

RESSALVA

Atendendo solicitação do autor, o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 17/07/2026.



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
Instituto de Biociências – Câmpus de Botucatu/Rio Claro
Seção Técnica de Pós-Graduação



**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL
(INTERUNIDADES)**

**RESPOSTAS FUNCIONAIS FOLIARES E GERMINAÇÃO DE
SEMENTES DE ESPÉCIES HERBÁCEO-ARBUSTIVAS DO
CERRADO**

PEDRO FIRME DA CRUZ JÚNIOR

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências, Câmpus de Rio Claro, UNESP, para obtenção do título de Mestre no Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Interunidades entre o Instituto de Biociências do câmpus de Botucatu e Instituto de Biociências do câmpus de Rio Claro.

**RIO CLARO – SP
2025**



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
Instituto de Biociências – Câmpus de Botucatu/Rio Claro
Seção Técnica de Pós-Graduação



**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL
(INTERUNIDADES)**

**RESPOSTAS FUNCIONAIS FOLIARES E GERMINAÇÃO DE
SEMENTES DE ESPÉCIES HERBÁCEO-ARBUSTIVAS DO
CERRADO**

PEDRO FIRME DA CRUZ JÚNIOR

ROSANA MARTA KOLB

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências, Câmpus de Rio Claro, UNESP, para obtenção do título de Mestre no Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Interunidades entre o Instituto de Biociências do câmpus de Botucatu e Instituto de Biociências do câmpus de Rio Claro.

RIO CLARO – SP
2025

C957r

Cruz Júnior, Pedro Firme da

Respostas funcionais foliares e germinação de sementes de espécies herbáceo-arbustivas do Cerrado / Pedro Firme da Cruz Júnior. -- Rio Claro, 2025

102 p. : il., tabs., fotos, mapas

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Rio Claro

Orientadora: Rosana Marta Kolb

1. Morfofisiologia foliar. 2. Filtros ambientais. 3. Recrutamento de espécies. 4. Comunidade não-arbórea. 5. Fumaça. I. Título.


CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: "Respostas funcionais e estratégias de recrutamento da comunidade não-arbórea de Cerrado frente a distúrbios ambientais"


AUTOR: PEDRO FIRME DA CRUZ JÚNIOR

ORIENTADORA: ROSANA MARTA KOLB


Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Mestre em Biologia Vegetal, pela Comissão Examinadora:

Documento assinado digitalmente
 **ROSANA MARTA KOLB**
Data: 20/01/2025 14:36:43-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Profa. Dra. ROSANA MARTA KOLB (Participação Virtual)
Departamento de Ciências Biológicas / UNESPFCL Assis

Documento assinado digitalmente
 **BRUNA HELENA DE CAMPOS**
Data: 20/01/2025 15:16:03-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Profa. Dra. BRUNA HELENA DE CAMPOS (Participação Virtual)
Pós-doutoranda do Instituto de Pesquisas Ambientais / Universidade Estadual de Campinas

Documento assinado digitalmente
 **LUIS FELIPE DAIBES DE ANDRADE**
Data: 20/01/2025 16:25:06-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Dr. LUÍS FELIPE DAIBES DE ANDRADE (Participação Virtual)
Pós-doutorando do Departamento de Biodiversidade / Universidade Estadual Paulista

Título alterado para: "Respostas funcionais foliares e germinação de sementes de espécies herbáceo-arbustivas do Cerrado"

Rio Claro, 17 de janeiro de 2025

Dedico à Maria Aparecida Domingos da Cruz, a maior botânica, não por oportunidade ou acúmulo de títulos, mas pelo seu amor e curiosidade por este mundo. Aquela que, antes de todos, me ensinou a *enxergar* as plantas.

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, agradeço aos meus pais, Maria Aparecida Domingos da Cruz e Pedro Firme da Cruz, que, mesmo sem entenderem totalmente as minhas motivações, sempre apoiaram os meus sonhos e me proporcionaram as oportunidades necessárias para que eu chegasse até aqui.

À Profa. Dra. Rosana Marta Kolb, pela excelente orientação desde o início desta jornada acadêmica e científica, há cinco anos. Agradeço pela sua paciência, profissionalismo, ensinamentos, amizade e dedicação durante todo o processo. Obrigado pela confiança.

À Faculdade de Ciências e Letras de Assis – Unesp e ao Laboratório de Anatomia e Fisiologia Ecológica de Plantas (LAFEP), pela disponibilização da infraestrutura necessária para a condução desta pesquisa.

Aos amigos que fiz no LAFEP, por todo o auxílio, escuta e debates em nossos cafés científicos. Ciência não se faz sozinho, e nossas discussões, inegavelmente, estão refletidas ao longo deste manuscrito.

Aos amigos que fiz, tanto dentro quanto fora do laboratório, pelo apoio, acolhimento, escuta e momentos de lazer – *por me salvarem quando mais precisei*.

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal Interunidades (Botucatu – Rio Claro), pela formação proporcionada e pelo apoio direto e indireto.

À Profa. Dra. Shirley Martins Silva e aos Doutores Jonathan Wesley Ferreira Ribeiro e Luís Felipe Daibes de Andrade, pela participação na Comissão Examinadora do meu exame geral de qualificação. Agradeço por todas as sugestões e pelo tempo dedicado à leitura do trabalho inicial.

Processo nº 2023/10176-0, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP).

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

Agradeço também àqueles que, por acaso, me esqueci de mencionar, mas que, direta ou indiretamente, contribuíram para a finalização deste trabalho.

Obrigado!

“Realize that everything connects to everything else”.

Leonardo da Vinci

RESUMO

Ações antrópicas vêm causando alterações significativas nas dinâmicas de fogo e disponibilidade hídrica no Cerrado. O adensamento vegetacional, resultado da ausência de legislação e manejo do fogo, promove mudanças microambientais, como maior sombreamento e acúmulo de serapilheira. Este bioma sazonal e inflamável, sujeito a subprodutos do fogo como a fumaça, também enfrenta impactos relacionados à redução hídrica, como diminuição de precipitação e aumento de estiagens. Espécies herbáceo-arbustivas, que representam cerca de 80% da vegetação, são particularmente afetadas, mas pouco se sabe sobre suas respostas funcionais e processos de recrutamento sob este cenário. Este estudo analisou (i) como mudanças na luminosidade e serapilheira influenciam traços funcionais foliares e (ii) as respostas germinativas e pós-seminais de espécies herbáceo-arbustivas sob estresse hídrico e o possível efeito protetor da fumaça. O sombreamento emergiu como o principal fator determinante dos traços foliares, e após 2,5 anos, as comunidades apresentaram estratégias aquisitivas, como maior área foliar específica, menor espessura foliar e maiores teores de pigmentos fotossintéticos, favorecendo espécies resilientes e generalistas. Germinação e desenvolvimento inicial foram severamente afetados pelo estresse hídrico, mas a fumaça mostrou efeito protetor, mitigando parcialmente os impactos dos baixos potenciais hídricos e estimulando o estabelecimento. Conclui-se que as alterações antrópicas nos regimes de fogo e disponibilidade hídrica atuam como novos filtros ambientais, limitando o recrutamento e a persistência das espécies, evidenciando a necessidade de manejo adaptativo frente às alterações ambientais.

Palavras-chave: morfofisiologia foliar, filtros ambientais, recrutamento de espécies, comunidade não-arbórea, fumaça.

ABSTRACT

Anthropogenic activities have significantly altered fire dynamics and water availability in the Cerrado. Woody encroachment, driven by the lack of legislation and fire management, induces microenvironmental changes, including increased shading and litter accumulation. This seasonal and fire-prone biome, influenced by fire byproducts such as smoke, also faces impacts associated with water scarcity, including reduced precipitation and prolonged droughts. Ground-layer species, which comprise approximately 80% of the vegetation, are particularly affected; however, little is known about their functional responses and recruitment processes under these conditions. This study investigated (i) how changes in light availability and litter accumulation affect leaf functional traits and (ii) the germination and seedling responses of ground-layer species under water stress, as well as the potential protective role of smoke. Shading emerged as the primary driver of leaf traits, and after 2.5 years, the communities exhibited resource-acquisitive strategies such as higher specific leaf area, thinner leaf tissues, and increased photosynthetic pigment concentrations, favoring resilient and generalist species. Germination and seedling development were severely constrained by water stress, but smoke demonstrated a protective effect, partially mitigating the adverse impacts of low water potentials and promoting seedling establishment. These findings highlight that anthropogenic alterations to fire regimes and water availability impose new environmental filters, limiting species recruitment and persistence, and underscore the need for adaptive management strategies in the face of environmental changes.

Keywords: leaf morphophysiology, environmental filters, species recruitment, ground-layer community, smoke.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	10
REFERÊNCIAS	15
CAPÍTULO 1. Woody encroachment and leaf functional traits of ground-layer savanna species... 22	
Introduction	24
Materials and methods.....	25
Results	29
Discussion	31
Conclusion.....	34
References	36
Figure and figure captions	43
Supplementary material.....	49
CAPÍTULO 2. Combining the effects of water stress and smoke on seed recruitment	57
Introduction	59
Materials and methods.....	61
Results	65
Discussion	88
Conclusion.....	91
Literature cited	92
Supplementary data	97
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	101

INTRODUÇÃO GERAL

O Cerrado e seus desafios

Biomass savânicos são fortemente influenciados pela interação entre fatores climáticos, distúrbios e vegetações (Lehmann et al., 2011). Entre os principais fatores, destacam-se o fogo e a disponibilidade hídrica, que desempenham papéis centrais na manutenção das formações campestres e florestais (Bond et al., 2005; Ribeiro et al., 2021a; Kobziar et al., 2024). Estes elementos atuam como filtros, influenciando diretamente o recrutamento (Escobar et al., 2018; Ribeiro et al., 2021b), o crescimento (Loram-Lourenço et al., 2020) e a reprodução das espécies vegetais (Gawryszewski et al., 2020).

O fogo, elemento integrante da história evolutiva de biomas savânicos, atuou na seleção de espécies com diferentes estratégias de resiliência aos seus efeitos (Pausas e Parr, 2018). Estratégias adaptativas ao fogo já foram descritas para espécies de savanas africanas (Maurin et al., 2014), australianas (Burrows et al., 2010) e brasileiras (Simon e Pennington, 2012; Pilon et al., 2018; Cozin et al., 2024). Da mesma forma, a disponibilidade hídrica – sazonalidade e nível do lençol freático – desempenha um papel fundamental nas dinâmicas vegetacionais, permitindo a germinação e desenvolvimento de plântulas na estação chuvosa (Escobar et al., 2018) ou restringindo o estabelecimento de espécies típicas de savana em campos alagados (Ribeiro et al., 2021b), atuando como *drivers* da vegetação (Cordeiro et al., 2021).

O Cerrado, a savana mais biodiversa do mundo, possui um complexo vegetacional em mosaico, que originalmente se estende por cerca de 2 milhões de km², sendo o segundo maior bioma do Brasil em área ocupada (Ribeiro e Walter, 2008). Entretanto, no estado de São Paulo, o Cerrado sofreu uma redução drástica em sua extensão, perdendo 88,5% de sua área original (Kronka et al., 2005). Além disso, as áreas remanescentes estão sob ameaça devido a fatores antrópicos, como a ausência de estratégias de manejo do fogo (Durigan e Ratter, 2016), o uso intensivo da terra e as alterações na composição atmosférica (Ferreira et al., 2021).

Historicamente, o Brasil desenvolveu uma série de legislações voltadas à supressão do fogo (Durigan e Ratter, 2016). As diretrizes do *Código Florestal* (Lei nº 12.651/2012), ao restringirem o fogo em áreas de vegetação nativa, contribuíram para a visão generalista de que o fogo não ocorre naturalmente em áreas preservadas e que deve ser suprimido. Tais normas frequentemente desconsideram as especificidades ecológicas do Cerrado, como a dependência de regimes de fogo para a manutenção de sua biodiversidade (Durigan, 2020). Além disso, as

projeções do Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas (IPCC, 2023) indicam aumentos de temperatura e períodos de estiagem, além de reduções na precipitação, para o Brasil. Estas novas condições podem impor restrições hídricas a ambientes naturalmente úmidos e ameaçados, como as áreas úmidas do Cerrado (Durigan et al., 2022). Além disso, podem afetar dinâmicas de recrutamento fortemente dependentes da estação chuvosa (Escobar et al., 2018). Considerando o histórico e a importância da pirodiversidade e da disponibilidade hídrica para a formação e manutenção do Cerrado, bem como os impactos diretos e indiretos das ações antrópicas, as alterações nos regimes de fogo e nos ciclos hidrológicos colocam em risco as dinâmicas desse hotspot de biodiversidade.

Adensamento vegetacional no Cerrado

O fogo é um evento comum e natural que desempenha papel essencial na manutenção da estrutura e composição da vegetação (Antar et al., 2022; Dairiel e Fidelis, 2024), a pirodiversidade atua como um filtro ambiental que restringe o recrutamento de espécies arbóreas, especialmente daquelas típicas de formações florestais (Hoffmann et al., 2009; Gawryszewski et al., 2020). A alta frequência de incêndios limita o estabelecimento e o desenvolvimento dessas espécies, favorecendo a preservação de formações vegetacionais abertas, como as savânicas (Maurin et al., 2014; Dantas et al., 2016).

A supressão do fogo, no entanto, permite o avanço de espécies arbóreas sobre fitofisionomias abertas (Durigan e Ratter, 2016), promovendo alterações significativas no microambiente. Mudanças como a redução da incidência luminosa (Pinheiro et al., 2016), o aumento no acúmulo de serapilheira (Paiva et al., 2015) e a diminuição da recarga hídrica no solo (Honda e Durigan, 2016), são capazes de impactar negativamente a biota local. Por exemplo, em comunidades de pequenos mamíferos (Furtado et al., 2021) e formigas (Neves et al., 2023), o adensamento vegetal resulta na redução da abundância e diversidade de espécies adaptadas a ambientes abertos, favorecendo espécies generalistas.

Além disso, as espécies herbáceo-arbustivas, que correspondem a até 80% das espécies vegetais no Cerrado, são as mais prejudicadas com o aumento no sombreamento ocasionado pelo adensamento florestal (Abreu et al., 2017). No entanto, tanto a redução da luminosidade quanto o aumento no acúmulo de serapilheira podem diminuir a germinação e a emergência de plântulas de espécies não-arbóreas, funcionando como um gargalo na dinâmica de regeneração (Pinheiro et al., 2022).

De forma similar, reduções na diversidade florística em formações originalmente campestres e savânicas já foram documentadas tanto a longo (Souza et al., 2022a; Trindade et

al., 2024) quanto a curto prazo (Pinheiro et al., 2022), acompanhadas por um processo de homogeneização, com comunidades formadas por espécies generalistas (Flake et al., 2021). Devido à alta demanda por luminosidade, muitas dessas espécies podem ser extintas nesse novo cenário (Pilon et al., 2021a), a menos que desenvolvam mecanismos morfofisiológicos capazes de otimizar a absorção de luz difusa (Pinheiro et al., 2018; Rossatto et al., 2018).

Respostas funcionais foliares à luminosidade e serapilheira

Além de ser um fator indispensável para o metabolismo vegetal, a luminosidade também tem grande influência no fenótipo, afetando a morfologia de tecidos, sobretudo aqueles associados à transpiração e fotossíntese (Rossatto e Kolb, 2010; 2012), promovendo plasticidade em espécies herbáceas (Gobbi et al., 2011) e lenhosas (Lauton et al., 2022). Essas alterações estruturais podem estar relacionadas a estratégias adaptativas aos fatores ambientais (Pinheiro et al., 2018), de forma que, sob ambientes sombreados (Mendonça et al., 2019) ou florestados (Carlos e Rossatto, 2017), caracteres mais mesomorfos e relacionados ao uso menos conservativo de recursos são observados como respostas (Valladares e Niinemets, 2008). Em conjunto com estas alterações morfoanatômicas, são relatadas alterações nos conteúdos de pigmentos, como os aumentos de clorofila *a*, *b* (Mendonça et al., 2020) e carotenoides (Rossatto et al., 2018), podendo este último auxiliar na captura de luminosidade (Valladares et al., 2000).

Por outro lado, o adensamento vegetacional não apenas reduz a incidência luminosa, mas também propicia o acúmulo de serapilheira (Pinheiro et al., 2016; Rossatto e Rigobelo, 2016). Uma vez que a porção foliar da camada de serapilheira atua como reservatório de nutrientes (Campos et al., 2008), o seu acúmulo sobre o solo, causado pela supressão do fogo, influencia diretamente na quantidade de nutrientes capaz de retornar ao solo (Belsky et al., 1989; Mordélet et al., 1993). Dessa forma, o aumento da disponibilidade nutricional pode contribuir para a formação de folhas com traços típicos de mesófitas (Boeger e Wisniewski, 2003; Miatto et al., 2016). Essa classificação, originalmente relacionada à disponibilidade hídrica, designa plantas adaptadas a ambientes que não enfrentam condições extremas de seca ou alagamento (Warning and Vahl, 1909). Além disso, o aumento desta camada está relacionado com o acréscimo nas taxas de transpiração foliar e condutância estomática, em conjunto com reduções no uso eficiente da água (Scalon et al., 2014).

Estratégias de recrutamento via sementes à sazonalidade climática em risco

A sazonalidade hídrica é uma característica marcante do Cerrado, com verões chuvosos e invernos secos (Alvares et al., 2013). Dessa forma, o processo de recrutamento neste ambiente é altamente dependente da estação chuvosa, período onde a saturação hídrica no solo pode atingir o seu máximo (Borghetti et al., 2024). A disponibilidade de água, fator crucial no processo germinativo (Baskin e Baskin, 2014), é responsável por reativar o metabolismo das sementes, possibilitando sua germinação (Marcus et al., 1966; Simon, 1984; Bradford, 1990; Bewley, 2013). Em condições de deficiência hídrica, muitas espécies apresentam redução na porcentagem de germinação (Hu et al., 2015) e na viabilidade das sementes (Souza et al., 2022), além de um aumento no tempo médio de germinação (Antunes et al., 2011).

A seca, um dos principais estresses abióticos que limitam o desenvolvimento inicial das plantas (Moles e Westoby, 2004), também induz alterações morfofisiológicas significativas em espécies vegetais de diferentes formas de vida (Eziz et al., 2017). Entre as respostas observadas em plantas arbóreas durante as fases iniciais de desenvolvimento destacam-se a diminuição da biomassa total (Chaib et al., 2023), maior alocação de recursos para a produção de raízes (Bayen et al., 2021) e redução na estatura (Ferreira et al., 2015). Contudo, embora grande parte dos estudos sobre respostas morfofisiológicas à seca tenha focado em espécies herbáceas e arbustivas de interesse comercial (ver Tombesi et al., 2018; Nadeem et al., 2019; Cai et al., 2020), pesquisas envolvendo espécies típicas do Cerrado ainda são escassas (Ribeiro e Kolb, 2016; Melo et al., 2021; Souza et al., 2022).

Como consequência do início da estação chuvosa, propicia-se o cenário para a ocorrência de incêndios naturais no Cerrado (Miranda et al., 2009). Durante a transição entre as estações, o fogo queima a biomassa seca acumulada ao longo da estação seca (Ramos-Neto e Pivello, 2000). A queima da matéria vegetal gera subprodutos, como fumaça, carvão e cinzas, que interagem com os ecossistemas do Cerrado (Daibes e Borghetti, 2024). A fumaça, composta por uma ampla variedade de compostos orgânicos e inorgânicos, pode apresentar efeitos neutros, negativos ou positivos sobre parâmetros germinativos de espécies savânicas (Motta et al., 2024). Estudos recentes têm demonstrado que a fumaça pode estimular tanto a germinação quanto o desenvolvimento pós-seminal (Ramos et al., 2019), mesmo sob condições de estresse (Li et al., 2017; Singh et al., 2023). Desta forma, a fumaça e seus compostos são capazes de atuar através de diferentes mecanismos e níveis (genéticos e morfológicos), garantindo melhor adaptação ao estresse, com manutenção da homeostase vegetal (Aslam et al., 2024). Embora tais resultados sejam documentados apenas para espécies de interesse comercial (Moyo et al., 2022a, b), eles oferecem pistas sobre as

possíveis interações ecológicas em ambientes sazonalmente secos, especialmente aqueles sujeitos ao aumento na frequência de incêndios (Silva et al., 2024) e ao prolongamento de períodos de estiagem (Hofmann et al., 2021; IPCC, 2023).

Lacunas no estado da arte das dinâmicas no Cerrado e estruturação da dissertação

Embora o número de estudos sobre a comunidade não-arbórea do Cerrado – o estrato mais representativo deste bioma – tenha aumentado nos últimos anos (ver Pilon et al., 2021; Pinheiro et al., 2022; Souza et al., 2022; Motta et al., 2024), poucos trabalhos investigaram as respostas dessa comunidade em condições de campo simuladas e por períodos prolongados, considerando os novos filtros ambientais impostos pela invasão lenhosa e suas alterações microambientais (Pinheiro et al., 2022). Além disso, no que diz respeito aos parâmetros germinativos, apesar da influência reconhecida da sazonalidade hídrica e de subprodutos do fogo (e.g. fumaça) no recrutamento e nas dinâmicas do Cerrado (Ramos et al., 2017; 2019; Zironi et al., 2019; Daibes et al., 2019), pouquíssimos estudos enfocam as respostas de espécies de Cerrado ao déficit hídrico (Daibes et al., 2019), e não há, até o momento, estudos que avaliem conjuntamente a interação desses fatores.

Diante destas lacunas, este estudo visa não apenas contribuir para o avanço do conhecimento, mas também oferecer suporte para pesquisas futuras voltadas a este hotspot de biodiversidade. Assim, apresentamos nesta dissertação os resultados de experimentos realizados em campo e laboratório, organizados nos seguintes capítulos:

Capítulo 1. Woody encroachment and leaf functional traits of ground-layer savanna species

Neste capítulo, investigamos as respostas funcionais foliares da comunidade não-arbórea do Cerrado diante da simulação de condições promovidas pelo adensamento vegetacional. Foram avaliados 20 parâmetros morfofisiológicos coletados antes e após 2,5 anos de simulação em campo, com o objetivo de caracterizar o conjunto de traços funcionais da comunidade inicial e final, bem como o nível de resposta fenotípica às novas condições ambientais.

Capítulo 2. Combining the effects of water stress and smoke on seed recruitment

Neste capítulo, avaliamos as respostas germinativas e pós-seminais da comunidade não-arbórea do Cerrado ao longo de um gradiente de redução do potencial osmótico, bem como o potencial *efeito protetor* da fumaça nessas condições. Para isso, conduzimos experimentos em laboratório, manipulando ambos os fatores de forma conjunta e isolada, com

o objetivo de analisar não apenas as respostas ao déficit hídrico, mas também a capacidade da fumaça em mitigar os efeitos do estresse hídrico.

REFERÊNCIAS

ABREU, RCR et al. The biodiversity cost of carbon sequestration in tropical savanna. **Science Advances**, v. 3, n. 8, p. e1701284, 2017.

ALVARES, CA et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2013.

ANTAR, GM et al. Herb-subshrub diversity in open savanna sites with distinct fire regimes in the Jalapão region, Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 38, p. 331-339, 2022.

ANTUNES, CGC et al. Germinação de sementes de *Caesalpinia pyramidalis* Tul. (catingueira) submetidas à deficiência hídrica. **Revista Árvore**, v. 35, p. 1007-1015, 2011.

ASLAM et al. Plant-derived smoke solution: s stress alleviator in crop. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 43, p. 1707-1724, 2024.

BASKIN, CC; BASKIN, JM. **Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination**. New York: Academic Press. 1600p.

BAYEN, P et al. Effect of water stress on growth and dry matter distribution of four dryland species used in tree planting in the Sahel. **Forestry: An International Journal of Forest Research**, v. 94, n. 4, p. 538-550, 2021.

BELSKY, AJ et al. The effects of trees on their physical, chemical and biological environments in a semi-arid savanna in Kenya. **Journal of Applied Ecology**, v. 26, n. 3, p. 1005-1024, 1989.

BEWLEY, JD; BLACK, M. **Seeds: physiology of development and germination**. Springer Science & Business Media, 2013.

BOEGER, MRT; WISNIEWSKI, C. Comparação da morfologia foliar de espécies arbóreas de três estádios sucessionais distintos de floresta ombrófila densa (Floresta Atlântica) no Sul do Brasil. **Brazilian Journal of Botany**, v. 26, p. 61-72, 2003.

BOND, WJ et al. The global distribution of ecosystems in a world without fire. **New Phytologist**, v. 165, n. 2, p. 525-538, 2005.

BORGHETTI, F et al. Germinação e recrutamento em ambientes savânicos. In: BORGHETTI, F (org.). **Germinação: princípios, processos e aplicações**. Rede de Sementes do Cerrado, Brasília, DF, p. 297-321, 2024.

BRADFORD, KJ. A water relations analysis of seed germination rates. **Plant Physiology**, v. 94, n. 2, p. 840-849, 1990.

BURROWS, GE et al. A wide diversity of epicormic structures is present in Myrtaceae species in the northern Australian savanna biome—implications for adaptation to fire. **Australian Journal of Botany**, v. 58, n. 6, p. 493-507, 2010.

CAI, F et al. Maize (*Zea mays* L.) physiological responses to drought and rewatering, and the associations with water stress degree. **Agricultural Water Management**, v. 241, p. 106379, 2020.

CAMPOS, EH et al. Acúmulo de serrapilheira em fragmentos de mata mesofítica e cerrado *stricto sensu* em Uberlândia-MG. **Sociedade & Natureza**, v. 20, p. 189-203, 2008.

CARLOS, NA; ROSSATTO, DR. Leaf traits combinations may explain the occurrence of savanna herbaceous species along a gradient of tree encroachment. **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, v. 29, p. 155-163, 2017.

CHAIB, AM et al. Early development of two savanna tree species under simulated dry spells. **Flora**, v. 301, p. 152241, 2023.

CORDEIRO, NG et al. The role of environmental filters in Brazilian savanna vegetation dynamics. **Forest Ecology and Management**, v. 500, p. 119645, 2021.

COZIN, BB et al. Origin and ontogeny of the xylopodium in Cerrado legumes: role of the hypocotyl and ecological significance. **Flora**, p. 152630, 2024.

DAIBES, LF; BORGHETTI, F. Fogo e germinação. In: BORGHETTI, F (org.). **Germinação: princípios, processos e aplicações**. Rede de Sementes do Cerrado, Brasília, DF, p. 231-250, 2024.

DAIBES, LF et al. Fire and legume germination in a tropical savanna: ecological and historical factors. **Annals of Botany**, v. 123, n. 7, p. 1219-1229, 2019.

DAIREL, M; FIDELIS, A. Fire stimulates seedling recruitment from the seed bank in the Cerrado. **Journal of Vegetation Science**, v. 35, n. 3, p. e13268, 2024.

DANTAS, VL et al. Disturbance maintains alternative biome states. **Ecology Letters**, v. 19, p. 12-19.

DURIGAN, G; RATTER, JA. The need for a consistent fire policy for Cerrado conservation. **Journal of Applied Ecology**, v. 53, n. 1, p. 11-15, 2016.

DURIGAN, G et al. Cerrado wetlands: multiple ecosystems deserving legal protection as a unique and irreplaceable treasure. **Perspectives in Ecology and Conservation**, v. 20, n. 3, p. 185-196, 2022.

DURIGAN, G et al. Fitossociologia e evolução da densidade da vegetação do cerrado, Assis, SP. **Boletim Técnico do Instituto Florestal**, v. 41, p.59-78, 1987.

DURIGAN, G. Zero-fire: Not possible nor desirable in the Cerrado of Brazil. **Flora**, v. 268, p. 151612, 2020.

ESCOBAR, DFE et al. Timing of seed dispersal and seed dormancy in Brazilian savanna: two solutions to face seasonality. **Annals of botany**, v. 121, n. 6, p. 1197-1209, 2018.

EZIZ, A et al. Drought effect on plant biomass allocation: a meta-analysis. **Ecology and Evolution**, v. 7, n. 24, p. 11002-11010, 2017.

FERREIRA, RB et al. The impact of global climate change on the number and replacement of provisioning ecosystem services of Brazilian Cerrado plants. **Environmental Monitoring and Assessment**, v. 193, n. 11, p. 731, 2021.

FERREIRA, WN et al. Effect of water stress on seedling growth in two species with different abundances: the importance of Stress Resistance Syndrome in seasonally dry tropical forest. **Acta Botanica Brasilica**, v. 29, p. 375-382, 2015.

FLAKE, SW et al. Savannas are not old fields: functional trajectories of forest expansion in a fire-suppressed Brazilian savanna are driven by habitat generalists. **Functional Ecology**, v. 35, n. 8, p. 1797-1809, 2021.

FURTADO, LO et al. Winners and losers: how woody encroachment is changing the small mammal community structure in a neotropical savanna. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 9, p. 774744, 2021.

GAWRYSZEWSKI, FM et al. Frequent fires alter tree architecture and impair reproduction of a common fire-tolerant savanna tree. **Plant Biology**, v. 22, n. 1, p. 106-112, 2020.

GOBBI, KF et al. Área foliar específica e anatomia foliar quantitativa do capim-braquiária e do amendoim-forrageiro submetidos a sombreamento. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 40, p. 1436-1444, 2011.

HOFFMANN, WA et al. Tree topkill, not mortality, governs the dynamics of savanna–forest boundaries under frequent fire in central Brazil. **Ecology**, v. 90, n. 5, p. 1326-1337, 2009.

HOFMANN, GS et al. The Brazilian Cerrado is becoming hotter and drier. **Global Change Biology**, v. 27, n. 17, p. 4060-4073, 2021.

HONDA, EA; DURIGAN, G. Woody encroachment and its consequences on hydrological processes in the savannah. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 371, n. 1703, p. 20150313, 2016.

IPCC (2023) Summary for Policymakers. In: Lee H, Romero J, Core Writing Team (eds) **Climate change 2023: synthesis report contribution of working groups I, II and III to the sixth assessment report of the intergovernmental panel on climate change**. IPCC, Geneva, p. 1–34.

HU, XW et al. Comparison of the effects of temperature and water potential on seed germination of Fabaceae species from desert and subalpine grassland. **American Journal of Botany**, v. 102, n. 5, p. 649-660, 2015.

KOBZIAR, LN et al. Principles of fire ecology. **Fire Ecology**, v. 20, n. 1, p. 39, 2024.

- KRONKA, FJN et al. Inventário florestal da vegetação natural do Estado de São Paulo. 2005.
- LAUTON, MB et al. Does the functional leaf anatomy of *Justicia calycina* (Acanthaceae) reflect variation across a canopy gradient in the Southern Brazilian Amazon?. **Acta Botanica Brasilica**, v. 36, 2022.
- LEHMANN, CER et al. Savanna vegetation-fire-climate relationships differ among continents. **Science**, v. 343, n. 6170, p. 548-552, 2014.
- LI, W et al. The karrikin receptor KAI2 promotes drought resistance in *Arabidopsis thaliana*. **PLoS Genetics**, v. 13, n. 11, p. e1007076, 2017.
- LORAM-LOURENÇO, L et al. A structure shaped by fire, but also water: ecological consequences of the variability in bark properties across 31 species from the Brazilian Cerrado. **Frontiers in Plant Science**, v. 10, p. 1718, 2020.
- MARCUS, A et al. Protein synthesis in imbibed seeds III. Kinetics of amino acid incorporation ribosome activation, and polysome formation. **Plant Physiology**, v. 41, n. 7, p. 1162-72, 1966.
- MIRANDA, HS et al. Fires in the cerrado, the Brazilian savanna. In: COCHRANE, WA (ed.). **Tropical Fire Ecology**. Springer Praxis Books. Springer, Berlin, Heidelberg, v. 1, p. 427-450, 2009.
- MAURIN, O et al. Savanna fire and the origins of the ‘underground forests’ of Africa. **New Phytologist**, v. 204, n. 1, p. 201-214, 2014.
- MELO, GA et al. A metabolomic study of *Gomphrena agrastis* in Brazilian Cerrado suggests drought-adaptive strategies on metabolism. **Scientific Reports**, v. 11, n. 1, p. 12933, 2021.
- MENDONÇA, AMC et al. Anatomical, physiological and allometric contrasts of the Cerrado tree *Dalbergia miscolobium* in full sun and shade environments. **Southern Forests: a Journal of Forest Science**, v. 82, n. 2, p. 104-111, 2020.
- MENDONÇA, AMC et al. Phenotypic plasticity of *Pimenta pseudocaryophyllus* (Gomes) Landrum under different light conditions. **Floresta e Ambiente**, v. 26, e20180376, 2019.
- MIATTO, RC et al. Relationships between soil nutrient status and nutrient-related leaf traits in Brazilian cerrado and seasonal forest communities. **Plant and Soil**, v. 404, p. 13-33, 2016.
- MOLES, AT; WESTOBY, M. What do seedlings die from and what are the implications for evolution of seed size?. **Oikos**, v. 106, n. 1, p. 193-199, 2004.
- MORDELET, P et al. Effects of tree clumps on soil characteristics in a humid savanna of West Africa (Lamto, Côte d'Ivoire). **Plant and Soil**, v. 153, p. 103-111, 1993.
- MOTTA, GST et al. Smoke effects on the germination of Cerrado species. **Plant Ecology**, p. 1-9, 2024.

- MOYO, M et al. Aqueous smoke and karrikin influence seed germination of *Amaranthus dubius* in varying light, temperature and osmotic stress conditions. **South African Journal of Botany**, v. 148, p. 704-709, 2022a.
- MOYO, M et al. Seed priming with smoke water and karrikin improves germination and seedling vigor of *Brassica napus* under varying environmental conditions. **Plant Growth Regulation**, v. 97, n. 2, p. 315-326, 2022.
- NADEEM, M et al. Research progress and perspective on drought stress in legumes: a review. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 20, n. 10, p. 2541, 2019.
- NEVES, K et al. Woody encroachment affects multiple dimensions of ant diversity in a neotropical savanna. **Insect Conservation and Diversity**, v. 16, n. 3, p. 393-402, 2023.
- PAIVA, AO; SILVA, LCR; HARIDASAN, M. Productivity-efficiency tradeoffs in tropical gallery forest-savanna transitions: linking plant and soil processes through litter input and composition. **Plant Ecology**, v. 216, p. 775-787, 2015.
- PAUSAS, JG; PARR, CL. Towards an understanding of the evolutionary role of fire in animals. **Evolutionary Ecology**, v. 32, n. 2, p. 113-125, 2018.
- PILON, NAL et al. Shade alters savanna grass layer structure and function along a gradient of canopy cover. **Journal of Vegetation Science**, v. 32, n. 1, p. e12959, 2021a.
- PILON, NAL et al. The diversity of post-fire regeneration strategies in the cerrado ground layer. **Journal of Ecology**, v. 109, n. 1, p. 154-166, 2021b.
- PINHEIRO, LFS et al. Shade drives plant community changes of ground-layer savanna vegetation: short-term changes under an experimental approach. **Journal of Vegetation Science**, v. 33, n. 2, p. e13118, 2022a.
- PINHEIRO, LFS et al. Changes in irradiance and soil properties explain why typical non-arboreal savanna species disappear under tree encroachment. **Australian Journal of Botany**, v. 64, n. 4, p. 333-341, 2016.
- PINHEIRO, LFS et al. Leaf anatomical traits of non-arboreal savanna species along a gradient of tree encroachment. **Acta Botanica Brasiliica**, v. 32, p. 28-36, 2018.
- RAMOS, DM et al. Avoiding the dry season: dispersal time and syndrome mediate seed dormancy in grasses in Neotropical savanna and wet grasslands. **Journal of Vegetation Science**, v. 28, n. 4, p. 798-807, 2017.
- RAMOS, DM et al. Fire cues trigger germination and stimulate seedling growth of grass species from Brazilian savannas. **American Journal of Botany**, v. 106, n. 9, p. 1190-1201, 2019.
- RAMOS-NETO, MB; PIVELLO, VR. Lightning fires in a Brazilian savanna national park: rethinking management strategies. **Environmental Management**, v. 26, p. 675-684, 2000.

RIBEIRO, JF; WALTER, BMT. As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. In: SANO, SM; ALMEIDA, SP; RIBEIRO, JF (ed.). **Cerrado: ecologia e flora**, Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica, v. 1, p. 151-212, 2008.

RIBEIRO, JWF et al. The distinct roles of water table depth and soil properties in controlling alternative woodland-grassland states in the Cerrado. **Oecologia**, v. 195, n. 3, p. 641-653, 2021.

RIBEIRO, JWF et al. Waterlogging as an environmental filter to tree recruitment in tropical wet grasslands. **Australian Journal of Botany**, v. 69, n. 8, p. 543-553, 2021.

RIBEIRO, JWF; KOLB RM. Distinct germination responses may contribute to the distribution pattern of two *Moquiniastrum* species in different phytophysiognomies from the Brazilian savanna. **Flora**, v. 223, p. 159-166, 2016.

ROLO, V; MORENO, G. Shrub encroachment and climate change increase the exposure to drought of Mediterranean wood-pastures. **Science of the Total Environment**, v. 660, p. 550-558, 2015.

ROSSATTO, DR et al. Photosynthetic responses of understory savanna plants: Implications for plant persistence in savannas under tree encroachment. **Flora**, v. 240, p. 34-39, 2018.

ROSSATTO, DR; KOLB, RM. *Gochnatia polymorpha* (Less.) Cabrera (Asteraceae) changes in leaf structure due to differences in light and edaphic conditions. **Acta Botanica Brasilica**, v. 24, p. 605-612, 2010.

ROSSATTO, DR; KOLB, RM. Structural and functional leaf traits of two *Gochnatia* species from distinct growth forms in a sclerophyll forest site in Southeastern Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 26, p. 849-856, 2012.

ROSSATTO, DR; RIGOBELLO, EC. Tree encroachment into savannas alters soil microbiological and chemical properties facilitating forest expansion. **Journal of Forestry Research**, v. 27, p. 1047-1054, 2016.

SCALON, MC et al. Do litter manipulations affect leaf functional traits of savanna woody plants?. **Plant ecology**, v. 215, p. 111-120, 2014.

SILVA, MC et al. Elevation modulates the impacts of climate change on the Brazilian Cerrado flora. **Diversity and Distributions**, v. 30, n. 5, p. e13832, 2024.

SIMON, EW. Early events in germination. In: MURRAY, DR (ed.). **Germination and Reserve Mobilization**. New York: Academic Press, p. 77-115, 1984.

SIMON, MF; PENNINGTON, T. Evidence for adaptation to fire regimes in the tropical savannas of the Brazilian Cerrado. **International Journal of Plant Sciences**, v. 173, n. 6, p. 711-723, 2012.

SINGH, S et al. The role of plant-derived smoke and karrikinolide in abiotic stress mitigation: An Omic approach. **Plant Stress**, v. 7, p. 100147, 2023.

SOUZA, CS et al. Germination of grass species from dry and wet grasslands in response to osmotic stress under present and future temperatures. **American Journal of Botany**, v. 109, n. 12, p. 2018-2019, 2022b.

SOUZA, GF et al. Decrease in species richness and diversity, and shrub encroachment in Cerrado grasslands: A 20 years study. **Applied Vegetation Science**, v. 25, n. 3, p. e12668, 2022a.

TOMBESI, S et al. Effect of water stress “memory” on plant behavior during subsequent drought stress. **Environmental and Experimental Botany**, v. 150, p. 106-114, 2018.

TRINDADE, VL et al. The effect of woody encroachment on taxonomic and functional diversity and soil properties in Cerrado wetlands. **Flora**, v. 316, p. 152524, 2024.

VALLADARES, F et al. Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy? **New Phytologist**, v. 148, p. 79-91, 2000.

VALLADARES, F; NIINEMETS, Ü. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 39, p. 237-257, 2008.

WARMING, E; VAHL, M. **Oecology of plants: an introduction to the study of plant-communities**. Clarendon Press, 1909.

ZIRONDI, HL et al. Heat and smoke affect the germination of flammable resprouters: *Vellozia* species in the Cerrado. **Folia Geobotanica**, v. 54, p. 65-72, 2019.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Ao avaliar o efeito das alterações ambientais promovidas por distúrbios antrópicos no Cerrado, observamos que a comunidade herbáceo-arbustiva é fortemente impactada. Os resultados evidenciam que essa comunidade está sujeita a filtros ambientais (e.g. sombreamento e déficit hídrico) desde a germinação, passando pela formação de plântulas, até a sobrevivência em condições alteradas. Nossas observações destacam, ainda, a importância de uma abordagem holística no desenvolvimento de políticas ambientais, especialmente no manejo do fogo no Cerrado, considerando que a supressão desse evento natural pode, indiretamente, reduzir a diversidade de espécies não-arbóreas.

Apesar das respostas funcionais das espécies, o sombreamento, mesmo em curto prazo, exerce uma forte filtragem sobre a comunidade, selecionando espécies mais tolerantes e generalistas para ocuparem as áreas alteradas. Além disso, a deficiência hídrica impactou drasticamente os parâmetros germinativos e a formação de plântulas de espécies herbáceo-arbustivas do Cerrado, o que, em condições naturais, pode resultar na redução do estabelecimento e da variabilidade genética dessas populações. No entanto, o efeito protetor da água de fumaça, até onde sabemos, é o primeiro caso relatado para espécies do Cerrado e pode servir como ponto de partida para investigações sobre seu potencial no cultivo de mudas e na semeadura direta para a restauração de campos degradados.

Diante dos processos de invasão lenhosa e do aumento do déficit hídrico em fisionomias campestres, tornam-se indispensáveis estudos de base como o aqui apresentado, que incorporem diferentes delineamentos experimentais, tanto em campo quanto em laboratório, para compreender as dinâmicas e os efeitos das alterações ambientais sobre a comunidade herbáceo-arbustiva do Cerrado. Estudos futuros podem integrar novas variáveis ambientais, possibilitando projetar os potenciais efeitos das mudanças climáticas globais sobre essa comunidade já impactada.