

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS**

**Instituto de Ciências Biológicas**

**Programa de pós-graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre**

Walisson Kenedy Siqueira

**FATORES QUE INFLUENCIAM A GERMINAÇÃO DE SEMENTES PODEM  
MODULAR A DISTRIBUIÇÃO DE PLANTAS EM ECOSISTEMAS MONTANOS**

**Belo Horizonte**

**2022**

Walisson Kenedy Siqueira

FATORES QUE INFLUENCIAM A GERMINAÇÃO DE SEMENTES PODEM MODULAR A  
DISTRIBUIÇÃO DE PLANTAS EM ECOSISTEMAS MONTANOS

Tese de Doutorado apresentada ao Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre.

Orientador: Geraldo Wilson Fernandes

Belo Horizonte

2022

043

Siqueira, Walisson Kenedy.

Fatores que influenciam a germinação de sementes podem modular a distribuição de plantas em ecossistemas montanos [manuscrito] / Walisson Kenedy Siqueira. – 2022.

154 f. : il. ; 29,5 cm.

Orientador: Geraldo Wilson Fernandes.

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia Conservação e Manejo da Vida Silvestre.

1. Ecologia. 2. Sementes. 3. Germinação. 4. Metanálise. I. Fernandes, Geraldo Wilson. II. Universidade Federal de Minas Gerais. Instituto de Ciências Biológicas. III. Título.

CDU: 502.7



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, CONSERVAÇÃO E MANEJO DA VIDA SILVESTRE

### Ata da Defesa de Tese



Nº 216

Entrada: 2018/1

### Walisson Kenedy Siqueira

No dia 30 de novembro de 2022, às 14:00 horas, por vídeo conferência, teve lugar a defesa de tese de doutorado no Programa de Pós- Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre, de autoria do(a) doutorando(a) Walisson Kenedy Siqueira, orientando(a) do Professor Geraldo Wilson Fernandes, intitulado: **“Fatores que influenciam a germinação de sementes podem modular a distribuição de plantas em ecossistemas montanos”**. Abrindo a sessão, o(a) Presidente(a) da Comissão, Doutor(a) Milton Barbosa da Silva Júnior , após dar a conhecer aos presentes o teor das normas regulamentares do trabalho final, passou a palavra para o(a) candidato(a) para apresentação de seu trabalho. Estiveram presentes a Banca Examinadora composta pelos Doutores: Fabian Borghetti (UNB), Islaine Franciely Pinheiro de Azevedo (UNIMONTES), Newton Pimentel de Ulhôa Barbosa (UFMG), Bruno Moreira (Universitat de València) e demais convidados. Seguiu-se a arguição pelos examinadores, com a respectiva defesa do(a) candidato(a). Após a arguição, apenas os senhores examinadores permaneceram no recinto para avaliação e deliberação acerca do resultado final, sendo a decisão da banca pela:

Aprovação da tese, com eventuais correções mínimas e entrega de versão final pelo orientador diretamente à Secretaria do Programa, no prazo máximo de 30 dias;

Reprovação da tese - (marcar se é a primeira ou segunda reprovação):  \*primeira reprovação  segunda reprovação

\*Conforme o disposto no Artigo 80 da Resolução Complementar do CEPE/UFMG Nº 02/2017, de 04 de julho de 2017, caso seja a primeira reprovação, poderá ser concedido, a critério do Colegiado de Curso, um prazo para a realização de nova defesa de tese.

Nada mais havendo a tratar, o Presidente da Comissão encerrou a reunião e lavrou a presente ata, que será assinada por todos os membros participantes da Comissão Examinadora.

A banca indica esta tese aos Prêmios CAPES e UFMG de teses?  SIM  NÃO

Belo Horizonte, 30 de novembro de 2022.

Assinaturas dos Membros da Banca Examinadora



---

Documento assinado eletronicamente por **Milton Barbosa da Silva Junior, Usuário Externo**, em 29/12/2022, às 11:21, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#)

---



Documento assinado eletronicamente por **Bruno Ricardo Jesus Moreira, Usuário Externo**, em 30/12/2022, às 11:21, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#)

---



Documento assinado eletronicamente por **Newton Pimentel de Ulhoa Barbosa, Professor Magistério Superior-Substituto**, em 10/01/2023, às 13:38, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).

---



Documento assinado eletronicamente por **Fabian Borghetti, Usuário Externo**, em 13/01/2023, às 15:03, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).

---



Documento assinado eletronicamente por **Islaine Franciely Pinheiro de Azevedo, Usuário Externo**, em 23/01/2023, às 18:27, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).

---



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site [https://sei.ufmg.br/sei/controlador\\_externo.php?acao=documento\\_conferir&id\\_orgao\\_acesso\\_externo=0](https://sei.ufmg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0), informando o código verificador **1995088** e o código CRC **5819EFB5**.

---

---

**Referência:** Processo nº 23072.208967/2022-11



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, CONSERVAÇÃO E MANEJO  
DA VIDA SILVESTRE

### **FOLHA DE APROVAÇÃO**

**"Fatores que influenciam a germinação de sementes podem modular a  
distribuição de plantas em ecossistemas montanos"**

**WALISSON KENEDY SIQUEIRA**

Tese de Doutorado defendida e aprovada, no dia **30 de novembro de 2022**, pela Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre da Universidade Federal de Minas Gerais constituída pelos seguintes professores:

**Doutor(a) Fabian Borghetti**

(UNB)

**Doutor(a) Islaine Franciely Pinheiro de Azevedo**

(UNIMONTES)

**Doutor(a) Newton Pimentel de Ulhôa Barbosa**

(UFMG)

**Doutor(a) Bruno Moreira**

(UNIVERSITAT DE VALÈNCIA)

**Doutor(a) Milton Barbosa da Silva Júnior**

(Presidente da Banca)

Belo Horizonte, 30 de novembro de 2022.

Assinaturas dos Membros da Banca

---



Documento assinado eletronicamente por **Milton Barbosa da Silva Junior, Usuário Externo**, em 29/12/2022, às 11:21, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).

---



Documento assinado eletronicamente por **Bruno Ricardo Jesus Moreira, Usuário Externo**, em 30/12/2022, às 11:22, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).

---



Documento assinado eletronicamente por **Newton Pimentel de Ulhoa Barbosa, Professor Magistério Superior- Substituto**, em 10/01/2023, às 13:38, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).

---



Documento assinado eletronicamente por **Fabian Borghetti, Usuário Externo**, em 13/01/2023, às 15:03, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).

---



Documento assinado eletronicamente por **Islaine Franciely Pinheiro de Azevedo, Usuário Externo**, em 23/01/2023, às 18:27, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).

---



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site [https://sei.ufmg.br/sei/controlador\\_externo.php?acao=documento\\_conferir&id\\_orgao\\_acesso\\_externo=0](https://sei.ufmg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0), informando o código verificador **1995118** e o código CRC**639FAB43**.

---

---

Referência: Processo nº 23072.208967/2022-11

## **Agradecimentos**

A minha família foi essencial para finalizar esse ciclo acadêmico. Minha família forneceu todo o suporte necessário para o desenvolvimento dessa tese em plena pandemia do “Corona vírus”. A minha família foi a base de apoio durante este período de maior incerteza da minha vida [*ou das nossas vidas*].

A minha denominação de “família” não é limitada a laços consanguíneos ou espécies. Meu núcleo familiar é composto pela minha mãe, minha irmã, minhas sobrinhas, alguns cãozinhos e eu. Felizmente alguns amigos especiais denominados “**amigos da pandemia**” [*eles (as) concordando ou não*] fazem parte do que eu considero como uma família.

Eu só tenho a agradecer a minha família *bunitah*.

## Abstract

In Chapter 1, we evaluated which factors interfere with species-specific seed germination in a restricted ecosystem, the *campo rupestre*. The species were delineated using the species endemic to the *campo rupestre* of southern tropical mountains. From this, a quantitative literature review was conducted to investigate what effects were studied and what the germination responses were for each rupestrian field endemic species. The product of chapter 1 was chapter 11 of the book to be released in 2023 by Vozes Editora, entitled "Ecologia e sustentabilidade no campo rupestre" in the Portuguese language. In Chapter 2, the potential impact of anthropogenic modifications that elevated temperature (temperature increase) and that promote land use change, such as land disturbance (continuous absence of light) on the germination of native (endemic and non-endemic) and alien seeds present in a restricted ecosystem was evaluated. For this purpose, since the endemic vegetation of campo rupestre is restricted to a montane environment, this ecosystem was again used to delimit a restricted ecosystem cut-off. From this, we sampled the literature and tested in a quantitative meta-analytical manner the response of germination tests that investigated the effects of increased temperature and total absence of light on seed germination of each species in the campo rupestre. The product of chapter 2 is an article that will be submitted to the "Journal of Mountain Science" after the adjustments suggested in the manuscript by the reviewers. Chapter 3 discusses the effect of edaphic and biotic filters on seed germination and initial growth of two congeneric species of distribution wide, with different proliferation histories in habitats modified for land use: *Copaifera langsdorffii* e *Copaifera oblongifolia*. *C. langsdorffii* is a native tree without a history of exacerbated proliferation present in campo rupestre and other Brazilian vegetation formations. *C. oblongifolia* is a native shrub with a history of exacerbated proliferation in areas of the cerrado modified for agriculture (usually at the base of the mountains that support campo rupestre). Thus, we collected se species' seeds and performed two bioassays to test edaphic and biotic filters on germination. In the first bioassay (edaphic filters, free of fungi proliferation), we used seeds buried or not in nutritionally different soils in a germination experiment. In the second bioassay (biotic filters, with fungi proliferation), we used seeds with and without aryl free of damage and damaged seeds without aryl (with low and high-intensity insect damage). The product of chapter 3 was an article submitted to the "Tropical Ecology" journal.

Key-words

Endemic species, Germination niche, Meta-analyses, Neonative plants, Seed ecology.

## Resumo

No Capítulo 1, avaliamos quais fatores interferem na germinação de sementes de espécies do campo rupestre. As espécies foram selecionadas usando como recorte as espécies endêmicas da vegetação de *campo rupestre* de montanhas sul tropicais. Em sequência, foi realizada uma revisão quantitativa da literatura para investigar quais efeitos foram estudados e quais foram as respostas de germinação para cada espécie endêmica de *campo rupestre*. O produto do capítulo 1 foi o capítulo 10 do livro "Ecologia e sustentabilidade no campo rupestre" que será lançado em 2023 pela "Editora Vozes". No capítulo 2, foi avaliado o impacto potencial da "Crise Climática Global" sobre a germinação de sementes de plantas endêmicas, não-endêmicas nativas e exóticas. Para isso, utilizamos o aumento da temperatura como representante do aquecimento global e a ausência total de luz como representante do revolvimento do solo. Além disso, a definição de origem das plantas em endêmicas, não-endêmicas nativas e exóticas foi feito utilizando como recorte a vegetação do *campo rupestre*. Assim, amostramos os parâmetros de interesse da literatura e testamos de forma meta-analítica quantitativa a resposta dos testes de germinação que investigaram os efeitos do aumento da temperatura e ausência total da luz na germinação de sementes de cada espécie que ocorre no *campo rupestre*. O produto do capítulo 2 é um artigo que será submetido ao "Journal of Mountain Science" após os ajustes sugeridos no manuscrito pelos membros da banca avaliadora. No capítulo 3, foi avaliado o efeito de filtros edáficos e bióticos sobre a germinação de sementes e crescimento inicial de duas espécies nativas congenéricas amplamente distribuídas, com diferentes históricos de proliferação em habitats modificados para uso da terra: *Copaifera langsdorffii* e *Copaifera oblongifolia*. *C. langsdorffii* é uma árvore nativa sem histórico proliferação exacerbada em áreas modificadas, mas está presente no *campo rupestre* e outras formações vegetais brasileiras. *C. oblongifolia* é um arbusto nativo com histórico de proliferação exacerbada em áreas modificadas, que está presente no cerrado (geralmente na base das montanhas que sustentam o *campo rupestre*). Assim, amostramos as sementes das duas espécies em áreas modificadas e construímos dois bioensaios para testar os efeitos dos filtros de interesse. No primeiro bioensaio testamos os filtros edáficos sobre a germinação e crescimento inicial das duas espécies, utilizando sementes (sem arilo e livre de danos, com assepsia adequada para evitar a proliferação de fungos) soterradas ou não em solos

nutricionalmente distintos. No segundo bioensaio testamos os filtros bióticos sobre a germinação e crescimento inicial, utilizando sementes com e sem arilo livres de danos e sementes sem arilo com danos por insetos (em baixa e alta intensidade) das duas espécies. As sementes do segundo bioensaio não foram submetidas à assepsia com intuito de que a proliferação de fungos ocorresse naturalmente no experimento. O produto do capítulo 3 foi um artigo submetido à revista “Tropical Ecology”.

Palavras-chave: Ecologia de sementes, espécies endêmicas, meta-análises, nicho da germinação, plantas neonativas.

## Sumário

1. Introdução Geral .....	15
2. Capítulo 1 - Germinação de Sementes de Espécies Endêmicas do Campo	
Rupestre: Uma Revisão .....	19
2. 1. Abstract .....	20
2. 2. Resumo .....	21
2. 3. Introdução .....	22
2. 3. Revisão .....	23
2. 4. Panorama geral .....	25
2. 5. Efeitos intrínsecos investigados sobre a germinação .....	26
2. 6. Efeitos extrínsecos investigados sobre a germinação .....	30
2. 7. Tendências gerais .....	40
2. 8. Agradecimentos .....	43
2. 6. Referências .....	43
2. 6. Termos para indexação .....	66
3. Capítulo 2 - Increased temperature and light absence may drive alien plants to mountain ecosystems .....	67
3. 1. Abstract .....	68
3. 2. Introduction .....	69
3. 3. Methods .....	72
3. 4. Results .....	77
3. 5. Discussion .....	79
3. 6. Final considerations .....	83
3. 7. Acknowledgement .....	84
3. 8. References .....	84
4. Capítulo 3 - Germination and initial growth of native plants potentially invasive under edaphic and biotic filters .....	127
4. 1. Abstract .....	128
4. 2. Introduction .....	129

4. 3. Material and methods .....	131
4. 4. Results .....	135
4. 5. Discussion .....	137
4. 6. Conclusion .....	140
4. 7. Acknowledgment .....	141
4. 8. References .....	141
5. Tendências Gerais .....	151
5. 1. Considerações finais.....	152
5. 1. Referências.....	153

## 1. Introdução geral

O sucesso da germinação pode modular a distribuição e abundância de plantas em habitats naturais e modificados pelo homem ([Donohue et al. 2010](#), [Ranieri et al. 2011](#), [Mayence et al. 2017](#)). Livre de fatores externos limitantes (e.g. filtros abióticos e bióticos), as sementes de espécies de distribuição generalizada ou exóticas podem encontrar condições ideais de colonização e assim proliferar em abundância ([Holl et al. 2022](#)). Contudo, a germinação é uma das fases mais críticas do ciclo de vida dos vegetais ([Larson et al. 2015](#)), caso o processo de germinação seja iniciado em uma janela de tempo e espaço fora do ótimo de crescimento da plântula, as chances de estabelecimento de um indivíduo pode ser comprometido ([Chen et al. 2020](#)).

A germinação pode ser entendida como a continuidade do crescimento do embrião que tem como resultado a formação de uma plântula ([Baskin and Baskin 2014](#)). Entretanto, a desenvolvimento desta plântula dependerá do uso das reservas contidas na semente através da ativação ou da continuação do metabolismo do embrião da semente ([Rajjou et al. 2012](#)). Geralmente, a atividade do metabolismo do embrião depende da planta-mãe até que a semente seja dispersa ([Roach 1987](#), [Mendes-Fernandes 2010](#)). Após a dispersão, caso a semente não tenha nenhuma característica intrínseca que restrinja a germinação, como algum tipo de dormência (condições mais comuns das sementes de plantas temperadas do que tropicais), a plena atividade do metabolismo embrionário da semente dependerá principalmente dos recursos externos fornecidos pelo habitat ([Black 2001](#), [Bradford et al. 2007](#)).

O habitat fornece os principais recursos associados à germinação como a disponibilidade de oxigênio, água, radiação luminosa e temperatura ([Bewley et al. 2012](#)). A faixa ideal para cada um desses recursos varia de acordo com o nicho da espécie ([Grubb 1977](#)). Além disso, a quantidade necessária desses recursos também pode ser influenciada pela interação entre esses recursos com o solo, o clima, os animais, ou combinada com atributos da semente que podem conferir vantagens ou desvantagens ao sucesso da germinação em habitats específicos ([Fenner and Thompson 2005](#), [Bewley et al. 2012](#), [Ribeiro et al. 2021](#)).

Embora os fatores que determinam a germinação de muitas espécies de plantas cultivadas seja conhecido e pode ser previsto para algumas espécies de plantas nativas (veja [Weitbrecht et al. 2011](#)), o conhecimento experimental é incipiente

para a maioria das espécies nativas sem grande relevância econômica, especialmente para espécies específicas de habitats geograficamente restritos (plantas endêmicas do topo de montanhas, por exemplo) (veja [Rodrigues and Silveira 2012](#)). Além disso, as mudanças no clima em escala planetária ou mesmo local devido à crise climática global têm o potencial de modificar a resposta germinativa das espécies e, assim, alterar a distribuição e a abundância de plantas nativas e exóticas em ecossistemas naturais ou modificados pelo homem (veja [Simberloff et al. 2012](#), [Gioria et al. 2017](#), [2018](#)).

Neste contexto, é de grande relevância o estudo da germinação de sementes para entender como os padrões de distribuição e abundância podem ser modulados, e com isso produzir conhecimento que contribua com o entendimento da capacidade de chegada e proliferação de plantas de distribuição generalizada no campo rupestre, essa tese foi construída com o objetivo responder as seguintes questões: (1) Dentre os fatores capazes de influenciar a germinação de espécies de distribuição restrita ao campo rupestre, quais são os mais investigados? (2) A crise climática global tem potencial para influenciar a germinação de plantas endêmicas, não-endêmicas nativas ou exóticas que ocorrem no campo rupestre? (3) Filtros edáficos e bióticos podem modular a germinação de sementes de plantas nativas de distribuição mais generalizada que estão presentes em habitats modificados? Diante disso, um capítulo da tese foi desenvolvido para responder cada questão.

A primeira questão foi respondida no Capítulo 1 (*Dentre os fatores capazes de influenciar a germinação de espécies do campo rupestre, quais são os mais investigados?*). Neste capítulo foi avaliado quais fatores interferem na germinação de sementes de espécies endêmicas do campo rupestre. Especificadamente, foi realizada uma revisão quantitativa da literatura para investigar quais efeitos foram estudados e quais foram as respostas de germinação para cada espécie endêmica do *campo rupestre*. O produto do capítulo 1 foi o capítulo 10 do livro "Ecologia e sustentabilidade do campo rupestre" que será lançado em 2023 pela Editora Vozes, intitulado "Germinação de sementes de espécies endêmicas do campo rupestre: uma revisão".

A segunda questão foi respondida no capítulo 2 (*A crise climática global tem potencial para influenciar a germinação de plantas endêmicas, não-endêmicas nativas ou exóticas que ocorrem no campo rupestre?*). Neste capítulo foi avaliado o impacto potencial de modificações antropogênicas que promovem o aquecimento global,

através do aumento da temperatura, ou promovem o revolvimento do solo, através da ausência total de luz (tratamento de escuro contínuo), sobre a germinação de sementes endêmicas e não-endêmicas (nativas e exóticas) presentes no campo rupestre. Assim, amostramos a literatura e testamos de forma meta-analítica quantitativa a resposta dos testes de germinação que investigaram os efeitos do aumento da temperatura e ausência total da luz sobre a germinação de sementes de cada espécie que ocorre no campo rupestre. O produto do capítulo 2 é um artigo intitulado “*Increased temperature and light absence may drive alien plants to mountain ecosystems*” que será submetido a periódico internacional. Esse capítulo foi escrito e formatado seguindo as normas da revista “Journal of Mountain Science”.

A terceira questão foi respondida no capítulo 3 (*Filtros edáficos e bióticos podem modular a germinação de sementes de plantas nativas de distribuição mais generalizada que estão presentes em habitats modificados?*). Neste capítulo foi avaliado o efeito de filtros edáficos e bióticos sobre a germinação de sementes e crescimento inicial de duas espécies nativas congenéricas amplamente distribuídas que possuem diferentes históricos de proliferação em habitats modificados para uso da terra: *Copaifera langsdorffii* e *Copaifera oblongifolia*. *C. langsdorffii* é uma árvore nativa sem histórico de proliferação exacerbada em áreas modificadas, mas está presente no campo rupestre e outras formações vegetais brasileiras. *C. oblongifolia* é um arbusto nativo com histórico de proliferação exacerbada em áreas modificadas que está presente no cerrado, geralmente na base das montanhas que sustentam o campo rupestre. Amostramos as sementes dessas espécies e construímos dois bioensaios para testar filtros edáficos e bióticos sobre a germinação. No primeiro bioensaio testamos a influência dos filtros edáficos (empregando a assepsia adequada para evitar a proliferação de fungos) sobre a germinação e o crescimento inicial, para isso utilizamos sementes soterradas ou não em solos nutricionalmente distintos e acompanhamos a germinação das sementes das duas espécies até a queda dos cotilédones de todas as plântulas germinadas. No segundo bioensaio testamos a influência dos filtros bióticos sobre a germinação e o crescimento inicial, para isso utilizamos sementes com e sem arilo livres de danos e sementes sem arilo com danos causados por insetos (em baixa e alta intensidade). Neste último bioensaio, as sementes não receberam nenhum método de assepsia com intuito de que houvesse a proliferação de fungos no bioensaio. O produto do capítulo 3 foi um

artigo intitulado "*Germination and initial growth of native plants potentially invasive under edaphic and biotic filters*" submetido à revista "Tropical Ecology".

## **CAPÍTULO 1**

### **Germinação de Sementes de Espécies Endêmicas do *Campo Rupestre*: Uma revisão**

O capítulo foi desenvolvido e está em processo de revisão como um capítulo do livro "Ecologia e sustentabilidade do campo rupestre" que será publicado em 2023 pela Editora Vozes.

## **Germinação de Sementes de Espécies Endêmicas do *Campo Rupestre*: Uma revisão**

### *Germinação de sementes no campo rupestre*

Walisson Kenedy Siqueira<sup>1</sup>, Marcella A. Bornelli<sup>1</sup>, Débora Lima Santos<sup>2</sup> e Geraldo Wilson Fernandes<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Ecologia Evolutiva & Biodiversidade/DGEE, CP 486, ICB/Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, MG Brasil. E-mail: kenedy.siqueira@gmail.com +55 31 3409-2580

<sup>2</sup> Centro de Pesquisas do Cacau – CEPEC-CEPLAC. Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC), Ilhéus, BA, Brasil. E-mail: deblslima3@gmail.com +55 38 992285611

### **Abstract**

The campo rupestre (*rupestrian grassland* in English) is a Brazilian montane ecosystem rich in endemic plant species that is threatened to disappear due to strong anthropic pressures. Notably, there is no collection of knowledge in the literature about seed germination of endemic species of this ecosystem. Since seed germination is one of the critical stages of the first stages of plant life and the success of this stage is essential for initiation of habitat regeneration. Furthermore, understanding the factors affecting seed germination is needed to employ adequate techniques to overcome possible seed dormancy of species recommended for restoration of campo rupestre. However, restoration practices lack adequate knowledge about the germination niche of species that inhabit the campo rupestre. Hence, the production of knowledge that aggregates knowledge on seed germination to restore this ecosystem is important and urgent. In this context, the aim of this review was to address the following questions: i) what is the volume of published studies on seed germination of native species endemic to the rupestrian grassland; and, ii) among these, which intrinsic and extrinsic factors were investigated? The review indicated that considering the high number of endemic species in the rupestrian grassland (2,091 species), little is known on their seed germination (less than 4% of endemic species) and most studies tend to investigate only the effects of temperature increase, and the presence/absence of light. Although the effects of seed abrasion, water availability, seed banks, and fire on the germination of endemic species of the campo rupestre do exist, they are anecdotal at best.

Furthermore, the effects of factors that have an anthropic influence, such as an increase in carbon dioxide in the atmosphere, modification of soil properties or allelopathy on the seed germination of endemic species are not yet being investigated for the ecosystem.

## **Resumo**

O campo rupestre (*rupestrian grassland* em inglês) é um ecossistema montanhoso brasileiro rico em espécies vegetais endêmicas que está ameaçada de desaparecer devido a fortes pressões antrópicas. Notavelmente, não há acervo de conhecimento na literatura sobre germinação de sementes de espécies endêmicas deste ecossistema. Como a germinação da semente é uma das etapas críticas das primeiras fases da vida das plantas e o sucesso desta etapa é essencial para o início da regeneração do habitat. Além disso, é necessário entender como funciona o processo de germinação para empregar técnicas adequadas para superar a possível dormência das sementes das espécies recomendadas para a restauração do campo rupestre. Entretanto, as práticas de restauração carecem de conhecimento adequado sobre o nicho de germinação das espécies que habitam o campo rupestre. Por isso, é importante e urgente a produção de conhecimento que agregue conhecimento sobre germinação de sementes para restaurar esse ecossistema. Nesse contexto, o objetivo desta revisão foi abordar as seguintes questões: i) qual o volume de estudos publicados sobre germinação de sementes de espécies nativas endêmicas de campos rupestres; e, ii) dentre estes, quais fatores intrínsecos e extrínsecos foram investigados? A revisão indicou que, considerando o elevado número de espécies endêmicas no campo rupestre (2.091 espécies), pouco se sabe sobre a germinação de suas sementes (menos de 4% das espécies endêmicas) e a maioria dos estudos tende a investigar apenas os efeitos do aumento da temperatura e a presença/ausência de luz. Embora existam os efeitos da abrasão de sementes, disponibilidade de água, bancos de sementes e fogo na germinação de espécies endêmicas de campos rupestres, eles são, na melhor das hipóteses, anedóticos. Além disso, os efeitos de fatores que têm influência antrópica, como aumento de dióxido de carbono na atmosfera, modificação de propriedades do solo ou alelopatia na germinação de sementes de espécies endêmicas ainda não estão sendo investigados para o ecossistema.

## Introdução

O campo rupestre (*rupestrian grassland* em inglês) é um ecossistema montano antigo composto por mosaicos de habitats, muito rico em espécies vegetais, muitas vezes, endêmicas e de distribuição restrita àquelas condições ambientais (e.g., [Giulietti et al. 1987](#), [Barbosa et al. 2015](#), [Fernandes 2016a](#), [Silveira et al. 2016](#)). Isso ocorre porque o campo rupestre possui características ambientais extremas e marcantes, como a baixa disponibilidade de água, excesso de radiação térmica e luminosa, além de queimadas frequentes, dentro de inúmeros outros fatores adversos ([Fernandes 2016b](#)). Tais características ambientais, ao longo das eras geológicas, selecionaram espécies de morfologia e fisiologia singulares, fortemente ajustadas a estas particularidades. Por exemplo, [Negreiros et al. \(2014\)](#), pela primeira vez, evidenciou que as plantas desse ecossistema tendem a investir em folhas mais estreitas, mais tolerantes ao estresse e mais esclerófilas. Os trabalhos posteriores de [Caminha-Paiva et al. \(2021\)](#) e [Tameirão et al. \(2021\)](#) corroboram os achados de [Negreiros](#) e coautores. Em contrapartida, o campo rupestre encontra-se extremamente ameaçado pela expansão urbana, mineração, construção de estradas, práticas agrícolas e a chegada de espécies invasoras ([Fernandes et al. 2016b, 2018](#); [Neves et al. 2016](#)).

A combinação entre as características singulares desse ecossistema, somado ao alto grau de ameaça antrópica, evidencia a importância estratégica da conservação da biodiversidade do campo rupestre. Isso também realça quais devem ser os principais fatores a serem investigados acerca do nicho da regeneração das espécies do campo rupestre. O nicho da regeneração pode ser compreendido como um conjunto de fatores abióticos e bióticos que limitam ou facilitam a regeneração durante o processo de recrutamento de cada espécie ([Grubb 1977](#)). Assim, o estudo dos componentes do nicho da regeneração ajuda a entender como preservar e/ou fomentar o recrutamento das espécies nativas, principalmente as que já se encontram em estado de vulnerabilidade maior, como as espécies endêmicas, ou mesmo controlar a proliferação de espécies invasoras ([Pontara et al. 2018](#), [Fernandes et al. 2020](#)). No caso das plantas que produzem sementes (espermatófitas), a regeneração é mediada principalmente pela rebrota e germinação de sementes. Em ambientes savânicos a rebrota muitas vezes está intrinsecamente relacionada à passagem do fogo, enquanto a germinação é mediada por uma variedade de fatores que podem ser distintos para espécies diferentes ([Carvalho et al. 2014](#), [Lamont et al. 2018](#)).

A germinação de sementes é uma das fases críticas do recrutamento de plântulas e o sucesso dessa fase é crucial para que aconteça a colonização de novos habitats ou a regeneração de habitats que sofreram algum distúrbio natural ou antrópico (veja [Larson et al. 2015, 2020](#)). Além disso, este conhecimento é fundamental para quaisquer iniciativas de propagação de espécies, de produção de mudas em massa para restauração, ou mesmo para fins conservacionistas e ornamentais ([Madsen et al. 2016](#)).

A germinação pode ser compreendida como a retomada do crescimento da radícula do interior da semente por influência de fatores intrínsecos e extrínsecos ([Casal et al. 1998, Kucera et al. 2005, Nonogaki et al. 2010, Miransari et al. 2014](#)). Os fatores intrínsecos são derivados de uma combinação de características internas (e.g., quantidade de reservas, presença de hormônios) e externas (e.g., presença de envoltórios extras, espessura/rigidez do tegumento) à própria semente capazes de influenciar o processo da germinação. Os fatores extrínsecos são representados por recursos abióticos essenciais para a manutenção da atividade metabólica no interior da semente (e.g., disponibilidade de oxigênio, água, radiação luminosa e temperatura) e da ação de variáveis bióticas capazes de influenciar a capacidade da semente germinar (e.g., ataque de fungos e bactérias, predação, enfraquecimento de estruturas impermeabilizantes realizado por animais, entre outros). A partir da combinação dos fatores intrínsecos e extrínsecos, o processo de germinação acontece por meio da embebição da semente e da retomada do metabolismo do embrião responsável pelo crescimento da radícula na ausência de inibidores intrínsecos (características físicas, morfológicas e/ou fisiológicas) e extrínsecos (recursos abióticos essenciais e/ou interferência biológica fora de uma faixa ótima de requerimento) ([Nonogaki 2008, Rajjou et al. 2012, Bradford et al. 2007](#)).

### **Revisão da literatura**

Embora os estudos sobre a germinação de espécies do campo rupestre tenham aumentado nos últimos anos ([Nunes et al. 2016](#)), uma revisão mais ampla é necessária para compilar quais os fatores foram investigados e como eles influenciam a germinação das espécies endêmicas desse ecossistema. Independentemente do número de estudos já realizados, espera-se que espécies mais exuberantes ou aparentadas filogeneticamente sejam mais estudadas do que as demais. Essas tendências podem ocorrer por vários motivos, dentre eles, a facilidade de acesso à

espécie ou porque espécies evolutivamente mais próximas tendem a ser mais comparadas devido a resposta da diferenciação de nicho (espécies do mesmo gênero, por exemplo). Além disso, o interesse de estudo pode ter um viés econômico ou ornamental em relação ao ecológico. Diante disso, essa revisão tem por escopo investigar a existência de estudos realizados sobre a germinação de sementes de espécies nativas endêmicas do campo rupestre e com isso evidenciar possíveis padrões sobre os fatores mais investigados, bem como, aqueles mais carentes de informações. Dessa forma, o estudo responde às seguintes questões: i) qual o volume de estudos publicados sobre germinação de sementes de espécies nativas endêmicas de campos rupestres e, ii) dentre estes, quais fatores intrínsecos e extrínsecos foram investigados?

#### *Lista de espécies do campo rupestre*

A lista de espécies espermatófitas do campo rupestre foi obtida na plataforma Flora do Brasil ([REFLORA](http://floradobrasil.jbrj.gov.br), <http://floradobrasil.jbrj.gov.br>), no ano de 2020, utilizando os filtros Gimnosperma, Angiosperma e a vegetação “Campo Rupestre”. A definição de “endêmicas do campo rupestre” foi realizada inicialmente considerando apenas as espécies que ocorriam exclusivamente no campo rupestre, listado por especialistas no [REFLORA](http://floradobrasil.jbrj.gov.br) e posteriormente confirmada por consulta a literatura.

A listagem da [REFLORA](http://floradobrasil.jbrj.gov.br) das espécies que ocorrem na vegetação do campo rupestre foi compreendida em 5.355 espécies e 154 famílias, pertencentes a diversas formas de vida, sendo 99% de espécies nativas e menos de 1% de espécies exóticas que foram naturalizadas, de acordo com a [REFLORA](http://floradobrasil.jbrj.gov.br). Além disso, aproximadamente 40% das espécies nativas (2.091 espécies) são de espécies endêmicas do campo rupestre. As famílias das endêmicas do campo rupestre com maior número de espécies foram: Eriocaulaceae (359 espécies), Asteraceae (269 espécies), Melastomataceae (238 espécies), Velloziaceae (182 espécies), Fabaceae (164 espécies), Bromeliaceae (140 espécies) e Orchidaceae (79 espécies) ([Figura 1](#)).

#### *Banco de dados*

A partir da lista de espécies, buscamos a existência de trabalhos relativos à germinação das espécies endêmicas do campo rupestre, bem como, especificamente os fatores intrínsecos e extrínsecos investigados que influenciam a germinação das mesmas para compor nosso banco de dados. A pesquisa foi realizada nas plataformas

de buscas (indexador) “Web of Science”, “Capes”, “SciELO” e “Biblioteca Digital Brasileira de Teses e Dissertações (BDTD)” utilizando o nome da espécie como a primeira palavra-chave e como segunda o termo “germina\*”. Dessa forma a busca retornou em trabalhos nacionais e internacionais publicados em português, inglês e espanhol. O período de publicação dos trabalhos não foi limitado temporalmente nas buscas, assim conseguimos levantar desde os trabalhos pioneiros (1997) até os mais recentes (2020) sobre a germinação de sementes das espécies de interesse. A coleta dos fatores investigados sobre a germinação foi realizada a partir da leitura de cada trabalho amostrado. Contudo, uma triagem inicial foi realizada para selecionar e criar um banco de dados com apenas artigos, teses e dissertações relativos à germinação das sementes das espécies de interesse. Trabalhos duplicados foram eliminados com finalidade de evitar superestimação dos dados. Quando identificados artigos oriundos dos trabalhos de conclusão presentes no banco de dados, apenas os artigos permaneceram em nosso levantamento.

### **Panorama geral**

Um total de 57 estudos diferentes (47 artigos, 9 dissertações e 1 tese) investigaram a germinação de sementes em apenas 3,39% das espécies endêmicas pertencentes ao campo rupestre. Isso equivale a apenas 71 espécies, pertencentes a 14 famílias botânicas (Tabelas 1 e 2; Figura 1). Em geral, a germinação de sementes das Liliopsida (monocotiledôneas) foram mais investigadas do que as Magnoliopsida (dicotiledôneas) (Figura 2). As famílias Velloziaceae, Eriocaulaceae e Fabaceae, juntas tem um montante de 61,54% do número total de trabalhos amostrados, bem como, o maior número de espécies investigadas Velloziaceae: 19 espécies, Fabaceae: 11 espécies e Eriocaulaceae: 10 espécies (Tabelas 1 e 2; Figura 2). Além disso, essas três famílias também foram aquelas que mais tiveram efeitos intrínsecos e extrínsecos investigados (Tabela 1, Figura 2). Os efeitos extrínsecos (>77%) sobre a germinação de sementes de espécies do campo rupestre foram mais investigados do que os efeitos intrínsecos (<23%) (Figura 2).

Um ponto a se destacar, Velloziaceae, Eriocaulaceae, Fabaceae e Melastomataceae são algumas das famílias botânicas com maior número de espécies endêmicas descritas para o campo rupestre (Figura 2) (e. g., Fernandes et al. 2016a, Silveira et al. 2016). Contudo, a família Melastomataceae possui apenas três estudos sobre germinação que estão concentrados nas espécies *Lavoisiera cordata* e

*Trembleya laniflora* (Figura 2). Outro ponto a se destacar, as espécies *Syagrus harleyi* (Arecaceae), *Bidens brasiliensis* (Asteraceae), *Actinocephalus geniculatus* (Eriocaulaceae), *Comanthera mucugensis* (Eriocaulaceae), *Leiostrix vivipara* (Eriocaulaceae), *Syngonanthus anthemiflorus* (Eriocaulaceae), *Syngonanthus multipes* (Eriocaulaceae), *Syngonanthus niger* (Eriocaulaceae) só possuem divulgação de dados sobre germinação em dissertações e teses (Tabela 1). Isso representa um gigantesco problema porque limita o acesso àquele conhecimento. Trabalhos publicados em periódicos nacionais ou internacionais podem ter um maior alcance de difusão do conhecimento, além da informação estar descrita de forma técnica e com aval da revisão por pares.

Os estudos mais antigos sobre a germinação de sementes das espécies endêmicas indexados nos buscadores foram publicados em 1997 (Tabela 2). Houve um pico de produção trabalhos sobre germinação no ano de 2018, porém com apenas 10 estudos publicados nesse ano. Além disso, nos anos seguintes a produção científica sobre a germinação se manteve em declínio.

A causa da diminuição dos estudos sobre germinação ao longo do tempo pode ter várias explicações. Entre as possibilidades temos a falta de incentivo dos programas governamentais para o desenvolvimento de novos estudos e até o desconhecimento da escassez de trabalhos sobre a germinação de sementes das espécies do campo rupestre (veja Fernandes et al. 2016). Somado a isso, há possibilidade da Biblioteca Digital Brasileira de Teses e Dissertações (BDTD) estar com o cadastro de dissertações e teses desatualizado, devido a tramites burocráticos ou ausência de registro de alguns programas de pós-graduação.

## **Efeitos de fatores intrínsecos sobre a germinação**

### *Efeitos dos atributos fisiológicos da semente (substâncias reguladoras)*

As substâncias reguladoras iniciam um processo da dormência na semente ainda na planta-mãe, através da reabsorção do conteúdo de água durante o desenvolvimento da semente (dessecação), com o intuito de evitar a germinação da semente em sua progenitora (Roach & Wulff 1987, Black 2001). A dessecação aumenta a produção de substâncias reguladoras ligadas à dormência do embrião, tais como os fitohormônios Ácido Abscísico (ABA) e a Giberelina (GA) (Vishal et al. 2018). O ABA tem sua produção e estocagem nas reservas da semente (endosperma)

estimulados pela dessecação e sua concentração está relacionada à dormência da semente (Kucera et al. 2005, Nambara et al. 2010). Concomitantemente ao aumento da produção de ABA, há a redução da produção da Giberelina – hormônio responsável por induzir a germinação das sementes (Rajjou 2012, Han et al. 2015). A combinação de características da semente e do habitat, através de suas influências sobre o balanço na produção de ABA e GA, determina a continuidade do processo de dormência ou favorecem o processo de germinação após a dispersão da semente (Vishal et al. 2018).

Os efeitos dos reguladores hormonais sobre a germinação de sementes das espécies endêmicas foram investigados utilizando ABA e GA ou apenas GA (Figura 2). Os efeitos do ABA foram investigados em um único estudo, utilizando somente duas espécies endêmicas da família Velloziaceae, *Vellozia caruncularis* e *V. intermedia* (Tabela 1). Neste estudo, a combinação com outras variáveis como a presença/ausência de luz, o aumento de temperatura, ação de inibidores de ABA/GA (Fluridone para ABA e Paclobutrazol para GA) e a GA também foram testadas, porém os autores concluíram que o ABA é o principal fator que regula a germinação daquelas espécies de *Vellozia*. Em contrapartida, os efeitos da GA combinados à redução de temperatura e à ausência de luz ampliam a germinação de *Vellozia caruncularis* e *V. intermedia*. Por outro lado, as sementes de *Leiothrix vivipara* (Eriocaulaceae) e *Pilosocereus aurisetus* (Cactaceae) mantiveram baixas taxas de germinação, <2% e 18%, respectivamente, em relação a sementes que não receberam nenhum tratamento. Em resumo, os efeitos da GA foram majoritariamente investigados em relação ao ABA utilizando cinco espécies (6,94%) em cinco estudos distintos (8,77%) (Tabela 1).

#### *Efeitos dos atributos físicos da semente*

Atributos das sementes, tais como o tamanho, a presença de envoltórios estruturais e a espessura/rigidez do tegumento, são características morfológicas que influenciam na permeabilidade à água pela semente e filtram os comprimentos de onda (radiação) que chegam ao embrião. Dessa forma, esses atributos dificultam parcialmente ou totalmente a embebição da semente e o tempo de maturação do embrião, atrasando a germinação ou impedindo completamente o processo (Debeaujon et al. 2007). O tamanho e a forma da semente, bem como a posição do embrião e a relação entre tamanho do embrião e a semente, indica se o trajeto

percorrido pela água até o embrião será curto ou longo devido à relação superfície-volume da semente (Vertucci 1989, Long et al. 2015). Sementes maiores necessitam de maior tempo de embebição em relação a sementes menores (e. g., Souza & Fagundes 2014).

A presença de envoltórios estruturais comuns (e.g. casca) ou extras (e.g., arilo ou elaiossoma), bem como a permeabilidade e a espessura do tegumento, determinam a chegada da água ao embrião da semente (Debeaujon et al. 2007, Souza et al. 2015), além de filtrar os comprimentos de onda de luz que reativariam o metabolismo do embrião da semente. Por outro lado, tegumentos rígidos ou mais espessos podem garantir proteção ao embrião da semente em habitats onde acontecem queimadas (veja Gonzales et al. 2011).

Os efeitos dos atributos físicos das sementes sobre a germinação foram investigados apenas através do estudo da dimensão das sementes (por vezes, chamadas de tamanho das sementes). O tamanho da semente foi mensurado por meio de medidas biométricas do comprimento, largura, espessura, diâmetro ou massa. Dentre esses parâmetros biométricos, o comprimento e a massa (fresca e seca) da semente foram utilizados com mais frequência. O tamanho da semente foi investigado em 29,82% dos estudos (17 estudos) utilizando 59,72% das espécies (43 espécies) pertencentes a sete famílias botânicas (Tabela 1, Figura 2). Dentre essas famílias, os gêneros mais investigados foram: *Vellozia* (Velloziaceae) através de dezesseis espécies, *Chamaecrista* (Fabaceae) através de seis espécies e *Xyris* (Xyridaceae) através de cinco espécies (Figura 3). Contudo, não parece haver um padrão claro entre o comprimento da semente e a germinação de sementes endêmicas do campo rupestre (Figura 3).

Por outro lado, considerando a massa fresca das sementes, as espécies de Velloziaceae tem sementes muito pequenas que possuem maior porcentagem de germinação em relação as espécies de Fabaceae que tem sementes maiores (Figura 3). Vale destacar que em todos os estudos amostrados, as medidas de tamanho das sementes não foram amostradas das sementes utilizadas nos experimentos de germinação, portanto não foi estabelecido efeito direto do atributo da semente (unidade) com a resposta a germinação da mesma. Nestes estudos foram realizadas mensurações de 20 a 100 sementes de cada espécie (utilizando de quatro a oito réplicas) e a biometria das sementes era utilizada para caracterizar as espécies de acordo com tamanho médio das sementes.

### *Efeitos da idade da semente*

A idade da semente reflete a longevidade da mesma, que por sua vez, diminui ao longo do tempo após dispersão da progenitora (Valleriani 2006, Hu et al. 2017). Contudo, a longevidade da semente pode ser prolongada pela combinação de características físicas e morfo-fisiológicas da semente, como também por condições do habitat que diminua a atividade do metabolismo do embrião relacionado a germinação (e.g., redução drástica e contínua da temperatura) (Valleriani 2006, Nonogaki et al. 2010, Rajjou et al. 2012). A redução de atividade do metabolismo diminui a respiração celular e a síntese de proteínas, evitando que o processo de germinação siga seu curso. Dessa forma, a germinação da semente pode deslocar no tempo e acontecer em uma época favorável ao estabelecimento da plântula, aumentando as chances de sucesso para a regeneração de habitats (Chen et al. 2020).

Os efeitos da idade da semente (por meio da longevidade) foram investigados através do estudo dos efeitos da maturação do fruto, da época de coleta, do tempo de estocagem, e da criopreservação das sementes (Tabela 1, Figura 2). O efeito da maturação do fruto sobre a germinação foi investigado utilizando somente a espécie *Cipocereus minensis* (Cactaceae) em um único estudo (1,75%). Neste contexto, os frutos completamente maduros tiveram maior percentagem de germinação. A época de coleta foi investigado utilizando 6,94% das espécies endêmicas, especificadamente aquelas que possuem interesse artesanal ou ornamental em 8,77% dos estudos, com o intuito de agregar conhecimento sobre o manejo dessas espécies. A época de coleta ótima para a germinação das sementes de Eriocaulaceae foi relativo ao período em que as sementes ainda não estão completamente maduras, em agosto para *Comanthera magnifica* e *C. suberosa*, e em setembro/outubro para *C. elegans* e *Syngonanthus nitens*. Por outro lado, a época de coleta ótima para a germinação de *Cattleya cinnabarina* (Orchidaceae) foi relativo às sementes maduras. Neste caso, a idade (sementes jovens x maduras) foi definida através de duas coletas, sendo a segunda coleta realizada 30 dias após a primeira.

O tempo de estocagem foi investigado utilizando 8,33% das espécies em cinco estudos (8,77%, Figura 2). Especificadamente, o aumento do tempo de estocagem não teve influência na germinação das sementes de *Comanthera mucugensis* (Eriocaulaceae), mas influenciou negativamente a germinação de

*Mimosa maguirei* (Fabaceae) e positivamente a germinação de *Lychnophora pinaster* (Asteraceae), *Cipocereus minensis* (Cactaceae), *Collea cipoensis* e *Mimosa foliolosa* (Fabaceae) (Tabela 1). Por fim, a criopreservação foi investigada utilizando as espécies *Comanthera mucugensis* (Eriocaulaceae) e *Xyris cipoensis* (Xyridaceae) (Tabela 1) em dois estudos (3,51%, Figura 2) utilizando nitrogênio líquido (-196° C). Neste caso, a germinação das sementes *C. mucugensis* ocorreu em altas taxas ao longo do tempo, em todos os períodos de armazenamento (0 a 540 dias), sem que houvesse qualquer pré-tratamento antes da criopreservação. Por outro lado, a germinação das sementes de *X. cipoensis* só obteve sucesso quando as sementes foram dessecadas por 1 a 4 horas antes da criopreservação por 7 dias. Estes trabalhos atestaram que a criopreservação é um meio efetivo de manter a viabilidade das sementes ao longo do tempo para ambas as espécies, porém, é necessário compreender que sementes de espécies diferentes podem necessitar de algum método de pré-tratamento antes que a criopreservação aconteça (Keller & Senula 2010).

## **Efeito de fatores extrínsecos sobre a germinação**

### *Efeitos da disponibilidade de água*

A disponibilidade de água é um dos principais fatores ambientais envolvidos na germinação de sementes (Bradford et al. 2007, Nonogaki et al. 2010). A água é um dos recursos essenciais para a síntese proteica das células do embrião da semente durante a fase inicial (embebição) e no decorrer do processo de germinação (maturação e crescimento do embrião) (Black 2001, Bradford 2007). Por exemplo, durante a embebição, a água absorvida pela semente pode carrear sais do habitat (como nitratos) que influenciarão o processo metabólico que resultará na germinação (Yan & Chen 2020).

A disponibilidade de água pode criar um habitat favorável a hidratação das sementes através da manutenção da umidade e oxigênio. A interação entre umidade, oxigênio e temperatura (estratificação) pode auxiliar no processo de germinação. Essa condição do habitat estimula a diminuição da produção de ABA no interior da semente e conseqüentemente favorece o processo da germinação (Yan & Chen 2020). Por outro lado, a saturação do habitat com água por longos períodos (em casos de inundações ou alagamentos, por exemplo) é prejudicial, porque pode causar a morte

do embrião por anoxia (ausência de oxigênio) ou deteriorar as sementes (Baskin & Baskin 1998).

A disponibilidade de água à semente também está sujeita à osmorregulação por fatores edafoclimáticos, principalmente nos ambientes xéricos do campo rupestre. Características físicas e químicas do solo, como a composição arenosa que retém pouca água, ou o excesso de sais no solo advindo da lixiviação das rochas, favorecem a dessecação das sementes (Woodstock 1988). Somado a isso, a disponibilidade de água no habitat pode ser regulada pelo aumento da temperatura, principalmente em épocas secas ou quando eventos de queimadas acontecem.

Os efeitos estresse/déficit hídrico e osmótico sobre a germinação de sementes das espécies endêmicas foram testados utilizando desde meios de osmorregulação de substâncias (concentração de sais de nitrato de potássio ( $\text{KNO}_3$ ), pH e sacarose) até métodos de saturação hídrica (dessecação, estratificação e embebição) (Tabela 1, Figura 2). Além disso, o efeito do déficit hídrico sobre a germinação foi também simulado utilizando a adição de polietileno glicol 600 (PEG) nos meios de cultivo (osmoticidade).

A concentração de  $\text{KNO}_3$  foi investigada nas espécies *Apochloa euprepes* (Poaceae), *Axonopus laxiflorus* (Poaceae) e *Lychnophora ericoides* (Asteraceae) em três estudos (5,26%, Tabela 1, Figura 2). As sementes de *A. euprepes* embebidas com  $\text{KNO}_3$  tiveram menos de 1% de germinação. A germinação das sementes de *A. laxiflorus* não ocorreu com o uso do  $\text{KNO}_3$ . Por outro lado, as sementes de *L. ericoides* obtiveram sucesso de germinação. Neste caso, 68% das sementes utilizadas no experimento germinaram de forma similar as sementes tratadas com GA.

A concentração de pH foi investigada utilizando a espécie *Syngonanthus nitens* (Eriocaulaceae) em um único estudo (1,75%, Tabela 1, Figura 2) e não influenciou a germinação das sementes. Enquanto a concentração de sacarose foi investigada somente com a espécie *Lychnophora pohlii* (Asteraceae) também em único estudo (1,75%, Tabela 1, Figura 2) e a germinação foi 40% maior no tratamento com ausência de sacarose. O efeito do déficit hídrico através da variação na concentração PEG foi investigada utilizando somente uma espécie, a *Acianthera teres* (Orchidaceae) em um único estudo (1,75%, Tabela 1, Figura 2). Neste caso, o menor potencial hídrico resulta em uma menor taxa de germinação.

O efeito da tolerância a dessecação sobre a germinação foi investigado utilizando as espécies *Ilex pseudobuxus* (Aquifoliaceae), *Encholirium heloisae*

(Bromeliaceae), *E. pedicellatum* (Bromeliaceae), *E. scrutor* (Bromeliaceae) e *Xyris asperula* (Xyridaceae) em três estudos (5,26%, [Tabela 1](#), [Figura 2](#)). Em todos os casos, o processo de dessecação foi realizado com o uso de sílica em gel. Para a Aquifoliaceae e as Bromeliaceae, as investigações de tolerância a dessecação tiveram com o escopo atestar se a dessecação era um método efetivo de remoção da umidade das sementes antes da criopreservação. Por outro lado, para *Xyris asperula* o objetivo foi identificar a tolerância a dessecação das sementes provida pelo ambiente xérico do campo rupestre. Em todas as investigações para todas as espécies, com exceção de *E. scrutor*, a germinação se manteve acima de 80% e os tratamentos de dessecação não diferiram da ausência de dessecação. As sementes de *E. scrutor* submetidas a dessecação germinaram menos que aquelas que não foram dessecadas, uma diferença de 35%.

O efeito da estratificação foi investigado utilizando somente a espécie *Pilosocereus aurisetus* em um único trabalho (1,78%, [Tabela 1](#), [Figura 2](#)). Neste caso, o método empregado foi a estratificação a frio a 10 °C por 24 horas. Aqui, a germinação de sementes tratadas por meio da estratificação diminuiu 52% em relação as sementes que não receberam tratamento algum.

Por fim, o efeito da embebição foi investigado utilizando as espécies *Syagrus harleyi* (Arecaceae), *Lychnophora ericoides* (Asteraceae), *Cipocereus minensis* (Cactaceae), *Pilosocereus aurisetus* (Cactaceae) e *Syngonanthus nitens* (Eriocaulaceae) em cinco estudos (8,77%, [Tabela 1](#), [Figura 2](#)). A germinação das sementes da palmeira *S. harleyi* e do cacto *C. minenses* foi menor que três por cento, logo a embebição não foi o método mais adequado para quebra de dormência. Por outro lado, houve sucesso na quebra de dormência das sementes da arnica *L. ericoides* e do cacto *P. aurisetus* por meio da embebição das sementes; a germinação foi de 76,5% para *L. ericoides* e 84% para *P. aurisetus*. Por fim, todas as sementes da sempre-viva *S. nitens* germinaram quando embebidas em água em temperatura alternada de 22 °C e 30 °C com objetivo de simular efeitos de hipóxia (redução de oxigenação causada pela imersão).

#### *Efeitos da escarificação física e química*

A remoção de barreiras físicas a embebição das sementes pode ocorrer através de danos ao tegumento da semente, a partir de escarificação física ou química dos propágulos. A escarificação das sementes pode ser causada pela ação isolada ou

conjunta de agentes ambientais (e.g., vento, areia, chuva) e biológicos (e.g., passagem pelo trato digestivo de animais) (e.g., [Ribeiro et al. 2016](#)). Entretanto, danos severos às sementes podem causar a inviabilidade de indivíduos potenciais quando o embrião for danificado (e.g., herbivoria de sementes, como granivoria e predação) (e.g., [Perea et al. 2019](#)). Mesmo que o embrião não seja danificado, os danos na semente podem favorecer a infestação por fungos e bactérias que acelerem a deterioração e causem a morte da semente ([Morpeth & Hall 2000](#), [Li et al. 2019](#)).

Os efeitos da escarificação sobre a germinação de sementes de espécies endêmicas foram realizados por meio de escarificação física, escarificação química, passagem por trato digestivo de animais e pelo controle de microrganismos que podem causar danos ao tegumento das sementes ([Tabela 1](#), [Figura 2](#)). A escarificação física (algumas vezes referida como “escarificação mecânica”) foi obtida utilizando lixas manuais para rasurar o tegumento das sementes. A escarificação química foi realizada através da embebição em ácido sulfúrico 98% (H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>) por variados períodos (3, 5, 10 e 12 minutos). O efeito da passagem por trato digestivo de animais foi investigado utilizando sementes obtidas das fezes de roedores (*Trichomys apereoides* – Rodentia: Echimydae) e marsupiais (*Marmosops incanus* e *Metachirus nudicaudatus* – Didelphimorphia: Didelphidae). Por fim, o controle de microrganismos danosos foi obtido com o uso de oxiclreto de cobre (Cu<sub>2</sub>Cl(OH)<sub>3</sub>) como fungicida.

A escarificação física foi investigada utilizando dez espécies da família Fabaceae *Chamaecrista choriophylla*, *C. venulosa*, *C. semaphora*, *C. ochracea*, *C. multipennis*, *C. desvauxii* (variedade *malacophylla*), *Collea cipoensis*, *Mimosa calodendron*, *M. foliolosa*, *M. maguirei* e uma espécie de Arecaceae, *Syagrus harleyi* (Arecaceae) em cinco trabalhos (8,77%, [Tabela 1](#), [Figura 2](#)). A escarificação física foi extremamente efetiva para o sucesso da germinação de todas as espécies de Fabaceae investigadas; em todas as investigações a germinação ultrapassou 70% e foi 100% efetiva para *C. semaphora* e *C. multipennis* ([Figura 4A](#)). Em contrapartida, as sementes de *S. harleyi* obtiveram baixíssima porcentagem de germinação (<1%) ([Figura 4A](#)).

A escarificação química foi investigada utilizando dez espécies da família Fabaceae, *Chamaecrista choriophylla*, *C. venulosa*, *C. semaphora*, *C. ochracea*, *C. multipennis*, *C. desvauxii* (variedade *malacophylla*) e *Mimosa foliolosa*, uma espécie de Asteraceae, *Lychnophora pohli*, e uma espécie de Poaceae, *Apochloa euprepes*, em cinco trabalhos (8,77%, [Tabela 1](#), [Figura 2](#)). A germinação ultrapassou 70% em

*C. desvauxii* (variedade *malacophylla*), *C. choriophylla*, *C. venulosa* e *M. foliolosa* quando embebidas por longos períodos em ácido sulfúrico (10 a 12 minutos) (Figura 4B). As espécies *C. semaphora*, *L. pohlii*, *C. ochracea* e *C. multipennis* também obtiveram taxas de germinação mais altas quando embebição em ácido sulfúrico por mais tempo, porém a porcentagem de germinação ainda foi baixa em relação as demais espécies (55%, 50%, 35% e 30%), com exceção de *A. euprepes* (Figura 4B). Nenhum método de escarificação química empregado resultou na germinação das sementes de *A. euprepes* (Figura 4B).

A passagem por trato digestivo foi investigada utilizando somente a Cactaceae *Cipocereus minensis* em dois trabalhos (3,51%, Tabela 1, Figura 2). No primeiro estudo, os experimentos de germinação que foram realizados utilizando as sementes triadas das fezes da *Marmosops incanus* (cuíca cinza) e *Metachirus nudicaudatus* (cuíca-de-cauda-pelada) foram pouco efetivos. A germinação de sementes encontradas nas fezes de ambos os marsupiais foram baixas (6,2% e 11,4%, respectivamente) em relação a germinação de sementes de espécies de distribuição comum no cerrado, como a Melastomataceae *Clidemia urceolata* (71,7% e 69%, respectivamente). No segundo estudo, a germinação das sementes que passaram pelo trato de digestivo do *Trichomys apereoides* (rato-boiadeiro) também foi baixa, não ultrapassando sete por cento. Diante deste cenário, podemos pressupor que a passagem das sementes pelo trato digestivo dessas espécies de animais não sejam o principal fator responsável pela quebra de dormência das sementes de *C. minensis*.

O efeito da desinfestação das sementes foi investigada utilizando apenas a espécie *Lychnophora pohlii* (Asteraceae) em um único estudo (1,75%) (Tabela 1, Figura 2). Porém, neste estudo o intuito foi testar o efeito do ácido sulfúrico combinado ao fungicida sobre a germinação e não houve um tratamento controle utilizando apenas o fungicida. Além disso, não houve diferença entre os tratamentos testados e a germinação das sementes de *L. pohlii* não atingiu 30%.

### *Efeitos da luz*

A presença, bem como à ausência, da luz atua na ativação/repressão de genes do embrião da semente que produzem enzimas e proteínas responsáveis por continuar a dormência ou ativar a germinação (Casal & Sanchez 1998, Kaiserli et al. 2016). Entende-se por presença/ausência de luz quando nos referimos aos

comprimentos de onda visíveis da radiação luminosa. Os comprimentos de onda luminosa vermelho e o vermelho extremo (bandas de 620 a 750 nm) são aqueles mais empregados em experimentos de germinação, seguidos do azul ou verde (Cone et al. 1986, Zhang et al. 2012, Possart et al. 2014). Porém, o comprimento de onda verde (banda de 500 a 565 nm) possui pouca influência sobre o processo da germinação (Baskin et al. 2006, Wang & Folta 2013). Assim, geralmente a radiação dessa faixa é utilizada como fonte luminosa para averiguar experimentos de germinação a longo prazo na “ausência da luz”.

A resposta da incidência da radiação luminosa sobre a germinação/dormência das sementes é controlada majoritariamente pelos fitocromo A (phyA) e B (phyB) (Shinomura et al. 1996, Takaki 2000). O fitocromo é um tipo de pigmento proteico de cor azulada existente nas células do embrião da semente que, quando ativo, participa do processo de germinação através de respostas à fluência (qualidade da radiação da luz) e à irradiância (quantidade de radiação da luz) dos comprimentos de onda. Por sua vez, as características fotoblásticas da semente podem ser neutras, positivas ou negativas (Cardoso 2009, Kaiserli et al. 2016). As sementes fotoblásticas neutras possuem phyA e, portanto, independem da presença de luz, mas dependem da Resposta de Fluência Muito Baixa (RFMB) para que a germinação ocorra. Por outro lado, as sementes fotoblásticas positivas possuem phyB e germinam na presença de luz através da Resposta de Fluência Baixa (RFB). Por fim, as sementes fotoblásticas negativas possuem dois tipos de fitocromo e germinam na ausência de luz através da RFB pelo phyB ou da Resposta de Alta Irradiância (RIA) pelo phyA (Cone et al. 1986, Shinomura et al. 1996, Takaki 2000, Casal et al. 2014).

Os efeitos da radiação luminosa sobre a dormência/germinação podem ser modificados por componentes do ambiente que bloqueiam parcialmente os comprimentos de onda (Dechoum et al. 2015, Mayance et al. 2017). Em ambientes com formações florestais, as folhagens do dossel ou a camada de serrapilheira funcionam como bons filtros a fluência da radiação (Gorski et al. 1978, Chmura et al. 2017). Por outro lado, em ambientes com formações campestres e savânicas, como no campo rupestre, o soterramento recebe destaque como filtro da radiação luminosa. Através da lixiviação, agentes ambientais tais como o vento e as chuvas modificam a estrutura física do ambiente, soterrando propágulos e criando banco de sementes, e por vezes favorecendo a formação de ilhas de vegetação no topo das montanhas (veja Coelho et al. 2017, 2018).

Os efeitos da luz sobre a germinação de sementes de espécies endêmicas foram investigados desde a simulação da disponibilidade de luz durante o dia/noite (fotoperíodo de 12h com luz), da presença contínua de luz até a ausência total de luz (Tabela 1, Figura 3). Além disso, o efeito do bloqueio total da luz promovido por soterramento e de diferentes taxas de comprimentos de onda vermelho e o vermelho extremo também foram investigados (Tabela 1, Figura 2).

O efeito do fotoperíodo foi testado utilizando 49 espécies, pertencentes a 13 famílias em 42 estudos (73,68%, Tabela 1, Figura 2). As famílias com o maior número de espécies investigadas foram Velloziaceae (14 espécies), Eriocaulaceae (8 espécies) e Xyridaceae (5 espécies) e a média de germinação de sementes utilizando essas famílias foi 88%, 62%, e 86%, respectivamente (Figura 5). Vale destacar que dentre todas as espécies testadas em fotoperíodo, *Leiothrix vivípara* (Eriocaulaceae) e *Mimosa maguirei* (Fabaceae) tiveram baixíssima germinação de sementes (<3%) e as sementes de *Axonopus laxiflorus* (Poaceae) e *Syagrus harleyi* (Arecaceae) não germinaram (Figura 5). Os efeitos do fotoperíodo em si não são de interesse da maioria das investigações porque o fotoperíodo é, em geral, utilizado como tratamento controle. Assim, outras variáveis de interesse são de fato analisadas, como a presença de luz contínua ou ausência de luz e efeitos do calor. Os resultados destes efeitos estão sintetizados nas seções seguintes.

O efeito da presença de luz foi investigado em 17 espécies, pertencentes a seis famílias botânicas em dez estudos (17,54%, Tabela 1, Figura 2). As famílias com o maior número de espécies investigadas foram Velloziaceae (sete espécies), Eriocaulaceae (quatro espécies) e Xyridaceae (três espécies) (Figura 5). As espécies de Velloziaceae e Xyridaceae tiveram altas taxas de germinação em resposta a presença de luz contínua, ambas famílias com média de germinação de 89% (Figura 5). Por outro lado, a germinação das espécies de Eriocaulaceae responderam de forma variada a presença de luz: *Actinocephalus geniculatus* e *Syngonanthus anthemiflorus* apresentaram altas taxas de germinação, 75% e 85%, respectivamente (Figura 5); *Syngonanthus multipes* e *S. niger* apresentaram baixas taxas de germinação, 58% e 30%, respectivamente (Figura 5). Além disso, apenas a luz contínua não foi capaz de estimular a germinação das sementes da espécie *Apochloa euprepes* (Poaceae) (Figura 5).

A ausência de luz foi obtida através do escuro contínuo com as sementes vistoriadas em luz verde de segurança. A ausência de luz foi investigada utilizando 35

espécies, pertencentes a sete famílias botânicas em dezessete estudos (31,58%, [Tabela 1](#), [Figura 2](#)). Nestes trabalhos o efeito da ausência de luz sobre a germinação variou muito entre as espécies; foram obtidos efeitos nulos, de redução ou do aumento da germinação de sementes ([Figura 5](#)). Entre as espécies em que a germinação não respondeu a ausência de luz estão uma espécie de Fabaceae (*Mimosa calodendron*), uma espécie de Melastomataceae (*Trembleya laniflora*), duas espécies de Cactaceae (*Arthrocerus glaziovii* e *A. melanurus*), três espécies de Xyridaceae (*Xyris cipoensis*, *X. longiscapa* e *X. platystachya*) e seis espécies de Eriocaulaceae (*Actinocephalus geniculatus*, *Leiothrix vivípara*, *Syngonanthus anthemiflorus*, *S. multipes*, *S. niger* e *S. nitens*) ([Figura 5](#)). Entre as espécies em que a ausência de luz reduziu a germinação entre 3% e 50% estão uma espécie de Fabaceae (*Cipocereus minensis*), uma espécie de Lythraceae (*Diplusodon orbicularis*) e dez espécies de Velloziaceae (*Vellozia albiflora*, *V. aloifolia*, *V. ciliata*, *V. glandulifera*, *V. hirsuta*, *V. lilacina*, *V. maxillarioides*, *V. minima*, *V. pusilla* e *V. stenocarpa*) ([Figura 5](#)). Por outro lado, entre as espécies em que a ausência de luz aumentou a germinação entre 60 e 90% estão uma espécie de Fabaceae (*Calliandra viscidula*) e nove espécies de Velloziaceae (*Barbacenia flava*, *B. markgrafii*, *Vellozia caruncularis*, *V. compacta*, *V. epidendroides*, *V. gigantea*, *V. intermedia*, *V. ornata* e *V. resinosa*) ([Figura 5](#)). Vale destacar que as espécies de Velloziaceae que apresentaram altas taxas de germinação na ausência de luz estavam também submetidas ao aumento de temperatura ([Figura 5](#)).

Os efeitos da ausência de luz também foram investigados por meio do soterramento utilizando as espécies *Comanthera elegans* (Eriocaulaceae) e *Xyris longiscapa* (Xyridaceae) em três estudos (5,26%, [Tabela 1](#), [Figura 2](#)). Um dos trabalhos considerou a densidade de plantas adultas como um parâmetro para avaliar a sobrevivência das sementes de *C. elegans* que foram utilizadas no experimento. Em contrapartida, os outros dois estudos exumaram as sementes soterradas de *C. elegans* e *X. longiscapa* a cada dois meses durante 18 meses. Neste caso, as sementes *C. elegans* só foram avaliadas por meio de fotoperíodo e as sementes de *X. longiscapa* foram testadas em fotoperíodo e escuro contínuo. As sementes testadas em escuro contínuo não germinaram.

Os efeitos dos comprimento de onda vermelho e do vermelho extremo foram investigados utilizando apenas a espécie *Vellozia albiflora* (Velloziaceae) em um único estudo (1,75%, [Tabela 1](#), [Figura 2](#)). Neste caso, os efeitos foram investigados

por meio da razão entre vermelho e vermelho extremo (V/VE). A germinação de *V. albiflora* foi alta (67 e 69%) em altas taxas de V/VE (0.77 e 1.03, respectivamente).

### *Efeitos da temperatura*

A temperatura é um dos principais efeitos extrínsecos relacionados à continuidade da dormência ou o gatilho para a germinação (Black 2001, Nonogaki et al. 2010). Naturalmente, a temperatura advém da incidência da radiação solar; logo, seus efeitos dependem da periodicidade dos dias (e.g., flutuação de temperatura de acordo com horas de maior incidência solar) e sobretudo das variações climáticas ao longo das estações do ano.

Temperaturas muito elevadas reduzem a disponibilidade de água do habitat e isso pode prejudicar a início da primeira fase da germinação (embebição) (Bradford et al. 2007), além de degradar importantes proteínas presentes no embrião (Al-Whaibi 2011). Em contraste, temperaturas muito baixas desestimulam a segunda fase da germinação ao reduzir o metabolismo da semente e favorecer sua dormência (Hu et al. 2018). Dessa forma, um ponto ótimo de temperatura específico a cada espécie vegetal é necessário para prevenir o dessecamento da semente e manter o funcionamento do metabolismo do embrião relacionado a germinação (Akter et al. 2017).

Os efeitos da temperatura sobre a germinação de sementes das espécies endêmicas foram investigadas por meio da variação da temperatura em diversas formas (Figura 1, Figura 3). A variação de temperatura durante o dia/noite foi realizada por meio de flutuação de temperatura, temperatura mais elevada na presença de luz por 12h (de 30 a 35 °C) e temperatura mais baixa na ausência de luz por 12h (de 15 a 25 °C). Além disso, também foram averiguados os efeitos do aumento de temperatura ao longo do tempo de forma discreta (em intervalos fixos, geralmente um aumento de 5 °C).

O efeito da flutuação de temperatura foi investigado para a espécie *Lychnophora ericoides* (Asteraceae), a espécie *Leiothrix vivipara* (Eriocaulaceae) e três espécies do gênero *Xyris*, *X. cipoensis*, *X. longiscapa* e *X. platystachya* em dois estudos (5,26%, Tabela 1, Figura 3). A flutuação de temperatura ótima foi 30-20 °C para todas as espécies estudadas com altas taxas de germinação. Neste caso, todas as espécies de *Xyris* tiveram germinação acima de 81%. Em contrapartida, as sementes de *L. ericoides* e *L. vivipara* tiveram baixa percentagem de germinação em

relação as demais espécies investigadas (*L. ericoides* germinou 40% a 30-20 °C, enquanto *L. vivípara* menos de dois por cento a 30-15 °C).

O efeito do aumento de temperatura foi investigado em 39 espécies, pertencente a nove famílias botânicas em 21 estudos (36,84%, [Tabela 1](#), [Figura 2](#)). Dentre os estudos que testaram o aumento de temperatura, a temperatura mais baixa foi 5 °C e a temperatura mais alta foi 40 °C ([Figura 6](#)). As temperaturas onde as sementes atingiram altas taxas de germinação divergiram entre as espécies estudadas. As sementes de *Leiothrix vivípara* (Eriocaulaceae), *Mimosa calodendron* (Fabaceae) e *Trembleya laniflora* (Melastomataceae) exibiram baixas taxas de germinação (de um até 38%) em todas as temperaturas investigadas ([Figura 6](#)). Nenhuma espécie teve alta porcentagem de germinação de germinação nas temperaturas mais baixas (5, 10 e 15 °C), com exceção de algumas espécies de Velloziaceae, como *Barbacenia flava*, *B. markgrafii*, *Vellozia aloifolia*, *V. compacta*, *V. hirsuta*, *V. pusilla* e *V. stenocarpa* e a Eriocaulaceae, *Actinocephalus geniculatus* ([Figura 6](#)). Por outro lado, essas mesmas espécies obtiveram altas taxas de germinação (entre 76 e 98%) em uma maior amplitude de temperatura, desde 15 a 40 °C ([Figura 6](#)). Além disso, as sementes da espécie *Vellozia epidendroides* tiveram altas taxas de germinação em temperatura elevadas (entre 30 e 40 °C) ([Figura 6](#)). As demais espécies investigadas tiveram altas taxas de germinação entre 20 e 30 °C ([Figura 6](#)).

### *Efeitos do fogo*

A temperatura advinda de queimadas merece destaque devido as áreas savânicas do campo rupestre ter histórico evolutivo com tal fenômeno ([Dantas et al. 2013](#), [Figueira et al. 2016](#)). Os efeitos do fogo sobre a ecologia das espécies savânicas são documentados para a rebrota e a floração de determinadas espécies ([Lamont et al. 2011](#), [Barbosa et al. 2014](#), [Pyke 2017](#)), assim como sobre a germinação de sementes (e.g., as Fabaceae, *Senna cana* e *Mimosa kalunga*) ([Daibes et al. 2019](#)). Importante destacar que as consequências do fogo sobre as sementes não estão restritas ao momento das queimadas, podendo ocorrer até semanas após a passagem do fogo ([Fernandes et al. 2021](#)).

Os efeitos que acontecem durante a passagem do fogo podem ser semelhantes àqueles advindos da elevação da temperatura em épocas muito quentes. Dessa forma, a passagem do fogo pode ser essencial na ativação do metabolismo do

embrião das sementes, assim como na remoção de barreiras naturais que impedem o acesso da água ao embrião de sementes de algumas espécies (Debeaujon et al. 2007). Além disso, os efeitos do fogo sobre a germinação incluem, além da temperatura, a influência da fumaça e da solução chamuscada dos detritos queimados sobre o metabolismo do embrião de espécies que possuem histórico evolutivo com o fogo (Keeley & Fotheringham 2000, Keeley et al. 2018, Fernandes et al. 2021).

Os efeitos do fogo sobre a germinação de sementes das espécies endêmicas foram investigadas por meio do choque térmico e da queimada propriamente dita. Neste caso, os efeitos de choque térmico foram testados por meio da elevação súbita de temperatura por curtos períodos. Contudo, um estudo testou o choque térmico com redução drástica de temperatura a 5 °C.

O efeito do choque térmico foi investigado por meio de baixas e altas temperaturas em quatro estudos distintos (7,02%, Tabela 1, Figura 2) utilizando quatro espécies: *Cipocereus minensis* (Cactaceae), *Apochloa euprepes* (Poaceae), *Syngonanthus nitens* (Eriocaulaceae) e *Xyris asperula* (Xyridaceae). As sementes de *C. minensis* foram testadas apenas em choque térmico de baixa temperatura (5 °C por 48h) e esse efeito não interferiu na germinação. O choque térmico também não interferiu na germinação das sementes de *A. euprepes*, porém o efeito foi investigado apenas em alta temperatura (80 °C por 2min). Por outro lado, o choque térmico em alta temperatura (60 a 200 °C por até 3min) aumentou a germinação das sementes de *S. nitens* acima de 80%, porém altas temperaturas por longos períodos (200 °C por 5min) foi letal para as sementes. O choque térmico em alta temperatura também elevou a germinação das sementes de *X. asperula* acima de 70% (100 a 150 °C por até 3min), contudo altas temperaturas por longos períodos também foi letal para as sementes (180 °C por 5min).

O efeito da queimada foi simulado em meio a população natural da espécie *Leiothrix vivipara* (Eriocaulaceae) em um único estudo (1,75%, Tabela 1, Figura 2). Queimadas artificiais controladas foram realizadas e posteriormente foi feito o acompanhamento da emergência de plântulas do banco natural de sementes da população de *L. vivipara*. Houve baixa percentagem de plântulas (< 4%) na área queimada. Contudo, a percentagem de plântulas emergidas da área controle não diferiu da área queimada.

## **Tendências gerais**

Uma ínfima parte da diversidade das fanerógamas presentes no campo rupestre possuem estudos publicados sobre a germinação de sementes, ou seja, a grande maioria das espécies do campo rupestre não tem nenhuma dimensão do nicho da regeneração relativo à germinação investigado. Essa lacuna do conhecimento é muito grave tendo em vista a relevância do assunto face aos impactos a esse ecossistema e sua aplicabilidade na restauração ecológica. Mesmo dentre as variáveis mais investigadas, como o calor, radiação e a disponibilidade de água, ainda pouco se sabe sobre o efeito dessas variáveis para a maioria das espécies endêmicas do campo rupestre. Além disso, o efeito dos atributos da semente, da idade, dos reguladores hormonais e da abrasão sobre a germinação foram pouquíssimos investigados. Diante dessa ausência de investigações, a identificação de padrões que regulam a germinação de sementes do campo rupestre ainda é desafiadora e preocupante.

O atributo de tamanho da semente indica uma possível relação negativa entre espécies que produzem sementes com maior massa e a germinação. Por exemplo, comparando as espécies de *Chamaecrista* (Fabaceae) que produzem sementes muito grandes (entre 3,13 e 21,75 mg) com as espécies de *Vellozia* (Velloziaceae) que produzem sementes pequenas (entre 0,18 e 1,21 mg), a germinação das espécies que produzem sementes menores foi muito superior. Isso indica uma possível relação entre a restrição da germinação (talvez dormência) com o aumento da massa das sementes. Essa resposta da germinação a massa da semente poderia ser mais bem aproveitada, caso o atributo de tamanho da semente fosse diretamente relacionado com a capacidade individual de germinação da semente. Dessa forma, a resposta direta da massa da semente sobre a germinação poderia ser amostrada, e com isso poderíamos testar o efeito do atributo massa da semente sobre a germinação de maneira mais segura. Contudo, muitas espécies do campo rupestre produzem sementes muito diminutas (<0,001 mg) e isso torna a mensuração da massa da semente como unidade amostral desafiadora. Esse desafio se dá porque a amostragem da massa de sementes muito diminutas exige uso de balanças de ultra precisão, um equipamento que pode não ser acessível a muitos grupos de pesquisa.

Embora as sementes produzidas pelas espécies de *Chamaecrista* (Fabaceae) tenham tido baixas porcentagens de germinação, ao empregar a escarificação física combinados com a presença constante de luz, a porcentagem de germinação das sementes superou os 70%. Portanto, as baixas porcentagens de germinação podem

estar relacionadas a algum tipo de impermeabilidade do tegumento e não ao tamanho da semente dessas espécies. Além disso, existem outros componentes do nicho da germinação das espécies de *Chamaecrista* que podem ajudar a elucidar quais os principais efeitos que favorecem a germinação dessas espécies, mas que ainda não foram investigados. Por exemplo, fatores relacionados aos efeitos da radiação, tais como o fotoperíodo e a ausência total de luz.

A ausência de luz reduz a germinação para maioria das espécies endêmicas do campo rupestre das famílias Eriocaulaceae, Xyridaceae, Cactaceae, Lythraceae e Velloziaceae. Por outro lado, a germinação de sementes de algumas Velloziaceae, como *V. caruncularis*, *V. epidendroides* e *V. intermedia*, respondeu de forma positiva a efeitos sinérgicos da radiação e do calor. Especificadamente, as dimensões do nicho da germinação dessas sementes correspondem a ausência de luz e o aumento de temperatura. Nos ambientes de campo rupestre esses espectros do nicho da regeneração podem ser obtidos com os propágulos soterrados, algumas vezes formando bancos de sementes, durante a passagem do fogo. Contudo, ainda não foram realizadas investigações para avaliar a singularidade da combinação desses efeitos sobre a germinação dessas espécies de Velloziaceae ou de outras espécies endêmicas.

Um ponto importante para o manejo ou recuperação de ambientes é o estudo da viabilidade das sementes em armazenamento destinadas a produção de mudas (e.g., [Desa 2016](#)). Contudo, estudos que visam testar a viabilidade de sementes armazenadas ao longo do tempo ou mesmo os métodos ideais para armazenamento das sementes endêmicas do campo rupestres são raros. Isso é alarmante porque conhecer o quanto a idade das sementes influencia na viabilidade/germinabilidade é essencial para criar e manter bibliotecas de sementes de espécies endêmicas do campo rupestre.

Outro ponto relevante é que pouco se sabe sobre os efeitos das atividades antrópicas sobre a germinação de sementes do campo rupestre e, conseqüentemente, os efeitos dessas atividades sobre o recrutamento e regeneração no ecossistema. Modificações do solo podem facilitar a chegada e proliferação exacerbada de espécies nativas não endêmicas ao longo do tempo. As novas espécies podem substituir a flora típica da região e levar a perda de biodiversidade. Por exemplo, embora ainda não esteja fundamentado na plataforma da [REFLORA](#), no campo rupestre já temos registros da ocorrência em abundância elevada de *Cecropia*

*pachystachya* (Urticaceae) e *Jacaranda caroba* (Bignoniaceae), espécies nativas, porém típicas da borda de habitats florestais (veja [Carvalho et al. 2020](#), [Oki et al. 2020](#)).

Embora a expansão urbana, mineração e a agropecuária sejam algumas das principais ameaças ao campo rupestre ([Fernandes et al. 2020](#)), os efeitos dos contaminantes do solo advindo dessas práticas sobre a germinação das espécies endêmicas são desconhecidos. E por fim, mas não menos importante, os efeitos do aquecimento global sobre a germinação de sementes das espécies de campo rupestre são praticamente nulos. Apesar do aumento de temperatura ser majoritariamente estudado, quase nada se sabe sobre os efeitos do incremento de gás carbônico na atmosfera (CO<sub>2</sub>) para a germinação de sementes das espécies endêmicas desse ecossistema único.

## Agradecimentos

Agradecemos à CAPES, FAPEMIG, CNPq, Anglo American e Vale pelo apoio à diversos projetos de pesquisas que levaram à esta síntese. Agradecemos especialmente a Lucas Arantes Garcia pela leitura e pelas diversas sugestões nas primeiras versões do manuscrito.

## Referências

- Akter N, Islam MR (2017) Heat stress effects and management in wheat. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 37:1-17.
- Al-Whaibi MH (2011) Plant heat-shock proteins: a mini review. *Journal of King Saud University-Science* 23:139-150.
- Barbosa BC, Cappi VS, Ribeiro SP, Fernandes GW (2014) Avaliação da capacidade de rebrotamento pós-distúrbio das plantas lenhosas típicas dos campos rupestres. *Ecología austral* 24: 350-355.
- Barbosa NPDU, Fernandes GW, Sanchez-Azofeifa A (2015) A relict species restricted to a quartzitic mountain in tropical America: an example of microrefugium? *Acta Botanica Brasilica* 29:299-309.
- Baskin CC, Baskin JM (1998) *Ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination. Seeds.* Academic Press, California, 666p.
- Baskin CC, Thompson K, Baskin JM (2006) Mistakes in germination ecology and how to avoid them. *Seed Science Research* 16:165-168.

- Bewley JD, Bradford K, Hilhorst H, Nonogaki H (2012) Seeds: Physiology of Development, Germination and Dormancy. Springer, p 392.
- Black M (2001) Seeds. eLS. King's College, London, UK p1-6.
- Bradford KJ (2007) Water relations in seed germination. In: Kigel J, Gad G. (eds) Seed development and germination, Routledge, New York, pp 351-396.
- Caminha-Paiva D, Negreiros D, Barbosa M, Fernandes GW (2021) Functional trait coordination in the ancient and nutrient-impooverished campo rupestre: soil properties drive stem, leaf and architectural traits. *Biological Journal of the Linnean Society*, 133:531-545.
- Cardoso VJM (2009) Fotometria para biólogos. *Oecologia Brasiliensis* 13:545-553.
- Carvalho BB, Cappi VS, Ribeiro SP, Fernandes W (2014) Avaliação da capacidade de rebrotamento pós-distúrbio das plantas lenhosas típicas dos campos rupestres. *Ecología Austral* 24:350-355.
- Carvalho VC, Oki Y, Fernandes GW, Nunes FP, da Silveira Vieira VA (2020) Comportamento germinativo de sementes de *Cecropia pachystachya* Trec. (Urticaceae) provenientes de campos rupestres da Cadeia do Espinhaço, Minas Gerais. *MG Biota* 13:19-29.
- Casal JJ, Sánchez RA (1998) Phytochromes and seed germination. *Seed Science Research* 8:317-329.
- Casal JJ, Candia AN, Sellaro R (2014) Light perception and signaling by phytochrome A. *Journal of Experimental Botany* 65:2835-2845.
- Chmura DJ, Modrzyński J, Chmielarz P, Tjoelker MG (2017) Plasticity in seedling morphology, biomass allocation and physiology among ten temperate tree species in response to shade is related to shade tolerance and not leaf habit. *Plant Biology* 19:172-182.
- Coelho MS, Fernandes GW, Perillo LN, Neves FS (2017) Capões de Mata: Arquipélagos Florestais pouco conhecidos e ameaçados. *MG Biota* 10:23-34.
- Coelho MS, Carlos PP, Pinto VD, Meireles A, Negreiros D, Morellato LPC, Fernandes GW (2018) Connection between tree functional traits and environmental parameters in an archipelago of montane forests surrounded by rupestrian grasslands. *Flora* 238:51-59.
- Cone JW, Kendrick RE (1986) Photocontrol of seed germination. In: Kendrick RE, Kronenberg GHM (eds) *Photomorphogenesis in plants*, Springer, Dordrecht, p 443-465.
- Daibes LF, Pausas JG, Bonani N, Nunes J, Silveira FA, Fidelis A (2019) Fire and legume germination in a tropical savanna: ecological and historical factors. *Annals of Botany* 123:1219-1229.

- Dantas V., Batalha MA, Pausas JG (2013) Fire drives functional thresholds on the savanna–forest transition. *Ecology* 94:2454-2463.
- Debeaujon I, Lepiniec L, Pourcel L, Routaboul JM (2007) Seed coat development and dormancy. In: Bradford K, H. Nonogaki H (eds) *Seed development, dormancy and germination*, Wiley-Blackwell, pp 25-49.
- Dechoum MS, Zenni RD, Castellani TT, Zalba SM, Rejmánek M (2015) Invasions across secondary forest successional stages: effects of local plant community, soil, litter, and herbivory on *Hovenia dulcis* seed germination and seedling establishment. *Plant Ecology* 216:823-833.
- Desa M (2016) Seed Libraries. In: Brown S, Mclor K, Snyder EH (eds) *Sowing seeds in the city*. Springer, Dordrecht pp 281-291.
- Fernandes AF, Oki Y, Fernandes GW, Moreira B (2021) The effect of fire on seed germination of campo rupestre species in the South American Cerrado. *Plant Ecology* 222:45–55.
- Fernandes GW (2016) a The megadiverse rupestrian grassland. In: Fernandes GW (eds) *Ecology and conservation of mountaintop grasslands in Brazil*, Springer, Cham, pp 3-14.
- Fernandes GW (2016) b The shady future of the rupestrian grassland: major threats to conservation and challenges in the Anthropocene. In: Fernandes GW (eds) *Ecology and conservation of mountaintop grasslands in Brazil*, Springer, Cham, pp 545-561.
- Fernandes GW, Barbosa NPU, Alberton B, Barbieri A, Dirzo R, Goulart F, Guerra TJ, Morellato LPC, Solar RRC (2018) The deadly route to collapse and the uncertain fate of Brazilian rupestrian grasslands. *Biodiversity and Conservation* 27:2587-2603.
- Fernandes GW, Arantes-Garcia L, Barbosa M, Barbosa NP, Batista EK, Beiroz W, Rezende FM, Abrahão A, Almada ED, Alves E, Alves NJ, Angrisano P, Arista M, Arroyo J, Arruda JA, Bahia TO, Braga L, Brito L, Callisto M, Caminha-Paiva D, Carvalho M, Conceição AA, Costa LN, Cruz A, Cunha-Blum J, Dagevos J, Dias BFS, Pinto VD, Dirzo R, Domingos DQ, Echternacht L, Fernandes S, Figueira JFC, Fiorini CF, Giuliatti AM, Gomes A, Gomes VM, Gontijo B, Goulart F, Guerra TJ, Junqueira PA, Lima-Santos D, Marques J, Meira-Neto J, Miola DTB, Morellato LPC, Morellato D, Neire E, Neves AC, Neves FS, Novais S, Oki Y, Oliveira E, Oliveira RS, Pivari MO, Junior EP, Ranieri BD, Ribas RP, Scariot A, Schaefer CE, Sena L, Da Silva PG, Siqueira PR, Soares NC, Soares-Filho B, Solar R, Tabarelli M, Vasconcellos R, Vilela E, Silveira FA (2020) Biodiversity and ecosystem services in the campo rupestre: a road map for the sustainability of the hottest Brazilian biodiversity hotspot. *Perspectives in Ecology and Conservation* 18:213-222.
- Figueira JEC, Ribeiro KT, Ribeiro MC, Jacobi CM, França H, Neves ACDO, Miranda, CADK (2016) Fire in rupestrian grasslands: plant response and management. In: Fernandes GW (eds) *Ecology and conservation of mountaintop grasslands in Brazil*, Springer, Cham, pp 415-448.

- REFLORA - Flora do Brasil (2020) Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: < <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> >. Acesso em: 19 março 2020.
- Giulietti AM, De Menezes NL, Pirani JR, Meguro M, Wanderley MDGL (1987) Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: caracterização e lista das espécies. Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo p 1-151.
- González GS, Torres-Díaz C, Bustos-Schindler C, Gianoli E (2011) Anthropogenic fire drives the evolution of seed traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108:18743-18747.
- Gorski T, Gorska K, Rybicki J (1978) Studies on the germination of seeds under leaf canopy. *Flora* 167:289-299.
- Grubb PJ (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52:107-145.
- Han C, Yang P (2015) Studies on the molecular mechanisms of seed germination. *Proteomics* 15:1671–1679.
- Hu XW, Ding XY, Baskin CC, Wang YR (2018) Effect of soil moisture during stratification on dormancy release in seeds of five common weed species. *Weed Research* 58:210-220.
- Hu, XW, Pan J, Min DD, Fan Y, Ding XY, Fan SG, Baskin CC Baskin JM (2017) Seed dormancy and soil seedbank of the invasive weed *Chenopodium hybridum* in north-western China. *Weed Research* 57:54-64.
- Kaiserli E, Chory J (2016) The role of phytochromes in triggering plant developmental transitions. *Encyclopedia of life sciences* 1:1-11.
- Keeley JE, Fotheringham CJ (2000) Role of fire in regeneration from seed. In: Fenner M (eds) *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, CABI Publishing, Wallingford, pp 311-330.
- Keeley JE, Pausas JG (2018) Evolution of 'smoke' induced seed germination in pyroendemic plants. *South African Journal of Botany* 115:251-255.
- Keller EJ, Senula A (2010) Cryopreservation of plant germplasm. In: Davey MR (eds) *Plant cell culture*, Wiley-Blackwell, Oxford, pp 131-151.
- Kucera B, Cohn MA, Leubner-Metzger G (2005) Plant hormone interactions during seed dormancy release and germination. *Seed Science Research* 15:281-307.
- Lamont BB, Downes KS (2011) Fire-stimulated flowering among resprouters and geophytes in Australia and South Africa. *Plant Ecology* 212:2111-2125.

- Lamont BB, He T, Yan Z (2018) Evolutionary history of fire-stimulated resprouting, flowering, seed release and germination. *Biological Reviews* 94:903-928.
- Larson JE, Sheley RL, Hardegree SP, Doescher PS, James JJ (2015) Seed and seedling traits affecting critical life stage transitions and recruitment outcomes in dryland grasses. *Journal of Applied Ecology* 52:199-209.
- Larson JE, Anacker BL, Wanous S, Funk JL (2020) Ecological strategies begin at germination: Traits, plasticity and survival in the first 4 days of plant life. *Functional Ecology* 34:968-979.
- Li YM, Shaffer JP, Hall B, KH (2019) Soil-borne fungi influence seed germination and mortality, with implications for coexistence of desert winter annual plants. *PLoS one* 14:e0224417.
- Long RL, Gorecki MJ, Renton M, Scott JK, Colville L, Goggin DE, Commander EL, Westcott DA, Cherry H, Finch-Savage WE (2015) The ecophysiology of seed persistence: a mechanistic view of the journey to germination or demise. *Biological Reviews* 90:31-59.
- Madsen MD, Davies KW, Boyd CS, Kerby JD, Svejcar TJ (2016) Emerging seed enhancement technologies for overcoming barriers to restoration. *Restoration Ecology* 24:77-84.
- Mayence CE, Stevens JC, Courtney P, Dixon KW (2017) Edaphic constraints on seed germination and emergence of three *Acacia* species for dryland restoration in Saudi Arabia. *Plant ecology* 218:55-66.
- Miransari M, Smith DL (2014) Plant hormones and seed germination. *Environmental and Experimental Botany* 99:110-121.
- Morpeth DR, Hall AM (2000). Microbial enhancement of seed germination in *Rosa corymbifera* 'Laxa'. *Seed Science Research* 10:489-494.
- Nambara E, Okamoto M, Tatematsu K, Yano R, Seo M, Kamiya Y (2010) Abscisic acid and the control of seed dormancy and germination. *Seed Science Research* 20:55-67.
- Negreiros D, Le Stradic S, Fernandes GW, Rennó HC (2014) CSR analysis of plant functional types in highly diverse tropical grasslands of harsh environments. *Plant Ecology* 215:379-388.
- Neves ACO, Barbieri AF, Pacheco AA, de Moura-Resende F, Braga RF, Azevedo AA, Fernandes GW (2016) The human dimension in the Espinhaço Mountains: land conversion and ecosystem services. In: Fernandes GW (eds) *Ecology and conservation of mountaintop grasslands in Brazil*, Springer, Cham, pp 501-530.
- Nonogaki H (2008) Seed germination and reserve mobilization. In: Bewley D (eds) *Encyclopedia of life sciences (ELS)*, John Wiley & Sons, Oregon pp 1-9.

- Nonogaki H, Bassel GW, Bewley JD (2010) Germination – still a mystery. *Plant Science* 179:574-581.
- Nunes FP, Dayrell RL, Silveira FA, Negreiros D, Santana DGD, Carvalho FJ, Garcia QS, Fernandes GW (2016) Seed germination ecology in rupestrian grasslands. In: Fernandes GW (eds) *Ecology and conservation of mountaintop grasslands in Brazil*, Springer, Cham, pp 207-225.
- Oki Y, da Silveira VV, da Cruz CV, Nunes FP, Fernandes GW (2020) Comportamento germinativo de sementes de *Jacaranda caroba* Vell. DC (Bignoniaceae) de populações da Serra do Cipó, Minas Gerais, sob diferentes condições de luz e temperatura. *Revista Científica MG Biota* 13:30-41.
- Perea R, Fernandes GW, Dirzo R (2019) Early plant development depends on embryo damage location: the role of seed size in partial seed predation. *Oikos* 129:320-330.
- Pontara V, Bueno ML, Rezende, VL, de Oliveira-Filho AT, Gastauer M, Meira-Neto JAA (2018) Evolutionary history of campo rupestre: an approach for conservation of woody plant communities. *Biodiversity and Conservation* 27:2877-2896.
- Possart A, Fleck C, Hiltbrunner A (2014) Shedding (far-red) light on phytochrome mechanisms and responses in land plants. *Plant Science* 217:36-46.
- Pyke GH (2017) Fire-stimulated flowering: a review and look to the future. *Critical Reviews in Plant Sciences* 36:179-189.
- Rajjou L, Duval M, Gallardo K, Catusse J, Bally J, Job C, Job D (2012) Seed germination and vigor. *Annual Review of Plant Biology* 63:507-533.
- Ribeiro RC, Figueiredo MLN, Picorelli A, Oliveira DM, Silveira FA (2016) Does seed coat structure modulate gut-passage effects on seed germination? Examples from Miconieae DC. (Melastomataceae). *Seed Science Research* 26:139.
- Roach DA, Wulff RD (1987) Maternal effects in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:209-235.
- Shinomura T, Nagatani A, Hanzawa H, Kubota M, Watanabe M, Furuya M. (1996) Action spectra for phytochrome A- and B-specific photoinduction of seed germination in *Arabidopsis thaliana*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 93:8129-8133.
- Silveira FA, Negreiros D, Barbosa NP, Buisson E, Carmo FF, Carstensen DW, Conceição AA, Cornelissen TG, Echternacht L, Fernandes GW, Garcia QS, Guerra TJ, Jacobi CM, Lemos-Filho JP, Le Stradic S, Morellato LPC, Neves FS, Oliveira RS, Schaefer CE, Garcia QS (2016) Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. *Plant and Soil* 403:129-152.

- Souza ML, Fagundes M (2014) Seed size as key factor in germination and seedling development of *Copaifera langsdorffii* (Fabaceae). *American Journal of Plant Sciences* 5:2566-2573.
- Souza ML, Solar RR, Fagundes M (2015) Reproductive strategy of *Copaifera langsdorffii* (Fabaceae): more seeds or better seeds? *Revista de Biología Tropical* 63:1161-1167.
- Takaki M (2001) New proposal of classification of seeds based on forms of phytochrome instead of photoblastism. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 13:104-108.
- Tameirão LB, Caminha-Paiva D, Negreiros D, Veloso MDDM, Berbara RL, Dias LE, Pierce S, Fernandes GW (2021) Role of environmental filtering and functional traits for species coexistence in a harsh tropical montane ecosystem. *Biological Journal of the Linnean Society* 133:546-560.
- Valleriani A, Tielbörger K (2006) Effect of age on germination of dormant seeds. *Theoretical Population Biology* 70:1-9.
- Vertucci CW (1989). The kinetics of seed imbibition: controlling factors and relevance to seedling vigor. *Seed Moisture* 14:93-115.
- Vishal B, Kumar PP (2018) Regulation of seed germination and abiotic stresses by gibberellins and abscisic acid. *Frontiers in Plant Science* 9:838.
- Wang Y, Folta KM (2013) Contributions of green light to plant growth and development. *American Journal of Botany* 100:70-78.
- Woodstock LW (1988) Seed imbibition: a critical period for successful germination. *Journal of Seed Technology* 12:1-15.
- Yan A, Chen Z. (2020) The control of seed dormancy and germination by temperature, light and nitrate. *The Botanical Review* 86: 39-75.
- Zhang M, Zhu JJ, Yan QL (2012) Review on influence mechanisms of light in seed germination. *Chinese Journal of Plant Ecology* 36:899.

**Tabela 1.** Lista de espécies endêmicas do campo rupestre que possuem investigação sobre germinação de sementes e os efeitos dos fatores investigados em cada estudo. Destaques em amarelo dizem respeito ao número de estudos que investigaram o determinado efeito para cada família botânica. Destaques em cinza fazem referência ao código do estudo (Título, ano, autoria e tipo de cada estudo descrito na Tabela 2) que investigou o determinado efeito sobre a germinação de sementes. At. = Atributos da semente. Reg. = Regulador hormonal. \* Antiga *Vellozia leptopetala* \*\* Antiga *Hoffmannseggella cinnabarina*.

EFEITOS	Intrinsecos							Extrinsecos																			
	At.	Idade da semente				Reg.		Abrasão			Água					Radiação				Calor							
	Tamanho da semente	Criopreservação	Maduração do fruto	Tempo de coleta	Tempo de estocagem	ABA/GA	GA	Desinfestação	Escarificação física	Escarificação química	Trato digestivo	Concentração de KNO <sub>3</sub>	Concentração de pH	Concentração de sacarose	Dessecação	Embebição	Estratificação	Osmoticidade	Ausência de luz	Fotoperíodo	Presença de luz	Soterramento	Vermelho/Vermelho extremo	Aumento de temperatura	Choque térmico	Flutuação de temperatura	Queimada
<b>Velloziaceae</b>	20					2													22	15	9		1	20			
<i>Barbacenia flava</i>	56																		56	56				56			
<i>Barbacenia markgrafii</i>	56																		56	56				56			
<i>Vellozia albiflora</i>	43																		43	43	43		43				
<i>Vellozia aloifolia</i>	34																		34	34				34			
<i>Vellozia caruncularis</i>						1													1		1			1			
<i>Vellozia ciliata</i>	34																		34	34				34			
<i>Vellozia compacta</i>	56																		56	56				56			
<i>Vellozia epidendroides</i>	50																		50		50			50			
<i>Vellozia epidendroides*</i>	50																		50		50			50			
<i>Vellozia gigantea</i>	7																		7		7			7			

<i>Vellozia glandulifera</i>	7											7		7					7			
<i>Vellozia hatschbachii</i>	34											34	34						34			
<i>Vellozia hirsuta</i>	34											34	34						34			
<i>Vellozia intermedia</i>					1							1		1					1			
<i>Vellozia lilacina</i>	43											43	43	43								
<i>Vellozia maxillarioides</i>	34											34	34						34			
<i>Vellozia minima</i>	34											34	34						34			
<i>Vellozia ornata</i>	34											34	34						34			
<i>Vellozia pusilla</i>	34											34	34						34			
<i>Vellozia resinosa</i>	34											34	34						34			
<i>Vellozia stenocarpa</i>	34											34	34						34			
<i>Vellozia variabilis</i>	7											7		7					7			
<b>Fabaceae</b>	6			4			11	7				3	7	7					2			
<i>Calliandra viscidula</i>												39	39	39								
<i>Chamaecrista choriophylla</i>	52						52	52											52			
<i>Chamaecrista desvauxii</i> var. <i>malacophylla</i>	52						52	52											52			
<i>Chamaecrista multipennis</i>	52						52	52											52			
<i>Chamaecrista ochracea</i>	52						52	52											52			
<i>Chamaecrista semaphora</i>	52						52	52											52			
<i>Chamaecrista venulosa</i>	52						52	52											52			
<i>Collaea cipoensis</i>				54			54						54									
<i>Mimosa calodendron</i>							29					19	19						19			
<i>Mimosa foliolosa</i>				16, 54			54	15, 16				15	15, 54						15			
<i>Mimosa maguirei</i>				1			1						1									
<b>Eriocaulaceae</b>	6	1	5	1	1						1		1		6	12	4	2	5	1	1	1
<i>Actinocephalus geniculatus</i>	13											13	13	13					13			
<i>Comanthera elegans</i>			35										4,10,51				4,51					
<i>Comanthera magnifica</i>			6																			
<i>Comanthera mucugensis</i> subsp. <i>mucugensis</i>		45		45									45									
<i>Comanthera suberosa</i>			6																			
<i>Leiostrix vivipara</i>	22											22	22						22	22	22	

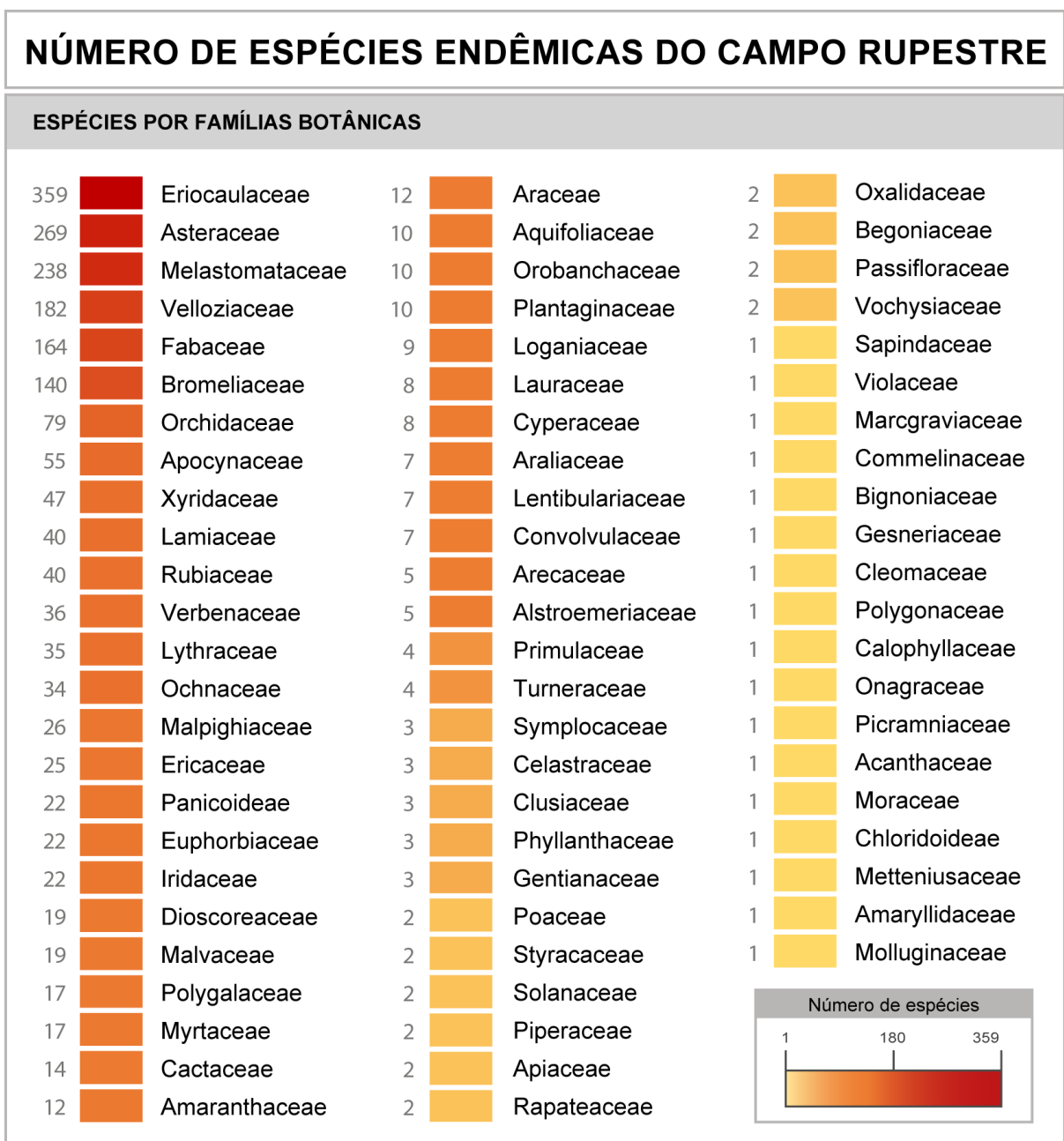
<i>Syngonanthus anthemiflorus</i>	13													13	13	13			13		
<i>Syngonanthus multipes</i>	13													13	13	13			13		
<i>Syngonanthus niger</i>	13													13	13	13			13		
<i>Syngonanthus nitens</i>	47		37,47											47	18,37,47				18		
<b>Xyridaceae</b>	5	1												4	8	3	1		6	1	3
<i>Xyris asperula</i>	12													55	12,55				12	55	
<i>Xyris cipoensis</i>	14	9												14	9,14	14			14		14
<i>Xyris longiscapa</i>	14													14,32	14,32	14	32		14,32		14
<i>Xyris platystachya</i>	14													14	14	14			14		14
<i>Xyris subsetigera</i>	12														12				12		
<b>Bromeliaceae</b>	2														2				5		
<i>Alcantarea nahoumii</i>	46														25,46				46		
<i>Dyckia goehringii</i>	5																		5		
<i>Encholirium heloisae</i>														26					26		
<i>Encholirium pedicellatum</i>														26					26		
<i>Encholirium scrutor</i>														26					26		
<b>Asteraceae</b>	1			1		2	1		2		1	1		1		6	1		1		1
<i>Bidens brasiliensis</i>																	20				
<i>Lychnophora ericoides</i>	29					21					21			21		21,29,36			21		21
<i>Lychnophora pinaster</i>				27												2,31					
<i>Lychnophora pohlii</i>						30	41		30,41					30		30					
<b>Cactaceae</b>	4	1		1		2					2	1		3	4				2		1
<i>Arthrocereus glaziovii</i>	44													44	44				44		
<i>Arthrocereus melanurus</i>	44													44	44				44		
<i>Cipocereus minensis</i>	17,24	24		24		24			17,24					24	24						24
<i>Pilosocereus aurisetus</i>						38								38	38						
<b>Lythraceae</b>														2	2				2		
<i>Diplusodon hirsutus</i>														11	11				11		
<i>Diplusodon orbicularis</i>														11	11				11		
<b>Melastomataceae</b>														1	3				2		
<i>Lavoisiera cordata</i>															28				28		



8	Crepuscular pollination and reproductive ecology of <i>Trembleya laniflora</i> (Melastomataceae), an endemic species in mountain rupestrian grasslands	2018	Soares NC, Morellato LPC	Artigo
9	Dehydration and Cryopreservation of <i>Xyris Cipoensis</i> Seeds	2014	Moreira FDC et al.	Artigo
10	Distinction of species and maturation stages of <i>Comanthera</i> spp. by image analysis and flow cytometry	2019	Marques ER et al.	Artigo
11	Does seed germination contribute to ecological breadth and geographic range? A test with sympatric <i>Diplusodon</i> Lythraceae species from rupestrian fields	2012	Silveira FAO et al.	Artigo
12	Dormancy cycles in buried seeds of three perennial <i>Xyris</i> Xyridaceae species from the Brazilian campo rupestre	2017	Oliveira TGS et al.	Artigo
13	Dormência cíclica e parâmetros térmicos para a germinação de sementes de Eriocaulaceae	2018	Silva BMR, Garcia QS	Dissertação
14	Light and temperature effect on germination of four species of <i>Xyris</i> L. Xyridaceae seeds occurring at the Serra do Cipó, MG, Brazil	2005	Abreu MEP, Garcia QS	Artigo
15	Effect of light, temperature and scarification on the germination of <i>Mimosa foliolosa</i> Leguminosae seeds	2006	Silveira FS, Fernandes GW	Artigo
16	Effect of seed storage on germination, seedling growth and survival of <i>Mimosa foliolosa</i> Fabaceae: implications for seed banks and restoration ecology	2014	Silva LM, Fernandes GW	Artigo
17	Effects of gut passage on the germination of seeds ingested by didelphid marsupials in a neotropical savanna	2013	Lessa LG et al.	Artigo
18	Effects of high temperatures on the germination of <i>Syngonanthus nitens</i> seeds: implications for management	2012	Fichino B et al.	Artigo
19	Environmental control of seed dormancy and germination of <i>Mimosa calodendron</i> Fabaceae: implications for ecological restoration of a highly threatened environment	2015	Dayrell RLC et al.	Artigo
20	Espécies de lianas da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas-SP : longevidade das sementes e crescimento inicial	1997	Sanches MC, Valio IFM	Dissertação
21	Estratégias para conservação ex situ de arnica ( <i>Lychnophora ericoides</i> Less)	2006	Melo LQ, Mattos JKA	Dissertação
22	Estratégias reprodutivas de <i>Leiothrix vivipara</i> (Bong.) Ruhl (Eriocaulaceae) na Serra do Cipó	2012	Silva, M. H. e Garcia, Q. S.	Dissertação
23	Estrutura populacional e biologia reprodutiva de <i>Syagrus harleyi</i> Glassman, no município de Mucugê/BA	2018	Andrade JBA, Assis JGA	Dissertação
24	Fenologia, biologia reprodutiva, germinação e desenvolvimento inicial de <i>Cipocereus minensis</i> subsp. <i>leiocarpus</i> N.P. Taylor & Zappi (Cactaceae) no planalto de Diamantina-MG	2012	Lopes LT, Oliveira MNS	Dissertação
25	Floral and reproductive biology of <i>Alcantarea nahoumii</i> (Bromeliaceae), a vulnerable endemic species of the Atlantic Forest	2017	Bastos MJSM et al.	Artigo

26	Germinability after desiccation, storage and cryopreservation of seeds from endemic <i>Encholirium</i> Mart. ex Schult. & Schult. f. and <i>Dyckia</i> Schult. & Schult. f. species Bromeliaceae	2007	Tarré E et al.	Artigo
27	Germinação de aquênios de arnica ( <i>Lychnophora pinaster</i> Mart.) armazenados em diferentes condições	2007	Melo PRB et al.	Artigo
28	Germinação de sementes de <i>Lavoisiera cordata</i> Cogn. e <i>Lavoisiera francavillana</i> Cogn. (Melastomataceae), espécies simpátricas da Serra do Cipó, Brasil	2003	Ranieri BD et al.	Artigo
29	Germinação e efeito de doses de fósforo no crescimento inicial e atividade in vivo da fosfatase ácida em <i>Lychnophora ericoides</i> MART	2006	Almeida CIM, Paron ME	Dissertação
30	Germinação e multiplicação de <i>Lychnophora pohlii</i> Sch. Bip. (Asteraceae)	2013	Gonzaga APD, Titon M	Dissertação
31	Germinação de aquênios de arnica <i>Lychnophora pinaster</i> Mart. armazenados em diferentes condições <sup>1</sup>	2007	Melo PRB et al.	Artigo
32	Germination ecology of the perennial herb <i>Xyris longiscapa</i> : Inter-annual variation in seed germination and seasonal dormancy cycles	2019	Oliveira TG, Garcia QS	Artigo
33	Germination of native grasses with potential application in the recovery of degraded areas in Quadrilátero Ferrífero, Brazil	2012	Figueredo MA et al.	Artigo
34	Germination patterns and ecological characteristics of <i>Vellozia</i> seeds from high-altitude sites in south-eastern Brazil	2013	da Mota LAS, Garcia QS	Artigo
35	Harvest times of <i>Comanthera elegans</i> , a worldwide traded Brazilian species of everlasting flower: implications on seed production, germination, and on species management	2015	Oliveira MNS et al.	Artigo
36	How to analyze germination of species with empty seeds using contemporary statistical methods?	2018	Santana DGD et al.	Artigo
37	Implications of the harvest time on <i>Syngonanthus nitens</i> Bong. Ruhland Eriocaulaceae management in the state of Minas Gerais	2014	de Oliveira MNS et al.	Artigo
38	In vitro germination and post-seminal development of plantlets of <i>Pilosocereus aurisetus</i> Werderm. Byles & G.D. Rowley Cactaceae	2012	Reis MVD et al.	Artigo
39	Influence of the light and growing media on germination and initial seedling development of two species of the <i>Calliandra</i> Benth. Mimosoideae - Leguminosae endemics of the Chapada Diamantina, Bahia	2011	Resende SV et al.	Artigo
40	Influência da sacarose na germinação in vitro de <i>Lychnophora pohlii</i> SCH. BIP. (Asteraceae)	2017	Guerra CA et al.	Artigo
41	Influência do ácido sulfúrico associado com fungicida sobre a germinação e a contaminação in vitro de <i>Lychnophora pohlii</i> Sch.Bip.	2016	Guerra CA et al.	Artigo















































































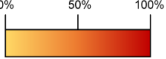
42	Influência do déficit hídrico na germinação de sementes e no desenvolvimento inicial de três espécies de Pleurothallidinae (Orchidaceae)	2011	Barbero APP et al.	Artigo
43	Light exposure time and light quality on seed germination of <i>Vellozia</i> species (Velloziaceae) from Brazilian campo rupestre	2018	Vieira BC et al.	Artigo
44	Longevity and germination ecology of seeds of endemic Cactaceae species from high-altitude sites in south-eastern Brazil	2012	Cheib AL, Garcia QS	Artigo
45	Micropropagação e conservação de <i>Comanthera mucugensis</i> Giul. subsp. <i>mucugensis</i>	2017	Gurgel ZER, Santana JRF	Tese
46	Micropropagation and in vitro conservation of <i>Alcantarea nahoumii</i> (Bromeliaceae), an endemic and endangered species of the Brazilian Atlantic Forest	2020	Silva SSS et al.	Artigo
47	Production and germination of "capim dourado" seeds, <i>Syngonanthus nitens</i> Bong. Ruhland Eriocaulaceae: implications for management	2008	Schmidt IB et al.	Artigo
48	Propagation and establishment of rupestrian grassland grasses for restoration of degraded areas by mining	2018	Figueredo MA et al.	Artigo
49	Reproductive phenology, seasonality and germination of <i>Kielmeyera regalis</i> Saddi Clusiaceae, a species endemic to rock outcrops in the Espinhaco Range, Brazil	2012	Ranieri BD et al.	Artigo
50	Resposta germinativa de duas espécies de <i>Vellozia</i> (Velloziaceae) dos campos rupestres de Minas Gerais, Brasil	2007	Garcia QDS et al.	Artigo
51	Seasonal changes in germination and dormancy of buried seeds of endemic Brazilian Eriocaulaceae	2014	Garcia QS et al.	Artigo
52	Seed dormancy and germination of sympatric species of <i>Chamaecrista</i> (Leguminosae) in a rupestrian field	2001	Gomes V et al.	Artigo
53	Seed germination requirements of <i>Trembleya laniflora</i> (Melastomataceae), an endemic species from neotropical montane rocky savannas	2013	Rodrigues ER, Silveira FAO	Artigo
54	Seed storage-mediated dormancy alleviation in Fabaceae from campo rupestre	2015	Nativel N et al.	Artigo
55	Seed tolerance to environmental stressors in two species of <i>Xyris</i> from Brazilian campo rupestre: Effects of heat shock and desiccation	2018	Oliveira TGS et al.	Artigo
56	Temperature and light requirements for germination of species of Velloziaceae from different Brazilian rocky outcrops	2018	Bicalho EM et al.	Artigo
57	Tolerance to desiccation and cryopreservation of seeds of seven South American <i>Ilex</i> species	2018	Dolce NR et al.	Artigo



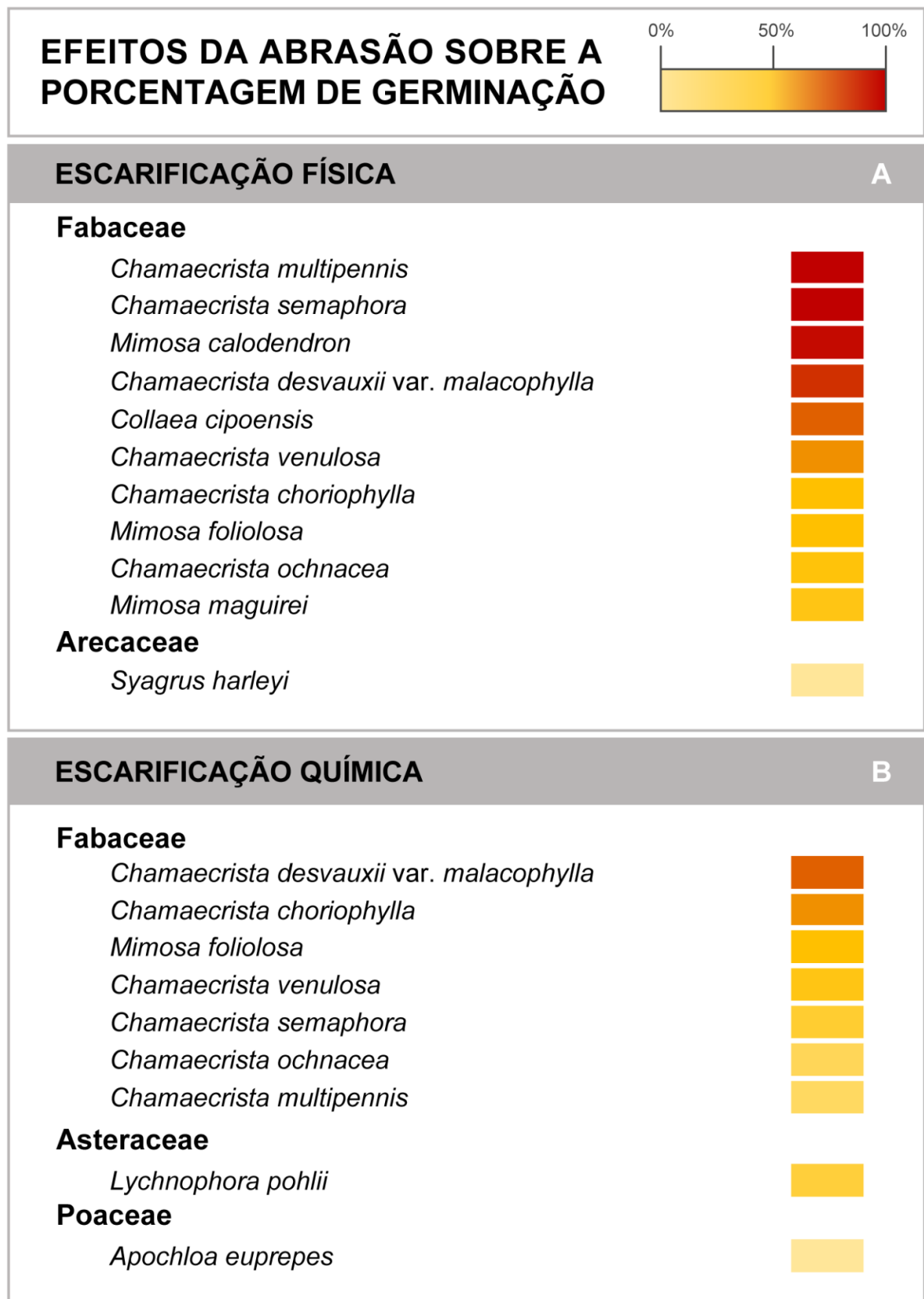
**Figura 1.** Representação do número de espécies endêmicas do campo rupestre de acordo com a família botânica.



**Figura 2.** Síntese dos estudos que investigaram os efeitos intrínsecos e extrínsecos sobre a germinação de sementes de espécies endêmicas do campo rupestre, ordenados de acordo com a filogenia das espécies. Valores entre parênteses indicam a porcentagem de investigações.

ATRIBUTOS DE TAMANHO DA SEMENTE E PORCENTAGEM DE GERMINAÇÃO					
COMPRIIMENTO	CO	GE	MASSA FRESCA	MF	GE
<b>Velloziaceae</b>					
<i>Vellozia minima</i>	0.55				
<i>Vellozia maxillarioides</i>	0.60				
<i>Vellozia variabilis</i>	1.01				
<i>Vellozia compacta</i>	1.05				
<i>Vellozia epidendroides</i>	1.15				
<i>Barbacenia markgrafii</i>	1.16				
<i>Vellozia stenocarpa</i>	1.28				
<i>Vellozia ornata</i>	1.30				
<i>Vellozia hatschbachii</i>	1.40				
<i>Vellozia gigantea</i>	1.45				
<i>Vellozia resinosa</i>	1.45				
<i>Vellozia pusilla</i>	1.48				
<i>Vellozia ciliata</i>	1.60				
<i>Barbacenia flava</i>	2.11				
<i>Vellozia aloifolia</i>	2.30				
<i>Vellozia hirsuta</i>	2.40				
<i>Vellozia glandulifera</i>	2.60				
<b>Eriocaulaceae</b>					
<i>Syngonanthus anthemiflorus</i>	0.48				
<i>Leiothrix vivipara</i>	0.52				
<i>Syngonanthus multipes</i>	0.53				
<i>Syngonanthus niger</i>	0.72				
<i>Actinocephalus geniculatus</i>	0.74				
<i>Syngonanthus nitens</i>	0.74				
<b>Cactaceae</b>					
<i>Cipocereus minensis</i>	0.60				
<i>Arthrocereus glaziovii</i>	1.44				
<i>Arthrocereus melanurus sub. melanurus</i>	1.51				
<i>Arthrocereus melanurus sub. magnus</i>	1.70				
<i>Arthrocereus melanurus sub. odoratus</i>	1.97				
<b>Xyridaceae</b>					
<i>Xyris asperula</i>	0.40				
<i>Xyris subsetigera</i>	0.48				
<i>Xyris longiscapa</i>	0.56				
<i>Xyris platystachya</i>	0.92				
<i>Xyris cipoensis</i>	1.06				
<b>Bromeliaceae</b>					
<i>Dyckia goehringii</i>	4.69				
<i>Alcantarea nahoumii</i>	9.66				
<b>MASSA FRESCA</b>					
<b>Velloziaceae</b>					
<i>Barbacenia markgrafii</i>			0.18		
<i>Vellozia compacta</i>			0.20		
<i>Vellozia variabilis</i>			0.24		
<i>Vellozia gigantea</i>			0.67		
<i>Vellozia glandulifera</i>			1.18		
<i>Barbacenia flava</i>			1.21		
<b>Fabaceae</b>					
<i>Chamaecrista desvauxii var. malacophylla</i>			3.13		
<i>Chamaecrista venulosa</i>			5.18		
<i>Chamaecrista semaphora</i>			14.38		
<i>Chamaecrista ochracea</i>			15.87		
<i>Chamaecrista multipennis</i>			20.58		
<i>Chamaecrista choriophylla</i>			21.75		
<b>Eriocaulaceae</b>					
<i>Leiothrix vivipara</i>			0.02		
<i>Syngonanthus nitens</i>			0.04		
<b>Bromeliaceae</b>					
<i>Alcantarea nahoumii</i>			0.002		
<i>Dyckia goehringii</i>			300.00		
<b>Cactaceae</b>					
<i>Cipocereus minensis</i>			0.001		
<b>MASSA SECA</b>					
<b>Velloziaceae</b>					
<i>Vellozia maxillarioides</i>			0.100		
<i>Vellozia minima</i>			0.100		
<i>Vellozia variabilis</i>			0.210		
<i>Vellozia ornata</i>			0.300		
<i>Vellozia stenocarpa</i>			0.400		
<i>Vellozia gigantea</i>			0.470		
<i>Vellozia glandulifera</i>			0.490		
<i>Vellozia hatschbachii</i>			0.500		
<i>Vellozia pusilla</i>			0.500		
<i>Vellozia ciliata</i>			0.600		
<i>Vellozia resinosa</i>			0.600		
<i>Vellozia lilacina</i>			0.610		
<i>Vellozia albiflora</i>			0.760		
<i>Vellozia hirsuta</i>			0.850		
<i>Vellozia aloifolia</i>			1.260		
<b>Xyridaceae</b>					
<i>Xyris longiscapa</i>			0.002		
<i>Xyris platystachya</i>			0.008		
<i>Xyris subsetigera</i>			0.009		
<i>Xyris cipoensis</i>			0.010		
<i>Xyris asperula</i>			0.013		
<b>Cactaceae</b>					
<i>Arthrocereus glaziovii</i>			0.470		
<i>Arthrocereus melanurus sub. melanurus</i>			0.520		
<i>Arthrocereus melanurus sub. magnus</i>			0.650		
<i>Arthrocereus melanurus sub. odoratus</i>			0.940		
<b>Eriocaulaceae</b>					
<i>Leiothrix vivipara</i>			0.017		
<b>Bromeliaceae</b>					
<i>Dyckia goehringii</i>			260.0		
<b>Legenda</b>					
CO = Medida de comprimento em milímetros			GE = Germinação		
MF = Medida de massa fresca em miligramas					
MS = Medida de massa seca em miligramas					

**Figura 3.** Representação dos estudos que mensuraram os efeitos dos atributos de tamanho das sementes (Comprimento, massa fresca e massa seca) e realizaram experimentos de germinação de sementes para cada uma dessas espécies endêmicas do campo rupestre. A porcentagem de germinação para cada espécie diz respeito ao tratamento controle de cada experimento.



**Figura 4.** Representação dos efeitos da escarificação física e química sobre a germinação de sementes de espécies endêmicas do campo rupestre.

**EFEITOS DA AUSÊNCIA DE LUZ, FOTOPERÍODO E PRESENÇA DA LUZ SOBRE A PORCENTAGEM DE GERMINAÇÃO DE SEMENTES**


**Figura 5.** Representação dos efeitos da ausência de luz (escuro contínuo), fotoperíodo (disponibilidade de 8 ou 12 horas luz) e a presença de luz (luz constante) sobre a germinação de sementes de espécies endêmicas do campo rupestre. A temperatura máxima de germinação refere a temperatura onde a germinação atingiu máximo para cada espécie.



**Figura 6.** Representação dos efeitos do aumento da temperatura (5 a 40 °C) na percentagem de germinação de sementes de espécies endêmicas do campo rupestre. Cada “coluna” indica um trabalho realizado para a espécie em questão.

**Termos para indexação**

Germinação de sementes

Dormência de sementes

Fatores intrínsecos para a germinação

Fatores extrínsecos para a germinação

Reguladores hormonais para a germinação

Efeito da luz para a germinação

Efeito da disponibilidade de água para a germinação

Efeito da temperatura para a germinação

Espécies endêmicas do campo rupestre

Estudos sobre germinação

## **CAPÍTULO 2**

### **Increased temperature and light absence may drive alien plants to mountain ecosystems**

O capítulo foi desenvolvido como um artigo e será submetido a revista “Journal of Mountain Science” após revisão da banca avaliadora.

## Increased temperature and light absence may drive alien plants to mountain ecosystems

### Abstract

Anthropogenic disturbances are causing significant impacts on plant distribution worldwide, and much of these effects have been driven by changes in recruitment patterns of plant species. Two major disturbances are the global warming and land-use change, which lead to changes in germination strategies by changing both soil temperature regimes and light quality reaching the seeds due to soil disturbance. Investigating the breadth, overlap, and redundancy of niche germination of co-occurring plant species allows us to understand whether endemic species are threatened by non-endemic (native or alien) species, especially in ecosystems of restricted distribution such as the *campo rupestre*. Employing a systematic review, this study aimed to evaluate the effect of temperature increase and seed burial on the germination of endemic and non-endemic species in the *campo rupestre* in Brazil. We performed a meta-analysis using increased temperature and darkness as proxies for the impact of disturbance on germination patterns. In this context, we hypothesized that: (i) the increase in temperature has a negative influence on the germination of seeds of endemic species, whereas it has a positive influence on the germination of non-endemic species; (ii) in the context of an increase in temperature, an increase in seed size decreases the germination of endemic species and increases the germination of non-endemic species; (iii) the darkness has a negative influence on the germination of seeds of endemic species, whereas it has a positive influence on the germination of non-endemic species; (iv) in the context of darkness, an increase in seed size decreases the germination of endemic species and increases the germination of non-endemic species. Our analysis showed that increased temperature influenced the germination of alien species by ca. 55%, while it did not influence the germination of native species (endemic or non-endemic). Furthermore, the germination of alien species under higher temperatures was promoted by increasing seed size. Darkness negatively influenced seed germination of native species, independent of their distribution. Moreover, the germination of endemic seeds decreased as seed size increased under darkness conditions. Through their direct effects on germination strategies, we conclude that warming temperatures and land-use change can lead to

a long-term displacement of native species by non-endemic and alien species in *campo rupestre*, thus compromising ecosystem services and conservation of these fragile physiognomies in a near future.

## Keywords

*Campo rupestre*, Change land use, Global warming, Invasive plants, Meta-analysis, Regeneration niche, Seed size.

## 1. Introduction

The success of seed germination has a profound impact on the distribution and abundance of the plant species worldwide (Donohue et al. 2010). Germination represents a pivotal stage in the life cycle of phanerogams during recruitment (Harper 1997, Ranieri et al. 2012a, Larson et al. 2015). However, anthropogenic disturbances that result in the homogenization of soil or climate change allow non-endemic (native or alien) and, often, invasive species to colonize habitats that were previously restricted to endemics species (Barbosa et al. 2010, Bilyaminu et al. 2020). Under such a scenario, non-endemic species as native species of broader distribution or alien species with characteristics that favor rapid colonization of habitats can benefit from these environmental changes and displace endemic species (McKinney and Lockwood et al. 1999, Ordonez 2014, Deschenes et al. 2019).

The success of seed germination is contingent upon a multitude of intrinsic and extrinsic factors that collectively define the niche of germination for each species (Jiménez-Alfaro et al. 2016, 2019). Intrinsic factors are related to traits of a seed that act as major determinants of barriers to germination. These include the presence of extra structural wraps, the rigidity of the tegument, the level of dormancy, and the size and maturity of the embryo (Jiménez-Alfaro et al. 2016, 2019). Abiotic resources, such as water, radiation, heat, and oxygen, represent extrinsic factors that also control seed germination and serve as a link between the environment and the recruitment potential of plant species (Black 2001, Debeaujon et al. 2007, Martin et al. 2010, Rajjou et al. 2012, Siqueira et al. 2023 in review). Seed size stands out among the intrinsic factors because it interacts with extrinsic factors and can influence germination in both negative and positive ways (Souza and Válio 2001, Pearson et al. 2002, Ribeiro et al. 2015, Fagundes et al. 2020). Although larger seeds have more reserves and may

effectively contribute with seed tolerance to stress and recruitment rates under field conditions, environmental characteristics as higher temperature regimes and solar radiation typical of mountainous regions may favor the germination of small seeds (Garcia et al. 2020).

In general, widely distributed species usually present high germination rates over a wide range of environmental conditions, whereas narrowly distributed species have a smaller range of optimal conditions for successful germination (Xia et al. 2015, Oliveira et al. 2019). These optimal conditions are often related to local climate and environmental factors such as water availability, light radiation, and temperature (Long et al. 2014, Siqueira et al. 2023 in review). Predicted changes in temperature and precipitation, and thus in soil temperature regime and moisture, will affect many components of seed persistence in soil, e.g., seed longevity, dormancy breaking and germination. More/less equitable climate will alter geographic distribution for species, and those with more restricted germination niche may be more profoundly impacted by climate changes than those of wider germination niche (Walck et al. 2011).

The global climate changes are distorting the regional and local climate mainly through the increase in temperature (Mitchell 2007, Pepin et al. 2015), but the velocity of such effects depend on the region and vegetation type (Loarie et al. 2009). As temperatures rise, ecosystems with “nowhere to go”, such as Montane landscapes, are more threatened and, at the same time may effectively shelter many species into the next century (Loarie et al. 2009). For instance, *Sinningia rupicola* (Gesneriaceae), an endemic species endemic to Brazilian mountainous regions, has a narrow temperature range for germination, between 15 °C and 20 °C. This contrasts with its native counterparts of the Gesneriaceae family, *Sinningia allagophylla* and *Paliavana sericiflora*, which have a wider distribution and satisfactory germination rates in a wider temperature range, from 15 to 35 °C (Ranieri et al. 2012). This pattern of germination over a wide temperature range is also common to several species with a wide geographical distribution, such as some invasive alien species of the genus *Amaranthus* or grasses of African origin (Steckel et al. 2004, Stokes et al. 2011). It is reasonable to anticipate that the ongoing climate changes will inevitably impact the vegetation dynamics of montane regions. However, the extent to which this will affect the resilience of the stand vegetation or facilitate the establishment of new ones remains uncertain.

One of these regions is the *campo rupestre* (rupestrian grassland), a highly diverse montane ecosystem in Brazil that has been threatened by climate and land use changes (Fernandes et al. 2018, 2020, Silveira et al. 2019). The *campo rupestre* is an ancient montane ecosystem with extreme and remarkable ecological aspects, such as low water availability and soil fertility, high temperatures and light intensity, frequent fires, and numerous other adverse factors (Fernandes 2016a, Silveira et al. 2016). Over the geological eras, these environmental characteristics have selected species with unique and adjusted morphological and physiological traits (Negreiros et al. 2014, Caminha-Paiva 2020, Tameirao et al. 2021). The *campo rupestre* is composed by mosaics of habitats rich in plant species, often endemics and with a distribution restricted to particular environmental conditions (e.g., Giulietti et al. 1987, Barbosa et al. 2015, Fernandes 2016b, Silveira et al. 2016). On the other hand, urban expansion, mining, road construction, inappropriate agricultural practices, fire, and the arrival of invasive species represent the most actual threatening stressors of the *campo rupestre* (Barbosa et al. 2010, Fernandes 2016c, Fernandes et al. 2020).

Changes in soil characteristics may, in turn, interfere with simple ecological processes as seed burial. For example, Barbosa et al. (2010) showed that the paving of roads in *campo rupestre* areas changed soil properties, thereby creating opportunities for non-native species to colonize the ecosystem. The layer of soil over buried seeds may partially or totally block natural light, resulting in changes in light quality and intensity reaching the seeds that may interfere with their germination strategies. Experimentally, this condition is often referred as total darkness or continuous darkness in the literature (Bliss and Smith 1985, Casal et al. 2014, Batlla and Benech-Arnold 2014). So, changes in land use may impact germination strategies of photoblastic seeds by changing their position in respect to the soil seed bank (Plue et al. 2021). For instance, some species endemic to the *campo rupestre* do not germinate in the darkness, such as *Mimosa calodendron* (Fabaceae), *Trembleya laniflora* (Melastomataceae), *Arthrocereus glaziovii* (Cactaceae) and *Xyris cipoensis* (Xyridaceae) (Abreu and Garcia 2005, Cheib and Garcia 2012, Rodrigues and Silveira 2013, Dayrell et al. 2015); or have a low germination rate in the darkness, such as *Diplusodon orbicularis* (Lythraceae) (Silveira et al. 2012); on the other hand, in the *campo rupestre* there are native non-endemic species that can germinate satisfactorily in the darkness, whether native such as *Copaifera langsdorffii* (Fabaceae) and *Baccharis dracunculifolia* (Asteraceae) (Gomes and Fernandes 2002, Fagundes et al.

2020), or alien species such as *Amaranthus* (Amaranthaceae) and *Melinis* (Poaceae) (Cristaudo et al. 2007, Stokes et al. 2011, Cristaudo et al. 2014, Motsa et al. 2015).

Alterations in land use may result in the removal of distinctive characteristics that have previously served as impediments to the encroachment of species that were unable to occupy that habitat. Consequently, these changes may facilitate the colonization of habitats by pioneer species with a wider distribution, which often adopt ruderal or invasive strategies (Pysek and Richardson 2007, Gillet et al. 2016, Fernandes 2016a, Pierce et al. 2017, Haynes et al. 2021). Under this perspective, species presenting a wider regeneration niche, higher germination rates or with germination characteristics typical of invasive species may benefit from land use changes in comparison to locally distributed, usually endemic ones (Gioria and Pysek 2017, Gioria et al. 2018, Kaushik et al. 2023, Salomé-Díaz et al. 2024).

This study aimed to investigate the potential effects of disturbances caused by increased temperature and changes in land use on the germination niche of endemic and non-endemic species of the *campo rupestre* ecosystem. Through a meta-analysis, we assessed the effects of increasing temperature and darkness on germination of several species of the *campo rupestre*. In this context, we hypothesize that: (i) the increase in temperature has a negative influence on the germination of seeds of endemic species, whereas it has a positive influence on the germination of non-endemic species; (ii) in the context of an increase in temperature, an increase in seed size decreases the germination of endemic species and increases the germination of non-endemic species; (iii) the darkness has a negative influence on the germination of seeds of endemic species, whereas it has a positive influence on the germination of non-endemic species; (iv) in the context of darkness, an increase in seed size decreases the germination of endemic species and increases the germination of non-endemic species. Considering the significant disturbances that the *campo rupestre* has been subjected to, and its unique importance in tropical biodiversity (Fernandes 2016ab, Fernandes et al. 2020), the findings of our study contribute to the understanding of how increasing temperatures and land use changes may modify vegetation patterns in the near future. This is achieved through the examination of a simple but determinant step of a plant's life cycle, namely seed germination.

## 2. Methods

### 2.1. The *campo rupestre* plant species

A list of *campo rupestre* species was created to define which plant species would be used in our searches. This list was determined from a survey of the spermatophyte species that are classified as present in the plant formations of the “campo rupestre” in the website database *Flora do Brasil – REFLORA* (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br>), differently from the sampling method used in metadata of [Odóñez-Parra et al. \(2022\)](#). Based on our survey, a list of 5,357 species was created, of which >99% were native species (5,327 species) and <1% were naturalized species (30 species) – henceforth considered exclusively as alien species. Furthermore, native species were classified as endemic or non-endemic. The classification of species as “endemic” was firstly based on records of occurrence only in the vegetation of the *campo rupestre* and was later confirmed by consulting the literature, as well as the record of occurrence in virtual herbaria and consultation with specialists. Thus, the list of plant species of the *campo rupestre* consisted of 2,091 endemic species, 3,236 native non-endemic species, and 30 alien species.

### 2.2. Database

We used the species list to identify articles, Ph.D. theses, and MSc dissertations on seed germination on the following platforms: Web of Science (WOS), Scientific Electronic Library Online (SciELO), *Periódicos Capes* (Capes), *Biblioteca Digital Brasileira de Teses e Dissertações* (BDTD). This last platform was included to sample part of the gray literature of scientific relevance that has not yet been published in peer-reviewed journals. The searches were conducted using keyword combinations that included the “species name” of each species and the term “germina\*” (e.g., “[Vellozia glauca](#)” AND “germina\*”). This approach was employed in accordance with the adjustments to the search rules of each platform and considered all indexes (title, abstract, citations, etc.). Thus, a total of 21,428 searches were performed across all databases within the timeframe from January 1945 to December 2020. As a result, our initial database was made up of 1,035 studies that were screened to eliminate duplicates and those that did not report seed germination experiments of the referred species, resulting in the selection of 743 studies. However, specifically for this study, only experiments that tested the effect of constant temperature increase and/or darkness (total absence of light) on seed germination were included in the final database ([Supplementary materials: Figures 1, 2, and 3](#)). Thus, the definitive database

consisted of 208 studies (167 Articles, 13 Ph.D. theses, and 28 MSc dissertations) that investigated seed germination of 169 species. When an article was identified as derived from a thesis or dissertation contained in the database, data from only one of them was considered (preferably for that study that provided all the parameters necessary for the sampling), and the other was excluded.

The origin (henceforth called distribution), life form, dispersal type, and seed size of each plant species studied were recorded, either obtaining information from each study, from other publications on the species, or the [REFLORA](#) platform (see supplementary material). We used seed length as proxy for seed size because this was the trait most provided across publications ([Mota and Garcia 2013](#)). Our database consisted of 53 endemic, 64 native non-endemic, and 12 alien species. The mean seed size of the endemic plants was 1.66mm (minimum = 0.4mm, maximum = 9.66mm), that of the native non-endemic plants was 4.35mm (minimum = 0.46mm, maximum = 21.1mm), and that of the alien plants was 2.44mm (minimum = 0.51mm, maximum = 6.0mm).

### 2.3. Statistical analysis

Few studies provided data on the germination time of the species of interest. Data on time to germination were either absent or present without standardization across studies (e.g., days to germinate or some index of speed to germination). Therefore, only data on the germination percentage were used to test our hypotheses.

Meta-analysis was performed using the natural logarithm of the response ratio (LnRR) as a common measure of effect for all studies. The LnRR measures the shift in the response variables (percent germination) between treatment and control ([Hedges and Gurevitch 1999](#), [Rosenberg et al. 2013](#)):

$$\text{LnRR} = \text{Ln} \left( \frac{\text{mean value of treatment}}{\text{mean value of control}} \right)$$

To calculate the LnRR and its variance, it is necessary to obtain the means, standard deviations, and sample sizes of treatments and controls. Thus, these variables were obtained from each of the studies for each species listed in the *campo rupestre*. Because the RR is a ratio of means, no zero values can be included in its

calculation. Thus, when the germination percentage was 0 (zero), the value of 0.0001 was assigned to the sampled parameter (see [Thapa et al. 2018](#)).

Negative LnRR values imply that germination was reduced by the treatment (increased temperature or darkness), and positive values indicate that germination increased after the treatment. An effect size (LnRR) is significantly different from zero if its confidence interval does not overlap the zero value. We assessed the heterogeneity among effect sizes with Q statistics, which are weighted sums of squares that follow a  $\chi^2$  distribution. Specifically, we examined the p-values of  $Q_M$  statistics that describe the variation in effect sizes attributed to differences among moderator categories ([Koricheva et al. 2013](#)). Unfortunately, the LnRR and its variance in some case studies could not be calculated due to the absence of standard deviation values. In such cases, these missing values were imputed following the techniques of [Lajeunesse \(2013\)](#). To test whether these assigned values influenced the outcomes, we compared their relative effects with the rest of the non-imputed values.

The effect of temperature increase was defined based on the approximate soil temperature of the *campo rupestre* in warm periods (approx. 20° Celsius, but in few ferruginous habitats can reach to 27° Celsius, see [Ferrari et al. 2016](#)) and considering the maximum projections of long-term global temperature increase (approx. +10° Celsius, see [IPCC 2021](#)). Thus, the effects of temperature increase on germination were tested using the constant temperature of 30° Celsius as the treatment, whereas in control we considered the constant temperature of 20° Celsius. The imputed values of these parameters did not influence the results of the effect of temperature increase on germination ([Supplementary materials: Table 2 e 2.1](#)).

The effects of darkness on germination were tested using the total absence of light as the treatment effect. In contrast, the photoperiod treatment of 8 to 12 hours in the dark was considered the control. Specifically, to test the effect of darkness, we chose to sample the experiments that tested the temperatures closest to the average soil temperature of the *campo rupestre* over the days ([Ferrari et al. 2016](#)). Because the imputed values of these parameters were significantly different from the non-imputed values, we did not include effects from imputed values in our analyses ([Supplementary materials: Table 2 e 2.1](#)).

In studies assessing the germination niche, it is typical for the same study to compare the germination of several different species. For this reason, each replicate in the meta-analysis was represented by each germination experiment for each

species from the *campo rupestre*, regardless of whether or not they originated from the same study. Thus, several articles contributed with more than one effect (e.g., effects for different species in the same article). For this reason, we included the identity as a nested random factor within each study (Koricheva and Gurevitch 2014). We ran hierarchical mixed-effects meta-analyses (MMM) for each of the two databases (increased temperature and absence of light) and compared different categorical moderators (fixed effect) on germination: Distribution (Endemic, Native non-endemic, and Alien) and Seed size (Seed length) as a continuous moderator. Furthermore, to test the potential influence of the phylogeny, we compared the relative effect sizes among largest clades (fixed effect), based on the APG IV classification (The Angiosperm Phylogeny Group et al. 2016): Order and Family.

An intrinsic problem common to any systematic quantitative review is publication bias: studies that report significant results may be more likely to be published than those that report non-significant results. The presence of such bias in our dataset was tested by running rank correlation tests between effect sizes and standard errors across the studies, where significant correlations imply a potential publication bias (e.g., studies with either large standard errors or small sample sizes are only published if they show large effects) (Begg 1994, Jennions et al. 2013). We also performed the “trim and fill” method, which provides an estimate of how the overall results would change if we could add all the potentially missing studies (Jennions et al. 2013). Finally, we calculated Rosenberg’s weighted fail-safe number, which estimates the number of non-significant, unpublished studies that need to be incorporated into the meta-analysis to nullify the overall effect (Rosenberg 2007). When the failsafe number is greater than  $5N + 10$ , with  $N$  being the number of studies, results are robust regardless of publication bias (Rosenberg 2007).

All analyzes were performed in the R software (R core team 2022) using the Metafor package (Viechtbauer 2010). The figures were performed using the OrchaRd package (Nakagawa et al. 2020). For a more straightforward interpretation of effect size responses, we report in the text and figures the percent change of seed germination following each treatment (increased temperature and light absence), where positive values imply an increase in germination and negative values a decrease in germination (Swan and Pustejovsky 2018). The fitting of the LnRR values and their variance in percent change was performed using the SingleCaseES package (Pustejovsky et al. 2022). Furthermore, to improve data visualization and to conduct a

safe discussion, only moderators with  $N > 5$  were presented in the results (the results related to  $N < 5$  are in the supplementary material).

### 3. Results

#### 3.1. Effect of temperature increase on seed germination

The database consisted of 96 studies (72 Articles, 15 MSc dissertations, and 9 Ph.D. theses) that investigated the effects of temperature increase on the germination of 115 species belonging to 28 plant families (Supplementary materials: Table 1 and Table 1.1). Within this set, 46 were endemic species, while 83 were non-endemic species (71 natives and 12 aliens).

Overall, the temperature increase had no significant effect on the germination of campo rupestre species (Figure 1A, Supplementary materials: Table 2 and 2.1). While the temperature increase did not influence the germination of native plants (endemic and non-endemic), it significantly increased the germination of alien plants by approximately 55% ( $Q_M(2) = 22.47$ ,  $P = 0.0001$ , Figure 1B, Supplementary materials: Table 2 and 2.1).

Temperature increase had no significant effect on the seed germination of plants with different life forms (Figure 1C, Supplementary materials: Table 2 and 2.1). Furthermore, higher temperatures increased the germination of plants with autochoric dispersal by approximately 30% ( $Q_M(2) = 22.47$ ,  $P = 0.0001$ , Figure 2D, Supplementary materials: Table 2 and 2.1).

Seed size influenced the response of germination to temperature increase. As seed size increased, the percent change in germination decreased, implying that germination of larger seeds is less sensitive to temperature increase ( $Q_M(1) = 9.56$ ,  $P = 0.0020$ ,  $y = 0.2064 - 0.0137x$ , Figure 2A, Supplementary materials: Table 2 and 2.1). As the seed size of native plants (non-endemic) increased, the percent change in germination decreased ( $y = 0.0824 - 0.0253x$ ,  $P < 0.0001$ , Figure 2B), also implying that the germination of larger seeds is less sensitive to temperature increase. In contrast, there was a positive relationship between seed size and percent changes in alien species' germination ( $y = -1.8360 + 1.4265x$ ,  $P < 0.0001$ , Figure 2C). The larger the alien seeds, greater increase in germination due to temperature increase.

The temperature increase had no significant effect on seed germination of plant Classes (Figure 3A, Supplementary materials: Table 3 and 3.1) or Orders (Figure 3B,

Supplementary materials: Table 3 and 3.1). On the other hand, the temperature increase significantly influenced the seed germination of plant Families ( $Q_{M(10)} = 47.27$ ,  $P < 0.0001$ , Supplementary materials: Table 3 and 3.1); higher temperatures decreased the germination of Asteraceae plants by approximately 55% and Melastomataceae plants by about 45%, but increased the germination of Amaranthaceae species by about 55% (Figure 3C, Supplementary materials: Table 3 and 3.1, Figure 4).

### 3.2. Effect of darkness on seed germination

The effects of darkness on germination were investigated in 45 studies (38 Articles, 6 MSc dissertations, and 1 Ph.D. thesis) of 62 species belonging to 18 plant families (Supplementary materials: Table 1 and Table 1.1). Among these, 35 were endemic and 27 were non-endemic (22 natives and five aliens).

Overall, in the darkness, seed germination was diminished by 90% ( $Q_{(84)} = 152347.68$ ,  $P = 0.0001$ , Figure 4A, Supplementary materials: Table 2 and 2.1). Seed germination of native plants (endemic and non-endemic) was reduced by approximately 80%, while no effect was observed on alien species ( $Q_{M(2)} = 308.77$ ,  $P = 0.0001$ , Figure 4B, Supplementary materials: Table 2 and 2.1).

In the darkness, the temperature of 30 °Celsius not influence the germination, but the temperature of 25 °Celsius reduced the germination by approximately 90% ( $P = 0.0001$ , Figure 4C, Supplementary materials: Table 2 and 2.1). However, the heterogeneity of the relationship between darkness and temperature was not significant ( $Q_{M(7)} = 9.81$ ,  $P = 0.1993$ , Supplementary materials: Table 2 and 2.1). Therefore, there is still variation to be explained.

In the darkness, germination was reduced, but there was no difference between the moderators of life forms ( $Q_{M(5)} = 3060.91$ ,  $P = 0.0001$ , Supplementary materials: Table 2 and 2.1) or dispersal types of *campo rupestre* plants ( $Q_{M(2)} = 11.41$ ,  $P = 0.0033$ ). The germination was reduced by approximately 90% in all plant life forms (Figure 4D), as well as in all dispersal types of the *campo rupestre* plant species (Figure 4E).

In the darkness, seed size influenced the response of germination. As seed size increased, the percent change in germination decreased, implying that germination of larger seeds is less sensitive to darkness ( $Q_{M(1)} = 895.92$ ,  $P = 0.0001$ ,  $y = 0.1793 - 0.736x$ , Figure 5A, Supplementary materials: Table 2 and 2.1). Considering the origin

of the plants, the percent change in germination decreased as the seed size of endemic plants increased ( $y = -3.2206 - 0.1842x$ ,  $P < 0.0001$ , Figure 5B), but this effect was not observed in non-endemic plants (Native:  $y = -1.7596 - 0.0414x$ , Alien:  $y = -0.4285 - 0.0742x$ , Supplementary materials: Table 2 e 2.1, Figure 5C and 5D, respectively).

Although darkness reduced germination in all taxonomic categories tested by more than 80% (Order, Class, and Family), there was no difference between any of the moderators (Figure 6A, 6B, 6C, respectively. Supplementary materials: Table 3 and 3.1, Figure 5). These results evidenced an absence of phylogenetic bias in the darkness effects on germination.

### 3.3. Publications bias

The rank correlation test suggests a potential publication bias for the temperature increase (Kendall's tau = 0.2244,  $p = 0.0001$ ) and light absence data (Kendall's tau = 0.2022,  $p = 0.0062$ ). For example, studies showing null or minor effects might be missing from our database. However, the 'trim and fill' procedure showed that the overall effect size would only slightly decrease and remain significantly different from zero after including the potential missing studies (Supplementary materials: Figures 6 and 7). Finally, the calculated weighted fail-safe number was 108 599 (much larger than  $5N + 10 = 750$ ) for the temperature increase data and 2 814 222 (much larger than  $5N + 10 = 435$ ) for the light absence data, indicating that the robustness of our results, regardless of evidence of publication bias.

## 4. Discussion

### 4. 1. Effect of temperature increase

The increase in temperature increased the germination of the alien species. Furthermore, larger seeds of the non-endemic alien species tended to increase in germination with increasing temperature. Conversely, smaller seeds of non-endemic native species tend to increase in germination as the temperature rises. Some studies have warned about how climate change can increase the invasion potential of alien plants (Selwood et al. 2014, Lustenhouwer and Parker 2022). Moreover, Giorgis et al. (2016) report that the temperature increase can be responsible for invasion in lower mountain areas, and the mild temperature of mid/high areas increases the richness of alien plants in the montane ecosystems.

The majority of alien species that showed a positive response in germination to the temperature increase were plants from the genus *Amaranthus* (Amaranthaceae): *A. spinosus*, *A. retroflexus*, *A. cruentus* e *A. hybridus*. These species are herbaceous plants dispersed by the wind, which already dominate undisturbed habitats (considered "naturalized" in Brazil in accordance with REFLORA). Therefore, they already maintain viable populations and can dominate habitats when anthropogenic disturbances occur (Richardson et al. 2000). Moreover, these species are commonly referred to as "weedy species," which indicates that they can disrupt the life cycle of other plants (Prinsloo and Du Plooyb 2018). The combination of characteristics exhibited by these alien species in response to temperature rises suggests that colonization by them may become increasingly favored in the *campo rupestre*.

The seed size had more substantial effects on the germination of alien plants in our study. According to Moles (2018) review, larger seed size is generally related to the capacity to produce larger seedlings that have a greater chance of survival. This may indicate that under higher temperature scenarios in the *campo rupestre*, alien species producing larger seeds may have greater competitive ability than (native) species producing smaller seeds. Furthermore, the majority of the alien species under investigation are pioneer plants with high seed production, exemplified by the *Amaranthus* species. The production of larger seeds in greater quantities is a strategy that can guarantee the successful invasion of anthropogenically modified *campo rupestre* regions.

At elevated temperatures, the germination of endemic species was not discernible in relation to seed size. Conversely, the germination of non-endemic native species with a wide distribution demonstrated a negative response as seed size increased. This study represents the first meta-analytical synthesis to demonstrate this germination pattern for widely distributed native species that are present in tropical mountains. As demonstrated by Fernandez-Pascual et al. (2021), seed size (expressed as mass) negatively influenced the germination of alpine species (irrespective of distribution). Furthermore, Fernandez-Pascual et al. (2021) demonstrated that an increase in temperature positively influenced the germination of strictly alpine species (equivalent to the distribution of endemic species) and generalists (equivalent to the distribution of native non-endemic species). In conclusion, the germination of smaller seeds of native alpine species (irrespective of distribution) is enhanced under elevated temperatures. In our study, this pattern was

observed only for widely distributed native species. This underscores the divergence in the germination behavior of native species in temperate and tropical mountains in response to rising temperatures.

The germination of the endemic species was not found to vary in relation to the increase in temperature, therefore the first hypothesis was found to be unsubstantiated. The lack of variation can be attributed to the considerable diversity of species present in the *campo rupestre*. As outlined in the review by [Kenedy-Siqueira et al. \(2024 in review\)](#), the endemic species of the *campo rupestre* exhibit maximum germination at a wide range of temperatures, spanning from 15° to 40° Celsius. For example, the species *Syngonanthus multipes* (Eriocaulaceae) reaches its maximum germination at 17.5° Celsius ([Silva et al. 2018](#)), while *Kielmeyera regalis* (Calophyllaceae), *Encholirium heloisae* (Bromeliaceae) and *Arthrocerus melanurus* subsp. *odurus* (Cactaceae) have maximum germination at 25° Celsius ([Tarré et al. 2007](#), [Cheib and Garcia 2012](#), [Ranieri et al. 2012b](#)). Other species such as *Xyris asperula* (Xyridaceae), *Vellozia intermedia* (Velloziaceae), and *Barbacenia flava* (Velloziaceae) reach their maximum germination at 30° Celsius ([Vieira et al. 2017](#), [Bicalho et al. 2018](#), [Oliveira and Garcia 2018](#)). The thermal niche distinction for the germination of species endemic to the *campo rupestre* may be related to the distinct characteristics of the mosaic of habitats in this ecosystem ([Jacobi et al. 2007](#)). Some of these habitats are adapted to the passage of natural fire ([Fernandes 2016a](#)). In the *campo rupestre*, there is a region known as ferruginous grassland where the soil temperature can rise to over 7° Celsius in the hottest periods ([Ferrari et al. 2016](#)). Furthermore, some endemic species of Velloziaceae have evolved in conjunction with fire, enabling them to increase the germination of their seeds at temperatures above 30° Celsius ([Garcia et al. 2007](#), [Bicalho et al. 2018](#)).

Non-endemic native species of wide distribution, such as endemic species, also usually reaches its maximum in very variable temperature ranges. Most of these native species are typical of savannah areas of the Cerrado (Brazilian savannah). As indicated by [Zaidan and Carreira \(2008\)](#), the majority of plants in the Cerrado biome exhibit optimal germination between 20° and 30° Celsius. For example, the seeds of species such as *Tillandsia gardneri* (Bromeliaceae), *Cereus jamacaru* (Cactaceae), *Copaifera langsdorffii* (Fabaceae), *Eugenia involucrata* (Myrtaceae) and *Ternstroemia brasiliensis* (Pentaphragmaceae) have been observed to exhibit Germination rates of over 90% have been observed at temperatures of 20, 25, and 30° Celsius ([Polo and](#)

Felippe 1993, Pires et al. 2009, Lamarca et al. 2011, Duarte et al. 2018). Consequently, further research on the germination of widely distributed species should be concentrated on those exclusive to the Cerrado, with temperatures above 25° Celsius employed as a control to capture the potential variations in the effect of germination at high temperatures. Due the limited number of studies (repetitions) that have employed a temperature of 25° Celsius in experiments investigating the germination of endemic species of the *campo rupestre*, this temperature was not included as a potential control variable.

This synthesis of information on the effect of temperature increases on the germination of species present in the *campo rupestre* exhibits a phylogenetic bias. The germination of species belonging to the Melastomaceae and Asteraceae families exhibited a decline, whereas that of species belonging to the Amaranthaceae family demonstrated an increase. Although the Melastomaceae and Asteraceae families are the most species-rich in the *campo rupestre* (Kenedy-Siqueira et al. 2024 in review), our database consisted of few studies using endemic species from these families (three repetitions) and mostly studies of native species with a wider distribution (twenty repetitions). Consequently, the negative response of the germination of these families to the increase in temperature is influencing the general pattern of response observed for the more widely distributed native species. Conversely, except for one experiment conducted with the species *Alternanthera tenella*, all the other studies employed alien Amaranthaceae species (thirteen repetitions). Consequently, the response of Amaranthaceae species is predominantly an alien species response.

#### 4.2. Effect of darkness

The germination of endemic species from the *campo rupestre* and widely distributed native species were negatively impacted by darkness. However, the negative effect on germination as seed size decreased was observed exclusively in endemic species. In the darkness, seed size did not influence the germination of widely distributed species (natives or aliens).

The findings of the meta-analysis study by Fernández-Pascual et al. (2021) align with our results, demonstrating that darkness reduces the germination of endemic and native non-endemic montane plants. It is important to note that the darkness strongly decreased the germination of native species (endemic or not), but no effect on the germination of alien species. Therefore, the germination of alien plants has tolerance

to darkness or are indifferent to various light conditions, but the native plants of the *campo rupestre* do not. According to the review by [Carta et al. \(2017\)](#), the germination of plants native to montane habitats tends to require light to germinate, that is, compared to plants characteristic of other habitats, plants from montane habitats tend to show less photoinhibition.

Regarding the relationship between seed size and darkness, the study by [Fernandez-Pascual et al. \(2021\)](#) showed that larger seeds of alpine plants (endemic or not) decreased germination, especially in darkness. In our study, the impact of reduced germination rates among larger seeds was observed exclusively in endemic plant species. This indicates that the germination of smaller seeds from endemic plants is less affected by darkness. Nevertheless, the germination rate of these native seeds is relatively low. The combination of these factors (reduced germination and the germination of smaller seeds) results in endemic species being less competitive in the face of environmental disturbances, such as darkness caused for burial. A smaller reserve of nutrients to aid initial growth results in smaller seeds of native plants being less competitive than larger seeds of alien plants in the face of environmental disturbances ([Gioria and Pyšek 2017](#)). In our database, the species that are more widely distributed (native and alien) in the *campo rupestre* have larger seeds that may be more competitive in regeneration processes in disturbed areas of the *campo rupestre*.

## 5. Final considerations

The findings indicate that the germination of alien plants, which may have a detrimental impact on the native flora of the *campo rupestre*, may be facilitated by an increase in temperature and the darkness. The germination of the largest families in terms of the number of species native to the rupestrian field, such as Asteraceae and Melastomataceae, will be impeded by the increase in temperature. As the temperature rises, there will be an increase in the germination of seeds from alien plants, particularly larger seeds that have greater competitive potential in anthropically disturbed environments, including species from the *Amaranthus* genus. Furthermore, the darkness was not a factor in inhibiting germination for many alien species of *Amaranthus* that benefited from the increase in temperature.

The germination effect of all alien plants that are part of the sampling of this study does not belong to seeds collected in the *campo rupestre*. All the seeds of the alien

species used in the experiments were obtained through commerce or sampled from plants established in cultivation areas or even urban perimeters different from the *campo rupestre*. Therefore, it is imperative that germination experiments of alien species collected in the ecosystem of *campo rupestre* as the potential influence on local adaptations on germination biology. Otherwise, this might be a common problem facing all available data on these more generalist species.

The combination of disturbances that lead to an increase in temperature and make events that cause the absence of light more common (burial, for example) would make it difficult for native *campo rupestre* plants to recolonize disturbed environments, especially those that have been anthropically impacted. The advance of the colonization of this montane ecosystem by alien plants initiates processes of biotic homogenization, which destroys the characterization of the vegetation of this ecosystem as a biodiversity hotspot.

## 6. Acknowledgement

This study was carried out with financial support from CNPq/Peld CRSC, FAPEMIG, Anglo American, and Vale. The authors also acknowledge two anonymous reviewers for their contributions to the manuscript, to CAPES. Special thanks to Leticia F. R. Leite and Tiago T. P. for the initial reviews.

## 7. References

- Bacillieri R, Bouchet MA, Bran D, et al. (1993) Germination and regeneration mechanisms in Mediterranean degenerate forests. *J Veg Sci* 4:241-246. <https://doi.org/10.2307/3236110>
- Barbosa NPU, Fernandes GW, Carneiro MA, et al. (2010) Distribution of non-native invasive species and soil properties in proximity to paved roads and unpaved roads in a quartzitic mountainous grassland of southeastern Brazil (rupestrian fields). *Biol Invasions* 12:3745-3755. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9767-y>
- Barbosa NPU, Fernandes GW, Sanchez-Azofeifa A (2015) A relict species restricted to a quartzitic mountain in tropical America: an example of microrefugium? *Acta bot bras* 29:299-309. <https://doi.org/10.1590/0102-33062014abb3731>
- Batlla D, Benech-Arnold RL (2014) Weed seed germination and the light environment: implications for weed management. *Weed Biol Manag* 14:77-87. <https://doi.org/10.1111/wbm.12039>
- Begg CB. 1994. Publication bias. In *The handbook of research synthesis*. Russell Sage Foundation. pp. 299-409. <https://doi.org/10.2307/2291021>

- Bicalho EM, Soares-da-Mota LA, Garcia QS (2018) Temperature and light requirements for germination of species of Velloziaceae from different Brazilian rocky outcrops. *Acta Bot Bras* 32:240-246. <https://doi.org/10.1590/0102-33062017abb0310>
- Bilyaminu H, Abdulrashid I, Wada AF, et al. (2020) Biotic homogenization and its potential drivers: a review. *Int Res J Biol Sci* 2:50-59. <https://scirange.com/abstract/irjbs.2020.50.59>
- Black M (2001) Seeds. In: *Encyclopedia of Life Sciences*. John Wiley & Sons. pp. 1-6.
- Bliss D, Smith H (1985) Penetration of light into soil and its role in the control of seed germination. *Plant Cell Environ* 8:475-483. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1985.tb01683.x>
- Caminha-Paiva D, Negreiros D, Barbosa M, et al. (2021) Functional trait coordination in the ancient and nutrient-impooverished campo rupestre: soil properties drive stem, leaf and architectural traits. *Biol J Linn Soc* 133:531-545.
- Carta A, Skourti E, Mattana E, et al. (2017) Photoinhibition of seed germination: occurrence, ecology and phylogeny. *Seed Sci Res* 27:131-153. <https://doi.org/10.1017/S0960258517000137>
- Casal JJ, Candia AN, Sellaro R (2014) Light perception and signalling by phytochrome A. *J Exp Bot* 65:2835-2845. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert379>
- Casal JJ, Sánchez RA (1998) Phytochromes and seed germination. *Seed Sci Res* 8:317-329. <https://doi.org/10.1017/S0960258500004256>
- Cheib AL, Garcia QS (2012) Longevity and germination ecology of seeds of endemic Cactaceae species from high-altitude sites in south-eastern Brazil. *Seed Sci Res* 22:45-53. <https://doi.org/10.1017/S0960258511000298>
- Cristaudo A, Gresta F, Luciani F, Restuccia A. (2007) Effects of after-harvest period and environmental factors on seed dormancy of *Amaranthus* species. *Weed Res* 47:327-334. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2007.00574.x>
- Cristaudo A, Gresta F, Restuccia A, et al. (2014) Germinative response of redroot pigweed (*Amaranthus retroflexus* L.) to environmental conditions: is there a seasonal pattern? *Plant Biosyst* 150:583-591. <https://doi.org/10.1080/11263504.2014.987845>
- Deschenes, I., Lepiniec, L., Pourcel, L., & Routaboul, J. M. (2007). Parental plant elevation does not affect nonnative poa annua's seed germination and propagation potential. *Nat Areas J* 39:333-338. <https://doi.org/10.3375/043.039.0305>
- Debeaujon, I., Lepiniec, L., Pourcel, L., & Routaboul, J. M. (2007). Seed coat development and dormancy. In *Seed Development, Dormancy and Germination*. Blackwell Pub. pp. 25-43. <https://doi.org/10.1093%2Faob%2Fmcn167>
- Salomé-Díaz J, Golubov J, Eguiarte LE, Búrquez A (2024). Difference in germination traits between congeneric native and exotic species may affect invasion. *Plants* 13:478. <https://doi.org/10.3390/plants13040478>
- Donohue K, Rubio de Casas R, Burghard L, et al. (2010). Germination, post germination adaptation, and species ecological ranges. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 41:293-319. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144715>

- Fagundes M, Cuevas-Reyes P, Araújo WS, et al. (2020) Influence of light availability and seed mass on germinability and initial growth of two congeneric species of Fabaceae. *Acta Bot Mex* 127: e1638. <https://doi.org/10.21829/abm127.2020.1638>
- Fernandes GW (2016a) Ecology and conservation of mountaintop grasslands in Brazil. Springer, Switzerland. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-29808-5>
- Fernandes GW (2016b) The megadiverse rupestrian grassland. In *Ecology and Conservation of Mountaintop Grasslands in Brazil*. Springer. pp. 3-14. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-29808-5\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-319-29808-5_1)
- Fernandes GW (2016c) The shady future of the rupestrian grassland: major threats to conservation and challenges in the Anthropocene. In *Ecology and Conservation of Mountaintop Grasslands in Brazil*. Springer. pp. 545-561. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-29808-5\\_23](https://doi.org/10.1007/978-3-319-29808-5_23)
- Fernandes GW, Barbosa NPU, Alberton B, et al. (2018) The deadly route to collapse and the uncertain fate of Brazilian rupestrian grasslands. *Biodivers Conserv* 27:2587-2603. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1556-4>
- Fernandes GW, Arantes-Garcia L, Barbosa M, et al. (2020) Biodiversity and ecosystem services in the campo rupestre: a road map for the sustainability of the hottest Brazilian biodiversity hotspot. *PECON* 18:213-222. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2020.10.004>
- Fernández-Pascual E, Carta A, Mondoni A, et al. (2021) The seed germination spectrum of alpine plants: a global meta-analysis. *New Phytol* 229:3573-3586. <https://doi.org/10.1111/nph.17086>
- Ferrari LT, Schaefer CEGR, Fernandes RBA, et al. (2016). Thermic and hydric dynamics of ironstone (canga) and quartzite rupestrian grasslands in the Quadrilátero Ferrífero: the ecological importance of water. In *Ecology and Conservation of Mountaintop Grasslands in Brazil*. Springer. pp. 71-85. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-29808-5\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-319-29808-5_4)
- REFLORA Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> >. Acesso em: 04 nov. 2020
- Garcia QS, Jacobi CM, Ribeiro BA (2007) Resposta germinativa de duas espécies de *Vellozia* (Velloziaceae) dos campos rupestres de Minas Gerais, Brasil. *Acta bot bras* 21:451-456.
- Garcia QS, Barreto LC, Bicalho EM (2020) Environmental factors driving seed dormancy and germination in tropical ecosystems: A perspective from campo rupestre species. *Environ Exp Bot* 178:104-164.
- Gaston KJ (1994) What is rarity? In *Rarity*. Springer. pp. 1-21. [https://doi.org/10.1007/978-94-011-0701-3\\_1](https://doi.org/10.1007/978-94-011-0701-3_1)
- Gillet F, Mauchamp L, Badot PM, et al. (2016) Recent changes in mountain grasslands: a vegetation resampling study. *Ecol Evol* 6:2333-2345. <https://doi.org/10.1002/ece3.1987>
- Giorgis MA, Cingolani AM, Tecco PA, et al. (2016) Testing alien plant distribution and habitat invasibility in mountain ecosystems: growth form matters. *Biol Invasions* 18:2017-2028. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1148-8>
- Gioria M, Pyšek P (2017) Early bird catches the worm: germination as a critical step in plant invasion. *Biol Invasions* 19:1055-1080. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1349-1>

- Gioria M, Pyšek P, Osborne BA (2018) Timing is everything: does early and late germination favor invasions by herbaceous alien plants? *J Plant Ecol* 11:4-16. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtw105>
- Gisele SB, Renata BMG, Victor RS, et al. (2015) Controlled environmental conditions on germination of bermudagrass seeds. *Afr J Agric* 10:1184-1191. <https://doi.org/10.5897/AJAR2014.9447>
- Giulietti AM, De Menezes NL, Pirani JR, et al. (1987) Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: caracterização e lista das espécies. *Bol. Bot. Univ. São Paulo* 9:1-151. <https://doi.org/10.11606/issn.2316-9052.v9i0p1-151>
- Gomes V, Fernandes GW (2002). Germinação de aquênios de *Baccharis dracunculifolia* D.C. Asteraceae. *Acta bot bras* 16:421-427. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062002000400005>
- Harper JL (1977) Population biology of plants. Population biology of plants. London: Academic Press. p 892.
- Haynes KR, Friedman J, Stella JC, et al. (2021) Assessing climate change tolerance and the niche breadth-range size hypothesis in rare and widespread alpine plants. *Oecologia* 196:1233-1245. <https://doi.org/10.1007/s00442-021-05003-9>
- Hedges LV, Vevea JL (1996) Estimating effect size under publication bias: Small sample properties and robustness of a random effects selection model. *J Educ Behav Stat* 21:299-332. <https://doi.org/10.3102/10769986021004299>
- Howells M, Hermann S, Welsch M, et al. (2013) Integrated analysis of climate change, land-use, energy and water strategies. *Nat Clim Change* 3:621-626. <https://doi.org/10.1038/nclimate1789>
- IPCC (2021) Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Working Group I Contribution of to the Sixth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009157896>
- Jacobi CM, Do Carmo FF, Vincent RC, et al. (2007) Plant communities on ironstone outcrops: a diverse and endangered Brazilian ecosystem. *Biodivers Conserv* 16:2185-2200. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9156-8>
- Jennions MD, Lortie CJ, Rosenberg MS, et al. (2013) Publication and related biases. In *Handbook of meta-analysis in ecology and evolution*. Princeton University Press. pp. 207–236.: <https://doi.org/10.23943/princeton/9780691137285.001.0014>
- Jiménez-Alfaro B, Silveira FA, Fidelis A, et al. (2016) Seed germination traits can contribute better to plant community ecology. *J Veg Sci* 27:637-645. <https://doi.org/10.1111/jvs.12375>
- Jiménez-Alfaro B, Fidelis A, Commander L (2019) Seed germination niche across habitats: an introduction to this special issue. *Folia Geobot* 54:1-4. <https://doi.org/10.1007/s12224-019-09351-6>
- Kaushik K, Pal RW, Somfalvi-Tóth K, Riyazuddin R, Rudolf K, Morschhauser T (2023). What do cross-range germination, growth, and interaction studies reveal about the behaviour of an expansive plant species? *Agriculture* 13:2171. <https://doi.org/10.3390/agriculture13112171>
- Koricheva J, Gurevitch J (2014) Uses and misuses of meta-analysis in plant ecology. *J Ecol* 102:828-844. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12224>

- Koricheva J, Gurevitch J, Mengersen K (2013) Handbook of meta-analysis in ecology and evolution. Princeton University Press, Princeton. <https://doi.org/10.23943/princeton/9780691137285.001.0001>
- Lajeunesse M (2013). Recovering Missing or Partial Data from studies: a survey of Conversions and Imputations for Meta-analysis. In: Handbook of meta-analysis in ecology and evolution. Princeton University Press. pp. 195-206. <https://doi.org/10.23943/princeton/9780691137285.003.0013>
- Larson JE, Sheley RL, Hardegree SP, et al. (2015) Seed and seedling traits affecting critical life stage transitions and recruitment outcomes in dryland grasses. *J Appl Ecol* 52:199-209. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12350>
- Long RL, Gorecki MJ, Renton M, et al. (2014) The ecophysiology of seed persistence: a mechanistic view of the journey to germination or demise. *Biol Rev* 90:31-59. <https://doi.org/10.1111/brv.12095>
- Loarie SR, Duffy PB, Hamilton H, et al. (2009) The velocity of climate change. *Nature* 462: 1052-1055. <https://doi.org/10.1038/nature08649>
- Lustenhouwer N, Parker IM (2022) Beyond tracking climate: Niche shifts during native range expansion and their implications for novel invasions. *J Biogeogr* 00:1-13 <https://doi.org/10.1111/jbi.14395>
- Martin RC, Pluskota WE, Nonogaki H (2010) Seed germination. In *Plant developmental biology-biotechnological perspectives*. Springer. pp. 383-404. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-02301-9\\_19](https://doi.org/10.1007/978-3-642-02301-9_19)
- McKinney ML, Lockwood JL (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends Ecol Evol* 14:450-453. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01679-1](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01679-1)
- Mitchell W (2007) Global change and mountain regions: an overview of current knowledge. *Mt Res Dev* 27:94-95. <https://doi.org/10.1007/1-4020-3508-X>
- Moles AT (2018) Being John Harper: Using evolutionary ideas to improve understanding of global patterns in plant traits. *J Ecol* 106:1-18. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12887>
- Mota LAS, Garcia QS (2013) Germination patterns and ecological characteristics of *Vellozia* seeds from high-altitude sites in south-eastern Brazil. *Res J Seed Sci* 23:67-74. <https://doi.org/10.1017/S0960258512000256>
- Motsa, MM, Slabbert MM, Van Averbek W, Morey L (2015) Effect of light and temperature on seed germination of selected African leafy vegetables. *S Afr J Bot* 99:29-35. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2015.03.185>
- Nakagawa S, Lagisz M, O'Dea RE, et al. (2020) The orchard plot: cultivating a forest plot for use in ecology, evolution, and beyond. *Res Synth Methods* 12:4-12. <https://doi.org/10.1002/jrsm.1424>
- Negreiros D, Le Stradic S, Fernandes GW, et al. (2014) CSR analysis of plant functional types in highly diverse tropical grasslands of harsh environments. *Plant Ecol* 215:379-388. <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0302-6>
- Nonogaki H (2008) Seed germination and reserve mobilization. In: *Encyclopedia of Life Sciences*. John Wiley & Sons. pp. 1-9. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0002047.pub2>

- Oliveira TG, Souza MG, Garcia QS (2018) Seed tolerance to environmental stressors in two species of *Xyris* from Brazilian campo rupestre: effects of heat shock and desiccation. *Flora* 238:210-215. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.05.005>
- Oliveira PC, Parolin P, Borghetti F (2019) Can germination explain the distribution of tree species in a savanna wetland? *Austral Ecol* 44:1373-1383. <https://doi.org/10.1111/aec.12811>
- Oliver TH, Morecroft MD (2014) Interactions between climate change and land use change on biodiversity: attribution problems, risks, and opportunities. *Wiley Interdiscip Rev Clim Change* 5:317-335. <https://doi.org/10.1002/wcc.271>
- Ordonez A (2014) Functional and phylogenetic similarity of alien plants to co-occurring natives. *Ecology* 95:1191-1202. <https://doi.org/10.1890/13-1002.1>
- Ordóñez-Parra CA, Dayrell R, Negreiros D, et al. (2022) Rock n'Seeds: a database of seed functional traits and germination experiments from Brazilian rock outcrop vegetation. *Ecology* e3852. <https://doi.org/10.1002/ecy.3852>
- Pearson TRH, Burslem DFRP, Mullins CE, et al. (2002) Germination ecology of neotropical pioneers: interacting effects of environmental conditions and seed size. *Ecology* 83:2798-2807. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2798:GEONPI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2798:GEONPI]2.0.CO;2)
- Pepin N, Bradley RS, Diaz HF, et al. (2015) Elevation-dependent warming in mountain regions of the world. *NAT CLIM* 5:424-430. <https://doi.org/10.1038/nclimate2563>
- Pierce S, Negreiros D, Cerabolini BE, et al. (2017) A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. *Funct Ecol* 31:444-457. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12722>
- Plue J, Van Calster H, Auestad I, et al. (2021) Buffering effects of soil seed banks on plant community composition in response to land use and climate. *Glob Ecol Biogeogr* 30: 128-139. <https://doi.org/10.1111/geb.13201>
- Prinsloo G, Plooy CPD (2018) The allelopathic effects of *Amaranthus* on seed germination, growth and development of vegetables. *Biol Agric Hort* 34:268-279. <https://doi.org/10.1080/01448765.2018.1482785>
- Pustejovsky JE, Chen M, Swan DM (2022) SingleCaseES: A calculator for single-case effect size indices (Version 0.6.1) [R package]. <https://jepusto.github.io/SingleCaseES/>
- Pyšek P, Richardson DM (2007). Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand? In *Biological invasions*. Springer. pp. 97-125. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-36920-2\\_7](https://doi.org/10.1007/978-3-540-36920-2_7)
- R Core Team, 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Rajjou L, Duval M, Gallardo K, Catusse J, Bally J, Job C, Job D (2012) Seed germination and vigor. *Annu Rev Plant Biol* 63:507-533. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042811-105550>
- Ranieri BD, Pezzini FF, Garcia QS, et al. (2012a) Testing the regeneration niche hypothesis with Gesneriaceae (tribe Sinningiae) in Brazil: Implications for the conservation of rare species. *Austral Ecol* 37:125-133. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2011.02254.x>

- Ranieri BD, Negreiros D, Lana TC, et al. (2012b) Reproductive phenology, seasonality and germination of *Kielmeyera regalis* Saddi (Clusiaceae), a species endemic to rock outcrops in the Espinhaço Range, Brazil. *Acta Bot Bras* 26:632-641. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062012000300012>
- Richardson DM, Pyšek P, Rejmanek M, et al. (2000) Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Divers* 6:93-107. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x>
- Ribeiro LC, Barbosa ER, van Langevelde F, et al. (2015) The importance of seed mass for the tolerance to heat shocks of savanna and forest tree species. *J Veg Sci* 26:1102-1111. <https://doi.org/10.1111/jvs.12314>
- Rosenberg MS (2007) The file-drawer problem revisited: a general weighted method for calculating fail-safe numbers in meta-analysis. *Evolution* 59:464-468. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2005.tb01004.x>
- Rosenberg MS, Rothstein HR, Gurevitch J (2013) Effect sizes: conventional choices and calculations. In *Handbook of Meta-analysis in Ecology and Evolution*. Princeton University Press. pp. 61-71. <https://doi.org/10.23943/princeton/9780691137285.003.0006>
- Shi X, Durran DR (2015) Estimating the response of extreme precipitation over midlatitude mountains to global warming. *J Clim* 28:4246-4262. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-14-00750.1>
- Silva BMR (2018) Dormência cíclica e parâmetros térmicos para a germinação de sementes de Eriocaulaceae. Master thesis, University of Minas Gerais, Belo Horizonte, Minas Gerais. p 66. <http://hdl.handle.net/1843/BUOS-B4GHAP>
- Silveira FA, Barbosa M, Beiroz W, et al. (2019) Tropical mountains as natural laboratories to study global changes: a long-term ecological research project in a megadiverse biodiversity hotspot. *PPEES* 38:64-73. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2019.04.001>
- Silveira FA, Negreiros D, Barbosa NP, et al. (2016) Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. *Plant soil* 403:129-152. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2637-8>
- Siqueira WK, Bornelli MA, Santos DL, et al. (2024) Germinação de sementes de espécies endêmicas do campo rupestre: uma revisão. In *Ecologia e sustentabilidade no campo rupestre*. Vozes. pp. 16-49
- Smith P, House JI, Bustamante M, et al. (2016) Global change pressures on soils from land use and management. *Glob Chang Biol* 22:1008-1028. <https://doi.org/10.1111/gcb.13068>
- Souza RP, Válio IFM (2001) Seed size, seed germination, and seedling survival of Brazilian tropical tree species differing in successional status. *Biotropica* 33:447-457. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2001.tb00198.x>
- Selwood KE, McGeoch MA, Mac Nally R (2015) The effects of climate change and land-use change on demographic rates and population viability. *Biol Rev* 90:837-853. <https://doi.org/10.1111/brv.12136>
- Steckel LE, Sprague CL, Stoller EW, Wax LM (2004). Temperature effects on germination of nine *Amaranthus* species. *Weed Sci* 52:217-221. <https://doi.org/10.1614/WS-03-012R>
- Stokes CA, MacDonald GE, Adams CR, Langeland KA, Miller DL (2011). Seed biology and ecology of natalgrass (*Melinis repens*). *Weed Sci* 59:527-532. <https://doi.org/10.1614/WS-D-11-00028.1>

- Swan DM, Pustejovsky JE (2018) A gradual effects model for single-case designs. *Multivariate Behav Res* 53:574-593. <https://doi.org/10.1080/00273171.2018.1466681>
- Tameirão LB, Caminha-Paiva D, Negreiros D, et al. (2021) Role of environmental filtering and functional traits for species coexistence in a harsh tropical montane ecosystem. *Biol J Linn Soc* 133:546-560. <https://doi.org/10.1590/0001-3765202120200119>
- Tarré E, Pires BBM, Guimarães APM, et al. (2007) Germinability after desiccation, storage and cryopreservation of seeds from endemic *Encholirium* Mart. ex Schult. & Schult. f. and *Dyckia* Schult. & Schult. f. species (Bromeliaceae). *Acta Bot Bras* 21:777-783. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062007000400003>
- Thapa R, Poffenbarger H, Tully KL, et al. (2018) Biomass production and nitrogen accumulation by hairy vetch–cereal rye mixtures: A meta-analysis. *Agron J* 110:1197-1208. <https://doi.org/10.2134/agronj2017.09.0544>
- The Angiosperm Phylogeny Group, Chase MW, Christenhusz MJM, et al. (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *BOT J Linn* 161:105–121. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
- Viechtbauer W (2010) Conducting meta-analyses in R with the metafor package. *J Stat Softw* 36:1-48. <https://doi.org/10.18637/jss.v036.i03>
- Vieira BC, Bicalho EM, Munné-Bosch S, et al. (2017) Abscisic acid regulates seed germination of *Vellozia* species in response to temperature. *Plant Biol* 19:211-216. <https://doi.org/10.1111/plb.12515>
- Walck JL, Hidayati SN, Dixon KW, Thompson KEN, Poschlod P (2011). Climate change and plant regeneration from seed. *Glob Chang Biol* 17:2145-2161. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02368.x>
- Xia K, Daws MI, Zhou ZK, et al. (2015) Habitat-linked temperature requirements for fruit germination in *Quercus* species: a comparative study of *Quercus* subgenus *Cyclobalanopsis* (Asian evergreen oaks) and *Quercus* subgenus *Quercus*. *S Afr J Bot* 100:108-113. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2015.04.015>
- Zaidan LB, Carreira RC (2008) Seed germination in Cerrado species. *Brazilian J. Plant Physiol* 20:167-181. <https://doi.org/10.1590/S1677-04202008000300002>

## Tables

**Table 1.** List of endemic and non-endemic species from *campo rupestre*, organized by life form and seed dispersal, with the most investigated families highlighted. Studies investigated the effects of temperature increase and light absence on seed germination of these species; the values below the taxonomic name indicate the study code, which can be seen in table 1.1. Values in bold indicate the number of studies that investigated the effects of temperature increase and light absence on germination in each botanical family by endemic, native non-endemic, and alien species. Temp: Temperature increase. Dark: Darkness.

List of species	Life forms	Dispersal	Temp	Dark
<b>Endemic species</b>			<b>21</b>	<b>18</b>
<b>Velloziaceae</b>			<b>5</b>	<b>6</b>
<i>Barbacenia flava</i> Mart. ex Schult. & Schult.f. 175	Herb	Autochory	X	X
<i>Barbacenia markgrafii</i> Schulze-Menz 175	Herb	Autochory	X	X
<i>Vellozia albiflora</i> Pohl 118	Herb	Autochory		X
<i>Vellozia aloifolia</i> Mart. 98	Shrub	Autochory	X	X
<i>Vellozia caruncularis</i> Mart. ex Seub. 2	Herb	Autochory	X	X
<i>Vellozia ciliata</i> L.B.Sm. 98	Herb	Autochory	X	X
<i>Vellozia compacta</i> Mart. ex Schult. & Schult.f. 175	Dracenoid	Autochory	X	X
<i>Vellozia epidendroides</i> Mart. ex Schult. & Schult.f. 148	Herb	Autochory	X	X
<i>Vellozia epidendroides</i> (old <i>V. leptopetala</i> Goethart) 148	Herb	Autochory	X	X
<i>Vellozia gigantea</i> N.L.Menezes & Mello-Silva 18	Dracenoid	Autochory	X	X
<i>Vellozia glandulifera</i> Goethart & Henrard 18	Herb	Autochory	X	X
<i>Vellozia hatschbachii</i> L.B.Sm. & Ayensu 98	Undershrub	Autochory	X	X
<i>Vellozia hirsuta</i> Goethart & Henrard 98	Herb	Autochory	X	X
<i>Vellozia intermedia</i> Seub. 2	Herb	Autochory	X	X
<i>Vellozia lilacina</i> L.B.Sm. & Ayensu 118	Herb	Autochory		X
<i>Vellozia maxillarioides</i> L.B.Sm. 98	Undershrub	Autochory	X	X

<i>Vellozia minima</i> Pohl 98	Herb	Autochory	X	X
<i>Vellozia ornata</i> Mart. ex Schult. & Schult.f. 98	Herb	Autochory	X	X
<i>Vellozia pusilla</i> Pohl 98	Herb	Autochory	X	X
<i>Vellozia resinosa</i> Mart. ex Schult. & Schult.f. 98	Undershrub	Autochory	X	X
<i>Vellozia stenocarpa</i> Mello-Silva 98	Undershrub	Autochory	X	X
<i>Vellozia variabilis</i> Mart. ex Schult. & Schult.f. 18	Undershrub	Autochory	X	X
<b>Eriocaulaceae</b>			<b>2</b>	<b>3</b>
<i>Actinocephalus geniculatus</i> (Bong.) F. N. Costa 31	Herb	Anemochory	X	X
<i>Leiothrix vivipara</i> (Bong.) Ruhland 63	Herb	Anemochory	X	X
<i>Syngonanthus anthemiflorus</i> (Bong.) Ruhland 31	Herb	Anemochory	X	X
<i>Syngonanthus multipes</i> Silveira 31	Herb	Anemochory	X	X
<i>Syngonanthus niger</i> Silveira 31	Herb	Anemochory	X	X
<i>Syngonanthus nitens</i> Ruhland 137	Herb	Anemochory		X
<b>Xyridaceae</b>			<b>3</b>	<b>2</b>
<i>Xyris asperula</i> Mart. 30	Herb	Autochory	X	
<i>Xyris cipoensis</i> L.B.Sm. & Downs 37	Herb	Autochory	X	X
<i>Xyris longiscapa</i> L.A.Nilsson 37 91	Herb	Autochory	X X	X X
<i>Xyris platystachya</i> L.A.Nilsson ex Malme 37	Herb	Autochory	X	X
<i>Xyris subsetigera</i> Malme 30	Herb	Autochory	X	
<b>Bromeliaceae</b>			<b>3</b>	<b>0</b>
<i>Alcantarea nahoumii</i> (Leme) J.R.Grant 123	Herb	Anemochory	X	
<i>Dyckia goehringii</i> E.Gross & Rauh 11	Herb	Anemochory	X	
<i>Encholirium heloisae</i> (L.B.Sm.) Forzza & Wand. 71	Herb	Anemochory	X	
<i>Encholirium pedicellatum</i> (Mez) Rauh	Herb	Anemochory		

71			X	
<i>Encholirium scrutor</i> (L.B.Sm.) Rauh	Herb	Anemochory		
71			X	
<b>Cactaceae</b>			<b>1</b>	<b>2</b>
<i>Arthrocereus glaziovii</i> (K.Schum.) N.P.Taylor & Zappi	Undershrub	Zoochory		
120			X	X
<i>Arthrocereus melanurus</i> (K.Schum.) Diers et al.	Shrub	Zoochory		
120			X	X
<i>Cipocereus minensis</i> (Werderm.) Ritter	Shrub	Zoochory		
67				X
<b>Fabaceae</b>			<b>2</b>	<b>3</b>
<i>Calliandra viscidula</i> Benth.	Shrub	Autochory		
108				X
<i>Mimosa calodendron</i> Mart. ex Benth.	Shrub	Autochory		
60			X	X
<i>Mimosa foliolosa</i> Benth.	Shrub	Autochory		
47			X	X
<b>Lythraceae</b>			<b>1</b>	<b>1</b>
<i>Diplusodon hirsutus</i> (Cham. & Schltdl.) A.DC.	Undershrub	Autochory		
29			X	X
<i>Diplusodon orbicularis</i> Koehne	Undershrub	Autochory		
29			X	X
<b>Melastomataceae</b>			<b>2</b>	<b>1</b>
<i>Lavoisiera cordata</i> Cogn.	Shrub	Autochory		
77			X	
<i>Trembleya laniflora</i> (D.Don) Cogn.	Shrub	Autochory		
163			X	X
<b>Asteraceae</b>			<b>1</b>	<b>0</b>
<i>Lychnophora ericoides</i> Mart.	Tree	Anemochory		
62			X	
<b>Calophyllaceae</b>			<b>1</b>	<b>0</b>
<i>Kielmeyera regalis</i> Saddi	Shrub	Anemochory		
146			X	
<b>Native non-endemic species</b>			<b>86</b>	<b>87</b>
<b>Fabaceae</b>			<b>16</b>	<b>10</b>
<i>Calliandra hygrophila</i> Mackinder & G.P.Lewis	Shrub	Autochory		
108				X
<i>Chamaecrista rotundifolia</i> (Pers.) Greene	Shrub	Autochory		
99			X	
187			X	
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	Tree	Zoochory		
78			X	
83			X	
107				X
115				X

<i>Desmodium barbatum</i> (L.) Benth. 183	Undershrub	Zoochory	X	
<i>Dimorphandra mollis</i> Benth. 32 64 70 90	Tree	Zoochory	X X X X	X
<i>Inga laurina</i> (Sw.) Willd. 82 172	Tree	Zoochory	X X	
<i>Inga vera</i> Willd. 124	Tree	Zoochory		X
<i>Mimosa invisa</i> Mart. ex Colla 155	Shrub	Autochory		X
<i>Senna cana</i> (Nees & Mart.) H.S.Irwin & Barneby 169	Tree	Zoochory	X	X
<i>Stryphnodendron adstringens</i> (Mart.) Coville 68 150 177	Shrub	Zoochory	X X X	X
<i>Stryphnodendron polyphyllum</i> Mart. 68 94 150	Shrub	Zoochory	X  X	X X
<i>Stylosanthes angustifolia</i> Vogel 27	Undershrub	Zoochory	X	
<i>Stylosanthes scabra</i> Vogel 99 129	Herb	Zoochory	X	X
<b>Asteraceae</b>			<b>10</b>	<b>9</b>
<i>Baccharis dracunculifolia</i> DC. 61 73 85 151	Shrub	Anemochory	 X  X	X X X
<i>Baccharis retusa</i> DC. 19	Shrub	Anemochory	X	X
<i>Baccharis tridentata</i> Vahl 61	Undershrub			X
<i>Eremanthus elaeagnus</i> (Mart. ex DC.) Sch.Bip. 43 185	Tree	Anemochory	X X	X
<i>Eremanthus erythropappus</i> (DC.) MacLeish 140	Tree	Anemochory	X	1
<i>Eremanthus glomerulatus</i> Less. 43	Tree	Anemochory	X	

185			X	X
<i>Eremanthus incanus</i> (Less.) Less.	Tree	Anemochory		
43			X	
184			X	
185			X	X
<i>Lepidaploa arenaria</i> (Mart. ex DC.) H.Rob.	Shrub	Anemochory		
152			X	
<i>Solidago chilensis</i> Meyen	Undershrub	Anemochory		
5			X	X
100			X	X
138				X
<b>Cactaceae</b>			<b>11</b>	<b>9</b>
<i>Cereus jamacaru</i> DC.	Tree	Zoochory		
14			X	X
69			X	X
74			X	X
86			X	X
88			X	
164			X	X
<i>Discocactus bahiensis</i> Britton & Rose	Herb	Zoochory		
161			X	X
<i>Discocactus zehntneri</i> Britton & Rose	Herb	Zoochory		
86			X	X
122			X	X
161			X	X
<i>Micranthocereus flaviflorus</i> Buining & Brederoo	Shrub	Zoochory		
86			X	X
<i>Pilosocereus catingicola</i> (Gürke) Byles & Rowley	Shrub	Zoochory		
167			X	
<i>Pilosocereus pachycladus</i> F.Ritter	Shrub	Zoochory		
87			X	X
<i>Rhipsalis floccosa</i> Salm-Dyck ex Pfeiff.	Herb	Zoochory		
132			X	X
<b>Melastomataceae</b>			<b>6</b>	<b>5</b>
<i>Chaetostoma armatum</i> (Spreng.) Cogn.	Shrub	Autochory		
65			X	
<i>Fritzschia sertularia</i> M.J.R.Rocha & P.J.F.Guim.	Undershrub	Autochory		
65			X	
<i>Lavoisiera imbricata</i> (Thunb.) DC.	Shrub	Autochory		
77			X	
<i>Marcetia taxifolia</i> (A.St.-Hil.) DC.	Shrub	Autochory		
110			X	X
<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Triana	Shrub	Zoochory		
24				X
39			X	
76			X	X

<i>Miconia ferruginata</i> DC. 128	Shrub	Zoochory		X
<i>Pleroma heteromallum</i> (D.Don) D.Don 19	Shrub	Anemochory	X	X
<b>Rubiaceae</b>			<b>4</b>	<b>4</b>
<i>Alibertia edulis</i> (Rich.) A.Rich. 22	Shrub	Zoochory	X	X
<i>Borreria latifolia</i> (Aubl.) K.Schum. 40	Herb	Autochory	X	X
<i>Borreria verticillata</i> (L.) G.Mey. 157	Undershrub	Autochory	X	X
<i>Psychotria leiocarpa</i> Cham. & Schltdl. 79	Shrub	Zoochory	X	X
<i>Richardia brasiliensis</i> Gomes 40	Herb	Zoochory	X	X
<b>Myrtaceae</b>			<b>5</b>	<b>4</b>
<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O.Berg 75 84	Shrub	Zoochory	X X	X X
<i>Eugenia involucrata</i> DC. 119 171	Shrub	Zoochory	X X	X
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC. 26	Tree	Zoochory		X
<i>Psidium guineense</i> Sw. 41	Shrub	Zoochory	X	
<b>Velloziaceae</b>			<b>2</b>	<b>3</b>
<i>Vellozia glauca</i> Pohl 98 118	Dracenoid	Autochory	X	X X
<i>Vellozia glochidea</i> Pohl 175	Undershrub	Autochory	X	X
<i>Vellozia plicata</i> Mart. 175	Dracenoid	Autochory	X	X
<i>Vellozia seubertiana</i> Goethart & Henrard 98	Dracenoid	Autochory	X	X
<b>Passifloraceae</b>			<b>0</b>	<b>6</b>
<i>Passiflora alata</i> Curtis 38 81 121 142 143	Liana	Zoochory		X X X X X
<i>Passiflora foetida</i> L. 125	Liana	Zoochory		X

<b>Convolvulaceae</b>			<b>3</b>	<b>2</b>
<i>Distimake aegyptius</i> Simões & Staples (Old <i>Ipomoea aegyptia</i> ) 92	Liana	Autochory	X	X
<i>Ipomoea purpurea</i> (L.) Roth 4 66	Liana	Autochory	X	X
<i>Jacquemontia tamnifolia</i> (L.) Griseb. 106	Liana	Autochory	X	
<b>Aquifoliaceae</b>			<b>1</b>	<b>4</b>
<i>Ilex dumosa</i> Reissek 45 103 112	Shrub	Zoochory	X	X X
<i>Ilex paraguariensis</i> A.St.-Hil. 7 112	Shrub	Zoochory	X	X X
<b>Styracaceae</b>			<b>3</b>	<b>1</b>
<i>Styrax camporum</i> Pohl 96 162	Shrub	Zoochory	X X	X
<i>Styrax ferrugineus</i> Nees & Mart. 33 162	Shrub	Zoochory	X X	
<b>Piperaceae</b>			<b>3</b>	<b>2</b>
<i>Piper aduncum</i> L. 117 130 133 160	Shrub	Zoochory	X X X	X X
<b>Orchidaceae</b>			<b>0</b>	<b>5</b>
<i>Encyclia oncioides</i> (Lindl.) Schltr. 6	Herb	Anemochory		X
<i>Epidendrum nocturnum</i> Jacq. 13 23 102	Herb	Anemochory		X X X
<i>Epidendrum secundum</i> Jacq. 168	Herb	Anemochory		X
<b>Apocynaceae</b>			<b>2</b>	<b>3</b>
<i>Hancornia speciosa</i> Gomes 72	Tree	Zoochory	X	X
<i>Himatanthus drasticus</i> (Mart.) Plumel 111	Tree	Anemochory	X	X
<i>Temnadenia violacea</i> (Vell.) Miers 116	Liana	Anemochory		X

<b>Smilacaceae</b>			<b>1</b>	<b>2</b>
<i>Smilax brasiliensis</i> Spreng. 89	Shrub	Zoochory		X
<i>Smilax campestris</i> Griseb. 89	Liana	Zoochory		X
<i>Smilax fluminensis</i> Steud. 139	Liana	Zoochory	X	X
<b>Pentaphragaceae</b>			<b>2</b>	<b>2</b>
<i>Ternstroemia brasiliensis</i> Cambess. 34 97	Shrub	Zoochory	X X	X X
<b>Bromeliaceae</b>			<b>2</b>	<b>1</b>
<i>Tillandsia gardneri</i> Lindl. 158	Herb	Anemochory	X	X
<i>Tillandsia recurvata</i> (L.) L. 178	Herb	Anemochory	X	
<b>Eriocaulaceae</b>			<b>1</b>	<b>1</b>
<i>Comanthera bisulcata</i> (Körn.) L.R.Parra & Giul. 31	Herb	Anemochory	X	
<i>Syngonanthus verticillatus</i> (Bong.) Ruhland 31	Herb	Anemochory	X	X
<b>Bixaceae</b>			<b>1</b>	<b>2</b>
<i>Cochlospermum regium</i> (Mart. ex Schrank) Pilg. 21 80	Shrub	Anemochory	X	X X
<b>Amaranthaceae</b>			<b>1</b>	<b>2</b>
<i>Alternanthera tenella</i> Colla 36 50	Undershrub	Anemochory	X	X X
<b>Caricaceae</b>			<b>1</b>	<b>2</b>
<i>Vasconcellea quercifolia</i> A.St.-Hil. 17 170	Shrub	Zoochory	X	X X
<b>Xyridaceae</b>			<b>2</b>	<b>1</b>
<i>Xyris trachyphylla</i> Mart. 30 37	Herb	Autochory	X X	X
<b>Santalaceae</b>			<b>1</b>	<b>1</b>
<i>Phoradendron mucronatum</i> (DC.) Krug & Urb. 127	Herb	Zoochory	X	X
<b>Cleomaceae</b>			<b>1</b>	<b>1</b>
<i>Tarenaya rosea</i> (Vahl ex DC.) Soares Neto & Roalson 126	Herb	Autochory	X	X
<b>Arecaceae</b>			<b>1</b>	<b>1</b>
<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	Palm	Zoochory		

51			X	
104				1
<b>Euphorbiaceae</b>			<b>2</b>	<b>0</b>
<i>Croton floribundus</i> Spreng.	Tree	Zoochory		
159			X	
<i>Mabea fistulifera</i> Mart.	Shrub	Zoochory		
144			X	
<b>Orobanchaceae</b>			<b>1</b>	<b>1</b>
<i>Escobedia grandiflora</i> (L.f.) Kuntze	Shrub	Autochory		
154			X	X
<b>Poaceae</b>			<b>1</b>	<b>1</b>
<i>Eragrostis polytricha</i> Nees	Herb	Autochory		
153			X	
<i>Paspalum plicatulum</i> Michx.	Herb	Anemochory		X
57				X
<b>Lamiaceae</b>			<b>1</b>	<b>1</b>
<i>Hyptis marrubioides</i> Epling	Undershrub	Autochory		
181			X	X
<b>Commelinaceae</b>			<b>1</b>	<b>0</b>
<i>Commelina erecta</i> L.	Herb	Autochory		
12			X	
<b>Solanaceae</b>			<b>1</b>	<b>0</b>
<i>Solanum americanum</i> Mill.	Herb	Zoochory		
16			X	
<b>Plantaginaceae</b>			<b>0</b>	<b>1</b>
<i>Conohea scoparioides</i> (Cham. & Schtdl.) Benth.	Herb	Autochory		
136				X
<b>Lauraceae</b>			<b>0</b>	<b>1</b>
<i>Ocotea pulchella</i> (Nees & Mart.) Mez	Tree	Zoochory		
93				X
<b>Alien non-endemic species</b>			<b>28</b>	<b>28</b>
<b>Amaranthaceae</b>			<b>19</b>	<b>17</b>
<i>Amaranthus cruentus</i> L.	Herb	Anemochory		
46			X	X
53			X	X
56			X	
<i>Amaranthus hybridus</i> L.	Herb	Anemochory		
8			X	
10				X
20				X
52			X	X
53			X	X
109				X
113				X
135				X

166				X
180			X	
<i>Amaranthus retroflexus</i> L.	Herb	Anemochory		
8			X	
10				X
15			X	
35				X
48				X
53			X	X
54			X	
55				X
58			X	X
95				X
101			X	X
109				X
131				X
134			X	
135				X
145				X
147			X	
176			X	
179			X	
180			X	
182			X	
186			X	
<i>Amaranthus spinosus</i> L.	Herb	Anemochory		
10				X
109				X
156			X	
180			X	
<i>Amaranthus viridis</i> L.	Herb	Anemochory		
10				X
49			X	
53			X	X
105			X	
109				X
<b>Poaceae</b>			<b>6</b>	<b>9</b>
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	Herb	Autochory		
3			X	X
9			X	X
59				X
165			X	
<i>Hyparrhenia rufa</i> (Nees) Stapf	Herb	Zoochory		
174			X	
<i>Melinis minutiflora</i> P.Beauv.	Herb	Autochory		
1				X

42				X
141				X
<i>Melinis repens</i> (Willd.) Zizka	Herb	Autochory		
149			X	X
<i>Urochloa brizantha</i> (Hochst. ex A. Rich.) R.D.Webster	Herb	Autochory		
1				X
173			X	X
<i>Urochloa decumbens</i> (Stapf) R.D.Webster	Herb	Zoochory		
28				X
<b>Asteraceae</b>			<b>1</b>	<b>1</b>
<i>Emilia sonchifolia</i> (L.) DC. ex Wight	Herb	Anemochory		
44			X	X
<b>Fabaceae</b>			<b>2</b>	<b>0</b>
<i>Crotalaria juncea</i> L.	Shrub	Autochory		
25			X	
<i>Desmodium incanum</i> (Sw.) DC.	Undershrub	Zoochory		
183			X	
<b>Pinaceae</b>			<b>0</b>	<b>1</b>
<i>Pinus elliottii</i> Engelm.	Tree	Zoochory		
114				X

**Table 1. 1.** Description of the studies that investigated the effects of temperature increase and light absence on the seed germination of endemic and non-endemic species from *campo rupestre*.

Code	Study title	Year	Authors	Study type
1	A relação entre fogo e uma gramínea invasora no Cerrado: o fogo pode ser utilizado como uma estratégia de controle?	2016	Barbosa E, Fidelis A	PhD thesis
2	Abscisic acid regulates seed germination of <i>Vellozia</i> species in response to temperature	2017	Viera BC <i>et al.</i>	Article
3	Accelerating germination of common bermudagrass for hydroseeding	1997	Young JA <i>et al.</i>	Article
4	Annual changes in temperature and light requirements for <i>Ipomoea purpurea</i> seed germination with after-ripening in the field following dispersal	2015	Jha P <i>et al.</i>	Article
5	Aspects of the sexual reproduction of the Brazilian arnica <i>Solidago chilensis</i> Meyen var. <i>megapotamica</i> DC Cabrera-Asteraceae	1997	Correia E <i>et al.</i>	Article
6	Asymbiotic germination, seedling development and plantlet propagation of <i>Encyclia</i> aff. <i>oncioides</i> - An endangered orchid	2005	Znaniacka J <i>et al.</i>	Article
7	Avaliação de métodos de estratificação para a quebra de dormência de sementes de erva-mate	1994	Cuquel FL <i>et al.</i>	Article
8	Base temperatures for germination of selected weed species in Iran	2017	Donato L <i>et al.</i>	Article
9	BP-ANN for fitting the temperature-germination model and its application in predicting sowing time and region for bermudagrass	2013	Pi E <i>et al.</i>	Article
10	Características biológicas e suscetibilidade a herbicidas de cinco espécies de plantas daninhas do gênero <i>Amaranthus</i>	2007	Carvalho SJP, Christoffoleti PJ	Master thesis
11	Características físicas e germinação de sementes de <i>Dyckia goehringii</i> Gross & Rauh Bromeliaceae sob diferentes temperaturas	2010	Duarte AA <i>et al.</i>	Article
12	Características reproductivas de <i>Commelina erecta</i> L. asociadas con su propagación en sistemas agrícolas	2011	Nisensohn LA <i>et al.</i>	Article

13	Caracterização morfológica de fungos para a germinação in vitro de sementes de <i>Cyrtopodium saintlegerianum</i> Rchb. f. e <i>Epidendrum nocturnum</i> Jacq.(Orchidaceae), ocorrentes no bioma cerrado	2012	Sousa KCI, Araújo LG	Master thesis
14	<i>Cereus jamacaru</i> seed germination and initial seedling establishment as a function of light and temperature conditions	2012	Alencar NL <i>et al.</i>	Article
15	Changes in sensitivity of <i>Amaranthus retroflexus</i> L seeds to ethylene during pre-incubation .1. Constant temperatures	1981	Schonbeck MW, Egley GH	Article
16	Chemical and environmental factors driving germination of <i>Solanum americanum</i> seeds	2019	Forte CT <i>et al.</i>	Article
17	Comportamento germinativo das sementes de <i>Vasconcellea quercifolia</i> A. St.-Hil. (Caricaceae)	2015	Pissatto M, Paranhos JT	Master thesis
18	Comportamento germinativo de três espécies de <i>Vellozia</i> da Serra do Cipó, MG	2003	Garcia QDS, Diniz IS	Article
19	Comportamento germinativo de duas espécies de canga ferrífera: <i>Baccharis retusa</i> DC. Asteraceae e <i>Tibouchina multiflora</i> Cogn. Melastomataceae	2006	Garcia LC <i>et al.</i>	Article
20	Composition of alkaloids in seeds of <i>Lupinus mexicanus</i> (fabaceae) and antifungal and allelopathic evaluation of the alkaloid extract	2008	Zamora-Natera F <i>et al.</i>	Article
21	Condições de luz e temperatura na germinação de sementes de algodão do campo [ <i>Cochlospermum regium</i> (Schrank) Pilger – Bixaceae]	2008	Coelho MDF B <i>et al.</i>	Article
22	Conservação de sementes e ecofisiologia da germinação de <i>Alibertia edulis</i> (Rich) A. Rich. ex DC.	2013	Nunes DP, Scalon SPQ	Master thesis
23	Conservation-driven propagation of an epiphytic orchid ( <i>Epidendrum nocturnum</i> ) with a mycorrhizal fungus	2007	Zettler LW <i>et al.</i>	Article
24	Consistent variation in seed germination across an environmental gradient in a Neotropical savanna	2013	Sales NM <i>et al.</i>	Article
25	Deterioração de sementes de <i>Crotalaria juncea</i> e suas conseqüências em laboratório e campo	1986	Maeda JA <i>et al.</i>	Article
26	Diásporos e plântulas de espécies lenhosas de mata de galeria : biometria, morfologia e aspectos da germinação e do desenvolvimento inicial	2012	Mota EDH, Fagg CW	Master thesis
27	Distribuição fracionária de energia e biologia da semente de <i>Stylosanthes angustifolia</i> Vog. (Leguminosae - Papilionoideae)	1987	Vieira ICG, Martins PS	Master thesis
28	Disturbance as a factor in breaking dormancy and enhancing invasiveness of African grasses in a Neotropical Savanna	2016	Gorgone-Barbosa E <i>et al.</i>	Article
29	Does seed germination contribute to ecological breadth and geographic range? A test with sympatric <i>Diplusodon</i> Lythraceae species from rupestrian fields	2012	Silveira FAO <i>et al.</i>	Article
30	Dormancy cycles in buried seeds of three perennial <i>Xyris</i> Xyridaceae species from the Brazilian campo rupestre	2017	Oliveira TGS <i>et al.</i>	Article
31	Dormência cíclica e parâmetros térmicos para a germinação de sementes de Eriocaulaceae	2018	Silva BMR, Garcia QS	Master thesis
32	Dormência, germinação e produção de mudas de <i>Dimorphandra mollis</i> Benth	2008	Pacheco MV, Matei VL	PhD thesis
33	Ecofisiologia da germinação de sementes e de plantas de <i>Styracaceae</i> em diferentes fisionomias de cerrado	2013	Kissmann C, Habermann G	PhD thesis
34	Ecofisiologia de espécies ocorrentes em uma floresta de restinga	2006	Pires LA, Cardoso VJM	PhD thesis
35	Ecology of pigweeds <i>Amaranthus</i> in Ontario .1. Interspecific and intraspecific variation in seed germination among local collections of <i>Amaranthus powellii</i> and <i>Amaranthus retroflexus</i>	1975	Frost RA, Cavers PB	Article
36	Efeito da luz e da temperatura na germinação de <i>Alternanthera tenella</i> , <i>Conyza bonariensis</i> e <i>Digitaria ciliaris</i>	2008	Vivian R <i>et al.</i>	Article
37	Efeito da luz e da temperatura na germinação de sementes de quatro espécies de <i>Xyris</i> L. Xyridaceae ocorrentes na Serra do Cipó, MG, Brasil. Light and temperature effect on germination of four species of <i>Xyris</i> L. Xyridaceae seeds occurring at the Serra do Cipó, MG, Brazil	2005	Abreu MEP, Garcia QS	Article
38	Efeito de arilo na germinação de sementes de <i>Passiflora alata</i> curtis em diferentes substratos e submetidas a tratamentos com giberelina	2005	Ferreira G <i>et al.</i>	Article
39	Efeito de diferentes temperaturas na germinação de sementes e no crescimento inicial de plântulas de <i>Miconia albicans</i> (Melastomataceae)	2014	Oliveira AKM <i>et al.</i>	Article

40	Efeito de fatores ambientais e tolerância a herbicidas em três espécies de plantas daninhas da família Rubiaceae	2015	Gallon M, Trezzi MM	Master thesis
41	Efeito de pré-tratamentos na germinação de sementes e crescimento de plântulas em <i>Psidium guineense</i> Swartz	2014	Mugnolo DD <i>et al.</i>	Article
42	Efeito do local de coleta nas características de sementes de capim-gordura <i>Melinis minutiflora</i> P. Beauv. no Distrito Federal, Brasil. Effect of the collecting place on seed characteristics of <i>Melinis minutiflora</i> P. Beauv. on Distrito Federal, Brazil	2009	Carmona R, Martins CR	Article
43	Efeitos da luz e da temperatura na germinação de sementes de <i>Eremanthus</i> (Asteraceae), ocorrentes na Serra do Cipó, MG, Brasil	2005	Velten SB, Garcia QS	Article
44	Effect of environmental factors on germination of <i>Emilia sonchifolia</i> seeds	2009	Yamashita OM <i>et al.</i>	Article
45	Effect of fruit cryopreservation on in vitro germination of zygotic embryos of several species of <i>Ilex</i>	2004	Mroginski LA <i>et al.</i>	Article
46	Effect of light and temperature on seed germination of selected African leafy vegetables	2015	Motsa MM <i>et al.</i>	Article
47	Effect of light, temperature and scarification on the germination of <i>Mimosa foliolosa</i> Leguminosae seeds	2006	Silveira FS, Fernandes GW	Article
48	Effect of soil moisture during stratification on dormancy release in seeds of five common weed species	2018	Hu X <i>et al.</i>	Article
49	Effect of temperature and drought stress on germination of slender amaranth ( <i>Amaranthus viridis</i> L.) And prostrate pigweed ( <i>Amaranthus blitoides</i> S. Watson) seeds	2018	Diyanat M	Article
50	Effect of temperature and light on joyweed <i>Alternanthera tenella</i> seed germination	2007	Canossa RS <i>et al.</i>	Article
51	Effect of temperature on seed germination of queen palm <i>Syagrus romanzoffiana</i> Cham. glassman Arecaceae	2003	Cintra GS <i>et al.</i>	Article
52	Effectiveness of treatments in pre-germ dormancy breakdown in feed and weed seeds	2016	Flores-Cordova MA <i>et al.</i>	Article
53	Effects of after-harvest period and environmental factors on seed dormancy of <i>Amaranthus</i> species	2007	Cristaudo A <i>et al.</i>	Article
54	Effects of environmental factors on germination and emergence of <i>Amaranthus retroflexus</i>	1999	Ghorbani R <i>et al.</i>	Article
55	Effects of ethylene and some other environmental factors on different stages of germination in redroot pigweed <i>Amaranthus retroflexus</i> L seeds	1988	Schonbeck MW, Eglegh GH	Article
56	Effects of soil and climatic conditions on emergence of grain amaranths	2002	Bavec F, Mlakar SG	Article
57	Effects of temperature, light, and scarification on germination of brownseed <i>Paspalum</i> seeds	1987	Flenniken KS, Fulbright TE	Article
58	Effects of temperature, water potential, and light on germination responses of redroot pigweed seeds to ethylene	1980	Schonbeck MW, Eglegh GH	Article
59	Enhancing seed germination rate of four turfgrass genera by acid treatments	2005	Salehi H, Khosh-Khui M	Article
60	Environmental control of seed dormancy and germination of <i>Mimosa calodendron</i> Fabaceae : implications for ecological restoration of a highly threatened environment	2015	Dayrell RLC <i>et al.</i>	Article
61	Estabelecimento do protocolo de micropropagação da espécie nativa <i>Baccharis tridentata</i> (Asteraceae): estudos fisiológicos, anatomicos e histoquímicos in vitro	2004	Kajiki FO, Shepherd SLK	PhD thesis
62	Estratégias para conservação ex situ de arnica ( <i>Lychnophora ericoides</i> Less)	2006	Melo LQ, Mattos JKA	Master thesis
63	Estratégias reprodutivas de <i>Leiothrix vivipara</i> (Bong.) Ruhl (Eriocaulaceae) na Serra do Cipó	2012	Silva MH, Garcia QS	Master thesis
64	Estudo comparativo do crescimento em <i>Dimorphandra mollis</i> Benth. e <i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong	1992	Oliveira LMQ, Valio IFM	PhD thesis
65	Evolution of physiological dormancy multiple times in Melastomataceae from Neotropical montane vegetation	2012	Silveira FAO <i>et al.</i>	Article
66	Factors affecting the germination of tall morningglory <i>Ipomoea purpurea</i>	2012	Singh M <i>et al.</i>	Article
67	Fenologia, biologia reprodutiva, germinação e desenvolvimento inicial de <i>Cipocereus minensis</i> subsp. <i>leiocarpus</i> N.P. Taylor & Zappi (Cactaceae) no planalto de Diamantina-MG	2012	Lopes LT, Oliveira CVM	Master thesis
68	Fisiologia da germinação de sementes e morfoanatomia do foliólulo de espécies de <i>Stryphnodendron</i> Mart	2008	Kissmann C, Scaloni SPQ	Master thesis
69	Fisiologia, bioquímica e morfologia da germinação de mandacaru ( <i>Cereus jamacaru</i> D.C.).	2009	Alencar NLM, Innecco R	Master thesis

70	Fruit and seed biometry and germination of <i>Dimorphandra mollis</i> Benth. and <i>Dimorphandra wilsonii</i> Rizz. Fabaceae-Caesalpinioideae seed	2009	Freitas VDO <i>et al.</i>	Article
71	Germinability after desiccation, storage and cryopreservation of seeds from endemic <i>Encholirium</i> Mart. ex Schult. & Schult. f. and <i>Dyckia</i> Schult. & Schult. f. species Bromeliaceae	2007	Tarré E <i>et al.</i>	Article
72	Germinação das sementes de <i>Hancornia speciosa</i> Gom. com ênfase nos teores de unidade	1989	Oliveira LMQ, Valio IFM	Master thesis
73	Germinação de aquênios de <i>Baccharis dracunculifolia</i> D.C. Asteraceae	2002	Gomes V, Fernandes GW	Article
74	Germinação de cactos do Nordeste do Brasil	2012	Meiado MV, Leal IR	PhD thesis
75	Germinação de sementes de <i>Blepharocalyx salicifolius</i> (H.B.K.) Berg. em diferentes substratos e condições de temperaturas, luz e umidade	2009	Rego SS <i>et al.</i>	Article
76	Germinação de sementes de espécies de Melastomataceae de Cerrado sob condições controladas de luz e temperatura	2007	Carreira RC, Zaidan LBP	Article
77	Germinação de sementes de <i>Lavoisiera cordata</i> Cogn. e <i>Lavoisiera francavillana</i> Cogn. (Melastomataceae), espécies simpátricas da Serra do Cipó, Brasil	2003	Ranieri BD <i>et al.</i>	Article
78	Germinação de sementes de pares conespecíficos de áreas alagáveis no Pantanal e não alagáveis no Cerrado	2016	Oliveira PC, Borghetti F	PhD thesis
79	Germinação de sementes de plantas medicinais lenhosas	2001	da Rosa SG, Ferreira AG	Article
80	Germinação e conservação de germoplasma de algodão-do-campo [ <i>Cochlospermum regium</i> (Mart. ex Schrank) Pilger] - Cochlospermaceae	2008	Camilo J, Peixoto JR	Master thesis
81	Germinação e dormência de sementes de passifloráceas e seleção de genótipos resistentes à <i>Fusarium</i> spp	2015	Santos TM, Bruckner CH	PhD thesis
82	Germinação em temperatura sub-ótima de embriões de <i>Inga vera</i> subsp. <i>affinis</i> obtidos sob diferentes condições ambientais	2013	Lamarca EV <i>et al.</i>	Article
83	Germinação, crescimento e cumarinas em <i>Copaifera langsdorffii</i> Desf	1993	Polo M, Felipe GM	PhD thesis
84	Germinação, morfologia e sanidade de sementes de <i>Blepharocalyx salicifolius</i> (H.B.K.) Berg e <i>Myrceugenia gertii</i> Landrum - Myrtaceae.	2008	Rego SS, Nogueira AC	Master thesis
85	Germinación de <i>Baccharis dracunculifolia</i> subsp. <i>tandilensis</i> : caracterización basada en la temperatura, la luz y la salinidad	2020	Manfreda VT <i>et al.</i>	Article
86	Germination and cryopreservation of several cactus species from NE Brazil	2010	Veiga-Barbosa <i>et al.</i>	Article
87	Germination and morphological expression of <i>Pilosocereus pachycladus</i> Ritter fruits, seeds and seedlings	2010	Abud HF <i>et al.</i>	Article
88	Germination and morphology of fruits, seeds and plants of <i>Cereus jamacaru</i> DC	2013	Abud HF <i>et al.</i>	Article
89	Germination and seedling morphology of four South American <i>Smilax</i> (Smilacaceae)	2012	Martins AR <i>et al.</i>	Article
90	Germination and vigor of <i>Dimorphandra mollis</i> Benth. Seeds under different temperatures and substrates	2010	Pacheco MV <i>et al.</i>	Article
91	Germination ecology of the perennial herb <i>Xyris longiscapa</i> : Inter-annual variation in seed germination and seasonal dormancy cycles	2019	Oliveira TG, Garcia QS	Article
92	Germination of Convolvulaceae family species under different light and temperature conditions and sowing depth	2013	Orzari I <i>et al.</i>	Article
93	Germination of <i>Ocotea pulchella</i> Nees Mez Lauraceae seeds in laboratory and natural restinga environment conditions	2009	Pires LA <i>et al.</i>	Article
94	Germination of seeds of <i>Senna macranthera</i> , <i>Senna multijuga</i> and <i>Stryphnodendron polyphyllum</i>	1997	de Lemos-Filho JP <i>et al.</i>	Article
95	Germination of some important weeds influenced by red light and nitrogenous compounds	2010	Tang D <i>et al.</i>	Article
96	Germination of <i>Styrax camporum</i> Pohl. seeds in response to substrate types, moisture contents and the seed morphology	2013	Simão E <i>et al.</i>	Article
97	Germination of <i>Ternstroemia brasiliensis</i> Cambess. Pentaphragaceae from a Restinga Forest	2009	Pires LA <i>et al.</i>	Article

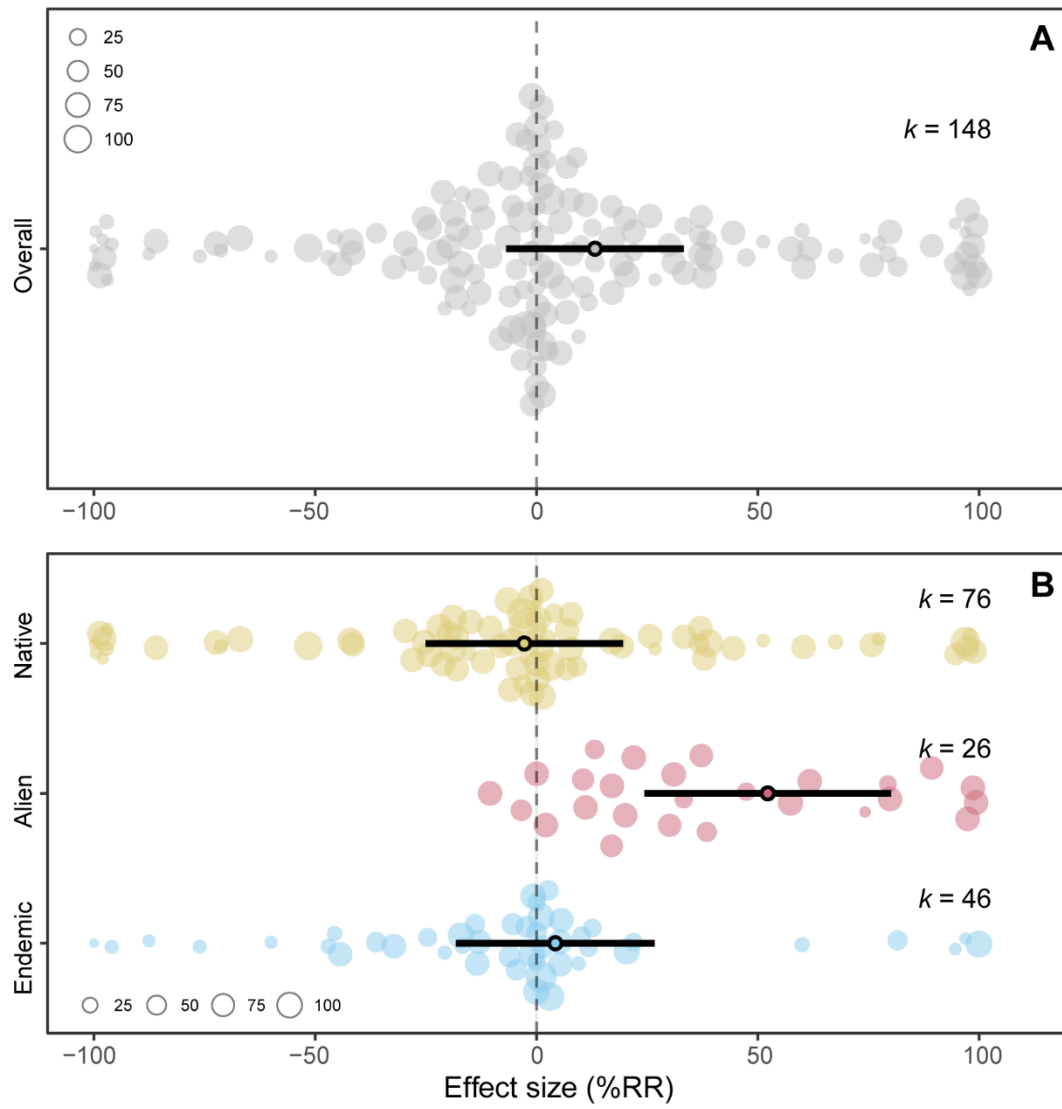
98	Germination patterns and ecological characteristics of <i>Vellozia</i> seeds from high-altitude sites in south-eastern Brazil	2013	da Mota LAS, Garcia QS	Article
99	Germination response to temperature in tropical and subtropical pasture legumes. 1. Constant temperature	2002	McDonald CK	Article
100	Germination behavior of the seeds of <i>Solidago chilensis</i> Meyen Asteraceae	2016	Lobler L <i>et al.</i>	Article
101	Germinative response of redroot pigweed <i>Amaranthus retroflexus</i> L. to environmental conditions: Is there a seasonal pattern?	2016	Cristaudo A <i>et al.</i>	Article
102	In vitro asymbiotic germination of wild orchids seeds	2008	Rodriguez LA <i>et al.</i>	Article
103	In vitro culture of zygotic embryos of <i>Ilex</i> species	2001	Sansberro PA <i>et al.</i>	Article
104	In vitro germination of zygotic embryos excised from cryopreserved endocarps of queen palm ( <i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman)	2017	Santos IRI <i>et al.</i>	Article
105	Influence of environmental factors on slender amaranth <i>Amaranthus viridis</i> germination	2006	Thomas WE <i>et al.</i>	Article
106	Influence of environmental-factors on smallflower morningglory <i>Jacquemontia tamnifolia</i> germination and growth	1987	Shaw DR <i>et al.</i>	Article
107	Influence of light availability and seed mass on germinability and initial growth of two congeneric species of Fabaceae	2020	Fagundes M <i>et al.</i>	Article
108	Influence of the light and growing media on germination and initial seedling development of two species of the <i>Calliandra</i> Benth. Mimosoideae - Leguminosae endemics of the Chapada Diamantina, Bahia	2011	Resende SV <i>et al.</i>	Article
109	Influência da luz e da temperatura na germinação de cinco espécies de plantas daninhas do gênero <i>Amaranthus</i>	2007	Carvalho SJPD, Christoffoleti PJ	Article
110	Influência da luz e da temperatura na germinação de sementes de <i>Marctia taxifolia</i> (A. St.-Hil.) DC. (Melastomataceae)	2004	Silveira FAO <i>et al.</i>	Article
111	Influência da temperatura e regime de luz na germinação de sementes de janaguba <i>Himatanthus drasticus</i> Mart. Plumel.	2006	Amaro MS <i>et al.</i>	Article
112	Influencia da temperatura, substrato e luz na germinação de sementes de <i>Ilex paraguariensis</i> St.Hil	1998	Catapan MIS, Nogueira AC	Master thesis
113	Inhibidores de la germinación en el residuo seco del tallo del amaranto ( <i>Amaranthus hypochondriacus</i> )	2004	Tejeda-Sartorius O <i>et al.</i>	Article
114	Invasão por <i>Pinus</i> spp. em fisionomias campestres do Cerrado, no estado de São Paulo	2015	Miashike RL, Pivello VR	Master thesis
115	Key decision-making criteria for dormancy-breaking and ability to form seed banks of Cerrado native tree species	2020	Colado MLZ <i>et al.</i>	Article
116	Lianas da floresta estacional semidecidual: ecofisiologia e uso em restauração ecológica	2010	Le Bourlegat JMG, Gandolfi S	Master thesis
117	Light and temperature in the seed germination of long pepper <i>Piper hispidinervum</i> and monkey pepper <i>Piper aduncum</i>	2010	Bergo CL <i>et al.</i>	Article
118	Light exposure time and light quality on seed germination of <i>Vellozia</i> species (Velloziaceae) from Brazilian campo rupestre	2018	Vieira BC <i>et al.</i>	Article
119	Limites térmicos para a germinação em função da origem de sementes de espécies de <i>Eugenia</i> (Myrtaceae) nativas do Brasil	2011	Lamarca EV <i>et al.</i>	Article
120	Longevity and germination ecology of seeds of endemic Cactaceae species from high-altitude sites in south-eastern Brazil	2012	Cheib AL, Garcia QS	Article
121	Metabolismo germinativo de sementes de <i>Passiflora alata</i> Curtis tratadas com giberelinas e citocinina	2009	Ferrari TB, Ferreira G	PhD thesis
122	Micropropagação e conservação de <i>Discocactus Zehntneri</i> , <i>Pilosocereus Gounellei</i> e <i>Stephanocereus Luetzelburgii</i> , cactos nativos da Chapada Diamantina, Bahia	2012	Marchi MNG, Santana JRF	Master thesis
123	Micropropagation and in vitro conservation of <i>Alcantarea nahoumii</i> (Bromeliaceae), an endemic and endangered species of the Brazilian Atlantic Forest	2020	Silva SSS <i>et al.</i>	Article
124	Mobilização de água e conservação da viabilidade de embriões de sementes recalcitrantes de ingá <i>Inga vera</i> Willd. subsp. affinis DC. T. D. Pennington	2006	Andréo Y <i>et al.</i>	Article

125	Morfometria, germinação in vitro e ex vitro e adequação metodológica do teste de tetrazólio em sementes de <i>Passiflora foetida</i> var. <i>glaziovii</i> Killip (Passifloraceae)	2013	Costa PR, Alexandre RS	Master thesis
126	Morphological aspects of fruits, seeds, seedlings and in vivo and in vitro germination of species of the genus <i>Cleome</i>	2014	Castro TCD <i>et al.</i>	Article
127	Morphometry and germination of <i>Passovia pyrifolia</i> , <i>Struthanthus marginatus</i> and <i>Phoradendron mucronatum</i> diaspores	2018	Azevedo JML <i>et al.</i>	Article
128	Multiple dormancy and maternal effect on <i>Miconia ferruginata</i> (Melastomataceae) seed germination, Serra de Caldas Novas, Goiás, Brazil	2010	Mendes-Rodrigues C <i>et al.</i>	Article
129	Ocorrência e multiplicação de <i>Stylosanthes</i> em Pernambuco	2014	Galdino AD, Mello ACL	PhD thesis
130	Organogênese, embriogênese somática e uso de óleo mineral como estratégias de propagação e conservação in vitro de <i>Piper aduncum</i> L. e <i>Piper hispidinervum</i> C. DC	2013	Sousa PCA, Scherwinski-Pereira JE	Master thesis
131	Phase-sequence of redroot pigweed seed-germination responses to ethylene and other stimuli	1981	Schonbeck MW, Eglegh GH	Article
132	Physical characterization of <i>Rhipsalis Cactaceae</i> fruits and seeds germination in different temperatures and light regimes	2016	Lone AB <i>et al.</i>	Article
133	Physiological, morphological and biochemical characteristics of the sexual propagation of <i>Piper aduncum</i> (Piperaceae)	2011	Dousseau S <i>et al.</i>	Article
134	Phytochrome-mediated <i>Amaranthus</i> germination I: Effect of seed burial and germination temperature	1998	Gallagher RS, Cardina J	Article
135	Phytochrome-mediated <i>Amaranthus</i> germination II: development of very low fluence sensitivity	1998	Gallagher RS, Cardina J	Article
136	Primeros ensayos para el cultivo y caracterización del aceite esencial de <i>Conobea scoparioides</i> Cham. & Schltdl. Benth. Para el Pacífico colombiano	2010	Mina RTG, Montaña AMH	Article
137	Production and germination of "capim dourado" seeds, <i>Syngonanthus nitens</i> Bong. Ruhland Eriocaulaceae : implications for management	2008	Schmidt IB <i>et al.</i>	Article
138	Propagação, metabolismo secundário e genotoxicidade de <i>Solidago chilensis</i> Meyen (Asteraceae)	2013	Löbler L, Paranhos JT	Master thesis
139	Propagation studies in <i>Smilax fluminensis</i> Steud. (Smilacaceae)	2011	Soares AN <i>et al.</i>	Article
140	Qualidade física e fisiológica de sementes de <i>Eremanthus erythropappus</i> (DC.) Mac. Leish	2006	Tonetti OAO <i>et al.</i>	Article
141	Qualidade física, viabilidade e dormência de sementes recém-colhidas de capim-gordura <i>Melinis minutiflora</i> P. Beauv. Physical quality, viability and dormancy of recentlyharvested <i>Melinis minutiflora</i> P. Beauv. seeds	2010	Carmona R, Martins CR	Article
142	Qualidade fisiológica de sementes de <i>Passiflora edulis</i> f. <i>flavicarpa</i> Deg. e <i>Passiflora alata</i> Curtis. influenciada pelo tegumento e arilo	2005	Martins CM, Vasconcelos MAS	Master thesis
143	Qualidade fisiológica de sementes e diversidade genética de maracujazeiros cultivados em diferentes altitudes no Espírito Santo	2015	Maciel KS, Lopes JC	Master thesis
144	Qualidade fisiológica de sementes e produção de mudas de <i>Mabea fistulifera</i> Mart.	2011	Gomes D, Lopes JC	Master thesis
145	Redroot pigweed <i>Amaranthus retroflexus</i> seed germination responses to after-ripening, temperature, ethylene, and some other environmental factors	1980	Schonbeck MW, Eglegh GH	Article
146	Reproductive phenology, seasonality and germination of <i>Kielmeyera regalis</i> Saddi Clusiaceae , a species endemic to rock outcrops in the Espinhaco Range, Brazil	2012	Ranieri BD <i>et al.</i>	Article
147	Responsiveness of <i>Amaranthus retroflexus</i> seeds to ethephon, 1-aminocyclopropane 1-carboxylic acid and gibberellic acid in relation to temperature and dormancy	1996	Kepeczynski J <i>et al.</i>	Article
148	Resposta germinativa de duas espécies de <i>Vellozia</i> (Velloziaceae) dos campos rupestres de Minas Gerais, Brasil	2007	Garcia QDS <i>et al.</i>	Article
149	Seed biology and ecology of natalgrass ( <i>Melinis repens</i> )	2011	Stokes CA <i>et al.</i>	Article
150	Seed biometry and the effect of pre germinative treatments, temperature, and light on seed germination and subsequent growth of three <i>Stryphnodendron</i> species	2011	Kissmann C, Scalons SDPQ	Article
151	Seed conservation methods and evaluation of germination rate in <i>Baccharis dracunculifolia</i> DC. Asteraceae	2014	Santos CDL <i>et al.</i>	Article

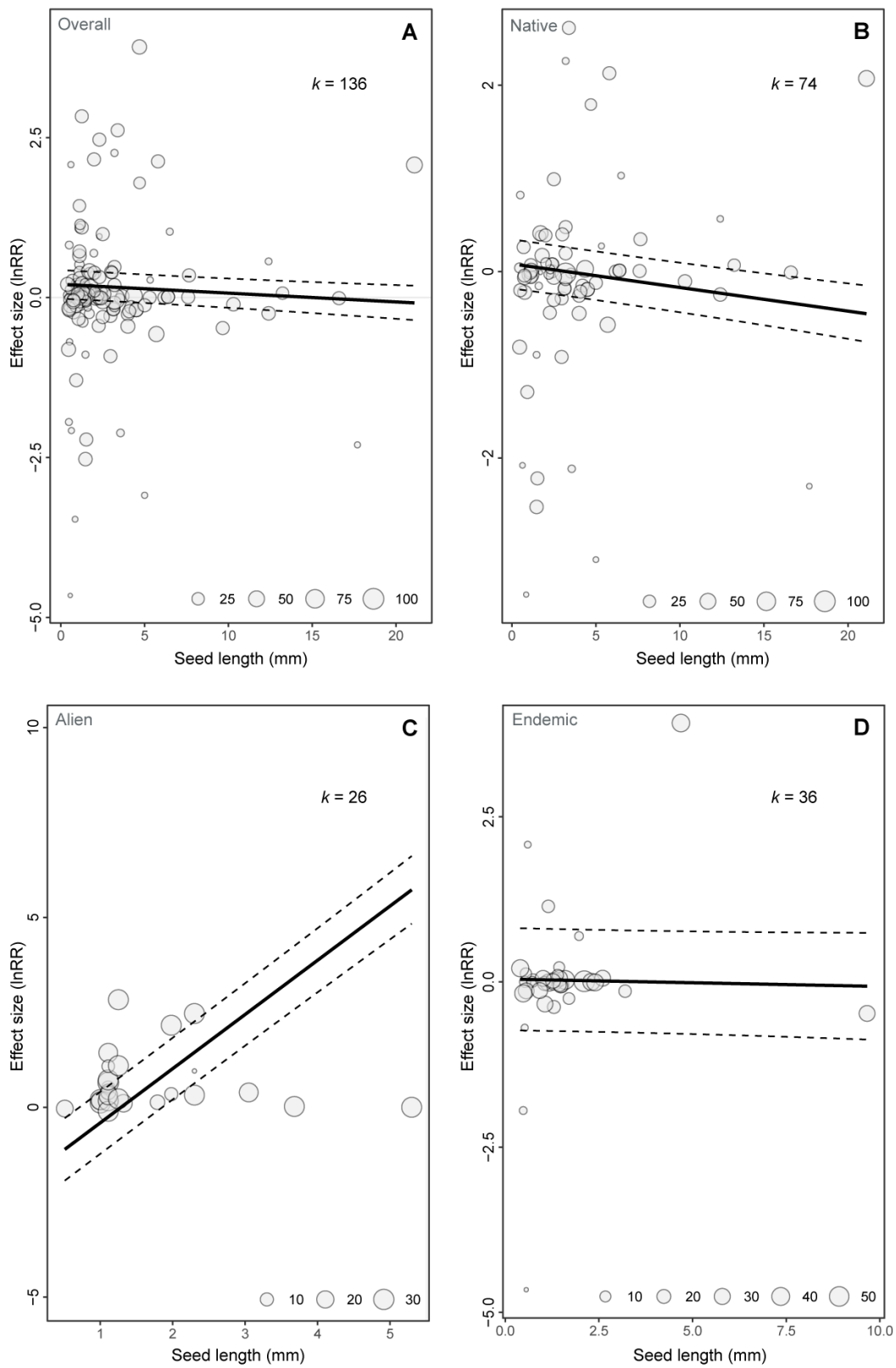
152	Seed functional traits provide support for ecological restoration and ex situ conservation in the threatened Amazon Ironstone Outcrop Flora	2020	Zanetti M <i>et al.</i>	Article
153	Seed germination and dormancy break in <i>Eragrostis polytricha</i> , a native Brazilian grass species with potential for recovery of degraded lands	2020	Saraiva DF <i>et al.</i>	Article
154	Seed germination and plant development in <i>Escobedia grandiflora</i> Orobanchaceae: Evidence of obligate hemiparasitism?	2015	Cardona-Medina E, Ruiz SBM	Article
155	Seed germination and seedling emergence of giant sensitive plant <i>Mimosa invisa</i>	2008	Chauhan BS, Johnson DE	Article
156	Seed germination in relation to the invasiveness in spiny amaranth and edible amaranth in Xishuangbanna, SW China	2017	Ye J, Wen B	Article
157	Seed germination in seven medicinal species native to the south of Brazil	2009	Ferreira AG, Rosas SGT	Article
158	Seed germination of bromeliad species from the campo rupestre: thermal time requirements and response under predicted climate-change scenarios	2018	Duarte AA <i>et al.</i>	Article
159	Seed germination of <i>Croton floribundus</i> - Spreng - Euphorbiaceae affected by temperature	2006	Abdo M T <i>et al.</i>	Article
160	Seed germination of the invasive species <i>Piper aduncum</i> as influenced by high temperature and water stress	2015	Wen B <i>et al.</i>	Article
161	Seed germination of three endangered subspecies of <i>Discocactus</i> Pfeiff. Cactaceae in response to environmental factors	2018	Nascimento JPB <i>et al.</i>	Article
162	Seed germination performances of <i>Styrax</i> species help understand their distribution in Cerrado areas in Brazil	2013	Kissmann C, Habermann G	Article
163	Seed germination requirements of <i>Trembleya laniflora</i> (Melastomataceae), an endemic species from neotropical montane rocky savannas	2013	Rodrigues ER, Silveira FAO	Article
164	Seed germination responses of <i>Cereus jamacaru</i> DC. ssp <i>jamacaru</i> Cactaceae to environmental factors	2010	Meiado MV <i>et al.</i>	Article
165	Seed size and germination of hulled and unhulled bermudagrass seeds	1978	Ahring RM, Tood GW	Article
166	Seed size, substrate granulometry and sowing depth in seed and seedling vigor of two weeds	2015	Valdez-Eleuterio G.	Article
167	Seed vigor and germination of facheiro plants <i>Pilosocereus catingicola</i> Gurke Byles & Rowley Subsp <i>salvadorensis</i> Werderm. Zappi Cactaceae at different temperatures	2017	de Medeiros RLS <i>et al.</i>	Article
168	Seed germination and protocorm development of <i>Epidendrum secundum</i> Jacq. Orchidaceae in association with <i>Epulorhiza mycorrhizal</i> fungi	2011	Pereira MC <i>et al.</i>	Article
169	<i>Senna cana</i> (Nees & Mart.) H. S. Irwin & Barneby : morfologia de frutos, sementes, plântulas, plantas jovens e ecofisiologia da germinação	2019	Medeiros JX, Feliciano ALP	PhD thesis
170	Southern highland papaya <i>Vasconcellea quercifolia</i> A. St.-Hil. : Do fruit ripening and harvesting time affect seed germination?	2019	Urtasun MM <i>et al.</i>	Article
171	Substrates and temperatures for germination test of Myrtaceae seeds	2016	Gomes JP <i>et al.</i>	Article
172	Substrates and temperatures to germination and vigor test <i>Inga laurina</i> Sw. Willd. seeds	2014	Barrozo LM <i>et al.</i>	Article
173	Temperatura e osmocondicionamento na germinação de sementes de <i>Urochloa brizantha</i> (STAPF) Webster cv. Basilisk	2012	Nakao EA, Cardoso VJM	Master thesis
174	Temperaturas cardinales de desarrollo en la etapa siembra-emergencia de 11 pastos forrajeros	2011	Puga ND <i>et al.</i>	Article
175	Temperature and light requirements for germination of species of Velloziaceae from different Brazilian rocky outcrops	2018	Bicalho EM <i>et al.</i>	Article
176	Temperature- and moisture-dependent models of seed germination and shoot elongation in green and redroot pigweed <i>Amaranthus powellii</i> , <i>A-retroflexus</i>	1997	Oryokot JO <i>et al.</i>	Article
177	Temperature and substrate for germination test of <i>Stryphnodendron adstringens</i> Mart Coville Leguminosae	2008	Martins CC <i>et al.</i>	Article
178	Temperature and water requirements for germination and effects of discontinuous hydration on germinated seed survival in <i>Tillandsia recurvata</i> L.	2012	Montes-Recinas S <i>et al.</i>	Article

179	Temperature effects on germination and growth of redroot pigweed <i>Amaranthus retroflexus</i> , Palmer amaranth <i>A-palmeri</i> , and common waterhemp <i>A-rudis</i>	2003	Guo P, Al-Khatib K	Article
180	Temperature effects on germination of nine <i>Amaranthus</i> species	2004	Steckel LE et al.	Article
181	The germination of bush mint <i>Hyptis marrubioides</i> EPL. seeds as a function of harvest stage, light, temperature and duration of storage	2011	Sales JDF <i>et al.</i>	Article
182	The involvement of ethylene in the release of primary dormancy in <i>Amaranthus retroflexus</i> seeds	2003	Kepczynski J <i>et al.</i>	Article
183	Variability in seed dormancy and germination potential in <i>Desmodium</i> Desv Leguminosae	1991	Veasey EA, Martins PS	Article
184	Variacao do potencial para formacao de banco de sementes de três espécies de <i>Eremanthus</i> Asteraceae	2007	Velten SB, Garcia QS	Article
185	Variation between three <i>Eremanthus</i> (Asteraceae) species in their ability to form a seed bank	2007	Velten SB, Garcia QS	Article
186	Variation in seed weight and germination in populations of <i>Amaranthus retroflexus</i> L.	1968	McWilliams EL et al.	Article
187	Variation in temperature requirements for germination and early seedling root development in <i>Chamaecrista rotundifolia</i> and three allied species	2000	Minggang X <i>et al.</i>	Article

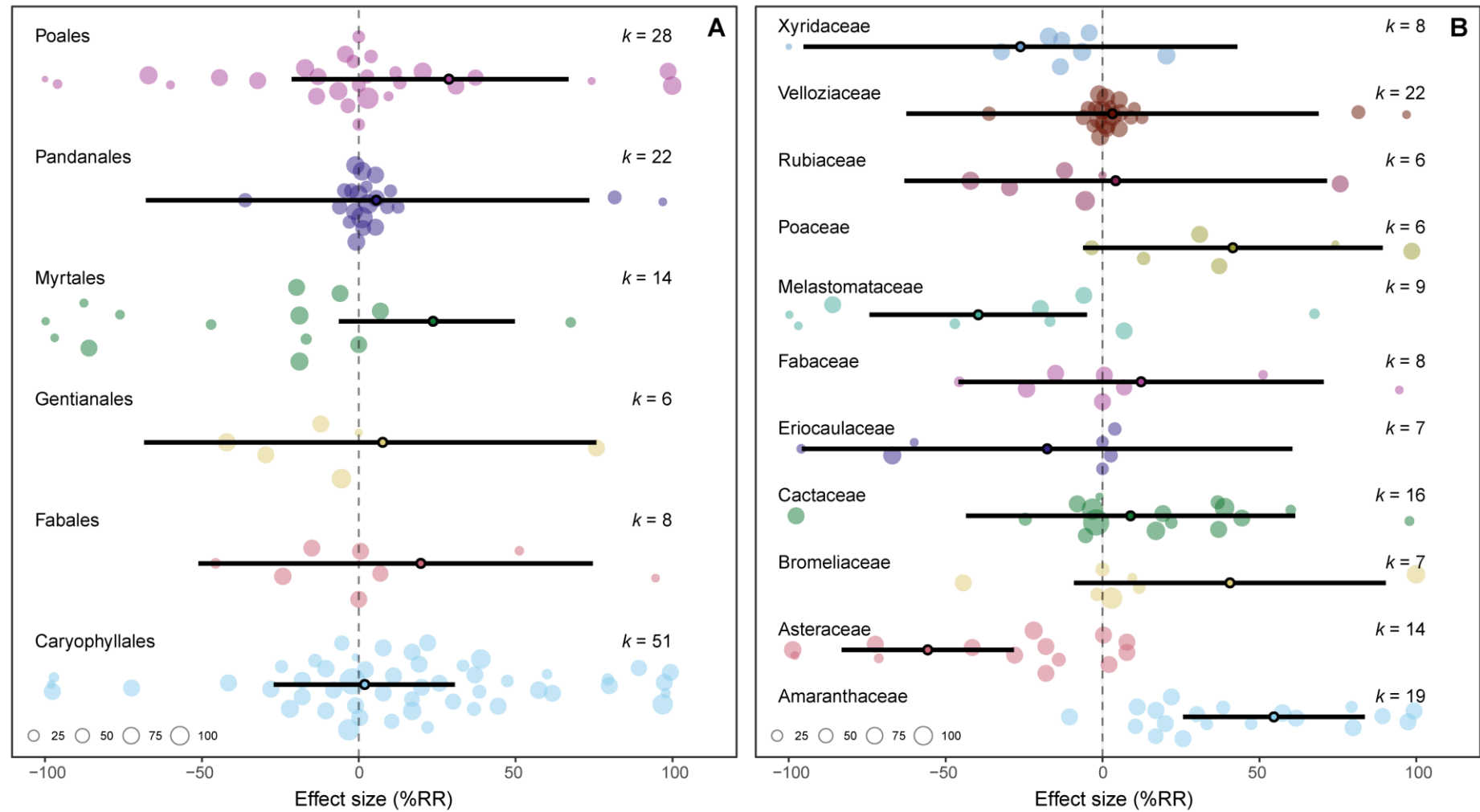
## Figures



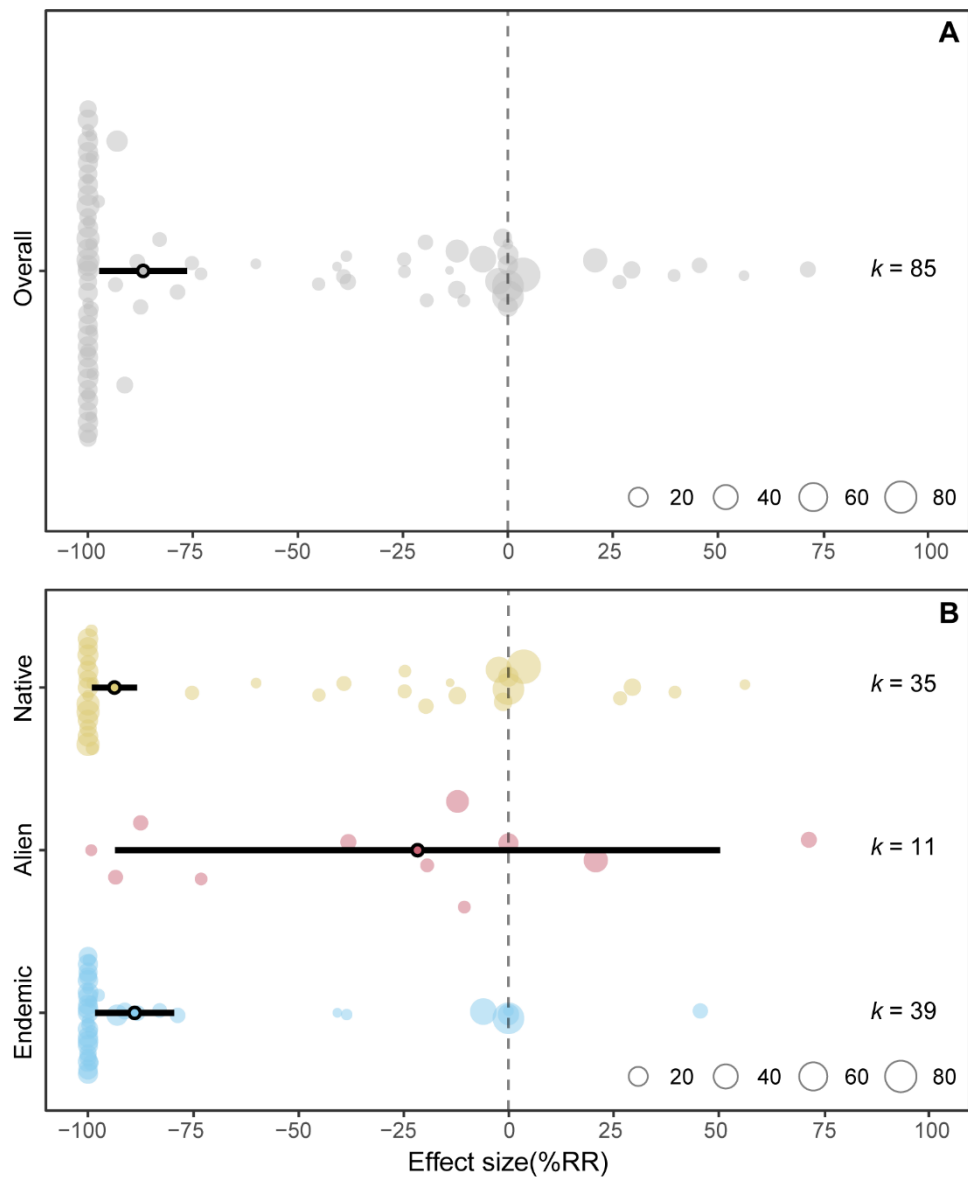
**Figure 1.** Weighted mean effects of the temperature increase on germination of seeds overall (A), and according to plant distribution from *campo rupestre* (B).



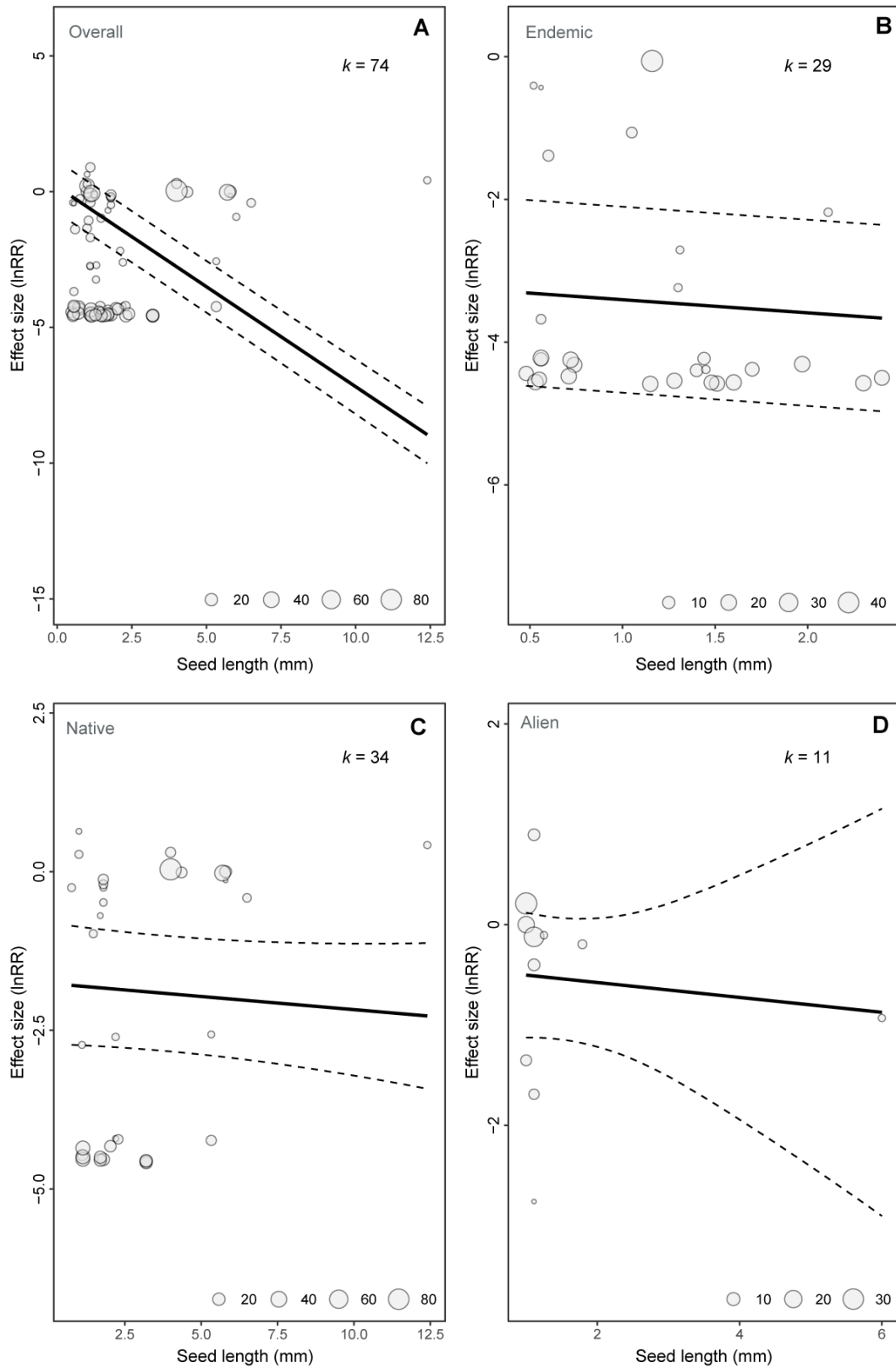
**Figure 2.** The influence of seed size (length) on percent change in germination due to increased temperature: Overall (A), Native non-endemic (B), alien (C), endemic plants (D) from *campo rupestre*.



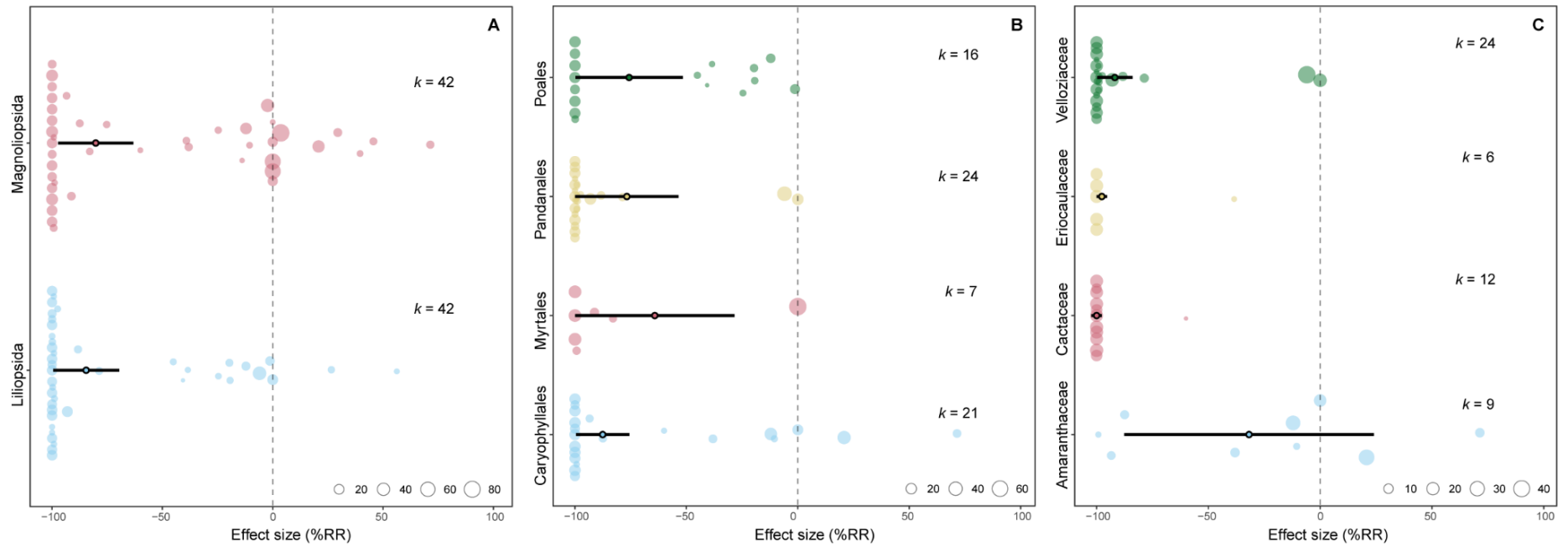
**Figure 3.** Weighted mean effects of the temperature increase on germination of seeds, according to Botanical Orders (A), and Families (B) of species from *campo rupestre*.



**Figure 4.** Weighted mean effects of the darkness on germination of overall (A), and according to plant distribution from *campo rupestre* (B).



**Figure 5.** The influence of seed size (length) on percent change in germination due to darkness: Overall (A), Native non-endemic (B), alien (C), endemic plants (D) from *campo rupestre*.



**Figure 6.** Weighted mean effects of the darkness on germination of seeds, according to Botanical Classes (A), Orders (B), and Families (C) of species from *campo rupestre*.

## 8. Supplementary materials

### 8.1. Tables

**Table 2.** Statistical results for effect tests of temperature increase and darkness on seed germination of plants from *Campo rupestre*. K = Effect number,  $\sigma^2$  = Observed effect size, Q = Global heterogeneity,  $Q_E$  = Residual heterogeneity,  $Q_M$  = Moderator heterogeneity, Df = Degrees of freedom. P-value <0.05 are in bold.

Factor	Variable	K	$\sigma^2$	Heterogeneity		Df	P-value
Temperature increase	Input data	148	3.44	$Q_E$	236800.69	159	< <b>0.0001</b>
				$Q_M$	57.02	1	< <b>0.0001</b>
	Overall	148	1.04	Q	78564.52	147	< <b>0.0001</b>
	Distribution	148	0.97	$Q_E$	72742.63	145	< <b>0.0001</b>
				$Q_M$	22.47	2	< <b>0.0001</b>
	Seed size	136	1.09	$Q_E$	72642.59	134	< <b>0.0001</b>
$Q_M$				9.56	1	<b>0.0020</b>	
Seed size + Distribution	136	1.03	$Q_E$	62699.62	132	< <b>0.0001</b>	
			$Q_M$	33.79	3	< <b>0.0001</b>	
Darkness	Input data	161	3.44	$Q_E$	236800.69	159	< <b>0.0001</b>
				$Q_M$	57.02	1	< <b>0.0001</b>
	Overall	85	3.74	Q	152347.68	84	< <b>0.0001</b>
	Distribution	85	3.58	$Q_E$	142766.33	82	< <b>0.0001</b>
				$Q_M$	308.77	2	< <b>0.0001</b>
	Seed size	74	8.96	$Q_E$	86212.83	72	< <b>0.0001</b>
$Q_M$				895.92	1	< <b>0.0001</b>	
Seed size + Distribution	74	8.93	$Q_E$	58420.12	70	< <b>0.0001</b>	
			$Q_M$	4265.07	3	< <b>0.0001</b>	

**Table 2.1** Statistical results for effect tests of temperature increase and darkness on seed germination of plants in the *Campo rupestre*. K = Effect number, Effect size = Effect size calculated by natural logarithm of the response ratio, SE = Standard error, ci.lb = Lower confidence interval, ci.ub = Higher confidence interval. P-value <0.05 are in bold.

Factor	Variable	Moderator	K	Effect size	SE	ci.lb	ci.ub	P-value
Temperature increase	Input data	Original	75	0.355	0.111	0.138	0.573	<b>0.001</b>
		Inputed	73	-0.011	0.109	-0.227	0.203	0.915
	Overall		147	0.138	0.105	-0.068	0.345	0.190
	Distribution	Endemic	46	0.044	0.116	-0.184	0.273	0.702
		Native	76	-0.029	0.115	-0.256	0.197	0.800
		Alien	26	0.674	0.217	0.248	1.100	<b>0.001</b>
	Seed size		136	-0.013	0.004	-0.022	-0.005	<b>0.002</b>
	Seed size + Distribution	Endemic	36	-0.011	0.016	-0.043	0.021	0.499
Native		74	-0.025	0.004	-0.034	-0.016	< <b>0.0001</b>	

		Alien	26	1.426	0.052	1.323	1.529	<b>&lt; 0.0001</b>
Darkness	Input data	Original	85	-0.777	0.202	-1.174	-0.308	<b>0.0001</b>
		Inputed	76	-1.918	0.207	-2.326	-1.511	<b>&lt; 0.0001</b>
	Overall		84	-1.577	0.291	-2.149	-1.004	<b>&lt; 0.0001</b>
	Distribution	Endemic	39	-1.729	0.329	-2.374	-1.084	<b>&lt; 0.0001</b>
		Native	35	-2.034	0.329	-2.679	-1.389	<b>&lt; 0.0001</b>
		Alien	11	-0.573	0.575	-1.700	0.553	0.318
	Seed size		74	-0.736	0.024	-0.784	-0.688	<b>&lt; 0.0001</b>
	Seed size + Distribution	Endemic	29	-0.184	0.034	-0.251	-0.116	<b>&lt; 0.0001</b>
Native		34	-0.041	0.041	-0.121	0.039	0.3132	
Alien		11	-0.074	0.222	-0.510	0.362	0.7390	

**Table 3.** Statistical results for effect tests of temperature increase and darkness on seed germination of botanical Orders, and Families of species from *campo rupestre* (Phylogeny bias potential). K = Effect number,  $\sigma^2$  = Observed effect size, Q = Global heterogeneity, Q<sub>E</sub> = Residual heterogeneity, Q<sub>M</sub> = Moderator heterogeneity, Df = Degrees of freedom. P-value <0.05 are in bold.

Factor	Variable	K	$\sigma^2$	Heterogeneity		Df	P-value
Temperature increase	Order	148	1.01	Q <sub>E</sub>	58499.22	132	<b>&lt; 0.0001</b>
				Q <sub>M</sub>	39.91	15	<b>0.0005</b>
	Family	148	0.81	Q <sub>E</sub>	43376.38	120	<b>&lt; 0.0001</b>
				Q <sub>M</sub>	77.64	27	<b>&lt; 0.0001</b>
Darkness	Order	85	3.68	Q <sub>E</sub>	92441.32	73	<b>&lt; 0.0001</b>
				Q <sub>M</sub>	11.74	11	0.3829
	Family	85	1.46	Q <sub>E</sub>	25930.52	67	<b>&lt; 0.0001</b>
				Q <sub>M</sub>	82.78	17	<b>&lt; 0.0001</b>

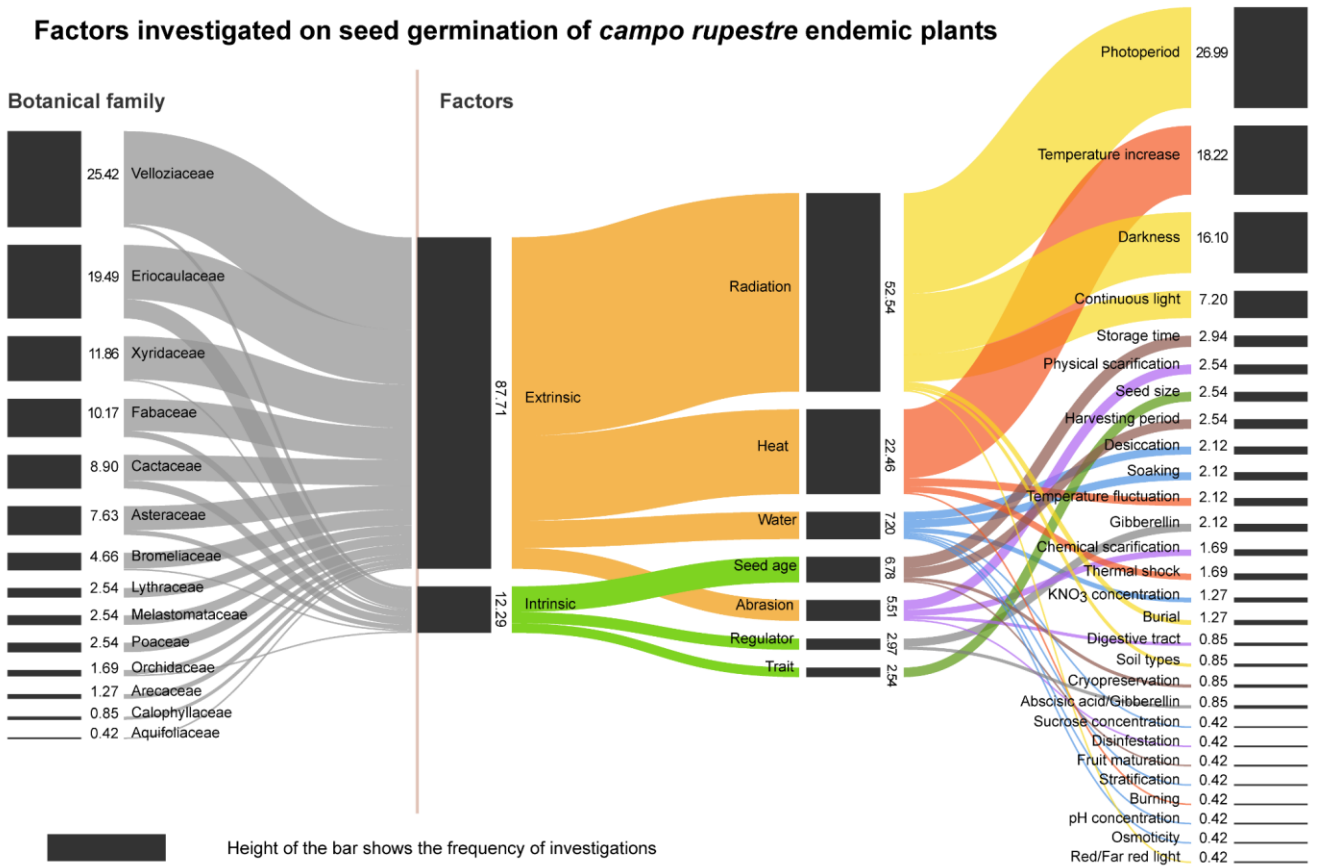
**Table 4.1** Statistical results for effect tests of temperature increase and darkness on seed germination of botanical Orders and Families of species from *campo rupestre* (Phylogeny bias potential). K = Effect number, Effect size = Effect size calculated by natural logarithm of the response ratio, SE = Standard error, ci.lb = Lower confidence interval, ci.ub = Higher confidence interval. P-value <0.05 are in bold.

Factor	Variable	Moderator	K	Effect size	SE	ci.lb	ci.ub	P-value
Temperature increase	Order	Asterales	2	-1.740	0.725	-3.162	-0.318	<b>0.0164</b>
		Brassicales	1	0.274	1.093	-1.868	2.417	0.8018
		Caryophyllales	51	0.019	0.151	-0.278	0.316	0.9002
		Commelinales	1	2.614	1.007	0.640	4.588	<b>0.0094</b>
		Ericales	4	-0.001	0.587	-1.152	1.149	0.9985
		Fabales	8	0.200	0.389	-0.563	0.964	0.6074
		Gentianales	6	0.076	0.466	-0.836	0.989	0.8697
		Lamiales	1	0.698	1.007	-1.276	2.672	0.4883
		Malpighiales	3	0.660	0.587	-0.491	1.811	0.2614

	Malvales	1	2.128	1.007	0.154	4.102	<b>0.0346</b>	
	Myrtales	14	0.241	0.155	-0.063	0.546	0.1207	
	Pandanales	22	0.056	0.450	-0.826	0.938	0.9006	
	Piperales	1	0.013	1.006	-1.960	1.986	0.9896	
	Poales	28	0.295	0.261	-0.217	0.808	0.2585	
	Santalales	1	-0.214	1.007	-2.188	1.759	0.8313	
	Solanales	4	-0.146	0.506	-1.138	0.845	0.7725	
Family	Asteraceae	19	0.734	0.241	0.262	1.207	<b>0.0023</b>	
	Apocynaceae	2	-0.057	0.637	-1.306	1.190	0.9278	
	Aquifoliaceae	1	-2.116	0.923	-3.926	-0.306	<b>0.0219</b>	
	Arecaceae	1	2.071	0.900	0.307	3.836	<b>0.0214</b>	
	Asteraceae	14	-0.741	0.230	-1.192	-0.290	<b>0.0013</b>	
	Bixaceae	1	2.128	0.900	0.362	3.894	<b>0.0182</b>	
	Bromeliaceae	7	0.699	0.403	-0.090	1.489	0.0828	
	Cactaceae	16	0.124	0.301	-0.466	0.715	0.6792	
	Calophyllaceae	1	-0.210	0.937	-2.047	1.626	0.8221	
	Caricaceae	1	0.274	0.996	-1.678	2.227	0.7831	
	Commelinaceae	1	2.614	0.900	0.848	4.380	<b>0.0037</b>	
	Convolvulaceae	3	-0.143	0.520	-1.163	0.875	0.7821	
	Eriocaulaceae	7	-0.608	0.668	-1.919	0.701	0.3625	
	Euphorbiaceae	2	1.068	0.637	-0.180	2.317	0.0935	
	Fabaceae	8	0.190	0.350	-0.496	0.877	0.5863	
	Lamiaceae	1	0.698	0.900	-1.067	2.463	0.4385	
	Lythraceae	2	-1.120	0.932	-2.948	0.708	0.2298	
	Melastomataceae	9	-0.502	0.231	-0.955	-0.049	<b>0.0298</b>	
	Myrtaceae	3	-0.127	0.520	-1.146	0.891	0.8064	
	Pentaphragmaceae	2	0.010	0.637	-1.237	1.259	0.9865	
	Piperaceae	1	0.013	0.900	-1.752	1.778	0.9884	
	Poaceae	6	0.686	0.382	-0.062	1.435	0.0722	
	Rubiaceae	6	0.077	0.419	-0.744	0.898	0.8537	
	Santalaceae	1	-0.214	0.900	-1.980	1.551	0.8118	
	Solanaceae	1	-0.154	0.923	-1.964	1.656	0.8674	
	Styracaceae	2	-0.026	0.935	-1.859	1.806	0.9775	
	Velloziaceae	22	0.056	0.402	-0.733	0.845	0.8891	
	Xyridaceae	8	-0.701	0.592	-1.861	0.459	0.2365	
Darkness	Order	Asparagales	2	0.293	1.930	-3.490	4.077	0.8793

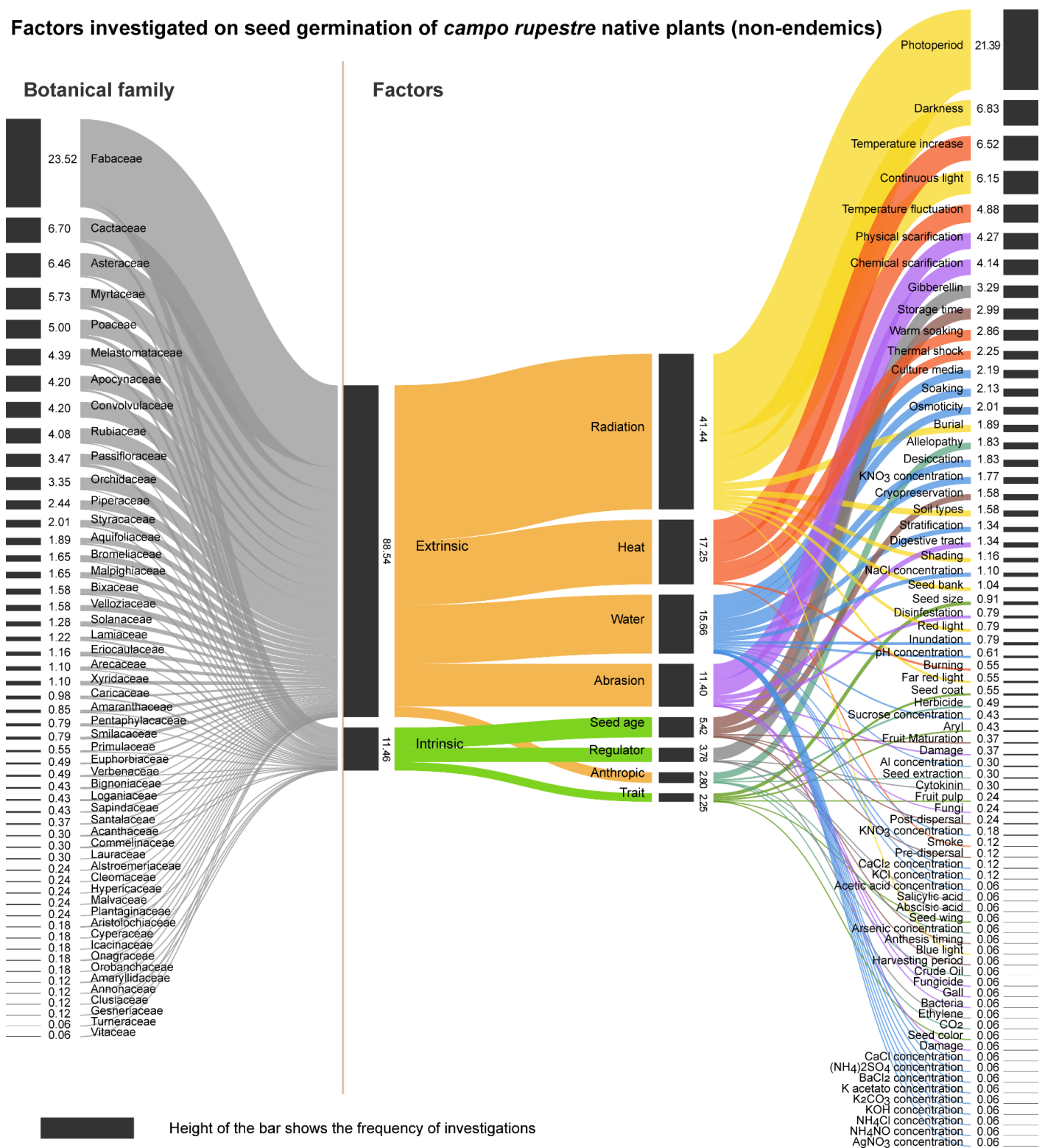
	Asterales	2	-0.615	1.365	-3.291	2.060	0.6521
	Brassicales	2	-3.418	1.373	-6.111	-0.726	<b>0.0128</b>
	Caryophyllales	21	-1.995	0.515	-3.005	-0.986	<b>0.0001</b>
	Ericales	1	-0.413	1.926	-4.188	3.362	0.8301
	Fabales	5	0.243	0.988	-1.694	2.181	0.8053
	Malvales	2	-0.051	1.529	-3.049	2.947	0.9734
	Myrtales	7	-2.174	0.960	-4.056	-0.291	<b>0.0236</b>
	Pandanales	24	-2.278	0.858	-3.961	-0.596	<b>0.0079</b>
	Pinales	1	-0.930	1.951	-4.755	2.894	0.6335
	Poales	16	-2.003	0.730	-3.435	-0.570	<b>0.0061</b>
	Solanales	2	0.140	1.357	-2.520	2.800	0.9178
Family	Amaranthaceae	9	-0.557	0.409	-1.360	0.245	0.1732
	Asteraceae	2	-0.616	0.869	-2.319	1.087	0.4783
	Bixaceae	2	-0.036	1.042	-2.079	2.006	0.9723
	Bromeliaceae	1	-0.012	1.211	-2.387	2.362	0.9917
	Cactaceae	12	-4.516	0.541	-5.577	-3.455	<b>0.0001</b>
	Caricaceae	2	-3.445	0.881	-5.173	-1.718	<b>0.0001</b>
	Convolvulaceae	2	0.139	0.856	-1.539	1.818	0.8704
	Eriocaulaceae	6	-3.278	0.723	-4.695	-1.861	<b>0.0001</b>
	Fabaceae	5	0.253	0.643	-1.008	1.515	0.6937
	Lythraceae	2	-1.452	1.213	-3.830	0.925	0.2312
	Melastomataceae	4	-3.630	0.859	-5.314	-1.947	<b>0.0001</b>
	Myrtaceae	1	0	1.209	-2.371	2.371	1
	Orchidaceae	2	0.293	1.228	-2.114	2.700	0.8114
	Pinaceae	1	-0.930	1.260	-3.401	1.540	0.4605
	Poaceae	5	-0.181	0.864	-1.875	1.512	0.8334
	Styracaceae	1	-0.413	1.221	-2.807	1.981	0.7352
	Velloziaceae	24	-2.278	0.541	-3.339	-1.218	<b>0.0001</b>
	Xyridaceae	4	-4.203	1.210	-6.575	-1.831	<b>0.0005</b>

## 8.2. Figures



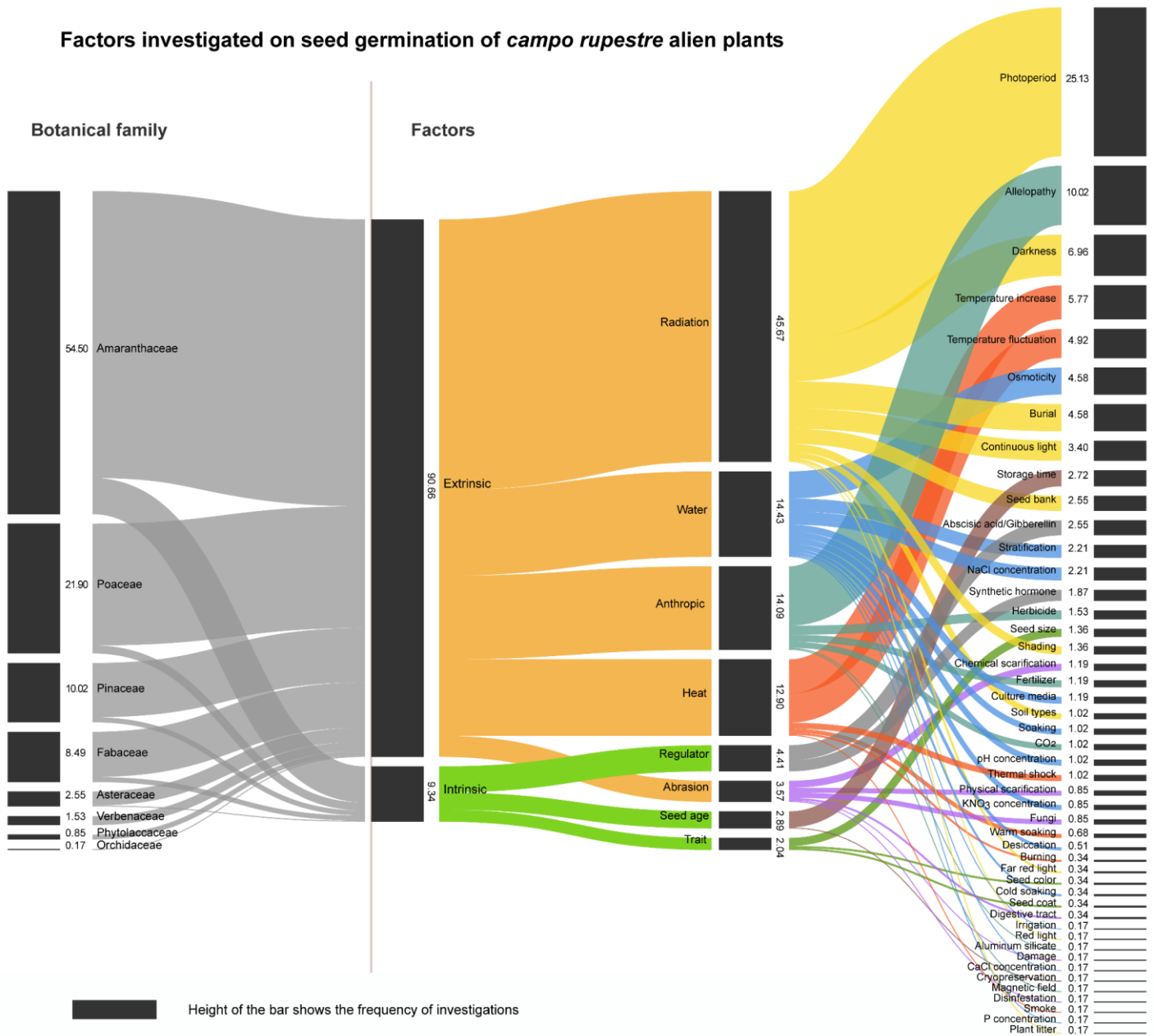
**Figure 1.** Frequency of studies that investigated the effects of intrinsic and extrinsic facts on germination of endemic plants from *campo rupestre*.

Factors investigated on seed germination of *campo rupestre* native plants (non-endemics)



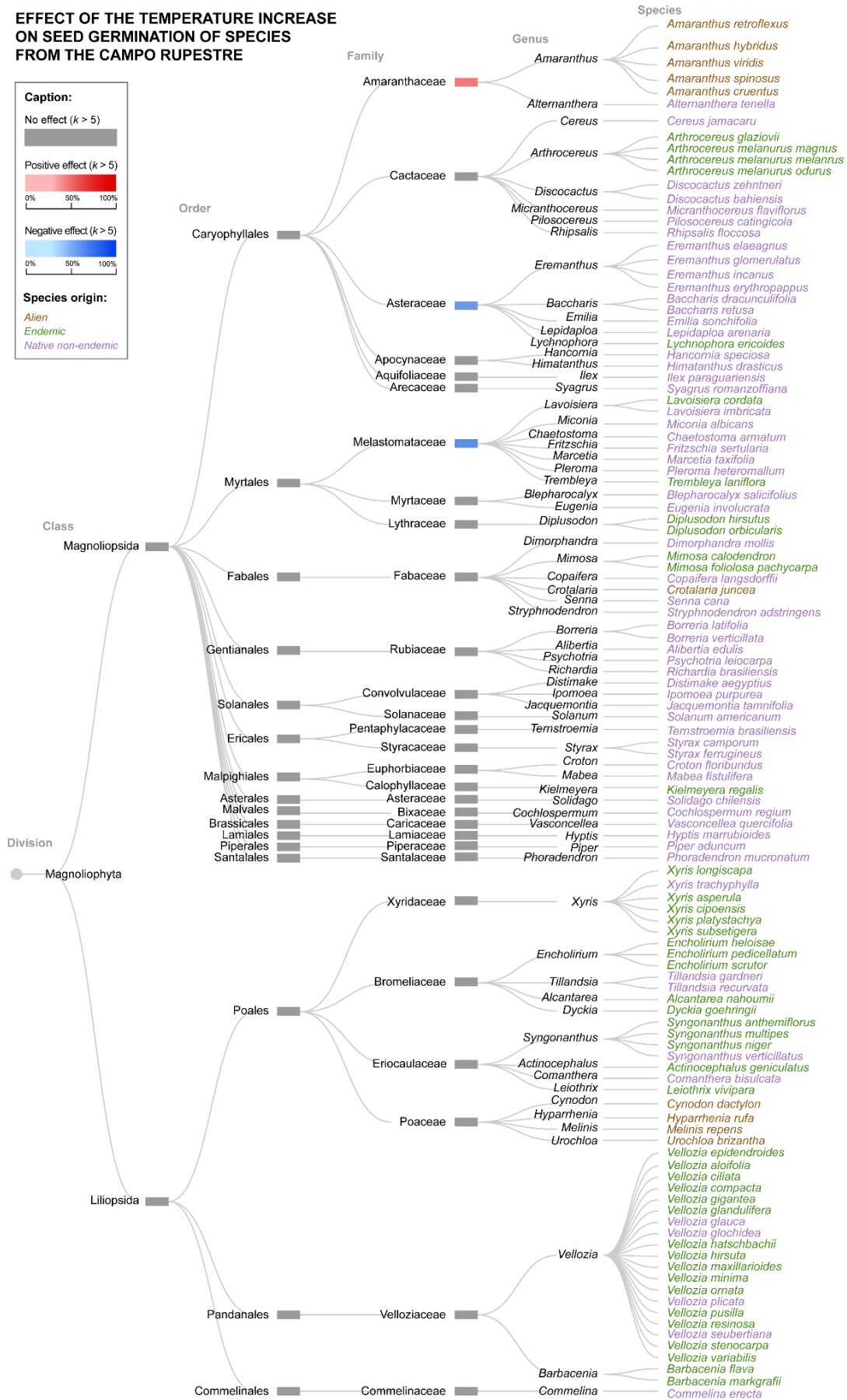
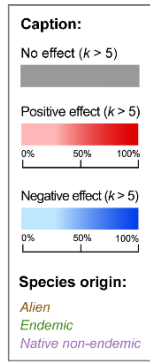
**Figure 2.** Frequency of studies that investigated the effects of intrinsic and extrinsic facts on germination of native no-endemic plants of the *campo rupestre*.

Factors investigated on seed germination of *campo rupestre* alien plants



**Figure 3.** Frequency of studies that investigated the effects of intrinsic and extrinsic facts on germination of alien no-endemic plants of the *campo rupestre*.

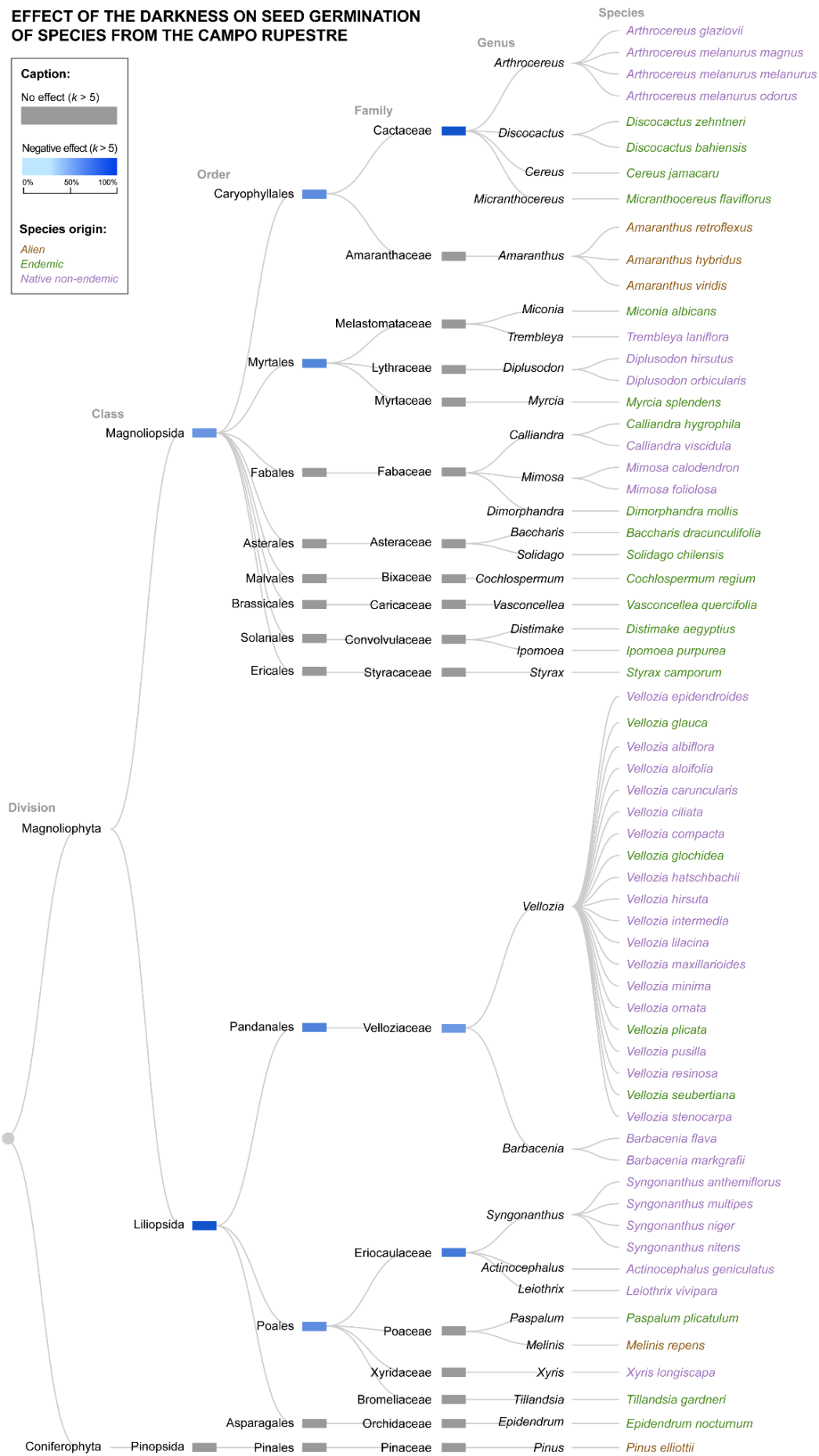
**EFFECT OF THE TEMPERATURE INCREASE ON SEED GERMINATION OF SPECIES FROM THE CAMPO RUPESTRE**



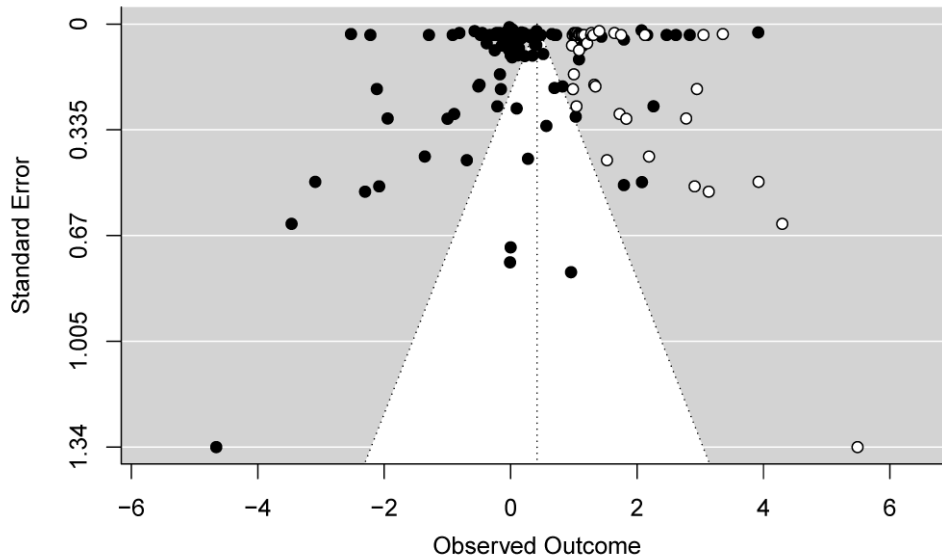
**Figure 4.** Weighted mean effects of the temperature increase on germination of seeds with a number size greater than 5, according to the phylogeny of the plants from *campo rupestre*.

**EFFECT OF THE DARKNESS ON SEED GERMINATION OF SPECIES FROM THE CAMPO RUPESTRE**

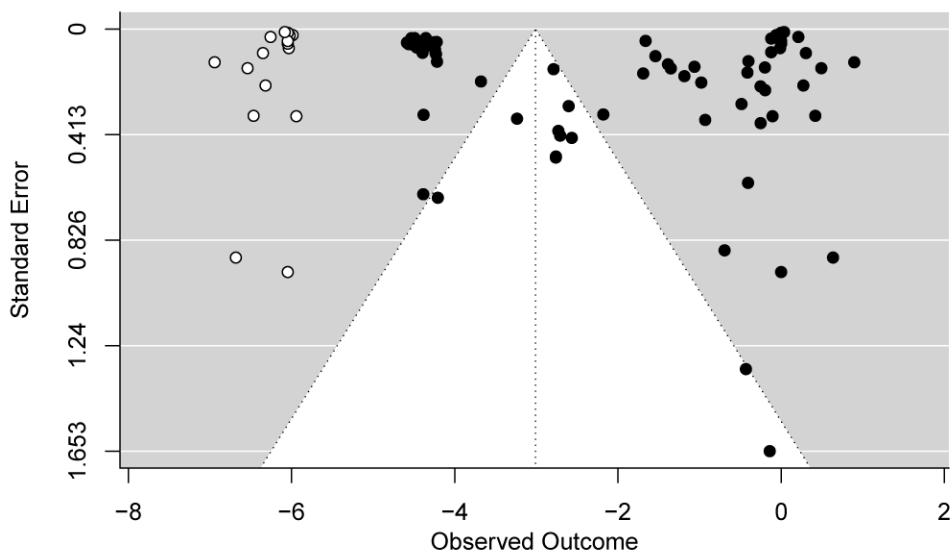
**Caption:**  
 No effect ( $k > 5$ )  
 Negative effect ( $k > 5$ )  
 0% 50% 100%  
**Species origin:**  
 Alien  
 Endemic  
 Native non-endemic



**Figure 5.** Weighted mean effects of the darkness on germination of seeds with a number size greater than 5, according to the phylogeny of the plants from *campo rupestre*.



**Figure 6.** The bias of publications for the analysis of the influence of the temperature increase on the germination of seeds of endemic and non-endemic plants from *campo rupestre*. Black points are observed results and white points are simulated results that would need to be incorporated into the meta-analysis to nullify the overall effect.



**Figure 7.** The bias of publications for the analysis of the influence of the light absence on the germination of seeds of endemic and no-endemic plants from *campo rupestre*. Black points are observed results and white points are simulated results that would need to be incorporated into the meta-analysis to nullify the overall effect.

### **CAPÍTULO 3**

#### **Germination and initial growth of native plants potentially invasive under edaphic and biotic filters**

O capítulo foi desenvolvido como um artigo submetido à revista "Tropical Ecology".

## Germination and initial growth of native plants potentially invasive under edaphic and biotic filters

Walisson Kenedy Siqueira\*<sup>1</sup>, Geraldo Wilson Fernandes<sup>1</sup>, Marcilio Fagundes<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Lab. Ecologia Evolutiva & Biodiversidade, Departamento de Genética, Ecologia & Evolução, ICB/Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, 31270-901 – MG, Brazil.

<sup>2</sup> Lab. Biologia da Conservação. Departamento de Biologia, Programa de Pós-graduação em Biodiversidade e Uso dos Recursos Naturais. Universidade Estadual de Montes Claros, 39401-089 – MG, Brazil.

\* Author for Correspondence: Walisson Kenedy Siqueira (<https://orcid.org/0000-0001-7766-9077>), +55 31 3409-2592, [kenedy.siqueira@gmail.com](mailto:kenedy.siqueira@gmail.com)

### Abstract

Environmental and biological filters can act simultaneously on components of the germination niche to determine the distribution and abundance of plants. Among the components of the germination niche, seed germination and initial seedling growth are early stages in the plant life cycle, and their success can help us understand the ability of plants to dominate certain habitats. *Copaifera langsdorffii* and *C. oblongifolia* are two sympatric species that are native to Brazil with a wide geographic distribution. However, unlike *C. langsdorffii*, *C. oblongifolia* has proliferated in overabundance in open areas where the soil has been manipulated through harrowing and/or fertilization to introduce crops or to allow the first succession of natural regeneration. We investigated the germination niche of *C. langsdorffii* and *C. oblongifolia* under specific environmental (edaphic) and biotic filters in two bioassays simultaneously. The first bioassay consisted in the germination test of aseptic seeds buried or unburied in eutrophic soil and buried or unburied in dystrophic soils (edaphic filters). The second bioassay had no seed asepsis and consisted of germination tests of undamaged seeds with and without aril, as well as, of seeds damaged by insects at high-low intensity (biotic filters). Based on the effects of edaphic filters, *C. oblongifolia* seeds germinated more in less time when buried in dystrophic soil but did not germinate when unburied in eutrophic soil. Furthermore, in all edaphic conditions, *C. oblongifolia* invests more in aerial growth during germination. Based on the effects of biotic filters, *C. langsdorffii* seeds took longer to germinate when they were with the aril, while *C. oblongifolia* seeds

had the lowest probability of germination under all biotic filters. High- and low-intensity damage impaired the germination and initial growth of both species. In conclusion, *C. oblongifolia* germination and initial growth are subjected to more environmental filters, however, specific conditions specific to agricultural lands (burial in nutritionally poor soils) and lower influence from biotic filters have benefited its proliferation in anthropized habitats.

**Keywords:** Darkness, Fungi infestation, Germination niche, Land use change, Neonative species, Regeneration niche.

## 1. Introduction

The *Copaifera* genus (Fabaceae) is composed of several native species with a wide distribution in Brazil (REFLORA 2022). For example, *Copaifera langsdorffii* Desf and *Copaifera oblongifolia* Mart. ex Hayne (Fig. 1). *C. langsdorffii* is a tree that grows in a variety of vegetation formations, ranging from forests to open habitats, including anthropized areas such as pastures, where it provides shade for livestock. However, there is no evidence of overabundance proliferation in such habitats (Carvalho 2003). In contrast, *C. oblongifolia* is a shrub that grows on the edges of forest fragments. Some studies have noted its overabundance of *C. oblongifolia* in areas that have been anthropogenically modified through harrowing and/or fertilization to introduce crops or allow for the first succession of natural regeneration (Veloso et al. 2017; Fernandes et al. 2019; Fagundes et al. 2021; Silva et al. 2021). This behavior of *C. oblongifolia* has been identified recently and its causes are still unknown. However, the distribution and abundance of plants can be determined by the success of germination and initial growth during their early life stages (Grubb 1977; Donohue et al. 2010; Ranieri et al. 2011; Mayence et al. 2017). Investigating the critical early stages of the regeneration niche, such as germination and initial growth, is of utmost importance to understand the proliferation of these plant species.

Successful germination depends on an optimal set of environmental factors when inherent seed dormancy is absent (Lamont and Pausas 2023). Among these factors, the availability of water and oxygen, and the variation of thermal and light radiation are essential for germination to occur (Fenner and Thompson 2005; Bewley et al. 2012; Baskin and Baskin 2014). Moreover, some environmental factors such as seed burial can act as a filter to the action of other extrinsic factors, for example, the

absence of light (darkness) and humidity (see [Mayence et al. 2017](#)). Concerning the absence of light, [Veloso et al. \(2017\)](#) demonstrated that it decreases the germination success of *Copaifera oblongifolia* Mart. ex Hayne (Fabaceae) seeds. In relation to humidity, seed burial can create microclimatic conditions favorable or unfavorable to germination according to the characteristics of the soil. For instance, [Kong et al. \(2017\)](#) demonstrated that certain species exhibit greater germination rates in soils with lower salinity and fewer nutrients or in dystrophic soils, while displaying lower germination rates in more saline or eutrophic soils.

Successful germination may also depend on morphological features of seeds, such as the presence of additional appendages in the seed coat, such as the aril or elaiosome. The aril is an ideal substrate for the growth of microorganisms ([Leal and Oliveira 1998](#)), which have the potential to degrade whole seeds ([Chee-Sanford et al. 2006](#); [Pollard 2018](#)) and inhibit pathogens from attacking seeds ([Dalling et al. 2011](#)). The presence of these additional structures may facilitate or prevent successful germination, depending on the plant species. For example, [Fagundes et al. \(2021\)](#) reported that seeds of *Copaifera oblongifolia* Mart. ex Hayne (Fabaceae) with aril have very higher germination, in contrast to [Souza et al. \(2015\)](#) demonstrated that seeds of *Copaifera langsdorffii* Desf (Fabaceae) with aril do not germinate. However, the effect of the aril on germination is not always perceived because certain animals, such as ants, some arthropods, birds or mammals, remove these parts from the seeds ([Orihuela et al. 2016](#); [Silva et al. 2019](#)).

On the other hand, not every kind of interaction with animals is beneficial to germination (See [Fagundes et al. 2021](#)). For example, insects that feed on seed's reserves reduce the raw material that would be available for investment on initial growth. These insects are considered predators as they can eliminate a potential individual ([Janzen 1971](#)), such as *Rhinochenus brevicollis* Chevrolat (Coleoptera: Curculionidae) which is considered the main seed predator of several species of the genus *Copaifera* (Fabaceae) (see [Fagundes et al. 2013](#); [Santos et al. 2015](#); [Fagundes et al. 2021](#)). Furthermore, even if these insects do not destroy the seeds completely, they can create openings in the integument that facilitate contact with pathogens, as well as facilitating seed degradation by fungi (see [Dalling et al. 2011](#)).

Considering that the success of plants' early stages under edaphic and biotic filters may provide evidence to understand their distribution and abundance, we investigated the effects of these filters on seed germination and initial growth of *C.*

*langsdorffii* and *C. oblongifolia*. These species are sympatric and share some morphological and ecological characteristics. For example, both species have seeds of similar shape and coloration (ellipsoid, black and brilliant) with the presence of an orange fleshy aril that is often removed by ants (during the dispersal period) and attacked by *Rhinochenus brevicollis* (Fagundes et al. 2013; 2021). In contrast, *C. langsdorffii* seeds are larger than *C. oblongifolia* (Fagundes et al. 2021). In this context, we designed two distinct bioassays to test the effect of each filter on germination and initial growth of the species of interest. On the edaphic filter bioassay with seed asepsis, we expected that: (i) only *C. oblongifolia* seeds would have high germination and initial growth when buried in nutrient-poor soils (dystrophic); (ii) both species would have low germination and initial growth under other edaphic conditions. On the biotic filter bioassay with no seed asepsis, we expected that: (iii) *C. langsdorffii* seeds would have a low germination rate and initial growth when the aril was present; (iv) *C. oblongifolia* seeds would have a high germination rate and initial growth when the aril was present; and (v) both species would have low germination and initial growth under to the increase of insect damage intensity.

## 2. Materials and Methods

### 2.1. Soil samples and seeds selection

First, two distinct areas of occurrence of *C. langsdorffii* (Lon 43° 57.839'W / Lat 16° 32.796'S) and *C. oblongifolia* (Lon 44° 3.404'W / Lat 16° 29.848'S) were selected in the *Cerrado* biome (Brazilian savanna), countryside of Montes Claros district, Minas Gerais state, Brazil. The annual average temperature and precipitation are, respectively, 23 °C and 1300 mm (INMET 2022). In each area, 20 plants of each species with a minimal distance of 30 m were identified for seed and soil sampling. Soil 20cm deep from each plant was sampled, totaling 40 samples. The 40 soil samples were homogenized into two composite soil sample groups, respecting the soil origin of each species (20 soil samples from *C. langsdorffii* and 20 from *C. oblongifolia*) so that we could classify the soil type in which the population of each species was established. The composite samples were identified and sent for analysis to the Soil Analysis Laboratory of the Federal Institute of Minas Gerais (IFMG). From the results of the soil analyses and following the Brazilian Soil Classification System (Embrapa 2018), the soil of *C. langsdorffii* was classified as eutrophic yellow-red latosol and the soil of *C.*

*oblongifolia* was classified as dystrophic yellow-red latosol (hereafter, considered only as eutrophic and dystrophic soil, respectively) (Table 1).

The seed sampling was conducted during the period of seed dispersion for both species (August to September); when open fruits exhibit a black, brilliant ellipsoid seed partially wrapped by a fleshy, orange aril. We sampled approximately 60 seeds from each plant, In total 1115 seeds from *C. langsdorffii* and 914 seeds from *C. oblongifolia*. The seeds were collected and individually bagged (by plant) to prioritize the use of fewer seeds per individual and a larger number of individuals per species in each treatment. This was done to properly encompass sampling heterogeneity, hence eliminating individual possible effects of the parent plants on the treatments.

All seeds collected were still wrapped in the aril and were inspected to identify and select insect-damaged seeds and those free of signs of insect attack (Fig. 2). Damage characteristic of the emergence of *Rhinochenus brevicollis* adults (large openings, with loss of much of the internal seed reserve tissue and possible damage to the embryo, usually with the adult insect still present inside the seed) was considered as high-intensity damage (HID), seeds with superficial damage in the integument caused by a variety of insects were considered as low-intensity damage (LID) and intact seeds with no apparent insect damage marks were considered undamaged (Fig. 2). *C. langsdorffii* seeds had low attack rates in both HID and LID (52 seeds with HID and 131 seeds with LID, for a total of 183 insect-damaged seeds). *C. oblongifolia* seeds also had low attack rates on both HID and LID (54 seeds with HID and 100 seeds with LID, for a total of 154 insect-damaged seeds). Seeds that had another characteristic type of damage caused by other bruchids (circular opening smaller than 0.5mm, for example) were discarded due to low representation (less than 15 seeds in total).

Each seed was individually bagged in sterilized paper bags and properly identified to ensure a greater variety of seeds per plant in each treatment of each bioassay. In each bioassay, the seed was considered the experimental unit of the germination test (See Fagundes et al. 2021). The paper bags containing the seeds were conditioned in a refrigerator at 20°C until the germination bioassays were set up.

## 2.2. Bioassay 1- Effect of burial and soil quality on seed germination and initial growth

This bioassay evaluated the effect of using burial in eutrophic and dystrophic soils on seed germination and initial growth of *C. langsdorffii* and *C. oblongifolia*.

Obtaining and classifying the soil used as substrate in this bioassay was described in the previous section. This bioassay consisted of 4 treatments in which the seeds of each species were either buried (the seed was buried by 2 cm of soil) or unburied (the seed remained on the soil surface maintaining partial contact with the substrate) in each of the two soil types. For example, *C. langsdorffii* seeds were T1 = buried in eutrophic soil, T2 = buried in dystrophic soil, T3 = not buried in eutrophic soil, and T4 = not buried in dystrophic soil. The same treatments were employed for *C. oblongifolia* seeds (T1 to T4), totaling 8 treatments in this bioassay.

A total of 272 seeds were used in this bioassay (136 seeds of each species), specifically, 34 seeds in each treatment. Before sowing, each seed had the aril carefully removed and was subjected to disinfestation using hypochlorite for 2 min (see [Veloso et al. 2017](#)). Each of these seeds was sown in 272 plastic tubes for germination (tube dimension: 15 cm length and 03 cm diameter), according to each treatment described previously. Each tube was daily irrigated with 10 ml of water (volume defined after the substrate support capacity test). This experiment was conducted in a greenhouse (daily average temperature 26.7°C). Seeds were inspected daily to determine their germination day. Seeds were considered germinated when the first pair of leaves has been issued.

After germination, the initial growth was followed until the cotyledons fell off. Then the seedling was sectioned into the shoot and root parts, dried in an oven for 72 hours at 60°C (see [Veloso et al. 2017](#)), and the biomass was measured using an analytical digital balance (Shimadzu Ay220, 0.0001). This bioassay was monitored until the cotyledons of the last seedling fell off (120 days).

### 2.3. Bioassay 2- Effect of aril and damage of seed on germination and initial growth

This bioassay evaluated the effect of aril presence and damage intensity of seed damage on germination and initial growth of *C. langsdorffii* and *C. oblongifolia*. This bioassay consisted of 4 treatments for each species (totaling 8 treatments in this bioassay). Thus, the treatments consisted of *C. langsdorffii* seeds, T5 = undamaged seeds with aril (Aril), T6 = undamaged seeds with no aril (No aril), T7 = seeds without aril damaged at low intensity (LID), T8 = seeds without aril damaged at high intensity (HID), and the same treatments were employed for *C. oblongifolia* seeds (T5 to T8). Unfortunately, due to the low rate of insect-damaged seeds in both species, the

treatment effects of damage intensity cannot be replicated for seeds with aril. The seeds of the T6, T7, and T8 treatments had the aril carefully removed manually.

A total of 360 seeds were used in this bioassay (180 seeds of each species), specifically, 45 seeds in each treatment. Each of these seeds was individually sowed in Styrofoam germination trays (one seed per cell) using a sterilized vermiculite substrate (the seed remained on the surface maintaining partial contact with the substrate), according to each treatment described previously. Each cell was daily irrigated with 3 ml of water (volume defined after the substrate support capacity test). This experiment was conducted in incubation chambers with controlled temperature and luminosity (Biochemical Oxygen Demand, Eletrolab / EL202), 12 hours under light at 28 °C and 12 hours under darkness at 27 °C. Seeds were inspected daily to determine their germination day. For comparison with bioassay 1, seeds were considered germinated when the first pair of leaves has been issued. After germination, the measurement of initial growth followed the same steps as described in Bioassay 1. However, the fall of the last cotyledon originating from the last germinated seed took place within 180 days.

Although seed disinfestation using hypochlorite soaking is commonly employed, the seeds in this bioassay were not disinfected because microorganism proliferation was predicted to occur. Due to this all the material and equipment used in this bioassay were sterilized (in an autoclave and/or soaking in hypochlorite) to decrease the possibility of contamination and stimulate the development of fungi present in the seeds. The fungal proliferation started on the ninth day and remained until the end of this bioassay. Fungi that proliferated during the germination experiments were isolated, identified by a taxonomist, and deposited in the fungus collection of the Laboratório de Ecologia de Microorganismos e Microbiologia Ambiental (Universidade Estadual de Montes Claros - Brazil). All seeds in all treatments were colonized by fungi. The fungi found were identified as *Aspergillus niger*, *Aspergillus flavus*, *Rhizopus stononifer*, and *Mucor* sp. Unfortunately, the low rate of insect-damaged seeds in both species, combined with other logistical limitations, made it impossible to replicate this bioassay controlling for fungal infestation.

### 2.3. Statistical Analysis

Statistical analyses were performed in R software (R core team 2022) by building generalized linear models (GLM) with adequate distribution errors for each model (see [Crawley 2013](#)). All the models were tested through analysis of variance (ANOVA) and considered significant when P-value was  $<0.05$  (see [Crawley 2013](#)). In each model, the response variables were germination probability (Weibull errors distribution), shoot biomass (Gaussian errors distribution), and root biomass (Gaussian errors distribution). The probability of germination was calculated assuming each seed to be a statistically independent experimental unit (see [Warton and Hui 2011](#)). For bioassay 1, the explanatory variables were the species (*C. langsdorffii* and *C. oblongifolia*), the edaphic filters (T1 to T4), and the interactions among these variables. For bioassay 2, the explanatory variables were the species (*C. langsdorffii* and *C. oblongifolia*), the biotic filters (T5 to T8), and the interactions among these variables. Furthermore, contrast analyses were used to group levels that were similar and separate levels that were statistically different when ANOVA indicated significant differences among treatments. Contrast analyses were also used to simplify the representation of the curves in the graphical representations.

### 3. Results

#### 3. 1. Bioassay 1

The probability of germination varied between the two species ( $P < 0.03$ , [Table 2](#)). *C. langsdorffii* seeds took an average of 33 days to germinate (in total, 36% of seeds germinated between 17 and 57 days), while *C. oblongifolia* seeds took an average of 28 days to germinate (in total, 58% of seeds germinated between 14 and 63 days) ([Fig. 3A](#)).

Germination probability varied in relation to burial in the two soil types ( $P < 0.0001$ , [Table 2](#)). Seeds buried in dystrophic soil took on average 25 days to germinate (in total, 72% of seeds germinated between 13 and 48 days), followed by seeds unburied in dystrophic soil and buried in eutrophic soil at about 35 days (in total, 60% of seeds germinated between 17 and 62 days) and finally, seeds unburied in eutrophic soil at about 45 days (in total, 26% of seeds germinated between 31 and 58 days) ([Fig. 3B](#)). However, the few seeds that germinated in the treatment unburied in eutrophic soil were all of *C. langsdorffii*, because no seeds of *C. oblongifolia* germinated in this treatment.

The initial growth varied only between the interaction of the species with burial in the two types of soil, but this response differed only for the aerial biomass ( $P < 0.04$ , Table 2). The growth of the aerial biomass was statistically equal in all treatments, except for the treatment of *C. langsdorffii* seeds buried in eutrophic soil that showed the lowest growth (Fig. 3C).

### 3. 2. Bioassay 2

The probability of germination varied between the two species ( $P < 0.001$ , Table 2). *C. langsdorffii* seeds took an average of 34 days to germinate (in total, 45% of seeds germinated between 5 and 122 days) and *C. oblongifolia* seeds took an average of 17 days to germinate (in total, 15% of seeds germinated between 5 and 63 days) (Fig. 4A).

The probability of germination also varied between the treatments of biotic filters ( $P < 0.001$ , Table 2). Damaged seeds without aril (low and high intensity) took an average of 12 days to germinate (in total, 22% of seeds germinated between 5 and 44 days), followed by undamaged seeds with aril took an average of 33 days to germinate (in total, 45% of seeds germinated between 10 and 74 days), finally, followed by undamaged seeds with no aril took an average of 49 days to germinate (in total, 32% of seeds germinated between 10 and 122 days) (Fig. 4B).

The probability of germination also varied with the interaction between species and the treatments of biotic filters ( $P < 0.001$ , Table 2). Damaged seeds without aril at a low and high intensity of both species, as well as the undamaged seeds with aril of *C. oblongifolia*, took on average 10 days to germinate (in total, 17% of seeds germinated between 8 and 42 days). The seeds with aril of *C. langsdorffii* and the seeds without aril of *C. oblongifolia* took an average of 25 days to germinate (in total, 54% of seeds germinated between 15 and 75 days). Finally, seeds without aril of *C. langsdorffii* took an average of 52 days to germinate (in total, 46% of seeds germinated between 17 and 120 days) (Fig. 4C). Here, it is worth noting that some seeds had protrusion of the radicle, but died before issuing aerial part, so they were not considered as germinated: in *C. langsdorffii* seeds, Aril = 2, No aril = 2, LID = 1 and HID = 0; in *C. oblongifolia* seeds, Aril = 1, No aril = 2, LID = 2 and HID = 2.

The initial growth by aerial biomass varied between species ( $P < 0.001$ , Table 2) and between biotic filter treatments ( $P < 0.001$ , Table 2). The aerial biomass of *C. langsdorffii* was greater than *C. oblongifolia* (Fig. 5A). The aerial biomass was greater

for the undamaged seeds (with aril and no-aril), followed by seeds with low-intensity damage, and finally, by seeds with high-intensity damage (Fig. 5B).

The initial growth by root biomass varied between species ( $P < 0.001$ , Table 2), *C. langsdorffii* seeds had greater root biomass ( $0.071 \pm 0.003$ ) than *C. oblongifolia* seeds ( $0.14 \pm 0.044$ ). The initial growth by root biomass also varied between biotic filter treatments ( $P < 0.001$ , Table 2), no-aril seeds had greater root biomass ( $0.15 \pm 0.034$ ), followed of the seeds with aril ( $0.07 \pm 0.004$ ), seeds with low-intensity damage ( $0.05 \pm 0.004$ ) and seeds with high-intensity damage ( $0.03 \pm 0.006$ ). The initial growth by root biomass also varied with the interaction between species and the treatments of biotic filters ( $P < 0.001$ , Table 2), undamaged seeds with no aril of *C. oblongifolia* had greater root biomass to the detriment of all other treatments (Fig. 5C).

## 4. Discussion

### 4. 1. Edaphic filters

In the bioassay of edaphic filters, *C. oblongifolia* seeds germinated faster than *C. langsdorffii* seeds and had a wider window of time to germinate. Furthermore, the edaphic filters increased the chances of *C. oblongifolia* seeds germinating by 22% in comparison with *C. langsdorffii* seeds. Both *Copaifera* species germinated faster and had higher chances of germinating when seeds were buried in dystrophic soil. In general, not burying in dystrophic soil or burying in eutrophic soil prolonged the time to germination by 10 days and further reduced the germination capacity by 12% for both species. This indicates that burial in nutritionally poor soil may be the optimal edaphic condition for germination of both *C. langsdorffii* and *C. oblongifolia*.

Not burying in eutrophic soil was prejudicial to the germination of both *Copaifera*. Seeds of *C. langsdorffii*, not burying in eutrophic soil prolonged the germination time (20 days compared to the best condition or 10 days compared to the second-best condition) and drastically reduced germination (42% compared to the best condition or 34% compared to the second-best condition). No seeds of *C. oblongifolia* germinated in the treatment unburied in eutrophic soil for 120 days (until the end of the bioassay). This indicates that the condition unburied in eutrophic soil may operate as a strong edaphic filter for the germination of both species, especially for *C. oblongifolia*. In this case, the edaphic conditions of this treatment (eutrophic: not buried) may have interfered with the absorption of water by the seed. Generally, seeds that are exposed (on the soil surface) are more prone to desiccation due to solar radiation and other

weathering events. In addition, due to the high amount of salts, eutrophic soils can reduce germination by hindering the osmotic regulation of the seed relative to the soil (Kong et al. 2017; Lin et al. 2017). Among salts, potassium was one of the nutrients in high quantity in the eutrophic substrate of bioassay 1 (see Table 1). The high amount of potassium in the soil can reduce seed germination for various cultivable species (Jones and Sanders 1987; Turkmen et al. 2000; Abdelraouf et al. 2022), but the effects of this salt/nutrient are rarely investigated for the germination of native species.

Initial growth responded to the effects of the edaphic filters only through changes in the aerial growth of the seedling. Aboveground biomass was lower only for seedlings that originated from *C. langsdorffii* seeds buried in eutrophic soil. This reduction in vegetative growth during the initial life cycle may decrease the competitive power of *C. langsdorffii* seedlings for solar resources in habitats with eutrophic soil. Thus, the proliferation of *C. langsdorffii* may be limited under these soil conditions.

#### 4. 2. Biotic filters

In the bioassay of biotic filters, *C. oblongifolia* seeds germinated faster than *C. langsdorffii* seeds but had a more restricted time window to germinate. Also, the biotic filters reduced the chances of *C. oblongifolia* seeds germinating by 30% in comparison with *C. langsdorffii* seeds.

Seeds damaged by insects (high and low intensity) of both species germinated faster within a shorter time but germinated less. In agreement with our study, Fagundes et al. (2021) demonstrated that *C. oblongifolia* seeds damaged at high intensity by *R. brevicollis*, as well as seeds with superficial tegument damage by other insects, germinated faster and had lower germination rates.

Among undamaged seeds, those with aril germinated faster, had a shorter window of time to germinate, and germinated 13% more than seeds without aril. In this case, the presence of the aril on *C. langsdorffii* seeds favored germination, and, considering that all seeds were infested by fungi, the aril may have acted as a barrier to the damaging effects. In *C. langsdorffii*, the germination of seeds with aril compared to seeds without aril had an increase of 42% and took approximately half the time to germinate (about 30 days). In *C. oblongifolia* seeds, the presence of aril on undamaged seeds was detrimental to germination on seeds with high or low-intensity of insect damage. The presence of aril favored the germination of *C. langsdorffii* but impaired the germination of *C. oblongifolia*. Usually, the aril is removed by animals, which in

some cases can function as secondary seed dispersers (see Lengyel et al. 2009). This indicates that the presence of these animals in the habitat may interfere negatively with the colonization success of *C. langsdorffii* and positively with the colonization success of *C. oblongifolia*. However, in the study by [Fagundes et al. 2021](#) in which fungal proliferation was controlled, the germination rates of seeds of *oblongifolia* with and without aril were high and did not differ. This shows that fungal attack on damage-free seeds may be the main limiting factor for the proliferation of *C. oblongifolia*.

The few existing studies that have evaluated the effects of fungi on the germination of *C. langsdorffii* or *C. oblongifolia* seeds have not always reported such long-term effects as our study (180 days). [Souza et al. \(2013\)](#) compared seeds without aril of *C. langsdorffii* disinfected and not disinfected for 30 days and reported a low germination rate of seeds colonized by fungi. [Souza et al. \(2015\)](#) tested the germination of seeds with and without aril of *C. langsdorffii* for 25 days, but the seeds that presented infection by fungi were eliminated from the experiment in order to avoid the proliferation of fungi to the other seeds. In the study conducted by [Fernandes et al. \(2019\)](#) using *C. oblongifolia* seeds without aril in treatments contaminated with fungi (one fungi species for treatment) for 30 days, it was shown that *Aspergillus flavus* (one of the fungi that proliferated in our experiment) reduced seed germination by 10%. Finally, the study of [Silva et al. \(2021\)](#) using *C. oblongifolia* seeds without aril and endophytic fungi extracted from the leaves of this plant for 70 days, showed that *Neofusicoccum parvum* was one of the few fungi to reduce seed germination of this species.

Differently from the bioassay of edaphic filters, initial growth responded to the effects of the biotic filters for both above and underground seedling growth in varying ways. Biotic filters stimulated investment in aerial biomass in *C. langsdorffii*; in contrast, they stimulated investment in root biomass in *C. oblongifolia*. Furthermore, in general, biotic filters stimulated both species to invest in the aboveground biomass of seedlings among seeds undamaged by insects (regardless of the presence or absence of aril). However, biotic filters stimulated investment in root biomass only in undamaged seeds without aril of *C. oblongifolia*. In this case, if we consider habitats with competition for sunlight, such as the interior of forested habitats, the seedlings of *C. langsdorffii* may gain more competitive advantage in these environments to the detriment of *C. oblongifolia*. On the other hand, if we consider habitats free of light competition, such as open areas or forest edges, *C. oblongifolia* seedlings may have more competitive

power in these environments to the detriment of *C. langsdorffii*. However, due to the high incidence (or direct incidence) of solar radiation, the proliferation of fungi in forest edges or open areas may be hindered. Therefore, in these habitats, *C. oblongifolia* may evade the effect of these filters and be able to proliferate more efficiently.

It is worth reinforcing that, due to the strong limitation that biotic filters provided to seed germination under these conditions, the size sample of seedlings of *C. oblongifolia* in all treatments, or of *C. langsdorffii* seedlings originating from seeds with high intensity of damage, was drastically lower than the other treatments with *C. langsdorffii* seeds. Although this represents a reliable response of the particularities of these systems to the evaluated biotic filters, it statistically weakens the comparison of initial growth between species or between treatments (especially with HID seeds). In future studies, one solution to this would be to increase the sample size of seedlings, even though this would require a herculean increase in sampling effort to obtain germinated seeds that give rise to seedlings under these limiting biotic conditions (e.g. damaged seeds by insects). Furthermore, if this hurdle can be overcome, the response may reflect the behavior of a select group of seeds (e.g., larger seeds). We suggest that further studies, besides using a larger sample size, consider using the size of the sampling effort as a random variable in the germination response, and consider sampling other seed attributes that may influence this response (such as seed size).

## 5. Conclusion

Our study shows that the long time that *C. langsdorffii* seeds take to germinate in various edaphic and biotic conditions, as well as the limited growth of the vegetative part in eutrophic soils, can be the main filters responsible for the inability of this species to proliferate abundantly. In contrast, *C. oblongifolia* has more edaphic and biotic filters impeding germination and its initial growth. However, the seeds of *C. oblongifolia* manage to raise germination rates in a short time when the seeds are buried in dystrophic soil. Thus, in modified areas where agricultural practices deplete the soil nutritionally, combined with soil harrowing for planting become ideal conditions for the proliferation of *C. oblongifolia*. Furthermore, the disappearance of native plants that can be competitors due to deforestation, or the shade and humidity of the forest that can create ideal conditions for the proliferation of fungi, may benefit the proliferation of *C. oblongifolia* in open areas.

## 6. Acknowledgment

This study was carried out with financial support from CNPq and FAPEMIG. The authors also acknowledge CAPES, CNPq and FAPEMIG for research grants. Special thanks to the technical team of the Conservation Biology laboratory for support in the fieldwork and in the laboratory: Henrique TS, Ritiely DC, I. Lara VG, Karen LRD, Priscila SS and Anieli de CRV.

## 7. References

- Abdelraouf EA, Nassar IN, Shoman AM (2022) Impacts of successive accumulation of salinity, drought, and potassium on Maize (*Zea mays* L.) germination and growth. *J Agric Sci* 53:101-117.
- Baskin CC, Baskin JM (2014) *Seeds: Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Elsevier Science, Oxford.
- Bewley JD, Bradford K, Hilhorst H, Nonogaki H (2012) *Seeds: Physiology of Development, Germination and Dormancy*. Springer, New York.
- Carvalho PER (2003) *Espécies arbóreas brasileiras*. Embrapa Informação Tecnológica, Brasília.
- Chee-Sanford JC, Williams MM, Davis AS, Sims GK (2006) Do microorganisms influence seed-bank dynamics? *Weed Sci* 54:575-587.
- Crawley MJ (2013) *The R book*. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester.
- Dalling JW, Davis AS, Schutte BJ, Elizabeth AA (2011) Seed survival in soil: interacting effects of predation, dormancy and the soil microbial community. *J Ecol* 99:89-95.
- Donohue K, Rubio de Casas R, Burghardt L, Kovach K, Willis CG (2010) Germination, postgermination adaptation, and species ecological ranges. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 41:293-319.
- EMBRAPA (2018) *Sistema brasileiro de classificação de solos*. EMBRAPA Solos, Brasília.
- Fagundes M, Maia ML, Queiroz A, Fernandes GW, Costa FV (2013) Seed Predation of *Copaifera langsdorffii* Desf. (Fabaceae: Caesalpinioideae) by *Rhinochenus brevicollis* Chevrolat (Coleoptera: Curculionidae) in a Brazilian Cerrado Fragment. *Ecol Austral* 23:218-221.
- Fagundes M, Maia ML, Queiroz A, Fernandes GW, Costa FV (2013) Predação de sementes de *Copaifera langsdorffii* Desf. (Fabaceae: Caesalpinioideae) por *Rhinochenus brevicollis* Chevrolat (Coleoptera: Curculionidae) em uma área de Cerrado do Brasil. *Ecol Austral* 23:218-221.
- Fagundes M, Santos HT, Cuevas-Reyes P, Cornelissen T (2021) Biotic and abiotic interactions shape seed germination of a fire-prone species. *Seeds* 1:16-27.

- Fenner M, Thompson K (2005) The ecology of seeds. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fernandes EG, Valério HM, Duarte KLR, Capuchinho LMDN, Fagundes M (2019) Fungi associated with *Copaifera oblongifolia* (Fabaceae) seeds: occurrence and possible effects on seed germination. *Acta bot bras* 33:179-182.
- Grubb PJ (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol Rev* 52:107-145.
- INMET – Instituto Nacional de Meteorologia (2020) <http://www.inmet.gov.br/portal/> (Accessed 10 August 2022).
- Janzen DH (1971) Seed predation by animals. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 1:465-492.
- Jones KW, Sanders DC (1987) The influence of soaking pepper seed in water or potassium salt solutions on germination at three temperatures. *J Seed Technol* 2:97-102.
- Kong X, Luo Z, Zhang Y, Li W, Dong H (2017) Soaking in H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> regulates ABA biosynthesis and GA catabolism in germinating cotton seeds under salt stress. *Acta Physiol Plant* 39:1-10.
- Lamont BB, Pausas JG (2023) Seed dormancy revisited: Dormancy-release pathways and environmental interactions. *Functional Ecology* 37:1106-1125.
- Leal I, Oliveira PS (1998) Interactions between fungus-growing ants (Attini), fruits and seeds in cerrado vegetation in southeast Brazil. *Biotropica* 30:170–178.
- Lengyel S, Gove AD, Latimer AM, Majer JD, Dunn RR (2009) Ants sow the seeds of global diversification in flowering plants. *PLoS One* 4:1–6.
- Lin J, Shi Y, Tao S, Yu X, Yu D, Yan X (2017) Seed-germination response of *Leymus chinensis* to cold stratification in a range of temperatures, light and low water potentials under salt and drought stresses. *Crop Pasture Sci* 68:188-194.
- Mayence CE, Stevens JC, Courtney P, Dixon KW (2017) Edaphic constraints on seed germination and emergence of three Acacia species for dryland restoration in Saudi Arabia. *Plant Ecol* 218:55-66.
- Orihuela RLL, Ribeiro SC, Gomes VG, Barral EC, Meiado MV, Leal IR (2016) Unexpected attraction of *Urostreptus* sp. (Spirostreptidae) to seed elaiosomes: a new resource record to millipedes' diet. *Int J Biodivers Sci Ecosyst Serv Manag* 12:11-16.
- Pollard AT (2018) Seeds vs fungi: an enzymatic battle in the soil seedbank. *Seed Sci Res* 28:197-214.
- R Core Team (2022) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.

- Ranieri BD, Pezzini FF, Garcia QS, Chautems A, França MGC (2012) Testing the regeneration niche hypothesis with Gesneriaceae (tribe Sinningiae) in Brazil: Implications for the conservation of rare species. *Austral Ecol* 37:125-133
- REFLORA, Flora e Funga do Brasil (2022) Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: < <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> >. Acesso em: 04 nov. 2022
- Santos IM, Costa JAS, Nascimento-Costa CB, Calado DC (2015) Predação de sementes por insetos em três espécies simpátricas de *Copaifera* L.(Fabaceae). *Biotemas* 28:87-95.
- Silva BF, Azevedo IHF, Mayhé-Nunes A, Breier T, Freitas AFND (2019) Ants Promote Germination of the Tree *Guarea guidonia* by Cleaning its Seeds. *Floresta Ambiente* 26:e20180151.
- Silva PS, Royo VA, Valerio HM, Fernandes EG, Queiroz MV, Fagundes M (2021) Filtrates from cultures of endophytic fungi isolated from leaves of *Copaifera oblongifolia* (Fabaceae) affect germination and seedling development differently. *Braz J Biol* 83:e242070.
- Souza LMS, Silva JB, Gomes NSB (2013) Sanitary quality and germination of Copaiba seeds. *Biosci J* 29:1524-1531.
- Souza ML, Silva DRP, Fantecelle LB, Lemos Filho JPD (2015) Key factors affecting seed germination of *Copaifera langsdorffii*, a Neotropical tree. *Acta bot bras* 29:473-477.
- Turkmen O, Sensoy S, Erdal I (2000) Effect of potassium on emergence and seedling growth of cucumber grown in salty conditions. *J Agric Sci* 10:113-117.
- Veloso AC, Silva PS, Siqueira WK, Duarte KL, Gomes IL, Santos HT, Fagundes M (2017) Intraspecific variation in seed size and light intensity affect seed germination and initial seedling growth of a tropical shrub. *Acta bot bras* 31:736-741.
- Warton D, Hui F (2011) The arcsine is asinine: the analysis of proportions in ecology. *Ecology* 92:3-10

### Conflicts of Interest

The authors declare none.

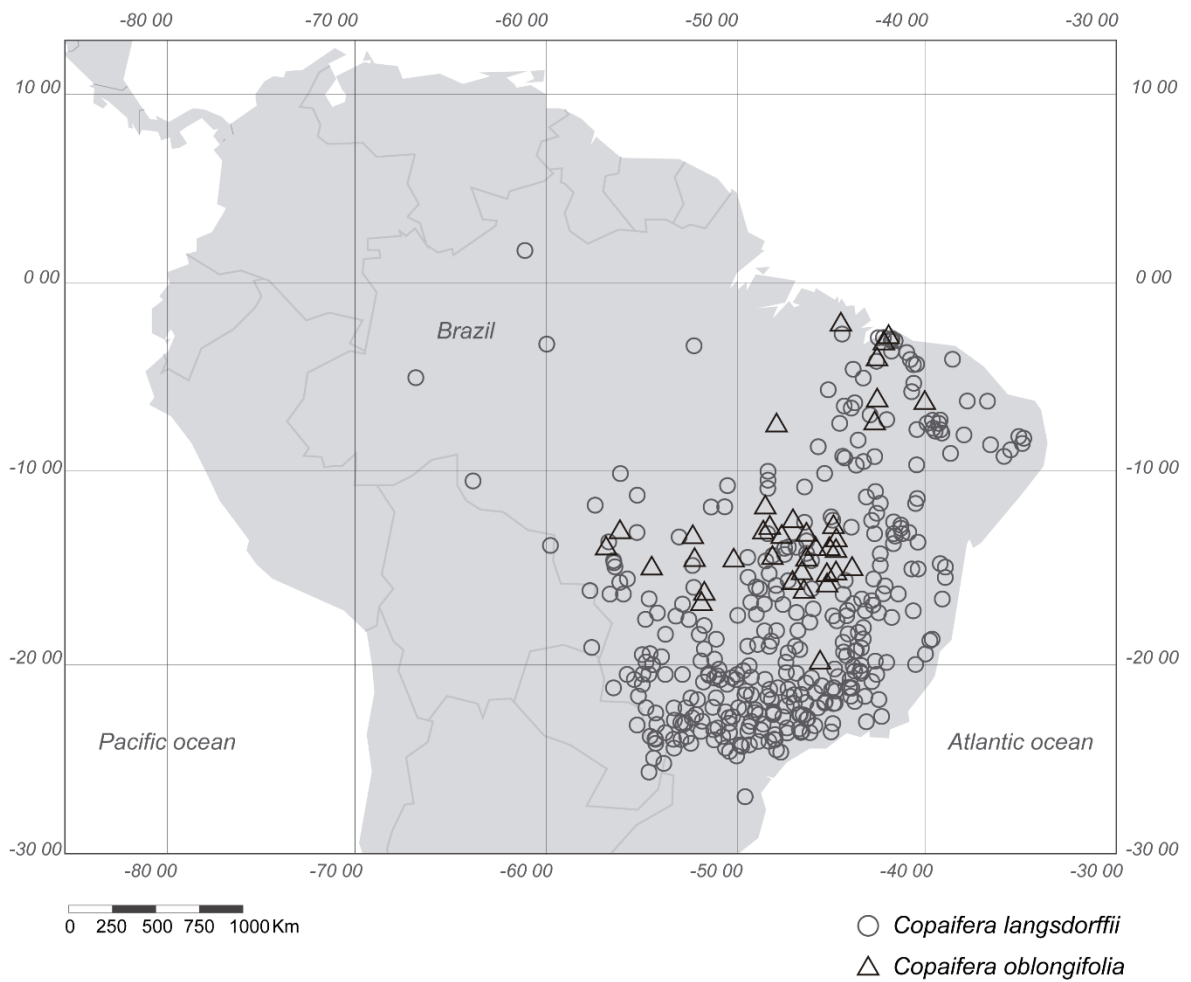
**Table 1.** Chemical characterization of the soils used in the edaphic filter experiment. The results of pH in water (1:2.5) show that both soils are highly acidic (*C. oblongifolia* 4.62 and *C. langsdorffii* 5.4).

Soil attributes	Dystrophic soil	Eutrophic soil
Potassium (mg/dm <sup>3</sup> )	20	110
Calcium (cmol <sub>c</sub> /dm <sup>3</sup> )	1	4.3
Magnesium (cmol <sub>c</sub> /dm <sup>3</sup> )	0.25	1.95
Aluminum (cmol <sub>c</sub> /dm <sup>3</sup> )	1.05	0
Potential acidity (cmol <sub>c</sub> /dm <sup>3</sup> )	4.42	3.5
SEB (cmol <sub>c</sub> /dm <sup>3</sup> )	1.4	6.53
CEC effective (cmol <sub>c</sub> /dm <sup>3</sup> )	2.35	6.53
CEC pH 7.0 (cmol <sub>c</sub> /dm <sup>3</sup> )	5.72	10.03
Base saturation (%)	22.7	65.1
Saturation by Al (%)	44.7	0
Organic matter (dag/Kg)	1.41	3.73

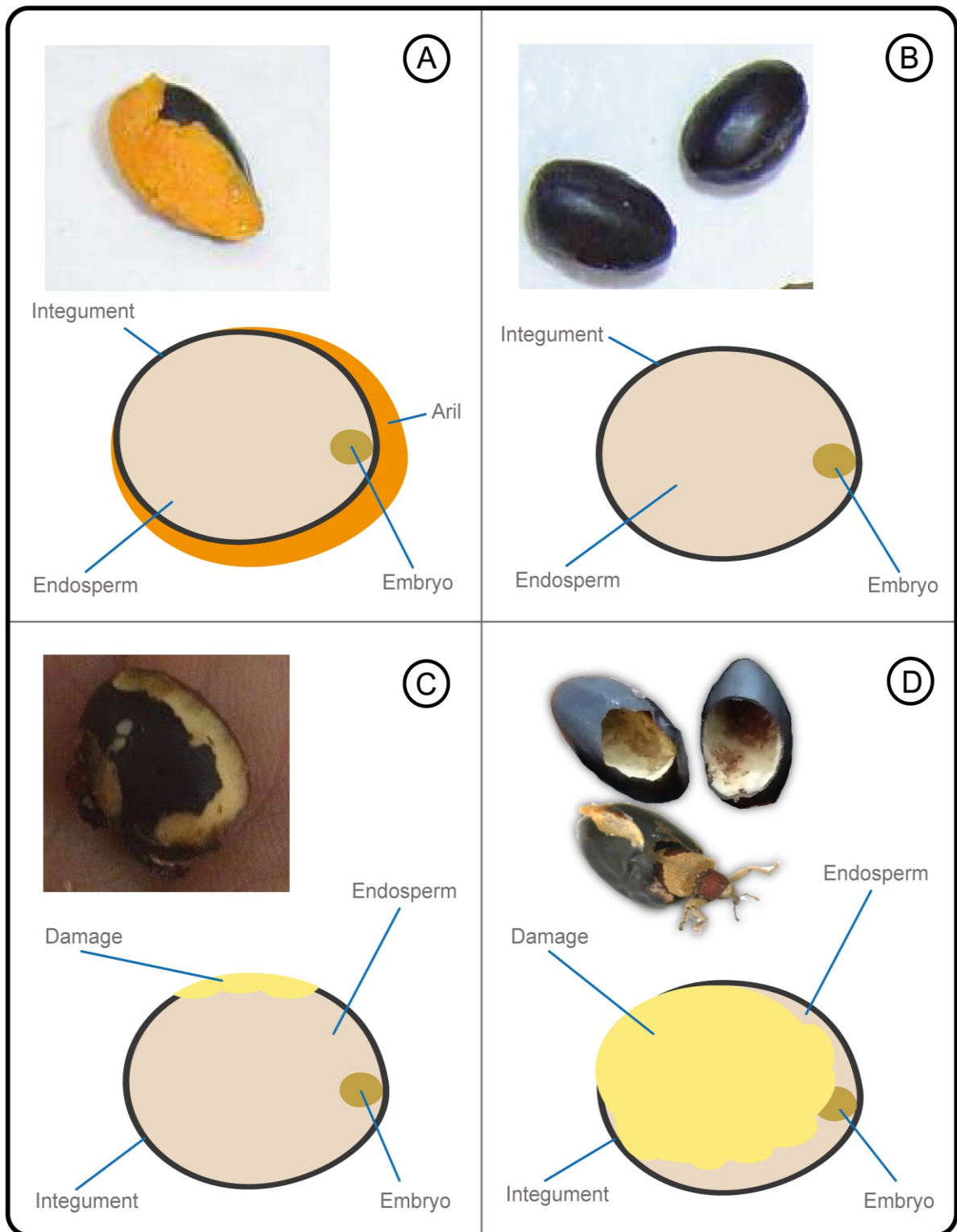
Caption: Potential acidity (H + Al); SEB (Sum of Exchangeable Bases); CEC (Cation Exchange Capacity); Organic matter (Oxidation Na<sub>2</sub> Cr<sub>2</sub> O<sub>2</sub> 4N + H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 10N).

**Table 2.** Summary of generalized linear models constructed and results of variance analysis. The values of  $P < 0.05$  are in bold.

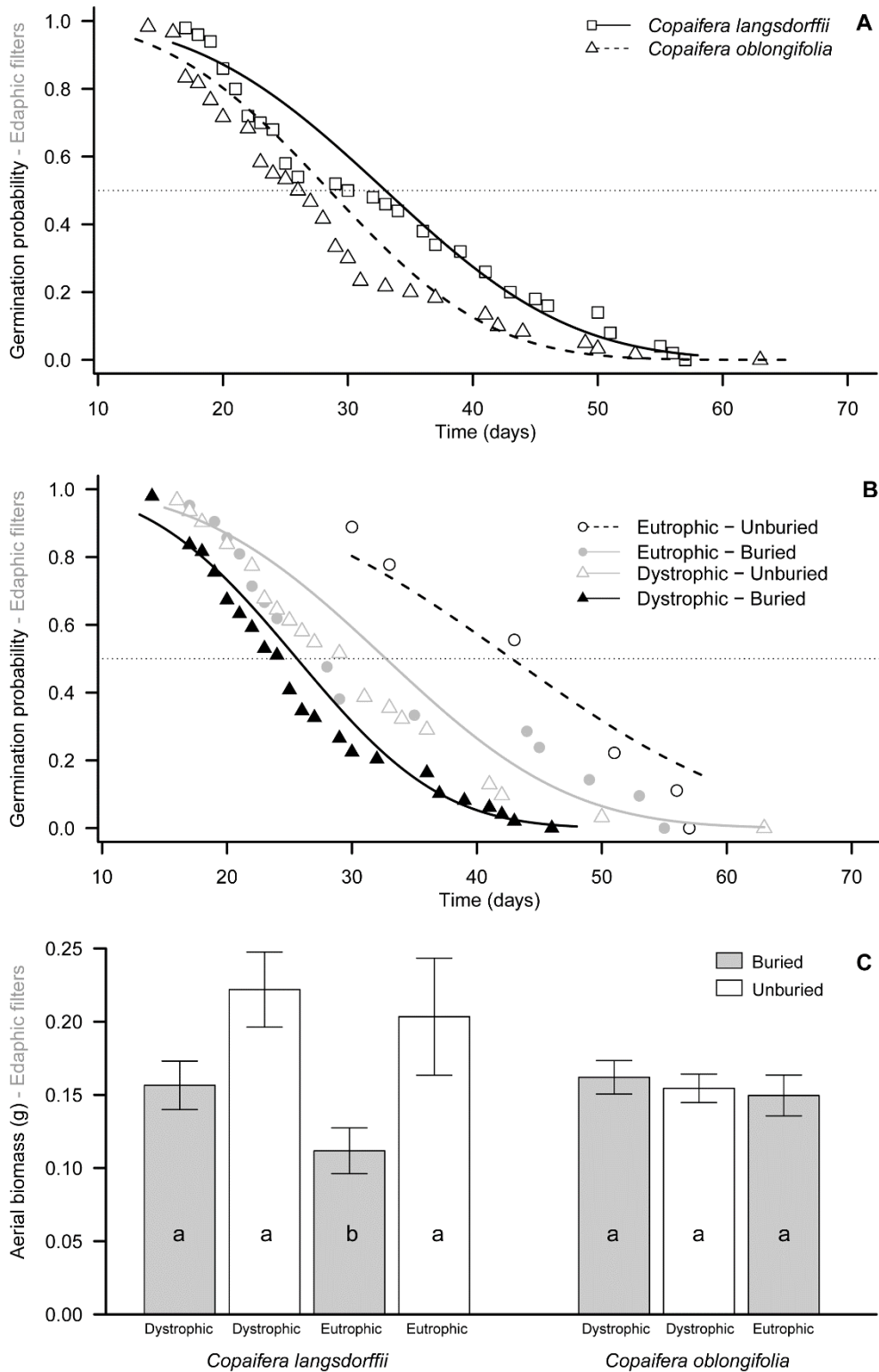
Explicative variable	Response variable	Errors distribution	Df	Deviance	Resid. Df	Dev/2*LL	F	P
Species	Germination probability	Weibull	1	4.8008	107	838.22	-	<b>0.02845</b>
Edaphic filters			3	27.184	104	811.04	-	<b>5.39E-06</b>
Species : Edaphic filters			3	3.5723	101	807.47	-	0.31151
Species	Shoot growth	Gaussian	1	0.0102	90	0.41656	2.3965	0.12532
Edaphic filters			3	0.0216	87	0.39491	1.6822	0.17692
Species: Edaphic filters			2	0.0302	85	0.36465	3.5262	<b>0.03379</b>
Species	Root growth	Gaussian	1	0.0024	90	0.08245	2.6281	0.1087
Edaphic filters			3	0.0039	87	0.07850	1.4313	0.2393
Species: Edaphic filters			2	0.0002	85	0.07822	0.1497	0.8612
Species	Germination probability	Weibull	1	38.062	357	1387.52	-	<b>6.85e-10</b>
Biotic filters			3	41.600	354	1345.92	-	<b>4.88e-09</b>
Species : Biotic filters			3	37.099	351	1308.82	-	<b>4.38e-08</b>
Species	Shoot growth	Gaussian	1	0.0195	98	0.37746	58.363	<b>0.017675</b>
Biotic filters			3	0.0545	95	0.32289	54.243	<b>0.001763</b>
Species : Biotic filters			3	0.0144	92	0.30848	14.323	0.238436
Species	Root growth	Gaussian	1	0.0905	98	0.73783	40.361	<b>7.95E-06</b>
Biotic filters			3	0.1930	95	0.54474	28.701	<b>3.45E-10</b>
Species : Biotic filters			3	0.3384	92	0.20632	50.303	<b>&lt;2.2E-16</b>



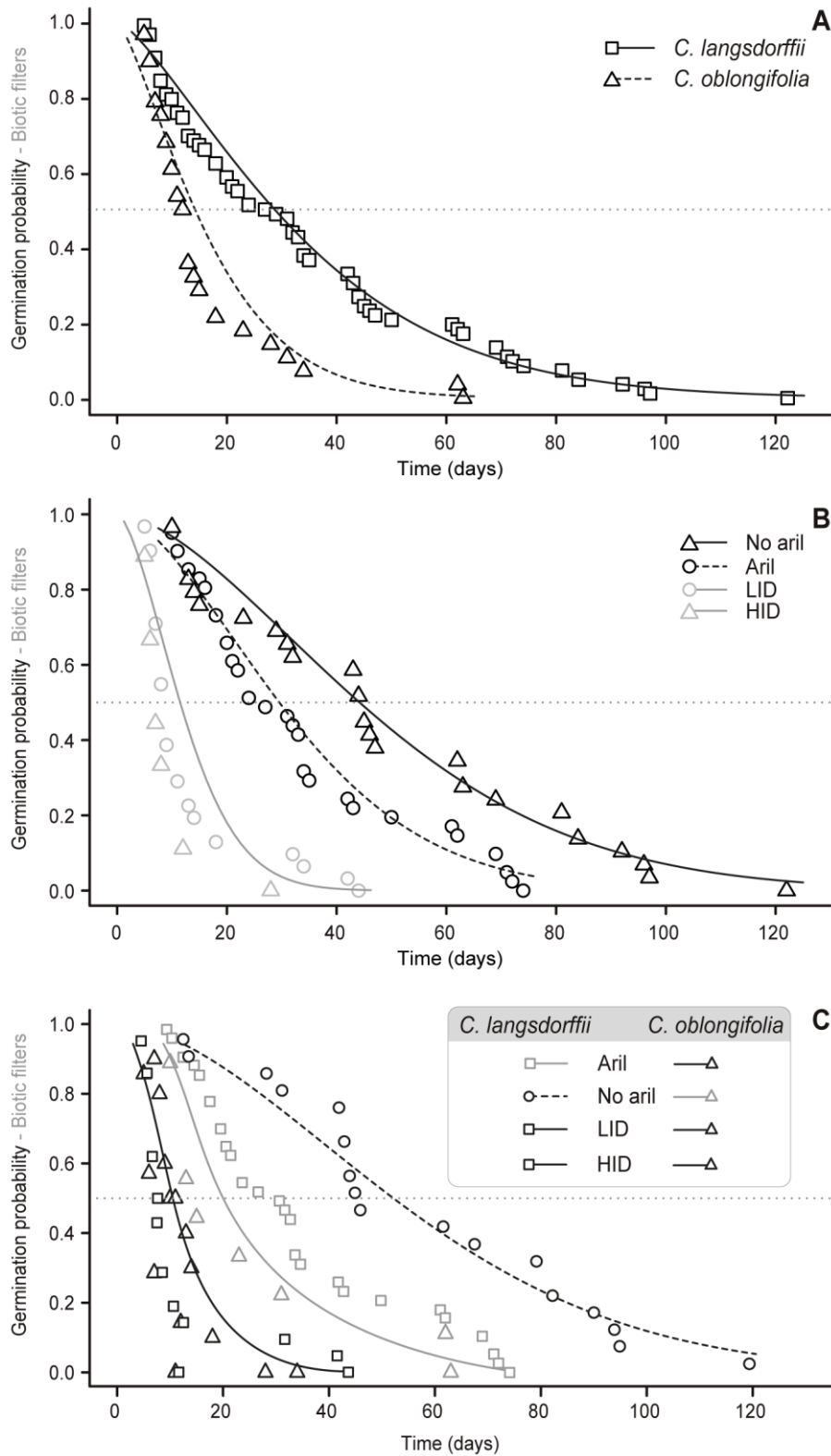
**Figure 1.** Distribution of *C. langsdorffii* and *C. oblongifolia* in South America. Each point shows the municipalities where the species have been recorded, according to SpeciesLink (<http://smlink.cria.org.br/>). Map by W. Kenedy Siqueira.



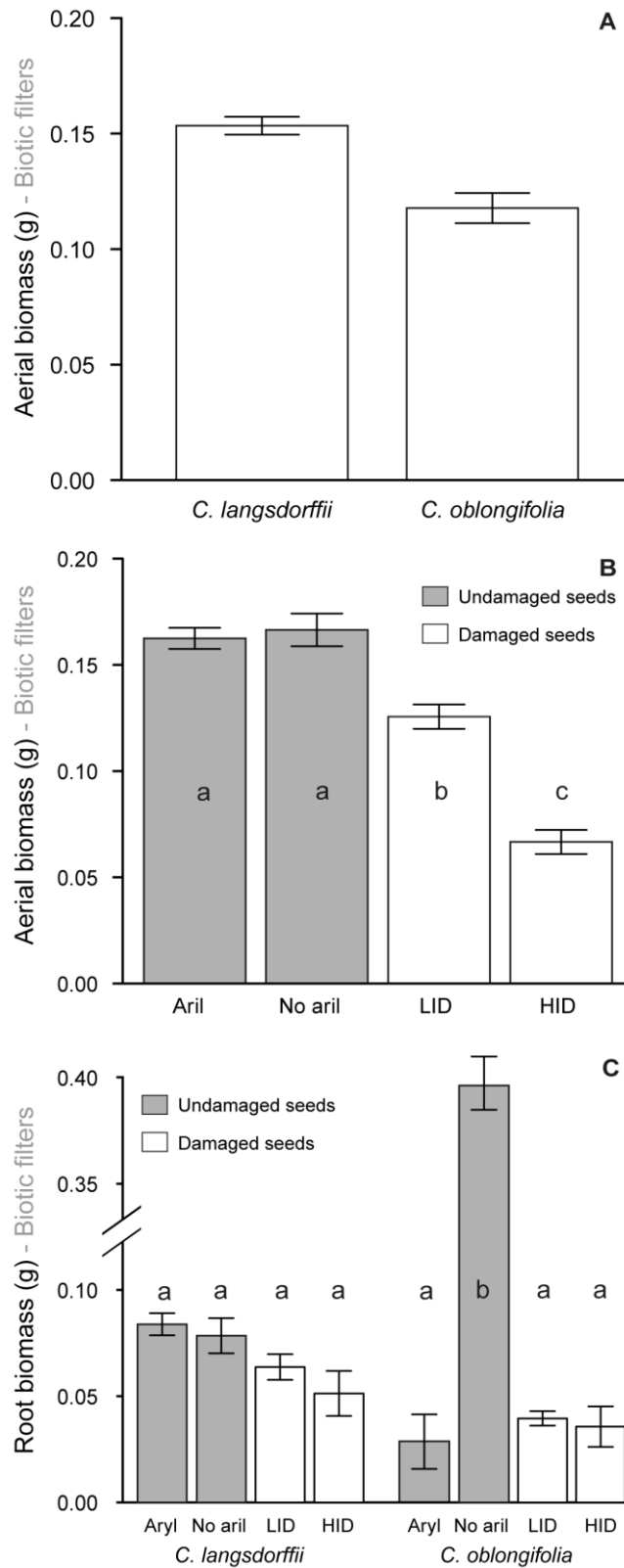
**Figure 2.** Seed representation as used in the biotic conditions experiment according to its physical integrity. A) aril: undamaged seeds with aril; B) no aril: undamaged seeds without aril; C) LID: seeds undergone low-intensity damage with partial damage to its tegument; D) HID: seeds undergone high-intensity damage caused by *Rhinochenus brevicollis*.



**Figure 3.** Edaphic filters: Germination probability at a given time for *Copaifera langsdorffii* and *C. oblongifolia* (A), edaphic conditions (B) and aerial biomass of *C. langsdorffii* and *C. oblongifolia* under edaphic conditions (C). Pointed lines indicate 50% of germination probability.



**Figure 4.** Biotic filters: Probability of germination at a given time for *Copaifera langsdorffii* and *C. oblongifolia* (A), biotic conditions (B), and the combination of species and biotic conditions (c). Pointed lines indicate 50% of probability.



**Figure 5.** Biotic filters: aboveground biomass for *C. langsdorffii* and *C. oblongifolia* (A) and biotic conditions (B). Root biomass in relation to the combination of species and biotic conditions (C)

## **TENDÊNCIAS GERAIS**

Considerações gerais.

## 5. Considerações finais

As plantas nativas com distribuição generalizada são, em geral, mais estudadas do que as plantas com distribuição restrita. Notavelmente, uma ínfima parte da diversidade de espermatófitas presentes no *campo rupestre* possuem estudos publicados sobre a germinação de sementes, em outras palavras, a grande maioria das plantas nativas do *campo rupestre* não possuiu investigação relacionada ao nicho da germinação. Os poucos estudos que investigam a resposta da germinação de espécies endêmicas concentram-se nos efeitos indiretos do tamanho da semente ou nos efeitos diretos do fotoperíodo, ausência total de luz e aumento da temperatura.

O potencial das espécies exóticas presentes no *campo rupestre* para aumentar suas taxas de germinação com o aumento da temperatura é alarmante. Infelizmente, esse estudo evidência que as plantas exóticas presentes em ecossistemas no *campo rupestre*, não têm nenhuma investigação sobre a germinação das sementes das populações estabelecidas nesses ecossistemas únicos. Os estudos que investigaram a germinação destas plantas geralmente usam sementes obtidas de lotes comerciais e raramente de sementes amostradas em áreas nas quais essas plantas invadiram. Além disso, o tempo para germinação é um componente importante do nicho de germinação que ajuda a entender a capacidade invasiva das plantas, mas este componente nem sempre é considerado nas investigações ou não é relatado de forma padronizada, o que dificulta amostrar informações para realização de meta-análises mais robustas.

Os bioensaios conduzidos neste estudo mostraram como a probabilidade de germinação de espécies nativas amplamente distribuídas responde aos filtros edáficos e bióticos. Isto exemplifica como as espécies nativas podem proliferar e dominar habitats modificados, especialmente sob cenários de desmatamento e mudança de uso do solo. Além disso, este estudo demonstra como os ataques de fungos e predadores são capazes de controlar o sucesso da germinação de plantas nativas e assim evitar a proliferação exacerbada em certos habitats.

É importante ressaltar que a espécie nativa *Copaifera langsdorffii* mantém populações com proliferação limitada tanto em áreas modificadas antropicamente, quanto em áreas naturais de ecossistemas restritos, como o *campo rupestre*. Por outro lado, nossa meta-análise evidencia que a ausência total de luz é um importante filtro para a germinação de todas as espécies atualmente presentes no *campo rupestre*

(endêmicas e não-endêmicas). Isso mostra que a ausência total de luz pode atuar como um fator limitante para espécies que estão atualmente no *campo rupestre*. Em contraste, nosso bioensaio experimental, mostra como a ausência total de luz causado pelo soterramento em solos exauridos nutricionalmente pode servir como uma condição capaz de maximizar a germinação de plantas como *C. oblongifolia*. Considerando que essa espécie pode elevar a germinação e o investimento inicial em crescimento vegetativo, sobretudo em áreas modificadas antropicamente para práticas agrícolas, podemos supor que *C. oblongifolia* tem capacidade de chegar nos ecossistemas restritos das montanhas acompanhando a expansão agrícola da base em direção ao topo de ecossistemas montanos. A partir disso, devido a capacidade de *C. oblongifolia* elevar a germinação e o investimento inicial em crescimento vegetativo, podemos supor que em cenários da chegada dessa espécie no topo das montanhas, *C. oblongifolia* poderá ser uma planta com grande vantagem competitiva capaz de dominar o ecossistema montano.

## 5.1 Referências

- Baskin CC, Baskin JM (2014) Seeds: Ecology, biogeography, and, evolution of dormancy and germination. Academic Press, San Diego, p 1601.
- Bewley JD, Bradford K, Hilhorst H, Nonogaki H (2012) Seeds: Physiology of Development, Germination and Dormancy. Springer, p 392.
- Black M (2001) Seeds. eLS. King's College, London, UK p1-6.
- Bradford KJ (2007) Water relations in seed germination. In: Kigel J, Gad G. (eds) Seed development and germination, Routledge, New York, pp 351-396.
- Chen SC, Poschlod P, Antonelli A, Liu U, Dickie JB (2020) Trade-off between seed dispersal in space and time. Ecology Letters 23:1635-1642.
- 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.
- Fenner M, Thompson, K (2005) The ecology of seeds. Cambridge University Press, Cambridge, p 252.
- Gioria M, Pyšek P (2017) Early bird catches the worm: germination as a critical step in plant invasion. Biological Invasions 19:1055-1080.
- Gioria M, Pyšek P, Osborne BA (2018) Timing is everything: does early and late germination favor invasions by herbaceous alien plants? Journal Plant Ecology 1:4-16.
- Grubb PJ (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biological Reviews 52:107-145.

- Holl KD, Luong JC, Brancalion PH (2022) Overcoming biotic homogenization in ecological restoration. *Trends in Ecology & Evolution* 9:777-788.
- Larson JE, Sheley RL, Hardegree SP, Doescher PS, James JJ (2015) Seed and seedling traits affecting critical life stage transitions and recruitment outcomes in dryland grasses. *Journal of Applied Ecology* 52:199-209.
- Mayence CE, Stevens JC, Courtney P, Dixon KW (2017) Edaphic constraints on seed germination and emergence of three *Acacia* species for dryland restoration in Saudi Arabia. *Plant ecology* 218:55-66.
- Mendes-Rodrigues C, Araújo FPD, Barbosa-Souza C, Barbosa-Souza V, Ranal MA, Santana DGD, Oliveira PE (2010) Multiple dormancy and maternal effect on *Miconia ferruginata* (Melastomataceae) seed germination, Serra de Caldas Novas, Goiás, Brazil. *Brazilian Journal of Botany* 33:92-105.
- Rajjou L, Duval M, Gallardo K, Catusse J, Bally J, Job C, Job D (2012) Seed germination and vigor. *Annual Review of Plant Biology* 63:507-533.
- Ranieri BD, Pezzini FF, Garcia QS, Chautems A, França MGC (2012) Testing the regeneration niche hypothesis with Gesneriaceae (tribe Sinningiae) in Brazil: Implications for the conservation of rare species. *Austral Ecology* 37:125-133.
- Ribeiro LC, Barbosa ER, Borghetti F (2021) How regional climate and seed traits interact in shaping stress-tolerance of savanna seeds? *Seed Science Research* 31:300-310.
- Roach DA, Wulff RD (1987). Maternal effects in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:209-235.
- Rodrigues ER, Silveira FA (2013) Seed germination requirements of *Trembleya laniflora* (Melastomataceae), an endemic species from neotropical montane rocky savannas. *Plant Species Biology* 28:165-168.
- Simberloff D, Souza L, Nuñez MA, Barrios-Garcia MN, Bunn W (2012) The natives are restless, but not often and mostly when disturbed. *Ecology*, 93:598-607.
- Weitbrecht K, Müller K, Leubner-Metzger G (2011) First off the mark: early seed germination. *Journal of experimental botany* 62:3289-3309.