

RESSALVA

Atendendo solicitação da autora, o texto completo desta tese será disponibilizado somente a partir de 28/05/2025.

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

**SELECIONANDO ESTRATÉGIAS ECOFISIOLÓGICAS EM
ESPÉCIES DO CERRADO: UMA ABORDAGEM UTILIZANDO
AUSÊNCIA E PRESENÇA DE DISTÚRBIO**

ARIADNE CRISTINA DE ANTONIO

**Rio Claro – SP
2024**

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

**SELECIONANDO ESTRATÉGIAS ECOFISIOLÓGICAS EM
ESPÉCIES DO CERRADO: UMA ABORDAGEM UTILIZANDO
AUSÊNCIA E PRESENÇA DE DISTÚRPIO**

ARIADNE CRISTINA DE ANTONIO

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Biologia Vegetal.
Orientador: Dr.Davi Rodrigo Rossatto

**Rio Claro – SP
2024**

A635s Antonio, Ariadne Cristina De
Selecionando estratégias ecofisiológicas em espécies do cerrado: :
uma abordagem utilizando ausência e presença de distúrbio / Ariadne
Cristina De Antonio. -- Rio Claro, 2024
108 p. : tabs., fotos

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (UNESP),
Instituto de Biociências, Rio Claro
Orientador: Davi Rodrigo Rossatto

1. Ecofisiologia Vegetal. 2. Fenologia Vegetal. 3. Distúrbios. 4.
Fogo no cerrado. I. Título.

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

Essa ficha não pode ser modificada.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: Selecionando estratégias ecofisiológicas em espécies do cerrado: uma abordagem utilizando ausência e presença de distúrbio

AUTORA: ARIADNE CRISTINA DE ANTONIO

ORIENTADOR: DAVI RODRIGO ROSSATTO

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



DAVI RODRIGO ROSSATTO
Data: 12/06/2024 11:00:11-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Dr. DAVI RODRIGO ROSSATTO (Participação Virtual)
Departamento de Biologia / FCAV UNESP Jaboticabal

Documento assinado digitalmente



ROSANA MARTA KOLB
Data: 03/06/2024 16:41:52-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Profa. Dra. ROSANA MARTA KOLB (Participação Virtual)
Departamento de Ciências Biológicas / UNESP/FCL - Assis/SP

Documento assinado digitalmente



MARINA CORREA SCALON
Data: 03/06/2024 08:59:18-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof.^a Dr.^a MARINA CORREA SCALON (Participação Virtual)
Bolsista PNPD do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal do Paraná / Universidade Federal do Paraná


Prof. Dr. WILLIAM ARTHUR HOFFMANN (Participação Virtual)
Department of Plant and Microbial Biology / North Carolina State University

Profa. Dra. KLÉCIA GILI MASSI (Participação Virtual)
Departamento de Engenharia Ambiental / Instituto de Ciencia e Tecnologia do Campus de Sao Jose dos Campos/UNESP

Documento assinado digitalmente



KLÉCIA GILI MASSI
Data: 29/05/2024 19:29:38-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Rio Claro, 28 de maio de 2024

Agradecimentos

Iniciei meu doutorado poucos dias antes de uma pandemia transformar nossas vidas de maneira inesperada. Tudo mudou, incluindo alguns planos para esta tese. Vivemos momentos que jamais esqueceremos como humanidade. Graças a Deus, à ciência e aos pesquisadores que dedicaram seus dias a encontrar a vacina para o COVID-19, chegamos até aqui. Sou imensamente grata por estar viva e por poder concluir este doutorado.

Aos meus pais, obrigada por serem meu porto seguro. Saber que temos para onde voltar é um privilégio e uma bênção. Agradeço por serem meus amigos e meus maiores apoiadores. Tudo o que sou, devo a vocês!

Ao meu companheiro de vida, noivo e futuro marido, obrigada por estar sempre ao meu lado, até mesmo nas coletas de campo, e por me enxergar de uma maneira que muitas vezes não consigo ver. Obrigada por me incentivar e motivar a ser melhor a cada dia, e por compartilhar a vida e os sonhos comigo!

À minha família – tios, primos – obrigada, por estarem presentes na minha vida e por todos os momentos compartilhados. Sou grata por tê-los ao meu lado. Às minhas amigas e amigos, obrigada por tornarem o caminho mais fácil e a vida mais alegre com sua presença e apoio. As risadas e momentos compartilhados foram essenciais para manter os pés no chão e seguir em frente.

À Roseli obrigada pelo carinho durante o mês que passamos juntas e pela dedicação na produção das lâminas anatômicas, que foram fundamentais para este trabalho. Mariana Aragão, obrigada pela ajuda nas coletas de campo e pelas risadas, que tornaram tudo mais leve!

Ao meu orientador, obrigada pelo voto de confiança, desde o mestrado até agora, pelos ensinamentos e apoio contínuo ao longo desta jornada acadêmica.

Agradeço ao Prof. Rogério Costa e ao LABCAM por disponibilizarem os microscópios para a produção das fotos das lâminas anatômicas.

A todos que me auxiliaram de alguma maneira durante estes quatro anos e que, de alguma forma, fizeram parte desta pesquisa, muito obrigada!

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

Por fim, agradeço à vida pela oportunidade de vivê-la.

Resumo

O Cerrado, uma das savanas mais biodiversas do mundo, enfrenta frequentemente distúrbios naturais como o fogo, que são cruciais na modelagem da composição e das estratégias ecofisiológicas de sua flora. Esses eventos não apenas influenciam a diversidade de espécies, mas também promovem a seleção de adaptações específicas que permitem às plantas sobreviver e prosperar em condições ambientais adversas. Compreender essas adaptações é essencial para prever como essas comunidades responderão às mudanças climáticas e aos métodos de gestão do fogo. Esta tese investiga as respostas fenológicas, anatômicas e fisiológicas das espécies do Cerrado em face ao regime de fogo anual e à ausência de fogo, explorando como essas respostas afetam a capacidade de recuperação e adaptação das plantas. Os objetivos específicos incluem avaliar as respostas fenológicas das comunidades vegetais à exposição ao fogo frequente, examinar as adaptações na morfologia e anatomia foliar, e investigar as adaptações fisiológicas e nutricionais das espécies em resposta à presença e ausência de fogo. As hipóteses testadas foram que: (1) espécies em áreas frequentemente queimadas apresentariam fenofases antecipadas devido a alterações no microclima e na disponibilidade de recursos após o fogo; (2) a exposição contínua ao fogo levaria ao desenvolvimento de características foliares mesomórficas, refletindo uma estratégia de mais aquisitiva de recursos; (3) espécies em áreas queimadas mostrariam maior eficiência fotossintética e concentração de nutrientes foliares, demonstrando adaptações das plantas para maximizar a captação de luz e nutrientes em ambientes perturbados. No Capítulo I, verificou-se que o fogo não alterou a fenologia das espécies expostas ao fogo frequente. No Capítulo II, constatou-se que, apesar de não haver diferenças significativas na maioria dos atributos foliares examinados entre as parcelas queimadas e não queimadas, a exposição anual ao fogo parece induzir o desenvolvimento de características mesomórficas, como uma maior área foliar específica. No Capítulo III, as áreas queimadas apresentaram maior concentração de fósforo no solo, enquanto as folhas apresentaram maior concentração de potássio. Além disso, houve um aumento significativo das taxas de troca gasosa, refletindo adaptações das plantas para maximizar a absorção de recursos em ambientes com alta disponibilidade de nutrientes pós-distúrbio. Os resultados desta pesquisa destacam a resiliência e a capacidade de adaptação das espécies do Cerrado a distúrbios recorrentes, como o fogo, mostrando poucas mudanças nos atributos foliares em regimes de fogo anuais e pouco intensos.

Palavras – chave: distúrbios de fogo; adaptações ecofisiológicas, fenologia vegetal, anatomia foliar, trocas gasosas.

Abstract

The Cerrado, one of the most biodiverse savannas in the world, frequently experiences natural disturbances such as fire, which play a crucial role in shaping the composition and ecophysiological strategies of its flora. These events not only impact species diversity but also drive the selection of specific adaptations that enable plants to survive and thrive in challenging environmental conditions. Understanding these adaptations is essential for predicting how these communities will respond to climate change and fire management practices. This thesis investigates the phenological, anatomical, and physiological responses of Cerrado species to annual fire regimes and the absence of fire, exploring how these responses influence the plants' recovery and adaptation capabilities. The specific objectives include evaluating the phenological responses of plant communities to frequent fire exposure, examining adaptations in leaf morphology and anatomy, and investigating the physiological and nutritional adaptations of species in response to fire presence or absence. The tested hypotheses were: (1) species in frequently burned areas would exhibit advanced phenophases due to changes in microclimate and resource availability after fire; (2) repeated fire exposure would lead to the development of mesomorphic leaf characteristics, reflecting a resource acquisition strategy; (3) species in burned areas would exhibit higher photosynthetic efficiency and foliar nutrient concentration, demonstrating plant adaptations to maximize light and nutrient capture in disturbed environments. In Chapter I, it was found that fire did not alter the phenology of species exposed to frequent fire. In Chapter II, it was observed that, despite no significant differences in most leaf attributes examined between burned and unburned treatments, annual fire exposure appears to induce the development of mesomorphic characteristics, such as a higher specific leaf area. In Chapter III, burned areas had higher phosphorus concentrations in the soil, while leaves showed higher potassium concentrations. Additionally, there was a significant increase in gas exchange rates, reflecting plant adaptations to maximize resource absorption in environments with high nutrient availability post-disturbance. The results of this research highlight the resilience and adaptability of Cerrado species to recurring disturbances such as fire, showing minimal changes in leaf attributes in annual and low-intensity fire regimes.

Key words: fire disturbance, ecophysiological adaptations, plant phenology, leaf anatomy, gas exchange.

Sumário

1. Introdução Geral.....	8
2. Objetivos.....	11
3. Hipóteses.....	12
4. Referências.....	16

Chapter I

5. Introduction.....	24
6. Materials and Methods.....	26
6.1 Study site and species selections.....	26
6.2 Data collection.....	27
6.3 Phenology, Shoot Growth and Leaf Longevity.....	28
6.4 Statistical analysis.....	32
7. Results.....	33
8. Discussion.....	42
9. Conclusion.....	45
10. References.....	46

Chapter II

11. Introduction.....	55
12. Materials and Methods.....	58
12.1 Study site.....	58
12.2 Data Collection and Species Selection.....	58
12.3 Morpho-Anatomical traits.....	60
12.4 Statistical analysis.....	61
13. Results.....	62
14. Discussion.....	70
15. Conclusion.....	73
16. References.....	74
17. Supplementary material.....	80

Chapter III

18. Introduction.....	85
19. Materials and Methods.....	88
19.1 Study site.....	88
19.2 Experimental Design.....	88
19.3 Species Selection.....	88
19.4 Gas exchange and nutrient utilization.....	89
19.5 Soil Properties and Canopy Cover.....	90
19.6 Statistical Analysis.....	91
20. Results.....	92
21. Discussion.....	97
22. Conclusion.....	100
23. References.	101
24. Conclusão geral	107

1.Introdução geral

As comunidades naturais estão sujeitas a fatores ambientais influenciadores que podem moldar não só a composição de espécies, como também selecionar estratégias ecofisiológicas (fenológicas, anatômicas e fisiológicas) ocorrentes em determinado local (Chapin et al., 1987; Lambers et al., 2008). Dentre os fatores influenciadores mais importantes encontram-se os distúrbios. White & Pickett (1985) definem distúrbio como “*qualquer evento relativamente discreto no tempo que modifique a estrutura das comunidades e ecossistemas e a disponibilidade de recursos, substrato ou o ambiente físico*”. Nesta definição, distúrbios podem ser caracterizados pela sua distribuição espacial, sua frequência e seu intervalo de retorno. Nos ecossistemas terrestres, erupções vulcânicas, queimadas, tempestades e alagamentos podem ser considerados distúrbios, pois são capazes de alterar aspectos estruturais dos ecossistemas, e removem a biomassa aérea das plantas, modificando disponibilidade de recursos e aspectos ambientais, como a disponibilidade de luz, de nutrientes e as temperaturas (Turner & Dale 1998; Scalon & Rossatto 2021).

Na América do Sul, sistemas tropicais e subtropicais estão sujeitos a distúrbios frequentes, caso dos ambientes savânicos, que estão representados no Cerrado brasileiro: um conjunto de fisionomias campestres, savânicas e florestais, onde destacam-se as formações savânicas, como o cerrado *sensu stricto* (também chamado de cerrado típico) (Coutinho 1982), um dos tipos fisionômicos do Cerrado mais dominantes e mais comumente presente em toda a extensão territorial do bioma (Ribeiro & Walter 2008). Neste tipo vegetacional pode ser encontrada uma grande diversidade de espécies vegetais (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006; Simon et al., 2009), que compõe desde um estrato herbáceo-arbustivo dominante, até um estrato arbóreo que é mais esparsa (Oliveira-Filho & Ratter 2002). Nestes ambientes savânicos, a presença do fogo promove a estruturação de comunidades em termos de espécies, selecionando determinadas características para persistir sob este evento (Bond et al., 2004; Bond & Keeley 2005; Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006; Abreu et al., 2017; Fidelis 2020).

Para as espécies vegetais de cerrado típico, foi demonstrada a existência de características morfofisiológicas envolvendo estratégias de resistência, regeneração e sobrevivência para lidar com a perda da biomassa causada pela frequente passagem do fogo (Coutinho 2002; Hoffmann et al., 2009). Estas estratégias podem variar desde gemas protegidas; casca espessa que atua como isolante térmico dos tecidos vivos; rebrotas vigorosas em curto espaço de tempo; sistemas subterrâneos bem desenvolvidos, e até a presença de folhas escleromórficas,

que possuem características específicas para realizar altas taxas fotossintéticas, com forte controle estomático, em solos de baixa concentração mineral (Hoffmann et al., 2009; Hoffmann et al., 2012; Rossatto et al., 2013; Scalon et al., 2020; Wigley et al., 2020; Chiminazzo et al., 2021). Adicionalmente, ajustes fenológicos são importantes para a persistência sobre eventos de distúrbios, como por exemplo, a rápida produção e expansão de folhas novas durante o período seco para aproveitar as altas disponibilidades de recursos durante a estação chuvosa (Rossatto et al. 2009; Rossatto 2013; Massi et al., 2017).

A presença de uma casca espessa no tronco e nos ramos das espécies arbóreas permite isolar termicamente as gemas de crescimento vegetativo, de modo que as altas temperaturas do fogo não matem os meristemas e as plantas possam brotar rapidamente após a passagem do fogo (Vines 1968; Gignoux et al., 1997; Clarke et al., 2013; Pausas 2015; Rosell 2016; Massi & Franco 2016). O rebrotamento acima do solo também é comum para espécies não arbóreas, e funciona como outra estratégia para crescer rapidamente após a passagem do fogo e recuperar a biomassa aérea perdida, em caso de mortalidade do ramo (Hoffmann et al. 2009; Chiminazzo et al., 2021; 2023;). Isto só é possível devido à presença de sistemas subterrâneos bem desenvolvidos, os quais armazenam carboidratos oriundos das folhas, que possuem alta taxa fotossintética durante a estação chuvosa (Franco et al., 2005; Rossatto et al., 2013; Rossatto & Franco 2017; de Moraes et al., 2016), fornecendo nutrientes e carbono para a rebrota vigorosa (de Moraes et al. 2016, Silva & Rossatto 2019). Assim, estas reservas de carbono, aliadas a disponibilidade de nutrientes no solo, permitem uma rebrota vigorosa (Hoffmann et al., 2009), que possivelmente está associada a produção de folhas com estratégias aquisitivas para repor o carbono e os nutrientes perdidos pela queima da biomassa aérea pré-existente (Silva & Rossatto 2019).

Distúrbios como o fogo podem afetar a disponibilidade de recursos e consequentemente, a formação de novas folhas e de estruturas foliares diferenciadas, já que as folhas são estruturas extremamente plásticas, respondendo a uma série de fatores ambientais, como disponibilidade de água e nutrientes (Junior et al., 2013; Scoffoni et al., 2015). Acredita-se que ambientes expostos a distúrbios como o fogo irão selecionar espécies com estratégias diferentes daquelas que ocorrem em ambientes onde a disponibilidade de recursos e condições ambientais são mais estáveis (Scalon & Rossatto 2021). Deste modo, dependendo das características do ambiente as espécies tendem a possuir estratégias aquisitivas ou conservativas (Díaz et al., 2016). A ideia de colocar as estratégias das folhas dentro de um espectro, entre folhas de espécies com estratégias conservativas e aquisitivas, surgiu a partir de alguns estudos publicados por Ian Wright e colaboradores. Esses estudos propuseram o conceito do espectro

econômico das folhas, que descreve uma gama contínua de estratégias de alocação de recursos foliares (Wright et al., 2001; Wright et al., 2004). Nestes estudos foram analisados dados de taxas fotossintéticas, área foliar específica e teores de N e P foliares para espécies de todo o mundo. Este conceito foi aprimorado por uma série de pesquisadores (ver por exemplo Poorter & Bongers 2006; Wigley et al. 2016; Maracahipes et al., 2018; Pellegrini et al., 2023).

Folhas com atributos aquisitivos são selecionadas em ambientes com alta disponibilidade de recurso, ou seja, plantas com estratégia aquisitiva terão um alto valor de área foliar específica, alto teor de nitrogênio e fósforo na folha e elevadas taxas fotossintéticas, além de possuírem, rápido crescimento e grande utilização de recursos, tudo isso ligado a uma grande produção de folhas de curta duração (Wright et al., 2004; Díaz et al., 2016; Maracahipes et al., 2018). Em contraste, plantas com uma estratégia conservativa terão suas características funcionais selecionadas em situações com baixa capacidade de recursos e baixa capacidade de crescimento, assim apresentarão: baixa produção de folhas, baixa área foliar específica, baixos teores de nitrogênio e fósforo nas folhas e baixa taxa fotossintética, porém com longa longevidade foliar (Reich et al., 1995). Distúrbios podem direcionar a seleção de estratégias funcionais conservativas e aquisitivas em ecossistemas, sendo poucos trabalhos citando os efeitos dos distúrbios, especialmente o fogo, nas estratégias morfoanatômicas e de trocas gasosas foliares (Ackerly 2004; Pakemann et al. 2011; de Bello et al. 2013, Scalón & Rossatto 2021).

Considerando-se o fogo, alguns trabalhos demonstram o aumento substancial de nutrientes no solo quando este evento ocorre com certa frequência, e numa escala de curto prazo (da Silva & Batalha 2008; Miranda et al., 2009; Pivello et al. 2010; de Souza et al., 2016), podendo assim impactar a disponibilidade de recursos para formação de folhas. Em geral, eventos de fogo ao final da estação seca são seguidos das primeiras chuvas, o que disponibiliza grande quantidade de nutrientes para as plantas que tem padrões fenológicos vegetativos (especialmente produção de folhas) associados exatamente a esta época do ano (Rossatto 2013). A fenologia é um evento muito importante no ciclo de vida de uma planta e mudanças nos eventos fenológicos das plantas têm sido apontadas como indicadores de mudanças climáticas (Rodríguez et al., 2014), somado a isso, a frequência e a intensidade do fogo são altamente sensíveis às condições meteorológicas e provavelmente tem uma resposta rápida às mudanças climáticas (Hoffmann et al., 2003).

As respostas de crescimento das árvores (rebrotas e sobrevivência) e seus efeitos nas comunidades frente ao fogo são bem citadas na literatura (Hoffmann et al., 2009; Hoffmann et al. 2012; Charles – Dominique et al., 2015), recentemente alguns trabalhos também vem

avaliando os efeitos do fogo na vegetação herbácea e arbustiva (Durigan et al. 2020; Dairel & Fidelis, 2020; Pilon et al., 2021; Rodrigues et al. 2021,2022) entretanto, os aspectos ecofisiológicos relacionados com trocas gasosas e nutrição mineral e aspectos relacionados a fenologia e anatomia ecológica são raramente abordados para os diversos grupos funcionais de plantas das savanas tropicais considerando-se os efeitos causados pela frequência do fogo (de Souza et al. 2016), apesar de seu grande efeito na captação de recursos e consequentemente no funcionamento dos ecossistemas (estoques e processos de troca de carbono). Desta maneira, termos a compreensão das respostas funcionais foliares em plantas de diferentes formas de crescimento na presença e ausência de distúrbios é crucial num cenário de mudanças climáticas globais (Franco et al. 2014).

4.Referências

- Abreu, R.C., 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(8), e1701284. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1701284>
- Ackerly, D. (2004). Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs*, 74(1), 25-44. <https://doi.org/10.1890/03-4022>
- Bond, W.J., Woodward, F.I., & Midgley, G.F. (2004). The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phytologist*, 165(2), 525–538. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01252.x>
- Bond, W.J., & Keeley, J.E. (2005). Fire as a global “herbivore”: The ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(7), 387–394. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.04.025>
- Charles-Dominique, T., Beckett, H., Midgley, G.F., & Bond, W.J. (2015). Bud protection: A key trait for species sorting in a forest-savanna mosaic. *New Phytologist*, 207(4), 1052–1060. <https://doi.org/10.1111/nph.13406>
- Chapin, F.S., Bloom, A.J., Field, C.B., & Waring, R.H. (1987). Plant responses to multiple environmental factors. *Bioscience*, 37(1), 49-57. <https://doi.org/10.2307/1310177>
- 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. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13907>
- 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*, 306, 152350. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2023.152350>
- 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(1), 19–35. <https://doi.org/10.1111/nph.12001>
- Coutinho, L.M. (1982). Ecological effects of fire in Brazilian cerrado. In: Ecology of tropical savannas. Berlin, Heidelberg: *Springer*, pp. 273–291.
- Coutinho, L.M. (2002). O Bioma Cerrado. In A.L. Klein (Org.), Eugen Warming e o cerrado brasileiro: Um século depois (pp. 273-291). São Paulo: *UNESP, Imprensa Oficial do Estado*.
- Dairel, M., & Fidelis, A. (2020). How does fire affect germination of grasses in the Cerrado? *Seed Science Research*, 30(4), 275–283. <https://doi.org/10.1017/S0960258520000094>

- da Silva, D.M., & Batalha, M.A. (2008). Soil–vegetation relationships in cerrados under different fire frequencies. *Plant and Soil*, 311(1-2), 87-96. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9651-5>
- de Antonio, A.C., Scalon, M.C., & Rossatto, D.R. (2023). Leaf size and thickness are related to frost damage in ground layer species of Neotropical savannas. *Flora*, 299, 152208. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2022.152208>
- de Bello, F., Vandewalle, M., Reitalu, T., Lepš, J., Prentice, H.C., Lavorel, S., & Sykes, M.T. (2013). Evidence for scale-and disturbance-dependent trait assembly patterns in dry semi-natural grasslands. *Journal of Ecology*, 101(5), 1237-1244. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12133>
- de Moraes, M.G., de Carvalho, M.A.M., Franco, A.C., Pollock, C.J., & Figueiredo-Ribeiro, R.D.C.L. (2016). Fire and drought: Soluble carbohydrate storage and survival mechanisms in herbaceous plants from the Cerrado. *BioScience*, 66, 107–117. <https://doi.org/10.1093/biosci/biv178>
- de Souza, M.C., Rossatto, D.R., Cook, G.D., Fujinuma, R., Menzies, N.W., Morellato, L.P.C., & Habermann, G. (2016). Mineral nutrition and specific leaf area of plants under contrasting long-term fire frequencies: A case study in a mesic savanna in Australia. *Trees*, 30(1), 329-335. <https://doi.org/10.1007/s00468-015-1285-1>
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J.H., Wright, I.J., Lavorel, S., Dray, S., & Garnier, E. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529(7585), 167. <https://doi.org/10.1038/nature16489>
- Durigan, G., Pilon, N., Abreu, R., Hoffmann, W., Martins, M., Fiorillo, B., Antunes, A., Carmignotto, A., Maravalhas, J., Vieira, J., & Vasconcelos, H. (2020). No net loss of species diversity after prescribed fires in the Brazilian savanna. *Frontiers in Forests and Global Change*, 3, 1-15. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2020.00013>
- Fidelis, A. (2020). Is fire always the “bad guy”? *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 268(May), 151611. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2020.151611>
- Franco, A.C., Bustamante, M., Caldas, L.S., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Kozovits, A.R., Rundel, P., & Coradin, V.T.R. (2005). Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees*, 19, 326-335. <https://doi.org/10.1007/s00468-004-0394-z>
- Franco, A.C., Rossatto, D.R., Silva, L.C.R., & Ferreira, C.S. (2014). Cerrado vegetation and global change: The role of functional types, resource availability and disturbance in regulating plant community responses to rising CO² levels and climate warming. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 26(1), 19-38. doi 10.1007/s40626-014-0002-6
- Gignoux, J., Clobert, J., & Menaut, J. (1997). Alternative fire resistance strategies in savanna trees. *Oecologia*, 110, 576-583. <https://doi.org/10.1007/s004420050198>

Gottsberger, G., & Silberbauer-Gottsberger, I. (2006). Life in the cerrado: A South American tropical seasonal ecosystem. Vol I *Origin, Structure, Dynamics and Plant use*. Ulm: Reta Verlag.

Hoffmann, W.A., & Solbrig, O.T. (2003). The role of topkill in the differential response of savanna woody species to fire. *Forest Ecology and Management*, 180(1-3), 273–286. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00566-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00566-2)

Hoffmann, W.A., da Silva, E.R., Machado, G.C., Bucci, S.J., Scholz, F.G., Goldstein, G., & Meinzer, F.C. (2005). Seasonal leaf dynamics across a tree density gradient in a Brazilian savanna. *Oecologia*, 145(2), 306-315. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0110-8>

Hoffmann, W.A., Adasme, R., Haridasan, M., Carvalho, M.T., Geiger, E.L., Pereira, M.A., & Franco, A.C. (2009). Tree topkill, not mortality, governs the dynamics of savanna–forest boundaries under frequent fire in central Brazil. *Ecology*, 90(5), 1326-1337. <https://doi.org/10.1890/08-0741.1>

Hoffmann, W.A., Geiger, E.L., Gotsch, S.G., Rossatto, D.R., Silva, L.C., 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(7), 759-768. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01789.x>

Junior, J.J.D.M.S., Rossatto, D.R., Kolb, R.M., & Bruno, O.M. (2013). A computer vision approach to quantify leaf anatomical plasticity: A case study on *Gochnatia polymorpha* (Less.) Cabrera. *Ecological Informatics*, 15, 34-43. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2013.02.007>

Lambers, H., Chapin, F.S., & Pons, T.L. (2008). Plant physiological ecology. *Springer*, New York, NY. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-78341-3>

Maracahipes, L., Carlucci, M.B., Lenza, E., Marimon, B.S., Marimon, B.H., Guimarães, F.A.G., & Cianciaruso, M.V. (2018). How to live in contrasting habitats? Acquisitive and conservative strategies emerge at inter- and intraspecific levels in savanna and forest woody plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 34, 10-21. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2018.07.006>

Massi, K.G. & Franco, A.C. (2016). How does resprouting response differ among three species of savanna trees and in relation to plant size? *Acta Botanica Brasilica* - 30(4): 693-699. doi: 10.1590/0102-33062016abb0264

Massi, K.G., Eugênio, C.U.O., and Franco, A.C. (2017). Post-fire reproduction of herbs at a savanna-gallery forest boundary in Distrito Federal, Brazil. *Braz. J. Biol.* 77 (4), 876-886. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.06416>

Miranda, H.S., Sato, M.N., Neto, W.N., & Aires, F.S. (2009). Fires in the cerrado, the Brazilian savanna. In: Tropical Fire Ecology (pp. 427-450). Berlin, Heidelberg: *Springer*. https://doi.org/10.1007/978-3-540-77381-8_14

Oliveira-Filho, A.T., & Ratter, J.A. (2002). Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado Biome. In P.S. Oliveira & R.J. Marquis (Eds.), *The Cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a neotropical savanna* (pp. 91-120). *New York: Columbia University Press.*

Pakemann, R.J., Lennon, J.J., & Brooker, R.W. (2011). Trait assembly in plant assemblages and its modulation by productivity and disturbance. *Oecologia*, 167(1), 209-218. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1980-6>

Pausas, J. (2015). Bark thickness and fire regime. *Functional Ecology*, 29(3), 315-327. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12372>

Pellegrini, A.F.A., Anderegg, L., Pinto-Ledezma, J.N., Cavender-Bares, J., Hobbie, S.E., & Reich, P.B. (2023). Consistent physiological, ecological and evolutionary effects of fire regime on conservative leaf economics strategies in plant communities. *Ecology Letters*, 26(3), 597–608. <https://doi.org/10.1111/ele.14182>

Pilon, N.A.L., Durigan, G., Rickenback, J., Pennington, R.T., Dexter, K.G., Hoffmann, W.A., Abreu, R.C.R., & Lehmann, C.E.R. (2021). Shade alters savanna grass layer structure and function along a gradient of canopy cover. *Journal of Vegetation Science*, 32(1). <https://doi.org/10.1111/jvs.12959>

Pivello, V.R., Oliveras, I., Miranda, H.S., Haridasan, M., Sato, M.N., & Meirelles, S.T. (2010). Effect of fires on soil nutrient availability in an open savanna in Central Brazil. *Plant and Soil*, 337(1-2), 111-123. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0508-x>

Poorter, L., & Bongers, F. (2006). Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 87(7), 1733-1743. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1733:LTAGPO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1733:LTAGPO]2.0.CO;2)

Reich, P. B. (1995). Phenology of tropical forests: patterns, causes and consequences. *Canadian Journal of Botany*, 73, 164-174. <https://doi.org/10.1139/b95-020>

Ribeiro, J.F. & Walter, B.M.T. (2008). As principais fisionomias do bioma Cerrado. In: S.M. Sano, S.P. Almeida and J.F. Ribeiro, eds. *Cerrado: ecologia e flora*. Brasília: *Embrapa Informação Tecnológica*, pp. 151-199.

Rodrigues, C.A., Zironi, H.L., & Fidelis, A. (2021). Fire frequency affects fire behavior in open savannas of the Cerrado. *Forest Ecology and Management*, 482. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118850>

Rodrigues, C.A., & Fidelis, A. (2022). Should we burn the Cerrado? Effects of fire frequency on open savanna plant communities. *Journal of Vegetation Science*, 33(6). <https://doi.org/10.1111/jvs.13159>

Rodriguez, H.G., Maiti, R., & Sarkar, N.C. (2014). Phenology of woody species: A review. *International Journal of Bio-Resource and Stress Management*, 5(3), 436. <https://doi.org/10.5958/0976-4038.2014.00595.8>

Rosell, J.A. (2016). Bark thickness across the angiosperms: More than just fire. *New Phytologist*, 211(1), 90–102. <https://doi.org/10.1111/nph.13889>

- Rossatto, D.R., Hoffmann, W.A., & Franco, A.C. (2009). Differences in growth patterns between co-occurring forest and savanna trees affect the forest–savanna boundary. *Functional Ecology*, 23, 689–698. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01568.x>
- Rossatto, D.R., Hoffmann, W.A., Silva, L.C.R., Haridasan, M., Sternberg, L.S., & Franco, A.C. (2013). Seasonal variation in leaf traits between congeneric savanna and forest trees in Central Brazil: Implications for forest expansion into savanna. *Trees*, 27(4), 1139–1150. <https://doi.org/10.1007/s00468-013-0864-2>
- Rossatto, D.R., & Franco, A.C. (2017). Expanding our understanding of leaf functional syndromes in savanna systems: The role of plant growth form. *Oecologia*, 183(4), 953–962. doi: 10.1007/s00442-017-3815-6
- Scalon, M.C., Domingos, F.M.C.B., Cruz, W.J.A.da, Júnior, B.H.M., Marimon, B.S., Oliveras, I., (2020). Diversity of functional trade-offs enhances survival after fire in Neotropical savanna species. *J. Veg. Sci.* 31, 139–150. <https://doi.org/10.1111/jvs.12823>
- Scalon, M. C., and Rossatto, D. R. (2021). Ground layer Cerrado plants sustain higher maximum photosynthetic rates after medium-term fire events. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 285. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151962>
- Scoffoni C., Kunkle J., Pasquet-Kok J., Vuong C., Patel A.J., Montgomery R.A., Givnish T.J., and Sack L. (2015). Light-induced plasticity in leaf hydraulics, venation, anatomy, and gas exchange in ecologically diverse Hawaiian lobeliads. *New Phytologist*. 207(1), 43–58. doi: 10.1111/nph.13346.
- Silva, B.H.P., & Rossatto, D.R. (2019). Are underground organs able to store water and nutrients? A study case in non-arboreal species from the Brazilian Cerrado. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 31(3), 413–421. <https://doi.org/10.1007/s40626-019-00155-9>
- Simon, M.F., Grether, R., de Queiroz, L.P., Skema, C., Pennington, R.T., Hughes, C.E., & Queiroz, L.P. (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. <https://doi.org/10.1073/pnas.0903410106>
- Turner, M.G., & Dale, V.G. (1998). Comparing large, infrequent disturbances: What have we learned? *Ecosystems*, 1, 493–496. <https://doi.org/10.1007/s100219900045>
- Vines, R.G. (1968). Heat transfer through bark and the resistance of trees to fire. *Australian Journal of Botany*, 16, 499–514. <https://doi.org/10.1071/BT9680499>
- White, P.S., & Pickett, S.T.A. (1985). Natural disturbance and patch dynamics: An introduction. In S.T.A. Pickett & P.S. White (Eds.), *The ecology of natural disturbance and patch dynamics* (pp. 3–13). New York: Academic.
- Wigley, B.J., Slingsby, J.A., Díaz, S., Bond, W.J., Fritz, H., & Coetsee, C. (2016). Leaf traits of African woody savanna species across climate and soil fertility gradients: Evidence for conservative versus acquisitive resource-use strategies. *Journal of Ecology*, 104(5), 1357–1369. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12598>

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., Schwilk, 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(8), 473-531. <https://doi.org/10.1071/BT20048>

Wright, I.J., Reich, P.B., & Westoby, M. (2001). Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high-and low-rainfall and high-and low-nutrient habitats. *Functional Ecology*, 15(4), 423-434. <https://doi.org/10.1046/j.0269-8463.2001.00542.x>

Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, F.S., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.L., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J., & Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>

24. Conclusão geral

A investigação sobre as respostas das espécies do Cerrado aos distúrbios anuais de fogo revelou insights significativos sobre as estratégias ecofisiológicas dessas plantas em um dos biomas mais ricos e biodiversos do mundo. Este estudo demonstrou que o fogo, um fator ecológico predominante no Cerrado, pode influenciar características como a SLA e as taxas fotossintéticas. No entanto, mesmo após anos de queimadas anuais, poucas mudanças foram observadas nos atributos coletados, indicando que as espécies são resilientes. Talvez seja necessário uma queima de maior intensidade para que mudanças significativas ocorram, pois as queimadas anuais tendem a ser de baixa intensidade e muitas vezes não queimam todas as espécies presentes nas parcelas por completo. Esses insights fornecem uma compreensão crucial das adaptações que permitem às espécies não apenas sobreviver, mas também prosperar em um ambiente frequentemente perturbado. Os resultados fenológicos mostraram que o fogo pouco altera a fenologia e a longevidade foliar, sugerindo uma resiliência notável das plantas em manter funções vitais apesar da ocorrência regular de incêndios e a manutenção de suas estratégias conservativas.

A investigação das características morfológicas e anatômicas das folhas entre áreas queimadas e não queimadas demonstraram que não ocorrem diferenças no desenvolvimento de traços mesomórficos em resposta ao fogo, esta resposta pode estar relacionada a mudanças que possam ocorrer e se manifestar a longo prazo.

Além disso, foi observado que plantas em áreas queimadas exibem maiores taxas de troca gasosa e concentrações de alguns nutrientes, como o potássio confirmando que o fogo pode incrementar a disponibilidade de recursos, mas os outros nutrientes avaliados, não apresentara, grandes diferenças. Esse fenômeno, por sua vez, potencializa a capacidade das plantas de utilizar esses aumentos para uma recuperação e crescimento rápidos após os distúrbios, neste caso confirmamos nossa hipótese de que as espécies teriam tendência a exibir estratégias aquisitivas.

Essas descobertas mostram que as espécies tendem a flutuar dentro do espectro conservativo e aquisitivo, demonstrando características que podem estar dentro destes dois patamares, além disso, sublinham a importância do fogo como um fator ecológico chave no Cerrado, influenciando não apenas a dinâmica e estrutura das comunidades vegetais, mas também promovendo adaptações essenciais que sustentam a resiliência e a adaptação das espécies a longo prazo. Portanto, é necessário que as estratégias de manejo do fogo sejam cuidadosamente planejadas e implementadas para manter a biodiversidade do Cerrado,

especialmente em face das mudanças climáticas globais. Recomenda-se que pesquisas futuras continuem a explorar as respostas das espécies de diferentes formas de crescimento aos diferentes regimes de fogo e sua interação com outros fatores ecológicos e climáticos, com o objetivo de otimizar as práticas de conservação e manejo.