Cerrado grasses become fire-resilient? Insights from an ontogenetic experiment

Neste capítulo avaliamos qual é o tempo necessário para que gramíneas nativas do Cerrado se tornem resilientes ao fogo. Para tanto, plantas de *Aristida riparia*, *Loudetiopsis chrysothrix* e *Trachypogon spicatus* foram cultivadas em casa de vegetação, até atingirem 3, 6, 12 e 18 meses de idade. As plantas de diferentes idades foram então submetidas à queima controlada. Após 4 meses da queima, avaliamos a sobrevivência, a rebrota, o número de perfilhos, o número e o comprimento das folhas de cada indivíduo, bem como a biomassa aérea seca.

REFERÊNCIAS

- ABREU, R. C. R. et al. The biodiversity cost of carbon sequestration in tropical savanna. **Science Advances**, v. 3, n. 8, p. e1701284, 2017.
- AIRES, S. S. S.; SATO, M. N.; MIRANDA, H. S. Seed characterization and direct sowing of native grass species as a management tool. **Grass and Forage Science**, v. 69, p. 470-478, 2014.
- ALLEN, S. W. et al. Chemical analysis of ecological materials. **Blackwell Scientific Publications**, Oxford, 1974.
- ALVARES, C. A. et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, p. 711-728, 2013. doi: 10.1127/0941-2948/2013/0507.
- APEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; CARMELLO-GUERREIRO, S. M. **Anatomia Vegetal: 3ª edição**. Viçosa-MG: Editora UFV, 2012. p.305-346.
- ARCHIBALD, S. et al. Biological and geophysical feedbacks with fire in the Earth system. **Environmental Research Letters**, v. 13, n. 3, p. 033003, 2018.
- BAKER, K. S. et al. Dormancy release in Australian fire ephemeral seeds during burial increases germination response to smoke water or heat. **Seed Science Research**, v. 15, n. 4, p. 339-348, 2005.
- BARROS, F. de S. A ação do homem no processo de destruição do cerrado. Trabalho de conclusão de curso — Faculdade Projeção, Taguatinga-DF, 2009.
- BOND, W. J.; MIDGLEY, J. J. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 16, n. 1, p. 45-51, 2001.
- BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. **Mapeamento do uso e cobertura do Cerrado: Projeto Terra Class Cerrado**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 2015.
- BOTHA, M.; ARCHIBALD, S.; GREVE, M. What drives grassland-forest boundaries? Assessing fire and frost effects on tree seedling survival and architecture. **Ecology and Evolution**, v. 10, p. 10719–10734, 2020.

- BUISSON, E. et al. Resilience and restoration of tropical and subtropical grasslands, savannas, and grassy woodlands. **Biological Reviews**, v. 94, n. 2, p. 590–609, 2019.
- BUSTAMANTE, M. M. et al. Toward an integrated monitoring framework to assess the effects of tropical forest degradation and recovery on carbon stocks and biodiversity. **Global Change Biology**, v. 22, n. 1, p. 92-109, 2016.
- CASTRO-NEVES, B. M.; MIRANDA, H. S. Efeitos do fogo no regime térmico do solo de um campo sujo de cerrado. In: Anais do Simpósio: **Impacto das Queimadas sobre os Ecossistemas e Mudanças Globais**, v. 1, p. 20-30, 1996.
- CAVALCANTI, L. D. H. Efeito das cinzas resultantes da queimada sobre a produtividade do estrato herbáceo subarbustivo do Cerrado de Emas. 1978. Tese (Doutorado) — Universidade de São Paulo, São Paulo, 1978.
- CHARLES-DOMINIQUE, T. et al. Bud protection: a key trait for species sorting in a forest-savanna mosaic. **New Phytologist**, v. 207, n. 4, p. 1052–1060, 2015.
- CLARKE, P. J. et al. Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire. **New Phytologist**, v. 197, n. 1, p. 19–35, 2013.
- CLARKE, P. J. et al. A synthesis of postfire recovery traits of woody plants in Australian ecosystems. **Science of the Total Environment**, v. 534, p. 31–42, 2015.
- COMMANDER, L. E. et al. The role of after-ripening in promoting germination of arid zone seeds: a study on six Australian species. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 161, n. 4, p. 411-421, 2009.
- COSTA, B. M. et al. Direct and short-term effects of fire on lizard assemblages from a Neotropical savanna hotspot. **Journal of Herpetology**, v. 47, p. 502–510, 2013. doi: 10.1670/12-043.
- COUTINHO, L. M. O bioma do cerrado. In: KLEIN, A. L. (Ed.). **Eugen Warming e o cerrado brasileiro**. São Paulo: Imprensa Oficial do Estado, 2002. p. 77–92.
- DAIREL, M.; FIDELIS, A. How does fire affect germination of grasses in the Cerrado? **Seed Science Research**, v. 30, n. 4, p. 275-283, 2020.

- COUTINHO, L. M. Fire in the ecology of the Brazilian Cerrado. In: GOLDAMMER, J. G. (Ed.). **Fire in the tropical biota: Ecosystem processes and global changes**. Berlin; Heidelberg: Springer, 1990. p. 82–105.
- FERNANDES, A. F. et al. The effect of fire on seed germination of campo rupestre species in the South American Cerrado. **Plant Ecology**, v. 222, n. 1, p. 45-55, 2021.
- FIDELIS, A. et al. From ashes to flowers: a savanna sedge initiates flowers 24 h after fire. **Ecology**, v. 100, n. 5, p. e02648, 2019.
- 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, 2012.
- FIDELIS, A.; BLANCO, C. Does fire induce flowering in Brazilian subtropical grasslands? **Applied Vegetation Science**, v. 17, n. 4, p. 690–699, 2014.
- FLEMATTI, G. R.; DIXON, K. W.; SMITH, S. M. What are karrikins and how. In: GOTTSBERGER, G.; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. *Life in the cerrado: a south American tropical seasonal ecosystem*. Reta Verlag, 2006.
- HOFFMANN, W. A. Direct and indirect effects of fire on radial growth of cerrado savanna trees. **Journal of Tropical Ecology**, v. 18, p. 137–142, 2002.
- HOFFMANN, W. A. et al. Fuels or microclimate? Understanding the drivers of fire feedbacks at savanna-forest boundaries. **Austral Ecology**, v. 37, n. 6, p. 634–643, 2012.
- HOFFMANN, W. A. et al. Rare frost events reinforce tropical savanna–forest boundaries. **Journal of Ecology**, v. 107, n. 1, p. 468–477, 2019.
- HOFFMANN, W. A.; MOREIRA, A. G. The role of fire in population dynamics of woody plants. In: OLIVEIRA, P. S.; MARQUIS, R. J. (eds.). **The Cerrado of Brazil. Ecology and natural history of a neotropical savanna**. New York: Columbia University Press, 2002. p. 159–177.

- KEELEY, J. E. et al. Past and current human occupation and land-use. In: OLIVEIRA, P. S.; MARQUIS, R. J. (eds.). **The Cerrado of Brazil. Ecology and natural history of a neotropical savanna**. New York: Columbia University Press, 2002. p. 69–88.
- KEELEY, J. E.; PAUSAS, J. G. Evolution of ‘smoke’ induced seed germination in pyroendemic plants. **South African Journal of Botany**, v. 115, p. 251–255, 2018.
- KELLMAN, M. Soil enrichment in tropical savannas trees. **Journal of Ecology**, v. 67, p. 565–577, 1979.
- KOLB, R. M.; PILON, N. A. L.; DURIGAN, G. Factors influencing seed germination in Cerrado grasses. **Acta Botanica Brasilica**, v. 30, n. 1, p. 87–92, 2016.
- LE STRADIC, S. et al. Diversity of germination strategies and seed dormancy in herbaceous species of campo rupestre grasslands. **Austral Ecology**, v. 40, n. 5, p. 537–546, 2015.
- LEHMANN, C. E. R. et al. Functional diversification enabled grassy biomes to fill global climate space. **bioRxiv**, p. 583625, 2019.
- LEHMANN, C. E. R. et al. Deciphering the distribution of the savanna biome. **New Phytologist**, v. 191, p. 197–209, 2011.
- LONG, R. L. et al. Seeds of Brassicaceae weeds have an inherent or inducible response to the germination stimulant karrikinolide. **Annals of Botany**, v. 108, n. 5, p. 933–944, 2011.
- LUDWIG, S. M. et al. Fire severity effects on soil carbon and nutrients and microbial processes in a Siberian larch forest. **Global Change Biology**, v. 24, p. 5841–5852, 2018.
- MARCOS FILHO, J. **Fisiologia de sementes de plantas cultivadas**. 2. ed. Piracicaba: FEALQ, 2015. 659 p.
- MEDEIROS, M. B.; MIRANDA, H. S. Post-fire resprouting and mortality in Cerrado woody plant species over a three-year period. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 65, n. 1, p. 53–68, 2008.

- MENG, Y. et al. Karrikins: regulators involved in phytohormone signaling networks during seed germination and seedling development. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, p. 2021, 2017.
- MIRANDA, H. S. et al. The fire factor. In: OLIVEIRA, P. S.; MARQUIS, R. J. (eds.). **The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna**. New York: Columbia University Press, 2002. p. 51–68.
- MITTERMEIER, R. A. et al. **Hotspots**. Mexico City: CEMEX, 1999.
- MOTTA, G. S. T. et al. Smoke effects on the germination of Cerrado species. **Plant Ecology**, p. 1–9, 2024.
- MUNHOZ, C. B. R.; FELFILI, J. M. Fitossociologia do estrato herbáceo-subarbustivo de uma área de campo sujo no Distrito Federal, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 20, n. 3, p. 671–685, 2006.
- NEWBERRY, B. M. et al. Flammability thresholds or flammability gradients? Determinants of fire across savanna–forest transitions. **New Phytologist**, v. 228, p. 910–921, 2020.
- OLIVEIRA, P. S.; MARQUIS, R. J. (orgs.). **The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna**. Columbia University Press, p. 121-139, 2002.
- OVERBECK, G. E.; PFADENHAUER, J. Adaptive strategies in burned subtropical grassland in southern Brazil. **Flora**, v. 202, p. 27-49, 2007.
- PARR, C. L. et al. Tropical grassy biomes: misunderstood, neglected, and under threat. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 29, n. 4, p. 205-213, 2014.
- PAUSAS, J. G. Bark thickness and fire regime. **Functional Ecology**, v. 29, n. 3, p. 315-327, 2015.
- PAUSAS, J. G. et al. Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. **Trends in Plant Science**, v. 16, n. 8, p. 406–411, 2011.
- PAUSAS, J. G.; KEELEY, J. E. Evolutionary ecology of resprouting and seeding in fire-prone ecosystems. **New Phytologist**, v. 204, n. 1, p. 55-65, 2014.

- PELLEGRINI, A. F. A.; JACKSON, R. B. The long and short of it: a review of the timescales of how fire affects soils using the pulse-press framework. **Advances in Ecological Research**, v. 62, p. 147-171, 2020.
- PELLEGRINI, A. F. A. et al. Fire frequency drives decadal changes in soil carbon and nitrogen and ecosystem productivity. **Nature**, v. 553, p. 194-198, 2018.
- PILON, N. A. L. et al. The diversity of post-fire regeneration strategies in the cerrado ground layer. **Journal of Ecology**, 2021.
- PILON, N. A. L. et al. Native remnants can be sources of plants and topsoil to restore dry and wet cerrado grasslands. **Restoration Ecology**, v. 27, n. 3, p. 569-580, 2019.
- PILON, N. A. L. et al. Quantifying the short-term flowering after fire in some plant communities of a cerrado grassland. **Plant Ecology & Diversity**, v. 11, n. 3, p. 259-266, 2018.
- POORTER, H.; NAGEL, O. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 27, p. 597-607, 2000.
- QUAGGIO, J. A.; RAIJ, B. V. Determinação do pH em cloreto de cálcio e da acidez total. In: RAIJ, B.; ANDRADE, V. J. C.; CANTARELLA, H.; QUAGGIO, J. A. (eds.). **Análise química para avaliação da fertilidade de solos tropicais**. Instituto Agronômico, Campinas, p. 181-188, 2001.
- RAIJ, B. et al. **Análise química de solo para fins de fertilidade**. Fundação Cargill, Campinas, 1987.
- RAMOS, D. M. et al. Fire cues trigger germination and stimulate seedling growth of grass species from Brazilian savannas. **American Journal of Botany**, v. 106, n. 9, p. 1190-1201, 2019.
- RANAL, M. A.; SANTANA, D. G. How and why to measure the germination process? **Revista Brasileira de Botânica**, v. 29, p. 1-11, 2006.

- RHEINHEIMER, D. D. S. et al. Modificações nos atributos químicos de solo sob campo nativo submetido à queima. **Ciência Rural**, v. 33, p. 49-55, 2003.
- SCHMIDT, I. B. et al. Fire management in the Brazilian savanna: First steps and the way forward. **Journal of Applied Ecology**, v. 55, n. 5, p. 2094-2101, 2018.
- SCHOLES, R. J.; ARCHER, S. R. Tree-grass interactions in savannas. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 28, p. 517-544, 1997.
- SIMS, J.; HARBY, V. A. Simplified colorimetric determination of soil organic matter. **Soil Science**, v. 112, p. 137-141, 1971.
- STAVER, A. C.; ARCHIBALD, S.; LEVIN, S. Tree cover in sub-Saharan Africa: rainfall and fire constrain forest and savanna as alternative stable states. **Ecology**, v. 92, n. 5, p. 1063-1072, 2011.
- VELDMAN, J. W. et al. Toward an old-growth concept for grasslands, savannas, and woodlands. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 13, n. 3, p. 154-162, 2015.
- WARD, D. S. et al. The changing radiative forcing of fires: global model estimates for past, present and future. **Atmospheric Chemistry and Physics**, v. 12, p. 10857-10886, 2012.
- WILLIS, A. J.; GROVES, R. H. Temperature and light effects on the germination of seven native forbs. **Australian Journal of Botany**, v. 39, p. 219-228, 1991.
- ZIRONDI, H.; OOI, M, K. J.; FIDELIS, A. Fire-triggered flowering is the dominant post-fire strategy in a tropical savanna. **Journal of Vegetation Science**, v. 32, n. 2, p. e12995, 2021.

428 **Considerações finais**

429

430 Os experimentos realizados nesta pesquisa evidenciaram como o fogo atua como elemento
431 crucial para a regeneração, o desenvolvimento e a adaptação das gramíneas nativas do Cerrado em
432 diferentes fases de seu ciclo de vida. Ao abordar desde a germinação promovida pela fumaça,
433 passando pelos efeitos do solo queimado no crescimento inicial, até a aquisição gradual de
434 resiliência em plantas jovens expostas ao fogo, este estudo oferece contribuição importante para o
435 entendimento dos mecanismos ecológicos que permitem o recrutamento e a persistência de
436 gramíneas em ambientes afetados por distúrbios frequentes.

437 Os experimentos de germinação mostraram que a fumaça resultante da queima de biomassa
438 vegetal atua estimulando a germinação das sementes dormentes, aumentando a taxa de germinação
439 e diminuindo o tempo médio de germinação. Por outro lado, espécies com sementes não dormentes
440 mostraram respostas mais variáveis, sendo em geral não responsivas. Além disso, a resposta das
441 sementes foi influenciada pelas condições de temperatura e pelo armazenamento, evidenciando que
442 os efeitos da fumaça não são universais, mas sim resultado de interações complexas entre fatores
443 ambientais e particularidades de cada espécie.

444 Na fase seguinte do ciclo de vida das gramíneas, observamos que solos que haviam sido
445 queimados recentemente contribuíram para a emergência e o crescimento das plantas, resultando
446 em aumento na biomassa tanto da parte aérea quanto das raízes, além de estimular a produção de
447 perfilhos. Contudo, esses efeitos foram efêmeros, tendendo a se neutralizar cerca de 6 meses após a
448 passagem do fogo. Esses achados corroboram a ideia de que a janela de oportunidade para o
449 recrutamento de gramíneas é restrita e está intimamente ligada ao momento da perturbação.

450 Por fim, os experimentos realizados com plantas jovens revelaram que a resiliência ao fogo,
451 definida como a habilidade de sobreviver e rebrotar após um incêndio, depende da idade da planta,
452 da espécie e da época do ano. Espécies como *Trachypogon spicatus* e *Aristida riparia* demonstraram

453 maior resiliência ao fogo em relação a *Loudetiopsis chrysothrix*, mesmo em fases iniciais (com 3
454 meses de idade). A diferença entre espécies na resiliência tem consequências diretas na formação
455 de comunidades após incêndios e nas estratégias de recuperação ecológica.

456 Os achados desta tese, em conjunto, destacam a relevância do fogo como filtro abiótico no
457 Cerrado, atuando desde a germinação até a formação do banco de plântulas e a manutenção de
458 indivíduos jovens. Assim, a incorporação do conhecimento sobre a resposta das gramíneas ao fogo
459 ao longo de seus estágios ontogenéticos é fundamental para o manejo do fogo e para o sucesso de
460 programas de restauração ecológica baseados em semeadura direta.