



Universidade de Brasília

Instituto de Ciências Biológicas

Programa de Pós-Graduação em Ecologia

Traços de regeneração de gramíneas do Cerrado: uma revisão de escopo e suas implicações para a semeadura direta

Renata Rodrigues Paraguassu

Brasília/DF

2026



Universidade de Brasília

Instituto de Ciências Biológicas

Programa de Pós-Graduação em Ecologia

Traços de regeneração de gramíneas do Cerrado: uma revisão de escopo e suas implicações para a semeadura direta

Renata Rodrigues Paraguassu

Orientadora: Dr^a. Isabel Belloni Schmidt

Dissertação de Mestrado submetido ao Departamento de Ecologia do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília, como requisito do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Brasília/DF

2026



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

Dissertação de Mestrado

Renata Rodrigues Paraguassu

Título: Traços de regeneração de gramíneas do Cerrado: uma revisão de escopo e suas implicações para a semeadura direta

Banca examinadora:

Dr^a. Isabel Belloni Schmidt

Presidente

PPG-ECL/UnB

Dr^a. Patricia Sanae Sujii

Avaliadora Interna

PPG-ECL/UnB

Dr. Gerhard Overbeck

Avaliador Externo

UFRGS

Dr^a. Cássia Beatriz Rodrigues Munhoz

Avaliadora Suplente

PPG-ECL/UnB

Brasília, janeiro de 2026

Agradecimentos

Ao final deste mestrado, sinto que agradecer é também reconhecer um percurso que começou muito antes de eu saber nomear o que hoje chamo de Ecologia. Desde a infância, quando sonhava em ser pesquisadora sem ainda distinguir entre naturalista, bióloga ou ecóloga, até chegar aqui, trabalhando com gramíneas do Cerrado, houve muitas mãos, vozes e afetos que tornaram esse caminho possível.

Sou profundamente grata à Renata do passado, que insistiu nesse sonho mesmo sem saber exatamente onde ele a levaria. À minha mãe, que, mesmo sem compreender plenamente o que significava ter uma filha pesquisadora, escolheu apoiar com seriedade, compromisso e afeto — um acordo firmado ainda em 2013 e que segue sendo um alicerce fundamental da minha trajetória. Estendo também minha gratidão aos demais integrantes da minha família, que, mesmo em momentos de dúvida ou distância, escolheram apoiar e confiar.

Agradeço aos professores e pesquisadores que, com paixão genuína, compartilharam suas perguntas, inquietações e descobertas, ajudando a moldar não apenas meu olhar científico, mas também meu entusiasmo pela pesquisa. Em especial, à minha mãe científica, Prof. Patricia, que, entre fortes abraços e sábias palavras, me apresentou ao conceito de nicho de regeneração — e, sem saber, despertou um interesse que claramente encontrou morada. À minha vó científica, Cátia, que, junto à Prof. Patricia, me ensinou o compromisso com nossos ecossistemas e a responsabilidade de pesquisar com propósito. Perdão ao Pantanal, mas é no Cerrado que, por ora, sigo construindo esse caminho.

Com enorme gratidão, agradeço à minha orientadora, Isabel, por me permitir chegar a este momento mais animada do que nunca, confiante e com excelentes perspectivas de futuro. Sua orientação foi essencial não apenas para a construção deste trabalho, mas para o fortalecimento de quem sou como pesquisadora e como pessoa.

Por fim, agradeço a Brasília, que me trouxe força, confiança, um companheiro para a vida e amigos que tornaram cada dia um pouco melhor dentro do inevitável mini caos. Obrigada, de coração, a todos que fizeram essa jornada mais leve, mais possível e mais significativa.

Resumo

A restauração ecológica do Cerrado enfrenta o desafio de recuperar o estrato herbáceo dominado por gramíneas (Poaceae), grupo que desempenha papel central na estrutura e no funcionamento dos ecossistemas campestres e savânicos. No entanto, essas espécies enfrentam graves ameaças decorrentes da conversão do uso da terra e de invasões biológicas, mesmo em ecossistemas conservados. Há uma elevada demanda por restauração no Cerrado— estimada em cerca de 6 milhões de hectares para atender às metas do Plano Nacional de Recuperação da Vegetação Nativa (Planaveg 2025–2028). Apesar dos recentes avanços nas técnicas de restauração adequadas a ecossistemas campestres e savânicos, especialmente pela semeadura direta e a recente expansão das redes de comercialização de sementes nativas, lacunas críticas de conhecimento ainda limitam a efetividade da restauração ecológica no Cerrado. Este estudo teve como objetivo mapear e sintetizar o conhecimento disponível sobre a regeneração de gramíneas do Cerrado. O estudo avalia o nicho de regeneração de gramíneas nativas e suas implicações para a restauração ecológica baseada em sementes no Cerrado. Foi feita uma revisão de escopo para (i) mapear e sintetizar traços relacionados à regeneração e identificar lacunas de conhecimento sobre gramíneas do Cerrado; (ii) avaliar se o conhecimento ecológico disponível tem sido refletido nas espécies atualmente comercializadas para restauração baseada em sementes; (iii) analisar o conhecimento sobre traços de regeneração entre as espécies comercializadas para restauração; e (iv) examinar se as gramíneas disponíveis comercialmente representam um subconjunto funcionalmente homogêneo. Seguindo o protocolo PRISMA-ScR, analisamos 315 registros provenientes de 45 estudos primários sobre gramíneas nativas do Cerrado, abrangendo traços em nível de espécie associados a sete fases do nicho de regeneração, desde processos pré-dispersão até a persistência vegetativa. Complementarmente, catalogamos 24 espécies de gramíneas comercializadas pelos principais fornecedores de sementes (Rede de Sementes do Cerrado e Verde Novo). No conjunto analisado, identificamos 111 traços em 108 espécies, das quais 24 estão disponíveis comercialmente. A germinação foi a fase mais investigada (26 estudos), enquanto a persistência (15), a dispersão (12) e os processos de recrutamento pós-germinação (≤ 8 estudos cada) permanecem sub estudados. Apenas onze estudos integraram três ou mais fases do nicho de regeneração, e nenhum abordou mais de quatro fases simultaneamente. Contrariando expectativas, as gramíneas comercializadas apresentam marcada diversidade funcional em traços-chave de regeneração, como massa das sementes, dormência, época de dispersão e estratégias de rebrota, ainda que o conhecimento esteja concentrado em poucos táxons (por exemplo, *Echinolaena inflexa*, *Schizachyrium sanguineum* e *Trachypogon spicatus*). De modo geral, nossa revisão evidencia um forte viés de pesquisa em direção à germinação, aliado a elevada variação metodológica, o que limita uma compreensão integrada do nicho de regeneração, elemento central para a restauração ecológica. A inesperada diversidade de traços entre as espécies comerciais abre oportunidades para a formulação de misturas de sementes (muvucas) mais direcionadas. Ainda que haja riscos associados às amplas lacunas de conhecimento existentes para a maioria dos táxons. Nesse contexto, o fortalecimento da colaboração entre pesquisa e prática, já consolidada por meio das fornecedoras de sementes nativas, permanece fundamental para o desenvolvimento de protocolos padronizados, a definição de taxas de semeadura mais eficientes e a promoção de uma restauração resiliente em larga escala.

Palavras-chave: Cerrado, germinação, nicho de regeneração, Poaceae, restauração ecológica, restauração baseada em sementes, Savana Neotropical, semeadura direta e traços funcionais.

Abstract

Ecological restoration in the Cerrado faces the challenge of recovering the herbaceous layer dominated by grasses (Poaceae), a group that plays a central role in the structure and functioning of grassland and savanna ecosystems. These species are increasingly threatened by land-use conversion and biological invasions, even in relatively conserved ecosystems. Restoration demand in the Cerrado is high—estimated at approximately six million hectares to meet the targets of Brazil’s National Plan for Native Vegetation Recovery (PLANAVEG 2025–2028). Despite recent advances in restoration techniques for grassland and savanna ecosystems, particularly through direct seeding and the expansion of native seed supply networks, critical knowledge gaps still limit the effectiveness of restoration efforts. This study aimed to map and synthesize available knowledge on the regeneration of Cerrado grasses and its implications for seed-based ecological restoration. We conducted a scoping review to (i) map regeneration-related traits and identify knowledge gaps for Cerrado grasses, (ii) evaluate whether available ecological knowledge is reflected in species currently commercialized for seed-based restoration, (iii) analyze the coverage of regeneration traits among commercially available species, and (iv) examine whether commercially available grasses represent a functionally homogeneous subset. Following PRISMA-ScR guidelines, we analyzed 315 records from 45 primary studies on native Cerrado grasses, compiling species-level traits associated with seven phases of the regeneration niche, from pre-dispersal processes to vegetative persistence. In parallel, we catalogued 24 grass species commercialized by major seed suppliers (Rede de Sementes do Cerrado and Verde Novo). We identified 111 traits across 108 species, of which 24 are commercially available. Germination was the most investigated phase (26 studies), whereas persistence (15), dispersal (12), and post-germination recruitment processes (≤ 8 studies each) remain comparatively understudied. Only eleven studies integrated three or more phases of the regeneration niche, and none examined more than four phases simultaneously. Contrary to expectations of market-driven homogenization, commercially available grasses exhibit considerable functional diversity across key regeneration traits, including seed mass, dormancy, dispersal timing, and resprouting strategies, although knowledge remains concentrated in a few taxa (e.g., *Echinolaena inflexa*, *Schizachyrium sanguineum*, and *Trachypogon spicatus*). Cerrado grass research reveals strong germination bias and high methodological variation, limiting integrated understanding of the regeneration niche critical for restoration. Unexpected trait diversity among commercial species opens opportunities for designing more targeted seed mixtures for restoration. However, substantial knowledge gaps persist for most taxa. Enhanced research-practice collaboration, already supported by native seed networks, remains a key strategy for standardized protocols, optimized seeding rates, and resilient large-scale restoration.

Key words: Cerrado, direct seeding, functional traits, germination, Neotropical Savannah, Poaceae, regeneration niche, restoration ecology, seed-based restoration.

Lista de Figuras

Figura 1 – Conceitos-chave, determinações de traços e implicações relacionadas à restauração para as fases de regeneração consideradas neste estudo. Referências: 1. Grubb (1977); 2. Bond e Midgley (2001); 3. Larson et al. (2016); 4. Silva et al. (2022); 5. Montenegro et al. (2024); 6. Escobar et al. (2021); 7. Larson et al. (2023); 8. Shaw et al. (2020); 9. Saatkamp et al. (2019); 10. Pellizzaro et al. (2017); 11. Funk et al. (2017); 12. Larson et al. (2025); 13. Giles et al. (2021); 14. Wiederhecker et al. (2024). Nota: A fase de “Persistência”, conforme utilizada aqui, segue o conceito de nicho de persistência de acordo com Bond e Midgley (2001). A inclusão da persistência dentro da sequência mais ampla de regeneração está alinhada à interpretação de Grubb (1977), segundo a qual o sucesso da regeneração também depende da capacidade dos indivíduos de ocupar e se manter em locais ao longo do tempo.....16

Figura 2 – Distribuição do número de traços relacionados à regeneração de gramíneas do Cerrado de acordo com a cobertura de espécies. As barras representam o número de traços para cada classe de número de espécies com dados disponíveis. As cores indicam a fase do nicho de regeneração à qual cada traço está associado.....23

Figura 3 – Proporção de espécies ao longo das classes de valores (ou categorias) dos principais atributos de efeito (laranja) e de resposta (verde) relacionados à regeneração. Tons escuros representam a proporção de espécies comercializadas, enquanto tons claros representam espécies não comercializadas. Estes são os principais atributos, com maior cobertura de espécies, das fases de pré-dispersão (A), dispersão (B e C), germinação (D, E, G e H), emergência (I) e persistência (F). As classes de valores representam os diferentes intervalos ou categorias reportados nos estudos para cada atributo. As barras não somam 100% na maioria dos atributos numéricos porque as espécies podem se enquadrar em mais de uma classe; os valores refletem todas as observações reportadas na literatura, e não médias em nível de espécie. Ajustes específicos foram aplicados para garantir comparabilidade entre estudos: síndrome de dispersão, dormência e estratégia de regeneração incluem a classe “inconclusivo” quando evidências contraditórias foram encontradas.....24

Figura 4 – Valores dos dados disponíveis na literatura de espécies comercialmente disponíveis nas principais redes de sementes do Cerrado, para os principais traços de efeito e de resposta relacionados à regeneração. Símbolos e cores diferentes representam estudos diferentes e ao

todo são 24 estudos. Um mesmo estudo pode ter mais um dado representado. Tratamentos experimentais extremos foram excluídos. Os círculos pretos representam a média dos valores da espécie.....30

Lista de Tabelas

Tabela 1 - Síntese dos estudos mais integrativos entre fases do nicho de regeneração – até três fases do nicho incluídos em um mesmo estudo.....20

Tabela 2 – Espécies comercialmente disponíveis nas principais redes de sementes do Cerrado e seu número de estudos (Es), traços de efeito (E) e de resposta (R) relacionados à regeneração, e o custo por quilograma de sementes em 2025. RSC = Rede de Sementes do Cerrado; VN = Verde Novo.....25

Tabela 3 – Síntese dos principais traços relacionados a regeneração categóricos documentados para gramíneas fornecidas comercialmente por redes de sementes no Cerrado. Apenas categorias de traços representadas por pelo menos quatro espécies são apresentadas. As referências para cada registro espécie–traço são indicadas por sobrescritos numéricos.....27

Apêndice A – Material suplementar

Tabela Suplementar 1 – Definições e exemplos para todas as variáveis. Metadados obrigatórios e não obrigatórios.....51

Figura Suplementar 1: Fluxograma PRISMA-ScR.....54

Figura Suplementar 2: Número de espécies por atributo de efeito e de resposta relacionado à regeneração, classificadas de acordo com o status de comercialização de sementes: não comercializadas, comercializadas via Verde Novo (VN) ou via Rede de Sementes do Cerrado (RSC). Uma linha preta tracejada intercepta as curvas que incluem dados para mais de 20 espécies.....55

Tabela Suplementar 2 – Resumo completo dos 43 estudos, com as respectivas fases do nicho de regeneração, os atributos funcionais e de resposta estudados e os experimentos realizados.....56

Tabela Suplementar 3 – Visão geral dos atributos de efeito categóricos, com até cinco espécies representadas, documentados para gramíneas fornecidas comercialmente por redes de sementes no Cerrado.....63

Apêndice B – Artigo submetido ao *Annals of Botany* em 30 de dezembro de 2025.

Manuscripts submitted to *Annals of Botany*.....69

Sumário

Introdução.....	10
Método.....	14
Busca na literatura e extração de dados.....	14
Classificação dos traços e padronização dos dados.....	17
Compilação das espécies utilizadas na restauração (sementes comercializadas).....	18
Síntese dos resultados.....	19
Resultados.....	19
Visão geral dos estudos incluídos.....	19
Representação dos traços relacionados à regeneração.....	22
Espécies comercializadas (fornecedores de sementes).....	24
Discussão.....	30
Uma base de evidências fragmentada: foco histórico em germinação, baixa integração entre fases e heterogeneidade metodológica.....	31
As gramíneas não são todas iguais (e isso importa).....	33
Espécies comercialmente disponíveis: o que sabemos e o que ainda precisamos melhorar em projetos de restauração baseados em sementes.....	35
Implicações para a prática da restauração ecológica.....	40
<i>Prioridades para pesquisas futuras</i>	41
Conclusão.....	42
Referências bibliográficas.....	44
Apêndice A – Material Suplementar.....	51
Apêndice B – Artigo submetido ao <i>Annals of Botany</i> em 30 de dezembro de 2025.....	69

Introdução

Os campos e savanas tropicais representam formações vegetais de dossel abertas e propensas ao fogo, caracterizadas por uma cobertura contínua de espécies herbáceas e graminóides e, no caso das savanas, pela presença esparsa de indivíduos lenhosos. As gramíneas são um componente definidor desses tipos de vegetação — principais produtoras de material combustível para incêndios e com alta diversidade de espécies nessas fisionomias (Bond, 2008). Apesar disso, o conhecimento sobre a ecologia, reprodução e o uso de espécies de gramíneas na restauração ecológica é limitado a poucas espécies nesses ecossistemas (Buisson et al., 2021; Thomas et al., 2024). Diante do alto grau de ameaça e demandas de restauração de ambientes de dossel aberto (Buisson et al., 2021), abordagens de síntese que procurem compreender como as espécies se regeneram e persistem nesses ambientes podem contribuir para a conservação e o aumento da eficiência da restauração destes ecossistemas (Larson e Funk, 2016).

Nesse contexto, o conceito de nicho de regeneração tem se tornado um importante referencial na restauração ecológica, uma vez que o sucesso da restauração depende, em última instância, do recrutamento, estabelecimento e persistência das espécies introduzidas (Shackelford et al., 2021; Dalziell et al., 2022; Orrock et al., 2023). O nicho de regeneração abrange processos que vão desde a produção reprodutiva e dispersão até o estabelecimento, permitindo a ocupação contínua de microambientes adequados (Grubb, 1977). Embora frequentemente associado a características de sementes e plântulas e ao recrutamento mediado por sementes (Saatkamp et al., 2019), a ocupação ou reocupação de espaços disponíveis também pode ocorrer pela rebrota ou persistência vegetativa de indivíduos previamente estabelecidos, especialmente em ecossistemas sujeitos a perturbações (Grubb, 1977).

Uma forma de operacionalizar o uso do conceito de nicho de regeneração na prática de restauração é por meio de traços funcionais (Larson et al., 2023). Na ecologia da restauração, os traços funcionais têm sido amplamente utilizados para orientar a seleção de espécies e implementar projetos baseados em sementes (Leger et al., 2021; Larson et al., 2023). Como o sucesso da restauração depende do recrutamento e estabelecimento das espécies introduzidas — processos fortemente mediados pelas interações entre traços funcionais e condições ambientais locais — o referencial do nicho de regeneração é particularmente relevante para o planejamento e a prática da restauração (Zirbel e Brudvig, 2020; Larson et al., 2023). Assim, traços relacionados aos ciclos de vida, estratégias de colonização, dormência e massa de sementes, germinação e desempenho inicial de plântulas têm sido aplicados para prever o

sucesso do estabelecimento em diferentes ecossistemas (Shackelford et al., 2021; Dalziell et al., 2022; Horstmann et al., 2023; Larson et al., 2025).

O valor preditivo dos traços funcionais varia entre ecossistemas (Funk et al., 2017), e a teoria ecológica frequentemente carece da especificidade necessária para aplicações práticas na restauração (Merchant et al., 2023). O que ressalta a necessidade de sínteses dependentes do contexto e de uma compreensão mais clara dos mecanismos que conectam traços de regeneração aos resultados da restauração. Essa dependência do contexto é particularmente evidente em ecossistemas campestres e savânicos, nos quais o recrutamento de novos indivíduos por sementes em áreas conservadas é relativamente raro, enquanto a persistência das populações ocorre principalmente por meio da rebrota e da longevidade de estruturas subterrâneas (Bond, 2008). Desta forma, quando a degradação gera perda destas estruturas subterrâneas, a regeneração das plantas fica comprometida pela limitação de propágulos (Bond, 2008). Além disso, historicamente, esforços de técnico-científicos de restauração foram centrados em ecossistemas florestais (Silveira et al., 2022). Portanto, em ecossistemas campestres e savânicos, a conexão entre teoria e prática é urgente, incluindo a promoção de diversidade taxonômica e funcional (Buisson et al., 2021).

Nesses sistemas, a semeadura direta tornou-se uma das principais técnicas de restauração (Palma e Laurance, 2015), pois permite em larga escala e a custos relativamente baixos, introduzir em uma área a ser restaurada propágulos de espécies dos múltiplos estratos de vegetação, aumentando a diversidade funcional e estrutural das áreas em restauração. Essa diversidade contribui para aumentar a resiliência dos ecossistemas ao fogo (Fontenele e Miranda, 2024), à sazonalidade (Sampaio et al., 2019), aos gradientes de umidade do solo (Sampaio et al., 2019), ao pastejo (Wiederhecker et al., 2024) e à invasão por gramíneas exóticas (Coutinho et al., 2019; Sampaio et al., 2019), sendo o controle destas o principal desafio para o sucesso da restauração nestes ambientes (Wiederhecker et al., 2024). Portanto, embora não seja a única abordagem possível, a semeadura direta tem se destacado nesses sistemas por permitir a restauração de grandes áreas com elevado número de espécies e a custos relativamente baixos (Ferreira et al., 2023; Raupp et al., 2022). Ainda assim, a inclusão de gramíneas nativas em projetos de restauração permanece desafiadora, em grande parte devido à recente incorporação desse grupo nas estratégias de restauração de ecossistemas campestres e savânicos, historicamente focadas em espécies arbóreas (Veldman et al., 2015; Guerra et al., 2020).

No Cerrado, as gramíneas formam um grupo taxonomicamente diverso, abrangendo 746 espécies distribuídas em 133 gêneros (Flora e Funga do Brasil, 2020), e também

desafiador — não apenas pela contínua perda de áreas naturais (Alencar et al., 2020), mas também por lacunas substanciais no conhecimento ecológico e funcional, especialmente em relação aos processos de regeneração. O Cerrado sofreu, no passado e em tempos atuais, ampla conversão de uso da terra, principalmente para agricultura e pastagens plantadas com espécies exóticas, que atualmente ocupam 47,2% da cobertura do bioma (MapBiomias, 2024). As formações campestres e savânicas nativas são frequentemente convertidas em pastagens plantadas, um uso da terra amplamente difundido no Cerrado (Alencar et al., 2020). Consequentemente, a invasão por gramíneas exóticas tornou-se um dos principais desafios para a restauração ecológica na região (Sampaio et al., 2019), principalmente devido à alta pressão de propágulos oriundos de áreas adjacentes e de bancos de sementes persistentes no solo (Wiederhecker et al., 2024). Além de reduzir a riqueza de espécies nativas, a dominância de gramíneas exóticas também acarreta perda de diversidade funcional (Funk et al., 2008). As gramíneas nativas do Cerrado contribuem para a diversidade funcional tanto acima quanto abaixo do solo, desempenhando papel essencial na manutenção de serviços ecossistêmicos vitais, como regulação hídrica e estrutura do solo (Overbeck et al., 2015). Essa heterogeneidade funcional e taxonômica implica que a seleção de espécies adequadas para restauração requer conhecimento ecológico detalhado, especialmente sobre processos de regeneração.

Como resultado, a inclusão de gramíneas nativas tornou-se essencial nos projetos de restauração ecológica no Cerrado, assim como em outros sistemas campestres e savânicos (Buisson et al., 2021). O uso da semeadura direta com espécies nativas de gramíneas no Cerrado teve início apenas recentemente, em 2012 (Pellizzaro et al., 2017; Coutinho et al., 2019; Sampaio et al., 2019). Desde então, a restauração baseada em sementes tem sido aplicada em iniciativas de larga escala, promovendo aumentos na diversidade taxonômica e na heterogeneidade funcional das áreas restauradas (Wiederhecker et al., 2024). Apesar dos desafios persistentes — especialmente aqueles relacionados à reinvasão por gramíneas exóticas — a técnica tem sido progressivamente aprimorada nos últimos anos. Essa expansão recente das práticas de restauração foi acompanhada pela organização da oferta de sementes para a cadeia produtiva da restauração. Esta oferta é central para viabilizar a semeadura direta em larga escala e ampliar a disponibilidade de espécies nativas de gramíneas para os esforços de restauração (Schmidt et al., 2019; Urzedo et al., 2022; Montenegro et al., 2024). Esse avanço ocorre no contexto das metas estabelecidas pelo Plano Nacional de Recuperação da Vegetação Nativa (Planaveg), que prevê a restauração de 12 milhões de hectares de vegetação nativa no Brasil até 2030, incluindo aproximadamente 5 milhões de hectares de áreas de

passivo ambiental no Cerrado (Brasil, 2024), reforçando a necessidade de ampliar a disponibilidade de sementes de espécies nativas e a eficácia das ações de restauração ecológica neste bioma.

Os primeiros projetos de restauração, iniciados em 2012 por pesquisadores com sementes coletadas pelos próprios grupos de pesquisa, como os relatados por Pellizzaro et al. (2017) e Sampaio et al. (2019), documentaram o uso de nove e onze espécies nativas de gramíneas, respectivamente, antes da criação de redes comerciais formais. Essas iniciativas pioneiras ajudaram a desenvolver métodos e gerar demanda que posteriormente impulsionaram a expansão do mercado de sementes nativas (Schmidt et al., 2019). A comercialização de sementes nativas para semeadura direta em projetos de restauração no Cerrado teve início por volta de 2017 e expandiu-se rapidamente nos anos seguintes (Montenegro et al., 2024). Em 2021, apenas quatro anos após o início dessa comercialização, 16 espécies nativas de gramíneas já estavam sendo comercializadas em larga escala para restauração no Cerrado (Silva et al., 2022), e atualmente 24 espécies estão disponíveis por meio das duas maiores organizações produtoras de sementes do bioma (catálogos disponíveis em “rsc.org.br” e “verdenovosementes.com.br”). A coleta e o manejo de sementes são realizados por redes comunitárias emergentes que fortalecem a organização local e promovem inovação na produção de sementes, melhorando os meios de subsistência locais (Schmidt et al., 2019; Montenegro et al., 2024). Entre 2017 e 2022, a Rede de Sementes do Cerrado comercializou aproximadamente 9.865 kg de sementes nativas de gramíneas, possibilitando a restauração estimada de 645,5 hectares por meio de semeadura direta (Montenegro et al., 2024). Em conjunto, esses números destacam a rápida emergência e o desenvolvimento dinâmico do mercado de sementes nativas destinadas à restauração do Cerrado em menos de uma década.

A seleção das espécies incluídas no mercado de sementes nativas para restauração é frequentemente influenciada por critérios operacionais, como facilidade de coleta, a produção de sementes, viabilidade de armazenamento e manuseio em larga escala (Silva et al., 2022). Consequentemente, a comercialização tende a favorecer um conjunto restrito de espécies mais fáceis de coletar, produzir e manusear (Silva et al., 2022), gerando o pressuposto de que compartilham traços de regeneração semelhantes (Giles et al., 2021). Em ecossistemas propensos ao fogo, como campos e savanas, essa tendência pode promover desproporcionalmente espécies de rápido crescimento e reprodução por sementes, com alta produção de propágulos, enquanto espécies com estratégias de crescimento mais conservadoras e forte persistência vegetativa são sub representadas (Zupo et al., 2021;

Fontenele e Miranda, 2024). A capacidade de rebrota e o investimento subterrâneo são traços essenciais para a resiliência de longo prazo nesses sistemas, contribuindo para a recuperação pós-fogo, resistência a distúrbios e possivelmente para a redução da suscetibilidade à invasão por gramíneas exóticas (Pilon et al., 2019; Pilon et al., 2021; Giles et al., 2021). Consequentemente, um viés de mercado voltado a traços de recrutamento rápido pode levar à formação de conjuntos de espécies pouco alinhados com os requisitos funcionais impostos pela recorrência do fogo e pela pressão competitiva, potencialmente comprometendo os resultados da restauração ao longo do tempo (Giles et al., 2021). Diante desses argumentos ecológicos para a inclusão de espécies de crescimento lento e com alta persistência vegetativa na restauração de ecossistemas campestres e savânicos, mapear a disponibilidade e distribuição do conhecimento ecológico sobre traços de regeneração torna-se um passo estratégico para alinhar o mercado de sementes ao funcionamento dos ecossistemas, mesmo que, à luz desse viés de mercado, se espere uma tendência à homogeneização funcional das espécies disponíveis.

Neste estudo, realizamos uma revisão de escopo para sintetizar e mapear o estado atual do conhecimento sobre processos associados ao nicho de regeneração das gramíneas do Cerrado. Especificamente, buscamos: (i) identificar e sintetizar avanços e lacunas de conhecimento em traços relacionados à regeneração; (ii) avaliar se os aspectos do nicho de regeneração relevantes para práticas de restauração baseadas em sementes têm sido suficientemente investigados para gramíneas do Cerrado; (iii) verificar em que medida as espécies de gramíneas atualmente comercializadas para uso em projetos de restauração foram estudadas sob a perspectiva da regeneração; e (iv) examinar se as espécies disponíveis comercialmente representam um subconjunto funcionalmente homogêneo em termos de traços de regeneração.

Método

Busca na literatura e extração de dados

Aplicamos um protocolo seguindo as diretrizes PRISMA-ScR (Tricco et al., 2018). O protocolo foi registrado na plataforma Open Science Framework (OSF) em 12 de dezembro de 2025 (https://osf.io/52ye9/overview?view_only=bd1efdec170c4c87a83467e7d3ee70c9). Este estudo incluiu artigos de pesquisa primária, dissertações e teses escritas em inglês ou português. Foram considerados elegíveis os estudos que relataram dados ou coletas de propágulos em áreas inequivocamente localizadas dentro do bioma Cerrado e que envolveram qualquer espécie nativa de gramínea (Poaceae) do Cerrado.

Os resultados incluíram qualquer atributo relacionado ao nicho de regeneração, como pré-dispersão, dispersão, germinação, emergência, estabelecimento, crescimento inicial e persistência (critérios de classificação na Fig. 1). Além disso, a extração incluiu dados classificados como traços de efeito e traços de resposta. Traços de efeito são características que determinam o papel funcional das espécies nas comunidades ou ecossistemas (Violle et al., 2007). No contexto do nicho de regeneração, incluem atributos intrínsecos das espécies relacionados à reprodução, ao recrutamento ou à persistência vegetativa, como massa de sementes, características de dispersão, tipo de dormência ou capacidade de rebrota. Como este estudo não busca determinar diretamente a funcionalidade desses traços, mas sim mapear e sintetizar dados disponíveis na literatura, optamos por considerar como traço de efeito qualquer característica intrínseca da espécie que não representa diretamente uma resposta direta a condições ambientais. Em contraste, traços de resposta descrevem como as espécies respondem a condições ambientais ou distúrbios (Violle et al., 2007). Para os traços de resposta, consideramos apenas métricas que refletissem variação no desempenho ou na sensibilidade a fatores ambientais.








	Conceito	Crítérios para possíveis traços de efeito e de resposta	Aplicações em projetos de restauração
Pré-dispersão	 A fase que captura a produção de sementes viáveis, englobando floração, polinização e formação/maturação de frutos ¹ .	Efeito: Traços que determinam a produção de sementes viáveis (exemplo: arquitetura reprodutiva). Resposta: Métricas de floração, polinização e frutificação (ex: intensidade de floração).	Eles podem influenciar o mercado de sementes, afetando a qualidade e a quantidade de sementes viáveis disponíveis ^{4,5} , e moldar a dinâmica ecológica ao definir o aporte de sementes viáveis no início e ao longo da restauração ^{1,6,7} .
Dispersão	 A fase que descreve até onde os propágulos podem chegar (no espaço) e por quanto tempo permanecem disponíveis para a regeneração (no tempo) ¹ .	Efeito: Traços que determinam o potencial de dispersão da espécie no espaço e no tempo (ex: síndrome de dispersão e dormência). Resposta: Métricas que descrevem os resultados da dispersão (ex: distância percorrida pelo diásporo).	É relevante para coletores de sementes (momento da colheita e duração do armazenamento) e para o avanço da tecnologia de sementes ⁸ . O contexto da paisagem e a persistência dos propágulos no solo, podem afetar o sucesso da restauração ⁷ .
Germinação	 O potencial de germinação sob condições ambientais adequadas, distinguindo as respostas ao longo do tempo e do espaço ¹ .	Efeito: Traços que determinam o potencial de germinação da espécie no espaço e no tempo (ex: índice de requerimento de luz). Resposta: Métricas que descrevem os resultados da germinação (ex: viabilidade, tempo médio de germinação).	Em conjunto, essas fases definem o nicho de recrutamento ¹² . Elas são relevantes para coletores de sementes por funcionarem como indicadores-chave da qualidade das sementes ^{4,5} . Além disso, influenciam fortemente o desempenho das espécies na semeadura direta ¹⁰ , orientando decisões sobre a composição das misturas de sementes e ajudando a determinar a trajetória da comunidade restaurada ⁷ .
Emergência	 O potencial de emergência sob condições ambientais adequadas, distinguindo as respostas ao longo do tempo e do espaço ¹ .	Efeito: Não aplicável; os traços que influenciam a emergência não se separam claramente dos traços de germinação ³ . Resposta: Métricas que descrevem os resultados observados da emergência (ex: emergência, tempo até a emergência).	
Estabelecimento	 O potencial de estabelecimento sob condições ambientais adequadas, distinguindo as respostas ao longo do tempo e do espaço ¹ .	Efeito: Não aplicável; os traços que influenciam o estabelecimento não se separam claramente dos traços de germinação ³ . Resposta: Métricas que descrevem os resultados observados de estabelecimento (ex: estabelecimento, sobrevivência).	O reconhecimento de métricas de crescimento inicial ajuda a compreender como as espécies se desempenham sob diferentes condições ambientais e como competem com espécies exóticas ^{11,12} .
Crescimento inicial	 O desenvolvimento de uma plântula estabelecida até se tornar um indivíduo adulto, distinguindo as respostas ao longo do tempo e do espaço ¹ .	Efeito: Não aplicável. Os traços do potencial de crescimento inicial não são claramente definidos. Resposta: Métricas que descrevem o desenvolvimento das plântulas (ex: raiz/parte aérea, taxa de crescimento inicial).	
Persistência*	 A persistência após o estabelecimento, apoiada por características que conferem tolerância e capacidade de regeneração sob a distúrbios ¹² .	Efeito: Traços que conferem potencial de persistência sob distúrbios (ex: traços do banco de gemas, arquitetura dos perfilhos). Resposta: Métricas de persistência observada (ex: biomassa de rebrota, número de perfilhos rebrotados).	

Figura 1 – Conceitos-chave, determinações de traços e implicações relacionadas à restauração para as fases de regeneração consideradas neste estudo. Referências: 1. Grubb (1977); 2. Bond e Midgley (2001); 3. Larson et al. (2016); 4. Silva et al. (2022); 5. Montenegro et al. (2024); 6. Escobar et al. (2021); 7. Larson et al. (2023); 8. Shaw et al. (2020); 9. Saatkamp et al. (2019); 10. Pellizzaro et al. (2017); 11. Funk et al. (2017); 12. Larson et al. (2025); 13. Giles et al. (2021); 14. Wiederhecker et al. (2024). Nota: A fase de “Persistência”, conforme utilizada aqui, segue o conceito de nicho de persistência de acordo com Bond e Midgley (2001). A inclusão da persistência dentro da sequência mais ampla de regeneração está alinhada à interpretação de Grubb (1977), segundo a qual o sucesso da regeneração também depende da capacidade dos indivíduos de ocupar e se manter em locais ao longo do tempo.

A busca foi realizada em novembro de 2025 na base Web of Science (Core Collection) utilizando uma string de pesquisa elaborada para capturar a amplitude de informações relevantes ao nicho de regeneração, com base em uma busca piloto:

TS = ((Poaceae OR grass) AND (Cerrado OR Brazilian savanna) AND (seed* OR dispersal OR flowering OR fruiting OR phenology)).

Para a literatura cinza, buscamos teses e dissertações no repositório da CAPES. Testes piloto indicaram que operadores booleanos e aspas não são reconhecidos nessa base; portanto, as buscas foram realizadas utilizando combinações de três termos (Poaceae ou gramínea, Cerrado e um termo relacionado à regeneração, como semente, plântula, dispersão, fenologia, floração ou frutificação). Exemplos incluem “Poaceae + Cerrado + semente” e “gramínea + Cerrado + dispersão”. Estudos adicionais foram identificados por meio de buscas em listas de referências e citações dos artigos incluídos até 30 de novembro de 2025.

A triagem foi estruturada com base nos conceitos e fases-chave do nicho de regeneração (Fig. 1), focando em informações relevantes à restauração ecológica que pudessem ser extraídas no nível de espécie. Conduzimos três etapas sequenciais de triagem: título, resumo e texto completo. Os critérios de exclusão nas etapas de título e resumo foram: (i) ausência de indicação de que os dados ou propágulos foram coletados no Cerrado; (ii) foco exclusivo em características fisiológicas ou moleculares; ou (iii) artigos de revisão sem dados primários e/ou com dados disponíveis em outras fontes. Durante a triagem de texto completo e extração de dados, os estudos foram excluídos se (i) os dados não fossem reportados no nível de espécie ou (ii) metadados obrigatórios ou variáveis quantitativas (descritas abaixo) estivessem ausentes. Estudos em nível de comunidade foram mantidos desde que os dados por espécie estivessem disponíveis.

A extração dos dados foi conduzida por um único revisor utilizando um formulário padronizado. Quando um mesmo conjunto de dados estava presente em mais de uma fonte (por exemplo, uma tese e um artigo derivado), os documentos foram vinculados sob um mesmo ID de estudo e tratados como múltiplos relatórios do mesmo estudo. Para evitar dupla contagem, artigos revisados por pares foram priorizados para estimativas de efeito quando havia sobreposição de dados, e informações únicas contidas em teses ou dissertações foram extraídas apenas quando não disponíveis em outras fontes.

Além da extração manual das informações sobre traços a partir do texto principal dos artigos, utilizamos a ferramenta de inteligência artificial Perplexity para auxiliar na reorganização e padronização do formato de dados previamente extraídos manualmente de tabelas e o WebPlotDigitizer (versão online) para recuperar valores quantitativos de figuras, quando necessário. Materiais suplementares associados a cada estudo também foram consultados sempre que informações sobre traços estavam disponíveis apenas fora do texto principal.

Classificação dos traços e padronização dos dados

Os dados foram organizados em duas planilhas: metadados e dados quantitativos. Os metadados obrigatórios incluíram ID de entrada, ID de estudo, tipo de documento, título, autores, ano, periódico ou instituição, idioma, região geográfica, foco do estudo, origem da (s) espécie (s), tema principal, tipo de estudo, foco do traço, procedência das sementes (população natural ou lote comercial) e status de inclusão (sim/não). Os dados quantitativos obrigatórios incluíram ID de entrada, ID de estudo, ID da espécie, fase do nicho de regeneração (inferida a partir da literatura e da experiência dos autores; Fig. 1), nome do traço, tipo de traço (efeito/resposta), valor do traço, tipo de valor (numérico ou categórico) e unidades. Metadados não obrigatórios (por exemplo, DOI, questão de pesquisa, localidade e coordenadas) e descritores quantitativos adicionais (como tamanho amostral, medidas de variância, pré-tratamentos e condições experimentais) também foram extraídos quando disponíveis. Definições completas e exemplos de todas as variáveis estão apresentadas na Tabela Suplementar 1.

Todos os nomes de espécies extraídos dos estudos foram verificados e padronizados utilizando o banco de dados Flora do Brasil (Flora do Brasil, 2020). Nomes aceitos e seu status taxonômico foram validados, e todos os sinônimos associados a cada táxon foram registrados em uma planilha separada de metadados em nível de espécie. Essa harmonização taxonômica garantiu consistência entre os estudos e evitou redundâncias decorrentes de nomes desatualizados ou sinônimos.

Compilação das espécies utilizadas na restauração (sementes comercializadas)

Para avaliar se as espécies mais utilizadas em esforços de restauração correspondem àquelas com informações disponíveis sobre traços relacionados à regeneração, compilamos um conjunto de dados complementar listando todas as espécies de gramíneas comercializadas pelas principais redes de sementes que atuam no Cerrado. As listas de espécies foram obtidas diretamente dos catálogos das redes e de documentação pública disponível até novembro de 2025. Para cada espécie, os nomes foram comparados com a base taxonômica utilizada em nosso banco de dados principal para garantir consistência. Além disso, solicitamos às instituições fornecedoras de sementes, o custo por quilograma das sementes. O conjunto de dados resultante foi utilizado para comparar a representação de espécies relevantes à restauração na literatura e avaliar até que ponto as espécies comercialmente disponíveis possuem informações documentadas sobre traços de regeneração.

Síntese dos resultados

Inicialmente, geramos resumos descritivos da literatura, incluindo contagens e proporções de estudos por fase do nicho de regeneração, por traço e por espécie. Esses resultados foram organizados em tabelas (estudos × traços × fases do nicho de regeneração; espécies × traços × disponibilidade em redes de sementes). As distribuições dos principais traços quantitativos foram visualizadas por meio de histogramas mostrando a proporção de espécies em cada classe de valor. Para avaliar se as espécies priorizadas em esforços de restauração são também as mais representadas na literatura científica, comparamos a cobertura de traços entre espécies comercializadas e não comercializadas. Para as espécies disponíveis comercialmente, utilizamos diagramas de violino para ilustrar a distribuição dos principais traços de regeneração.

Como os estudos diferiram amplamente em metodologias e desenhos experimentais, implementamos dois ajustes para aprimorar a comparabilidade dos conjuntos de dados. Primeiro, para traços cujos valores deveriam ser mutuamente exclusivos, como tipo de dormência ou presença de estruturas subterrâneas de reserva, foi criada uma categoria “inconclusivo” sempre que evidências contraditórias foram encontradas na literatura, por exemplo com um estudo afirmando que a espécie tem sementes com dormência fisiológica e outro afirmando que as sementes não são dormentes. Segundo, valores extremos associados a tratamentos experimentais muito rigorosos ou atípicos (por exemplo, choques térmicos >50 °C ou sementes enterradas abaixo de 5 mm) foram excluídos das visualizações com diagramas, de modo a representar a variação ecológica sem influência de condições induzidas por estresse ou pouco representativas. Todas as análises e visualizações foram realizadas no R (versão 4.5.0; R Core Team, 2025) utilizando os pacotes do tidyverse (Wickham, 2016; Wickham et al., 2019).

Resultados

Visão geral dos estudos incluídos

Dos 315 registros triados, 45 estudos atenderam aos critérios de inclusão (fluxograma PRISMA-ScR na Figura Suplementar 1). Entre os estudos analisados, as informações concentraram-se fortemente em algumas fases do nicho de regeneração. A germinação predominou como foco principal (26 estudos), seguida pela persistência vegetativa (15) e dispersão (12). Em contraste, pré-dispersão (11), crescimento inicial (8), emergência (6) e estabelecimento (6) foram fases comparativamente sub-representadas, evidenciando lacunas substanciais em informações sobre produção de sementes e desempenho pós-germinação.

Além disso, a maioria dos estudos abordou apenas uma ou duas fases do nicho de regeneração (34 dos 45 estudos), enquanto nove estudos cobriram três fases e apenas dois abordaram quatro fases; nenhum estudo examinou mais de quatro fases simultaneamente.

Entre os poucos estudos que abrangeram três ou quatro fases do nicho de regeneração, os objetivos de pesquisa, conjuntos de traços e desenhos experimentais diferiram substancialmente (Tabela 1; síntese de todos os estudos em Tabela Suplementar 2). Esses estudos mais integrativos tenderam a focar em condições experimentais variadas voltadas à germinação ou à fenologia reprodutiva associada às fases de pré-dispersão ou dispersão. Informações relacionadas à persistência foram geralmente investigadas em conjunto com germinação ou crescimento inicial, mas raramente em associação com múltiplas outras fases. Tabela 1 - Síntese dos estudos mais integrativos entre fases do nicho de regeneração – até três fases do nicho incluídos em um mesmo estudo.

Citação	Fases	Traços de efeito	Traços de resposta	Experimentos
Fontenele <i>et al.</i> , 2020a	Dispersão, emergência, germinação, pré-dispersão	Sementes férteis, Sementes férteis por grama	Plântulas anormais, Germinabilidade, Tempo inicial de germinação, Tempo médio de germinação, Plântulas potenciais, Viáveis remanescentes, Fenologia da dispersão após o fogo, Fenologia da floração após o fogo, Fenologia da frutificação após o fogo, Fenologia das inflorescências após o fogo	Pós-fogo
Ramos, 2010	Dispersão, germinação, persistência, pré-dispersão	Unidade de dispersão, Fim da dispersão, Dispersão (média), Início da dispersão, Fim da floração, Floração (média), Início da floração, Fim da frutificação, Frutificação (média), Início da frutificação, Fim da reprodução, Reprodução (média), Início da reprodução, Fenologia da	Germinabilidade, Velocidade de germinação, Tempo médio de germinação	Condição não experimental, armazenamento

		reprodução, Estruturas subterrâneas		
Ramos <i>et al.</i> , 2017; Ramos <i>et al.</i> , 2016	Dispersão, germinação, persistência	Síndrome de dispersão, Dormência, Estratégia regenerativa, Fenologia da dispersão	Germinabilidade, Viabilidade	Tipo de hábitat, choque térmico, condição não experimental, armazenamento
Matheus <i>et al.</i> , 2025	estabelecimento, crescimento inicial, persistência	Hábito de crescimento, Estruturas subterrâneas de rebrota, Estruturas subterrâneas	Taxa de incremento do diâmetro basal, Taxa relativa de crescimento em altura, Sobrevivência, Perfílios	Condição não experimental, multiplicação vegetativa
Fontenele and Miranda, 2022	Dispersão, germinação, persistência	Dormência, Sementes cheias, Órgãos de rebrota	Germinabilidade, Fenologia da dispersão após o fogo, Viabilidade	Cinzas, condição não experimental, pós-fogo
Pereira <i>et al.</i> , 2021	Dispersão, germinação, persistência	Síndrome de dispersão, Hábito de crescimento, Fenologia da dispersão	Germinabilidade, Viabilidade	Efeito de luz, condição não experimental
Fontenele and Miranda, 2024	Dispersão, estabelecimento, pré-dispersão	Inflorescências, Altura reprodutiva	Reprodutivo, Rebrote após o fogo, Sobrevivência	Pós-fogo
Figueiredo <i>et al.</i> , 2018	Germinação, crescimento inicial, persistência	Massa de 1.000 sementes	Incremento de biomassa, Biomassa seca da raiz, Área da parte aérea, Germinabilidade, Comprimento da raiz, Razão raiz/parte aérea, Probabilidade de sobrevivência	Quebra de dormência, condição não experimental, propagação
Zupo <i>et al.</i> , 2021	Dispersão, germinação, persistência	Localização das gemas, Dormência, Estratégia de regeneração	Germinabilidade, Viabilidade	Choque térmico, condição não experimental
Figueiredo <i>et al.</i> , 2021	Dispersão, estabelecimento, germinação	Massa de 1.000 sementes, Vetor de dispersão, Sementes por grama, Semente viável	Estabelecimento, Germinabilidade	Condição não experimental, substrato
Fontenele <i>et al.</i> , 2025	Dispersão, persistência, pré-dispersão	Localização das gemas, Mecanismo de clonalidade, Síndrome de dispersão	Reprodução pós-fogo	Condição não experimental

Além da fragmentação do conhecimento sobre regeneração, observou-se alta heterogeneidade e baixa padronização nas condições experimentais avaliadas. Foram identificados 28 tipos distintos de condições experimentais nos estudos (Tabela Suplementar

2). A maioria dos trabalhos (24) incluiu ao menos um cenário não experimental (por exemplo, observações ou medições descritivas), enquanto outros testaram tratamentos específicos, destacando-se: condições pós-fogo ou áreas queimadas (8 estudos); tratamentos de sementes relacionados ao fogo (choque térmico: 5; fumaça aquosa: 2; cinza: 1); armazenamento de sementes (6); tratamentos para superação de dormência (4); e efeitos da temperatura (3) e da luz (2) na germinação. Experimentos em casa de vegetação foram menos comuns, avaliando principalmente substrato (2 estudos) ou sombreamento (2). Mais da metade das condições experimentais (16 das 28) ocorreu apenas uma única vez, evidenciando uma base experimental fragmentada e pouco replicada, o que limita a comparabilidade entre estudos e reduz a capacidade de estabelecer conexões robustas entre traços de efeito, traços de resposta e variações ambientais.

Representação dos traços relacionados à regeneração

Nos 45 estudos incluídos, identificamos 111 traços distintos relacionados à regeneração, com 108 espécies de gramíneas do Cerrado com pelo menos um registro de estudo sobre traços relacionados à regeneração. A maioria dos traços apresenta dados disponíveis para poucas espécies (Fig. 2). Os traços com maior cobertura de espécies concentram-se principalmente na fase de germinação, seguidos por alguns traços relacionados à dispersão. Embora os traços de efeito (53 traços) tenham sido numericamente menos numerosos que os de resposta (58), apresentaram maior cobertura entre as espécies: 18 traços de efeito (33,9%) possuíam dados para ≥ 20 espécies, enquanto apenas seis traços de resposta (10,3%) atingiram esse limiar (Figura Suplementar 2). Consequentemente, a maioria dos traços — especialmente os de resposta — permanece pouco representada, com dados disponíveis para menos de 20 espécies por traço.

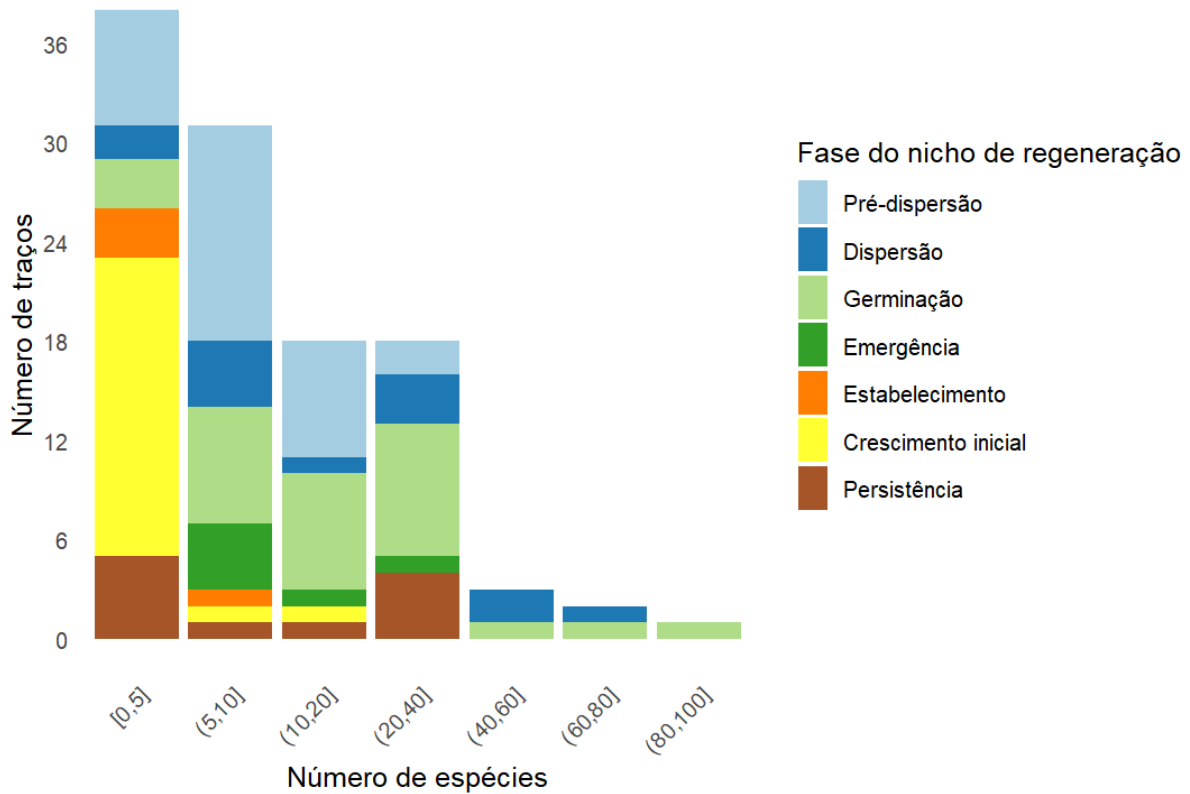


Figura 2 – Distribuição do número de traços relacionados à regeneração de gramíneas do Cerrado de acordo com o número de espécies estudadas. As barras representam o número de traços para cada classe de número de espécies com dados disponíveis. As cores indicam a fase do nicho de regeneração à qual cada traço está associado.

As distribuições dos traços relacionados à regeneração tendem a abranger espécies distribuídas em múltiplas classes de valor, pois os valores representam todas as observações reportadas na literatura, e não médias por espécie. Em diversos traços, observou-se concentração de espécies em determinados valores ou categorias (Fig. 3). Esse padrão de distribuições amplas, porém concentradas em valores baixos, ocorreu tanto em traços associados à produção reprodutiva (por exemplo, número de sementes férteis por grama; Fig. 3E) quanto em aspectos do recrutamento (por exemplo, emergência; Fig. 3I). Essas distribuições amplas refletem principalmente as classes de traços com maior disponibilidade de dados em cada fase do nicho de regeneração, exceto para crescimento inicial e estabelecimento. Ainda assim, a amplitude de valores permanece desigual entre os tipos de traço, com alguns atributos abrangendo consistentemente múltiplas categorias, enquanto outros se agrupam em um subconjunto restrito de sua variação documentada.

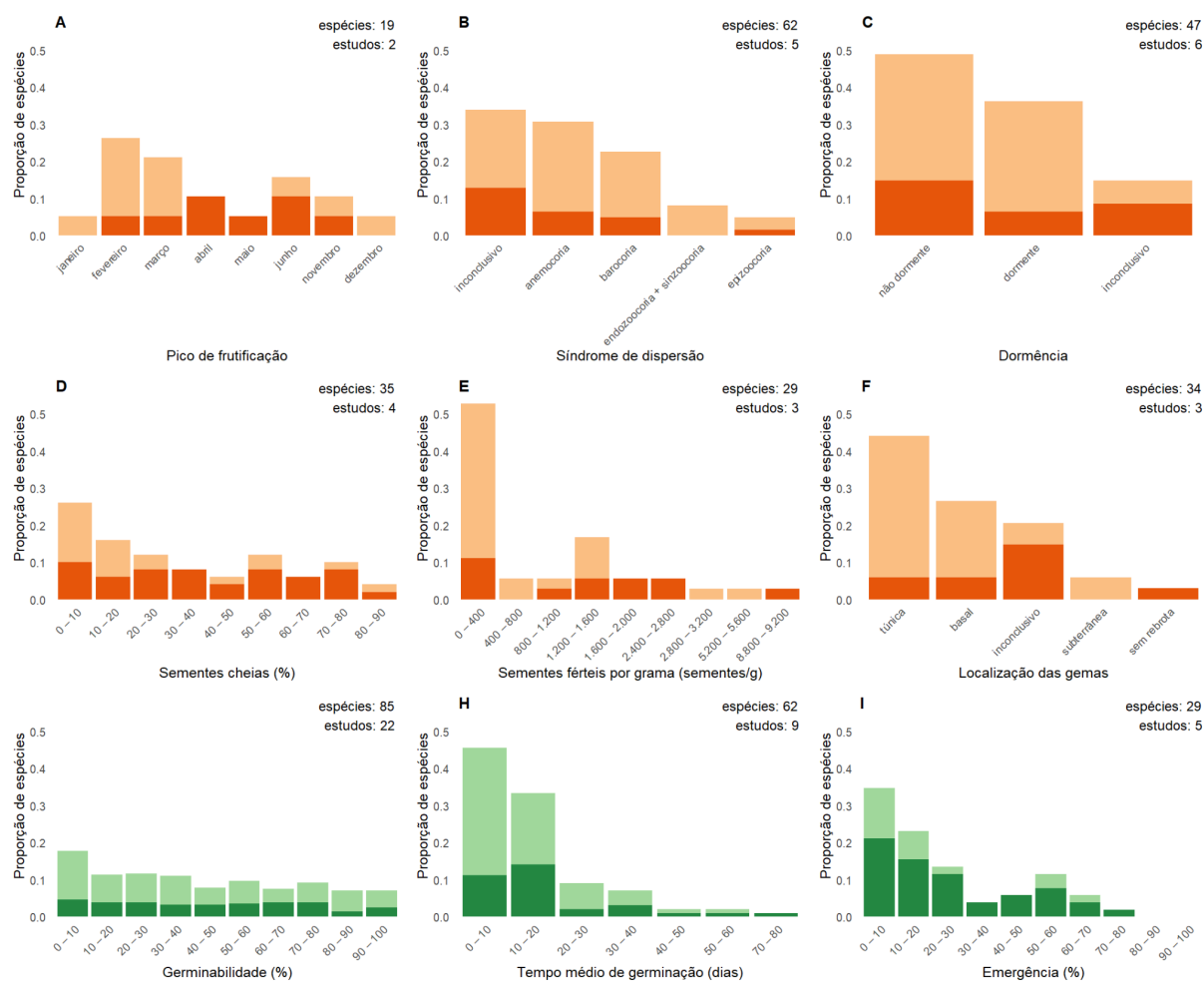


Figura 3 – Proporção de espécies ao longo das classes de valores (ou categorias) dos principais atributos de efeito (laranja) e de resposta (verde) relacionados à regeneração. Tons escuros representam a proporção de espécies comercializadas, enquanto tons claros representam espécies não comercializadas. Estes são os principais atributos, com maior cobertura de espécies, das fases de pré-dispersão (A), dispersão (B e C), germinação (D, E, G e H), emergência (I) e persistência (F). As classes de valores representam os diferentes intervalos ou categorias reportados nos estudos para cada atributo. As barras não somam 100% na maioria dos atributos numéricos porque as espécies podem se enquadrar em mais de uma classe; os valores refletem todas as observações reportadas na literatura, e não médias em nível de espécie. Ajustes específicos foram aplicados para garantir comparabilidade entre estudos: síndrome de dispersão, dormência e estratégia de regeneração incluem a classe “inconclusivo” quando evidências contraditórias foram encontradas na literatura.

Espécies comercializadas (fornecedores de sementes)

Identificamos 24 espécies de gramíneas comercializadas por dois fornecedores de sementes atuantes no Cerrado — a Rede de Sementes do Cerrado (RSC) e a Verde Novo (VN) (Tabela 2). Destas, 20 espécies apresentaram ao menos alguma informação relacionada à regeneração em 36 estudos, com dados sobre 90 traços funcionais (31 categóricos e 20 numéricos de efeito; 39 numéricos de resposta). Quatro espécies não possuem qualquer

informação disponível, e apenas oito foram mencionadas em mais de 10 artigos, evidenciando uma concentração acentuada de dados em um pequeno número de espécies.

Tabela 2 – Espécies comercialmente disponíveis nos dois principais fornecedores de sementes do Cerrado e seu número de estudos (Es), traços de efeito (E) e de resposta (R) relacionados à regeneração, e o custo por quilograma de sementes em 2025. RSC = Rede de Sementes do Cerrado; VN = Verde Novo.

Espécies	Nome comercial	Es	E	R	Fornecedor	Custo das sementes (R\$/Kg)
<i>Echinolaena inflexa</i>	Capim flexinha	18	38	20	RSC, VN	781,81
<i>Schizachyrium sanguineum</i>	Capim roxo	17	27	17	RSC, VN	201,03
<i>Trachypogon spicatus</i>	Capim fiapo	15	38	15	RSC, VN	134,02
<i>Aristida riparia</i>	Capim rabo de burro	15	23	11	RSC, VN	178,70
<i>Axonopus siccus</i>	Capim colônia	12	20	20	RSC, VN	223,37
<i>Loudetiopsis chrysothrix</i>	Capim brinco de princesa	12	19	10	RSC, VN	158,69
<i>Aristida setifolia</i>	Pena de Ema	11	16	14	VN	230,5
<i>Axonopus aureus</i>	Capim pé de galinha	11	23	12	RSC, VN	193,93
<i>Andropogon leucostachyus</i>	Capim mulungu	9	11	9	RSC, VN	162,45
<i>Aristida recurvata</i>	Aristida enrolada	8	12	12	VN	215,05
<i>Andropogon bicornis</i>	Capim vassoura	7	14	6	RSC, VN	162,45
<i>Paspalum stellatum</i>	Capim orelha de coelho	6	11	11	RSC, VN	223,37
<i>Gymnopogon foliosus</i>	Pé de pintinha	6	10	4	VN	258,5
<i>Axonopus pressus</i>	Colônia grande	6	21	6	VN	303,05
<i>Ctenium cirrosum</i>	Enroladinho	4	8	5	VN	328,9
<i>Aristida gibbosa</i>	Capim aristida	3	12	5	RSC, VN	134,02
<i>Andropogon fastigiatus</i>	Capim andropogon nativo ou branco	3	7	1	RSC, VN	111,67
<i>Andropogon virgatus</i>	Capim de alagado	2	6	4	VN	292,05
<i>Aristida longifolia</i>	Capim carrapato	1	5	1	RSC	162,45
<i>Hyparrhenia bracteata</i>	Capim jaraguá nativo	1	5	0	RSC	178,70
<i>Andropogon angustatus</i>	Capim andropogon vermelho	0	0	0	RSC	111,67

<i>Axonopus brasiliensis</i>	Capim branquinho	0	0	0	VN	278,3
<i>Paspalum eucomum</i>	Capim ralinho	0	0	0	RSC, VN	264,47
<i>Sorghastrum setosum</i>	Capim arroz	0	0	0	VN	392,15

Espécies comercializadas representam 3,22% das gramíneas do Cerrado (24 de 746 espécies), mas correspondem a 18,52% das espécies com dados de traços relacionados à regeneração. Assim, embora a maioria dos registros esteja associada a espécies não comercializadas, a comparação com a riqueza total de gramíneas do Cerrado indica que as espécies comercializadas apresentam uma cobertura de dados 5,75 vezes maior que o esperado.

Entre os traços de efeito, espécies não comercializadas corresponderam a 63,8% dos registros de traços (Figura Suplementar 2). Apenas três traços de efeito foram exclusivos de espécies não comercializadas — massa de 1000 sementes, semente viável e vetor de dispersão — todos redundantes com traços mais comuns representando formas alternativas de mensuração de traços já amplamente reportados. Para os traços de resposta, um padrão similar foi observado, com 67,2% dos registros associados a espécies não comercializadas. Além disso, um número maior de traços de resposta foi exclusivo dessas espécies (18 traços), incluindo períodos fenológicos pós-fogo (inflorescências, frutos e flores), traços relacionados ao desempenho de plântulas nas fases de emergência, crescimento inicial e estabelecimento (anormalidades nas plântulas, número potencial de plântulas, probabilidade de sobrevivência, traços associados à biomassa e estabelecimento), além de alguns traços ligados à germinação. Para os traços mais diretamente associados ao desempenho na restauração (por exemplo, emergência de plântulas, sucesso de estabelecimento, sobrevivência, acúmulo de biomassa), os dados estão disponíveis para não mais do que 8 espécies comercializadas e, frequentemente, a um único estudo por combinação traço–espécie.

Entre os 31 traços categóricos de efeito, apenas 10 possuem informações para mais de quatro espécies (Tabela 3). As espécies com dados mais completos são *Aristida riparia*, *Axonopus aureus*, *Echinolaena inflexa*, *Schizachyrium sanguineum* e *Trachypogon spicatus*, que incluem principalmente informações sobre dispersão e persistência. Os demais traços descrevem, em geral, diferentes abordagens para avaliar capacidade de rebrota (por exemplo, habilidade de rebrota, órgãos de rebrota) e fenologia reprodutiva, como períodos reprodutivos ou de floração, frutificação e dispersão, bem como indicadores alternativos desses períodos (por exemplo, mês de início, meio e fim) (Tabela Suplementar 3).

Tabela 3 – Síntese dos principais traços relacionados a regeneração categóricos documentados para gramíneas fornecidas comercialmente por redes de sementes no Cerrado. Apenas categorias de atributos representadas por pelo menos quatro espécies são apresentadas. As referências para cada registro espécie–traço são indicadas por sobrescritos numéricos.

espécies_id	síndrome de dispersão	dormência	período de dispersão	hábito de crescimento	localização das gemas	mecanismo de clonalidade	estruturas subterrâneas	unidade de dispersão	estratégia regenerativa	pico de frutificação
A_aureus	inconclusivo* 1;12;13	inconclusivo 2;3*	-	cespitoso ⁴	inconclusivo ^{3;5} ;13	não ¹³	rizoma ⁵	ausente ¹	rebrotante ^{5;3}	-
A_bicornis	anemocoria ¹²	não dormente ^{2;12}	-	-	-	-	-	-	-	fevereiro ¹²
A_gibbosa	anemocoria ⁷	não dormente ⁷	estação chuvosa (início) ⁷	-	-	-	-	-	-	-
A_leucostachyus	anemocoria *7;12;13	não dormente ^{7;12}	estação chuvosa (início) ⁷	-	inconclusivo ^{*5;} 13	não ¹³	rizoma ⁵	-	rebrotante ⁵	novembro ¹²
A_pressus	inconclusivo* 1;13	-	-	-	inconclusivo ^{*5;} 13	sim (rizomas) ¹³	inconclusivo *5; 8	ausente ^{1;8}	propagação vegetativa ⁵	junho ⁸
A_recurvata	inconclusivo ⁷ ;9	não dormente ⁷	estação seca ^{7; 9}	cespitoso ⁹	-	-	-	-	-	-
A_riparia	inconclusivo* 1;7;12;13	inconclusivo 2;3;10;12*	estação seca ⁷	-	basal ^{3;5;7}	não ¹³	rizoma ⁵	arista ¹ ; dentes ¹ ; pelos ¹	indeterminado 7 ; rebrotante ^{3,5}	abril ¹²
A_setifolia	inconclusivo* 7;9	dormente ^{3;7}	estação seca ⁷ ; estação chuvosa (final) ⁹	cespitoso ⁹	basal ³	-	-	-	indeterminado 7; rebrotante ⁵	-
A_siccus	barocoria ^{7;13}	não dormente ⁷	estação chuvosa (início) ⁷	-	túnica ¹³	não ¹³	-	-	rebrotante ⁷	-

C_cirrosum	barocoria ⁷	dormente ⁷	estação chuvosa (final) ⁷	-	-	-	-	-	-	-
E_inflexa	barocoria ⁷	dormente ⁷	estação seca ¹¹ ; estação chuvosa (final) ⁷	rizomatoso ⁴	-	-	rizoma ⁸	ausente ⁸	rebrotante ⁷	abril ⁸
G_foliosus	inconclusivo* 1;7;12;13	não dormente ^{2;12}	-	-	não rebrotante ¹³	não ¹³	-	arista; dentes ¹	-	junho ¹²
L_chrysothrix	inconclusivo* 12;13	inconclusivo 2;12*	-	cespitoso ⁴	inconclusivo* ⁵ ; 13	não ¹³	rizoma ⁵	-	propagação vegetativa ⁵	março ¹²
P_stellatum	anemocoria ⁹	-	estação seca ⁹	cespitoso ⁹	-	-	-	-	-	-
S_sanguineum	inconclusivo* 1;7;9;13	não dormente ⁷	estação seca ^{7; 9;11}	cespitoso ^{4;9}	inconclusivo* ⁵ ; 13	não ¹³	rizoma ⁵	arista ¹ ; dentes ¹ ; pelos ¹	propagação vegetativa ⁵	-
T_spicatus	epizoocoria ^{1;1} 3	inconclusivo 10	transição ¹¹	cespitoso ⁴	inconclusivo* ⁵ ; 13	sim (rizomas) ¹³	inconclusivo *4; 5; 8	arista ^{1;8} ; dentes ¹ ; pelos ¹	propagação vegetativa ⁵	maio ⁸

Referências: 1. Silberbauer-Gottsberger, 1984, 2. Dairel and Fidelis, 2020, 3. Zupo *et al.*, 2021, 4. Matheus *et al.*, 2025, 5. Pilon *et al.*, 2021, 6. Xavier *et al.*, 2019, 7. Ramos *et al.*, 2017; Ramos *et al.*, 2016, 8. Ramos, 2010, 9. Pereira *et al.*, 2021, 10. Motta *et al.*, 2024, 11. Le Stradic *et al.*, 2018; 12 Escobar *et al.*, 2021; 13. Fontenele *et al.*, 2025. *Resultados conflitantes entre artigos são definidos como "inconclusivo". Hifens indicam ausência de dados.

Há diversas inconsistências entre estudos em traços de efeito que deveriam ser exclusivos (Fig. 3; Tabela 3). Por exemplo, *A. aureus* foi classificada como dormente em Dairel e Fidelis (2020) e não dormente em Zupo et al. (2021). De modo semelhante, *A. pressus* e *T. spicatus* foram descritas como portadoras de rizomas subterrâneos em Pilon et al. (2021) e Matheus et al. (2025), mas como não rizomatosas em Ramos (2010).

De modo geral, os dados numéricos tanto para traços de efeito (Fig. 4A e C) quanto para traços de resposta (Fig. 4B, D, E e F) revelam ampla variação nos valores, entre e dentro das espécies. Mesmo para traços diretamente relacionados à qualidade e desempenho de sementes, os dados disponíveis são escassos e derivam de um número muito limitado de estudos e táxons. Por exemplo, o número de sementes cheias foi relatado em apenas um estudo, cobrindo nove espécies comercializadas, mas os valores variaram amplamente, de 107 a 2.930 sementes (Carmona et al., 1999), indicando grandes diferenças na produção reprodutiva. Padrões similares de alta variabilidade foram observados no comprimento da unidade de dispersão (3–70 mm; Silberbauer-Gottsberger, 1984), área de floração (0–11,6 m²; Conceição, 2021), proporção de perfilhos reprodutivos (0–28%; Fidelis et al., 2022), número de perfilhos (1,1–23 unidades; Oliveira et al., 2020; Oliveira et al., 2022; Andrade et al., 2024; Matheus et al., 2025) e sobrevivência (7–100%; Oliveira et al., 2020; Fontenele et al., 2024; Matheus et al., 2025), cada um documentado para não mais que seis espécies e frequentemente com base em um único estudo.

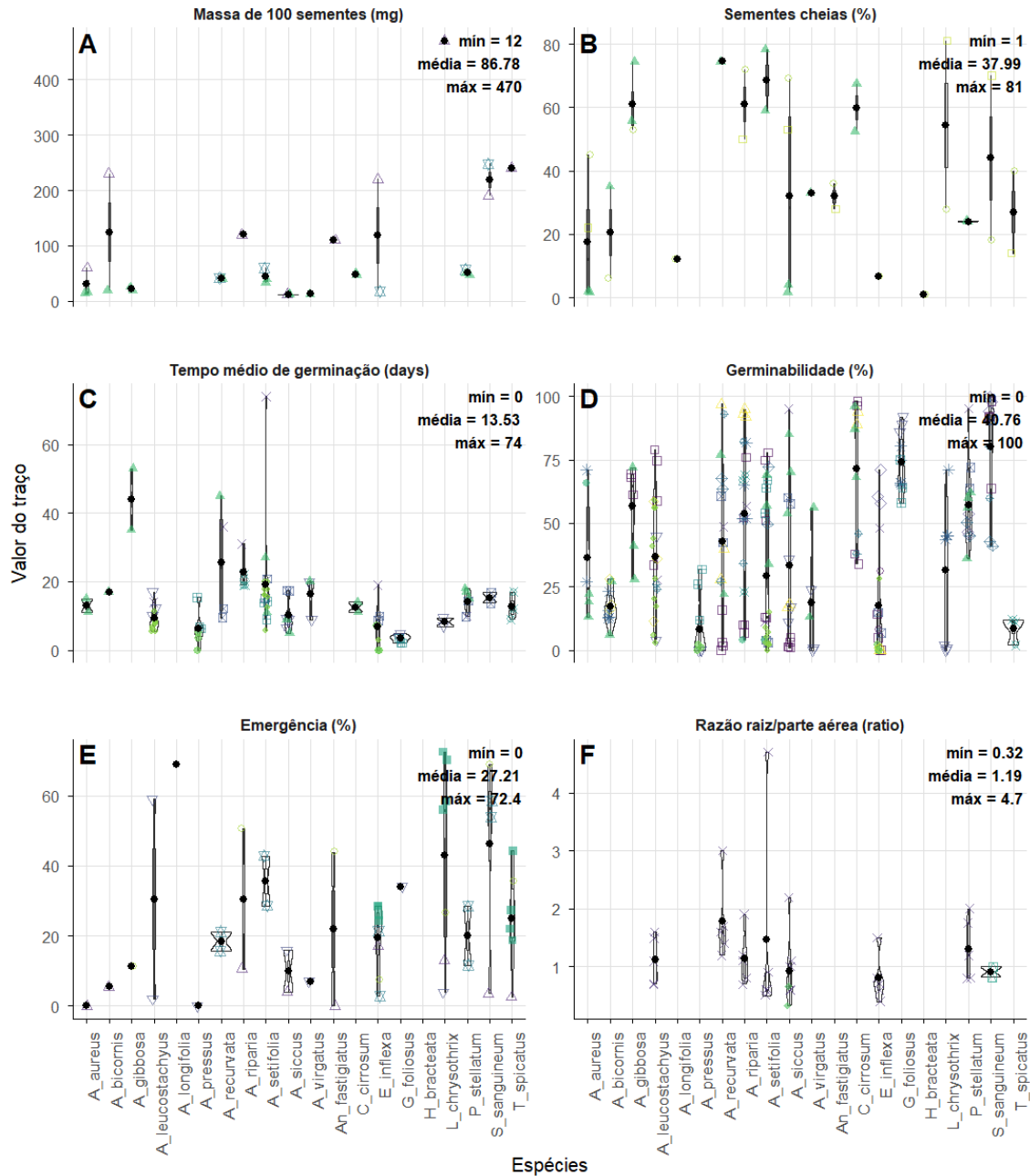


Figura 4 – Valores dos dados disponíveis na literatura de espécies comercialmente disponíveis nos dois principais fornecedores de sementes de gramíneas do Cerrado, para os principais traços de efeito e de resposta relacionados à regeneração. Símbolos e cores diferentes representam estudos diferentes, de um total de 24 estudos. Um mesmo estudo pode ter mais um dado representado. Tratamentos experimentais extremos foram excluídos. Os círculos pretos representam a média dos valores da espécie.

Discussão

Sintetizamos as informações disponíveis sobre espécies de gramíneas do Cerrado em relação a diversos aspectos do nicho de regeneração. Essa síntese permitiu identificar lacunas de conhecimento e sugerir direcionamentos para estudos futuros, especialmente aqueles voltados à geração de informações aplicáveis em iniciativas de restauração. A combinação de

alta variabilidade nas informações existentes na literatura e cobertura taxonômica extremamente limitada restringe o uso desses traços em avaliações comparativas e abordagens preditivas na ecologia da restauração. Em vez de permitir classificações robustas entre espécies ou filtragens baseadas em traços, os dados atuais evidenciam principalmente a magnitude da incerteza que ainda envolve o desempenho da maioria das gramíneas comercializadas.

Uma base de evidências fragmentada: foco histórico em germinação, baixa integração entre fases e heterogeneidade metodológica

A forte concentração de informações sobre germinação reflete a trajetória histórica da pesquisa em ecofisiologia de sementes no Cerrado, especialmente sua ênfase na tolerância ao fogo e a outros estressores ambientais relevantes (Zaidan e Carreira, 2008). Esse foco, embora limitado, apresenta oportunidades importantes: o volume de estudos sobre germinação, abrangendo informações de 85 espécies, possibilita futuras sínteses quantitativas e meta-análises, como já demonstrado para outros grupos, incluindo plantas alpinas globais (Fernández-Pascual et al., 2021) e espécies de afloramentos rochosos brasileiros (Ordóñez-Parra et al., 2025).

Entretanto, essa ênfase restrita também gera um viés metodológico estrutural, já reconhecido em nível global, especialmente para plantas herbáceas (Winkler et al., 2024). Processos que ocorrem após a germinação — principalmente emergência, crescimento inicial e estabelecimento — costumam ser mais limitantes para o sucesso do recrutamento e ocupação dos ecossistemas por estas espécies (Shackelford et al., 2021; Larson et al., 2023), e permanecem pouco documentados para as gramíneas do Cerrado. Esse viés reflete padrões globais na ecologia funcional de sementes e plântulas (Donohue et al., 2010; Larson e Funk, 2016), com evidências crescentes de que os principais gargalos regenerativos frequentemente ocorrem após a germinação (Winkler et al., 2024). Essa assimetria também é evidente na distribuição dos traços estudados: os traços de efeito restringem-se quase inteiramente a atributos categóricos de dispersão e persistência ou a traços numéricos de germinação, enquanto os traços de resposta são representados quase exclusivamente por métricas de germinação. Consequentemente, as evidências disponíveis capturam apenas porções isoladas do potencial regenerativo, limitando o desenvolvimento de uma perspectiva integrada do nicho de regeneração.

Essa fragmentação combina-se ainda a uma baixa integração entre múltiplas fases do nicho de regeneração dentro de um mesmo estudo. Pesquisas que avaliam simultaneamente

diversas fases do nicho de regeneração, especialmente dentro da fase de recrutamento, podem ter valor desproporcionalmente alto, pois oferecem percepções mais diretamente aplicáveis à teoria ecológica e à prática da restauração (Larson et al., 2023; Larson et al., 2025). Por exemplo, Fontenele et al. (2020) demonstraram como o fogo afetou a fenologia da floração e reduziu a qualidade das sementes nas espécies avaliadas, enquanto Ramos (2010) e Escobar et al. (2021) documentaram padrões acoplados entre pré-dispersão, dispersão e germinação ao longo das estações seca e chuvosa. Esses estudos mostram que a vinculação entre fases pode revelar caminhos mecânicos que experimentos isolados de germinação não conseguem captar. Tal integração é fundamental ao conceito de nicho de regeneração, que conecta explicitamente múltiplas etapas do ciclo de vida envolvidas na substituição de uma geração por outra (Grubb, 1977).

Uma terceira dimensão da fragmentação decorre da expressiva variação nas condições experimentais e metodologias empregadas entre os estudos. A diversidade de temperaturas (constantes vs. alternadas), pré-tratamentos, choques térmicos relacionados ao fogo, períodos de armazenamento e desenhos experimentais reflete tanto objetivos de pesquisa heterogêneos quanto a alta sensibilidade fisiológica das gramíneas a sinais ambientais. Embora essa diversidade possa permitir comparações entre cenários ecológicos (por exemplo, respostas a regimes de fogo ou identificação de dormência e possíveis mecanismos naturais de superação da dormência), ela também introduz variação metodológica dependente do contexto, o que dificulta a síntese e a identificação de padrões ecológicos mais amplos. A combinação de respostas específicas por espécie e protocolos inconsistentes reduz a comparabilidade entre estudos — uma divergência metodológica há muito reconhecida como barreira à síntese em ecologia de sementes (Baskin e Baskin, 2014).

Conjuntamente, esses fatores destacam a necessidade de protocolos padronizados básicos para estudos sobre germinação, tratamentos de quebra de dormência, emergência e estabelecimento de plântulas de gramíneas do Cerrado. Essa padronização não apenas aumentaria a comparabilidade entre estudos futuros, mas também fortaleceria sua aplicabilidade em análises funcionais e no planejamento da restauração baseada em evidências, em consonância com esforços globais de padronização de traços (Pérez-Harguindeguy et al., 2013; Kattge et al., 2020). Além disso, o desenvolvimento dessas abordagens padronizadas ajudaria a aproximar teoria e prática na restauração, ampliando a aplicação de referenciais baseados em traços funcionais às gramíneas nativas comercialmente disponíveis — já que a teoria ecológica frequentemente carece de especificidade e poder preditivo para aplicação em condições reais de campo (Merchant et al., 2023).

As gramíneas não são todas iguais (e isso importa)

A ampla variação observada entre as gramíneas do Cerrado nesta revisão demonstra que, longe de formarem um grupo homogêneo, essas espécies apresentam múltiplas vias de regeneração, moldadas por diferentes histórias evolutivas (e.g., Goergen et al., 2011), filtros ambientais (e.g., Fontenele et al., 2025) e compensações ecológicas (trade-offs) (e.g., Ramos et al., 2017). Esse padrão é consistente com evidências globais que mostram que comunidades herbáceas dependem de diversas combinações de traços de dispersão, dormência e germinação para persistirem sob flutuantes regimes de distúrbio (Donohue et al., 2010; Larson e Funk, 2016). Essas diferenças não são apenas descritivas, mas indicam nichos de regeneração distintos que provavelmente influenciam as dinâmicas de recrutamento e, portanto, o potencial sucesso de intervenções de restauração (Larson et al., 2023). Nas seções seguintes, exploramos como cada principal traço de regeneração pode contribuir para essa diversidade funcional e discutimos as implicações de suas distribuições observadas para os processos de regeneração em campos e savanas do Cerrado.

Entre esses traços, a fenologia reprodutiva exerce papel fundamental, pois o momento, a duração e o contexto ambiental da floração e frutificação afetam tanto a quantidade quanto a qualidade das sementes, especialmente em espécies cuja produção reprodutiva é altamente sensível à disponibilidade sazonal de água ou a eventos de fogo (Escobar et al., 2018; Fontenele et al., 2020). Nesta revisão, mostramos que as espécies diferem marcadamente em seus picos de frutificação (Fig. 3A), com algumas apresentando máxima produção de frutos na estação seca (de maio a agosto; conforme descrito para plantas herbáceas do Cerrado por Batalha e Martins, 2004) e outras na estação chuvosa (como descrito em Valentin-Silva et al., 2021). De forma semelhante, o período de floração e frutificação pode variar em escalas espaciais finas devido a diferentes níveis de umidade do solo (Ramos et al., 2014) e pode se alterar sob distintos regimes de fogo (Fontenele et al., 2020; Escobar et al., 2021; Fidelis et al., 2022). Esses padrões indicam tanto plasticidade intraespecífica quanto divergência interespecífica, reforçando que a fenologia contribui para múltiplas estratégias de regeneração, em vez de refletir um padrão uniforme entre as gramíneas do Cerrado.

Os traços de dispersão também exibem ampla divergência funcional, geralmente associada a estratégias de ocupação de espaços ou micro-habitats favoráveis aos adultos, além de mecanismos para evitar riscos durante a germinação, relacionados à sazonalidade ou a outros fatores ambientais (Baskin e Baskin, 2014; Saatkamp et al., 2019). Entre os principais traços analisados, as síndromes de dispersão (dispersão no espaço) e a dormência (persistência de sementes ou dispersão no tempo) incluíram espécies distribuídas em diversas

categorias (Fig. 3B e 3C), com proporções notáveis de classificações conflitantes entre fontes (30% de inconclusivo para síndrome de dispersão e 15% para dormência). Isso reflete a existência de múltiplas estratégias associadas a diferentes trade-offs envolvendo tamanho de semente, potencial de dispersão a longas distâncias, dormência e até mesmo tempo de germinação (Saatkamp et al., 2019). De fato, as gramíneas do Cerrado exibem um amplo espectro de modos de dispersão, variando desde a autocoria de curta distância — frequentemente associada a diásporos dormentes e germinação assincrônica — até a anemocoria de longa distância, com diásporos leves e não dormentes que germinam de maneira rápida e sincrônica, e de zoocoria associada a estruturas especializadas de dispersão (Escobar et al., 2018; Silberbauer-Gottsberger, 1984). No entanto, a alta proporção de classificações conflitantes indica que a qualidade atual dos dados limita inferências ecológicas robustas e dificulta a identificação de padrões de dispersão para as gramíneas do Cerrado.

A interação entre traços de germinação e desempenho pós-germinação é amplamente reconhecida na literatura (e.g., Fraaije et al., 2015; Mondoni et al., 2015; Oliveira et al., 2019), visto que diferentes padrões de germinação podem influenciar o desenvolvimento de plântulas e o desempenho dos adultos (Donohue et al., 2010). Além disso, embora os traços de germinação sejam frequentemente negligenciados em análises em nível de comunidade, eles podem moldar fortemente padrões e processos ecológicos (Jimenez-Alfaro et al., 2016) e serem integrados a abordagens funcionais em ambientes heterogêneos (McGill et al., 2006). Em nosso conjunto de dados, a proporção de espécies em cada classe de germinabilidade foi uniformemente distribuída, indicando que espécies de baixa e alta germinabilidade foram estudadas em frequência semelhante (Fig. 3G). A grande variação revelada provavelmente reflete a diversidade esperada de nichos de germinação entre espécies provenientes de ambientes altamente sazonais e/ou sujeitos a estresses intensos (Gremer et al., 2020). Contudo, a forte variação metodológica entre experimentos — incluindo regimes de temperatura e pré-tratamentos — atualmente limita análises sintéticas, embora o sinal ecológico subjacente aparente ser promissor para estudos futuros.

Traços pós-germinação, como emergência, crescimento inicial e estabelecimento de plântulas, representam uma fase decisiva do nicho de regeneração, pois mediam a transição entre a germinação e o recrutamento bem-sucedido (Grubb, 1977; Saatkamp et al., 2019). Embora pouco representados na literatura disponível, as informações compiladas nesta revisão sugerem que as gramíneas do Cerrado também diferem substancialmente nessas etapas tardias da regeneração. A emergência foi frequentemente registrada em baixos e variáveis percentuais, tanto em condições experimentais quanto de campo (Fig. 3H),

indicando que o recrutamento bem-sucedido provavelmente é limitado por fortes filtros pós-germinação (Verdú e Traveset, 2005). Tais filtros devem interagir com traços anteriores, incluindo tempo de germinação e dormência (Larson e Funk, 2016; Gremer et al., 2020), originando caminhos de regeneração distintos sob diferentes condições de disponibilidade hídrica, regimes de fogo e interações bióticas (Veenendaal et al., 1996; Dairel e Fidelis, 2020; Fidelis et al., 2022). No entanto, a escassez e fragmentação dos dados sobre emergência, crescimento inicial e estabelecimento atualmente impedem avaliações robustas sobre como essas fases posteriores diferenciam as estratégias de regeneração entre espécies de gramíneas.

Paralelamente à regeneração via sementes, a persistência vegetativa representa uma estratégia dominante em campos e savanas do Cerrado, refletindo múltiplas vias regenerativas (Zupo et al., 2021; Fontenele e Miranda, 2024). O fogo exerce papel central na estruturação dessas estratégias: enquanto regimes frequentes de fogo podem favorecer espécies sem rebrota em escalas amplas (Simpson et al., 2021), a rebrota permanece o principal mecanismo de sobrevivência pós-fogo em campos e savanas do Cerrado (Zupo et al., 2021). Sob tais condições, a persistência por meio da rebrota a partir de órgãos portadores de gemas torna-se particularmente importante para as gramíneas do Cerrado (Pilon et al., 2021; Fontenele et al., 2025). Esses órgãos de rebrota podem ocorrer tanto abaixo quanto acima do solo (Klimešová e Klimeš, 2007). Como esperado para ecossistemas propensos ao fogo, as gramíneas do Cerrado são predominantemente caracterizadas por estruturas regenerativas aéreas, especialmente gemas basais e túnicas (Fig. 3F). Em conjunto, esses padrões reforçam que as gramíneas do Cerrado dependem de múltiplas e parcialmente sobrepostas vias de regeneração, nas quais o recrutamento via sementes e a persistência vegetativa contribuem de formas distintas, dependendo dos regimes de distúrbio e do contexto ambiental.

Espécies comercialmente disponíveis: o que sabemos e o que ainda precisamos melhorar em projetos de restauração baseados em sementes

A semeadura direta tem se consolidado como uma estratégia central de restauração em ecossistemas campestres e savânicos devido ao seu potencial para incluir múltiplas formas de vida e ampliar substancialmente a escala espacial das ações de restauração via mecanização (Sampaio et al., 2019; Shaw et al., 2020). No Cerrado, essa abordagem é recente, mas rapidamente foi incorporada a uma cadeia produtiva da restauração, com a comercialização de várias toneladas de sementes nativas em esforços de grande escala (Montenegro et al., 2024). Pesquisas colaborativas com coletores de sementes têm avançado no teste e na adaptação de técnicas de semeadura direta (Ferreira et al., 2023), no monitoramento de parâmetros em áreas

sob restauração (Pellizzaro et al., 2017; Sampaio et al., 2019; Wiederhecker et al., 2024), na caracterização de traços relacionados ao crescimento inicial e à emergência de plântulas em espécies de gramíneas (Reinke et al., 2025), bem como na produção de mudas (Oliveira et al., 2020; Oliveira et al., 2022). Essa cadeia produtiva não apenas amplia a escala da restauração, mas também gera renda, fortalece parcerias técnico-científicas e apoia os meios de vida locais, ao mesmo tempo em que contribui para a conservação das áreas nativas como áreas fonte para coleta de sementes (Montenegro et al., 2024).

Apesar desses avanços, ainda persistem lacunas substanciais de conhecimento sobre traços funcionais relacionados à regeneração em espécies de gramíneas comercializadas, o que limita a capacidade de prever estabelecimento, persistência e desempenho competitivo sob semeadura direta. Essas lacunas são particularmente relevantes, pois a restauração baseada em sementes em larga escala depende de decisões informadas sobre o desempenho das espécies sob diferentes condições ambientais e de distúrbio (Merchant et al., 2023; Larson et al., 2023). Embora a proporção de estudos envolvendo espécies comercializadas seja relativamente alta em relação à diversidade total de gramíneas do Cerrado — resultado de colaborações entre pesquisadores e coletores (Montenegro et al., 2024) — essa representatividade é enviesada: as informações se concentram em um pequeno subconjunto de táxons recorrentes entre as espécies comercializadas, deixando a maior parte das espécies comerciais pouco estudadas.

Contrariamente à expectativa de que a comercialização favoreceria espécies funcionalmente homogêneas (Giles et al., 2021), nossa síntese revela pronunciada heterogeneidade funcional entre as gramíneas disponíveis comercialmente. Essa diversidade inesperada — embora baseada em conhecimento concentrado em poucos táxons — evidencia tanto riscos (como a adoção prática de estratégias regenerativas limitadas) quanto oportunidades (como a possibilidade de composições planejadas e diversificadas). A diversidade funcional é vital para a manutenção dos serviços ecossistêmicos e a resistência à invasão em contextos de restauração (Mazzochini et al., 2024), mas a dependência de poucas espécies bem estudadas pode restringir as estratégias de restauração, especialmente em ecossistemas campestres e savânicos do Cerrado, que demandam assembleias graminóides diversificadas (Buisson et al., 2021). Alinhar os esforços de pesquisa às redes de sementes já estabelecidas e atuantes, que respondem às demandas ecológicas do ecossistema, maximiza os resultados de restauração — conforme ilustrado nos perfis de traços funcionais das principais espécies comerciais.

Nossa análise indica que, entre as principais espécies de gramíneas disponíveis comercialmente, coexistem tanto traços associados à regeneração via sementes quanto estratégias de persistência vegetativa. O período de dispersão varia entre a estação seca, o final da estação chuvosa e os períodos de transição entre elas (Tabela 3), indicando que a liberação de sementes e as oportunidades de germinação diferem substancialmente entre as espécies. De forma semelhante, algumas espécies apresentam dormência (por exemplo, *A. setifolia*, *A. siccus* e *E. inflexa*), enquanto outras são não dormentes (como *S. sanguineum*), permanecendo inconclusivo o padrão para várias espécies. Nesse contexto, essas diferenças interespecíficas na fenologia reprodutiva ampliam a janela temporal de coleta de sementes, permitindo a obtenção de propágulos ao longo de vários meses do ano e favorecendo a manutenção da diversidade de espécies disponíveis para semeadura (Larson et al., 2023). Além disso, variações associadas a microsítios e históricos de fogo na paisagem contribuem para a distribuição espacial e temporal da disponibilidade de sementes, o que pode ser explorado em áreas de coleta que abrangem diferentes condições ambientais.

As diferenças nos padrões de dormência sugerem que, mesmo quando as sementes são semeadas ao mesmo tempo, o estabelecimento das espécies pode ocorrer em momentos distintos ao longo do tempo (Baskin e Baskin, 2014). Essa separação temporal no recrutamento pode reduzir a competição direta entre espécies nativas, mas também pode resultar em estabelecimento desigual e menor pressão competitiva inicial sobre espécies exóticas em áreas em restauração (Young et al., 2014). Por outro lado, a distribuição do recrutamento ao longo do tempo pode aumentar a probabilidade geral de estabelecimento das espécies nativas, especialmente por meio de estratégias que distribuem o risco de germinação no tempo, frequentemente associadas à dormência das sementes. Essas estratégias conferem maior resiliência frente à variabilidade intra e interanual das chuvas, característica de ambientes altamente sazonais como o Cerrado (Escobar et al., 2018). Em cenários atuais e futuros de mudança climática, nos quais se espera o aumento da variabilidade da precipitação, essa diversidade temporal de estratégias de regeneração pode contribuir para tornar a restauração baseada em sementes mais robusta e resiliente (Hofmann et al., 2021).

Diferenças marcantes também são evidentes nos traços quantitativos de sementes entre as gramíneas comercializadas. A massa de sementes varia em mais de uma ordem de magnitude, desde espécies de sementes pequenas, como *A. siccus*, até espécies de sementes grandes, como *L. chrysothrix* e *S. sanguineum* (Fig. 3A). Da mesma forma, a proporção de sementes cheias apresenta alta variabilidade interespecífica (Fig. 3B), sugerindo diferenças no investimento reprodutivo e no potencial de estabelecimento. Esses contrastes são

particularmente relevantes em projetos de restauração via semeadura direta, pois a massa e a viabilidade das sementes influenciam diretamente a densidade de semeadura, o custo-benefício e o desempenho inicial de plântulas (Silva et al., 2022). Assim, a disponibilidade de informações sobre esses traços é fundamental para estimar com precisão taxas de semeadura, demanda de sementes e custos de projeto, permitindo avaliações realistas da viabilidade econômica do uso de diferentes gramíneas nativas em restauração em larga escala.

A germinabilidade, em especial, permite uma primeira avaliação de como as espécies diferem em sua capacidade de estabelecimento via sementes sob condições controladas — com implicações diretas à prática de restauração (Dalziell et al., 2022; Larson et al., 2023). Quatro padrões gerais emergem dos dados disponíveis. Primeiro, poucas espécies são consistentemente relatadas como de alta ou média germinabilidade entre estudos (e.g., *A. gibbosa*, *G. foliosus*, *P. stellatum*, *S. sanguineum*), sugerindo desempenho previsível. Segundo, algumas espécies são repetidamente descritas como de baixa germinabilidade (e.g., *A. bicornis*, *A. pressus*, *T. spicatus*), o que pode dificultar a restauração baseada apenas na entrada de sementes. No entanto, na prática, essas espécies — exceto *A. pressus*, que não foi semeada — exibem elevada cobertura de solo em áreas restauradas via semeadura direta (Pellizzaro et al., 2017; Wiederhecker et al., 2024; Coutinho et al., 2019), provavelmente em decorrência do uso de volumes elevados de sementes. Atualmente, recomenda-se densidade entre 40 e 60 kg de gramíneas por hectare, o que corresponde a 765–928 sementes/m² (Wiederhecker-Gabriel et al., 2022). Essa alta densidade parece compensar as baixas taxas de germinação, sem inviabilizar economicamente a semeadura direta (Raupp et al., 2022). Considerando o preço das sementes hoje praticadas, estas semeaduras em alta densidade não comprometem a viabilidade econômica da semeadura direta como método de introdução de gramíneas e espécies de outras formas de vida em projetos de restauração.

Terceiro, para a maioria das espécies, a germinabilidade apresenta ampla variação, indicando plasticidade intraespecífica possivelmente vinculada às condições experimentais, origem das sementes ou variações ambientais durante a fase de produção de sementes. Por fim, dados de germinabilidade estão completamente ausentes para diversas espécies comercializadas (e.g., *A. longifolia*, *Andropogon fastigiatus*, *H. bracteata*), o que limita a estimativa de seu desempenho potencial em contextos de restauração.

Os padrões observados para emergência e crescimento inicial de plântulas reforçam a importância — e as atuais limitações — dos traços de resposta no planejamento da restauração. As taxas de emergência são frequentemente baixas e altamente variáveis entre

espécies (Fig. 4E), mesmo quando as taxas de germinação são moderadas, evidenciando a ação de filtros pós-germinação. Os poucos dados disponíveis sobre crescimento inicial, como alocação raiz-parte aérea (Fig. 4F), sugerem diferenças adicionais na capacidade das espécies de lidar com limitações de recursos durante o estabelecimento, embora a escassez de estudos impeça generalizações amplas. Conjuntamente, esses resultados indicam que, embora os traços de resposta tenham potencial para orientar práticas baseadas em traços, o conhecimento atual ainda é insuficiente para hierarquizar espécies de modo robusto quanto ao desempenho de estabelecimento — especialmente entre as gramíneas comercializadas.

Um pequeno subconjunto de espécies, notadamente *T. spicatus* e *S. sanguineum*, combina recrutamento via sementes com potencial de regeneração vegetativa (Fontenele et al., 2025), adicionando outra camada de diferenciação funcional entre as gramíneas comercializadas. Esse padrão contrasta com a expectativa inicial de homogeneidade funcional entre as espécies comerciais e reforça um dos achados centrais desta revisão: mesmo dentro de um conjunto restrito de espécies condicionado pela oferta de sementes e pelas limitações do mercado, as estratégias de regeneração são mais heterogêneas do que o antecipado. Estratégias que combinam reprodução sexual e vegetativa podem favorecer tanto a ocupação espacial quanto a persistência de longo prazo, mas também influenciar trajetórias sucessionais ao promover dominância sob condições específicas (Coutinho, 2019; Pilon et al., 2021; Giles et al., 2021). Do ponto de vista da restauração, a formulação de misturas de sementes (muvucas) que incluam espécies dependentes do recrutamento por sementes e espécies com propagação vegetativa pode aumentar a complementaridade funcional e a estabilidade temporal das comunidades restauradas (Larson et al., 2023).

Ao mesmo tempo, essa heterogeneidade funcional coexiste com forte convergência em traços de efeito relacionados à persistência sob distúrbios. A maioria das espécies comercializadas compartilha capacidade de rebrota, frequentemente associada a gemas basais ou em túnicas e a órgãos subterrâneos de reserva, como rizomas (*A. riparia*, *A. aureus*, *E. inflexa*, *S. sanguineum*). Essa convergência é coerente com o caráter pirofítico dos campos e savanas do Cerrado, onde a capacidade de rebrota é um mecanismo-chave de recuperação pós-distúrbio. Sob a ótica da restauração, tal estratégia compartilhada sugere que as gramíneas comercializadas são geralmente bem adaptadas à persistência sob fogo recorrente e outros estresses, o que pode aumentar a resiliência das comunidades restauradas, mesmo que outros traços de regeneração variem consideravelmente entre espécies.

Importante destacar, contudo, que a interpretação desses padrões funcionais é limitada por lacunas e inconsistências entre estudos. Dos 32 traços categóricos de efeito compilados,

apenas 11 foram relatados para mais de cinco espécies, e mesmo traços presumidamente invariantes — como status de dormência ou presença de rizomas — apresentam classificações conflitantes entre as fontes. Essas limitações exemplificam a desconexão entre pesquisa em traços funcionais e prática de restauração, em que referenciais teóricos frequentemente carecem de especificidade e padronização para aplicação em campo (Merchant et al., 2023). Para projetos de restauração que dependem de fornecedores comerciais de sementes, isso reforça a necessidade de interpretação cautelosa e de experimentos direcionados em espécies pouco documentadas. Essas inconsistências também demonstram a dependência contextual dos traços e a influência metodológica, limitando a confiabilidade de recomendações aplicadas baseadas em traços de forma acrítica.

Sob a perspectiva das redes comunitárias de sementes e da restauração baseada em sementes, essas lacunas são particularmente relevantes. Traços de resposta estão diretamente ligados à confiabilidade percebida das espécies em projetos de restauração, influenciando decisões sobre quais são repetidamente coletadas, comercializadas e semeadas (Silva et al., 2022). Preencher essas lacunas é essencial para alinhar a comercialização de sementes à complexidade funcional dos campos e savanas do Cerrado e para viabilizar estratégias de restauração que transcendam o uso de um conjunto restrito de espécies conhecidas — ou mesmo de espécies ainda pouco compreendidas do ponto de vista ecológico.

Vale ressaltar, entretanto, que coletores locais e redes de sementes utilizam informações práticas derivadas de suas próprias experiências de restauração para selecionar as espécies que continuam sendo colhidas e comercializadas (IBS, observação pessoal). A interação entre pesquisadores e redes de sementes também influenciou a disponibilidade de diversas espécies atualmente comercializadas. Um exemplo emblemático é *Echinolaena inflexa*, uma das gramíneas perenes C₃ mais amplamente distribuídas no Cerrado, altamente confiável em sua capacidade de rebrota e persistência (Filgueiras, 2021). Embora não apresente alta produção de sementes cheias (Fig. 4B) nem facilidade de coleta — dado que suas sementes são produzidas em pequenos racemos baixos (1–5 cm) com espiguetas de 4–8,5 mm de comprimento; Silva e Oliveira, 2020 — essa espécie está entre as disponíveis no mercado e tem sido utilizada com sucesso em projetos de restauração (Wiederhecker et al., submetido).

Implicações para a prática da restauração ecológica

A diversidade funcional dos traços de regeneração é amplamente reconhecida como um componente-chave da resiliência dos ecossistemas, com evidências de maior resistência a

espécies exóticas e maior estabilidade em campos e savanas (Mazzochini et al., 2024). No Cerrado, as diretrizes de restauração têm enfatizado cada vez mais a inclusão de espécies com estratégias funcionais conservadoras, como gramíneas de crescimento lento com forte persistência vegetativa, crescimento clonal ou alta capacidade de rebrota sob fogo (Pilon et al., 2019; Pilon et al., 2021; Giles et al., 2021; Fontenele e Miranda, 2024).

Nossos resultados indicam que, contrariamente às expectativas iniciais, o conjunto de gramíneas atualmente comercializadas e utilizadas em projetos de restauração já abrange um espectro mais amplo de estratégias de história de vida e regeneração do anteriormente suposto. Espécies caracterizadas por traços conservadores de persistência e recuperação pós-distúrbio estão, de fato, bem representadas nas redes comunitárias de sementes. Assim, a limitação principal não está no espectro funcional disponível para restauração, mas na eficiência com que essas espécies são integradas aos sistemas de restauração.

Um desafio central para o avanço da restauração baseada em traços está na baixa validação de traços de regeneração sob condições de campo. As taxas de germinação e estabelecimento inicial medidas em condições experimentais frequentemente divergem do sucesso de recrutamento em áreas restauradas (Pellizzaro et al., 2017). Embora existam dados de germinação para várias espécies comercializadas — e ausência total para outras —, mesmo traços de resposta fundamentais carecem de estudos que avaliem como as compensações entre traços de regeneração se traduzem em estabelecimento, persistência e desempenho competitivo sob condições reais de restauração.

Preencher essas lacunas é crucial para consolidar os traços de regeneração funcional como ferramentas operacionais no planejamento da restauração. Embora as redes comunitárias de sementes desempenhem um papel central no fornecimento e organização das sementes nativas, a implementação de projetos de restauração envolve múltiplos atores — incluindo praticantes, empresas de restauração, consultores técnicos e pesquisadores (Urzedo et al., 2022; Montenegro et al., 2024). Avaliações de campo voltadas às espécies comercializadas, conduzidas em distintos contextos de implementação e manejo de iniciativas de restauração, podem permitir que esses atores avancem de abordagens empíricas baseadas em tentativa e erro para decisões fundamentadas em evidências. Melhorar a integração entre os sistemas de suprimento de sementes, a prática da restauração e o conhecimento científico tem potencial para aumentar a eficácia, previsibilidade e resiliência da restauração em larga escala baseada em sementes no Cerrado.

Prioridades para pesquisas futuras

O cenário atual do conhecimento sobre traços de regeneração de gramíneas do Cerrado nos permite identificar algumas prioridades para pesquisas futuras, com potencial para fortalecer e apoiar práticas de restauração por semeadura direta:

- (1) Desenvolver protocolos padronizados de germinação para espécies comercializadas, incluindo parâmetros consistentes para quebra de dormência.
- (2) Integrar diferentes fases do nicho de regeneração em estudos baseados em traços funcionais, de modo a compreender como características das espécies influenciam múltiplas etapas do recrutamento. Ou seja, integrar parâmetros de pré-recrutamento com experimentos de recrutamento até a persistência vegetativa.
- (3) Identificar traços funcionais capazes de prever padrões ao longo das sete fases do nicho de regeneração, ampliando o uso de traços na seleção de espécies para restauração e no entendimento das regras de montagem de comunidades restauradas.
- (4) Fortalecer a conexão entre estudos de laboratório e resultados de restauração em campo, especialmente no que se refere à reintrodução por sementes e à persistência vegetativa das espécies.

Conclusão

O Cerrado é a savana mais rica em espécies do mundo (Murphy et al., 2016), e a família Poaceae está entre as dez mais diversas do bioma (Zappi et al., 2015), além de desempenhar papel estrutural essencial nas formações campestres e savânicas. Apesar dessa importância ecológica, o conhecimento sobre as estratégias de regeneração das gramíneas do Cerrado permanece desigual e fragmentado.

Os traços relacionados à regeneração de gramíneas do Cerrado estão concentrados principalmente na fase de germinação, com alta diversidade metodológica e pouca integração com outras fases do nicho de regeneração. A fragmentação também é evidente, com muitos traços restritos a poucas espécies e frequentemente baseados em poucos estudos por traço. Esse padrão indica que diversos aspectos do nicho de regeneração relevantes para a restauração baseada em sementes permanecem pouco investigados, principalmente emergência, crescimento inicial e estabelecimento.

Apesar disso, observa-se a presença de múltiplas estratégias de dispersão, recrutamento e persistência vegetativa entre as espécies para as quais há informações disponíveis. Essas estratégias também são encontradas entre espécies comercializadas, embora muitas delas ainda não possuam informações sobre germinabilidade, o traço mais estudado, ou qualquer traço. Assim, o conjunto de dados compilados indica que a

homogeneidade funcional esperada a partir da tendência de coleta não reflete o cenário atualmente documentado.

Aprimorar a colaboração entre a pesquisa e a prática de restauração — já existente no Cerrado — continua sendo a melhor estratégia para acelerar a geração de conhecimento e aumentar o sucesso das restaurações (Palmer, 2016). Para acelerar a produção e a aplicação do conhecimento sobre o nicho de regeneração, é fundamental desenvolver estratégias de campo, incluindo protocolos padronizados, validação de espécies de importância comercial e bancos de dados abertos de traços funcionais que apoiem o planejamento preditivo da restauração ecológica em larga escala.

Referências bibliográficas

- Alencar AZ, Shimbo J, Lenti F, et al. 2020. Mapping Three Decades of Changes in the Brazilian Savanna Native Vegetation Using Landsat Data Processed in the Google Earth Engine Platform. *Remote Sensing* 12: 924.
- Andrade ES, Souza BCOQ, Costa EP, et al. 2024. Distinct morphophysiological responses of the native C4 grasses *axonopus siccus* and *eragrostis polytricha* to shading. *Flora* 320: 152621.
- Baskin CC, Baskin JM. 2014. *Seeds. Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination*, 2nd edn. San Diego, CA, USA: Academic Press.
- Batalha MA, Martins FR. 2004. Reproductive phenology of the cerrado plant community in Emas National Park (central Brazil). *Australian Journal of Botany* 52: 149–161.
- Bond WJ, Midgley JM. 2001. The persistence niche: ecology of sprouting in woody plants. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 45–51.
- Bond WJ. 2008. What limits trees in C4 grasslands and savannas? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39: 641–659.
- Brasil. 2024. Plano Nacional de Recuperação da Vegetação Nativa – Planaveg 2025–2028. Ministério do Meio Ambiente e Mudança do Clima, Brasília.
- Buisson E, Fidelis A, Overbeck GE, et al. 2021. A research agenda for the restoration of tropical and subtropical grasslands and savannas. *Restoration Ecology* 29: 1–18.
- Carmona R, Martins CR, Fávero AP. 1999. Características de sementes de gramíneas nativas do cerrado. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 34: 1067-1074.
- Coutinho AG, Alves M, Sampaio AB, Schmidt IB, Vieira DLM. 2019. Effects of initial functional-group composition on assembly trajectory in savanna restoration. *Applied Vegetation Science* 22:61–70.
- Conceição AA. 2021. Quick qualitative and quantitative changes in reproductive efforts in an open cerrado community: An explorative study of fire-stimulated species. *Flora* 280: 151855.
- Dalziell EL, Lewandrowski W, Commander LE, et al. 2022. Seed traits inform the germination niche for biodiverse ecological restoration. *Seed Science and Technology* 50: 103–124.
- Donohue K, Rubio de Casas R, Burghardt L, Kovach K, Willis CG. 2010. Germination, postgermination adaptation, and species ecological ranges. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 41: 293–319.
- Escobar DF, Silveira FA, Morellato LPC. 2018. Timing of seed dispersal and seed dormancy in Brazilian savanna: two solutions to face seasonality. *Annals of Botany* 121: 1197–1209.
- Escobar DF, Silveira FA, Morellato LPC. 2021. Do regeneration traits vary according to vegetation structure? A case study for savannas. *Journal of Vegetation Science* 32: 12940.
- Fernández-Pascual E, Carta A, Mondoni A, et al. 2021. The seed germination spectrum of alpine plants: a global meta-analysis. *The New Phytologist* 229: 3573–3586.

- Ferreira MC, Cordeiro AOO, Sampaio AB, Schmidt IB, Vieira DLM. 2023. Direct seeding versus seedling planting: survival, biomass, growth, and cost up to 6 years for four tropical seasonal tree species. *Restoration Ecology* 31: 13807.
- Fidelis A, Zironi HL, Rossatto DR, Zanzarini V. 2022. Fire stimulates grass flowering in the Cerrado independent of season. *Journal of Vegetation Science* 33: 1–7.
- Figueiredo MA, Diniz AP, Messias MCTB, Kozovits AR. 2018. Correction to: Propagation and establishment of rupestrian grassland grasses for restoration of degraded areas by mining. *Brazilian Journal of Botany* 41: 297.
- Filgueiras TS. 2021. *Gramíneas do Cerrado*. Rio de Janeiro: Ed. Póstuma, IBGE.
- Flora e Funga do Brasil. 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>. (06 Oct 2025, date last accessed).
- Fontenele HGV, Campos BH, Durigan G, Pilon N. 2025. Doubled density and increased resilience: Consequences of seven consecutive annual dry-season fires to the unburned Cerrado grass layer. *Journal of Applied Ecology* 62: 3436–3455.
- Fontenele HGV, Cruz-Lima LFS, Pacheco-Filho JL, et al. 2020a. Burning grasses, poor seeds: post-fire reproduction of early-flowering Neotropical savanna grasses produces low-quality seeds. *Plant Ecology* 221: 1265–1274.
- Fontenele HGV, Figueirôa RNA, Pereira CM, Nascimento VT, Musso C, Miranda HS. 2020b. Protected from fire, but not from harm: seedling emergence of savanna grasses is constrained by burial depth. *Plant Ecology & Diversity* 13: 189–198.
- Fontenele HGV, Miranda HS. 2022. Seed ecology of post-fire flowering species from the Cerrado. *Seed Science Research* 32: 222–229.
- Fraaije RGA, ter Braak CJF, Verduyn B, Breeman LBS, Verhoeven JTA, Soons MB. 2015. Early plant recruitment stages set the template for the development of vegetation patterns along a hydrological gradient. *Functional Ecology* 29: 71–80.
- Funk JL, Larson JE, Ames GM, et al. 2017. Revisiting the holy grail: Using plant functional traits to understand ecological processes. *Biological Reviews* 92: 1156–1173.
- Giles AL, de Britto CP, Rowland L, et al. 2021. How effective is direct seeding to restore the functional composition of neotropical savannas? *Restoration Ecology* 30: 13474.
- Goergen EM, Leger EA, Espeland EK. 2011. Native perennial grasses show evolutionary response to *Bromus tectorum* (cheatgrass) invasion. *PLoS One* 6:18145.
- Gremer JR, Chiono A, Suglia E, Bontrager M, Okafor L, Schmitt J. 2020. Variation in the seasonal germination niche across an elevational gradient: the role of germination cueing in current and future climates. *American Journal of Botany* 107: 350–363.
- Grubb PJ. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52: 107–145.
- Hofmann GS, Cardoso MF, Alves RJV, et al. 2021. The Brazilian Cerrado is becoming hotter and drier. *Global Change Biology* 27: 4060–4073.
- Horstmann N, Sevilha AC, Vieira DLM. 2023. Graminoid-led natural regeneration of dry savannas after severe degradation. *Ecological Engineering* 187: 106850.

- Jiménez-Alfaro B, Silveira SAO, Fidelis A, Poschlod P, Commander LE. 2016. Seed Germination Traits Can Contribute Better to Plant Community Ecology. *Journal of vegetation science* 27: 637–645.
- Kattge J, Bönisch G, Díaz S, Lavorel S, Prentice IC, Leadley P, et al. 2020. TRY plant trait database– enhanced coverage and open access. *Global Change Biology* 26:119–188.
- Klimešová J, Klimeš L. 2007. Bud banks and their role in vegetative regeneration—a literature review and proposal for simple classification and assessment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 8: 115–29.
- Larson J, Neuhaus D, Copeland S. 2025. Seed and seedling traits suggest ontogenetic coordination in the functional recruitment niche for dryland restoration species. *Journal of Ecology* 113: 1103–1120.
- Larson JE, Agneray AC, Boyd CS, Bradford JB, Kildisheva OA, Suding KN, Copeland SM. 2023. A recruitment niche framework for improving seed-based restoration. *Restoration Ecology* 31: 13959.
- Larson JE, Funk JL. 2016. Regeneration: an overlooked aspect of trait-based plant community assembly models. *Journal of Ecology* 104: 1284–1298.
- Larson JE, Sheley RL, Hardegree SP, Doescher PS, James JJ. 2016. Do key dimensions of seed and seedling functional trait variation capture variation in recruitment probability? *Oecologia* 181: 39–53.
- Le Stradic S, Fernandes GW, Buisson E. 2018. No recovery of campo rupestre grasslands after gravel extraction: implications for conservation and restoration. *Restoration Ecology* 26: 151–159.
- Leger EA, Barga S, Agneray AC, Baughman O, Burton R, Williams M. 2021. Selecting native plants for restoration using rapid screening for adaptive traits: methods and outcomes in a Great Basin case study. *Restoration Ecology* 29: 13260.
- MapBiomias. 2024. *Destaques do mapeamento anual de cobertura e uso da terra entre 1985 a 2023 (Cerrado)*. https://plataforma.brasil.mapbiomas.org/coverage/coverage_lclu. (18 Dec 2025, date last accessed).
- Matheus LI, de Oliveira ACC, Viani RAG. 2025. Vegetative multiplication of native Cerrado grasses for ecological restoration. *Restoration Ecology* 33: 70050.
- Mazzochini GG, Lira-Martins D, de Barros FV, et al. 2024. Effects of grass functional diversity on invasion success by exotic grasses in Cerrado grasslands. *Journal of Applied Ecology* 61: 271–280.
- McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 178–185.
- Merchant TK, Henn JJ, de Silva I, Van Cleemput E, Suding KN. 2023. Four reasons why functional traits are not being used in restoration practice. *Restoration Ecology* 31: 13788.
- Mondoni A, Pedrini S, Bernareggi G, et al. 2015. Climate warming could increase recruitment success in glacier foreland plants. *Annals of Botany* 116: 907–916.
- Montenegro TF, Urzedo D, Schmidt IB. 2024. Beyond tree planting: Mobilizing a global production network for savanna restoration in Brazil. *Environmental Development* 51: 101017.

- Murphy BP, Andersen AN, Parr CL. 2016. The underestimated biodiversity of tropical grassy biomes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 371: 20150319.
- Oliveira ACC, Forti VA, Loiola PP, Viani RAG. 2020. Techniques for seedling production of two native grasses: new perspectives for Brazilian Cerrado restoration. *Restoration Ecology* 28: 297–303
- Oliveira ACC, Forti VA, Viani RAG. 2022. Fertility responses of a native grass: technology supporting native plant production for restoration in Brazil. *Restoration Ecology* 30: 13534.
- Oliveira PC, Parolin P, Borghetti F. 2019. Can germination explain the distribution of tree species in a savanna wetland? *Austral Ecology* 44: 1373–1383.
- Ordóñez-Parra CA, Medeiros NF, Dayrell RLC, Le Stradi S, Negreiros D, Cornelissen T, Silveira FAO. 2025. Seed functional ecology in Brazilian rock outcrop vegetation: an integrative synthesis. *Annals of Botany* 135: 371–386.
- Orrock JL, Brudvig LA, Damschen EI, et al. 2023. Long-term, large-scale experiment reveals the effects of seed limitation, climate, and anthropogenic disturbance on restoration of plant communities in a biodiversity hotspot. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 120: 2201943119.
- Overbeck GE, Vélez-Martin E, Scarano FR, et al. 2015. Conservation in Brazil needs to include non-forest ecosystems. *Diversity Distributions* 21: 1455–1460.
- Palma AC, Laurance SGW. 2015. A review of the use of direct seeding and seedling plantings in restoration: what do we know and where should we go? *Applied Vegetation Science* 18: 561–568.
- Palmer MA. 2016. Persistent and emerging themes in the linkage of theory to restoration practice. In: Palmer MA, Zedler JB, Falk DA, eds. *Foundations of restoration ecology*. Washington, DC: Island Press/Center for Resource Economics, 517–531.
- Pellizzaro KF, Cordeiro AOO, Alves M. 2017. “Cerrado” restoration by direct seeding: field establishment and initial growth of 75 trees, shrubs and grass species. *Brazilian Journal of Botany* 40: 681–693.
- Pereira CM, Figueirôa RNA, Fontenele HGV, Miranda HS. 2021. Light affects the germination and normal seedling development of Neotropical savanna grasses. *Seed Science Research* 31: 47–50.
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, et al. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61: 167–234.
- Pilon NAL, Assis GB, Souza FM, Durigan G. 2019. Native remnants can be sources of plants and topsoil to restore dry and wet cerrado grasslands. *Restoration Ecology* 27: 569–580.
- Pilon NAL, Cava MGB, Hoffmann WA, Abreu RCR, Fidelis A, Durigan G. 2021. The diversity of post-fire regeneration strategies in the cerrado ground layer. *Journal of Ecology* 109: 154–166.
- R Core Team. 2025. *R: A language and environment for statistical computing*. <https://www.R-project.org>.

- Ramos DM, Diniz P, Ooi MKJ, Borghetti F, Valls JFM. 2017. Avoiding the dry season: dispersal time and syndrome mediate seed dormancy in grasses in Neotropical savanna and wet grasslands. *Journal of Vegetation Science* 28: 798–807.
- Ramos DM, Diniz P, Valls JFM. 2014. Habitat filtering and interspecific competition influence phenological diversity in an assemblage of Neotropical savanna grasses. *Brazilian Journal of Botany* 37: 29–36.
- Ramos DM. 2010. *Comportamento fenológico de gramíneas em um campo sujo de Cerrado: da indução de floração à emergência de plântulas*. MSc thesis, University of Brasília, Brasília.
- Ramos DM, Liaffa ABS, Diniz P, et al. 2016. Seed tolerance to heating is better predicted by seed dormancy than by habitat type in Neotropical savanna grasses. *International Journal of Wildland Fire* 25: 1273.
- Raupp PP, Ferreira MC, Alves M, Campos-Filho EM, Sartorelli PAR, Consolaro HN, Vieira DLM. 2020. Direct seeding reduces the costs of tree planting for forest and savanna restoration. *Ecological Engineering* 148: 105788.
- Reinke RK, de Oliveira AC, Pilon N, Kolb RM. 2025. Time since fire and soil depth shapes grass regeneration niche in Cerrado. *Plant Ecology* 226:171–183.
- Saatkamp A, Cochrane A, Commander L, et al. 2019. A research agenda for seed-trait functional ecology. *The New Phytologist* 221: 1764–1775.
- Sampaio AB, Vieira DLM, Holl KD, et al. 2019. Lessons on direct seeding to restore Neotropical savanna. *Ecological Engineering* 138: 148–154.
- Schmidt IB, Urzedo DI, Piña-Rodrigues FCM, et al. 2019. Community-based native seed production for restoration in Brazil – the role of science and policy. *Plant Biology* 21: 389–397.
- Shackelford N, Paterno GB, Winkler DE, et al. 2021. Drivers of seedling establishment success in dryland restoration efforts. *Nature Ecology & Evolution* 5: 1283–1290.
- Shaw N, Barak RS, Campbell RE, Kirmer A, Pedrini S, Dixon K, Frischie S. 2020. Seed use in the field: delivering seeds for restoration success. *Restoration Ecology* 28: 276–285.
- Silberbauer-Gottsberger I. 1984. Fruit dispersal and trypanocarpy in Brazilian cerrado grasses. *Plant Systematics and Evolution* 147: 1–27.
- Silva C, Oliveira RP. 2020. *Echinolaena in Flora e Funga do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB13191>. (22 Dec 2025, date last accessed).
- Silva MC, Moonlight P, Oliveira RS, Pennington RT, Rowland L. 2022. Toward diverse seed sourcing to upscale ecological restoration in the Brazilian Cerrado. *Frontiers in Ecology and Evolution* 10: 1045591.
- Silveira FA, Ordóñez-Parra CA, Moura LC, Schmidt IB, Andersen AN, Bond W, Buisson E, Durigan G, Fidelis A, Oliveira RS, Parr C. 2022. Biome Awareness Disparity is BAD for tropical ecosystem conservation and restoration. *Journal of Applied Ecology* 59: 1967-1975.
- Simpson KJ, Jardine EC, Archibald S, Forrestel EJ, Lehmann CER, Thomas GH, Osborne CP. 2021. Resprouting grasses are associated with less frequent fire than seeders. *New Phytologist* 230: 832–844.

- Thomas PA, Buisson E, Overbeck GE, Müller SC. 2024. Exploring seed density and limiting similarity to reduce invasive grass performance for grassland restoration purposes. *Applied Vegetation Science* 27: 12804.
- Tricco AC, Lillie E, Zarin W, et al. 2018. PRISMA Extension for Scoping Reviews (PRISMA-ScR): Checklist and Explanation. *Annals of Internal Medicine* 169: 467–73.
- Urzedo D, Pedrini S, Vieira DL, Sampaio AB, Souza BD, Campos-Filho EM, Pina-Rodrigues FC, Schmidt IB, Junqueira RG, Dixon K. 2022. Indigenous and local communities can boost seed supply in the UN decade on ecosystem restoration. *Ambio* 51: 557-568.
- Valentin-Silva A, Alves VN, Tunes P, Guimarães E. 2021. Fire does not change sprouting nor flowering, but affects fruiting phenology in a Neotropical savanna community. *Flora* 283: 151901.
- Veenendaal EM, Ernst WHO, Modise GS. 1996. Effect of seasonal rainfall pattern on seedling emergence and establishment of grasses in a savanna in south-eastern Botswana. *Journal of Arid Environments* 32: 305–317.
- Verdú M, Traveset A. 2005. Early emergence enhances plant fitness: a phylogenetically controlled meta-analysis. *Ecology* 86: 1385–1394.
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882–892.
- Wickham H, Averick M, Bryan J, Chang W, McGowan LDA, François R, Yutani H. 2019. Welcome to the Tidyverse. *Journal Open Source Software* 4: 1686.
- Wickham H. 2016. *ggplot2: elegant graphics for data analysis*. New York: Springer-Verlag. <https://ggplot2.tidyverse.org>
- Wiederhecker A, Ferreira MC, Rodrigues SB, et al. 2024. Ten years of directing seeding restoration in the Brazilian savanna: lessons learned and the way forward. *Journal of Environmental Management* 365: 121576.
- Wiederhecker A, et al. 2025. Is seeding enough? Long-term trajectories of restoration in the Neotropical savannah. Manuscrito submetido ao periódico *Annals of Botany* em dezembro de 2025.
- Wiederhecker-Gabriel A, Silva ESN, Sartori MDF, Schmidt IB, Sampaio AB. 2022. Semeadura Direta para Restaurar Savanas Neotropicais: uma Alternativa para Adequação Ambiental no Cerrado. *BioBrasil* 12: 88–103.
- Winkler DE, Garbowski M, Kožić K, et al. 2024. Facilitating Comparable Research in Seedling Functional Ecology. *Methods in Ecology and Evolution* 15: 464–476.
- Young TP, Zefferman EP, Vaughn KJ, Fick S. 2014. Initial success of native grasses is contingent on multiple interactions among exotic grass competition, temporal priority, rainfall and site effects. *AoB Plants* 7: 81.
- Zaidan LBP, Carreira RC. 2008. Seed germination in Cerrado species. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 20: 167–181.
- Zappi DC, Filardi FLR, Leitman P, et al. 2015. Growing knowledge: an overview of seed plant diversity in Brazil. *Rodriguésia* 66: 1085–1113.

- Zirbel CR, Brudvig LA. 2020. Trait-environment interactions affect plant establishment success during restoration. *Ecology* 101: 02971.
- Zupo T, Daibes LF, Pausas JG, Fidelis A. 2021. Post-fire regeneration strategies in a frequently burned Cerrado community. *Journal of Vegetation Science* 32: 12968.

Apêndice A – Material Suplementar

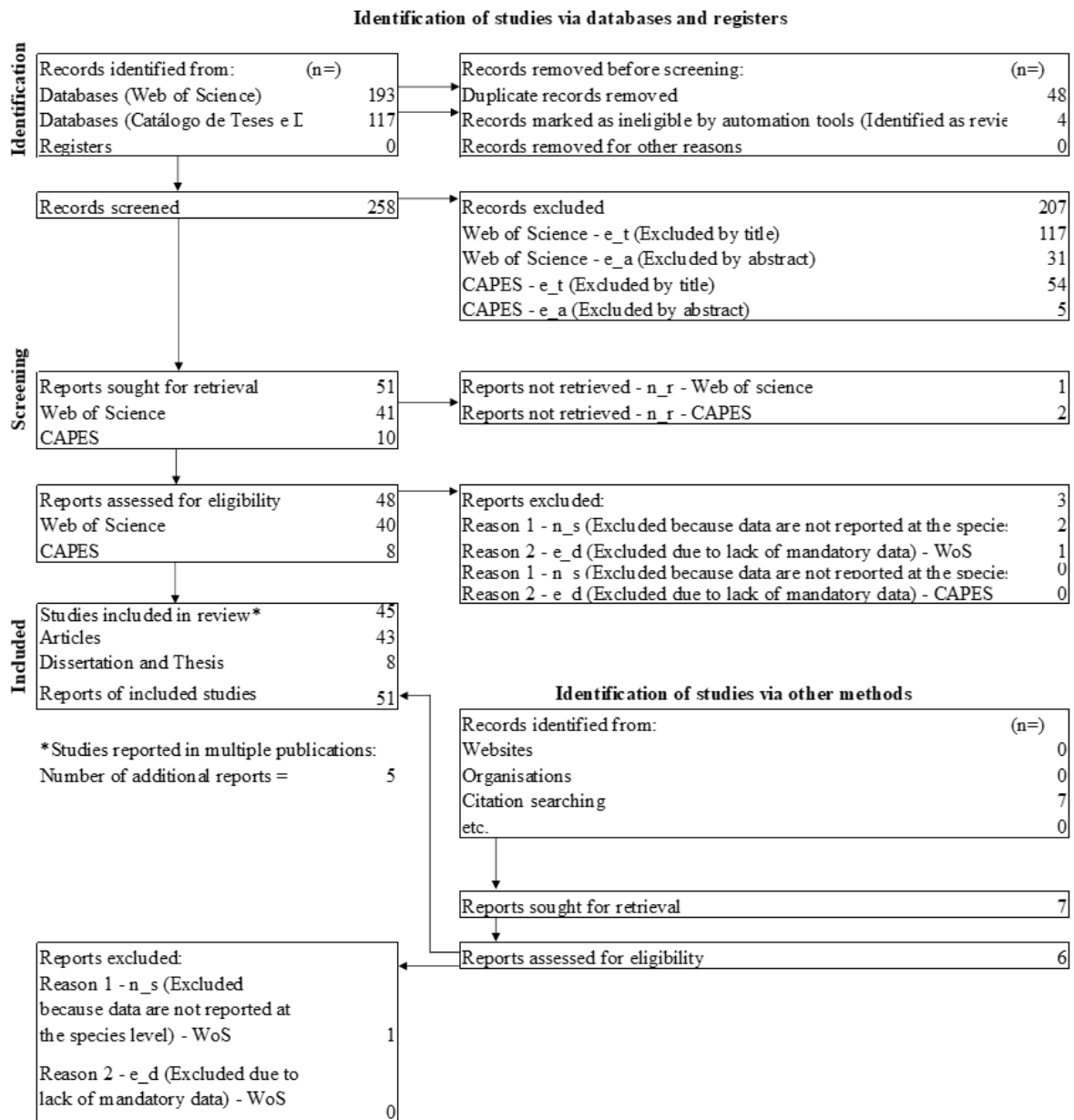
Tabela suplementar 1 – Definições e exemplos para todas as variáveis. Metadados obrigatórios e não obrigatórios

Variable	Description	Values / Examples	Mandatory
entry_id	Identificador único para cada entrada	E0001, E0002	Sim
study_id	Identificador único para cada estudo	S001, S002	Sim
document_type	Tipo de documento	Artigos, teses e dissertações	Sim
title	Título do estudo	Título completo	Sim
authors	Autores do estudo	Último nome, Iniciais	Sim
year	Ano de publicação	2015, 2020	Sim
journal	Jornal ou Instituição	<i>Restoration Ecology</i> ; University name	Sim
doi	Identificador de Objeto Digital	10.1111/rec.12345	Sim (se disponível)
language	Língua de publicação	Portuguese, English, Spanish	Sim
region_focus	Bioma(s) estudado(s)	Cerrado, multi-region <i>(excluído se não Cerrado)</i>	Sim
study_focus	Nível ecológico de foco	espécies, população, comunidade	Sim
species_origin	Origem das gramíneas estudadas	native, exotic, other <i>(excluída se não nativa)</i>	Sim
main_theme	Tema geral do estudo	características pré-dispersão, germinação, emergência, banco de	Sim

		sementes, morfologia, ecologia de comunidades, ecologia do fogo, outros	
study_type	Tipo de estudo	experimental, observacional, revisão (<i>excluído se revisão</i>)	Sim
trait_focus	Foco do nicho de regeneração dos traços estudados	crescimento inicial, dispersão, emergência, estabelecimento, germinação, persistência, pré-dispersão	Sim
seed_provenance	Fonte das sementes	população natural, fonte cultivada, lote comercial	Sim
main_question	Pequeno resumo dos objetivos dos estudos	Texto (1–2 paragrafos)	Sim
key_message	Pequeno resumo das principais conclusões	Texto (1–2 paragrafos)	Sim
included_in_review	Decisão após triagem	Sim / Não	Sim
phytophysiology	Tipo de vegetação do local de estudo	campo sujo, cerrado sensu stricto, etc.	Não
state	Estado	Goiás, Mato Grosso do Sul, etc.	Não
site_locality	Nome da localidade	Chapada dos Veadeiros	Não
site_lat	Latitude da área de estudo	–15.123	Não

site_lon	Longitude da área de estudo	-47.456	Não
collection_start_year	Início do período de coleta	2018	Não
collection_end_year	Final do período de coleta	2020	Não
collection_year	Ano de coleta (se feito em a no único)	2019	Não
notes	Observações livres	Texto	Não

Figura suplementar 1 – Fluxograma PRISMA-ScR



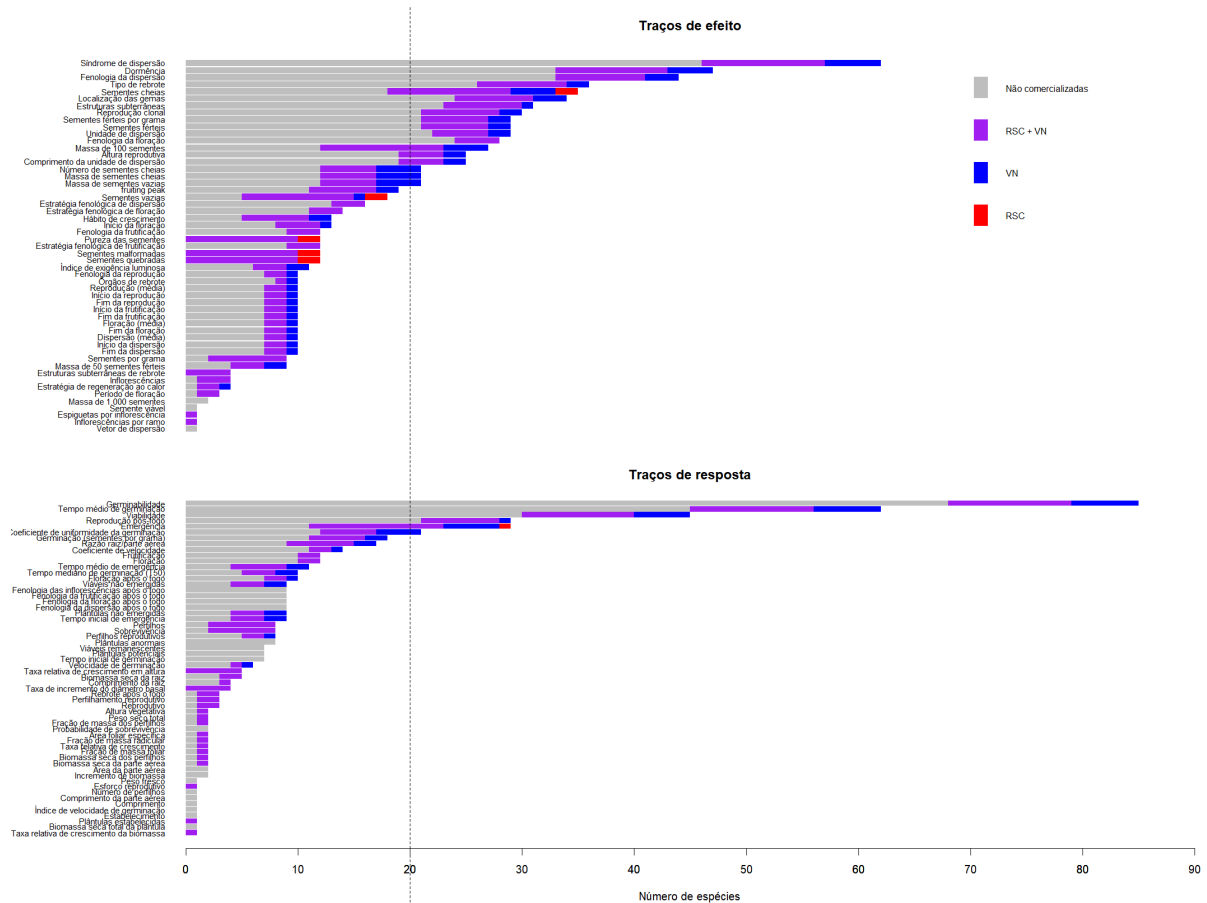


Figura Suplementar 2 – Número de espécies por atributo de efeito e de resposta relacionado à regeneração, classificadas de acordo com o status de comercialização de sementes: não comercializadas, comercializadas via Verde Novo (VN) ou via Rede de Sementes do Cerrado (RSC). Uma linha preta tracejada intersecta as curvas que incluem dados para mais de 20 espécies.

Tabela suplementar 2 - Resumo completo dos 43 estudos, com as respectivas fases do nicho de regeneração, os atributos funcionais e de resposta estudados e os experimentos realizados. “study ID” contém o código para rastrear artigos nos metadados disponíveis no OSF (https://osf.io/52ye9/overview?view_only=bd1efdec170c4c87a83467e7d3ee70c9).

Citação	study ID	phases	effect traits	response traits	experiments
Fontenele <i>et al.</i> , 2020a	S005	dispersion, emergence, germination, pre-dispersion	fertile seeds, fertile seeds gram	abnormal seedlings, germinability, initial germination time, mean germination time, potential seedlings, remaining viable, timing dispersion after fire, timing flower after fire, timing fruit after fire, timing inflorescences after fire	post fire
Ramos, 2010	S036	dispersion, germination, persistence, pre-dispersion	dispersal unit, dispersion end, dispersion mean, dispersion onset, flower end, flower mean, flower onset, fruiting end, fruiting mean, fruiting onset, reproduction end, reproduction mean, reproduction onset, timing reproduction,	germinability, germination speed, mean germination time	non-experimental condition, storage

			underground structures		
Ramos <i>et al.</i> , 2017; Ramos <i>et al.</i> , 2016	S003	dispersion, germination, persistence	dispersal syndrome, dormancy, resprouting, timing dispersion	germinability, viability	habitat type, heat shock, non-experimental condition, storage
Matheus <i>et al.</i> , 2025	S014	establishment, initial growth, persistence	growth habit, underground resprouting structures, underground structures	basal diameter rate, height relative growth rate, survival, tillers	non-experimental condition, vegetative multiplication
Fontenele and Miranda, 2022	S019	dispersion, germination, persistence	dormancy, filled seeds, resprouting organs	germinability, timing dispersion afterfire, viability	ash, non-experimental condition, post fire
Pereira <i>et al.</i> , 2021	S021	dispersion, germination, persistence	dispersal syndrome, growth habit, timing dispersion	germinability, viability	light effect, non-experimental condition
Fontenele and Miranda, 2024	S022	dispersion, establishment, pre-dispersion	inflorescences, reproductive height	reproductive, resprouted after a fire, survival	post fire
Figueiredo <i>et al.</i> , 2018	S028	germination, initial growth, persistence	1000 seeds mass	biomass increase, biomass root dry, biomass shoot area, germinability, root length, root/shoot, survival chance	dormancy break, non-experimental condition, propagation
Zupo <i>et al.</i> , 2021	S031	dispersion, germination, persistence	bud location, dormancy, regeneration strategy	germinability, viability	heat shock, non-experimental condition

Figueiredo <i>et al.</i> , 2021	S042	dispersion, establishment, germination	1000 seeds mass, dispersal vector, seeds per gram, viable seed	establishment, germinability	non-experimental condition, substrate
Fontenele <i>et al.</i> , 2025	S045	dispersion, persistence, pre-dispersion	bud location, clonal reproduction, dispersal syndrome	post-fire reproduction	non-experimental condition
Le Stradic <i>et al.</i> , 2018	S001	dispersion, pre-dispersion	phenological strategy dispersion, phenological strategy flower, phenological strategy fruit, timing dispersion, timing flower, timing fruit	-	habitat type
Klink, 1996	S004	establishment, germination	-	established seedlings, germinability	exotic comparison
Sena <i>et al.</i> , 2021	S006	establishment, initial growth	-	length, number of tillers, root/shoot, survival, wet weight	shading, substrate
Pellizzaro <i>et al.</i> , 2017	S007	emergence, germination	100 seeds mass	emergence	non-experimental condition
Aires <i>et al.</i> , 2014	S008	germination, initial growth	fertile seeds, fertile seeds gram	germinability, germination seeds gram, mean germination time, root/shoot	non-experimental condition, storage
Kolb <i>et al.</i> , 2016	S015	emergence, germination	light requirement index	emergence, germinability, mean	habitat type, storage, temperature

				germination time	
Dairel and Fidelis, 2020	S020	dispersion, germination	dormancy, empty seeds	germinability, viability	heat shock, non-experimental condition, storage, temperature
Oliveria <i>et al.</i> , 2020	S024	establishment, initial growth	-	height relative growth rate, survival, tillers	seedling - container volume, seeding substrate, seedling production - container volume
Fontenele <i>et al.</i> , 2020	S025	emergence, germination	100 seeds mass, 50 fertile seeds mass, fertile seeds gram	emergence, Initial emergence time, mean emergence time, non emerged seedlings, viable, not emerged	depths, non-experimental condition
Motta <i>et al.</i> , 2024	S027	dispersion, germination	dormancy	germinability, mean germination time	aqueous smoke, non-experimental condition
Oliveria <i>et al.</i> , 2022	S029	initial growth, persistence	-	biomass RGR, biomass root dry, height relative growth rate, root/shoot, tillers	fertilizer
Andrade <i>et al.</i> , 2024	S034	initial growth, persistence	-	biomass root dry, biomass shoot dry, biomass tillers dry, leaf mass fraction,	shading

				relative growth rate, root length, root mass fraction, root/shoot, specific leaf area, tillers, tillers mass fraction, total dry weight, vegetative height	
Miranda, 1997	S037	dispersion, pre-dispersion	inflorescences, inflorescences per branch, spikelets per inflorescence	reproductive effort	post fire
Oliveira, 2023	S039	emergence, germination	broken seeds, empty seeds, malformed seeds, seed purity	emergence	non-experimental condition, pureza
Escobar <i>et al.</i> ,	S044 2021	dispersion, pre-dispersion	dispersal syndrome, dormancy, fruiting mean	-	non-experimental condition
Xavier <i>et al.</i> ,	S002 2019	pre-dispersion	flower onset, flowering period	reproductive tillering	non-experimental condition
Paredes <i>et al.</i> ,	S009 2018	germination	-	germinability	heat shock
Conceição,	S010 2021	pre-dispersion	-	flowering, fruiting	burned, post fire
Fidelis <i>et al.</i> ,	S011 2022	pre-dispersion	-	flowered after fire, reproductive tillers	burned
Almeida, 1995	S012	pre-dispersion	timing flower	-	non-experimental condition

Silberbauer-Go S013 ttsberger, 1984	dispersion	dispersal syndrome, dispersal unit, dispersal unit length, reproductive height	-	non-experimen tal condition
Musso <i>et al.</i> , S016 2021	initial growth	-	biomass total dry seedling, length of the shoot, root/shoot, tillers	water treatment
Horstmann <i>et</i> S017 <i>al.</i> , 2023	persistence	resprouting organs	-	non-experimen tal condition
Musso <i>et al.</i> , S018 2015	germination	-	germinability, mean germination time	simulated post-fire soil
Souza <i>et al.</i> , S023 2022	germination	-	germinability, median germination time (T50), viability	osmotic stress
Gorgone-Barb S026 osa <i>et al.</i> , 2020	germination	-	germinability, mean germination time, viability	aqueous smoke, heat shock
Reinke <i>et al.</i> , S030 2025	emergence	-	emergence, mean emergence time	soil after fire
Saraiva <i>et al.</i> , S032 2020	germination	-	germinability, germination speed index	dormancy break
Carmona <i>et al.</i> , S033 1999ab	germination	100 seeds mass, empty seeds mass, filled seeds, filled seeds	germinability, germination uniformity coefficient, mean	light effect, non-experimen tal condition, storage, temperature

			mass, filled seeds number	germination time	
Pilon <i>et al.</i> , 2021	S035	persistence	bud location, resprout type, underground structures	-	non-experimental condition
Giotto, 2010	S038	germination	-	germinability, mean germination time, speed coefficient	dormancy break, non-experimental condition, storage temperature
Mazzochini <i>et al.</i> , 2024	S040	germination	filled seeds, seeds per gram	-	non-experimental condition
Figueiredo <i>et al.</i> , 2012	S041	germination	-	germinability	dormancy break
Ramos <i>et al.</i> , 2019	S043	germination	-	germinability, viability	heat shock smoke

Tabela suplementar 3 – Visão geral dos atributos de efeito categóricos, com até cinco espécies representadas, documentados para gramíneas fornecidas comercialmente por redes de sementes no Cerrado. As referências para cada registro de espécie com determinado traço são indicadas por números sobrescritos.

	<i>A aureus</i>	<i>A leucostachyus</i>	<i>A riparia</i>	<i>A setifolia</i>	<i>A siccus</i>	<i>E inflexa</i>	<i>S sanguineum</i>	<i>T spicatus</i>
dispersion end -		november ⁶	-	-	-	july ⁶	-	july ⁶
dispersion peak -		june ⁶	-	-	-	may ⁶	-	june ⁶
dispersion onset -		may ⁶	-	-	-	may ⁶	-	may ⁶
flower end -		march ⁶	-	-	-	july ⁶	-	august ⁶
flower peak -		february ⁶	-	-	-	march ⁶	-	march ⁶
fruiting end -		october ⁶	-	-	-	august ⁶	-	july ⁶
fruiting onset -		february ⁶	-	-	-	december ⁶	-	august ⁶
reproduction end -		november ⁶	-	-	-	august ⁶	-	july ⁶
reproduction mean -		may ⁶	-	-	-	march ⁶	-	may ⁶
reproduction onset -		january ⁶	-	-	-	november ⁶	-	february ⁶
timing reproduction -		late non-seasonal ⁶	-	-	-	early non-seasonal ⁶	-	late seasonal ⁶

resprouting organs	-	-	-	tunic ³	-	-	-	basal rhizomes ⁶
phenological strategy dispersion	-	-	-	-	-	seasonal medium ⁴	seasonal short ⁴	seasonal short ⁶
phenological strategy flower	-	-	-	-	-	seasonal short ⁴	seasonal short ⁴	seasonal short ⁶
phenological strategy fruit	-	-	-	-	-	seasonal extended ⁴ ; seasonal médium ⁴	seasonal short ⁴	seasonal short ⁶
timing fruit	-	-	-	-	-	rainy season ⁴	rainy season ⁴	rainy season ⁴
timing flower	-	-	-	-	rainy season (early) ^{1;5}	rainy season (early short) ⁵ ; rainy season ⁴	rainy season (late) ⁵ ; rainy season ⁴	rainy season ⁴
underground resprouting structures	rhizome short ⁷					root nodes ⁷	rhizome short ⁷	
heat regeneration strategy	heat-tolerant propagules ⁸		heat-tolerant propagules ⁸	heat-stimulated propagules ⁸				

References: 1. Zupo *et al.*, 2021; 2. Ramos *et al.*, 2017; Ramos *et al.*, 2016; 3. Horstmann *et al.*, 2023; 4. Le Stradic *et al.*, 2018; 5. Almeida, 1995; 6. Ramos, 2010; 7. Matheus *et al.*, 2025; 8. Zupo *et al.*, 2021.

Referências

- Aires SS, Sato MN, Miranda HS. 2014. Seed characterization and direct sowing of native grass species as a management tool. *Grass and Forage Science* 69: 470–478.
- Almeida SP. 1995. Grupos fenológicos da comunidade de gramíneas perenes de um campo cerrado no Distrito Federal, Brasil. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 30: 1067–1073.
- Andrade ES, Souza BCOQ, Costa EP, *et al.* 2024. Distinct morphophysiological responses of the native C4 grasses *axonopus siccus* and *eragrostis polytricha* to shading. *Flora* 320: 152621.
- Carmona R, Martins CR, Fávero AP. 1999. Características de sementes de gramíneas nativas do cerrado. *Pesquisa agropecuária brasileira* 34: 1067–1074.
- Carmona R, Martins CR, Fávero AP. 1998. Fatores que afetam a germinação de sementes de gramíneas nativas do cerrado. *Revista brasileira de sementes* 20: 16–22.
- Conceição AA. 2021. Quick qualitative and quantitative changes in reproductive efforts in an open cerrado community: An explorative study of fire-stimulated species. *Flora* 280: 151855.
- Dairal M, Fidelis A. 2020. How does fire affect germination of grasses in the Cerrado? *Seed Science Research* 30: 275–283.
- Escobar DF, Silveira FA, Morellato LPC. 2021. Do regeneration traits vary according to vegetation structure? A case study for savannas. *Journal of Vegetation Science* 32: 12940.
- Fidelis A, Zironi HL, Rossatto DR, Zanzarini V. 2022. Fire stimulates grass flowering in the Cerrado independent of season. *Journal of Vegetation Science* 33: 1–7.
- Figueiredo MA, Baêta HE, Kozovits AR. 2012. Germination of native grasses with potential application in the recovery of degraded areas in Quadrilátero Ferrífero, Brazil. *Biota Neotropica* 12: 118–123.
- Figueiredo MA, Diniz AP, Messias MCTB, Kozovits AR. 2018. Correction to: Propagation and establishment of rupestrian grassland grasses for restoration of degraded areas by mining. *Brazilian Journal of Botany* 41: 297.
- Figueiredo MA, Messias MCTB, Leite MGP, Kozovits AR. 2021. Direct seeding in the restoration of post-mined campo rupestre: germination and establishment of 14 native species. *Flora* 276: 151772.
- Fontenele HGV, Miranda HS. 2022. Seed ecology of post-fire flowering species from the Cerrado. *Seed Science Research* 32: 222–229.
- Fontenele HGV, Miranda HS. 2024. Fire has contrasting effects on the survival, growth, and reproduction of Cerrado grasses with differing regenerative strategies. *Applied Vegetation Science* 27: 1–13.

- Fontenele HGV, Figueirôa RNA, Pereira CM, Nascimento VT, Musso C, Miranda HS. 2020b. Protected from fire, but not from harm: seedling emergence of savanna grasses is constrained by burial depth. *Plant Ecology & Diversity* 13: 189–198.
- Fontenele HGV, Cruz-Lima LFS, Pacheco-Filho JL, et al. 2020a. Burning grasses, poor seeds: post-fire reproduction of early-flowering Neotropical savanna grasses produces low-quality seeds. *Plant Ecology* 221: 1265–1274.
- Fontenele HGV, Campos BH, Durigan G, Pilon N. 2025. Doubled density and increased resilience: Consequences of seven consecutive annual dry-season fires to the unburned Cerrado grass layer. *Journal of Applied Ecology* 62: 3436–3455.
- Giotto AC. 2010. *Avaliação do desenvolvimento dos componentes arbóreos e herbáceos na recuperação de áreas degradadas na Bacia do Ribeirão do Gama, Distrito Federal*. MSc thesis, University of Brasília, Brasília.
- Gorgone-Barbosa E, Daibes LF, Novaes RB, Pivello VR, Fidelis A. 2020. Fire cues and germination of invasive and native grasses in the Cerrado. *Acta Botanica Brasílica* 34: 185–191.
- Horstmann N, Sevilha AC, Vieira DLM. 2023. Graminoid-led natural regeneration of dry savannas after severe degradation. *Ecological Engineering* 187: 106850.
- Klink CA. 1996. Germination and seedling establishment of two native and one invading African species in the Brazilian cerrado. *Journal of Tropical Ecology* 12: 139–147.
- Kolb RM, Pilon NAL, Durigan G. 2016. Factors influencing seed germination in Cerrado grasses. *Acta Botânica Brasílica* 30: 87–92.
- Le Stradic S, Fernandes GW, Buisson E. 2018. No recovery of campo rupestre grasslands after gravel extraction: implications for conservation and restoration. *Restoration Ecology* 26: 151–159.
- Matheus LI, de Oliveira ACC, Viani RAG. 2025. Vegetative multiplication of native Cerrado grasses for ecological restoration. *Restoration Ecology* 33: 70050.
- Mazzochini GG, Lira-Martins D, de Barros FV, et al. 2024. Effects of grass functional diversity on invasion success by exotic grasses in Cerrado grasslands. *Journal of Applied Ecology* 61: 271–280.
- Miranda MI. 1997. *Colonização de Campo Sujo de Cerrado por Echinolaena Inflexa (Poaceae)*. MSc thesis, University of Brasília, Brasília.
- Motta GST, Pilon NAL, Fidelis A, Kolb RM. 2024. Smoke effects on the germination of Cerrado species. *Plant Ecology* 225: 685–693.

- 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 and Diversity* 8: 219–227.
- Musso C, Fontenele HG, Pinto G, et al. 2021. Effects of water and nutrient availability on morphological, physiological, and biochemical traits of one invasive and one native grass of a Neotropical savanna. *Environmental and Experimental Botany* 182:104305
- Oliveira ACC. 2023. *Produção e plantio de mudas de gramíneas nativas para restauração de fisionomias abertas do Cerrado*. PhD Thesis, University of Brasília, Brasília.
- Oliveira ACC, Forti VA, Loiola PP, Viani RAG. 2020. Techniques for seedling production of two native grasses: new perspectives for Brazilian Cerrado restoration. *Restoration Ecology* 28: 297–303
- Oliveira ACC, Forti VA, Viani RAG. 2022. Fertility responses of a native grass: technology supporting native plant production for restoration in Brazil. *Restoration Ecology* 30: 13534.
- Paredes MVF, da 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.
- Pellizzaro KF, Cordeiro AOO, Alves M. 2017. “Cerrado” restoration by direct seeding: field establishment and initial growth of 75 trees, shrubs and grass species. *Brazilian Journal of Botany* 40: 681–693.
- Pereira CM, Figueirôa RNA, Fontenele HGV, Miranda HS. 2021. Light affects the germination and normal seedling development of Neotropical savanna grasses. *Seed Science Research* 31: 47–50.
- Pilon NAL, Cava MGB, Hoffmann WA, Abreu RCR, Fidelis A, Durigan G. 2021. The diversity of post-fire regeneration strategies in the cerrado ground layer. *Journal of Ecology* 109: 154–166.
- Ramos DM, Diniz P, Ooi MKJ, Borghetti F, Valls JFM. 2017. Avoiding the dry season: dispersal time and syndrome mediate seed dormancy in grasses in Neotropical savanna and wet grasslands. *Journal of Vegetation Science* 28: 798–807.
- Ramos DM. 2010. *Comportamento fenológico de gramíneas em um campo sujo de Cerrado: da indução de floração à emergência de plântulas*. MSc thesis, University of Brasília, Brasília.
- Ramos DM, Liaffa ABS, Diniz P, et al. 2016. Seed tolerance to heating is better predicted by seed dormancy than by habitat type in Neotropical savanna grasses. *International Journal of Wildland Fire* 25: 1273.

- Ramos DM, Valls JFM, Borghetti F, Ooi MKJ. 2019. Fire cues trigger germination and stimulate seedling growth in grass species from Brazilian savannas. *American Journal of Botany* 106: 1190–1201.
- Reinke RK, de Oliveira AC, Pilon N, Kolb RM. 2025. Time since fire and soil depth shapes grass regeneration niche in Cerrado. *Plant Ecology* 226: 171–183.
- Saraiva DF, Silva MM, Paula CC, Dias DCFS, Moraes, PJ, Botelho SA. Seed germination and dormancy break in *Eragrostis polytricha*, a native Brazilian grass species with potential for recovery of degraded lands. *Acta Botanica Brasilica* 34: 497–504.
- Sena L, Bahia TO, Fernandes GW. 2021. Vegetative propagation of *Schizachyrium tenerum* (Poaceae) under different substrates and environments. *Floresta e Ambiente* 28: 20200051.
- Silberbauer-Gottsberger I. 1984. Fruit dispersal and trypanocarpy in Brazilian cerrado grasses. *Plant Systematics and Evolution* 147: 1–27.
- Souza GF, Ferreira MC, Munhoz CBR. 2022. Decrease in species richness and diversity, and shrub encroachment in Cerrado grasslands: a 20 years study. *Applied Vegetation Science* 25: 12668.
- Xavier, RO, Leite MB, Silva Matos DM. 2019. Phenological and reproductive traits and their response to environmental variation differ among native and invasive grasses in a Neotropical savanna. *Biological Invasions* 21: 2761–2779.
- Zupo T, Daibes LF, Pausas JG, Fidelis A. 2021. Post-fire regeneration strategies in a frequently burned Cerrado community. *Journal of Vegetation Science* 32: 12968.

Small seeds and large knowledge gaps: what do we know about regeneration-related traits of the Brazilian Savannah grass species and the implications for restoration

Renata Rodrigues Paraguassu¹ renataparaguassubio@gmail.com,

Daniel Luis Mascia Vieira² daniel.vieira@embrapa.br ,

Fabian Borghetti³ borghetti.fabian@gmail.com,

Isabel Belloni Schmidt¹ isabelbschmidt@gmail.com,

¹ University of Brasília, Institute of Biological Sciences, Post-Graduate Program in Ecology

² University of Brasília, Institute of Biological Sciences, Department of Botany

³ Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, 70770-917, Brasília, DF, Brazil

Running title: Regeneration traits of Brazilian savannah grasses

Corresponding Author: renataparaguassubio@gmail.com

Abstract

- **Background and Aims** Grasses (Poaceae) dominate the herbaceous layer of the species-rich Brazilian Savannah (Cerrado), driving fire regimes and ecosystem functioning while facing severe threats from land-use conversion. Despite the recent expansion of native seed networks and direct seeding practices, critical knowledge gaps still hinder effective restoration. We conducted a scoping review to (i) map regeneration-related traits and knowledge gaps for Cerrado grasses, (ii) assess how ecological knowledge informs seed-based restoration, (iii) evaluate trait coverage of species used in restoration projects, and (iv) examine whether commercially available grasses represent a functionally homogeneous subset.
- **Methods** Following PRISMA-ScR guidelines, we screened 315 records for species-level traits spanning seven phases of the regeneration niche, as operationally defined in this study (from pre-dispersal processes to vegetative persistence) in 45 primary studies on native Cerrado Poaceae. A complementary dataset catalogued 24 grass species commercialized by major seed networks (Rede de Sementes do Cerrado and Verde Novo).
- **Key Results** We identified 111 traits across 108 species (24 of which are available commercially). Germination dominated (85 species; 26 studies), while persistence (15), dispersal (12), and post-germination recruitment processes (≤ 8 studies each) remain severely understudied. Only eleven studies integrated ≥ 3 phases; none covered > 4 concurrently. Contrary to expectations of market-driven homogenization, commercial grasses exhibit marked functional diversity across key regeneration traits, including seed mass, dormancy, dispersal timing, and resprouting strategies, despite concentrated knowledge on few taxa (e.g. *E. inflexa*, *S. sanguineum*, *T. spicatus*).
- **Conclusions** Cerrado grass research reveals strong germination bias and methodological fragmentation, limiting integrated understanding of the regeneration niche critical for restoration. Unexpected trait diversity among commercial species offers opportunities for tailored mixes but underscores risks from knowledge gaps in most taxa. Enhanced research-practice collaboration, already strong via Cerrado seed

networks, remains a key strategy for standardized protocols, optimized seeding rates, and resilient large-scale restoration.

Key words - Cerrado, direct seeding, functional traits, germination, Poaceae, regeneration niche, restoration ecology, seed-based restoration

INTRODUCTION

Tropical Grasslands and Savannahs represent fire-prone, open-vegetation types covered by a continuous layer of herb and grass species and, in the case of the latter, the sparse presence of woody individuals. Grasses are a defining component of these vegetation types, the main producers of plant fuel for fires and a highly diverse family in these physiognomies (Bond, 2008). Despite that, the ecological knowledge on grass species ecology, reproduction and use in restoration practice is highly limited in these ecosystems (Buisson *et al.*, 2021). To help decrease this critical lack of knowledge, it is necessary to consider how species regenerate and persist in these ecosystems.

In this context, the regeneration niche has become an important framework in ecological restoration, as restoration success ultimately depends on the recruitment, establishment, and persistence of introduced species (Shackelford *et al.*, 2021; Dalziell *et al.*, 2022; Orrock *et al.*, 2023). The regeneration niche encompasses processes ranging from reproductive output and dispersal to establishment, allowing the continuous occupation of suitable microenvironments (Grubb, 1977). Although this framework is often associated with seed and seedling traits and seed-based recruitment (Saatkamp *et al.*, 2019), the replacement of one generation by another may also involve vegetative reproduction and persistence mechanisms in many species, particularly in disturbance-prone ecosystems (Grubb, 1977).

In restoration ecology, functional traits have been widely used to guide species selection and implement seed-based restoration projects (Leger *et al.*, 2021; Larson *et al.*, 2023). Because ecological restoration success depends on the recruitment and establishment of introduced species, which are strongly mediated by interactions between functional traits and local environmental conditions, the regeneration niche framework is particularly relevant for restoration planning and practice (Zirbel and Brudvig, 2020; Larson *et al.*, 2023). Accordingly, traits related to life cycles, colonization strategies, seed dormancy and mass, germination, and early seedling performance have been applied to predict establishment success across ecosystems (Shackelford *et al.*, 2021; Dalziell *et al.*, 2022; Horstmann *et al.*, 2023; Larson *et al.*, 2025).

However, the predictive value of functional traits varies among ecosystems (Funk *et al.*, 2017), and ecological theory often lacks the specificity needed for practical restoration applications (Merchant *et al.*, 2023), highlighting the need for context-dependent syntheses and a clearer understanding of the mechanisms linking regeneration traits to restoration outcomes. This context-dependence is particularly evident in grassland and savannah ecosystems, where natural regeneration is often slow and plant diversity is dominated by

herbaceous and grass layers (e.g. Ferreira *et al.*, 2017; Bond, 2008). In these systems, direct seeding has become one of the main restoration techniques (Palma and Laurance, 2015), as it allows for the inclusion of multiple vegetation strata and enhances functional and structural diversity, thereby increasing ecosystem resilience to fire (Fontenele and Miranda, 2024), seasonality (Sampaio *et al.*, 2019), soil moisture gradients (Sampaio *et al.*, 2019), grazing (Wiederhecker *et al.*, 2024), and invasion by exotic grasses (Coutinho *et al.*, 2019; Sampaio *et al.*, 2019). Within this context, selecting species with functional traits that confer both tolerance to local environmental conditions and competitive ability is essential for effective restoration outcomes. Identifying and using grass species that can effectively establish and persist is key to restoration success in grassland and savannah ecosystems (Zirbel and Brudvig, 2020).

Within the Brazilian Savannah biome, regionally called Cerrado, grasses form a taxonomically diverse, encompassing 746 species from 133 genera (Flora e Funga do Brasil, 2020), and a challenging group, not only due to the ongoing loss of natural areas (Alencar *et al.*, 2020), but also because of substantial gaps in ecological and functional knowledge, particularly regarding regeneration processes. The Cerrado has undergone extensive land-use conversion, primarily to agriculture and pasturelands which currently occupies 47.2% of the biome's coverage (MapBiomass, 2024). In particular, native grasslands are often converted into cattle pastures and a land use that is widespread across the Cerrado and commonly associated with open formations less suitable for mechanized agriculture (Alencar *et al.*, 2020). Consequently, biological invasion by exotic grasses has become one of the main challenges for ecological restoration in the region (Sampaio *et al.*, 2019), especially due to high propagule pressure both from surrounding areas and from persistent soil seed banks (Wiederhecker *et al.*, 2024). Beyond reducing native species richness, the dominance of exotic grasses also leads to the loss of functional diversity. Native Cerrado grasses contribute to functional diversity both above- and below-ground, playing a key role in the maintenance of essential ecosystem services, such as water regulation and soil structure (Overbeck *et al.*, 2025). This functional and taxonomic heterogeneity implies that selecting appropriate grass species for restoration requires detailed ecological knowledge, particularly regarding regeneration processes.

As a result, the inclusion of native grasses has become essential for ecological restoration projects in the Cerrado, as in any grassland and savannah systems (Buisson *et al.*, 2021). The use of direct seeding with native grass species in Cerrado restoration began only recently, in 2012 (Pellizzaro *et al.*, 2017; Coutinho *et al.*, 2019; Sampaio *et al.*, 2019). Since

then, seed-based restoration has been applied in large-scale restoration initiatives, promoting increases in both taxonomic and functional diversity in restored areas (Wiederhecker *et al.*, 2024). Despite persistent challenges, particularly those related to reinvasion by exotic grasses, the technique has progressively been improved in recent years. This recent expansion of restoration practices has been accompanied by the organization of seed supply networks, which have become central to enabling large-scale direct seeding and increasing the availability of native grass species for restoration efforts (Schmidt *et al.*, 2019).

The commercialization of native seeds for direct seeding in Cerrado restoration began around 2017 and expanded rapidly in the years that followed. Earlier restoration projects, such as those reported by Pellizaro *et al.* (2017) and Sampaio *et al.* (2019), documented the use of nine and eleven native grass species, respectively, before the establishment of formal commercial networks. These pioneering initiatives helped develop methods and generate demand that later stimulated the expansion of native seed markets (Schmidt *et al.*, 2019). By 2021, 16 native grass species were being commercialized on a large scale for Cerrado restoration (Silva *et al.*, 2022), and currently, 24 species are available through the two largest Cerrado commercialization networks (catalogs available at "rsc.org.br" and "verdenovosementes.com.br"). Seed harvesting and handling are performed by emerging community-based networks that strengthen local organization, and innovation in seed production, improving local livelihoods (Schmidt *et al.*, 2019; Montenegro *et al.*, 2024). Cerrado Seeds Network sold approximately 9,865 kg of native grass seeds, between 2017 and 2022, enabling the restoration of an estimated 645.5 hectares through direct seeding (Montenegro *et al.*, 2024). Together, these numbers highlight the rapid emergence and dynamic development of the native grass seed market for Cerrado restoration over less than a decade.

A common assumption in emerging restoration seed markets is that commercialization favors a restricted set of species that are easier to collect, produce, and handle (Silva *et al.*, 2022), which often share similar regeneration-related traits (Giles *et al.*, 2021). In fire-prone ecosystems such as grasslands and savannahs, this tendency may disproportionately promote fast-growing, seed-reproducing species with high propagule output, while underrepresenting species with conservative strategies and strong vegetative persistence (Zupo *et al.*, 2021; Fontenele and Miranda, 2024). However, resprouting capacity and belowground investment are key traits for long-term resilience in these systems, contributing to post-fire recovery, resistance to disturbance, and possibly reduced susceptibility to invasion by exotic grasses (Pilon *et al.*, 2019; Pilon *et al.*, 2021; Giles *et al.*, 2021). Consequently, a market-driven bias

toward rapid recruitment traits may lead to restoration species pools that are poorly aligned with the functional requirements imposed by recurrent fire and competitive pressure, potentially compromising restoration outcomes over time (Giles *et al.*, 2021). If sound ecological arguments support the inclusion of slow-growing and vegetatively persistent species in grassland and savannah restoration, then mapping the availability and distribution of ecological knowledge on regeneration-related traits becomes a strategic step for aligning seed markets with ecosystem functioning.

In this study, we conducted a scoping review to synthesize the current state of knowledge on the regeneration niche of Cerrado grasses. Specifically, we aimed to (i) identify advances and knowledge gaps in regeneration-related traits; (ii) assess how ecological knowledge on grass regeneration can inform seed-based restoration practices; (iii) evaluate the extent to which grass species currently used in restoration projects have been studied from a regeneration perspective; and (iv) examine whether commercially available species represent a functionally homogeneous subset in terms of regeneration-related traits.

METHODS

Literature search and data extraction

We applied a protocol following the recommendations of Stewart *et al.* (2013) and Côté *et al.* (2013) and also adhered to PRISMA-ScR guidelines (Tricco *et al.*, 2018) and registered it in the Open Science Framework (OSF) on 12 December 2025 (https://osf.io/52ye9/overview?view_only=bd1efdec170c4c87a83467e7d3ee70c9). This study included primary research articles, theses, and dissertations written in English or Portuguese. Eligible studies reported data or propagules collected in areas unambiguously located within the Cerrado biome and involved any native grass species (Poaceae) of the Cerrado. Outcomes included any attribute related to the regeneration niche, such as pre-dispersal, dispersal, germination, emergence, establishment, initial growth, and persistence (criteria based on Fig. 1).

We searched the Web of Science (Core Collection) using a search string designed to capture the breadth of information relevant to the regeneration niche, based on insights from the pilot search: TS = ((Poaceae OR grass) AND (Cerrado OR Brazilian savanna) AND (seed* OR dispersal OR flowering OR fruiting OR phenology)). For grey literature, we searched theses and dissertations in the CAPES repository (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brazil). Pilot tests indicated that Boolean operators and quotation marks are not recognized in this database; therefore, searches were conducted using

combinations of three terms (Poaceae or Gramínea, Cerrado, and a regeneration-related term such as semente, plântula, dispersão, floração, or frutificação). Examples include *Poaceae + Cerrado + semente* and *gramínea + Cerrado + dispersão*. Additional studies were identified through citation searching and reference lists of included papers.

Screening was structured around the key concepts and phases of the regeneration niche (Fig. 1), focusing on information relevant to ecological restoration that could be extracted at the species level. We conducted three sequential screening stages: title, abstract, and full text. Exclusion criteria for title and abstract screening were: (i) no indication that data or propagules were collected in the Cerrado; or (ii) exclusive focus on physiological or molecular characteristics; or (iii) review papers with no primary data and/or data that could be found elsewhere. During full-text screening and data extraction, studies were excluded if (i) species-level data were not reported or (ii) mandatory metadata or quantitative variables (described below) were missing. Community-level studies were retained only when species-level data were available.

Data charting was conducted by a single reviewer using a standardized extraction form. When the same underlying dataset appeared in more than one source (e.g., a thesis and a derived article), documents were linked under a single study ID and treated as multiple reports of the same study. To avoid double counting, peer-reviewed articles were prioritized for effect estimates when datasets overlapped, and unique information from theses was extracted only when not available elsewhere.

In addition to the manual extraction of trait information from the main texts of the articles, we used Perplexity AI to assist with the harmonization of data formats extracted from tables, and WebPlotDigitizer (online version) to retrieve quantitative values from figures when needed. Supplementary materials associated with each study were also consulted whenever trait information was available only outside the main text.

Trait classification and data standardization

Data items were compiled into two spreadsheets: metadata and quantitative data. Mandatory metadata included entry ID, study ID, document type, title, authors, year, journal or institution, language, geographic region, study focus, species origin (native or exotic), main theme, study type, trait focus, seed provenance (natural population or commercial batch), and inclusion status (yes/no). Mandatory quantitative data included entry ID, study ID, species ID, regeneration-niche phase (inferred from the literature and authors' expertise; Fig. 1), trait name, trait type (effect/response), trait value, value type (numeric or categorical), and units.

Non-mandatory metadata (e.g., DOI, research question, site locality and coordinates) and additional quantitative descriptors (e.g., sample size, variance measures, pretreatments, and treatment conditions) were also extracted when available. Complete definitions and examples for all variables are provided in Supplementary Table S1.

Functional traits were divided into effect traits and response traits. Effect traits are characteristics that determine species' functional roles within communities or ecosystems, whereas response traits describe how species respond to environmental conditions or disturbances (Violle *et al.*, 2007). For response traits, we considered only metrics reflecting variation in performance or sensitivity to environmental factors.

In addition, all species names extracted from the studies were checked and standardized using the *Flora do Brasil* database (Flora do Brasil, 2020). Accepted names and their taxonomic status were validated, and all synonyms associated with each taxon were recorded in a separate species-level metadata spreadsheet. This taxonomic harmonization ensured consistency across studies and prevented redundancy arising from outdated or synonymous species names.

Compilation of species used in restoration (seeds sold commercially)

To examine whether the species most frequently used in restoration efforts correspond to those with available information on regeneration-related traits, we compiled a complementary dataset listing all grass species commercialized by main seed networks operating in the Cerrado. Species lists were retrieved directly from seed-network catalogues and publicly available documentation up to November 2025. For each species, we matched names to the taxonomic backbone used in our main database to ensure consistency. In addition, we requested the cost per kilogram of seeds from the networks. Prices were converted from Brazilian Real (BRL) to US dollars (USD) using the average exchange rate for December 2025 (5.52 BRL \approx 1 USD). The resulting dataset was then used to compare the representation of restoration-relevant species in the literature, and the extent to which commercially available species have documented trait information.

Synthesis of results

Given the objectives of a scoping review, the synthesis emphasized descriptive patterns and the mapping of available evidence rather than statistical inference. We first generated descriptive summaries of the literature, including counts and proportions of studies per regeneration-niche phase, per trait, and per species. These outputs were organized into tables (studies x traits x regeneration phases; species x traits x seed-network availability).

Distributions of the main quantitative traits were visualized using histograms showing the proportion of species within each trait-value class. To assess whether species prioritized in restoration efforts are also those most represented in the scientific literature, we compared trait coverage between sold and non-sold species. For commercially available species, violin plots illustrated the distribution of key regeneration-related traits.

Because the studies differed widely in methodological design, we implemented two adjustments to improve comparability across datasets. First, for traits in which values should be mutually exclusive, such as dormancy type or the presence of underground storage structures, an “inconclusive” category was created whenever contradictory evidence was found in the literature. Second, extreme values associated with harsh or atypical experimental treatments (e.g., heat shocks >50 °C or seeds buried below 5 mm) were excluded from violin-plot visualizations to represent ecological variation without the influence of stress-induced or non-representative conditions. All analyses and visualizations were performed in R (version 4.5.0; R Core Team, 2025) using the tidyverse packages (Wickham, 2016; Wickham *et al.*, 2019).

RESULTS

Overview of included studies

From the 315 records screened, 45 studies met the inclusion criteria (PRISMA-ScR flow diagram in Supplementary Fig. S1). Across studies, information was heavily concentrated on a few phases of the regeneration niche. Germination dominated the available evidence (26 studies), followed by persistence (15) and dispersal (12). In contrast, pre-dispersal (11), initial growth (8), emergence (6), and establishment (6) were comparatively underrepresented, highlighting substantial gaps in seed production information and post-germination performance. Beyond this, most studies contributed to only one or two phases of the regeneration niche (34 of 45 studies), whereas nine studies covered three phases and only two studies covered four phases; no study addressed more than four phases concurrently.

Among the few studies addressing three or four phases of the regeneration niche, research objectives, trait sets, and experimental designs differed substantially (Supplementary Table S2). These more integrative studies tended to focus either in various experimental conditions focused on germination (Ramos, 2010; Ramos *et al.*, 2016; Ramos *et al.*, 2017; Figueiredo *et al.*, 2018; Pereira *et al.*, 2021; Zupo *et al.*, 2021; Fontenele and Miranda, 2022) or on reproductive phenology within pre-dispersal or dispersal phases (Ramos, 2010,

Fontenele *et al.*, 2020; Pereira *et al.*, 2021). Persistence-related information was generally investigated in combination with either germination (Ramos, 2010; Ramos *et al.*, 2016; Ramos *et al.*, 2017; Pereira *et al.*, 2021; Zupo *et al.*, 2021; Fontenele and Miranda, 2022) or initial growth (Figueiredo *et al.*, 2018; Matheus *et al.*, 2025), but rarely alongside multiple other phases.

In addition to the strong fragmentation of knowledge across the field of regeneration, there were also differences in the experimental conditions within each phase. There were 28 distinct types of experimental conditions across studies (Supplementary Table S2). Most studies (24) included at least one non-experimental scenario (e.g., observations or descriptive measurements), while others tested specific treatments, notably: post-fire or burned conditions (eight studies), fire-related seed treatments (heat shock: five studies; aqueous smoke: two; ash: one), seed storage (six studies), dormancy-breaking treatments (four), and the effects of temperature (three) and light (two) in germination. Greenhouse experiments were less common, primarily evaluating substrate (two studies) or shading effects (two). Several (16 of 28) other experimental conditions occurred only once across the dataset, revealing the limited basis of experimental variations, which is also reflected in the possibility to make connections between effect traits and response traits and environmental variations.

Representation of regeneration-related traits

Across the 45 studies included, we identified 111 distinct regeneration-related traits, with 108 Cerrado grass species represented by at least one trait record. Although effect traits (53 traits) were fewer in number than response traits (58 traits), they showed markedly better species coverage: 18 effect traits (33.9%) had data for ≥ 20 species, whereas only six response traits (10.3%) reached this threshold (Fig. 2). Consequently, most traits, particularly response traits, remain poorly represented, with available information for fewer than 20 species each.

The distributions of regeneration-related traits tended to encompass species across multiple categorical states or value classes, rather than concentrating in single, species-specific values (Fig. 3). In several traits, many species were concentrated in certain values or categories. This occurred for traits associated with reproductive output (e.g., fertile seeds per gram; Fig. 3E), as well as some for aspects of recruitment (e.g., seedling emergence and establishment success; Fig. 3H–I), which exhibited wide distributions but with lower value. These patterns reflect the trait classes with the most complete data availability at each phase of regeneration niche, except for initial growth and establishment; yet the range of

values remains uneven across trait types, with some attributes consistently spanning multiple categories and others clustering within a restricted subset of their documented variation.

Commercially available species (seed networks)

We identified 24 grass species commercialized by two Cerrado seed networks (Table 1), Rede de Sementes do Cerrado (RSC) and Verde Novo (VN). Of these, 20 species had at least some regeneration-related information in 36 studies with information on 90 functional traits (31 categorical and 20 numeric effect traits; 39 numeric response traits). Four species have no information available, and only eight species have more than 10 articles, showing a concentration of information in a small number of species.

For effect traits, non-commercial species accounted for 63.8% of trait entries (Fig. 2). Only three effect traits were exclusive to non-commercial species — 1000-seed mass, viable seed, and dispersal vector — all of which were redundant with more commonly reported traits (e.g., 1000-seed mass vs. 100-seed mass; viable seed vs. fertile seed). Overall, seed traits contain higher proportions of commercially traded species compared to non-commercially traded species.

For response traits, the pattern was similar (67.2% non-commercial). However, a larger number of response traits were exclusive to non-commercial species, including post-fire phenological timings (inflorescences, fruits, and flowers), traits related to seedling performance across emergence, initial growth, and establishment (seedling abnormalities, potential seedling number, survival probability, biomass-related traits, establishment), and a few germination-related traits. For traits most directly linked to restoration performance (e.g. seedling emergence, establishment success, survival, biomass accumulation), data are restricted to very few commercial species and often to a single study per trait–species combination.

Among the 31 categorical effect traits, only 11 contain information for more than five species (Table 2). The species with the most complete data are *Aristida riparia*, *Axonopus aureus*, *Echinolaena inflexa*, *Schizachyrium sanguineum*, and *Trachypogon spicatus*, which mainly include information on dispersal and persistence. The remaining traits primarily describe different ways of assessing resprouting capacity (e.g. resprouting ability, resprouting organs) and reproductive phenology, such as reproductive periods, or flowering, fruiting, and dispersal periods, as well as alternative indicators of these periods (e.g., start, mid, and end month) (Supplementary Table S3).

There are several inconsistencies across studies for effect traits that should be unique (Fig. 3; Table 2). For example, *A. aureus* was classified as dormant in Dairel and Fidelis (2020) and non-dormant in Zupo *et al.* (2021). Similarly, *A. pressus* and *T. spicatus* were described as having underground rhizomes in Pilon *et al.* (2021) and Matheus *et al.* (2025), but as non-rhizomatous in Ramos (2010). These and other inconsistencies suggest that, even where traits are reported, their classification may depend on study design, context, or interpretation, limiting the reliability of trait-based recommendations for restoration.

Overall, numeric data for both effect traits (Fig. 4A and C) and response traits (Fig. 4B, D, E, and F) reveal substantial variation in trait values, both across species and within species. Even for traits directly linked to seed quality and performance, available data are sparse and derived from a very limited number of studies and taxa. For instance, filled seed number is reported in only one study, covering nine commercial species, yet values range widely from 107 to 2,930 seeds, indicating pronounced differences in reproductive output. Similar patterns of high variability are observed for dispersal unit length (3–70 mm), flowering area (0–11.6 m²), proportion of reproductive tillers (7.93–13.33%), tiller number (1.1–23 units), and survival (7–100%), each documented for no more than six species and often based on a single study.

This combination of high numerical variability and extremely limited taxonomic coverage constrains the use of these traits for comparative assessments and predictive frameworks in restoration ecology. Rather than allowing robust species ranking or trait-based filtering, the current data primarily highlight the magnitude of uncertainty surrounding the performance of most commercially available grasses.

DISCUSSION

We synthesized the information available on Cerrado grass species regarding several aspects of the regeneration niche. This allowed us to identify knowledge gaps and suggest directions to future studies, especially for those interested in generating information applicable in restoration initiatives.

A fragmented evidence base: historical focus on germination, limited phase integration, and methodological heterogeneity

The strong concentration of information on germination reflects the historical trajectory of seed ecophysiology research in the Cerrado, particularly its emphasis on tolerance to fire and other important environmental stressors (Zaidan and Carreira, 2008). This focus, although limited, offers important opportunities: the volume of studies on

germination, with information on 85 species, allows for potential quantitative syntheses and meta-analyses, as already demonstrated for other groups, including global alpine plants (Fernández-Pascual *et al.*, 2020) or species from Brazilian rocky outcrops (Ordóñez-Parra *et al.*, 2025).

However, this restricted emphasis also generates a structural methodological bias that has been pointed out worldwide, mainly for herbaceous plants (Winkler *et al.*, 2024). Processes that go beyond germination, primarily including emergence, initial growth, and establishment, are often more limiting to recruitment success (Shackelford *et al.*, 2021; Larson *et al.*, 2023), and remain poorly documented for Cerrado grasses. This bias reflects global patterns in trait-based ecology of seeds and seedlings (Donohue *et al.*, 2010; Larson and Funk, 2016), with mounting evidence showing that the major regenerative bottlenecks generally occur after germination (Winkler *et al.*, 2024). This asymmetry is also evident in the distribution of traits studied: effect traits are almost entirely restricted to categorical attributes of dispersal and persistence, or numeric germination traits, while response traits are represented almost exclusively by germination metrics. Consequently, the available evidence captures only isolated portions of the regeneration potential, limiting the development of an integrated perspective of the regeneration niche.

This fragmentation is also combined with a low integration of multiple regeneration phases within the same study. Studies that simultaneously assess multiple phases of the regeneration niche, particularly within the recruitment phase, may have disproportionately high value, since they offer insights that are more directly applicable to ecological theory and restoration practice (Larson *et al.*, 2023; Larson *et al.*, 2025). For example, Fontenele *et al.* (2020) demonstrated how fire affected flowering phenology and reduced seed quality in the species they evaluated, whereas Ramos (2010) and Escobar *et al.* (2021) documented coupled patterns of pre-dispersal, dispersal and germination across rainy and dry seasons. Such studies show how linking phases can reveal mechanistic pathways that isolated germination experiments alone cannot capture. Such integration is fundamental to the concept of the regeneration niche, which explicitly links multiple life-history stages involved in the replacement of one generation by another (Grubb, 1977).

A third dimension of fragmentation arises from the substantial variation in experimental conditions and methodologies across studies. The diversity of temperatures (constant vs. alternating), pre-treatments, fire-related thermal shocks, storage times, and experimental designs reflects both heterogeneous research goals and the high physiological sensitivity of grasses to environmental cues. While this diversity can enable comparisons

across ecological scenarios (e.g. responses to fire regimes or the identification of seed dormancy and possible natural dormancy breakage mechanisms) it also introduces context-dependent methodological variation that complicates synthesis and obscures broader ecological patterns. The combination of species-specific responses and inconsistent protocols reduces comparability across studies. This methodological divergence has long been recognized as a barrier to synthesis in seed ecology (Baskin and Baskin, 2014).

Together, these factors highlight the need for baseline standardized protocols for studies on germination, dormancy-breaking treatments, emergence, and establishment of seedlings for Cerrado grasses. Such standardization would not only improve the comparability of future studies but also strengthen their utility for functional analyses and for evidence-based restoration planning, aligning with global efforts toward trait standardization (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013; Kattge *et al.*, 2020). Furthermore, developing such standardized approaches would help bridge theory and practice in restoration, enhancing the application of functional trait frameworks to commercially available Cerrado grasses, as theory often lacks the specificity and predictability to be applied in realistic field situations (Merchant *et al.*, 2023).

Grasses are not all the same (and that matters)

The wide variation observed among Cerrado grasses in this review demonstrates that, rather than forming a uniform group, these grasses exhibit multiple regeneration pathways that may have been shaped by different evolutionary histories (e.g. Goergen *et al.*, 2011), environmental filters (e.g. Fontenele *et al.*, 2025) and ecological trade-offs (e.g. Ramos *et al.*, 2017). This pattern is consistent with global evidence showing that herbaceous communities rely on diverse combinations of dispersal, dormancy and germination traits to persist under fluctuating disturbance regimes (Donohue *et al.*, 2010; Larson and Funk, 2016). These differences are not only descriptive, but point to distinct regeneration niches that likely influence recruitment dynamics and, therefore, the potential success of restoration interventions (Larson *et al.*, 2023). In the following sections, we explore how each major trait may contribute to this functional diversity and discuss the implications of their observed distributions for regeneration processes in Cerrado grasslands and savannahs.

Among these traits, reproductive phenology plays a foundational role because the timing, duration and environmental context of flowering and fruiting affect the quantity and the quality of seeds, particularly in species whose reproductive output is highly sensitive to seasonal water availability or fire events (Escobar *et al.*, 2018; Fontenele *et al.*, 2020). Our

review showed that species differ markedly in their fruiting peaks (Fig. 3A), with some exhibiting maximum fruit production during the dry season (May to August; as described for herbaceous plants of the Cerrado by Batalha and Martins, 2004) and others during the rainy season (as described for herbaceous plants of the Cerrado by Valentin-Silva *et al.*, 2021). Similarly, reproductive timing can vary markedly at fine spatial scales due to different soil moisture levels (Ramos *et al.*, 2017) and may shift under different fire regimes (Fontenele *et al.*, 2020; Escobar *et al.*, 2021; Fidelis *et al.*, 2022). Such patterns indicate both intra-specific plasticity and inter-specific divergence, reinforcing that phenology contributes to multiple regeneration strategies rather than reflecting a uniform pattern across Cerrado grass species.

The dispersal traits also exhibit substantial functional divergence, generally linked to strategies for occupying spaces, or microhabitats that are favorable to adults, as well as avoiding risks during germination due to seasonality or other environmental factors (Saatkamp *et al.*, 2019). Among the main traits reviewed here, the syndrome of dispersal (dispersal in space) and the dormancy (seed persistence or dispersal in time) presented species distributed across several categories (Fig. 3B and C), including a notable proportion of species with conflicting classifications across sources (30% for dispersal syndrome and 15% for dormancy). This reflects the existence of several strategies related to various trade-offs involving seed size, long-distance dispersal potential, dormancy, and even germination timing (Saatkamp *et al.*, 2019). Cerrado grasses indeed exhibit a broad spectrum of dispersal modes, ranging from short-distance autochory, often associated with dormant diaspores and asynchronous germination, to long-distance anemochory with light, non-dormant diaspores that germinate rapidly and synchronously, as well as zoochory linked to specialized dispersal structures (Escobar *et al.*, 2018; Silberbauer-Gottsberger, 1984). However, the high proportion of conflicting classifications indicates that current data quality limits robust ecological inferences and hinders the identification of generalizable dispersal patterns for Cerrado grasses.

The interaction between germination traits and post-germination performance is well established in the literature (e.g., Fraaije *et al.*, 2015; Mondoni *et al.*, 2015; Oliveira *et al.*, 2019), as different germination patterns can influence seedling development and adult performance (Donohue *et al.*, 2010). Furthermore, although germination traits have often been neglected in community-level analyses, they can strongly shape community patterns and processes (Jimenez-Alfaro *et al.*, 2016) and can be integrated into functional-trait approaches in heterogeneous environments (McGill *et al.*, 2006). In our dataset, the proportion of species in each germinability class was uniformly distributed, indicating both low- and

high-germinability proportion species were studied in similar frequencies (Fig. 3G). The high variation in germinability revealed here likely reflects the expected diversity of germination niches across species from highly seasonal and/or stress-prone environments (Gremer *et al.*, 2020). However, strong methodological variation among experiments, including temperature regimes and pre-treatments, currently limits synthetic analyses, even though the underlying ecological signal appears promising for future work.

Post-germination traits, including seedling emergence, initial growth and establishment, represent a decisive phase of the regeneration niche because they mediate the transition from germination to successful recruitment (Grubb, 1977; Saatkamp *et al.*, 2019). Although poorly represented in the available literature, the limited information compiled in this review suggests that Cerrado grasses may also diverge markedly at these later regeneration stages. Emergence was frequently reported at low and variable percentages under both experimental and field conditions (Fig. 3H), indicating that successful recruitment is likely constrained by strong post-germination filters (Verdú and Traveset, 2005). Such filters are expected to interact with earlier traits, including germination timing and dormancy (Larson and Funk, 2016; Gremer *et al.*, 2020), giving rise to distinct regeneration pathways under contrasting conditions of water availability, fire regime and biotic interactions (Veenendaal *et al.*, 1996; Dairel and Fidelis, 2020; Fidelis *et al.*, 2022). However, the scarcity and fragmentation of data on emergence, initial growth and establishment currently prevent robust assessments of how these later stages differentiate regeneration strategies among grass species.

In parallel to seed-based regeneration, vegetative persistence represents a dominant strategy in Cerrado grasslands and savannahs, reflecting diverse regeneration pathways (Zupo *et al.*, 2021; Fontenele and Miranda, 2024). Fire plays a central role in structuring these strategies: while frequent fire regimes may favor seeders over resprouters at broader scales (Simpson *et al.*, 2021), resprouting remains the predominant post-fire regeneration mechanism in open Cerrado's grasslands and savannahs (Zupo *et al.*, 2021). Under such conditions, persistence through resprouting from bud-bearing organs becomes particularly important for Cerrado grasses (Pilon *et al.*, 2021; Fontenele *et al.*, 2025). Resprouting organs may occur both belowground and aboveground (Klimešová and Klimeš, 2006). As expected for fire-prone ecosystems, Cerrado grasses are mainly characterized by aboveground regenerative structures, particularly basal and tunic buds (Fig. 3F). Together, these patterns reinforce that Cerrado grasses rely on multiple, partially overlapping regeneration pathways,

in which seed-based recruitment and vegetative persistence contribute differently depending on disturbance regimes and environmental context.

Commercially available species: what we know and what we need to improve seed-based restoration projects

Direct seeding has emerged as a key restoration strategy in grassland and savannah ecosystems due to its potential to include multiple life forms and to substantially increase the spatial scale of restoration through mechanization (Sampaio *et al.*, 2019; Shaw *et al.*, 2020). In the Cerrado, this approach is recent but has rapidly integrated into a restoration economic chain, commercializing several tons of native seeds for large-scale efforts (Montenegro *et al.*, 2024). Collaborative research with seed harvesters has advanced in testing and adapting direct seeding techniques (Ferreira *et al.*, 2023), monitoring parameter for areas under restoration (Pellizzaro *et al.*, 2017; Sampaio *et al.*, 2019; Wiederhecker *et al.*, 2024), characterizing traits related to early growth and seedling emergence in grass species (Reinke *et al.*, 2025), as well as seedling production (Oliveira *et al.*, 2020; Oliveira *et al.*, 2022). This chain not only scales up restoration but also generates income, fosters technical-scientific partnerships, and supports local livelihoods while conserving seed source areas (Montenegro *et al.*, 2024).

Despite these advances, substantial knowledge gaps persist regarding regeneration-related functional traits of commercially available grass species, limiting predictions of establishment, persistence and competitive performance under direct seeding. These gaps are particularly relevant because seed-based restoration at large scales depends on informed decisions about species performance under variable environmental and disturbance conditions (Merchant *et al.*, 2023; Larson *et al.*, 2023). Notably, the proportion of studies on commercially available species is relatively high compared to the Cerrado's total grass diversity, driven by practitioner-researcher collaborations (Montenegro *et al.*, 2024). However, this representativeness is skewed: information concentrates on a small subset of recurrently used taxa within seed networks, leaving most commercial species understudied.

Contrary to expectations that commercialization favors functionally homogeneous species (Giles *et al.*, 2021), our synthesis reveals pronounced functional heterogeneity among available grasses. This unexpected diversity, despite concentrated knowledge on few taxa, underscores both risks (narrow regeneration strategies in practice) and opportunities (potential for tailored mixes). Functional diversity is vital for ecosystem services and invasion resistance in restoration (Mazzochini *et al.* 2024), yet reliance on few well-studied species may constrain projects to limited strategies, even as Cerrado grasslands and savannahs demand

diverse grass assemblages (Buisson *et al.*, 2021). Aligning research efforts with these established seed networks, already responsive to ecosystem demands, will maximize restoration outcomes, as detailed below in the functional trait profiles of key commercial species.

Our analysis reveals convergence in seed-based regeneration and persistence-related traits coexists with substantial divergence among the main commercially available species. Dispersal timing spans dry-season, late rainy-season and transitional periods (Table 2), indicating that seed release and germination opportunities differ markedly among species. Similarly, some species exhibit dormancy (*A. setifolia*, *A. siccus*, *E. inflexa*) whereas others are non-dormant (*S. sanguineum*), while remaining inconclusive for several species. These differences imply that, even when species are sown simultaneously, recruitment dynamics may be temporally partitioned (Baskin and Baskin, 2014). Such temporal segregation may reduce direct competition among native species, but can also lead to uneven establishment and lower immediate competitive pressure against exotic species in restoration sites (Young *et al.*, 2014). Conversely, the dispersal of recruitment through time may increase the overall probability of establishment of different native species, particularly through dormancy-mediated bet-hedging in highly seasonal environments like the Cerrado, by buffering against interannual and intra-seasonal variability in rainfall (Escobar *et al.*, 2018). Under current and future climate-change scenarios, where fluctuations in precipitation during the rainy season are expected to intensify (Hofmann *et al.*, 2021), this temporal spread in regeneration strategies may enhance the robustness of seed-based restoration efforts.

Marked differences are also evident in quantitative seed traits among commercially available grasses. Seed mass varies by more than an order of magnitude, from small-seeded species such as *A. siccus* to large-seeded species such as *L. chrysothrix* and *S. sanguineum* (Fig. 4A). Likewise, the proportion of filled seeds shows high interspecific variability (Fig. 4B), suggesting differences in reproductive investment and potential establishment success. These contrasts are particularly relevant for direct seeding restoration projects, as seed mass and viability directly influence sowing density, cost-effectiveness, and early seedling performance (Silva *et al.*, 2022). The availability of information on these quantitative seed traits is therefore essential to accurately estimate seeding rates, seed demand, and overall project costs, enabling realistic assessments of the cost-effectiveness of using different native grass species in large-scale restoration efforts.

Germinability, in particular, allows for a first-order assessment of how species may differ in their capacity to establish from seeds under controlled conditions, with direct

implications for restoration practice (Dalziell *et al.*, 2022; Larson *et al.*, 2023). Four broad patterns emerge from the available data. First, only a small number of species are consistently reported as having high or medium germinability across studies (e.g., *A. gibbosa*, *G. foliosus*, *P. stellatum*, *S. sanguineum*), suggesting relatively predictable germination performance. Second, some species are repeatedly characterized by low germinability (e.g., *A. bicornis*, *A. pressus*, *T. spicatus*), which may pose challenges for restoration based solely on seed input. On the other hand, in practice, these species - except for *A. pressus* which was not seeded - show high values of soil cover in areas under restoration by direct seeding (Pellizzaro *et al.*, 2017; Wiederhercker *et al.*, 2024; Coutinho *et al.*, 2019). This is likely due to the strategy of using high volumes of seeds in restoration practice. Currently, the recommended seeding density is to use 40 to 60kg of grass species/hectare, which corresponds to 765 to 928 seeds/m² (Wiederhecker-Gabriel *et al.*, 2022). Such high density seems to overcome the low germination rates, and does not turn direct seeding economically inviable (Raupp *et al.*, 2022).

Third, for most species, germinability spans a wide range of values, indicating substantial intraspecific variation that may reflect plastic responses to experimental conditions, seed source, or pre-dispersal environments. Finally, germinability data are entirely lacking for several commercially available species (e.g., *A. longifolia*, *Andropogon fastigiatus*, *H. bracteata*), limiting any assessment of their potential performance in restoration contexts.

Patterns observed for seedling emergence and initial growth further reinforce the importance — and the current limitations — of response traits for restoration planning. Emergence percentages are frequently low and highly variable among species (Fig. 4E), even when germination rates are moderate, highlighting the role of strong post-germination filters. The few available data on early growth, such as root–shoot allocation (Fig. 4F), suggest additional differentiation among species in their capacity to cope with resource limitation during establishment, although the scarcity of studies precludes broader generalizations. Together, these results indicate that, while response traits hold clear potential to inform trait-based restoration, current knowledge is insufficient to robustly rank species according to establishment performance, particularly for the majority of commercially available grasses.

A smaller subset of species, notably *T. spicatus* and *S. sanguineum*, combines seed-based recruitment with clonal or vegetative propagation (Fontenele *et al.*, 2025), adding another layer of functional differentiation among commercially available grasses. This pattern contrasts with the initial expectation of functional homogeneity among commercial species

and reinforces the broader finding of this review: even within a restricted pool of species shaped by seed availability and market constraints, regeneration strategies are more heterogeneous than anticipated. Strategies that combine sexual and vegetative reproduction may enhance space occupation and long-term persistence once established, but can also influence community trajectories by promoting dominance under specific environmental conditions (Coutinho, 2018; Pilon *et al.*, 2021; Giles *et al.*, 2021). From a restoration standpoint, assembling seed mixes that include both species primarily dependent on seed recruitment and those capable of vegetative spread may increase functional complementarity and temporal stability in restored communities (Larson *et al.*, 2023).

At the same time, this functional heterogeneity coexists with a strong convergence in effect traits related to persistence under disturbance. Most commercially available species share resprouting capacity, frequently associated with basal or tunic buds and underground storage organs such as rhizomes (e.g., *A. riparia*, *A. aureus*, *E. inflexa*, *S. sanguineum*). This convergence is consistent with the fire-prone nature of Cerrado grasslands and savannahs, where vegetative persistence is a key mechanism for post-disturbance recovery. From a restoration perspective, this shared strategy suggests that commercially available grasses are generally well suited to persist under recurrent fire and other stressors, potentially increasing the resilience of restored communities, even when other regeneration traits differ markedly among species.

Importantly, the interpretation of these functional patterns is constrained by substantial data gaps and inconsistencies across studies. Among the 32 categorical effect traits compiled, only 11 are reported for more than five species, and even traits expected to be invariant, such as dormancy status or the presence of rhizomes, show conflicting classifications among sources. These limitations exemplify the broader disconnection between functional trait research and restoration practice, where theoretical frameworks often lack the specificity and standardization needed for field application (Merchant *et al.*, 2023). For restoration projects relying on commercial seed networks, this reinforces the need for cautious interpretation of trait information and targeted experimental studies on poorly documented species. These inconsistencies also highlight trait context-dependency and methodological influences, limiting the reliability of uncritical trait-based recommendations.

From the perspective of community seed networks and seed-based restoration, these gaps are particularly consequential. Response traits are directly linked to the perceived reliability of species in restoration projects, influencing decisions about which species are repeatedly harvested, commercialized and sown (Silva *et al.*, 2022). Addressing these

knowledge gaps is essential to align seed commercialization with the functional complexity of the grasslands and savannahs in the Cerrado and to support restoration strategies that move beyond a narrow subset of well-known species or even restoration with unknown species.

It is important to highlight, however, that local harvesters and seed networks rely on practical information from their restoration experiences to select species that keep being harvested and sold (IBS, personal observation). The interaction between researchers and seed networks have also influenced many of the species presently available for commercialization. An iconic example of it is *Echinolaena inflexa*. This is one of the most widespread perennial C₃ grass species in the Cerrado, highly reliable in resprouting for persistence (Filgueiras, 2021). It is not characterized by a high seed production (Fig. 4) and even less by seed harvesting easiness, since seeds are produced in small spikelets at low heights (raceme 1 - 5 cm and spikelet long 4 - 8.5 mm; Silva and Oliveira, 2020). Even so, this species is among the one available for sale and used in restoration projects with success (Wiederhercker *et al.* submitted).

Implications for ecological restoration practice

The functional diversity of regeneration traits has been widely recognized as a key component of ecosystem resilience, with evidence of enhanced resistance to exotic species and greater stability in grasslands and savannahs (Mazzochini *et al.*, 2024). In the Cerrado, restoration guidelines have increasingly emphasized the inclusion of species with conservative functional strategies, such as slow-growing grasses with strong vegetative persistence, clonal growth, or high resprouting capacity under fire (Pilon *et al.*, 2019; Pilon *et al.*, 2021; Giles *et al.*, 2021; Fontenele and Miranda, 2024).

Our results indicate that, contrary to initial expectations, the pool of grass species currently commercialized and applied in restoration projects already encompasses a broader range of life-history and regeneration strategies than is often assumed. Species characterized by conservative traits related to persistence and post-disturbance recovery are, in fact, well represented within community seed networks. Thus, the primary limitation does not lie in the functional spectrum of traits available for restoration, but rather in the efficiency with which these species are integrated into restoration systems.

A central challenge for advancing trait-based restoration lies in the limited validation of regeneration traits under field conditions. Germination and early establishment measured under controlled or experimental settings often diverge from recruitment success in restored areas (Pellizzaro *et al.*, 2017). Although germination data are available for several

commercially used species, while entirely absent for others, even for fundamental response traits, there is a clear lack of studies assessing how trade-offs among regeneration traits translate into establishment, persistence, and competitive outcomes under real restoration conditions.

Addressing these gaps is essential to consolidate functional regeneration traits as operational tools in restoration planning. While community seed networks play a central role in supplying and organizing the availability of native seeds, the implementation of restoration projects involves multiple actors, including practitioners, restoration companies, technical consultants and researchers (Urzedo *et al.*, 2020; Montenegro *et al.*, 2024). Targeted field-based evaluations of commercially available species — conducted across restoration projects and management contexts — would enable these actors to move beyond trial-and-error approaches and toward evidence-based species selection. Improving this integration between seed supply systems, restoration practice and scientific knowledge has the potential to enhance the effectiveness, predictability and resilience of large-scale seed-based restoration in the Cerrado.

CONCLUSION

The Cerrado is the species-richest savannah in the world (Murphy *et al.*, 2016) and the Poaceae family is among the top 10 most diverse plant families in the biome (Zappi *et al.*, 2015), apart from playing an essential structural role in the vegetation in grasslands in savannah ecosystems. Despite this ecological importance, knowledge on regeneration strategies of Cerrado grasses remains uneven and fragmented.

This review highlighted an important bias in research related to seed germination in comparison to all other aspects of the regeneration niche. In addition, among the species for which data are available, we showed a high diversity of regeneration-related traits and strategies. Finally, considering the grass species that are available in the recent emergent restoration market, we observed greater-than-expected trait diversity and a relatively higher level of ecological knowledge.

Improving the collaboration between research and restoration practice, which is already in place in the Cerrado, continues to be the best strategy to accelerate knowledge generation and improve restoration success (Palmer, 2016). To accelerate the generation and application of knowledge about the regeneration niche, it is essential to develop field strategies, such as standardized protocols, validation of commercially important species, and open-access trait databases that can support predictive planning for large-scale restoration.

SUPPLEMENTARY MATERIALS

Supplementary data are available at *Annals of Botany* online and consist of the following.

Table S1: Definitions and examples for all variables are provided. Mandatory and non-mandatory metadata. Figure S1: PRISMA-ScR flow diagram. Table S2: Full summary of the 43 studies with the respective phases of the regeneration niche, the functional and response traits studied and the experiments. Table S3: Overview of categorical effect traits, with up to five species represented, documented for grass species commercially supplied by seed networks in the Cerrado.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Bruna França, Thaís Franco Montenegro and Anabele Stefania Gomes for all the support.

FUNDING

This work benefited from grants from: Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) [88887.952553/2024-00 to RRP]; Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) [305107/2025-9 to IBS, 441.166/2023-7 Rede Biota Cerrado; 407132/2023-6 to FB]; Fundação de Apoio à Pesquisa do Distrito Federal (FAPDF) [00193.00001818/2023/98 to FB].

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Conceptualisation: RRP, IBS, DLMV, FB. Funding acquisition: RRP, IBS. Data Analysis: RRP. Writing: RRP, IBS. Writing, Review & Editing: RRP, IBS, DLMV, FB. All authors reviewed the final manuscript.

AVAILABILITY OF DATA AND MATERIALS

Data will be made available upon request.

AI ASSISTANCE

Perplexity AI (Pro version) was used for grammar editing and data extraction harmonization from tables (Methods). All interpretations and writing remain the authors' responsibility.

LITERATURE CITED

- Alencar AZ, Shimbo J, Lenti F, et al. 2020. Mapping Three Decades of Changes in the Brazilian Savanna Native Vegetation Using Landsat Data Processed in the Google Earth Engine Platform. *Remote Sensing* 12: 924.
- Baskin CC, Baskin JM. 2014. *Seeds. Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination*, 2nd edn. San Diego, CA, USA: Academic Press.
- Batalha MA, Martins FR. 2004. Reproductive phenology of the cerrado plant community in Emas National Park (central Brazil). *Australian Journal of Botany* 52: 149–161.
- Bond WJ, Midgley JM. 2001. The persistence niche: ecology of sprouting in woody plants. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 45–51.
- Bond WJ. 2008. What limits trees in C4 grasslands and savannas? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39: 641–659.
- Buisson E, Fidelis A, Overbeck GE, et al. 2021. A research agenda for the restoration of tropical and subtropical grasslands and savannas. *Restoration Ecology* 29: 1–18.
- Coutinho AG, Alves M, Sampaio AB, Schmidt IB, Vieira DLM. 2019. Effects of initial functional-group composition on assembly trajectory in savanna restoration. *Applied Vegetation Science* 22:61–70.
- Dalziell EL, Lewandrowski W, Commander LE, et al. 2022. Seed traits inform the germination niche for biodiverse ecological restoration. *Seed Science and Technology* 50: 103–124.
- Donohue K, Rubio de Casas R, Burghardt L, Kovach K, Willis CG. 2010. Germination, postgermination adaptation, and species ecological ranges. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 41: 293–319.
- Escobar DF, Silveira FA, Morellato LPC. 2018. Timing of seed dispersal and seed dormancy in Brazilian savanna: two solutions to face seasonality. *Annals of Botany* 121: 1197–1209.
- Escobar DF, Silveira FA, Morellato LPC. 2021. Do regeneration traits vary according to vegetation structure? A case study for savannas. *Journal of Vegetation Science* 32: 12940.
- Fernández-Pascual E, Carta A, Mondoni A, et al. 2021. The seed germination spectrum of alpine plants: a global meta-analysis. *The New Phytologist* 229: 3573–3586.
- Ferreira MC, Cordeiro AOO, Sampaio AB, Schmidt IB, Vieira DLM. 2023. Direct seeding versus seedling planting: survival, biomass, growth, and cost up to 6 years for four tropical seasonal tree species. *Restoration Ecology* 31: 13807.

- Ferreira MC, Rodrigues SB, Vieira DLM. 2017. Regeneration through resprouting after clear-cutting and topsoil stripping in a tropical dry forest in Central Brazil. *Revista Árvore* 41: 410218.
- Fidelis A, Zironi HL, Rossatto DR, Zanzarini V. 2022. Fire stimulates grass flowering in the Cerrado independent of season. *Journal of Vegetation Science* 33: 1–7.
- Figueiredo MA, Diniz AP, Messias MCTB, Kozovits AR. 2018. Correction to: Propagation and establishment of rupestrian grassland grasses for restoration of degraded areas by mining. *Brazilian Journal of Botany* 41: 297.
- Filgueiras TS. 2021. *Gramíneas do Cerrado*. Rio de Janeiro: Ed. Póstuma, IBGE.
- Flora e Funga do Brasil. 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>. (06 Oct 2025, date last accessed).
- Fontenele HGV, Campos BH, Durigan G, Pilon N. 2025. Doubled density and increased resilience: Consequences of seven consecutive annual dry-season fires to the unburned Cerrado grass layer. *Journal of Applied Ecology* 62: 3436–3455.
- Fontenele HGV, Cruz-Lima LFS, Pacheco-Filho JL, et al. 2020a. Burning grasses, poor seeds: post-fire reproduction of early-flowering Neotropical savanna grasses produces low-quality seeds. *Plant Ecology* 221: 1265–1274.
- Fontenele HGV, Figueirôa RNA, Pereira CM, Nascimento VT, Musso C, Miranda HS. 2020b. Protected from fire, but not from harm: seedling emergence of savanna grasses is constrained by burial depth. *Plant Ecology & Diversity* 13: 189–198.
- Fontenele HGV, Miranda HS. 2022. Seed ecology of post-fire flowering species from the Cerrado. *Seed Science Research* 32: 222–229.
- Fraaije RGA, ter Braak CJF, Verduyn B, Breeman LBS, Verhoeven JTA, Soons MB. 2015. Early plant recruitment stages set the template for the development of vegetation patterns along a hydrological gradient. *Functional Ecology* 29: 71–80.
- Funk JL, Larson JE, Ames GM, et al. 2017. Revisiting the holy grail: Using plant functional traits to understand ecological processes. *Biological Reviews* 92: 1156–1173.
- Giles AL, de Britto CP, Rowland L, et al. 2021. How effective is direct seeding to restore the functional composition of neotropical savannas? *Restoration Ecology* 30: 13474.
- Goergen EM, Leger EA, Espeland EK. 2011. Native perennial grasses show evolutionary response to *Bromus tectorum* (cheatgrass) invasion. *PLoS One* 6:18145.
- Gremer JR, Chiono A, Suglia E, Bontrager M, Okafor L, Schmitt J. 2020. Variation in the seasonal germination niche across an elevational gradient: the role of germination cueing in current and future climates. *American Journal of Botany* 107: 350–363.

- Grubb PJ. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52: 107–145.
- Hofmann GS, Cardoso MF, Alves RJV, et al. 2021. The Brazilian Cerrado is becoming hotter and drier. *Global Change Biology* 27: 4060–4073.
- Horstmann N, Sevilha AC, Vieira DLM. 2023. Graminoid-led natural regeneration of dry savannas after severe degradation. *Ecological Engineering* 187: 106850.
- Jiménez-Alfaro B, Silveira SAO, Fidelis A, Poschlod P, Commander LE. 2016. Seed Germination Traits Can Contribute Better to Plant Community Ecology. *Journal of vegetation science* 27: 637–645.
- Kattge J, Bönnisch G, Díaz S, Lavorel S, Prentice IC, Leadley P, et al. 2020. TRY plant trait database— enhanced coverage and open access. *Global Change Biology* 26:119–188.
- Klimešová J, Klimeš L. 2007. Bud banks and their role in vegetative regeneration—a literature review and proposal for simple classification and assessment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 8: 115–29.
- Larson J, Neuhaus D, Copeland S. 2025. Seed and seedling traits suggest ontogenetic coordination in the functional recruitment niche for dryland restoration species. *Journal of Ecology* 113: 1103–1120.
- Larson JE, Agneray AC, Boyd CS, Bradford JB, Kildisheva OA, Suding KN, Copeland SM. 2023. A recruitment niche framework for improving seed- based restoration. *Restoration Ecology* 31: 13959.
- Larson JE, Funk JL. 2016. Regeneration: an overlooked aspect of trait-based plant community assembly models. *Journal of Ecology* 104: 1284–1298.
- Larson JE, Sheley RL, Hardegree SP, Doescher PS, James JJ. 2016. Do key dimensions of seed and seedling functional trait variation capture variation in recruitment probability? *Oecologia* 181: 39–53.
- Le Stradic S, Fernandes GW, Buisson E. 2018. No recovery of campo rupestre grasslands after gravel extraction: implications for conservation and restoration. *Restoration Ecology* 26: 151–159.
- Leger EA, Barga S, Agneray AC, Baughman O, Burton R, Williams M. 2021. Selecting native plants for restoration using rapid screening for adaptive traits: methods and outcomes in a Great Basin case study. *Restoration Ecology* 29: 13260.
- MapBiomas. 2024. *Destaques do mapeamento anual de cobertura e uso da terra entre 1985 a 2023 (Cerrado)*. https://plataforma.brasil.mapbiomas.org/coverage/coverage_lclu. (18 Dec 2025, date last accessed).

- Matheus LI, de Oliveira ACC, Viani RAG. 2025. Vegetative multiplication of native Cerrado grasses for ecological restoration. *Restoration Ecology* 33: 70050.
- Mazzochini GG, Lira-Martins D, de Barros FV, et al. 2024. Effects of grass functional diversity on invasion success by exotic grasses in Cerrado grasslands. *Journal of Applied Ecology* 61: 271–280.
- McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 178–185.
- Merchant TK, Henn JJ, de Silva I, Van Cleemput E, Suding KN. 2023. Four reasons why functional traits are not being used in restoration practice. *Restoration Ecology* 31: 13788.
- Mondoni A, Pedrini S, Bernareggi G, et al. 2015. Climate warming could increase recruitment success in glacier foreland plants. *Annals of Botany* 116: 907–916.
- Montenegro TF, Urzedo D, Schmidt IB. 2024. Beyond tree planting: Mobilizing a global production network for savanna restoration in Brazil. *Environmental Development* 51: 101017.
- Murphy BP, Andersen AN, Parr CL. 2016. The underestimated biodiversity of tropical grassy biomes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 371: 20150319.
- Oliveira ACC, Forti VA, Loiola PP, Viani RAG. 2020. Techniques for seedling production of two native grasses: new perspectives for Brazilian Cerrado restoration. *Restoration Ecology* 28: 297–303
- Oliveira ACC, Forti VA, Viani RAG. 2022. Fertility responses of a native grass: technology supporting native plant production for restoration in Brazil. *Restoration Ecology* 30: 13534.
- Oliveira PC, Parolin P, Borghetti F. 2019. Can germination explain the distribution of tree species in a savanna wetland? *Austral Ecology* 44: 1373–1383.
- Ordóñez-Parra CA, Medeiros NF, Dayrell RLC, Le Stradi S, Negreiros D, Cornelissen T, Silveira FAO. 2025. Seed functional ecology in Brazilian rock outcrop vegetation: an integrative synthesis. *Annals of Botany* 135: 371–386.
- Orrock JL, Brudvig LA, Damschen EI, et al. 2023. Long- term, large- scale experiment reveals the effects of seed limitation, climate, and anthropogenic disturbance on restoration of plant communities in a biodiversity hotspot. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 120: 2201943119.
- Overbeck GE, Vélez-Martin E, Scarano FR, et al. 2015. Conservation in Brazil needs to include non-forest ecosystems. *Diversity Distributions* 21: 1455–1460.

- Palma AC, Laurance SGW. 2015. A review of the use of direct seeding and seedling plantings in restoration: what do we know and where should we go? *Applied Vegetation Science* 18: 561–568.
- Palmer MA, 2016. Persistent and emerging themes in the linkage of theory to restoration practice. In: Palmer MA, Zedler JB, Falk DA, eds. *Foundations of restoration ecology*. Washington, DC: Island Press/Center for Resource Economics, 517–531.
- Pellizzaro KF, Cordeiro AOO, Alves M. 2017. “Cerrado” restoration by direct seeding: field establishment and initial growth of 75 trees, shrubs and grass species. *Brazilian Journal of Botany* 40: 681–693.
- Pereira CM, Figueirôa RNA, Fontenele HGV, Miranda HS. 2021. Light affects the germination and normal seedling development of Neotropical savanna grasses. *Seed Science Research* 31: 47–50.
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, et al. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61: 167–234.
- Pilon NAL, Assis GB, Souza FM, Durigan G. 2019. Native remnants can be sources of plants and topsoil to restore dry and wet cerrado grasslands. *Restoration Ecology* 27: 569–580.
- Pilon NAL, Cava MGB, Hoffmann WA, Abreu RCR, Fidelis A, Durigan G. 2021. The diversity of post-fire regeneration strategies in the cerrado ground layer. *Journal of Ecology* 109: 154–166.
- R Core Team. 2025. *R: A language and environment for statistical computing*. <https://www.R-project.org>.
- Ramos DM, Diniz P, Ooi MKJ, Borghetti F, Valls JFM. 2017. Avoiding the dry season: dispersal time and syndrome mediate seed dormancy in grasses in Neotropical savanna and wet grasslands. *Journal of Vegetation Science* 28: 798–807.
- Ramos DM. 2010. *Comportamento fenológico de gramíneas em um campo sujo de Cerrado: da indução de floração à emergência de plântulas*. MSc thesis, University of Brasília, Brasília.
- Ramos DM, Liaffa ABS, Diniz P, et al. 2016. Seed tolerance to heating is better predicted by seed dormancy than by habitat type in Neotropical savanna grasses. *International Journal of Wildland Fire* 25: 1273.
- Raupp PP, Ferreira MC, Alves M, Campos-Filho EM, Sartorelli PAR, Consolaro HN, Vieira DLM. 2020. Direct seeding reduces the costs of tree planting for forest and savanna restoration. *Ecological Engineering* 148: 105788.

- Reinke RK, de Oliveira AC, Pilon N, Kolb RM. 2025. Time since fire and soil depth shapes grass regeneration niche in Cerrado. *Plant Ecology* 226:171–183.
- Saatkamp A, Cochrane A, Commander L, et al. 2019. A research agenda for seed-trait functional ecology. *The New Phytologist* 221: 1764–1775.
- Sampaio AB, Vieira DLM, Holl KD, et al. 2019. Lessons on direct seeding to restore Neotropical savanna. *Ecological Engineering* 138: 148–154.
- Schmidt IB, Urzedo DI, Piña-Rodrigues FCM, et al. 2019. Community-based native seed production for restoration in Brazil – the role of science and policy. *Plant Biology* 21: 389–397.
- Shackelford N, Paterno GB, Winkler DE, et al. 2021. Drivers of seedling establishment success in dryland restoration efforts. *Nature Ecology & Evolution* 5: 1283–1290.
- Shaw N, Barak RS, Campbell RE, Kirmer A, Pedrini S, Dixon K, Frischie S. 2020. Seed use in the field: delivering seeds for restoration success. *Restoration Ecology* 28: 276–285.
- Silberbauer-Gottsberger I. 1984. Fruit dispersal and trypanocarp in Brazilian cerrado grasses. *Plant Systematics and Evolution* 147: 1–27.
- Silva C, Oliveira RP. 2020. *Echinolaena in Flora e Funga do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB13191>. (22 Dec 2025, date last accessed).
- Silva MC, Moonlight P, Oliveira RS, Pennington RT, Rowland L, 2022. Toward diverse seed sourcing to upscale ecological restoration in the Brazilian Cerrado. *Frontiers in Ecology and Evolution* 10: 1045591.
- Simpson KJ, Jardine EC, Archibald S, Forrestel EJ, Lehmann CER, Thomas GH, Osborne CP. 2021. Resprouting grasses are associated with less frequent fire than seeders. *New Phytologist* 230: 832–844.
- Tricco AC, Lillie E, Zarin W, et al. 2018. PRISMA Extension for Scoping Reviews (PRISMA-ScR): Checklist and Explanation. *Annals of Internal Medicine* 169: 467–73.
- Valentin-Silva A, Alves VN, Tunes P, Guimarães E. 2021. Fire does not change sprouting nor flowering, but affects fruiting phenology in a Neotropical savanna community. *Flora* 283: 151901.
- Veenendaal EM, Ernst WHO, Modise GS. 1996. Effect of seasonal rainfall pattern on seedling emergence and establishment of grasses in a savanna in south-eastern Botswana. *Journal of Arid Environments* 32: 305–317.
- Verdú M, Traveset A. 2005. Early emergence enhances plant fitness: a phylogenetically controlled meta-analysis. *Ecology* 86: 1385–1394.

- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882–892.
- Walck JL, Hidayati SN, Dixon KW, Thompson K, Poschlod P. 2011. Climate change and plant regeneration from seed. *Global Change Biology* 17: 2145–2161.
- Wickham H, Averick M, Bryan J, Chang W, McGowan LDA, François R, Yutani H . 2019. Welcome to the Tidyverse. *Journal Open Source Software* 4: 1686.
- Wickham H. 2016. *ggplot2: elegant graphics for data analysis*. New York: Springer-Verlag. <https://ggplot2.tidyverse.org>
- Wiederhecker A, Ferreira MC, Rodrigues SB, et al. 2024. Ten years of directing seeding restoration in the Brazilian savanna: lessons learned and the way forward. *Journal of Environmental Management* 365: 121576.
- Wiederhecker-Gabriel A, Silva ESN, Sartori MDF, Schmidt IB, Sampaio AB. 2022. Semeadura Direta para Restaurar Savanas Neotropicais: uma Alternativa para Adequação Ambiental no Cerrado. *BioBrasil* 12: 88–103.
- Winkler DE, Garbowski M, Kožić K, et al. 2024. Facilitating Comparable Research in Seedling Functional Ecology. *Methods in Ecology and Evolution* 15: 464–476.
- Young TP, Zefferman EP, Vaughn KJ, Fick S. 2014. Initial success of native grasses is contingent on multiple interactions among exotic grass competition, temporal priority, rainfall and site effects. *AoB Plants* 7: 81.
- Zaidan LBP, Carreira RC. 2008. Seed germination in Cerrado species. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 20: 167–181.
- Zappi DC, Filardi FLR, Leitman P, et al. 2015. Growing knowledge: an overview of seed plant diversity in Brazil. *Rodriguésia* 66: 1085–1113.
- Zirbel CR, Brudvig LA. 2020. Trait-environment interactions affect plant establishment success during restoration. *Ecology* 101: 02971.
- Zupo T, Daibes LF, Pausas JG, Fidelis A. 2021. Post-fire regeneration strategies in a frequently burned Cerrado community. *Journal of Vegetation Science* 32: 12968.

Table 1 – Species commercially available from the main seed networks in the Cerrado and their number of studies (S), regeneration-related effect (E) and response traits (R), and the cost per kilogram of seeds. RSC = Rede de Sementes do Cerrado; VN = Verde Novo.

Species	Seed-market name	S	E	R	Seed networks	Seed costs (US\$/Kg)
<i>Echinolaena inflexa</i>	Capim flexinha	18	38	20	RSC, VN	140.73
<i>Schizachyrium sanguineum</i>	Capim roxo	17	27	17	RSC, VN	36.19
<i>Trachypogon spicatus</i>	Capim fiapo	15	38	15	RSC, VN	24.12
<i>Aristida riparia</i>	Capim rabo de burro	15	23	11	RSC, VN	32.17
<i>Axonopus siccus</i>	Capim colônia	12	20	20	RSC, VN	40.21
<i>Loudetiopsis chrysothrix</i>	Capim brinco de princesa	12	19	10	RSC, VN	28.57
<i>Aristida setifolia</i>	Pena de Ema	11	16	14	VN	41.49
<i>Axonopus aureus</i>	Capim pé de galinha	11	23	12	RSC, VN	34.91
<i>Andropogon leucostachyus</i>	Capim mulungu	9	11	9	RSC, VN	29.24
<i>Aristida recurvata</i>	Aristida enrolada	8	12	12	VN	38.71
<i>Andropogon bicornis</i>	Capim vassoura	7	14	6	RSC, VN	29.24
<i>Paspalum stellatum</i>	Capim orelha de coelho	6	11	11	RSC, VN	40.21
<i>Gymnopogon foliosus</i>	Pé de pintinha	6	10	4	VN	46.53
<i>Axonopus pressus</i>	Colônia grande	6	21	6	VN	54.55
<i>Ctenium cirrosum</i>	Enroladinho	4	8	5	VN	59.20
<i>Aristida gibbosa</i>	Capim aristida	3	12	5	RSC, VN	24.12
<i>Andropogon fastigiatus</i>	Capim andropogon	3	7	1	RSC, VN	20.10

	nativo ou branco					
<i>Andropogon virgatus</i>	Capim de alagado	2	6	4	VN	52.57
<i>Aristida longifolia</i>	Capim carrapato	1	5	1	RSC	29.24
<i>Hyparrhenia bracteata</i>	Capim jaraguá nativo	1	5	0	RSC	32.17
<i>Andropogon angustatus</i>	Capim andropogon vermelho	0	0	0	RSC	20.10
<i>Axonopus brasiliensis</i>	Capim branquinho	0	0	0	VN	50.09
<i>Paspalum eucomum</i>	Capim ralinho	0	0	0	RSC, VN	47.61
<i>Sorghastrum setosum</i>	Capim arroz	0	0	0	VN	70.59

Table 2 – Overview of the main categorical functional traits documented for grass species commercially supplied by seed networks in the Cerrado. Only trait categories represented by at least four species are shown. References for each species–trait record are indicated by superscript numbers.

species _id	dispersa l	dorman cy	dispersa l timing	growth habit	bud location	clonal reprodu ction	undergr ound structur es	dispersa l unit	resprout type	fruiting peak
A_aure us	inconcl usive ^{*1;1 2;13}	inconcl usive ^{2; 3*}	-	caespito se ⁴	inconcl usive ^{3;5;1 3}	no ¹³	rhizome ⁵	none ¹	resprout - ^{5;3}	
A_bicor nis	anemoc hory ¹²	non-dor mant ^{2;12}	-	-	-	-	-	-	-	februar y ¹²
A_gibb osa	anemoc hory ⁷	non-dor mant ⁷	rainy season (early) ⁷	-	-	-	-	-	-	-
A_leuc ostachy us	anemoc hory ^{*7;12; 13}	non-dor mant ^{7;12}	rainy season (early) ⁷	-	inconcl usive ^{*5;1 3}	no ¹³	rhizome ⁵	-	resprout - ⁵	novemb er ¹²
A_press us	inconcl usive ^{*1;1 3}	-	-	-	inconcl usive ^{*5;1 3}	yes (rhizom es) ¹³	inconcl usive ^{*5; 8}	none ^{1;8}	vegetati ve	june ⁸
A_recur vata	inconcl usive ^{7;9}	non-dor mant ⁷	dry season ^{7; 9}	caespito se ⁹	-	-	-	-	-	-
A_ripar ia	inconcl usive ^{*1;7; 12;13}	inconcl usive ^{2;3;1 0;12*}	dry season ⁷	-	basal ^{3;5;7}	no ¹³	rhizome ⁵	awn ¹ ; dent ¹ ; hair ¹	indeter minate ⁷ ; resprout ^{3,5}	april ¹²
A_setif olia	inconcl usive ^{*7;9 3;7}	dormant	dry season ⁷ ; rainy season (late) ⁹	caespito se ⁹	basal ³	-	-	-	indeter minate ⁷ ; resprout ⁵	-
A_siccu s	barocho ry ^{7;13}	non-dor mant ⁷	rainy season (early) ⁷	-	tunic ¹³	no ¹³	-	-	resprout - ⁷	

C_cirrosum	barocho	dormant	rainy	-	-	-	-	-	-	-
	ry ⁷	⁷	season (late) ⁷							
E_inflaxa	barocho	dormant	dry	rhizoma	-	-	rhizome	none ⁸	resprout	april ⁸
	ry ⁷	⁷	season ¹¹ ; rainy season (late) ⁷	tous ⁴			⁸		⁷	
G_foliosus	inconcl	non-dor	-	-	non-res	no ¹³	-	awn;	-	June ¹²
	usive ^{*1;7;12;13}	mant ^{2;12}			prouter ¹	³		dent ¹		
L_chrysothrix	inconcl	inconcl	-	caespitose ⁴	inconcl	no ¹³	rhizome	-	vegetati	march ¹²
	usive ^{*12;13}	usive ^{2;12} *			usive ^{*5;1}	³	⁵		ve	propagation ⁵
P_stellatum	anemochory ⁹	-	dry	caespitose ⁹	-	-	-	-	-	-
S_sanguineum	inconcl	non-dor	dry	caespitose ^{4;9}	inconcl	no ¹³	rhizome	awn ¹ ;	vegetati	-
	usive ^{*1;7;9;13}	mant ⁷	season ⁷ ; 9;11	se ^{4;9}	usive ^{*5;1}	³	⁵	dent ¹ ;	ve	propagation ⁵
								hair ¹		
T_spicatus	epizochory ^{1;13}	inconcl	transitio	caespitose ⁴	inconcl	yes	inconcl	awn ^{1;8} ;	vegetati	may ⁸
		usive ¹⁰	n ¹¹		usive ^{*5;1}	(rhizomes) ¹³	usive ^{*4;}	dent ¹ ;	ve	propagation ⁵
					³		^{5; 8}	hair ¹		

References: 1. Silberbauer-Gottsberger, 1984, 2. Dairel and Fidelis, 2020, 3. Zupo *et al.*, 2021, 4. Matheus *et al.*, 2025, 5. Pilon *et al.*, 2021, 6. Xavier *et al.*, 2019, 7. Ramos *et al.*, 2017; Ramos *et al.*, 2016, 8. Ramos, 2010, 9. Pereira *et al.*, 2021, 10. Motta *et al.*, 2024, 11. Le Stradic *et al.*, 2018; 12 Escobar *et al.*, 2021; 13. Fontenele *et al.*, 2025. *Conflicting results between articles defined as "inconclusive". Hyphens indicate absence of data.

FIGURE LEGENDS








	Concept	Criteria for possible functional and response traits	Applications in restoration projects
Pre-dispersion	 <p>The phase capturing the production of viable seeds, encompassing flowering, pollination, and fruit formation/maturation¹.</p>	<p>Effect: Traits that determine viable seed production (e.g., reproductive architecture).</p> <p>Response: Metrics of flowering/pollination/fruitletting (e.g., flowering intensity).</p>	<p>They may affect seed markets by influencing the quality and quantity of viable seeds available^{4,5}, and may shape ecological dynamics by determining the viable seed input at the start and throughout restoration^{1,6,7}.</p>
Dispersion	 <p>The phase capturing the potential in space (distance reached) and in time (the period over which propagules remain available for regeneration)¹.</p>	<p>Effect: Traits that determine the species' dispersal potential in space and time (e.g., dispersal syndrome, dispersal unit).</p> <p>Response: Metrics that describe dispersal outcomes (e.g., distance traveled by the diaspore).</p>	<p>Relevant for seed collectors (harvest timing and storage duration) and for advancing seed technology⁸. It also highlights how landscape context and the persistence of propagules in the soil may affect restoration success⁷.</p>
Germination	 <p>The potential for germination under suitable environmental conditions, distinguishing their responses across time and space¹.</p>	<p>Effect: Traits that determine the species' germination potential in space and time (e.g., 100 seed mass, light requirement index).</p> <p>Response: Metrics that describe germination outcomes (e.g., germination, mean germination time).</p>	<p>Together, these phases define the recruitment niche⁹. They are relevant for seed collectors because they serve as key indicators of seed quality^{4,5}. They also strongly influence species performance in direct seeding¹⁰, shaping decisions about seed mixtures and helping determine the trajectory of the restored community⁷.</p>
Emergence	 <p>The potential for emergence under suitable environmental conditions, distinguishing their responses across time and space¹.</p>	<p>Effect: Not applicable. Traits influencing emergence potential cannot be clearly separated from germination traits¹.</p> <p>Response: Metrics describing realized emergence outcomes (e.g., emergence, time to emergence).</p>	
Establishment	 <p>The potential for establishment under suitable environmental conditions, distinguishing their responses across time and space¹.</p>	<p>Effect: Not applicable. Traits influencing establishment potential cannot be clearly separated from germination traits¹.</p> <p>Response: Metrics describing realized establishment outcomes (e.g., establishment, survival).</p>	
Initial growth	 <p>The development of an established seedling into a mature adult, distinguishing their responses across time and space¹.</p>	<p>Effect: Not applicable. Traits for initial growth potential are not clearly defined.</p> <p>Response: Metrics describing seedling development (e.g., root-shoot ratio, early growth rate).</p>	<p>Recognizing initial growth metrics helps clarify how species perform under different environmental conditions and how they compete with exotic species^{11,12}.</p>
Persistence*	 <p>The persistence after establishment, supported by characteristics that confer tolerance and regenerative capacity under disturbance^{1,2}.</p>	<p>Effect: Traits conferring potential for persistence under disturbance (e.g., bud bank traits, tiller architecture).</p> <p>Response: Metrics of realized persistence (e.g., regrowth biomass, number of resprouting tillers).</p>	<p>Persistence traits are relevant for restored areas because determine which species can maintain stable populations under recurrent disturbances, sustaining vegetation cover and ensuring long-term ecological function^{2,13,14}.</p>

Figure 1 - Key concepts, trait determinations, and restoration-related implications for the regeneration phases considered in this study. References: 1. Grubb (1977); 2. Bond and Midgley (2001); 3. Larson *et al.* (2016); 4. Silva *et al.* (2022); 5. Montenegro *et al.* (2024); 6. Escobar *et al.* (2021); 7. Larson *et al.* (2023). 8. Shaw *et al.* (2020); 9. Saatkamp *et al.* (2019); 10. Pellizzaro *et al.* (2017); 11. Funk *et al.* (2017); 12. Larson *et al.* (2025); 13. Giles *et al.* (2021); 14. Wiederhecker *et al.* (2024). *Note: The “Persistence” phase, as used here, follows the concept of the persistence niche *sensu* Bond and Midgley (2001). This meaning differs from “seed persistence” *sensu* Saatkamp *et al.* (2019), which is treated here as part of dispersal in time. The inclusion of persistence within the broader regeneration sequence aligns with Grubb’s (1977) interpretation that successful

regeneration also depends on the ability of individuals to occupy and maintain safe sites over time.

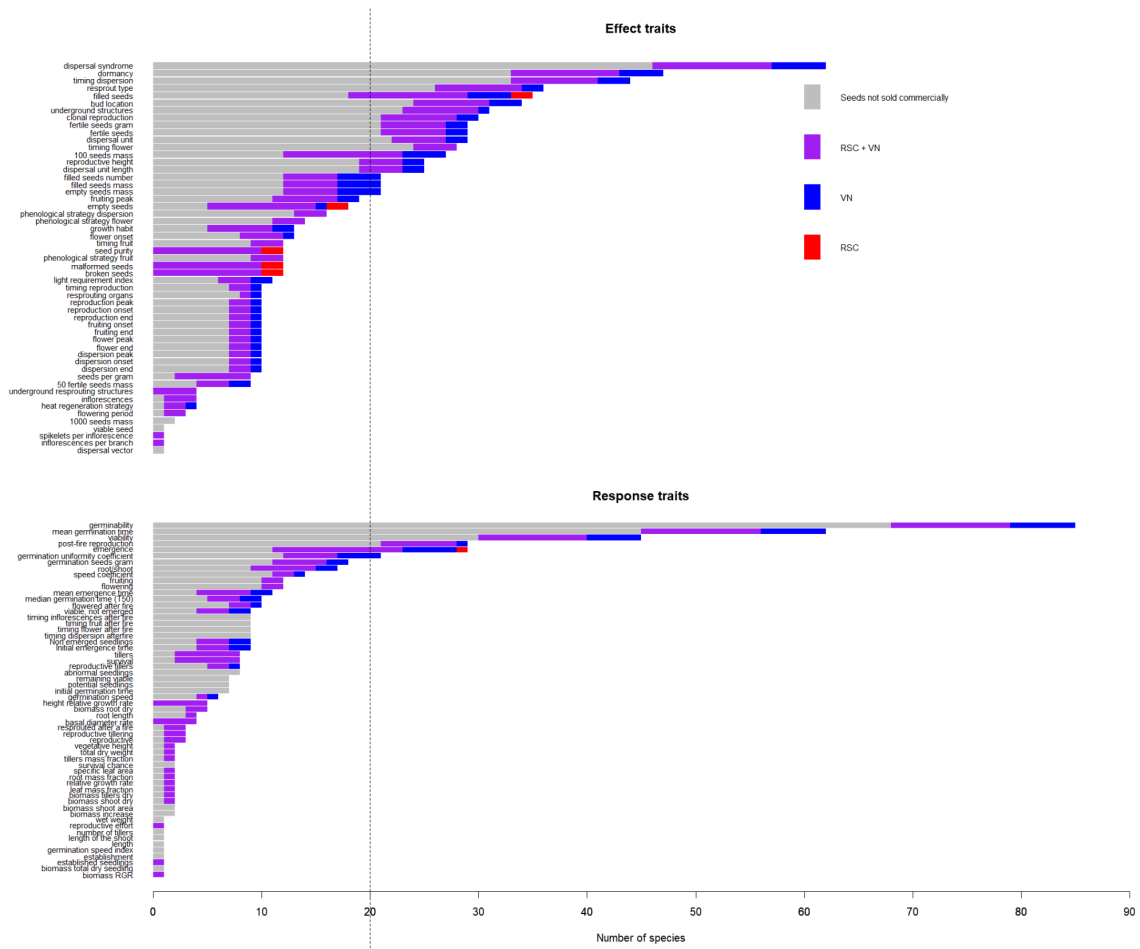


Figure 2 – Number of species per regeneration-related effect and response trait, classified by seed commercialization status: not sold, sold via Verde Novo (VN), or sold via Rede de Sementes do Cerrado (RSC). A dashed black line intersects traces that contain data for more than 20 species.

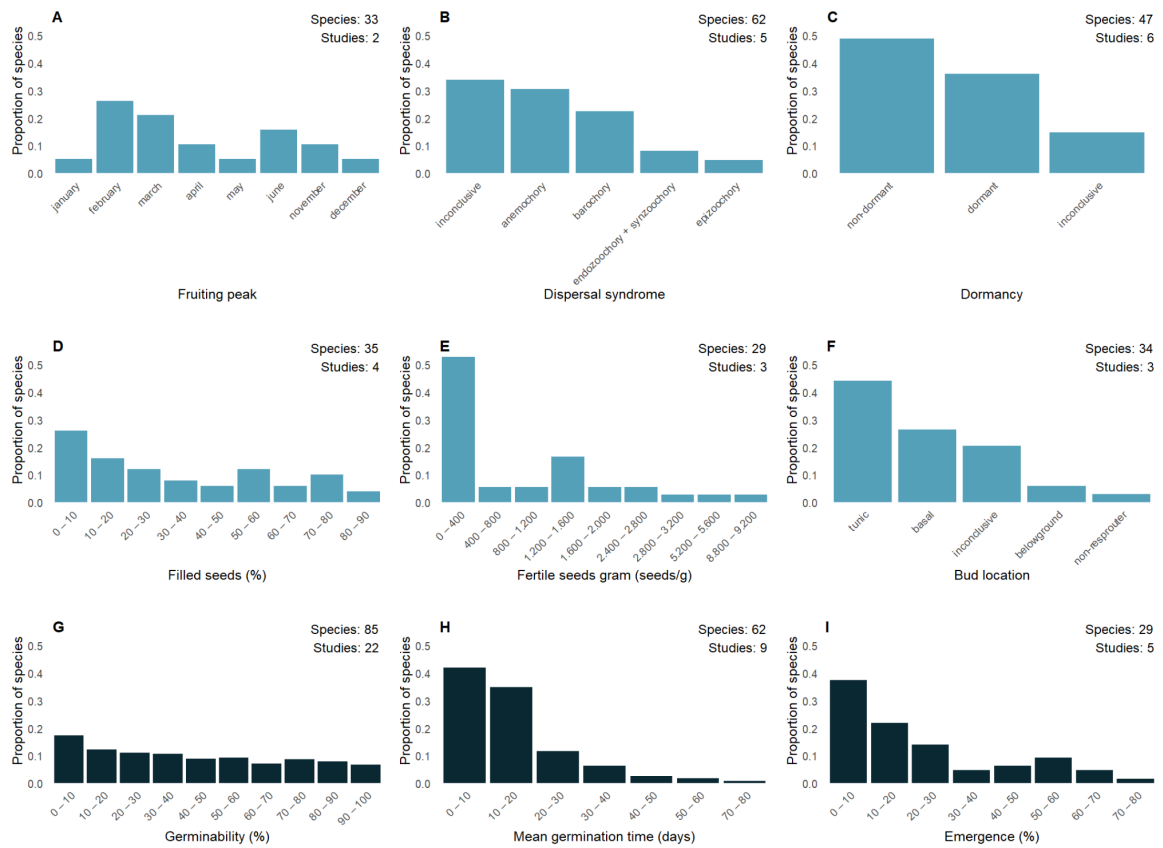


Figure 3 – Proportion of species across value classes (or categories) for the main regeneration-related effect traits (light blue) and response traits (dark blue). These are the main traits of pre-dispersal (A), dispersal (B and C), germination (D, E, G, and H), emergence (I), and persistence (F). Value classes represent the distinct ranges or categories reported across studies for each trait. Bars do not sum to 100% in numeric traits for most traits because species may fall into more than one class; values reflect all observations reported in the literature rather than species-level averages. Specific adjustments were applied to ensure comparability across studies: dispersal syndrome, dormancy and regeneration strategy includes an ‘inconclusive’ class when contradictory evidence was found.

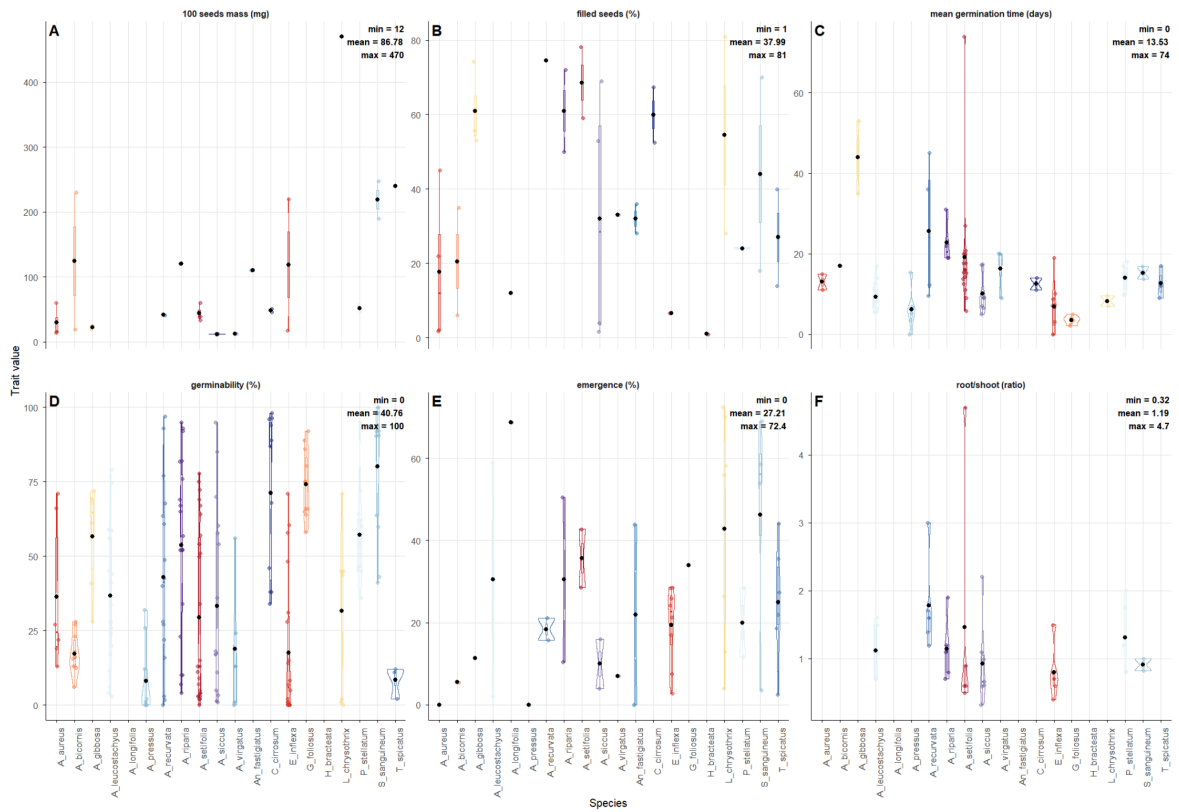


Figure 4 – Violin plots of trait values across species commercially available from the main seed networks in the Cerrado, for the main regeneration-related effect and response traits. Extreme experimental treatments were excluded. Black circles represent the average of the values.