

Universidade de Brasília –UnB

Instituto de Ciências Biológicas

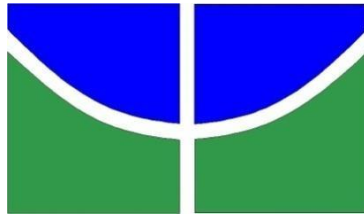
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

**Restrições ao desenvolvimento inicial de plântulas de espécies arbóreas do
Cerrado após exposição das sementes ao choque térmico simulando
exposição ao fogo**

Mariana Aragão de Macedo

Orientadora: Heloisa Sinatora Miranda

Brasília – DF, julho de 2019



Universidade de Brasília –UnB

Instituto de Ciências Biológicas

Programa de Pós-Graduação em Ecologia

Mariana Aragão de Macedo

**Restrições ao desenvolvimento inicial de plântulas de espécies arbóreas
do Cerrado após exposição das sementes ao choque térmico simulando
exposição ao fogo**

Orientadora: Heloisa Sinatora Miranda

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Brasília – DF, julho 2019

Dissertação de Mestrado

Mariana Aragão de Macedo

Título:

Restrições ao desenvolvimento inicial de plântulas de espécies arbóreas do Cerrado após exposição das sementes ao choque térmico simulando exposição ao fogo

Dissertação aprovada junto ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Banca examinadora:

Dr. Augusto Cesar Franco BOT/UnB - Membro

Dr. Marcelo Brilhante de Medeiros EMBRAPA – Membro

Dra. Isabel Belloni Schmidt – ECL/UnB - Suplente

Brasília, 30 de julho de 2019

Sumário	
Agradecimentos	3
Lista de Tabelas	5
Lista de Figuras	6
Resumo	8
Abstract	9
Introdução	10
Material e Métodos	13
Espécies estudadas	13
Coleta e seleção das sementes	13
Exposição as altas temperaturas	14
Respostas pós-germinativas	15
Análises estatísticas	16
Resultados	16
Massa das sementes e contribuição dos cotilédones	17
Germinação	19
Desenvolvimento de plântulas	19
Discussão	24
Referência bibliográfica	31

Agradecimentos

Agradeço aos meus ancestrais que tornaram possível o privilégio de registrar e produzir conhecimento, por proporcionarem a paixão pelo mundo. Agradeço cada pessoa que contribuiu e contribui para a minha formação pessoal e profissional.

Agradeço a Universidade de Brasília por oferecer as melhores condições possíveis de trabalho, estudo e extensão. Agradeço ao Programa de Pós-graduação em Ecologia da UnB, por ter os melhores profissionais que a compõe e os mesmos por lutarem diariamente pelo melhor do melhor e também pelo auxílio financeiro para a realização do projeto. Aos professores Augusto Cesar Franco, Thomas Christopher Rhys Williams e Cristiane Silva Ferreira do Departamento de Botânica pelo pela estrutura e auxílio necessário para o cultivo das plântulas. Ao professor José Roberto Pujol Luz do departamento de Zoologia pelo empréstimo das estufas que possibilitaram a exposição das sementes ao fluxo de calor. A professora Mercedes M. C. Bustamante pela estrutura do laboratório e uso de equipamentos.

Aos técnicos do Departamento de Ecologia pelo suporte dado nos experimentos e aos valiosos conselhos diários. A dona Lúcia, por seu apreço e seu esforço diário em tornar o ambiente tão agradável. Ao IBGE e a Fazenda Água Limpa por autorizarem a coleta de sementes. A CAPES pelo meu financiamento sem ela não seria possível me dedicar a essa pesquisa.

Agradeço a minha família, por sempre me apoiarem e compreender que sonho que se sonha junto se torna realidade. Obrigada Mãe, Pai, irmãos e sobrinhos. Agradeço ao meu companheiro e aos meus amigos do mestrado, de corredor de laboratório por me proporcionarem felicidade, conselhos de pesquisa, apoio e amor. Aos meus amigos do laboratório de Ecologia do Fogo, agradeço pelas risadas, pelas reuniões proveitosas e pelos diversos ensinamentos e aprendizados em conjunto. Esse grupo realmente é diferenciado pela amizade construída, pelas contribuições oferecidas e por todos vencerem juntos quando um vence e por todos sentirem a perda e nos levantarmos uns aos outros em situações críticas. Em especial a Sylva Pinhate, Ellen Bowen e Serena Rodrigues por me ajudarem na coleta dos dados e por todo o apoio fornecido durante toda a pesquisa. Obrigada Ellen Bowen pela ajuda com os dados de germinação de *K. coriacea*. A minha orientadora Heloisa Sinatora Miranda, amiga e mãe científica, pela paciência exercida diariamente, pelas comemorações e celebrações por cada passo a

frente dado. Por cada arrepio em conjunto de ideias boas discutidas. Pelos domingos em laboratório, pelo carinho e pelos os arranca rabos. Pela sua paixão pela ciência, pelo seu aprendizado e pelos ensinamentos te agradeço. Foi um privilégio ter como mentora uma das melhores pesquisadoras de ecologia do fogo do mundo.

Lista de tabelas

TABELA 1. Tempo para o início da germinação ($T_0 \pm DP$; $n=5$) e tempo médio de germinação ($TMG \pm DP$; $n=5$) para duas espécies arbóreas de ampla distribuição no Cerrado após exposição das sementes, em laboratório, a fluxo de ar quente por 2 min ou 5 min. Kc = *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc. e Qp = *Qualea parviflora* Mart., $\diamond n=4$. Não houve diferença significativa em relação ao controle (Kruskal-Wallis; $p<0,05$) e nem entre tempos de exposição (Mann-Whitney; $p<0,05$). 20

TABELA 2. Média ($\pm DP$) de presença de cotilédones abertos, de folhas e de raízes secundárias em plântulas de *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc. e *Qualea parviflora* Mart., após 15 dias de cultivo após exposição de suas sementes a pulsos de calor por 2 ou 5 min. Ctrl = controle. 22

Lista de figuras

- FIGURA 1. Distribuição da massa das sementes de duas espécies arbóreas do Cerrado, *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc. (n = 3320) e *Qualea parviflora* Mart. (n = 1316). Em cinza, o intervalo de massa selecionado para o estudo. 17
- FIGURA 2. Distribuição de altura de duas espécies arbóreas do cerrado. (a) *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc. (n = 443); (b) *Qualea parviflora* Mart., (n = 744). (Fonte: SpeciesLink 2002). 18
- FIGURA 3. Contribuição do cotilédone + embrião (C) e do tegumento (T) para a massa seca das sementes de *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc. (Kc) e *Qualea parviflora* Mart., (Qp), espécies arbóreas de ampla distribuição no Cerrado. 18
- FIGURA 4. Germinação (Média ± EP) de sementes de *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc. (a) e *Qualea parviflora* Mart., (b), espécies arbóreas de ampla distribuição no Cerrado após exposição das sementes, em laboratório, a fluxo de ar quente por 2 min (cinza) ou 5 min (preto). ctrl = controle (branco); * = diferença significativa em relação ao controle (Kruskal-Wallis; p<0,05); letras = diferença significativa entre tempos de exposição (Mann-Whitney; p<0,05). 20
- FIGURA 5. Massa de plântulas (Média ± EP) do tratamento controle de duas espécies arbóreas, *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc. (Kc) e *Qualea parviflora* Mart., (Qp), comuns do Cerrado, em relação ao tempo de desenvolvimento. Letras = diferença significativa entre os períodos de cultivo em relação à massa no tempo zero (Kruskal-Wallis p<0,05). 0 = média ponderada das massas das sementes selecionadas para o experimento de acordo com a proporção de cotilédones + embrião encontrada para cada espécie. Setas sinalizam o surgimento de folhas. 21
- FIGURA 6. Porcentagem de cotilédones abertos Média (±EP) presença de folhas e raízes secundárias em plântulas do tratamento controle de *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc. (a) e *Qualea parviflora* Mart., (b), espécies comuns do Cerrado em relação ao tempo de desenvolvimento. 22
- FIGURA 7. Desenvolvimento em massa (Média ± EP) após o cultivo por 15 dias para *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc. (a) e *Qualea parviflora* Mart., (b), duas espécies arbóreas de ampla distribuição no Cerrado, após exposição das sementes, em laboratório, a fluxo de ar quente por 2 min ou 5 min. ctrl (branco)= controle; * = diferença significativa em relação ao controle (Kruskal-Wallis; p<0,05). Não houve diferença entre os tempos de exposição (Mann-Whitney; p<0,05). A escala para cada espécie foi diferente para melhor visualização das diferenças significativas. 23
- FIGURA 8. Razão raiz:parte aérea (Média ± EP) após o cultivo por 15 dias para *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc. (a) e *Qualea parviflora* Mart., (b), espécies arbóreas de ampla distribuição no Cerrado após exposição das 24

sementes, em laboratório, a fluxo de ar quente por 2 min ou 5 min. Ctrl (branco) = controle; * = diferença significativa em relação ao controle (Kruskal-Wallis; $p < 0,05$). Não houve diferença entre os tempos de exposição (Mann-Whitney; $p < 0,05$).

Resumo

A persistência da vegetação em ambientes com queimas frequentes vai depender das rebrotas, da produção de sementes e do estabelecimento de plântulas. Para que essas populações permaneçam e colonizem novos ambientes é importante que as sementes após a exposição às altas temperaturas germinem e produzam plântulas aptas a se desenvolver em um ambiente alterado. O objetivo foi verificar o efeito das altas temperaturas na germinação e no desenvolvimento inicial de plântulas de *Kielmeyera coriacea* e *Qualea parviflora*, espécies arbóreas comuns no Cerrado. As sementes foram expostas ao fluxo de calor simulando temperaturas, tempos de residência e diferentes alturas em copas de árvores registradas durante queimadas de Cerrado (70°C, 100°C, 130°C, 150°C e 170°C por 2 ou 5 min) e tiveram a germinação mensurada. Plântulas dessas sementes foram cultivadas por 3, 7 e 15 dias, quando foram colhidas e tiveram a massa aérea, a massa radicular, a razão raiz:parte aérea, presença de cotilédones abertos, folhas e raízes secundárias produzidas quantificados. Não houve germinação após a exposição a 130°C. A 100°C por 5 min a germinação foi significativamente reduzida. Não sendo afetada a 70°C ou 100°C por 2 min. Para *K. coriacea*, apenas as plântulas cujas sementes foram expostas a 70°C por 5 min apresentaram redução na parte aérea para após 15 dias de cultivo: 15% na massa total e 13% na aérea. As plântulas de *Q. parviflora* apresentaram redução (~37%) na massa radicular e na razão raiz:parte aérea, sem alteração para a massa total e massa aérea. A exposição das sementes a altas temperaturas afetará a quantidade e a qualidade das sementes germináveis no sistema, assim como das plântulas. Esses resultados indicam um fator que contribui para o decréscimo de plântulas registrado após a queima e que pode interferir na dinâmica e persistência das espécies em sistemas com queimadas frequentes.

Palavras-chave: fogo; savana; germinação; choque de calor; desenvolvimento de plântulas; alocação de biomassa

Abstract

The persistence of vegetation in fire-prone environments depends on seed production and sprouting. For these populations to persist and colonize disturbed environments, seeds, after exposure to high temperatures, must germinate and produce seedlings able to grow in the harsh environment altered by fire. Our objective was to study the effect of high temperatures on the germination and initial development of seedlings of *Kielmeyera coriacea* and *Qualea parviflora*. The seeds were exposed to heat shock simulating the temperatures and residence times experienced by fruits and seeds during Cerrado fires (70°C, 100°C, 130°C, 150°C, or 170°C for 2 or 5 min). After heat shock, germination was measured. Seedlings produced by these seeds were grown for 3, 7 and 15 days. After harvest, the shoot and root mass, root:shoot ratio, open cotyledons, leaves and secondary roots were quantified. Seeds exposed to 130 °C did not germinate, and germination was reduced after exposure to 100 °C for 5 min. After exposure to 70 °C for 5 min, 15-day-old seedlings of *K. coriacea* showed a reduction in total mass (15%) and in shoot mass (13 %), and *Q. parviflora* seedlings showed a reduction in root mass and root:shoot ratio (~37%). *Kielmeyera coriacea* began to open cotyledons within 7 days and *Q. parviflora* within 15 days. Only *K. coriacea* showed an increase in biomass. Exposure of seeds to high temperatures will affect the quantity and quality of germinable seeds, as well as the allocation of above- and below-ground biomass to the initial development of seedlings. Both effects will contribute to the decrease in the number of seedlings recorded after burning, suggesting a bottleneck in the population dynamics and persistence of species in fire-prone systems .which should be considered in management plans, for maintenance of species diversity and for the restoration of degraded areas of Cerrado.

Key words: fire; savannah; germination; heat shock; seedling development; Cerrado, allocation of biomass.

Introdução

O fogo em ambientes savânicos, quando frequente, afeta a estrutura da vegetação (Moreira, 2000; Bond e Keeley, 2005) e do ecossistema, reduzindo a densidade de indivíduos arbóreos (Hoffmann, 1999; Moreira, 2000; Medeiros *et al.*, 2005; Lima *et al.*, 2009; Silvério *et al.*, 2015) e favorecendo as gramíneas (Higgins *et al.*, 2000). Nesses ambientes, a vegetação arbórea apresenta várias características de proteção às altas temperaturas que vão assegurar a persistência dos indivíduos no sistema, como por exemplo, casca espessa (Dantas e Pausas, 2013), que protege o câmbio e gemas durante a passagem do fogo (Pausas, 2015) e banco de gemas em órgãos subterrâneos (Lehmann *et al.*, 2014; Pausas *et al.*, 2018; Ott *et al.*, 2019) que possibilitam a rebrota basal na ocorrência de top-kill, morte completa da parte aérea, (Bond e Midgley, 2003; Medeiros e Miranda, 2008; Souchie *et al.*, 2017). Estas estratégias serão efetivas dependendo do regime de queima, isto é, época e frequência do fogo (Bond e Keeley 2005; Pausas e Keeley 2009). Entretanto, a persistência da espécie dependerá também do sucesso no recrutamento. Embora alguns autores como Coutinho (1990) considerem a reprodução vegetativa como prevalente no Cerrado, a reprodução por sementes também tem sido documentada (Labouriau *et al.*, 1963; Hoffmann 2000; Salazar *et al.*, 2011; Borghetti *et al.*, 2019), assim como para outras savanas tropicais (Setterfield, 2002; Gignoux *et al.*, 2006).

O recrutamento de novos indivíduos por sementes aumenta a abundância das espécies, a variabilidade genética e permite a colonização em novos ambientes (Long *et al.*, 2015). Em sistemas com queimadas frequentes, as sementes estarão protegidas do fogo ou no banco de sementes do solo, ou no banco de semente da copa das árvores (Groom e Lamont, 1997). Para as espécies arbóreas do Cerrado a formação de banco de sementes do solo é rara (Salazar *et al.*, 2011; Andrade e Miranda, 2014), assim como para outras savanas (Tybirk *et al.*, 1994; Williams *et al.*, 2005; Savadogo *et al.*, 2016). Além disso, as sementes dispersadas durante a estação seca e localizadas na superfície do solo podem ser predadas (Setterfield, 2002; Orrock *et al.*, 2006) ou incineradas com a passagem do fogo (Daibes *et al.*, 2017; Santana *et al.*, 2019). Assim, na ocorrência de fogo, a possibilidade de sobrevivência das sementes aumentará se estiverem no banco de sementes da copa. A capacidade protetora desse banco de sementes vai depender do

tamanho e conteúdo relativo de água dos frutos, da espessura da casca (Judd, 1993; Cirne e Miranda, 2008; Palermo, 2011; Bicalho *et al.*, 2016) e da altura onde os frutos estão localizados na copa (Cirne e Miranda, 2008; Bradshaw *et al.*, 2011; Palermo 2011; Sato *et al.*, 2018). Essa proteção dependerá em grande parte da altura da zona de chamas, que para o Cerrado é de ~2,5 m (Castro e Kauffman, 1998) e também do tempo de permanência das altas temperaturas e da altura da corrente de ar quente formada durante a passagem do fogo (Bradstock *et al.*, 1994; Michaletz e Johnson, 2007; Cirne e Miranda, 2008). Palermo (2011) mostrou que, durante uma queimada, a proteção oferecida pelos frutos às sementes de *Qualea parviflora* Mart. está associada à sua posição na copa. As temperaturas externas dos frutos variaram de 320°C a 510°C para aqueles localizados até um metro de altura reduzindo para 178°C a 233°C para frutos localizados entre 2 a 3 metros. Entretanto, a temperatura interna dos frutos variou entre 70°C e 76°C com tempo de residência entre 194s a um metro de altura e 40s para os frutos localizados entre 2 a 3 metros, com a perda total da capacidade germinativa das sementes em frutos localizados a um metro de altura, redução de 90% para 10% para as sementes localizadas até 2 m e para 22% para aquelas entre 2 e 3 m. Para frutos maiores como os de *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc. localizados entre 2 e 3 metros, Cirne e Miranda (2008) reportam temperatura média externa de 597°C com temperatura interna dos frutos de 62°C, sem alteração na capacidade germinativa das sementes. Além dessa perda de sementes, estudos mostram que como consequência da exposição às altas temperaturas, nem todos os frutos dispersam as sementes após evento de fogo. Landim e Hay (1996) e Cirne e Miranda (2008) reportam que entre 34% e 60% dos frutos de *K. coriacea* foram danificados durante a passagem do fogo e não dispersaram as sementes. Para *Q. parviflora*, Palermo (2011) reporta dano em 44% dos frutos, e Sato *et al.*, (2018) reportam dano em 37% dos frutos de *Qualea multiflora* Mart. dependendo da altura dos mesmos na copa.

Para as sementes, assim como para os frutos, a tolerância a altas temperaturas também está associada ao seu tamanho (Hoffmann, 2000; Ribeiro e Borghetti, 2014; Bouchardet *et al.*, 2015; Ribeiro *et al.*, 2015; Daibes *et al.*, 2019), ao conteúdo relativo de água (Tangney *et al.*, 2019), ao seu tipo de dormência (Ribeiro *et al.*, 2013; Long *et al.*, 2015) e também ao tempo de residência das altas temperaturas (Dayamba *et al.*, 2010; Ribeiro e Borghetti, 2014; Daibes *et al.*, 2018). Vários estudos apresentam

resultados para o efeito de altas temperaturas na germinação de espécies arbóreas do Cerrado envolvendo diferentes temperaturas e tempos de exposição. Ao contrário do relatado para outros sistemas com queimas frequentes (Herranz *et al.*, 1998; Cruz *et al.*, 2003; Lamont *et al.*, 2019), para o Cerrado não foi registrado estímulo na germinação independente do tipo de dormência (Salazar *et al.*, 2012; Ribeiro *et al.*, 2013; Bouchardet *et al.*, 2015; Zironi *et al.*, 2019). Esses estudos reportam um limite de tolerância às altas temperaturas, dependente do tempo de exposição, a partir do qual a germinação cessa ou é significativamente diminuída. Embora alguns autores sugiram que essa tolerância pode ser indicativo de adaptação ao fogo (Overbeck *et al.*, 2006) não foram encontrados estudos que registrem dependência da germinação de sementes de arbóreas do Cerrado às altas temperaturas registradas durante a passagem do fogo. Além disso, a germinação, mesmo reduzida, não assegura que, em um ambiente alterado pela passagem do fogo, as plântulas originadas dessas sementes irão se desenvolver de forma a garantir o recrutamento similar ao de sementes não aquecidas (Garwood, 1996). Considerando que muitas espécies lenhosas anemocóricas do Cerrado dispersam suas sementes na estação seca (Oliveira e Gibbs, 2000; Escobar *et al.*, 2018) quando ocorrem as queimadas antrópicas, é importante quantificar tanto a capacidade germinativa após exposição de sementes às altas temperaturas quanto a alocação de biomassa nas plântulas resultantes dessas sementes. A avaliação de como o fogo compromete a germinação e o desenvolvimento inicial de plântulas de espécies arbóreas de ampla distribuição no Cerrado, pode ser mais um passo para a compreensão de como o fogo afeta as diferentes etapas de reprodução nesse sistema no qual as queimadas são frequentes. Atualmente propostas de manejo do fogo são sugeridas para unidades de conservação para o controle de combustível (Schmidt *et al.*, 2018), de espécies arbóreas (Mandle *et al.*, 2011), para a manutenção da biodiversidade do estrato herbáceo (Durigan e Ratter, 2016), para manter a heterogeneidade da vegetação (Medeiros e Fiedler, 2011) e também para o controle de gramíneas invasoras (Martins *et al.*, 2017). Em todos esses casos, os efeitos das altas temperaturas no processo de recrutamento de novos indivíduos para espécies arbóreas do Cerrado devem ser considerados.

Esse estudo se propôs a responder as seguintes perguntas: 1) Qual o limite de tolerância às altas temperaturas para a germinação das sementes de *Kielmeyera coriacea* e *Qualea parviflora*, espécies arbóreas de ampla distribuição no Cerrado?; 2) As

plântulas provenientes dessas sementes aquecidas apresentarão alteração na alocação de biomassa na raiz e parte aérea nos primeiros 15 dias de desenvolvimento, quando comparadas àquelas não aquecidas?; 3) Se sim, essa alocação será diferenciada dependendo da temperatura e do tempo de exposição?

Material e Métodos

Espécies estudadas

As espécies *Kielmeyera coriacea* e *Qualea parviflora* foram selecionadas por serem espécies arbóreas comuns do Cerrado (*sensu* Ratter *et al.*, 2003), ocorrendo em cerrado *sensu stricto*, campos sujos e cerradões (Silva-Jr, 2005). Possuem alturas máximas de 9,0 m e 23,0 m, respectivamente (“Specieslink” 2002). São anemocóricas, possuem frutos secos e deiscentes e dispersam suas sementes na estação seca (Oliveira, 2008). As sementes não apresentam dormência (Escobar *et al.*, 2018) e germinam prontamente com o início das chuvas. As dimensões dos frutos são de 16 cm de comprimento x 5 cm de largura para *K. coriacea* (Cirne e Miranda, 2008) e para *Q. parviflora*; $3,4 \pm 0,5$ cm comprimento x $2,1 \pm 1,9$ cm de largura (n = 97, nesse estudo).

Coleta e seleção das sementes

A coleta de frutos foi realizada de agosto a outubro de 2017 em três áreas de cerrado *sensu stricto* no Distrito Federal: Universidade de Brasília - *campus* Darcy Ribeiro (UnB 15°45'57.5"S, 47°51'19.4"W), Reserva Ecológica do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (RECOR/IBGE 15°56'46.1"S, 47°51'38.7"W) e na Fazenda Água Limpa (FAL/UnB 15°57'00.9"S, 47°56'19.7"W). O clima característico do Cerrado apresenta uma estação chuvosa de outubro a abril e outra seca de maio a setembro. A precipitação média anual é de 1453 mm e 75% das chuvas ocorrem entre novembro e março. A temperatura média anual é de 22°C, com as médias das temperaturas máximas e mínimas variando de entre 27°C e 15°C respectivamente (IBGE, 2004).

Durante a coleta, foi garantida uma distância mínima de 50 m entre cada matriz a fim de assegurar variabilidade genética das sementes coletadas (Augspurger & Franson, 1987). Os frutos foram coletados abertos ou semiabertos. Após a coleta, foram

mantidos em laboratório até completa abertura. As sementes foram retiradas dos frutos manualmente, e aquelas com danos aparentes foram descartadas e as consideradas saudáveis foram homogeneizadas. Para assegurar que a variabilidade da massa das sementes não interferisse nos valores de germinação e biomassa após exposição às altas temperaturas (Ellis, 1992; Bouchardet *et al.*, 2015; Ribeiro *et al.*, 2015), as sementes foram pesadas (0,001g) e agrupadas em classes de massa. Após a pesagem, as sementes foram acondicionadas em sacos de papel e mantidas em condições ambiente de temperatura e umidade (~25°C, 50%), até o uso em julho de 2018.

Das sementes coletas, foram retirados ao acaso, três conjuntos com 10 sementes para estimar a contribuição do cotilédone para a massa seca da semente. A massa fresca foi obtida pesando as sementes com suas estruturas completas. A seguir as mesmas hidratadas por 24h e o tegumento foi separado dos os cotilédones e embrião. Após secagem em estufa (60°C por 48h) os componentes foram pesados (0,0001 g).

Exposição a altas temperaturas

Para essas espécies, as sementes já dispersadas que se encontrarem na superfície do solo, serão provavelmente incineradas durante uma queimada, salvo se estiveram em sítios seguros ou na copa das árvores (Daibes *et al.*, 2017; Daibes *et al.*, 2018; Sato *et al.* 2018). Assim, o experimento simulou as temperaturas a que frutos e sementes não dispersos e localizados a mais de 1 m de altura estariam expostos durante a passagem do fogo. As combinações de temperatura e tempo de exposição foram escolhidas de acordo com os valores registrados durante queimadas de Cerrado (Cirne e Miranda, 2008; Miranda *et al.*, 2010; Palermo, 2011). Os tratamentos considerados foram de 70°C, 100°C, 130°C, 150°C e 170°C, por 2 ou 5 minutos e o grupo controle (sem exposição ao fluxo de calor). A quantidade de sementes por réplica (n = 15) foi definida de acordo com a disponibilidade das sementes (825) após a pesagem.

Para o aquecimento, foi utilizada uma estufa de circulação forçada, previamente calibrada com termopares tipo k (30 swg) para assegurar a temperatura desejada. Para garantir um aquecimento rápido e homogêneo, as sementes foram dispostas, sem sobreposição, em uma bandeja feita com uma folha de papel alumínio (Paredes *et al.*, 2018). Para evitar pseudo replicações, as réplicas foram aquecidas independentemente

(Morrison e Morris, 2000). Após resfriamento à temperatura ambiente, as sementes foram transferidas para placas de Petri (140 x 20 mm) forradas com papel filtro e umedecidas com água destilada. As placas foram mantidas em sala de cultivo sob luz branca (12 h/12 h), condições ambientes de temperatura e umidade relativa ($28,3 \pm 1,1^{\circ}\text{C}$; $36,0 \pm 7,7\%$). Para estimativa da germinação (G), as sementes foram monitoradas diariamente por 30 dias, ou até a necrose quando eram removidas, e umedecidas quando necessário. O critério de germinação considerado foi a curvatura geotrópica da radícula (Laboriau, 1983). Para os diferentes tratamentos foram calculados o tempo para o primeiro evento de germinação (T_0) e o tempo médio de germinação (TMG), como tempo médio para germinar o grupo de 15 sementes por réplica. Esses parâmetros são importantes para verificar a estratégia reprodutiva comparando entre as espécies e entre os tratamentos (Ferreira e Borghetti, 2004; Piña-Rodrigues *et al.*, 2004; Ranal e Santana, 2006).

Respostas pós-germinativas

Para investigar o efeito do aquecimento no desenvolvimento das plântulas, logo após a germinação elas foram cultivadas por períodos de 3, 7 e 15 dias. Para as plântulas de 7 ou 15 dias de crescimento, as sementes germinadas foram transferidas para vasos com 10 cm de diâmetro e 17 cm de profundidade. Os vasos foram preenchidos com substrato comercial composto de turfa de *Sphagnum*, fibra de coco, casca de arroz, casca de pinus, vermiculita, NPK e micronutrientes (Pires *et al.*, 2018). Para a colheita das plântulas com 3 dias de crescimento, as sementes germinadas foram mantidas em placa de Petri. As plântulas cultivadas por 15 dias eram provenientes das primeiras sementes germinadas, e, portanto, as primeiras a serem transferidas para os vasos, seguidas daquelas cultivadas por 7 dias. O número de sementes utilizadas resultou em cinco réplicas (equivalente as que foram aquecidas) com quatro sementes cada para cada temperatura, tempo de exposição e tempo de cultivo. A separação das plântulas do substrato foi realizada delicadamente sob a água corrente a fim de evitar danos ao sistema radicular. Para avaliar os efeitos pós-germinativos das altas temperaturas e tempo de exposição no desenvolvimento das plântulas, essas foram cortadas na região do coleto, secas em estufa por 48 horas (60°C) e tiveram a massa aérea (Ma) e a massa radicular (Mr) mensuradas (0,0001 g). Também foram calculados massa total (Mt), e

proporção de raiz:parte aérea (R:A). Na colheita, foram registradas a presença de cotilédones abertos, de folhas e de raízes secundárias.

Análises estatísticas

Os dados foram testados para normalidade com o teste de Shapiro-Wilk, não atendendo os requisitos de normalidade e homogeneidade das variâncias e não sendo possível a normalização dos mesmos, foi realizado teste de Kruskal-Wallis seguido de *Dunn* ($\alpha=0,05$) com correção de *Bonferroni*. O teste foi aplicado para verificar o efeito das temperaturas nas variáveis estudadas, considerando os tempos de exposição separadamente e a interação entre eles. Para avaliar os efeitos dos tempos de exposição (2 e 5 min) foi realizado o teste Mann-Whitney ($\alpha = 0,05$) entre as temperaturas para cada parâmetro medido. Todas essas análises foram realizadas quando o número de réplicas era maior ou igual a três.

As análises de características pós-germinativas foram realizadas apenas para 15 dias de cultivo após a germinação uma vez que para 7 e 3 dias, poucos parâmetros apresentaram massa maior que 0,0001 g. Todas as análises foram realizadas no programa R versão 3.5.1 (2018-07-02) utilizando os pacotes tidyverse (Wickham, 2017) e dunn.test (Dinno, 2017).

Resultados

Foram pesadas um total de 3323 sementes de *K. coriacea* e 1316 sementes de *Q. parviflora*. A massa mínima para as sementes de *K. coriacea* foi 20 mg para e 10 mg para *Q. Parviflora* enquanto as máximas foram 200 mg e 90 mg, respectivamente. As classes de massa escolhidas para os experimentos foram de 100 mg a 139 mg com um total de 865 sementes (26% do total) para *K. coriacea* e de 50 mg a 59 mg com 851 sementes (65%) para *Q. parviflora*. Esses intervalos foram escolhidos por apresentar apenas 28% de variação na massa e número de sementes suficientes ($n = 825$) para atender o número de réplicas (Fig 1).

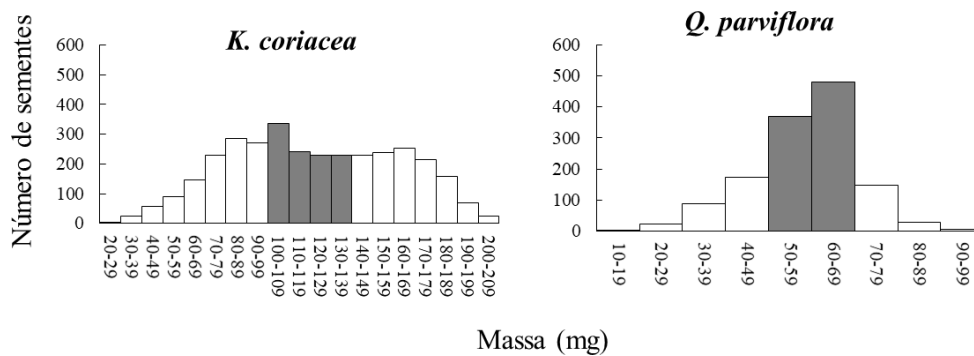


Fig. 1 Distribuição da massa das sementes de duas espécies arbóreas do Cerrado, *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc. (n = 3320) e *Qualea parviflora* Mart. (n = 1316). Em cinza, o intervalo de massa selecionado para o estudo.

Para *K. coriacea* foram consultadas 442 exsicatas e 740 para *Q. parviflora*. Foram consideradas apenas aquelas que possuíam registros de altura, flor ou fruto. A distribuição de altura variou entre 0,3 m a 8,5 m para *K. coriacea*, sendo que aqueles com altura menor do que a altura média de chama durante queimadas representaram 41% dos indivíduos em fase reprodutiva. Para *Q. parviflora* a altura variou entre 0,3 e 22 m com 23% dos indivíduos apresentando altura inferior a 3 m. (Fig. 2).

Massa das sementes e contribuição do cotilédone

Dentro do intervalo de massa das sementes selecionadas para o estudo (Fig. 1), a massa média (\pm DP) foi $118,0 \pm 12,0$ mg para *K. coriacea* e $59,7 \pm 5,0$ mg para *Q. parviflora*. A proporção do cotilédone com o embrião em relação à massa seca das sementes variou de 68% para *K. coriacea* a 74% para *Q. parviflora* (Fig. 3). Assim, dentro do intervalo de massas de sementes selecionado, a média da massa seca dos cotilédones de *K. coriacea* foi de $70,3 \pm 5,5$ mg e para *Q. parviflora* foi de $34,9 \pm 2,9$ mg.

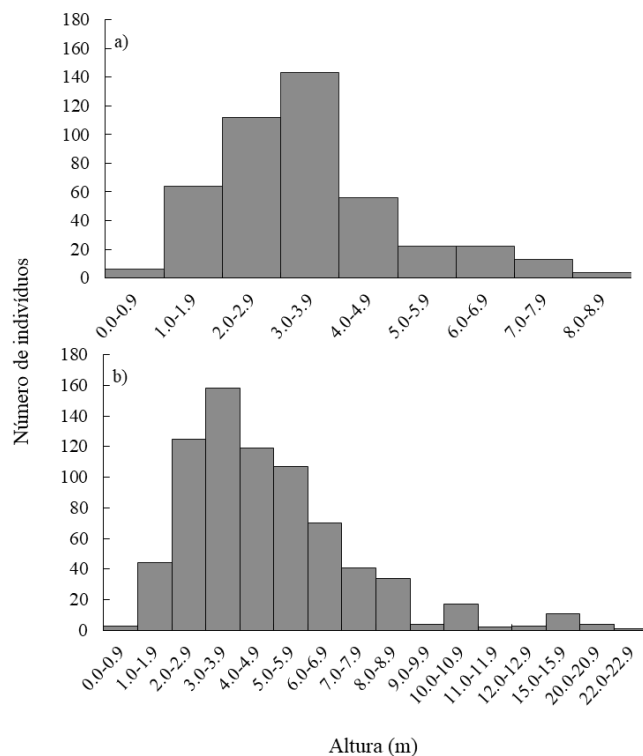


Fig. 2: Distribuição de altura de duas espécies arbóreas do cerrado. (a) *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc.(n = 443); (b) *Qualea parviflora* Mart.,(n = 744). (Fonte: SpeciesLink 2002).

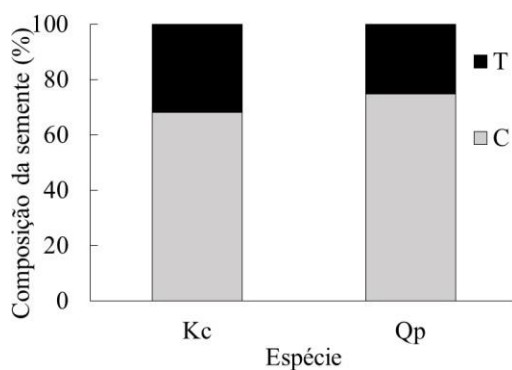


FIG 3. Contribuição do cotilédone + embrião (C) e do tegumento (T) para a massa seca das sementes de *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc. (Kc) e *Qualea parviflora* Mart., (Qp), espécies arbóreas de ampla distribuição no Cerrado.

Germinação

Para as sementes do tratamento controle, a germinação (G) foi $97,3 \pm 3,6\%$ para *Q. parviflora* e $93,3 \pm 6,6\%$ para *K. coriacea* (Fig. 4). As duas espécies não apresentaram diferença significativa entre si para T_0 (tempo de início da germinação) e TMG (tempo médio de germinação) (Tabela 1).

Para as temperaturas de 150°C e 170°C , independentemente do tempo de exposição, não houve germinação. Entretanto, para a exposição de 130°C (2 min) foi observado que apenas uma semente em 75 de *K. coriacea* germinou e para *Q. parviflora* foi registrada germinação em duas réplicas, totalizando três sementes. Assim, os tratamentos a partir de 130°C não foram considerados para as análises independente do tempo de exposição.

Para ambas as espécies, as sementes que foram expostas a 70°C por 2 min e 5 min não apresentaram diferença significativa em G quando comparadas ao controle e a exposição a 100°C por 2 min (Fig. 4). Entretanto, para 100°C , com 5 min de exposição, houve uma redução de 80% em G para *K. coriacea* e *Q. parviflora*, em relação ao controle (Fig. 4; $g_l = 2$; $H = 10,2$; $p < 0,01$). Para 100°C G de *K. coriacea*, houve uma redução de 77% quando o tempo de exposição aumenta de 2 para 5 min ($U = 0,0$; $p < 0,01$). Para *Q. parviflora*, os tempos de exposição (2 e 5 min) não afetaram significativamente a germinação.

Para *K. coriacea*, T_0 variou de $6,6 \pm 0,5$ dias a $9,0 \pm 1,7$ dias e de $5,0 \pm 1,4$ dias a $7,8 \pm 1,4$ dias para *Q. parviflora*, sem diferença significativa em relação ao controle ou entre tempo de exposição para as diferentes temperaturas testadas (Tabela 1). O mesmo foi observado para TMG, que variou entre $10,3 \pm 0,5$ dias e $13,5 \pm 1,3$ dias para *K. coriacea* e entre $8,6 \pm 0,7$ dia e $11,2 \pm 1,2$ dia para *Q. parviflora*.

Desenvolvimento das plântulas

Para *K. coriacea* a diferença significativa entre os tempos de cultivo e a massa inicial dos cotilédones das sementes ($70,3 \pm 5,5$ mg) só foi observada para 15 dias ($g_l = 3$; $H = 34,84$ $p = 0.0405$) com um acréscimo de biomassa de 1,3 vezes em relação a massa total do tratamento controle nesse período de cultivo (Fig. 5). Para *Q. parviflora*, não foi registrado o acréscimo de biomassa até os 15 dias de cultivo (Fig. 5).

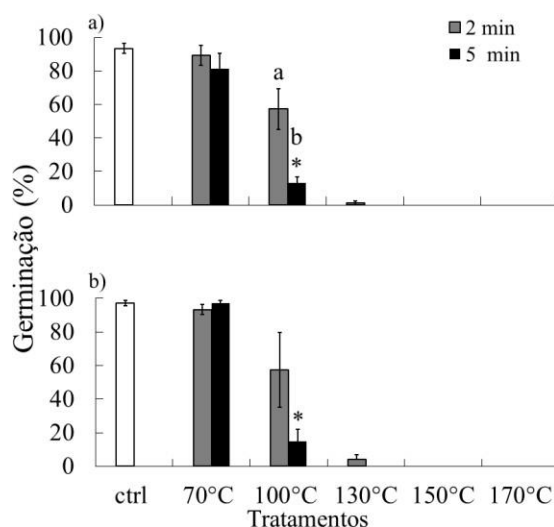


FIG 4. Germinação (Média \pm EP) de sementes de *Kiekmeyra coriacea* Mart. & Zucc. (a) e *Qualea parviflora* Mart., (b), espécies arbóreas de ampla distribuição no Cerrado após exposição das sementes, em laboratório, a fluxo de ar quente por 2 min (cinza) ou 5 min (preto). ctrl = controle (branco); * = diferença significativa em relação ao controle (Kruskal-Wallis; $p < 0,05$); letras = diferença significativa entre tempos de exposição (Mann-Whitney; $p < 0,05$).

TABELA 1. Tempo para o início da germinação ($T_0 \pm DP$; $n=5$) e tempo médio de germinação ($TMG \pm DP$; $n=5$) para duas espécies arbóreas de ampla distribuição no Cerrado após exposição das sementes, em laboratório, a fluxo de ar quente por 2 min ou 5 min. Kc = *Kiekmeyra coriacea* Mart. & Zucc. e Qp = *Qualea parviflora* Mart., $\diamond n=4$. Não houve diferença significativa em relação ao controle (Kruskal-Wallis; $p < 0,05$) e nem entre tempos de exposição (Mann-Whitney; $p < 0,05$).

	T0 (dia)		TMG (dia)	
	Kc	Qp	Kc	Qp
Controle	6,6 \pm 0,5	5,2 \pm 0,8	10,3 \pm 0,5	8,6 \pm 0,7
70°C				
2 min	7,0 \pm 0,9	5,0 \pm 1,4	11,1 \pm 0,5	8,4 \pm 0,6
5 min	6,6 \pm 0,5	7,2 \pm 1,9	10,8 \pm 0,5	9,3 \pm 0,5
100°C				
2 min	6,8 \pm 1,9 \diamond	7,8 \pm 3,1 \diamond	11,4 \pm 2,3	10,3 \pm 2,5
5 min	9,0 \pm 1,7 \diamond	7,8 \pm 1,4 \diamond	13,5 \pm 1,3	11,2 \pm 1,2

Para o tratamento controle, após 3 dias de desenvolvimento ambas as espécies não apresentaram abertura de cotilédones, presença de folhas e de raízes secundárias. Porém, aos 7 dias, $50,0 \pm 30,1\%$ das plântulas de *K. coriacea* apresentaram cotilédones

abertos e nenhuma apresentou presença de folhas e/ou raízes secundárias. Para *Q. parviflora* foi observada ausência de cotilédones abertos e de folhas; $18,7 \pm 37,5\%$ das plântulas apresentaram raízes secundárias. Para as plântulas de *K. coriacea* cultivadas por 15 dias, $95,0 \pm 11,2\%$ dos indivíduos apresentaram cotilédones abertos e raízes secundárias; $80,0 \pm 21,0\%$ apresentaram folhas (Fig. 6). A massa total por plântula foi $93,6 \pm 16,3$ mg e Ma foi $86,5 \pm 15,1$ mg, resultando na razão raiz:parte aérea (R:A) de $0,077 \pm 0,015$. Para *Q. parviflora*, $70,0 \pm 29,8\%$ dos indivíduos apresentaram cotilédones abertos, $95,0 \pm 11,2\%$ apresentaram raízes secundárias e $6,6 \pm 14,9\%$ apresentaram folhas. A massa total por plântulas foi $42,2 \pm 3,1$ mg e Ma foi $36,7 \pm 3,1$ mg, com R:A de $0,153 \pm 0,029$. Após exposição ao fluxo de ar quente, independente do tempo de exposição, as plântulas cultivadas por 15 dias para as duas espécies não apresentaram diferença significativa para nenhuma das espécies em relação à presença de cotilédones abertos, presença de folhas e raízes secundárias (Tabela 2).

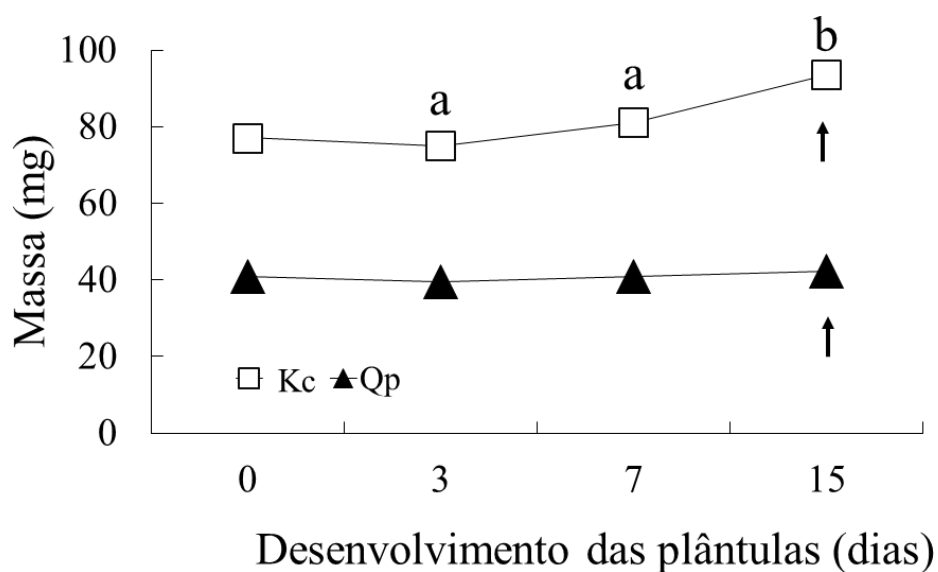


FIG 5. Massa seca de plântulas do tratamento controle de duas espécies arbóreas, *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc. (Kc) e *Qualea parviflora* Mart., (Qp), comuns do Cerrado, em relação ao tempo de desenvolvimento. Letras = diferença significativa entre os períodos de cultivo em relação à massa no tempo zero (Kruskall-Wallis $p < 0,05$). 0 = média ponderada das massas das sementes selecionadas para o experimento de acordo com a proporção de cotilédones + embrião encontrada para cada espécie. Setas sinalizam o surgimento de folhas.

TABELA 2. Média (\pm DP) de presença de cotilédones abertos, de folhas e de raízes secundárias em plântulas de *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc. e *Qualea parviflora* Mart., após 15 dias de cultivo após exposição de suas sementes a pulsos de calor por 2 ou 5 min. Ctrl = controle. Na exposição de 100°C a 5 min a redução da germinação restringiu o número de réplicas.

Parâmetro (%)	Ctrl	70°C		100°C	
		2 min	5 min	2 min	5 min
<i>K. coriacea</i>					
Cotilédones	95,0 \pm 11,2	100,0 \pm 0,0	78,3 \pm 21,7	93,3 \pm 15,0	-----
Folhas	80,0 \pm 21,0	100,0 \pm 0,0	78,3 \pm 21,7	88,3 \pm 16,2	-----
Raízes secundárias	95,0 \pm 11,2	100,0 \pm 0,0	68,3 \pm 41,0	93,3 \pm 15,0	-----
<i>Q. parviflora</i>					
Cotilédone	70,0 \pm 29,8	48,3 \pm 38,4	40,0 \pm 13,7	81,2 \pm 41,8	-----
Folhas	6,6 \pm 14,9	6,6 \pm 15,0	5,0 \pm 11,2	13,5 \pm 13,7	-----
Raízes secundárias	95,0 \pm 11,2	75,0 \pm 25,0	65,0 \pm 22,4	100 \pm 44,7	-----

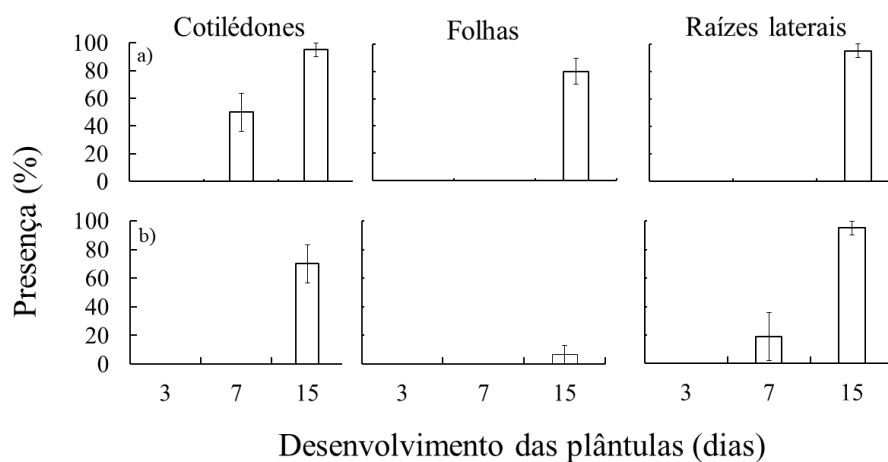


FIG 6. Porcentagem de cotilédones abertos Média (\pm EP) presença de folhas e raízes secundárias em plântulas do tratamento controle de *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc. (a) e *Qualea parviflora* Mart., (b), espécies comuns do Cerrado em relação ao tempo de desenvolvimento.

Não houve diferença significativa para Mt, Ma e Mr entre as plântulas do grupo controle e aquelas cultivadas após exposição a 70°C (por 2 min e 5 min) e 100°C por 2 min (Fig. 7). Por outro lado, após exposição a 70°C por 5 min, *Q. parviflora* apresentou redução significativa ($g_l=2$; $H = 3,8$; $p<0,05$, Fig. 5) de 1,6 (37%) vezes em Mr e em R:A (Fig.s 7 e 8) em relação ao controle ($Mr = 5,6 \pm 1,3$ mg). Para *K. coriacea* houve diferença significativa ($U=23$; $p=0,03$) entre os tempos de exposição quando as sementes foram expostas a 70°C, apresentando uma redução de 15% para Mt e 13% para Ma ($U=23$; $p=0,03$).

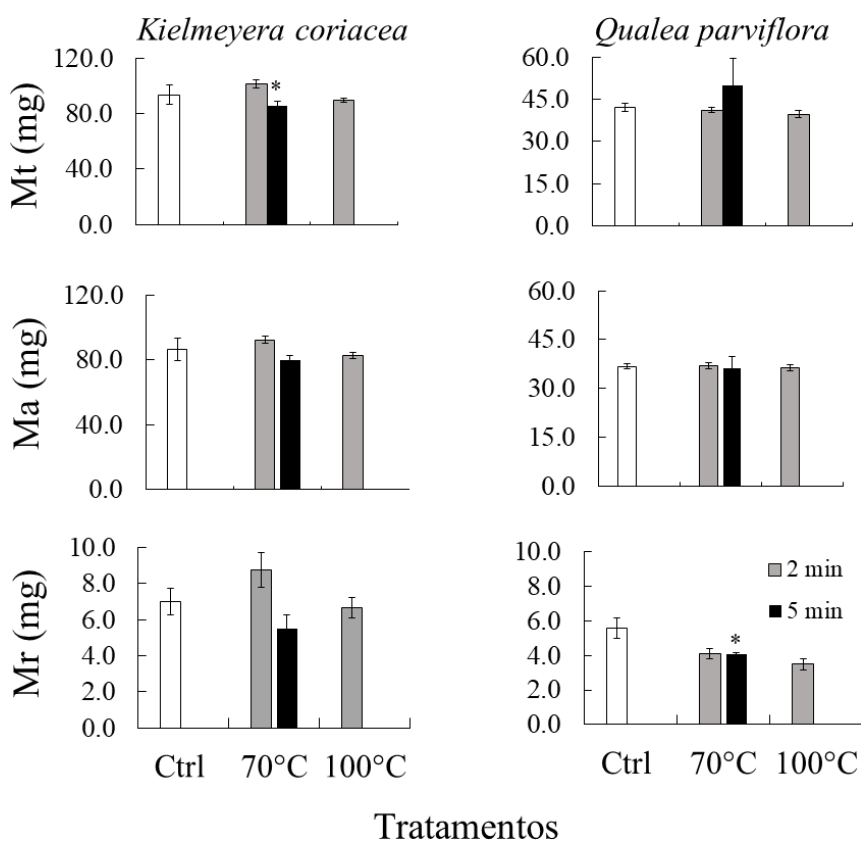


FIG 7. Desenvolvimento em massa (Média \pm EP) após o cultivo por 15 dias para *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc. e *Qualea parviflora* Mart., duas espécies arbóreas de ampla distribuição no Cerrado, após exposição das sementes, em laboratório, a fluxo de ar quente por 2 min ou 5 min. ctrl (branco)= controle; * = diferença significativa em relação ao controle (Kruskal-Wallis; $p<0,05$). Não houve diferença entre os tempos de exposição (Mann-Whitney; $p<0,05$). Mt= Massa total; Ma= Massa aérea e Mr= Massa radicular. A escala para cada espécie foi diferente para melhor visualização das diferenças significativas.

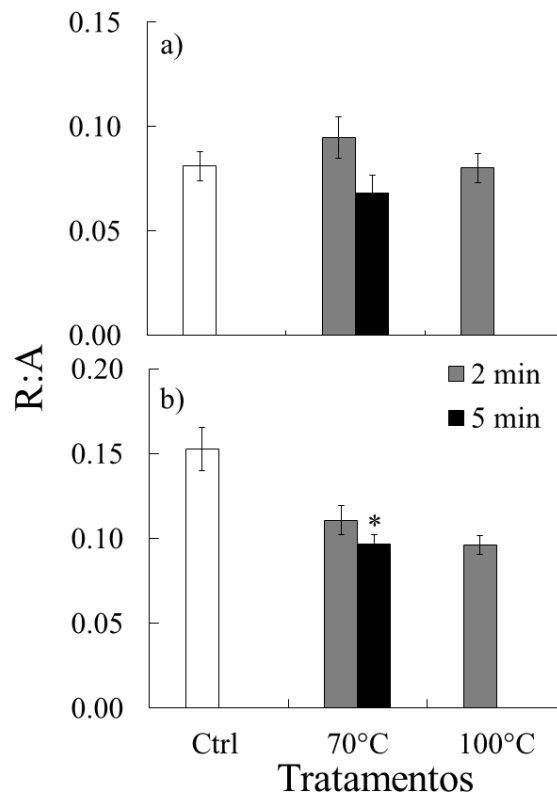


FIG 8. Razão raiz:parte aérea (Média \pm EP) após o cultivo por 15 dias para *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc. (a) e *Qualea parviflora* Mart., (b), espécies arbóreas de ampla distribuição no Cerrado após exposição das sementes, em laboratório, a fluxo de ar quente por 2 min ou 5 min. Ctrl (branco) = controle; * = diferença significativa em relação ao controle (Kruskal-Wallis; $p < 0,05$). Não houve diferença entre os tempos de exposição (Mann-Whitney; $p < 0,05$).

Discussão

As sementes de *K. coriacea* e *Q. parviflora* responderam negativamente às altas temperaturas, não ocorrendo germinação quando expostas a temperaturas superiores a 130°C independente do tempo de exposição (Fig. 3). Quando expostas a, 70°C por 2 e 5 min e a 100°C por 2 min a germinação foi de 72,6% para *K. coriacea* e 79,6% para *Q. parviflora* sem diferença significativa em relação ao controle. Quando expostas a 100°C por 5 min houve redução de 13,3% na germinação para *K. coriacea* e de 14,7% para *Q. parviflora*, sugerindo que as altas temperaturas durante queimadas associadas ao tempo de residência podem interferir na capacidade das sementes em tolerar as altas temperaturas (Cirne e Miranda, 2008; Palermo e Miranda, 2012; Bouchardet *et al.*, 2015; Daibes *et al.*, 2019). Há estudos mostrando que sementes de espécies arbóreas e arbustivas do Cerrado têm a germinação reduzida quando expostas a temperatura de

80°C por 10 ou 20 min (Ribeiro *et al.*, 2013) e 90°C por 15 min (Salazar e Goldstein, 2014). Entretanto, para sementes de algumas leguminosas do Cerrado a redução da germinação é observada após exposição a 200°C por 1 min (Zirondi *et al.*, 2019). Grande número de espécies arbóreas anemocóricas dispersam as sementes na estação seca (Oliveira e Gibbs, 2000; Escobar *et al.*, 2018), quando ocorre um grande número de queimadas com intervalo de queima entre um e quatro anos (Pereira *et al.* 2014). De forma geral, essas sementes não apresentam dormência germinando prontamente com o início das chuvas (Oliveira. 2008) e são raras no banco de semente do solo do Cerrado (Andrade e Miranda, 2014), assim como em outras savanas (Williams *et al.*, 2005; Scott *et al.*, 2010; Savadogo *et al.*, 2016). Portanto, por não estarem protegidas no banco do solo onde a temperatura máxima varia de 110°C a 0,5 cm (Silva *et al.*, 1990) a 55°C a 1 cm de profundidade (Miranda *et al.*, 2010), sua sobrevivência estará condicionada a estarem em sítios seguros resultantes da alta heterogeneidade do combustível e do comportamento do fogo (Miranda *et al.*, 2009. Recentemente, Daibes *et al.*, (2018) em estudo simulado diferentes cobertura do solo pela vegetação do estrato herbáceo, reportaram que em áreas de campo sujo onde a cobertura vegetal era de 20%, a temperatura máxima durante a passagem do fogo variou entre 75°C e 225°C, enquanto onde a cobertura vegetal é de 80% ou mais, a temperatura da superfície do solo atingiu valores de 400°C (Daibes *et al.*, 2018), podendo atingir valores maiores que 600°C como no estudo de Santana *et al.* (2019). Os autores reportam que sementes localizadas em áreas com baixa cobertura vegetal apresentaram redução de mais de 50% na viabilidade, enquanto aquelas em sítios com mais de 80% de cobertura apresentaram perda total da viabilidade. Para savanas arbóreas do Sudão, Dayamba *et al.*, (2010) reportam que, após uma queimada, as sementes localizadas na superfície do solo não germinaram.

As altas temperaturas também podem afetar os frutos nas copas por meio da necrose do pedicelo ou por dano no fruto, impedindo a sua abertura e também a dispersão das sementes (Michaletz e Johnson, 2007). Palermo (2011), reporta que como consequência de uma queimada em meados da estação seca, 44% dos frutos de *Q. parviflora* foram danificados. Para *Qualea multiflora* Mart., cujos frutos se assemelham em tamanho aos de *Q. parviflora*, 37% foram inviabilizados após a passagem do fogo (Sato *et al.*, 2018). Já para frutos maiores como os de *K. coriacea*, Landim e Hay (1994)

e Cirne e Miranda (2008) reportam que a passagem do fogo resulta na perda de cerca 34% e 60% dos frutos, para queimadas realizadas no início (junho) e final da estação seca (setembro), respectivamente. Palermo (2011) e Sato et al. (2018) mostraram que a altura do fruto na copa é fator importante para a proteção das sementes. Segundo esses autores, grande parte das sementes viáveis no sistema no período pós-fogo virá dos frutos em alturas superiores a da altura média das chamas durante a passagem do fogo. Entretanto, todos os indivíduos reprodutivos com altura inferior a da zona de chamas (2,5 m; Castro e Kauffman 1998) poderão sofrer perda severa de sementes viáveis. De acordo com o inventário feito no Specieslink (2002) cerca de 41% dos indivíduos de *K. coriácea* e 23% dos de *Q. parviflora* se encontram nessa condição (Fig 2) Embora o fogo também estimule a abertura de frutos dessas espécies, o dano causado aos frutos, a queima das sementes em frutos abertos e daquelas na superfície do solo, associados a redução na germinação das sementes expostas a temperaturas da ordem de 100°C representam uma grande perda do esforço reprodutivo do ano anterior, podendo comprometer o recrutamento de novos indivíduos. Adicionado a isso, o fogo afeta a estrutura/arquitetura do indivíduo de espécies arbóreas, tanto em altura (top-kill; Souchie et al., 2017; Massi e Franco, 2017) como em número de ramos laterais (Gawryszewski et al., 2019; Garda, 2018; Bond e Midgley, 2003) e reduz e também retarda a produção de flores e a dispersão de sementes (Landim e Hay, 1994; Hoffmann, 1998; Palermo e Miranda, 2012; França et al., 2014). Além disso, o tamanho da semente é importante para a sua tolerância a altas temperaturas (Ribeiro et al., 2015; Bouchardet et al., 2015). Dessa forma, as sementes coletadas e que apresentaram massa menor que 100 mg para *K. coriácea* e 60 mg para *Q. parviflora* podem ser inviabilizadas após exposição às altas temperaturas. Essa perda pode ser adicionada àquela resultante da exposição das sementes selecionadas a temperaturas entre 130°C e 170°C, isto é, 68% das sementes de *K. coriácea* e de *Q. parviflora* (Fig 1 e Fig 4). Porém, a possível germinação das sementes de maior massa pode contribuir para o aumento do número de sementes viáveis dispersas na área após evento de queima. Além dessa perda de sementes, ainda temos que considerar o aumento na remoção de sementes por predadores em áreas recém queimadas (Setterfield, 2002; Orrock et al., 2006). Todos esses processos representam um gargalo no recrutamento afetando a persistência das espécies no sistema e na dinâmica das populações vegetais, que passam

depender da qualidade das plântulas resultantes das sementes expostas às altas temperaturas.

Os parâmetros T0 e TMG não foram alterados pela exposição às altas temperaturas. As sementes aquecidas e as não aquecidas germinaram em tempos similares, sugerindo que, após exposição a altas temperaturas, as sementes dessas espécies não modificaram suas estratégias de germinação (Ferreira e Borghetti, 2004; Ranal e Santana, 2006). Assim as plântulas de *K. coriacea* e *Q. parviflora* vão depender principalmente, para o sucesso no estabelecimento, das estratégias de crescimento e da disponibilidade de sítios seguros onde irá ocorrer a germinação. Juntamente com T0 e TMG, as condições climáticas no momento da germinação, podem afetar a sobrevivência das plântulas (Garwood, 1986) uma vez que sementes que não possuem dormência, germinarão prontamente com o início das chuvas (Long et al., 2015) quando são comuns curtos períodos sem chuva. Para o Cerrado intervalos de no máximo 5 a 10 dias sem chuva são comuns na região leste do Cerrado (Assad *et al.*, 1993). Nesse sentido, o aumento no tempo para o evento de primeira germinação (T0) e tempo médio de germinação (TMG) podem resultar em germinação em um período mais favorável auxiliando na sobrevivência das sementes durante o processo de germinação e evitando o ressecamento das plântulas em curtos períodos sem chuva (2 a 5 dias) como proposto por Frasier (1989) para gramíneas e por Wilson e Witkowski (1998) para arbóreas de savanas africanas que apresentaram 100% de mortalidade após 12 dias sem chuva. Além dos veranicos nos primeiros dias de estabelecimento, a primeira estação seca é fator importante para a mortalidade de plântulas como registrado por Braz et al. (2000), para plântulas de arbóreas do Cerrado.

Apesar de não ter sido observada diferença significativa entre os tratamentos para a presença de cotilédones abertos, folhas e raízes secundárias, foram registradas diferentes estratégias de desenvolvimento entre as espécies. Para *K. coriacea* a abertura de cotilédones foi observada aos 7 dias de desenvolvimento, e acréscimo de massa só foi registrado no décimo quinto dia de cultivo (Fig. 5). Por outro lado, *Q. parviflora* não apresentou alteração na massa ao longo dos 15 dias de observação e a presença de abertura de cotilédones só ocorreu aos 15 dias (Figs. 5 e 6). Essas estruturas são importantes para o estabelecimento inicial das plântulas, já que os cotilédones possuem a função de armazenar nutrientes, água e de assimilação de carbono (Kitajima 2002) e

as primeiras folhas representam um processo inicial de síntese de biomassa, o que pode explicar o aumento de massa na plântulas de *K. coriacea*. Já raízes secundárias das plântulas possibilitarão melhor fixação no solo o que poderá evitar que a erosão laminar resultante das primeiras chuvas exponha as raízes das plântulas levando a morte por estresse hídrico nos próximos dias sem chuva (Silva & Castro 1989), além de garantir melhor aproveitamento de nutrientes e água no solo (Kozłowski 1971; Shulze *et al* 1996; Wilson & Witkowski 1998). O maior investimento em raízes secundárias em plântulas de *Q. parviflora* sugere maior probabilidade de fixação dessas plântulas no solo nos primeiros dias de desenvolvimento do que as de *K. coriacea*, visto que a produção de raízes secundárias se dá 7 dias antes do que em plântulas de *K. coriacea*. Essa diferença no desenvolvimento inicial pode estar associada ao tamanho dos cotilédones sendo que os de *K. coriacea* são duas vezes mais pesados do que os de *Q. parviflora* (Fig. 1 e Fig. 3), com maior estoque de nutrientes e maior área fotossintética (Kidson e Westoby, 2000).

Embora não tenha sido registrada redução na germinação das sementes das duas espécies quando expostas a 70°C por 2 e 5 minutos, as plântulas dessas sementes apresentaram redução na alocação de recursos na parte aérea ou na radicular quando comparadas ao grupo controle (*Q. Parviflora*) ou quando comparadas entre o tempo de exposição (*K. Coriacea*) (Fig. 5). *Kielmeyera coriacea* apresentou redução de 15% na massa total e de 13% na massa aérea quando o tempo de exposição a 70°C foi aumentando de 2 para 5 minutos, enquanto que para *Q. parviflora* foi registrado um decréscimo da biomassa radicular quando suas sementes foram expostas a 70°C por 5 min em relação ao controle, sem alteração na massa total, resultando em diferença significativa em R:A. O efeito negativo da exposição de tecido vegetal a altas temperaturas está associado ao tempo de exposição (Kayll, 1968; Judd, 1993; Gashaw e Michelsen, 2002; Michaletz e Johnson, 2007). Para sementes de espécies arbóreas do Cerrado, vários estudos têm registrado alterações na germinação em associação com altas temperaturas e diferentes tempos de exposição (Cirne e Miranda, 2008; Palermo, 2011; Ribeiro e Borghetti, 2014; Daibes *et al.*, 2019). No entanto, não encontramos estudos associando os efeitos das altas temperaturas (> 70°C) e/ou diferentes tempos de exposição das sementes ao desenvolvimento inicial de plântulas para espécies arbóreas do Cerrado. O decréscimo na alocação de biomassa para ambas as espécies tanto na

parte radicular quanto na parte aérea pode acarretar prejuízos competitivos e de fixação no solo para o processo de estabelecimento inicial das plântulas (Schulze *et al.*, 1996; Holmgren *et al.*, 1997; Wilson e Witkowski, 1998; Visser *et al.*, 2016).

A alteração na alocação de massa registrado nos primeiros 15 dias de desenvolvimentos de plântulas resultantes de sementes expostas a temperaturas similares aquelas mensuradas dentro de frutos de espécies arbóreas do Cerrado durante queimadas pode impactar significativamente o recrutamento de novos indivíduos. Adicionado a isso, o estabelecimento também dependerá do local onde as sementes serão depositadas (Salazar *et al.*, 2011) e das condições ambientais apropriadas para o desenvolvimento das plântulas (Schupp, 1995). Em áreas não queimadas, a restrição para a formação do banco de plântulas pode resultar do aumento da probabilidade das sementes caírem sobre o estrato rasteiro ou sobre a serapilheira que podem representar uma barreira física para que as raízes das plântulas recém-germinadas alcancem a superfície do solo (Coutinho, 1977; Frasier *et al.*, 1985) e estejam vulneráveis a seca e a erosão laminar causada pelas primeiras chuvas (Frasier *et al.*, 1985). Desta forma, a emergência e o estabelecimento de plântulas dependerão de clareiras presentes na vegetação do estrato rasteiro já que, fora dessas, as plântulas, durante seu estabelecimento, irão competir por luz, água, nutrientes e espaço principalmente com a vegetação herbácea (Holmgren *et al.*, 1997; Nardoto *et al.*, 1998; Vandenberghe *et al.*, 2006). Além disso, a predação das sementes e o ataque por fungos também contribuem para reduzir a germinação em campo, como observado por Oliveira e Silva (1993) para *K. coriacea*. Assim, o banco de plântulas terá diversas barreiras até ultrapassar estrato rasteiro, que para áreas abertas de cerrado é de cerca de 50 cm (Kauffman *et al.*, 1994). Porém, a maior quantidade de sementes dispersas no sistema aumenta a probabilidade de estabelecimento como mostrado por Setterfield (2002). Já em áreas queimadas, , embora haja uma grande quantidade de nutrientes disponíveis para absorção pelas raízes superficiais (Pivello e Coutinho, 1992; Blair, 1997; Nardoto, *et al.*, 2006), as plântulas de sementes aquecidas e não aquecidas, forem depositadas na área deverão estar aptas a se desenvolver em um ambiente modificado pelo fogo e desfavorável ao seu desenvolvimento inicial. Ou seja, estarão vulneráveis a maior exposição da radiação solar (Castro-Neves e Miranda, 1996) já que o fogo consome grande parte do estrato rasteiro (~94%) e das folhas de arbustos e árvores até 2 m de altura (Castro e Kauffman,

1998; Miranda *et al.*, 2010) o que também resulta em rápido ressecamento das camadas superficiais do solo (Quesada *et al.*, 2004). Nessa situação também ocorre um aumento na amplitude de temperatura no solo, resultante da redução do albedo (Castro-Neves e Miranda, 1996). Assim, a 1 cm de profundidade, a amplitude diária da temperatura do solo, pode passar de 26°C para cerca de 40°C (Castro-Neves e Miranda 1996). Musso *et al.* (2015) e Zupo *et al.* (2016) mostraram que sementes mantidas sob 35°C a 40°C de amplitude por até 30 dias resultaram em respostas diferenciadas quanto à germinação de gramíneas e herbáceas do cerrado, isto é, algumas espécies aumentaram a germinação e outras tiveram sua germinação reduzida. Não encontramos, entretanto, nenhum estudo referente ao desenvolvimento inicial de plântulas de espécies arbóreas do Cerrado em situações que simulem as condições pós-fogo, incluindo sementes expostas a altas temperaturas. Todas essas alterações no sistema sugerem que para plântulas que tiverem seu desenvolvimento inicial prejudicado pela exposição das sementes à altas temperaturas perceberão o ambiente pós-queima ainda mais hostil para o seu desenvolvimento e possível sucesso de estabelecimento. Setterfield (2002) apresenta resultados de estabelecimento para duas espécies australianas em área protegida do fogo e em áreas queimadas no início e final da estação seca. Em seu trabalho a autora reporta redução significativa na densidade de sementes nas áreas queimadas (92% a 98%) e redução de 14 a 39 vezes na densidade de plântulas estabelecidas até o sexto mês. A autora atribui esta redução à baixa densidade de sementes, ao microclima desfavorável, a competição com estrato rasteiro com o decorrer da estação chuvosa e ao aumento da remoção de sementes por predadores. Embora considere uma redução na chuva de sementes nas áreas queimadas, a autora não associa possíveis efeitos da exposição das sementes a altas temperaturas ao baixo estabelecimento das plântulas. Para o Cerrado, Hoffman, (1996) argumenta que as alterações causadas pelo fogo no sistema são determinantes para o baixo estabelecimento de plântulas no primeiro ano após a queima. Entretanto, as sementes utilizadas no seu experimento não foram expostas a altas temperaturas antes da semeadura.

Nossos resultados mostram que a exposição das sementes a altas temperaturas não só vai afetar a quantidade de sementes germináveis no sistema como também a alocação de biomassa para o desenvolvimento inicial das plântulas, quer seja na parte aérea como mostrado para *K. coriacea* ou nas raízes como mostrado para *Q. parviflora*.

Esses resultados indicam outro fator para o decréscimo de plântulas registrado após a queima e observado por vários autores em campo (Hoffmann, 1996; Salazar *et al.*, 2011). Além disso, sugerem que apenas a tolerância da semente às altas temperaturas não é indicativa de sucesso de estabelecimento de plântulas em sistemas com ocorrência frequente de fogo. Com isso, é importante destacar que o fogo no Cerrado, com alta frequência de ocorrência, vai atuar em diversos níveis para a supressão da vegetação arbórea. Seja pela mortalidade de indivíduos adultos após a passagem do fogo, ocorrência de *top-kill* com significativa redução na altura, uso de recursos para a reposição da parte vegetativa perdida durante os episódios de queima em detrimento de investimento em reprodução, redução do número de sementes germináveis, queda na taxa de germinação e produção de plântulas que apresentam redução na alocação de recursos na parte aérea (*K. Coriacea*) ou na radicular (*Q. Parviflora*). Todos esses fatores vão influir na dinâmica das populações e na persistências das espécies no sistema. E devem ser considerados nas prescrições do uso do fogo quer seja para a manutenção da diversidade de espécies quanto para a restauração de áreas degradadas do Cerrado.

Referências bibliográficas

- Andrade LAZ, Miranda HS. 2014.** The dynamics of the soil seed bank after a fire event in a woody savanna in central Brazil. *Plant Ecology* **215**: 1199–1209.
- Assad ED; Sano EE, Matsumoto R; Castro LH, Silva FAM. 1993.** Veranicos na região dos cerrados brasileiros frequência e probabilidade de ocorrência. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*: **28**:993-1003.
- Augspurger CK, Franson SE. 1987.** Wind dispersal of artificial fruits varying in mass, area, and morphology. *Ecology* **68**: 27–42.
- Bicalho EM, Rosa BL, Souza AE, Rios CO, Pereira EG. 2016.** Do the structures of macaw palm fruit protect seeds in a fire-prone environment? *Acta Botanica Brasilica* **30**: 540–548.
- Blair JM. 1997.** Fire, N availability, and plant response in grasslands: A test of the transient maxima hypothesis. *Ecology* **78**: 2359–2368.
- Bond WJ, Keeley JE. 2005.** Fire as a global “herbivore”: The ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* **20**: 387–394.
- Bond WJ, Midgley JJ. 2003.** The evolutionary ecology of sprouting in woody plants. *International Journal of Plant Science* **164**: 103–114.
- Borghetti F, Andrade LAZ, Schmidt IB, Barbosa ERMB. 2019.** Seed germination and seedling recruitment of *Dimorphandra mollis* Benth. in a Neotropical savanna

- subjected to prescribed fires. *Folia Geobotanica*, in press. doi:10.1007/s12224-019-09338-3.
- Bouchardet DA, Ribeiro IMR, Sousa NA, Aires SS, Miranda HS. 2015.** Efeito de altas temperaturas na germinação de sementes de *Plathymenia reticulata* Benth. e *Dalbergia miscolobium* Benth. *Revista Árvore* **39**: 697–705.
- Bradshaw SD, Dixon KW, Hopper SD, Lambers H, Turner SR. 2011.** Little evidence for fire-adapted plant traits in Mediterranean climate regions. *Trends in Plant Science* **16**: 69–76.
- Bradstock RA, Gill AM, Hastings SM, Moore PHR. 1994.** Survival of serotinous seedbanks during bushfires: Comparative studies of *Hakea* species from southeastern Australia. *Australian Journal of Ecology* **19**: 276–282.
- Braz VS, Kanegae MF, Franco AC. 2000.** Estabelecimento e desenvolvimento de *Dalbergia miscolobium* Benth. em duas fitofisionomias típicas dos cerrados do Brasil Central. *Acta Botanica Brasilica* **14**: 27–35.
- Castro EADE, Kauffman JB. 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.
- Castro-Neves BM, Miranda HS. 1996.** Efeitos fogo no regime térmico do solo de um campo sujo de Cerrado. In: Miranda SH, Saito CH, Dias BFS, eds. *Impactos de queimadas em áreas de Cerrado e Restinga*, Brasília: ECL, 20–30.
- Cirne P, Miranda HS. 2008.** Effects of prescribed fires on the survival and release of seeds of *Kielmeyera coriacea* (Spr.) Mart. (Clusiaceae) in savannas of Central Brazil. *Brazilian Journal of Plant Physiology* **20**: 197–204.
- Coutinho LM. 1977.** Aspectos ecológicos do fogo no Cerrado. II - As queimadas e a dispersão de sementes em algumas espécies anemocóricas do estrato herbáceo-subarbustivo. *Boletim de Botânica* **5**: 57-63.
- Coutinho LM. 1990.** Fire in the ecology of the Brazilian Cerrado. In: Goldammer JG, ed. *Fire in the tropical biota: Ecosystem processes and global challenges*. Ecological Studies, Berlin: Springer, 82-105.
- Cruz A, Pérez B, Velasco A, Moreno JM. 2003.** Variability in seed germination at the interpopulation, intrapopulation and intraindividual levels of the shrub *Erica australis* in response to fire-related cues. *Plant Ecology* **169**: 93–103.
- Daibes LF, Gorgone-Barbosa E, Silveira FAO, Fidelis A. 2018.** Gaps critical for the survival of exposed seeds during Cerrado fires. *Australian Journal of Botany* **66**: 116–123.
- Daibes LF, Pausas JG, Bonani N, Nunes J, Silveira FAO, Fidelis A. 2019.** Fire and legume germination in a tropical savanna: ecological and historical factors. *Annals of Botany*, in press. doi:10.1093/aob/mcz028.
- Daibes LF, Zupo T, Silveira FAO, Fidelis A. 2017.** A field perspective on effects of fire and temperature fluctuation on Cerrado legume seeds. *Seed Science Research* **27**: 74–83.
- Dantas VDL, Pausas JG. 2013.** The lanky and the corky: fire-escape strategies in savanna woody species. *Journal of Ecology* **101**: 1265–1272.
- Dayamba SD, Savadogo P, Zida D, Sawadogo L, Tiveau D, Oden PC. 2010.** Fire temperature and residence time during dry season burning in a Sudanian savanna-

- woodland of West Africa with implication for seed germination. *Journal of Forestry Research* **21**: 445–450.
- Dinno A. 2017.** dunn.test: Dunn's Test of Multiple Comparisons Using Rank Sums. R package version 1.3.5. <https://CRAN.R-project.org/package=dunn.test>
- Durigan G, Ratter JA. 2016.** The need for a consistent fire policy for Cerrado conservation. *Journal of Applied Ecology* **53**: 11–15.
- Ellis RH. 1992.** Seed and seedling vigour in relation to crop growth and yield. *Plant Growth Regulation* **11**: 249–255.
- Escobar DFE, Silveira FAO, Morellato LPC. 2018.** Timing of seed dispersal and seed dormancy in Brazilian savanna: two solutions to face seasonality. *Annals of Botany* **121**: 1197–1209.
- Ferreira AG, Borghetti F. 2004.** *Germinação: do básico ao aplicado*. 1th edn. Porto Alegre: Artmed Editora S.A.
- Fiedler NC, Nuno I, Azevedo C, Medeiros MB, Venturoil F. 2002.** Efeito de incêndios florestais na estrutura e composição florística de uma área de cerrado *sensu stricto* na Fazenda Água Limpa-DF. *Revista Árvore* **28**: 129–138.
- Françoso R, de Camargo Guaraldo A, Prada M, Orelli Paiva A, Hofmann Mota E, Roberto Rodrigues Pinto J. 2014.** Fenologia e produção de *Caryocar brasiliense* Cambess. *Enterolobium gummiferum* (Mart.) J.F. Macbr. em diferentes regimes de queima. *Revista Árvore* **38**: 579–590.
- Frasier AGW, Cox JR, Woolhiser DA. 1985.** Emergence and Survival Response of seven grasses for six wet-dry periods following planting. *Society for Range Management* **38**: 372–377.
- Frasier GW. 1989.** Characterization of seed germination and seedling survival during the initial wet-dry periods following planting. *Journal of Range Management* **42**: 299–303.
- Garda AB. 2018.** *Dano e Recuperação Pós-fogo em Espécies Lenhosas do Cerrado: fogo após 18 anos de proteção versus queimada bienais em três épocas distintas*. MSc Thesis, Universidade de Brasília, Brasil.
- Garwood NC. 1996.** Functional morphology of tropical tree seedlings. In: Swaine MD, eds. *The ecology of tropical forest tree seedlings*. France: Unesco and The parthenon publishing group, 59-129.
- Gashaw M, Michelsen A. 2002.** Influence of heat shock on seed germination of plants from regularly burnt savanna woodlands and grasslands in Ethiopia. *Plant Ecology* **159**: 83–93.
- Gawryszewski FM; Sato MN, Miranda HS. 2019.** Frequent fires alter tree architecture and impair reproduction of a common fire-tolerant savanna tree. *Plant Biology*. Doi:10.1111/plb.13038.
- Gignoux J, Hoffmann WA, Setterfield SA, Williams PR. 2006.** Positive effect of seed size on seedling survival in fire-prone savannas of Australia, Brazil and West Africa. *Journal of Tropical Ecology* **22**: 719–722.
- Groom PK, Lamont BB. 1997.** Fruit-seed relations in *Hakea*: Serotinous species invest more dry matter in pre dispersal seed protection. *Austral Ecology* **22**: 352–355.

- Herranz, JM, Ferrandis P, Martínez- Sánchez JJ. 1998.** Influence of heat on seed germination of seven mediterranean leguminosae species. *Plant Ecology* **136**: 95–103.
- Higgins SI, Bond WJ, Trollope SW. 2000.** Fire, reprofiting and variability: a receipt for grass-stepe coexistence in savanna. *Journal of Ecology* **88**: 213–229.
- Hoffmann WA. 1996.** The effects of fire and cover on seedlings establishment in a neotropical. *Journal of Ecology* **84**: 383–393.
- Hoffmann WA. 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 WA. 1999.** Fire and population dynamics of woody plants in a neotropical savanna. *Ecology* **80**: 1354–1369.
- Hoffmann WA. 2000.** Post-establishment seedling success in the Brazilian Cerrado: A comparison of savanna and forest species. *Biotropica* **32**: 62–69.
- Holmgren M, Scheffer M, Huston MA. 1997.** The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* **78**: 1966–1975.
- IBGE.2004.** Reserva Ecológica do IBGE: Ambiente e plantas vasculares. *Estudos e Pesquisa Informação Geográfica* **3**:1–71.
- Judd TS. 1993.** Seed survival in small myrtaceous capsules subjected to experimental heating. *Oecologia* **93**: 576–581.
- Kauffman, J Boone Cummings D, Ward DE. 1994.** Relationships of Fire, Biomass and Nutrient Dynamics along a Vegetation Gradient in the Brazilian Cerrado. *Journal of Ecology* **82**: 519–531.
- Kayll AJ. 1968.** Heat tolerance of tree seedlings. *Proceedings of the Tall Timbers Fire Ecology Conference* **9**: 8–105.
- Kidson R, Westoby M. 2000.** Seed mass and seedling dimensions in relation to seedling establishment. *Oecologia* **125**: 11–17.
- Kitajima K. 2002.** Depend tree seedlings tropical to shade-tolerant analysis growth functional longer on seed reserves? Species of three Bignoniaceae. *Functional Ecology* **16**: 433–444.
- Kozlowski TT. 1971.** Importance and characteristics of seeds. In: Kozlowski TT, ed. *Seed Biology*. New York: Academic press, 1–18.
- Labouriau LG, Valio IM, Labouriau MS, Handro W. 1963.** Nota sobre a germinação de sementes de plantas de Cerrados em condições naturais. *Revista Brasileira de Biologia* **23**: 227–237.
- Lamont BB, He T, Yan Z. 2019.** Fire as a pre-emptive evolutionary trigger among seed plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **36**: 13–23.
- Landim M, Hay J. 1996.** Impacto do fogo sobre alguns aspectos da biologia reprodutiva de *Kielmeyera coriacea* Mart. *Revista Brasileira de Biologia* **56**: 127–134.
- Lehmann CER, Anderson TM, Sankaran M, Higgins IS, Archibald S, Hoffmann AW, Hanan PN, Williams RJ, Fensham RJ, Felfili J, Hutley LB, Ratnam J, Jose JS, Montes R, Franklin D, Russell-Smith J, Ryan CM, Durigan G, Hiernaux P, Haidar R, Bowman DMJS, Bond WJ. 2014.** Savanna vegetation-fire-climate relationships differ among continents. *Science* **343**: 548–552.

- Lima ES, Lima HS, Ratter JA. 2009.** Mudanças pós-fogo na estrutura e composição da vegetação lenhosa em um Cerrado mesotrófico, no período de cinco anos (1997-2002) em Nova Xavantina-MT. *Cerne* **15**: 468–480.
- Long RL, Gorecki MJ, Renton M, Scott JK, Colville L, Goggin DE, Commander LE, Westcott DA, Cherry H, WE Finch-Savage. 2015.** The ecophysiology of seed persistence: A mechanistic view of the journey to germination or demise. *Biological Reviews* **90**: 31–59.
- Martins CR, Hay JDV, Scaléa M, Malaquias JV. 2017.** Management techniques for the control of *Melinis minutiflora* P. Beauv. (molasses grass): ten years of research on an invasive grass species in the Brazilian Cerrado. *Acta Botanica Brasilica* **31**: 546–554.
- Massi KG, Eugênio CUO, Franco AC. 2017.** Post-fire reproduction of herbs at a savanna-gallery forest boundary in Distrito Federal, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* **77**: 876–886.
- Medeiros MB, Fiedler NC. 2011.** Heterogeneidade de ecossistemas, modelos de desequilíbrio e distúrbios. *Biodiversidade Brasileira* **2**: 4–11.
- Medeiros MB, Miranda HS. 2005.** Mortalidade pós-fogo em espécies lenhosas de campo sujo submetido a três queimadas prescritas anuais. *Acta Botanica Brasilica* **19**: 493–500.
- Medeiros MB, Miranda HS. 2008.** Post-fire sprouting and mortality in Cerrado woody plant species over a three-year period. *Edinburgh Journal of Botany* **65**: 53–68.
- Michaletz ST, Johnson EA. 2007.** How forest fires kill trees: A review of the fundamental biophysical processes. *Scandinavian Journal of Forest Research* **22**: 500–515.
- Miranda HS, Neto WN, Castro-Neves BM. 2010.** Caracterização das queimadas de Cerrado. In: Miranda HS, ed. *Efeitos do regime do fogo sobre a estrutura de comunidades de Cerrado: Resultados do Projeto Fogo*. Brasília: IBAMA MMA, 23–33.
- Moreira AG. 2000.** Effects of fire protection on savanna structure in central Brazil. *Journal of Biogeography* **27**: 1021–1029.
- Morrison DA, Morris EC. 2000.** Pseudo replication in experimental designs for the manipulation of seed germination treatments. *Austral Ecology* **25**: 292–296.
- Musso C, Miranda HS, Aires SS, Bastos AC, Soares AMVM, Loureiro S. 2015.** Simulated post-fire temperature affects germination of native and invasive grasses in Cerrado (Brazilian savanna). *Plant Ecology & Diversity* **8**: 219–227.
- Nardoto GB, Bustamante MMC, Pinto AS, Klink CA. 2006.** Central Brazil and impacts of fire nutrient use efficiency at ecosystem and species level in savanna areas of Central Brazil and impacts of fire. *Journal of Tropical Ecology* **22**: 191–201.
- Nardoto GB, Souza MP, Franco AC. 1998.** Estabelecimento e padrões sazonais de produtividade de *Kielmeyera coriacea* (Spr) Mart. nos cerrados do Planalto Central: efeitos do estresse hídrico e sombreamento. *Revista Brasileira de Botânica* **21**: 1–15.
- Oliveira PE, Gibbs PE. 2000.** Reproductive biology of woody plants in a cerrado community of Central Brazil. *Flora* **195**: 311–329.
- Oliveira PE, Silva JCS. 1993.** Reproductive biology of two species of *Kielmeyera* (Guttiferae) in the cerrados of Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* **9**: 67–79.

- Oliveira PEAM. 2008.** Fenologia e biologia reprodutiva das espécies de Cerrado In: Ribeiro JF, Almeida SP, Sano SM, eds. *Cerrado ecologia e flora*. Brasília: Embrapa Cerrados, 275–290.
- Orrock JL, Levey DJ, Danielson BJ, Damschen EI. 2006.** Seed predation, not seed dispersal, explains the landscape-level abundance of an early-successional plant. *Journal of Ecology* **94**: 838–845.
- Ott JP, Klimešová J, Hartnett DC. 2019.** The ecology and significance of below-ground bud banks in plants. *Annals of Botany* **20**: 1–20.
- Overbeck GE, Müller SC, Pillar VD, Pfadenhauer J. 2006.** No heat-stimulated germination found in herbaceous species from burned subtropical grassland. *Plant Ecology* **184**: 237–243.
- Palermo AC, Miranda HS. 2012.** Efeito do fogo na produção de frutos de *Qualea parviflora* Mart. (Vochysiaceae) em cerrado *sensu stricto*. *Revista Árvore* **36**: 685–693.
- Palermo AC. 2011.** *Efeitos do fogo na sobrevivência de sementes e na produção de frutos de Qualea parviflora Mart. (Vochysiaceae)*. MSc Thesis, Universidade de Brasília, Brasil.
- Paredes MVF, Cunha ALN, Musso C, Aires SS, Sato MN, Miranda HS. 2018.** Germination responses of native and invasive Cerrado grasses to simulated fire temperatures. *Plant Ecology & Diversity* **11**:193-203.
- Pausas JG, Keeley JE. 2009.** A Burning story: The role of fire in the history of life. *BioScience* **59**: 593–601.
- Pausas JG, Lamont BB, Paula S, Appezzato-da-Glória B, Fidelis A. 2018.** Unearthing belowground bud banks in fire-prone ecosystems. *New Phytologist* **217**: 1435–1448.
- Pausas JG. 2015.** Bark thickness and fire regime. *Functional Ecology* **29**: 315–327.
- Pereira ACJ, Oliveira SLJ, Pereira JMC, Turkman MAA. 2014.** Modelling fire frequency in a Cerrado savanna protected area. *Plos One*, **9**: 102-380
- Piña-Rodrigues FC, Figliolia M, Peixoto M. 2004.** Teste de qualidade. In: Ferreira, AG, Borghetti F, eds. *Germinação: do básico ao aplicado*. Porto Alegre: Artmed, 283–297.
- Pires RHA, Franco AC, Piedade MTF, Scudeller VV, Kruijt B, Ferreira CS. 2018.** Flood tolerance in two tree species that inhabit both the Amazonian floodplain and the dry Cerrado savanna of Brazil. *Aob Plants* **10**: 1–15.
- Pivello VR, Coutinho LM. 1992.** Transfer of macro-nutrients to the atmosphere during experimental burnings in an open Cerrado (Brazilian savanna). *Journal of Tropical Ecology* **8**: 487–497.
- Quesada CA, Miranda AC, Hodnett MG, Santos AJB, Miranda HS, Breyer LM. 2004.** Seasonal and depth variation of soil moisture in a burned open savanna (campo sujo) in central Brazil. *Ecological Applications* **14**: 33-41.
- Ranal MA, Santana DGDE. 2006.** How and why to measure the germination process? *Revista Brasileira de Botânica* **2**: 1–11.
- Ratter JA, Bridgewater S, Ribeiro JF. 2003.** Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation III: Comparison of the woody vegetation of 376 areas. *Edinburgh Journal of Botany* **60**: 57–109.

- Ribeiro LC, Barbosa ERM, 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**: 1102–1111.
- Ribeiro LC, Borghetti F. 2014.** Comparative effects of desiccation, heat shock and high temperatures on seed germination of savanna and forest tree species. *Austral Ecology* **39**: 267–278.
- Ribeiro LC, Pedrosa M, Borghetti F. 2013.** Heat shock effects on seed germination of five Brazilian savanna species. *Plant Biology* **15**: 152–157.
- Salazar A, Goldstein G, Franco AC, Miralles-Wilhelm F. 2011.** Timing of seed dispersal and dormancy, rather than persistent soil seed-banks, control seedling recruitment of woody plants in Neotropical savannas. *Seed Science Research* **21**: 103–116.
- Salazar A, Goldstein G, Miralles-Wilhelm ACFF. 2012.** Seed limitation of woody plants in Neotropical savannas. *Plant Ecology* **213**: 273–287.
- Salazar A, Goldstein G. 2014.** Effects of fire on seedling diversity and plant reproduction (sexual vs. vegetative) in neotropical savannas differing in tree density. *Biotropica* **46**: 139–147.
- Santana FT, Fernandes HE, Giongo M, Moura WS, Cabral KP, Souza PB. 2019.** Influência do fogo na germinação de três espécies do Bioma Cerrado. *Biodiversidade* **18**: 18–27.
- Sato MN, Musso C, Miranda HS. 2018.** Fire-induced damage to *Qualea multiflora* Mart. seeds depends on fruit protection and the position in the tree crown. *Plant Biology* **20**: 1036-1041.
- Savadogo P, Sanou L, Dayamba SD, Bognounou F, Thiombiano A. 2016.** Relationships between soil seed banks and above-ground vegetation along a disturbance gradient in the W National Park trans-boundary biosphere reserve, West Africa. *Journal of Plant Ecology* **10**: 349–363.
- Schmidt IB, Moura LC, Ferreira MC, Eloy L, Sampaio AB, Dias PA, Berlinck CN. 2018.** Fire management in the Brazilian savanna: First steps and the way forward. *Journal of Applied Ecology* **55**: 2094–2101.
- Schulze ED, Mooney HA, Sala OE, Jobbagy E, Buchmann N, Bauer G, Canadell J, Jackson RB, Loreti J, Oesterheld M, Ehleringer JR. 1996.** Rooting depth, water availability, and vegetation cover along an aridity gradient in Patagonia. *Oecologia* **108**: 503–511.
- Schupp EW. 1995.** Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* **82**: 399–409.
- Scott K, Setterfield S, Douglas M, Andersen A. 2010.** Soil seed banks confer resilience to savanna grass-layer plants during seasonal disturbance. *Acta Oecologica* **36**: 202–210.
- Setterfield SA. 2002.** Seedling establishment in an Australian tropical savanna: effects of seed supply, soil disturbance and fire. *Journal of Applied Ecology* **39**: 949–959.
- Silva JF, Castro F. 1989.** Fire, Growth and Survivorship in a Neotropical Savanna Grass *Andropogon semiberbis* in Venezuela. *Journal of Tropical Ecology* **5**: 387-400.

- Silva JF, Raventos J, Caswell H. 1990.** Fire and fire exclusion effects on the growth and survival of two savanna grasses. *Acta Ecologica* **11**: 783–800.
- Silva Júnior MC, Santos GC. 2005.** *100 árvores do cerrado: guia de campo. Rede de sementes do Cerrado.*
- Silvério DV, Pereira OR, Mews HA, Maracahipes-Santos L, Santos JO, Lenza E. 2015.** Surface fire drives short-term changes in the vegetative phenology of woody species in a Brazilian savanna. *Biota Neotropica* **15**:1-9.
- Souchie FF, Roberto J, Pinto R, et al., 2017.** Post-fire sprouting strategies of woody vegetation in the Brazilian savanna. *Acta Botanica Brasilica* **31**: 260–266.
- Specieslink. 2002.** <http://splink.cria.org.br/> (10 Dec. 2018)
- Tangney R, Merritt DJ, Fontaine JB, Miller BP. 2019.** Seed moisture content as a primary trait regulating the lethal temperature thresholds of seeds. *Journal of Ecology* **107**: 1093–1105.
- Tybirk K, Schmidt LH, Hauser T. 1994.** Notes on soil seed banks of African acacias. *African Journal of Ecology* (United Kingdom).
- Vandenbergh C, Freléchoux F, Gadallah F, Buttler A. 2006.** Competitive effects of herbaceous vegetation on tree seedling emergence, growth and survival: Does gap size matter? *Journal of Vegetation Science* **17**: 481–488.
- Visser EJW, Zhang Q, De Gruyter F, Martens S, Huber H. 2016.** Shade affects responses to drought and flooding - acclimation to multiple stresses in bittersweet (*Solanum dulcamara* L.). *Plant Biology* **18**: 112–119.
- Wickham H. 2017.** tidyverse: Easily Install and Load the 'Tidyverse'. *R package version 1.2.1.*
- Williams PR, Congdon RA, Grice AC, Clarke PJ. 2005.** Germinable soil seed banks in a tropical savanna: seasonal dynamics and effects of fire. *Austral Ecology* **30**: 79–90.
- Wilson TB, Witkowski ETF. 1998.** Water requirements for germination and early seedling establishment in four African savanna woody plant species. *Journal of Arid Environments* **38**: 541–550.
- Zironi HL, Silveira FAO, Fidelis A. 2019.** Fire effects on seed germination: Heat shock and smoke on permeable vs impermeable seed coats. *Flora* **253**: 98–106.
- Zupo T, Baeza MJ, Fidelis A. 2016.** The effect of simulated heat-shock and daily temperature fluctuations on seed germination of four species from fire-prone ecosystems. *Acta Botanica Brasilica* **30**: 514–519.