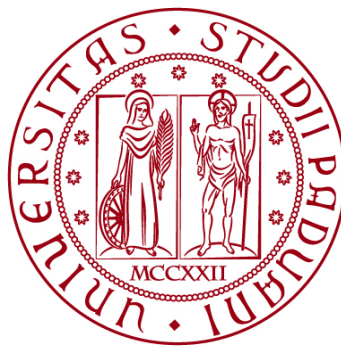


UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

DIPARTIMENTO DI BIOLOGIA

Corso di Laurea in Biologia



ELABORATO DI LAUREA

ADATTAMENTI DELLE PIANTE AL FUOCO

Tutor: Prof.ssa Francesca dalla Vecchia

Dipartimento di Biologia

Laureanda: Chiara Gonzato

ANNO ACCADEMICO 2021/2022

Indice

1. Introduzione	2
2. Adattamenti al fuoco	3
3. Dormienza dei semi	6
4. Germinazione dei semi	8
4.1 Sopravvivenza dei semi agli incendi	9
4.2 Germinazione dei semi stimolata dal calore	11
4.3 Germinazione dei semi stimolata dal fumo	12
5. Germinazione stimolata dal fuoco nel Bacino del Mediterraneo	14
5.1 Limiti nell'approccio allo studio	17
5.2 Previsioni future	18
6. Conclusioni	19
7. Bibliografia	20

1. Introduzione

Molti ecosistemi in tutto il mondo subiscono eventi di disturbo ricorrenti che modulano la struttura delle comunità vegetali presenti esercitando una pressione evolutiva. Molte specie in questi ecosistemi perturbati hanno acquisito, nel corso del tempo, dei tratti e dei meccanismi che conferiscono un beneficio in termini di fitness (Pausas *et al.*, 2014).

Il fuoco rappresenta un fattore di disturbo per molti ecosistemi terrestri. La composizione e la struttura degli ecosistemi periodicamente soggetti al fuoco è regolata dal regime degli incendi. Poiché molti ecosistemi soggetti ad incendi ricorrenti su scale temporali geologiche presentano elevati livelli di biodiversità e di endemismi, il fuoco può essere considerato un fattore ecologico che promuove il mantenimento della biodiversità nel tempo e nello spazio (He *et al.*, 2019).

Ogni evento di incendio presenta delle caratteristiche specifiche riguardo la quantità di calore sprigionata per unità di tempo, definita intensità dell'incendio, il grado di espansione che distingue incendi di superficie e incendi di chioma, il tempo trascorso dal precedente evento di incendio che definisce la frequenza degli incendi in un dato ecosistema, la gravità dell'incendio misurata in termini di impatto sulle specie colpite dall'incendio (He *et al.*, 2019).

Molte specie vegetali distribuite in ambienti soggetti ad incendi ricorrenti immagazzinano i semi dormienti nel terreno, ad una certa profondità dalla superficie del suolo, così da consentire sia una protezione al seme dal forte impatto della temperatura che la germinazione del seme dopo l'incendio. Altre specie, dette specie serotiniche, immagazzinano i semi in strutture di sostegno sulla chioma della pianta, rilasciando i semi in seguito ad un incendio. Altre specie fioriscono in seguito ad un incendio e rilasciano i semi *in situ* oppure li disperdono (Tangney *et al.*, 2020). Altre specie, denominate resprouter, sono in grado di attivare le gemme vegetative dormienti presenti nei tessuti vegetali sopravvissuti al fuoco, permettendo così la ricrescita della pianta (Pausas *et al.*, 2014).

Questi diversi meccanismi permettono la sopravvivenza della specie al fuoco e la rigenerazione in seguito ad un evento di incendio. Essi sono diffusi in molte specie vegetali e consentono la crescita delle plantule nell'ambiente generato in seguito ad un incendio, dal momento che questo ambiente è ottimale per una rigenerazione con successo delle specie vegetali per abbondanza di risorse e bassi livelli di competizione (Fig. 2) (Tangney *et al.*, 2020).

Affinché la rigenerazione avvenga con successo e i semi siano in grado di germinare in seguito ad un incendio, i semi devono sopravvivere alle elevate temperature innescate da un incendio e devono possedere dei tratti per recepire i segnali innescati dal fuoco e rispondere a questi segnali con la germinazione

(Tangney *et al.*, 2020). I semi possono rilasciare la dormienza e iniziare a germinare per effetto del calore sprigionato dagli incendi, per effetto del fumo generato dall'incendio o per effetto dei composti chimici contenuti nei composti vegetali e nel suolo che sono stati bruciati (Pausas *et al.*, 2022).

In questo elaborato propongo una revisione della recente letteratura sugli adattamenti al fuoco attuati dalle piante in ambienti inclini al fuoco approfondendo un adattamento in particolare : il rilascio della dormienza e la germinazione dei semi stimolata dagli incendi.

Questo argomento è di particolare interesse in quanto conoscere il funzionamento degli ecosistemi soggetti ad incendi permette di prevedere la risposta di questi ecosistemi ad un'alterazione dei regimi di incendio (Fernandez-Garcia *et al.*, 2020). Poiché i cambiamenti climatici causano una variazione dei regimi di incendio in molti ecosistemi inclini al fuoco, si prevede che un aumento della frequenza degli incendi potrebbe influenzare le classi di dormienza dei semi e i tempi di germinazione dei semi stessi (Collette *et al.*, 2014). Fernandez-Garcia *et al.* (2020) riportano che i cambiamenti nel clima e nell'utilizzo del suolo stanno alterando i regimi di fuoco in molte regioni del mondo e i regimi di incendio determinano la struttura e la composizione della vegetazione in molti biomi del mondo.

In questo elaborato vengono esaminate con particolare attenzione le risposte delle specie vegetali presenti nel Bacino del Mediterraneo al calore degli incendi e alle sostanze rilasciate nel fumo o nelle ceneri. Comprendere il meccanismo di risposta della flora del Bacino del Mediterraneo al fuoco è importante dal momento che l'Europa meridionale è una delle zone più vulnerabili ai cambiamenti climatici globali. In questa regione, infatti, ci si aspetta che il cambiamento climatico alteri la struttura della vegetazione diminuendo la biodiversità (Fernandez-García *et al.*, 2020).

2. Adattamenti al fuoco

Gli incendi ricorrenti causano la comparsa di una vasta gamma di tratti legati al fuoco nelle specie vegetali come adattamento ad esso. Questi tratti sono stati modificati nel tempo a causa di un cambiamento dei regimi di incendio quale intensificazione o scomparsa degli incendi in un determinato ambiente oppure a causa della comparsa di nuovi agenti di selezione non correlati al fuoco. I tratti sono adattativi in ambienti inclini al fuoco e il loro mantenimento ha un costo per l'individuo per cui, qualora un ambiente non sia più soggetto ad incendi, si osserverà la perdita di questi tratti (Lamont *et al.*, 2019, b).

Alcune modificazioni dei tratti possono essere attribuibili ai cambiamenti climatici che possono comportare ad esempio una siccità estiva estrema negli

ecosistemi di tipo mediterraneo. Altri cambiamenti possono essere attribuiti alle relazioni biotiche tra flora e fauna come le interazioni tra insetti impollinatori e Angiosperme o le interazioni tra piante e organismi disseminatori come le formiche (Lamont *et al.*, 2019, b).

I tratti legati al fuoco hanno iniziato a comparire nel Cretaceo superiore. Il 20% dei tratti correlati al fuoco sono comparsi in risposta all'avvento degli incendi in quel determinato ambiente e sono il risultato di una selezione direzionale primaria D1. Il 30% dei tratti correlati al fuoco sono una risposta ad un cambiamento nel regime di incendi avvenuto negli anni e sono il risultato di una selezione direzionale secondaria D2. Il 50% dei tratti correlati al fuoco sono stati trasferiti ai taxa successivi in quanto conferiscono un vantaggio in termini di fitness all'individuo e sono il risultato di selezione stabilizzata S (Fig. 1) (Lamont *et al.*, 2019, a).

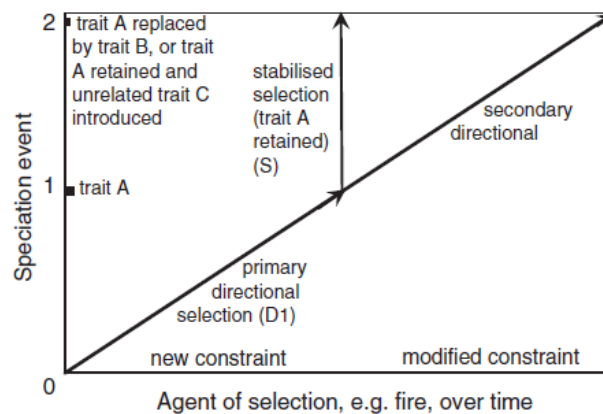


Figura 1 : Grafico relativo al meccanismo di funzionamento della selezione direzionale e della selezione stabilizzata durante gli eventi di speciazione in risposta ad un agente di selezione (Lamont *et al.*, 2019, a).

I tratti adattati al fuoco sono correlati a tutti i sottoprodotti degli incendi : calore, ampie fluttuazioni della temperatura, fumo, prodotti della combustione, rilascio di nutrienti (Lamont *et al.*, 2017). Un ritidoma spesso nelle piante e un tegumento particolarmente duro e impermeabile dei semi sono due esempi di tratti adattati al fuoco (Lamont *et al.*, 2019, b). I quattro principali adattamenti al fuoco sono la rigenerazione dai tessuti vegetali sopravvissuti agli incendi, la fioritura stimolata dagli incendi, la serotinia e la germinazione stimolata dagli incendi (Lamont *et al.*, 2019, a).

- Molte piante definite resprouter possiedono delle strutture specializzate quali meristemi termicamente isolati che contengono le gemme e le proteggono dal calore per farle sopravvivere agli incendi. Quando si verifica un incendio queste piante vengono bruciate e sono in grado di rigenerarsi e rigermogliare attraverso le gemme che sono state protette. La capacità di sopravvivere all'incendio dipende dalla profondità alla quale sono mantenute le gemme e questo valore di profondità è soggetto ad una pressione evolutiva. Questo tratto definito

resprouting è comparso tra le conifere circa 330 milioni di anni fa (Lamont *et al.*, 2019, a).

- La fioritura stimolata dal fuoco o fioritura pirogenica è un meccanismo per sfruttare le condizioni ottimali per la fioritura presenti successivamente ad un incendio : la formazione di lacune di vegetazione favorisce la dispersione dei semi da parte del vento, aumenta l'accessibilità agli insetti impollinatori e riduce la presenza di erbivori. Essa è un tratto vantaggioso soprattutto per le specie che hanno bassa fecondità durante il loro ciclo vitale. La fioritura stimolata dal fuoco è diffusa in 50 famiglie presenti nei vari continenti ed è comparsa per la prima volta circa 90 milioni di anni fa nella famiglia delle Haemodoraceae (Lamont *et al.*, 2019, a).

- La serotinia o piriscenza consiste nel trattenere i semi all'interno di coni o frutti maturi sui rami della pianta fino a quando una causa ambientale come un incendio provoca la morte della struttura che supporta i coni e i frutti maturi, permettendo il rilascio dei semi. In molti gruppi di piante la serotinia è strettamente legata agli incendi e il fuoco è il fattore responsabile del rilascio dei semi. In questo modo la germinazione dei semi avviene nel momento successivo all'incendio, in cui le condizioni ambientali sono ottimali per la crescita delle plantule (Lamont *et al.*, 2019, a).

- Nel suolo sono presenti semi dormienti che germinano in seguito ad un incendio. La germinazione può essere innescata dalle sostanze presenti nel fumo, nella cenere o dal calore sprigionato dall'incendio. Questo tratto è diffuso in quasi 100 famiglie collocate in regioni inclini al fuoco (Lamont *et al.*, 2019, a). Questo aspetto verrà esaminato più in dettaglio nei capitoli successivi.

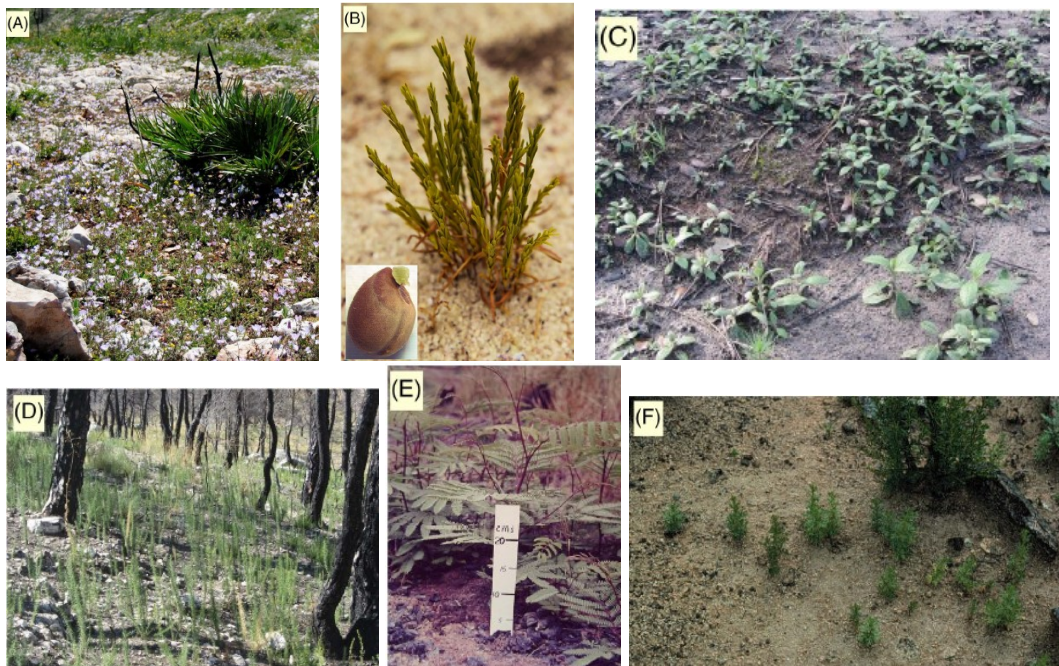


Figura 2 : Esemplici di piante insediate in seguito ad un evento di incendio. A *Malva cretica* appartenente alle Malvaceae, B *Stachystemon axillaris* appartenente alle Euphorbiaceae, C *Cistus albidus* appartenente alle Cistaceae, D *Ulex parviflorus* appartenente alle Fabaceae, E *Paraserianthes lophantha* appartenente alle Fabaceae, F *Adenostoma fasciculatum* appartenente alle Rhamnaceae (Pausas *et al.*, 2022).

3. Dormienza dei semi

La dormienza dei semi è una strategia adattativa che non consente la germinazione dei semi in condizioni che potrebbero portare ad una bassa probabilità di successo della germinazione o di sopravvivenza delle piantine. Essa ritarda la germinazione dei semi in attesa della comparsa delle condizioni ambientali migliori per la crescita delle plantule. Il rilascio della dormienza è un meccanismo che permette di rilevare le condizioni idonee per il reclutamento (Pausas *et al.*, 2022).

La dormienza dei semi è fondamentale nella rigenerazione e nella persistenza delle comunità vegetali in quanto determina i tempi di germinazione. È una strategia evolutiva presente in ambienti perturbati soggetti a eventi di disturbo stocastici come il fuoco. La produzione di semi quiescenti ha un costo per cui risulta vantaggiosa in ecosistemi guidati da regimi di disturbo stocastici mentre risulta svantaggiosa in ecosistemi climaticamente stabili (Collette *et al.*, 2021).

La dormienza dei semi può essere determinata da fattori esogeni quali l'impermeabilità dei tegumenti del seme all'acqua o la presenza in essi di inibitori la germinazione, oppure può essere determinata da fattori endogeni quali il bilancio ormonale o il grado di maturazione del seme. La dormienza viene interrotta al momento della germinazione che coincide con l'emersione della radichetta dalle strutture di rivestimento del seme (Fig. 3) (Baskin *et al.*, 2021).

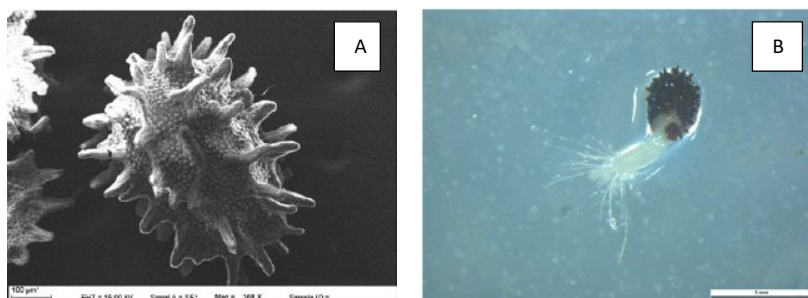


Figura 3 : Micrografia di seme di *Chaenorhinum rubrifolium* al microscopio elettronico a scansione (A). Seme di *Chaenorhinum rubrifolium* in fase di germinazione (B) (Tavşanoğlu *et al.*, 2017).

Esistono diverse classi di dormienza : dormienza fisiologica, dormienza fisica, dormienza morfologica. I semi in condizioni di dormienza fisiologica possiedono un tegumento permeabile all'acqua e possono germinare in seguito a cambiamenti chimici all'interno del seme mediati da post-maturazione del seme o da stratificazione stagionale della temperatura. I semi in condizioni di dormienza fisica possiedono un tegumento impermeabile all'acqua e possono germinare in seguito alla rottura del tegumento del seme e all'ingresso di acqua nel seme. I semi in condizione di dormienza morfologica in genere ritardano la germinazione fino a quando l'embrione non ha raggiunto la maturità (Collette *et al.*, 2021).

I semi dormienti rimangono nelle riserve di semi nel terreno fino alla comparsa di specifici segnali che inducono la loro germinazione e in particolare la dormienza rilasciata dal fuoco è scatenata da segnali di fumo e calore. In genere il fumo agisce sui semi con dormienza fisiologica mentre il calore agisce sui semi con dormienza fisica. In assenza di questi segnali di fuoco i semi rimangono dormienti (Tangney *et al.*, 2019).

Il fuoco costituisce un meccanismo per il rilascio della dormienza dei semi, le condizioni successive ad un incendio sono ottimali per la germinazione dei semi e per la crescita delle plantule. Gli incendi ricorrenti creano delle grandi chiazze o patches spoglie di vegetazione che hanno elevata disponibilità di nutrienti e di luce, ridotti livelli di competizione e basso carico di patogeni (Fig. 2). Queste aree sono adatte alla germinazione e alla crescita delle plantule soprattutto per le specie poco competitive e per le specie che non tollerano l'ombra (Collette *et al.*, 2021; Pausas *et al.*, 2022; Tangney *et al.*, 2020).

La germinazione dei semi e lo sviluppo delle plantule costituiscono una fase estremamente sensibile alle variazioni di temperatura, umidità, ossigeno e alle condizioni del suolo per la crescita e la sopravvivenza della pianta rispetto alla fase adulta (Saura-Mas *et al.*, 2020).

Negli ecosistemi con densa vegetazione legnosa in cui si verificano incendi intensi, la dormienza dei semi consente alle specie che non tollerano la presenza dell'ombra di trarre vantaggio dalle chiazze spoglie di vegetazione create dagli incendi per la crescita delle plantule che avviene in queste condizioni ottimali e che non sarebbe altrimenti possibile per queste specie. Negli ecosistemi erbosi, come le savane, dove gli incendi sono meno intensi ma più frequenti, la dormienza dei semi è un tratto meno diffuso e il rilascio della dormienza spesso non è correlato al fuoco. Negli ecosistemi aridi e nelle foreste pluviali la dormienza dei semi rilasciata dal fuoco è rara o assente (Pausas *et al.*, 2022).

In alcuni ecosistemi, come le foreste tropicali secche, la fase di germinazione dei semi è molto critica per la bassa densità di semi stoccati nel suolo e per le condizioni ambientali ostili presenti per la maggior parte del tempo. In questi

ambienti la dormienza dei semi rappresenta una strategia per resistere allo stress e per permettere la germinazione dei semi nei brevi periodi in cui le condizioni ambientali sono favorevoli allo sviluppo delle piantine (Moro *et al.*, 2021).

4. Germinazione dei semi

Il meccanismo più noto di rilascio della dormienza e germinazione dopo un incendio è la presenza di una temperatura molto elevata che rompe la dormienza fisica dei semi. I semi fisicamente dormienti sono semi duri che possiedono un tegumento impermeabile. Questo tegumento impedisce l'assorbimento dell'acqua e dell'ossigeno, mantiene dei bassi livelli di umidità all'interno del seme aumentando così la tolleranza al calore e la longevità del seme, non permette agli organismi decompositori o ai patogeni di agire sul seme. Quando si verifica un incendio, il calore innescato dall'incendio rompe il tegumento impermeabile dei semi permettendo l'ingresso di acqua e ossigeno nel seme e di conseguenza la germinazione non appena si presentano le condizioni idrotermali adatte. Questo meccanismo di rilascio della dormienza è definito germinazione stimolata dal calore (Pausas *et al.*, 2022).

Un ulteriore meccanismo per il rilascio della dormienza e germinazione dopo un incendio è la presenza di sostanze chimiche contenute nel fumo, nella cenere e nel legno carbonizzato, derivanti dalla pirolisi della biomassa, che diffondono sottoforma di fumo oppure percolano nel suolo con le piogge raggiungendo i semi nel terreno. Queste molecole possono essere di natura organica o inorganica. I semi fisiologicamente dormienti possiedono un tegumento del seme permeabile che consente a questi composti derivanti dalla combustione di legarsi a specifiche proteine inducendo l'inizio della respirazione cellulare e la rottura della dormienza. Questo meccanismo di rilascio della dormienza è definito germinazione stimolata dal fumo (Pausas *et al.*, 2022).

I semi appartenenti alle famiglie di Fabaceae, Cistaceae, Convolvulaceae, Malvaceae, Rhamnaceae sono semi duri che possiedono un tegumento seminale impermeabile, sono fisicamente dormienti e germinano in risposta al calore. I semi appartenenti alle famiglie di Poaceae, Asphodelaceae, Lamiaceae, Ericaceae, Rutaceae, Asteraceae, Proteaceae, Euphorbiaceae, Restionaceae, Primulaceae, Rosaceae sono semi che possiedono un tegumento seminale permeabile, sono fisiologicamente o morfologicamente dormienti e germinano in risposta al fumo. (Hodges *et al.*, 2021; Moreira *et al.*, 2018; Pausas *et al.*, 2022).

Le specie che presentano semi duri in dormienza fisica non sono in grado di rispondere al fumo proprio per la presenza di un tegumento impermeabile del seme. Un effetto positivo sulla germinazione svolto dal fumo si potrebbe

idealmente osservare qualora il seme venga prima trattato con shock termico o con scarificazione che rompe il tegumento impermeabile del seme. Le specie con semi permeabili in dormienza fisiologica in molti casi sono in grado di rispondere al fumo e al calore ma la risposta è spesso variabile perché è influenzata anche da altri fattori quali luce, post-maturazione del seme, variabilità interspecifica (Moreira *et al.*, 2018).

La sindrome di dormienza di un seme determina la capacità di germinare in risposta a specifici segnali di fuoco: specie in dormienza fisica con semi duri richiedono necessariamente uno shock termico per la rottura della dormienza e l'inizio della germinazione, specie in dormienza fisiologica possono invece rispondere sia al calore sia al fumo per la presenza di un tegumento permeabile. Le differenze nel modo in cui le specie rispondono ai vari segnali di fuoco sono dunque legate alla permeabilità o all'impermeabilità del tegumento del seme che dipende a sua volta dalla classe di dormienza a cui appartiene il seme (Hodges *et al.*, 2021).

In molte specie di Rutaceae con semi fisiologicamente dormienti si è osservata la massima risposta di germinazione in seguito al trattamento con fumo come unico segnale e al trattamento combinato con fumo e shock termico. Ciò dimostra ulteriormente la forte relazione presente tra la dormienza fisiologica e il fumo come segnale di fuoco che induce la germinazione (Mackenzie *et al.*, 2016).

Riguardo la distribuzione della germinazione stimolata dal fuoco nelle specie vegetali, su 586 specie studiate si osserva che il 42% delle specie ha una germinazione stimolata dal fumo o dal calore, il 49% delle specie non risponde né al calore né al fumo, il 9% delle specie ha una germinazione che viene inibita dal fumo o dal calore (Pausas *et al.*, 2022). Si può pertanto considerare diffusa la germinazione stimolata dal calore o dal fumo o da entrambi questi fattori.

4.1 Sopravvivenza dei semi agli incendi

I semi immagazzinati nelle riserve di semi del suolo devono essere in grado di sopravvivere alle alte temperature generate da un incendio per poter poi rilevare i segnali prodotti dal fuoco e germinare. La tolleranza dei semi al calore è specie-specifica ed è influenzata da tratti fisici, fisiologici e morfologici del seme (Tangney *et al.*, 2019).

La resistenza dei semi alle alte temperature è influenzata dal contenuto di umidità del seme: semi con un contenuto di umidità più elevato hanno una temperatura letale più bassa rispetto ai semi con un contenuto di umidità ridotto che tollerano una soglia di temperatura più elevata.

I semi duri in dormienza fisica con un tegumento impermeabile all'acqua possiedono un basso livello di umidità all'interno del seme per cui sopravvivono a temperature più elevate rispetto ai semi dotati di un tegumento permeabile in dormienza fisiologica (Tangney *et al.*, 2019).

Quando si verifica un incendio, i semi con un maggior contenuto di umidità sono più sensibili alle alte temperature e non sopravvivono alle temperature elevate dell'incendio: questo può essere dovuto al riscaldamento dell'acqua contenuta nei semi che danneggia il macchinario cellulare. La resistenza dei semi alle alte temperature è influenzata anche dalla forma e dalla dimensione del seme (Tangney *et al.*, 2019).

I semi possono essere protetti dall'impatto della temperatura durante un incendio mediante sepoltura dei semi nel suolo, poiché in questo ambiente la temperatura diminuisce rapidamente all'aumentare della profondità. I semi devono essere sepolti ad una profondità tale da essere protetti dal calore sprigionato dall'incendio e successivamente essere in grado sia di rispondere ai segnali di fuoco che di far emergere la piantina. Se i semi vengono sepolti a profondità troppo elevate nel suolo essi non sono in grado di far emergere la nuova piantina in superficie (Tangney *et al.*, 2020).

La dimensione dei semi correla con la profondità massima a cui i semi possono essere sepolti nel terreno: semi più grandi sono in grado di emergere da profondità maggiori perché possiedono una riserva di energia maggiore disponibile che può essere utilizzata per far emergere la piantina in superficie. Semi che si collocano a profondità maggiori generalmente hanno una soglia di temperatura letale più bassa mentre semi che si collocano a profondità minori generalmente hanno una soglia di temperatura letale più alta (Tangney *et al.*, 2020).

La maggior parte dei semi che germinano in risposta ai segnali di fuoco si collocano appena sotto la superficie del suolo, l'abbondanza dei semi diminuisce gradualmente all'aumentare della profondità dalla superficie del suolo fino ad essere trascurabile ad una profondità di 8 cm. La profondità a cui si collocano i semi di varie specie è funzione, oltre che delle caratteristiche del seme quali forma e dimensione, anche delle proprietà e dei parametri del suolo che influiscono nel trasferimento del calore (Pausas *et al.*, 2022).

La diversità delle temperature del suolo raggiunte in diverse aree dell'incendio permette una eterogeneità di distribuzione dei siti ottimali per la germinazione dei semi e la crescita delle piantine di diverse specie in base alla loro strategia di risposta agli incendi (Tangney *et al.*, 2020).

La dispersione e la sepoltura dei semi dormienti può essere effettuata dalle formiche. La mirmecoria è il fenomeno per cui i semi dormienti che possiedono un elaiosoma attraggono le formiche che fungono da agente dispersore dei semi

disperdendoli a breve distanza senza danneggiarli e seppellendoli nei loro nidi ad una profondità adeguata alla germinazione. In questo modo i semi vengono isolati da fuochi intensi e portati ad una profondità in cui il calore e la concentrazione di fumo permettono l'interruzione della dormienza stimolando la germinazione. Si è osservata una forte correlazione tra specie collocate in habitat inclini al fuoco e presenza di elaiosomi. Ad esempio, le specie del genere *Acacia* che possiedono una dormienza rilasciata dal fuoco e che si collocano in ambienti soggetti al fuoco possiedono elaiosomi mentre le specie che si collocano in ambienti non soggetti al fuoco non possiedono elaiosomi (Pausas *et al.*, 2022).

4.2 Germinazione dei semi stimolata dal calore

I semi duri in dormienza fisica richiedono il calore sprigionato da un incendio per raggiungere la percentuale massima di germinazione. L'incendio è un avvenimento irregolare in grado di selezionare semi altamente impermeabili con massima longevità e con requisiti di elevata temperatura richiesta per la massima germinazione (Lamont *et al.*, 2019, a).

Le caratteristiche del tegumento del seme, il tipo di apertura che si forma nel tegumento del seme in seguito a shock termico, le dimensioni del seme, l'età del seme e il clima (livello di umidità) influenzano la quantità di calore necessaria per rompere la dormienza del seme e iniziare la germinazione (Pausas *et al.*, 2022).

Le alte temperature agiscono come agente di rottura del tegumento seminale, la frattura meccanica agisce sullo strato a palizzata di macrosclereidi con pareti cellulari fortemente lignificate. Ciò rende il tegumento seminale permeabile all'acqua, viene interrotta la dormienza fisica e l'imbibizione del seme determina l'inizio della germinazione del seme (Aguayo – Villalba *et al.*, 2021).

Uno studio con il quale sono stati sottoposti a diverse temperature i semi immagazzinati nel terreno appartenenti a 7 specie della famiglia delle Proteaceae ha evidenziato che la germinazione di controllo condotta a 20°C era del 16,6%, mentre raddoppiava in condizioni di temperature alternate di 40°C e 20°C che simulavano le temperature estive nelle lacune di vegetazione, raggiungendo il 73,7% in condizioni di temperature di 80°C per venti minuti che simulavano gli effetti del fuoco (Lamont *et al.*, 2019, a).

Le specie appartenenti alle famiglie Cistaceae e Fabaceae presentano semi duri con dormienza fisica che presentano una germinazione indotta dallo shock termico, che aumenta all'aumentare della temperatura. Le specie appartenenti alle famiglie Poaceae, Asteraceae e Lamiaceae possiedono semi privi di dormienza fisica presentanti una germinazione indotta dallo shock termico, il cui effetto diminuisce all'aumentare della temperatura. Queste famiglie sono presenti nella flora del bacino del Mediterraneo (Kazancı *et al.*, 2019).

4.3 Germinazione dei semi stimolata dal fumo

La germinazione dei semi stimolata dal fumo è un tratto complesso che coinvolge diversi composti chimici e che è diffuso in molte specie vegetali. Essa è stata osservata in quattro dei cinque ecosistemi con clima mediterraneo presenti nel mondo. I primi studi che hanno mostrato una germinazione indotta dal fumo sono stati compiuti nel 1977 nella pianta annuale *Emmenanthe penduliflora* e hanno dimostrato che alcuni composti chimici contenuti nel legno carbonizzato stimolavano la germinazione. Studi successivi hanno mostrato l'effetto di prodotti della combustione presenti nel fumo o nel legno carbonizzato sulla germinazione in specie distribuite negli ecosistemi di tipo mediterraneo in California, nel Sud Africa, in Australia e nel Bacino del Mediterraneo (Keeley *et al.*, 2018).

I semi della specie annuale *Emmenanthe penduliflora* che cresce nel chaparral californiano, trattati con biossido di azoto presente nel fumo, hanno risposto con un livello massimo di germinazione. Questo esperimento ha dimostrato che il biossido di azoto è un agente stimolante la germinazione. La stessa specie successivamente trattata con il fumo a cui erano stati rimossi gli ossidi di azoto e sottoposta ad incendi di intensità non sufficiente a generare ossidi di azoto ha prodotto semi in grado di germinare anche in assenza dell'ossido di azoto. Anche molte altre specie vegetali che germinano in seguito agli incendi non rispondono al trattamento con ossido di azoto e questo dimostra che altre sostanze chimiche presenti nel fumo stimolano la germinazione (Keeley *et al.*, 2018).

Negli anni successivi sono stati scoperti composti chimici detti karrikins prodotti dalla degradazione della cellulosa in seguito ad un incendio in grado di stimolare e di favorire la germinazione di molte specie (Keeley *et al.*, 2018). I karrikins sono forti segnali chimici che inducono la germinazione dei semi contenuti nel suolo (Fig. 5). Essi si legano alla proteina recettore α - β -idrolasi o KAI2 che trasmette il segnale alla proteina MAX2, si forma una proteina attiva che degrada degli inibitori della crescita e idrolizza i legami presenti nelle riserve glucidiche, lipidiche e proteiche per produrre molecole di dimensioni minori che vengono metabolizzate per produrre energia e avviare la germinazione (Fig. 4) (Kochanek *et al.*, 2016; Lamont *et al.*, 2019, a).

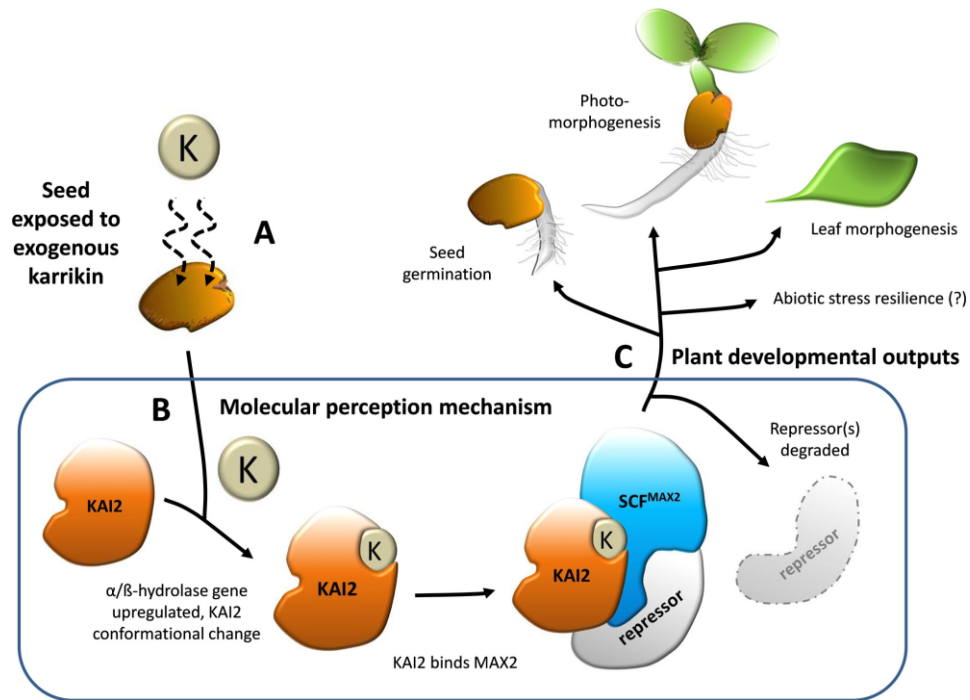


Figura 4 : Trasduzione del segnale karrikins nelle piante (Kochanek *et al.*, 2016)

Il metodo utilizzato per isolare e caratterizzare un composto attivo che ha un ruolo nella stimolazione della germinazione prevede di separare i composti presenti nella materia organica carbonizzata mediante una cromatografia liquida, testare ogni frazione ottenuta per identificare una possibile attività sulla germinazione, selezionare le frazioni attive e sottoporle ad un ulteriore frazionamento e ad un saggio biologico per isolare il composto attivo. Questo metodo è stato utilizzato per scoprire i karrikins (Flematti *et al.*, 2015).

I karrikins contengono un lattone noto come butenolide fuso con un anello di pirano. La reazione chimica che porta alla loro formazione non è nota con precisione. Possono persistere per lungo tempo nel terreno ma sono instabili a temperature molto elevate e alla componente ultravioletta della luce per cui sono sensibili alla luce naturale del sole, possono essere dilavati dalla pioggia o in terreni sabbiosi per cui la loro concentrazione nel terreno può diminuire in maniera importante nel tempo (Flematti *et al.*, 2015).

I karrikins, oltre ad avere un effetto positivo sulla germinazione, stimolano la crescita di piantine di diverse specie in ambienti post-incendio e sono coinvolti nella crescita precoce che avviene dopo la germinazione stimolata dal fumo (Çatav *et al.*, 2018). KAR1 è il primo karrikins che è stato scoperto ed è il più abbondante nel fumo e il più attivo sulla germinazione dei semi (Flematti *et al.*, 2015).

Sono state scoperte anche altre classi di composti che stimolano la germinazione come le cianidrine. Esse sono una classe di composti che contengono azoto e per

idrolisi liberano piccole quantità di cianuro che stimola la germinazione; un esempio di cianidrina è il gliceronitrile. La germinazione dei semi di alcune specie vegetali non risponde ai karrikins ma alle cianidrine (Flematti *et al.*, 2015).



Figura 5 : Un habitat colpito da un incendio libera karrikins nel fumo (A). I karrikins sono presenti nella superficie del suolo (B). I karrikins hanno stimolato la germinazione dei semi immagazzinati nel suolo e la crescita di una specie vegetale, *Anthocercis littorea* (C) (Flematti *et al.*, 2015).

5. Germinazione stimolata dal fuoco nel Bacino del Mediterraneo

Il bacino del Mediterraneo è sempre stato soggetto ad incendi naturali o antropici. Le comunità vegetali del bacino del Mediterraneo sono soggette al fuoco e hanno sviluppato dei tratti e delle strategie per riuscire a sopravvivere agli incendi ricorrenti. Alcune specie sono in grado di rigenerarsi dopo un incendio mediante resprouting, altre specie possiedono semi immagazzinati nel suolo che germinano in seguito all'incendio, altre specie, definite serotiniche, possiedono semi immagazzinati in strutture di sostegno sulla chioma degli alberi. Nel bacino del Mediterraneo il fuoco ha modellato le comunità vegetali presenti, favorendo l'acquisizione di strategie di risposta al fuoco tra le piante (Moreira *et al.*, 2018).

La sindrome di dormienza più comune negli ecosistemi di tipo mediterraneo è la dormienza fisiologica e la temperatura è uno dei principali fattori che regola la germinazione dei semi fisiologicamente dormienti nel bacino del Mediterraneo in quanto questi semi richiedono particolari temperature di incubazione per la germinazione, indipendentemente dai segnali di fuoco. In questa regione sono presenti anche molte specie con germinazione stimolata dal fumo o germinazione strettamente dipendente dal fumo (Moreira *et al.*, 2018).

In un esperimento condotto da Çatav *et al.* (2018) sulla flora del bacino del Mediterraneo, è stata studiata la germinazione di 37 specie vegetali in risposta al trattamento con varie sostanze presenti nel fumo. Dai risultati si è osservato che nelle varie specie è presente una diversa sensibilità ai composti contenuti nel fumo. Sono presenti molti composti che stimolano la germinazione ma sono presenti anche dei composti che inibiscono la germinazione e mantengono lo stato di dormienza. Tra i composti con effetti positivi sulla germinazione

identifichiamo karrikins, cianidrine tra le quali mandelonitrile, nitrato di potassio, biossido di azoto. I composti con effetti stimolatori o inibitori sulla germinazione possono essere presenti in concentrazioni differenti e variabili nel suolo e questo rende difficile valutare gli effetti positivi o negativi sulla germinazione in campo (Çatav *et al.*, 2018).

Il trattamento combinato di mandelonitrile MAN appartenente alle cianidrine e KAR1 appartenente ai karrikins si è dimostrato essere il trattamento più efficace per stimolare la germinazione dei semi. Questi due composti hanno un effetto sinergico positivo per cui quando sono presenti assieme nell'ambiente post-incendio stimolano la germinazione in percentuali superiori rispetto ai loro effetti singoli (Çatav *et al.*, 2018).

In uno studio condotto da Aguayo-Villalba *et al.* (2021) su due specie appartenenti alla famiglia delle Cistaceae, *Cistus ladanifer* e *Cistus salvifolius*, è stato valutato l'effetto del fuoco sulla vitalità e sulla germinazione dei semi. Il genere *Cistus* comprende arbusti sempreverdi appartenenti alle comunità vegetali del bacino del Mediterraneo. Queste specie svolgono un ruolo rilevante nella ricolonizzazione delle aree incendiate in quanto sono tipiche piante pioniere post-incendio con semi in dormienza fisica immagazzinati nel suolo.

I semi di queste due specie sono stati sottoposti a trattamenti di shock termico che simulavano condizioni naturali di incendio con vari livelli di intensità caratteristici degli ecosistemi mediterranei. Aguayo-Villalba *et al.* (2021) hanno evidenziato che i semi hanno tollerato l'esposizione a temperature fino ad una specifica soglia oltre la quale era presente una drastica riduzione della vitalità dei semi. In particolare, l'intervallo di tolleranza per la temperatura è specie-specifico e temperature estreme sono associate a letalità dei semi. I semi hanno dimostrato resistenza ad intensità moderate di calore. La percentuale di germinazione per entrambe le specie è aumentata con trattamenti termici di 100-125°C per 1 minuto e 75-100°C per 5 minuti rispettivamente per *C. ladanifer* e *C. salvifolius*, raggiungendo una percentuale di germinazione del 92-95% in *C. salvifolius* e del 64-68% in *C. ladanifer* rispetto alle percentuali di germinazione dei semi non trattati pari a 10% in *C. ladanifer* e 0% in *C. salvifolius*, dimostrando che entrambe le specie esibiscono una germinazione stimolata dal calore. Una maggiore flessibilità di risposta al fuoco è stata osservata in *C. salvifolius*, specie che risponde ad un ampio range di temperature, e ciò fornisce alla specie un vantaggio adattativo in quanto il fuoco è un fattore estremamente variabile ed eterogeneo che produce una ampia varietà di carichi termici. Poiché la germinazione di *C. ladanifer* è iniziata precocemente ed è stata più rapida rispetto alla germinazione di *C. salvifolius*, *C. ladanifer* si conferma una specie molto competitiva nella colonizzazione delle aree soggette ad incendio, definita come pirofita.

Il calore influenza la germinazione di molte specie mediterranee a seme duro appartenenti alla famiglia delle Cistaceae. I semi di *Cistus albidus* (Fig. 2C) possono germinare anche in assenza di shock termico nonostante siano considerati una specie incline al fuoco, tuttavia quando i semi di questa specie vengono trattati con shock termico presentano una percentuale di germinazione superiore rispetto ai semi non trattati. Questo trend si osserva anche in altre specie appartenenti alla famiglia delle Cistaceae (Saura-Mas *et al.*, 2020).

In uno studio condotto da Tavşanoğlu *et al.* (2017) su una specie vegetale annuale rara del bacino del Mediterraneo, *Chaenorhinum rubrifolium*, è stata testata la risposta di germinazione a vari trattamenti in condizioni di luce e di buio. Anche se i semi di *C. rubrifolium* sono dormienti, non è stato possibile interrompere la dormienza dei semi con shock termico o scarificazione per cui non si tratta di dormienza fisica ma probabilmente di dormienza fisiologica. Questi semi sono stati sottoposti a combinazioni differenti di trattamento con sostanze chimiche rilasciate durante gli incendi e shock termico in condizioni di luce o di buio. Dai risultati si evidenzia che nessuno dei trattamenti applicati ha mostrato un aumento significativo di germinazione dei semi in condizioni di oscurità mentre la combinazione di molti trattamenti condizioni di luce ha avuto un effetto sinergico positivo sulla germinazione (Tab. 1).

La luce è un fattore importante nella germinazione delle piante. In *C. rubrifolium*, la luce interagisce con le sostanze chimiche contenute nel fumo e con il calore sprigionato dall'incendio stimolando la germinazione dei semi (Tab. 1). Gli incendi creano delle lacune nella vegetazione che consentono l'ingresso della luce e la germinazione delle specie dipendenti dalla luce che non tollerano l'ombra (Tavşanoğlu *et al.*, 2017).

Tabella 1 : Effetti sulla germinazione derivanti da trattamenti combinati di vari fattori sulla specie annuale rara del bacino del Mediterraneo, *Chaenorhinum rubrifolium* (Tavşanoğlu *et al.*, 2017).

Treatment combinations	χ^2	P	Effect
Smoke (1:1) + light	1.9	>0.05	No
Smoke (1:10) + light	24.8	<0.0001	Positive synergetic
Smoke (1:10) + heat shock (80°C)	12.3	<0.001	Positive synergetic
Smoke (1:10) + heat shock (100°C)	14.5	<0.001	Positive synergetic
Smoke (1:10) + heat shock (120°C)	~0	>0.05	No
Nitrate + light	9.6	<0.01	Positive synergetic
MAN + light	19.8	<0.0001	Positive synergetic
KAR ₁ + light	53.4	<0.0001	Positive synergetic
(KAR ₁ + MAN) + light	69.7	<0.0001	Positive synergetic
(KAR ₁ + MAN) under light (<i>vs</i> KAR ₁)	4.3	0.04	
(<i>vs</i> MAN)	42.7	<0.0001	Positive additive

In generale molti segnali quando sono stati combinati tra loro hanno avuto effetti sinergici o additivi positivi sulla germinazione. La combinazione di trattamento con KAR1 e MAN ha mostrato il massimo incremento di germinazione soprattutto in condizioni di luce (Tab. 1). L'interazione tra vari

segnali ambientali come luce e fumo può essere molto complessa e può avere un effetto differente anche in relazione all'habitat in cui vive una specie (*Tavşanoğlu et al.*, 2017).

Molto spesso negli studi ecologici vengono considerati in maniera distinta i fattori calore e fumo derivanti da un incendio e il loro impatto sulla vegetazione. In un incendio i semi sono sottoposti in contemporanea sia al calore che al fumo per cui lo studio di questi fattori combinati sui semi ha una maggiore rilevanza ecologica (*Hodges et al.*, 2021). Le specie con dormienza fisiologica possono rispondere sia al fumo sia al calore e la loro germinazione può essere promossa, rallentata o inibita dall'interazione tra fumo e calore (*Moreira et al.*, 2018). La combinazione di fumo e calore aumenta la velocità di germinazione e la percentuale di germinazione dei semi nelle specie con semi permeabili all'acqua fisiologicamente dormienti (*Hodges et al.*, 2021).

Gli ecosistemi sono spesso soggetti a disturbi multipli, ad esempio gli ecosistemi mediterranei sono soggetti al fuoco e alla siccità estrema. Questi eventi di disturbo possono avere un effetto sinergico o antagonista influenzando le capacità di rigenerazione degli ecosistemi e causando una variazione nella struttura e nella dinamica della comunità vegetale. Negli ecosistemi di tipo mediterraneo si osserva che l'effetto cumulativo di incendi moderati e siccità possono generare paesaggi altamente eterogenei in cui coesistono diverse strategie di rigenerazione (*Batllori et al.*, 2017).

5.1 Limiti nell'approccio allo studio

Gli studi condotti sulla flora del bacino del Mediterraneo hanno prestato maggiore attenzione al ruolo dello shock termico sulla germinazione mentre il fumo è stato considerato un fattore secondario con un ruolo limitato nella stimolazione della germinazione che non ha permesso uno studio completo ed esaustivo degli effetti del fumo sulla flora del bacino del Mediterraneo (*Moreira et al.*, 2018).

Un ulteriore limite negli studi sulla germinazione stimolata dal fuoco nel bacino del Mediterraneo riguarda la selezione delle specie oggetto di studio. Sono stati infatti condotti pochi studi su specie erbacee annuali che rappresentano una componente importante delle comunità vegetali post-incendio e che mostrano una germinazione stimolata da fumo in altre regioni a clima mediterraneo (*Çatav et al.*, 2018; *Moreira et al.*, 2018).

Il ruolo di alcune sostanze chimiche contenute nel fumo quali karrikins e cianidrine sulla germinazione dei semi di specie native non è stato studiato nel bacino del Mediterraneo mentre è stato studiato in altri ecosistemi di tipo mediterraneo (*Tavşanoğlu et al.*, 2017).

L'effetto combinato derivante da shock termico e fumo sulla vegetazione è stato meno valutato rispetto agli effetti individuali di questi segnali. È importante considerare le possibili interazioni tra i segnali di incendio e i segnali ambientali quali luce, temperatura e umidità. In campo si può osservare la coesistenza di vari fattori che spesso vengono studiati indipendentemente in laboratorio, per cui l'effetto derivante dalla possibile interazione sinergica o antagonista dei vari fattori non viene considerato (Mackenzie *et al.*, 2016).

È importante considerare che alcune specie possono germinare in condizioni di laboratorio in presenza di luce mentre in campo queste specie possono avere semi sepolti ad una certa profondità nel suolo per cui la germinazione può essere inibita dall'oscurità. Negli esperimenti di laboratorio è importante sottoporre i semi a diversi regimi di luce quali piena luce, piena oscurità, alternanza luce-oscurità e considerare la disponibilità di luce di cui i semi dispongono in campo (Moreira *et al.*, 2018).

5.2 Previsioni future

Si prevede in futuro un aumento della frequenza e dell'intensità degli incendi causato dai cambiamenti climatici. L'azione del fuoco durante gli incendi comporta una serie di cambiamenti nelle condizioni dell'habitat che favoriscono il reclutamento e la rigenerazione di specifiche specie vegetali tra un evento di incendio e il successivo. Cambiamenti nella frequenza o nell'intensità degli incendi possono avere dunque un forte impatto nella rigenerazione post-incendio e nella composizione delle comunità vegetali di ecosistemi soggetti ad incendi (Aguayo – Villalba *et al.*, 2021; Mackenzie *et al.*, 2016).

I cambiamenti climatici hanno un impatto sulle temperature ambientali e sull'umidità del suolo, parametri fondamentali nel determinare la sopravvivenza dei semi agli eventi di incendio e il rilascio della dormienza dei semi con inizio della germinazione, per cui si predice un'alterazione dei modelli di emergenza delle piantine dalle riserve di semi del suolo. Questo impatto dei cambiamenti climatici sull'entità di reclutamento delle piantine si verificherà probabilmente in tutti gli ecosistemi inclini al fuoco presenti nel nostro pianeta (Mackenzie *et al.*, 2016).

Comprendere i modelli di distribuzione della dormienza dei semi nelle regioni climatiche permette di prevedere come i cambiamenti climatici mediante alterazione della stagionalità e della frequenza degli incendi possano influenzare le popolazioni vegetali (Collette *et al.*, 2021).

Gli ecosistemi di tipo mediterraneo come il bacino del Mediterraneo sono particolarmente sensibili ai cambiamenti climatici che possono indurre un

incremento degli incendi o degli eventi di siccità estrema. In particolare, l'interazione tra incendi e siccità tende a favorire l'espansione degli arbusti (Batllori *et al.*, 2017). È stato evidenziato che gli aumenti in ricorrenza ed intensità degli incendi favoriscono una transizione da ecosistemi dominati da alberi ad ecosistemi dominati da arbusti (Fernandez-García *et al.*, 2020).

6. Conclusioni

Le specie vegetali distribuite in ambienti soggetti ad incendi hanno sviluppato sin dai tempi antichi delle strategie per sopravvivere a questo evento di disturbo quali la dormienza dei semi, la tolleranza al calore, la presenza di tratti adattati al fuoco e hanno evoluto dei meccanismi per il rilascio della dormienza innescata da segnali di fuoco quali calore e fumo. Comprendere questi meccanismi che si sono evoluti nelle varie specie appartenenti ad un habitat permette di tutelare la biodiversità dell'habitat stesso. Per preservare e conservare la biodiversità bisogna conoscere le risposte specie-specifiche al fuoco mediante studi mirati a comprendere le risposte specifiche di singole specie ai fattori fumo, calore e alla combinazione di questi due fattori (Hodges *et al.*, 2021).

Gli effetti sinergici e/o inibitori dei composti chimici rilasciati durante un incendio sono fondamentali nel determinare il reclutamento delle specie e l'ecologia della germinazione nel bacino del Mediterraneo (Çatav *et al.*, 2018).

In contrasto con un'opinione diffusa del fuoco come evento distruttivo piuttosto che come forza ringiovanente presente in natura (Lamont *et al.*, 2017), si evidenzia il ruolo del fuoco come fattore di disturbo che promuove il mantenimento della biodiversità. Il fuoco riduce la biomassa delle specie dominanti in una specifica area riducendo la competizione, modifica l'ambiente rendendolo adatto alla crescita delle plantule e fornisce le caratteristiche chimico-fisiche necessarie per incrementare la germinazione dei semi (Hodges *et al.*, 2021).

7. Bibliografia

-Aguayo-Villalba A.A., Álvarez-Gómez C.M., Aisa-Ahmed M., Barroso-Rodríguez L.M., Camacho-López S., Cocero-Ramírez A., Sánchez-Romero C. (2021). Effect of fire on viability and germination behaviour of *Cistus ladanifer* and *Cistus salvifolius* seeds. *Folia Geobot* 56, 215–225.
<https://doi.org/10.1007/s12224-022-09405-2>

-Baskin J.M., Baskin C.C (2021). The great diversity in kinds of seed dormancy: a revision of the Nikolaeva–Baskin classification system for primary seed dormancy. *Seed Science Research* 31, 249-277.
<https://doi.org/10.1017/S096025852100026X>

-Batllori E., De Cáceres M., Brotons L., Ackerly D.D., Moritz M.A., Lloret F. (2017). Cumulative effects of fire and drought in Mediterranean ecosystems. *Ecosphere* 8(8). doi : 10.1002/ecs2.1906

-Çatav S.S., Küçükakyüz K., Tavşanoğlu C., Pausas J.G. (2018). Effect of fire-derived chemicals on germination and seedling growth in Mediterranean plant species. *Basic and Applied Ecology* 30, 65–75.
<https://doi.org/10.1016/j.baae.2018.05.005>

-Collette J.C., Ooi M.K.J. (2021). Distribution of seed dormancy classes across a fire-prone continent: effects of rainfall seasonality and temperature. *Annals of Botany* 127, 613-620.
doi: 10.1093/aob/mcaa203

-Fernandez-García V., Marcos E., Fulé P.Z., Reyes O., Santana V.M., Calvo L. (2020). Fire regimes shape diversity and traits of vegetation under different climatic conditions. *Science of the Total Environment* 716, 137-137.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.137137>

-Flematti G.R., Dixon K.W., Smith S.M. (2015). What are karrikins and how were they ‘discovered’ by plants? *BMC Biology* 13, 108. doi : 10.1186/s12915-015-0219-0

-He T., Lamont B.B., Pausas J.G. (2019). Fire as a key driver of Earth’s biodiversity. *Biological reviews* 94, 1983-2010. doi : 10.1111/brv.12544

-Hodges J.A., Price J.N., Nicotra A.B., Neeman T., Guja L.K. (2021). Smoke and heat accelerate and increase germination in fire-prone temperate grassy ecosystems. *Ecosphere* 12(12).
doi : 10.1002/ecs2.3851

- Kazancı D.D., Tavşanoğlu C. (2019). Heat shock-stimulated germination in Mediterranean Basin plants in relation to growth form, dormancy type and distributional range. *Folia Geobot* 54, 85-98.
<https://doi.org/10.1007/s12224-019-09349-0>
- Keeley J.E., Pausas J.G. (2018). Evolution of 'smoke' induced seed germination in pyroendemic plants. *South African Journal of Botany* 115, 251–255.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.sajb.2016.07.012>
- Kochanek J., Long R.L., Lisle A.T., Flematti G.R. (2016). Karrikins Identified in Biochars Indicate Post-Fire Chemical Cues Can Influence Community Diversity and Plant Development. *PLoS ONE* 11(8). doi :10.1371/journal.pone.0161234
- Lamont B.B., He T. (2017). Prerequisite for the Evolution of Fire-Adapted Traits. *Trends in Plant Science* 22(4). <http://dx.doi.org/10.1016/j.tplants.2016.11.004>
- Lamont B. B., He T., Yan Z. (2019), a. Evolutionary history of fire-stimulated resprouting, flowering, seed release and germination. *Biological reviews* 94, 903-928. doi : 10.1111/brv.12483
- Lamont B.B., He T., Yan Z. (2019), b. Fire as a pre-emptive evolutionary trigger among seed plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 36, 13-23. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2018.12.001>
- Mackenzie B.D.E., Auld T.D., Keith D.A., Hui F.K.C., Ooi M.K.J. (2016). The Effect of Seasonal Ambient Temperatures on Fire-Stimulated Germination of Species with Physiological Dormancy: A Case Study Using *Boronia* (Rutaceae). *PLoS ONE* 11(5). doi : 10.1371/journal.pone.0156142
- Moreira B., Pausas J.G. (2018). Shedding light through the smoke on the germination of Mediterranean Basin flora. *South African Journal of Botany* 115, 244–250.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.sajb.2016.10.008>
- Moro A.V.I. , Bravo S.J., Abdala N.R., Borghetti F., Chaib A.M., Galetto L. (2021). Heat shock effects on germination and seed survival of five woody species from the Chaco region. *Flora* 275, 151751.
<https://doi.org/10.1016/j.flora.2020.151751>
- Pausas J.G. , Keeley J.E. (2014). Evolutionary ecology of resprouting and seeding in fire-prone ecosystems. *New Phytologist* 204, 55-65. doi : 10.1111/nph.12921
- Pausas J.G., Lamont B.B. (2022). Fire-released seed dormancy – a global synthesis. *Biological reviews*, 000-000. doi : 10.1111/brv.12855

-Saura-Mas S., Saperas A., Lloret F. (2020). Climatic and fire determinants of early life-history stages in the Mediterranean shrub *Cistus albidus*. *Journal of Plant Ecology* 13, 3–11.

<https://doi.org/10.1093/jpe/rtz040>

-Tangney R., Merritt D.J., Fontaine J.B., Miller B.P. (2019). Seed moisture content as a primary trait regulating the lethal temperature thresholds of seeds. *Journal of Ecology* 107, 1093-1105.

doi : 10.1111/1365-2745.13095

-Tangney R., Merritt D.J., Callow J.N., Fontaine J.B., Miller B.P. (2020). Seed traits determine species' responses to fire under varying soil heating scenarios.

Functional Ecology 34, 1967-1978.

doi : 10.1111/1365-2435.13623

-Tavşanoğlu C., Ergan G., Çatav Ş.S., Zare G., Küçükakyüz K., Özüdoğru B. (2017). Multiple fire-related cues stimulate germination in *Chaenorhinum rubrifolium* (Plantaginaceae), a rare annual in the Mediterranean Basin. *Seed Science Research* 27, 26-38. doi : 10.1017/S0960258516000283