

# RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 30/07/2020.



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA  
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"



MECANISMOS DE TOLERÂNCIA À DESSECAÇÃO EM  
SEMENTES DE *Annona crassiflora* MART. E *Annona glabra* L.

**MARIANA DE FÁTIMA DE-PIERI-OLIVEIRA**

Dissertação de Mestrado apresentada ao  
Instituto de Biociências, campus de Botucatu,  
UNESP, para obtenção do título de Mestre em  
Ciências Biológicas (Botânica).



**unesp**

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA  
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

“Júlio de Mesquita Filho”

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DE BOTUCATU

MECANISMOS DE TOLERÂNCIA À DESSECAÇÃO EM  
SEMENTES DE *Annona crassiflora* Mart, e *Annona glabra* L.

**MARIANA DE FÁTIMA DE-PIERI-OLIVEIRA**

**ORIENTAÇÃO: PROF<sup>a</sup> DR<sup>a</sup> GISELA FERREIRA**

Dissertação de Mestrado apresentada ao  
Instituto de Biociências, campus de Botucatu,  
UNESP, para obtenção do título de Mestre em  
Ciências Biológicas (Botânica).

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.  
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP  
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSANGELA APARECIDA LOBO-CRB 8/7500

De-Pieri-Oliveira, Mariana de Fátima.

Mecanismos de tolerância à dessecação em sementes de  
*Annona crassiflora* MART. e *Annona glabra* L. / Mariana de  
Fátima De-Pieri-Oliveira. - Botucatu, 2019

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista  
"Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de  
Botucatu

Orientador: Gisela Ferreira

Capes: 20303009

1. Annonaceae. 2. Enzimas. 3. Antioxidantes. 4. Proteínas.  
5. Secagem. 6. Sementes.

Palavras-chave: Annonaceae; enzimas antioxidantes;  
proteínas LEA; secagem de sementes.

“O que com amor faço, não sinto cansaço!”

**Desconhecido**

DEDICO,  
Ao meu marido **Jônata Nascimento de Oliveira**  
e aos meus pais **José Claudio De Pieri** e **Eloisa  
de Fátima Alves**, pois vocês são meu porto  
seguro.

## AGRADECIMENTOS

Agradeço a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES), pela concessão da bolsa de estudos. Código de Financiamento 001.

Ao Instituto de Biociências da UNESP - Botucatu, por ceder sua infraestrutura para a realização desse projeto.

Ao Arildo José dos Santos, Arislene Siqueira dos Santos, Daniel Francisco Tavares, Fabrício Francisco Tavares, Pedro Tavares e Sônia Francisco Tavares por disponibilizarem os frutos e sementes de Marolo para a realização do trabalho.

Ao Prof. Dr. Eurico Eduardo Pinto de Lemos e a Universidade Federal de Alagoas (UFAL) por disponibilizarem os frutos e sementes de *Annona glabra* para a realização do trabalho.

A Profa. Dra. Gisela Ferreira, pela orientação, confiança, amizade e dedicação na realização deste trabalho.

Ao Prof. Dr. Paulo Roberto Rodrigues Ramos, por viabilizar e auxiliar as análises de proteínas LEA.

A Profa. Dra. Silvia Rodrigues Machado e sua aluna Ma. Daiane Maia de Oliveira por viabilizar e auxiliar as análises anatômicas.

A Profa. Dra. Camila Kissman pelas conversas e auxílio quando precisei.

A Profa. Dra. Carmen Silvia F. Boaro e aos funcionários da Pós-Graduação por todo o auxílio e dedicação.

A Profa. Dra. Elizabeth Orika Ono, por viabilizar as extrações para as análises bioquímicas.

A Profa. Dra. Tatiane Maria Rodrigues pela disposição em ajudar nas análises de ultraestrutura.

Aos funcionários e amigos do Departamento de Botânica do IBB (UNESP), por todo auxílio, amizade e conversas.

A Deus, por sua infinita bondade e por sempre me abençoar e amparar.

Aos meus pais Eloisa de Fátima Alves e José Claudio De Pieri, meus avós, irmãos e cunhados por cuidarem sempre de mim, não deixando que nada me faltasse, pela confiança, respeito e amor.

Ao meu querido marido Jônata Nascimento de Oliveira por ser meu companheiro de todas as horas e por todo auxílio e paciência durante a realização dos experimentos e escrita.

As minhas amigas Carolina Ovíde Mimi, Marília Caixeta Sousa e Patrícia Carriel Correa por todos os momentos de alegria e trabalho, sou grata por tudo.

A todos os colegas do laboratório de germinação pelos momentos memoráveis.

A Cibele dos Santos Borges, Paula Prado Pontes, Scarlet Marques de Oliveira e Ana Flávia Quiarato Lozano pela convivência e parceria de sempre.

A Laísa Tais Cabral Rodrigues e Giovanna Shizue Takahashi pela amizade e parceria de sempre.

A Francisca Zildélia da Silva e Felipe Giroto Campos por toda a ajuda nas análises enzimáticas.

A minha família, pelo exemplo de simplicidade e união.

Aos meus amigos, todos, sem exceção! Não deixarei escrito aqui nomes, para não cometer o erro de esquecer alguém. Obrigada pelas risadas, apoio e companhia!

## Sumário

RESUMO .....	8
ABSTRACT- .....	10
1. INTRODUÇÃO.....	11
2. CAPÍTULO 1: Revisão de literatura .....	13
2.1. <i>Desenvolvimento e maturação de sementes</i> .....	13
2.2. <i>Tolerância à dessecação (TD) de sementes</i> .....	13
2.2.1. <i>Proteínas da embriogênese tardia -LEA</i> .....	14
2.2.2. <i>Carboidratos</i> .....	16
2.2.3. <i>Proteção aos radicais livres</i> .....	17
2.3. <i>Família Annonaceae e a tolerância à dessecação</i> .....	19
3. CAPÍTULO 2: Artigo.....	21
Resumo .....	22
Abstract .....	24
3.3. Introdução .....	26
3.4. Material e Métodos .....	27
<i>Curva de secagem</i> .....	28
<i>Teste de germinação</i> .....	28
<i>Análises bioquímicas</i> .....	29
<i>Perfil e quantificação de açúcares</i> .....	30
<i>Determinação de Proteínas LEA</i> .....	30
<i>Teores de Lipoperóxido</i> .....	31
<i>Análises estatísticas</i> .....	31
3.5. Resultados.....	32
3.6. Discussão .....	46
3.7. Conclusões .....	51
3.8. Agradecimentos .....	51
3.9. Literatura Citada .....	52
4. CONSIDERAÇÕES FINAIS .....	56
5. REFERÊNCIAS .....	56

**DE-PIERI-OLIVEIRA, M.F. Mecanismos de tolerância à dessecação em sementes de *Annona crassiflora* Mart. e *Annona glabra* L. 2019. 62p. DISSERTAÇÃO (MESTRADO) – INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS, UNESP - UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA, BOTUCATU.**

**RESUMO-** Para que as plantas conseguissem conquistar o ambiente terrestre, foi necessário desenvolver habilidades que as tornassem capazes de sobreviver aos desafios de seu *habitat*, dentre as quais estão o desenvolvimento de mecanismos de tolerância à dessecação das sementes. Espécies que habitam locais com grande disponibilidade de água tendem a produzir sementes recalcitrantes e por outro lado, as espécies que habitam locais secos, como os Cerrados, tendem a produzir sementes ortodoxas, conseguindo tolerar períodos de seca sem acumular danos que prejudiquem a germinação. Dentre os sistemas que atuam no mecanismo de tolerância à dessecação estão a atividade de enzimas antioxidantes, o acúmulo de açúcares e a atividade das proteínas da embriogênese tardia (LEA). A família Annonaceae possui espécies inseridas em *habitats* contrastantes, como a *Annona crassiflora*, oriunda do Cerrado e a *Annona glabra*, oriunda de manguezais o que as torna interessantes para avaliar se suas sementes apresentam diferentes respostas frente à tolerância à dessecação. Para alcançar esse objetivo, sementes das duas espécies foram coletadas e avaliadas após submissão a diferentes níveis de secagem (teor inicial de água, 20%, 10% e 5%) e secagem seguida de reidratação. Foram realizados testes de germinabilidade, quantificação enzimática (superóxido dismutase (SOD) (EC 1.15.1.1), peroxidase (POD) (EC 1.11.1.7) e catalase (CAT) (EC 1.11.1.6)); de açúcares (frutose, galactose, glicose, manose, sacarose e trealose); determinação de proteínas LEA e teor de lipoperóxido. Os resultados mostraram que as sementes de *A. crassiflora* foram capazes de tolerar secagem até teor de água de 10% e *A. glabra* até 5%, além disso, a atividade das enzimas antioxidantes variou entre as espécies em função da secagem das sementes, de modo que para sementes de *A. crassiflora* a superóxido dismutase foi a enzima que apresentou maiores alterações em sua atividade enquanto que nas sementes de *A. glabra* foram a catalase e a peroxidase. Por outro lado, em ambas as espécies ocorreram reduções do conteúdo de açúcares solúveis totais com a secagem, e após reidratação a redução foi apenas nas sementes de *A. glabra*. Em *A. crassiflora* o número de proteínas LEA foi reduzido com a secagem, o que resultou em menor capacidade das sementes de tolerar os maiores níveis de secagem (teor de água de 5%), enquanto em *A. glabra* o número se manteve e as sementes suportaram secagem até 5%. As respostas distintas destes sistemas juntamente com a redução de danos de membrana celular observada pela análise de lipoperóxido e das taxas de

germinação mostram a ação distinta dos diferentes mecanismos envolvidos para garantir os diferentes níveis de tolerância à dessecação nestas espécies.

**Palavras-chave:** Annonaceae; enzimas antioxidantes; proteínas LEA; secagem de sementes.

**DE-PIERI-OLIVEIRA, M.F. Mechanisms of desiccation tolerance in seeds of *Annona crassiflora* Mart. and *Annona glabra* L. 2019 62.p DISSERTATION (MASTER'S) - INSTITUTE OF BIOSCIENCES, UNESP – SÃO PAULO STATE UNIVERSITY, BOTUCATU.**

**ABSTRACT-** In order for plants to conquer the terrestrial environment, it was necessary to develop skills that would enable them to survive the challenges of their habitat, including the development of seed desiccation tolerance mechanisms. Species that inhabit places with high water availability tend to produce recalcitrant seeds and, on the other hand, species that inhabit dry places, such as Cerrados, tend to produce orthodox seeds, being able to tolerate periods of drought without accumulating germinating damage. Systems that act on the desiccation tolerance mechanism include antioxidant enzyme activity, sugar accumulation, and late embryogenesis (LEA) protein activity. The Annonaceae family has species in contrasting habitats, such as *Annona crassiflora*, from the Cerrado and *Annona glabra*, from mangroves, which makes them interesting to evaluate if their seeds have different responses to desiccation tolerance. To achieve this goal, seeds of both species were collected and evaluated after submission to different drying levels (initial water content, 20%, 10% and 5%) and drying followed by rehydration. Germinability, enzymatic quantification (superoxide dismutase (SOD) (EC 1.15.1.1), peroxidase (POD) (EC 1.11.1.7) and catalase (CAT) (EC 1.11.1.6) tests were performed; sugars (fructose, galactose, glucose, mannose, sucrose and trehalose); determination of LEA proteins and lipoperoxide content. The results showed that *A. crassiflora* seeds were able to tolerate drying up to 10% water content and *A. glabra* up to 5%. Moreover, the activity of antioxidant enzymes varied among species as a function of drying of seeds, for *A. crassiflora* seeds, superoxide dismutase was the enzyme that showed the greatest alterations in its activity, whereas in *A. glabra* seeds it was catalase and peroxidase. On the other hand, in both species there were reductions in the total soluble sugar content with drying, and after rehydration the reduction was only in *A. glabra* seeds. In *A. crassiflora* the number of LEA proteins was reduced with drying, which resulted in lower seed capacity to tolerate the highest drying levels (5% water content), while in *A. glabra* the number remained and seeds could withstand drying up to 5%. The distinct responses of these systems together with the reduction in cell membrane damage observed by lipoperoxide analysis and germination rates show the distinct action of the different mechanisms involved to ensure the different levels of desiccation tolerance in these species.

**Keywords:** Annonaceae; antioxidant enzymes; LEA proteins; drying of seeds.

## 1. Introdução

A tolerância à dessecação é a capacidade que determinados organismos possuem de sobreviver às situações de ausência de água. Ao longo da evolução, para que as plantas conseguissem conquistar a terra, esta característica foi fundamental e atualmente é encontrada nos *taxa* dos fungos, plantas (sementes) e bactérias (DEKKERS et al., 2015).

No final do estágio de formação, durante a maturação, a semente pode permanecer hidratada e sem necessitar de um período de repouso pós-maturidade sendo geralmente dispersa pela planta-mãe em locais úmidos e com temperatura relativamente elevada, germina rapidamente e garante vantagem na competição com as outras sementes. Este comportamento indica recalcitrância (BARBEDO; MARCOS FILHO, 1988). Ao contrário, nas sementes ortodoxas ocorre desidratação e com esta condição, as sementes podem resistir à escassez de água no ambiente e se não existir dormência, reassumir a atividade metabólica para germinar quando estiver em condições favoráveis (ANDRADE et al., 2005; BARBEDO; MARCOS FILHO, 1998; NEVES, 1994). Existem ainda as intermediárias, que segundo Ellis et al. (1990) toleram alguma secagem, porém não a níveis tão baixos de água quanto às ortodoxas, o que poderia prejudicar a sua longevidade.

As diferentes respostas dos mecanismos presentes nas sementes são consequências das necessidades que as plantas passaram no decorrer dos anos, durante o processo evolutivo. Deste modo, as sementes das plantas que se depararam com a escassez de água, necessitaram desenvolver adaptações para sobreviverem a tais condições. Assim, a maioria das espécies que produzem sementes recalcitrantes são endêmicas dos trópicos e subtropicais úmidos (BERJAK; PAMMENTER, 2008), como exemplo, a *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. originária de regiões naturalmente alagadas e *Euterpe edulis* Mart. originária da Mata Atlântica, ambas recalcitrantes, uma vez que não houve necessidade de adaptação à condição de seca (ANDRADE; PEREIRA, 1997; FISCH; NOGUEIRA JR; MANTOVANI, 2006; PIÑA-RODRIGUES; FIGLIOLIA, 2005).

Segundo Tweddle et al. (2003) a proporção de espécies recalcitrantes diminui à medida que o *habitat* se torna mais seco, sendo mais comuns em zonas de vegetação úmida e relativamente sazonal e menos frequentes, mas não ausentes, em *habitats* áridos e altamente sazonais, o que está de acordo com o levantamento de 50 espécies oriundas do Cerrado realizado por Costa (2009), onde 37 foram classificadas como ortodoxas, nove como recalcitrantes, três intermediárias e uma como recalcitrante/intermediária. Deste modo, no

domínio Cerrado há maior incidência de espécies ortodoxas e estas espécies tiveram que se adaptar a condições de seca ou a restrições hídricas até que condições favoráveis à germinação ocorressem.

As adaptações colaboraram com a evolução das sementes, pois com o desenvolvimento de mecanismos específicos (sistema antioxidante, as proteínas LEA e a atuação dos açúcares) foi possível sobreviver após a desidratação (ZHU, Y et al. 2006 citado por BAI et al., 2015). Tais mecanismos são capazes de evitar os danos celulares provocados pela secagem e garantir o redirecionamento do metabolismo após a reidratação, com a finalidade de reiniciar o processo de germinação (WALTERS, 2000). Em contrapartida, as sementes recalcitrantes, por não apresentarem a fase de secagem durante a maturação, não possuem eficiência dos mecanismos de tolerância à dessecação sendo, portanto dispersas com alto conteúdo de água e conseqüentemente com o metabolismo ativo e por isso, quando expostas a secagem perdem sua viabilidade (BERJAK; PAMMENTER, 2008; BERJAK; VERTUCCI; PAMMENTER, 1993; PAMMENTER; BERJAK, 2000).

De fato, acredita-se que a capacidade de tolerar a dessecação possa estar envolvida com as condições impostas pelo *habitat* em que a espécie está inserida. Um exemplo disso são as sementes de espécies que ocorrem em manguezais que durante o desenvolvimento, prosseguem diretamente da maturação para a germinação, sem passar pela fase da desidratação (FERREIRA; BORGHETTI, 2004). Porém, existem espécies capazes de tolerar a secagem, inseridas em *habitats* úmidos (CARVALHO; NASCIMENTO; MULLER, 2001), assim como espécies recalcitrantes em *habitats* com escassez de água (BERNARDES et al., 2007).

Como Annonaceae possui espécies presentes nos mais diversos *habitats*, desde Caatingas até manguezais (Flora do Brasil 2020), a família torna-se interessante para o presente estudo, elucidando os aspectos acima mencionados. Como demonstrado por Ferreira et al. (2019), a classificação das sementes de Annonaceae quanto à tolerância à dessecação não está subsidiada pelo estudo dos mecanismos de tolerância à dessecação, havendo lacuna em relação às sementes de Annonaceae. No entanto, pouco tem sido relatado quanto à tolerância à dessecação das sementes da família (CORSATO, 2014). *Annona glabra* L. é espécie nativa e possui como *habitat* natural os estuários e manguezais; *Annona crassiflora* Mart. também é espécie nativa que pode ser encontrada em campo sujo, cerrado e cerradão. Considerando que são espécies da mesma família, oriundas de *habitats* distintos, sendo A.

*glabra* classificada como ortodoxa ( CARVALHO; NASCIMENTO; MULLER, 2001) e *A. crassiflora* não classificada e com os mecanismos de tolerância à dessecação ainda não esclarecidos, o objetivo deste estudo foi avaliar se sementes de *Annona* oriundas de *habitats* contrastantes apresentam diferentes respostas frente à tolerância à dessecação.

#### 4. Considerações finais

Levando em consideração a importância da família Annonaceae, a diversidade de ambientes nos quais a família se encontra e a capacidade de tolerar a dessecação de espécies oriundas de *habitats* com menor disponibilidade de água, é importante o esclarecimento do modo como os mecanismos de tolerância à dessecação de sementes da família Annonaceae oriundas de *habitats* contrastantes atuam.

Com os resultados obtidos neste trabalho, podemos concluir que os mecanismos de tolerância à dessecação atuam de modo distinto para que sementes de *A. crassiflora* e *A. glabra*, oriundas de *habitats* contrastantes, sejam capazes de tolerar diferentes níveis de secagem.

#### 5. Referências

ALFENAS, A.C.; BRUNE, W. Eletroforese em gel de poliacrilamida. In: ALFENAS, A.C. Eletroforese de isoenzimas e proteínas afins: **fundamentos e aplicações em plantas e microrganismos**. Viçosa, MG: UFV, 1998. p.151-182.

ANDRADE, A. C. S. D.; PEREIRA, T. S. Comportamento de armazenamento de sementes de palmito (*Euterpe edulis* Mart.). **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 32, n. 10, p. 987–991, 1997.

ANDRADE, R. DO R.; SCHORN, L. A.; NOGUEIRA, A. C. Tolerância à dessecação em sementes de *Archontophoenix alexandrae* Wendl. and drude (Palmeira Real Australiana). **Ambiência - Revista do Centro de Ciências Agrárias e Ambientais**, v. 1, n. 2, p. 279–288, 2005.

Annona in **Flora do Brasil 2020** em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB117159>>. Acesso em: 16 Dez. 2018.

Annonaceae in **Flora do Brasil 2020** em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB110219>>. Acesso em: 15 Dez. 2018

AQUINO, F. D. G. et al. Espécies Vegetais de Uso Múltiplo em Reservas Legais de Cerrado - Balsas, MA. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 5, n. 1, p. 147–149, 2007.

ATAÍDE, G. D. M. et al. Changes in seed reserves of *Melanoxylon brauna* Schott. (Fabaceae Caesalpinoideae) during germination at different temperatures. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v. 12, n. 3, p. 372–379, 2017.

BAI, B. et al. Metabolic patterns associated with the seasonal rhythm of seed survival after dehydration in germinated seeds of *Schismus arabicus*. **BMC Plant Biology**, v.15, n.37, p. 1–11, 2015.

BAILLY, C. et al. Changes in oligosaccharide content and antioxidant enzyme activities in developing bean seeds as related to acquisition of drying tolerance and seed quality. **Journal of Experimental Botany**, v. 52, n. 357, p. 701–708, 2001.

BARBEDO, C. J.; MARCOS FILHO, J. Tolerância à dessecação em sementes. **Acta Botanica Brasilica**, v. 12, n. 2, p. 145–164, 1998.

BATTAGLIA, M. et al. The Enigmatic LEA Proteins and Other Hydrophilins [ W ]. **Plant Physiology**, v. 148, n. September, p. 6–24, 2008.

BEAUCHAMP, C.; FRIDOVICH, I. Superoxide Dismutase: Improved Assays and an Assay Applicable to Acrylamide Gels. **Analytical Biochemistry**, v. 44, p. 276–287, 1971.

BERJAK, P.; PAMMENTER, N. W. From *Avicennia* to *Zizania*: Seed recalcitrance in perspective. **Annals of Botany**, v. 101, n. 2, p. 213–228, 2008.

BERJAK, P.; VERTUCCI, C. W.; PAMMENTER, N. W. Effects of developmental status and dehydration rate on characteristics of water and desiccation-sensitivity in recalcitrant seeds of *Camellia sinensis*. **Seed Science Research**, v. 3, n. 3, p. 155–166, 1993.

BERNARDES, T. G. et al. Efeito do armazenamento e de fitohormônios na qualidade fisiológica de sementes de Araticum (*Annona crassiflora* Mart.). **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 37, n. 3, p. 163–168, 2007.

BLACKMAN, S. A. et al. Maturation Proteins Associated with Desiccation Tolerance in Soybean. **Plant Physiology**. v. 96, p. 868–874, 1991.

BOSCOLO, M. Sucochemistry: synthesis and potentialities for applications of some sucrose chemical derivates. **Química nova**, v. 26, n. 6, p. 906–912, 2003.

BRASIL. Ministério da Agricultura. **Regra de análise de sementes**. Brasília: Departamento de Produção Vegetal, p. 398, 2009.

BUCKERIDGE, M. S. et al. Polissacarídeos de reserva de parede celular em sementes. estrutura, metabolismo, funções e aspectos ecológicos. **Revista brasileira de fisiologia vegetal**, v. edição esp, n. 12, p. 137–162, 2000.

CARVALHO, J. E. U.; NASCIMENTO, W. M. O.; MULLER, C. H. Tolerância de sementes de Araticum-do-brejo (*Annona glabra* L.) ao dessecação e ao congelamento. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 23, n. 1, p. 179–182, 2001.

CHATROU, L. W. et al. A New Higher-level Classification of The Pantropical Flowering Palnt Family Annonaceae Informed by Molecular Phylogenetics. **Botanical Journal of the**

**Linnean Society**, v. 169, p. 5–40, 2012.

CHENG, H. Y.; SONG, S. Q. Possible involvement of reactive oxygen species scavenging enzymes in desiccation sensitivity of antiaris toxicaria seeds and axes. **Journal of Integrative Plant Biology**, v. 50, n. 12, p. 1549–1556, 2008.

CORSATO, J. M. TOLERÂNCIA À DESSECAÇÃO E ARMAZENAMENTO DE ARATICUM-DE-TERRA-FRIA (*Annona emarginata* (SCHLTDL.) H. RAINER). 95p. **Dissertação (Mestrado)** Instituto de Biociências, UNESP - Universidade Estadual Paulista, Botucatu, 2010.

CORSATO, J. M. MATURAÇÃO E AQUISIÇÃO DE TOLERÂNCIA À DESSECAÇÃO DE SEMENTES DE *Annona emarginata* (SCHLTDL.) H. RAINER. 185p. **Tese (Doutorado)** Universidade Estadual Paulista Julio de Mesquita Filho, 2014.

CORSATO, J. M.; FERREIRA, G.; BARBEDO, C. J. Desiccation tolerance in seeds of *Annona emarginata* (Schldtl.) H. Rainer and action of plant growth regulators on germination. **Brazilian Society of Plant Physiology**, v. 24, n. 4, p. 253–260, 2012.

COSTA, C. J. **Armazenamento e conservação de sementes de espécies do Cerrado**. Planaltina-DF: EMBRAPA CERRADOS 2009. 30p. (EMBRAPA CERRADOS ISSN:1517-5111, ISSN Online: 2176-5081; Documentos, 265).

COSTA, M. C. D. et al. Key genes involved in desiccation tolerance and dormancy across life forms. **Plant Science**, p. 1–7, 2016.

DALANHOL, S. J. et al. Dormência em sementes de *Annona cacans* Warm. (Annonaceae). **Revista Acadêmica: Ciências Agrárias e Ambientais**, v. 11, n. 1, p. s183–s189, 2013.

DEKKERS, B. J. W. et al. Acquisition and loss of desiccation tolerance in seeds: from experimental model to biological relevance. **Planta**, v. 241, n. 3, p. 563–577, 2015.

DELSENY, M. et al. Late Embryogenesis Abundant (LEA) protein gene regulation during Arabidopsis seed maturation. **Journal of Plant Physiology**, v. 158, p. 419–427, 2001.

DUBOIS, M. et al. Colorimetric Method for Determination of Sugars and Related Substances. **Analytical Chemistry**, v. 28, n. 3, p. 350–356, 1956.

ELLIS, R. H.; HONG, T. D.; ROBERTS, E. H. An Intermediate Category of Seed Storage Behaviour? **Journal of Experimental Botany**, v. 41, n. 230, p. 1167–1174, 1990.

FERREIRA, A. G.; BORGHETTI, F. **Germinação: do básico ao aplicado**. Porto Alegre: Artmed, 2004. 323 p.

FERREIRA, G. et al. Water uptake by *Annona diversifolia* SAFF. And *A. purpurea* MOC. & Sessé ex dunal seeds (Annonaceae). **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 36, n.

edição especial, p. 288–295, 2014.

FERREIRA, G. et al. Propagation of Annonaceous plants. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 41, n. 1, p. e-500, 2019.

FISCH, S. T. V.; NOGUEIRA JR, L. R.; MANTOVANI, W. Fenologia reprodutiva de *Euterpe edulis* Mart. Na Mata Atlântica (reserva ecológica do Tabiju, Pindamonhangaba – SP). **Biota Neotropica**, v. 6, n. 3, p. 31–37, 2006.

GARCIA, I. S. et al. Changes in soluble carbohydrates during storage of *Caesalpinia echinata* Lam. (Brazilwood) seeds, an endangered leguminous tree from the Brazilian Atlantic Forest. **Brazilian Journal of Biology**, v. 66, n. 2B, p. 739–745, 2006.

GONZÁLEZ-ESQUINCA, A. R. et al. Alkaloids and Acetogenins in Annonaceae development: Biological considerations. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 36, n. edição especial, p. 1–16, 2014.

GREGGAINS, V. et al. Metabolism-induced free radical activity does not contribute significantly to loss of viability in moist-stored recalcitrant seeds of contrasting species. **New Phytologist**, v. 148, n. 2, p. 267–276, 2000.

HADAS, A. Water Uptake and Germination of Leguminous Seeds in Soils of Changing Matric and Osmotic Water Potential. **Journal of Experimental Botany**, v. 27, n. 98, p. 480–489, 1976.

HEATH, R.; PACKER, L. Photoperoxidation in isolated Chloroplasts I. Kinetics and Stoichiometry of Fatty Acid Peroxidation Department. **Archives of Biochemistry and Biophysics**, v. 125, p. 189–198, 1968.

HENDRY, G. A. F. Oxygen, free radical processes and seed longevity. **Seed Science Research**, v. 3, n. 3, p. 141–153, 1993.

HOEKSTRA, F. A.; GOLOVINA, E. A.; BUITINK, J. Mechanism of plant desiccation tolerance. **Trends in Plant Science**, v. 6, n. 9, p. 431–438, 2001.

ILLING, N. et al. The Signature of Seeds in Resurrection Plants: A Molecular and Physiological Comparison of Desiccation Tolerance in Seeds and Vegetative Tissues. **Integrative and Comparative Biology**, v. 45, p. 771–787, 2005.

INFANTE MATA, D.; MORENO-CASASOLA, P. Effect of in situ storage, light, and moisture on the germination of two wetland tropical trees. **Aquatic Botany**, v. 83, n. 3, p. 206–218, 2005.

JING, Y. et al. Functional characterization of galactinol synthase and raffinose synthase in desiccation tolerance acquisition in developing *Arabidopsis* seeds. **Journal of Plant Physiology**, v. 230, n. December 2017, p. 109–121, 2018.

JOSÉ, S. C. B. R.; PINHO, É. V. DE R. VON; DIAS, M. A. G. S. Açúcares e Tolerância à alta temperatura de secagem em sementes de milho. **Revista Brasileira de Sementes**, v. 28, n. 2, p. 60–68, 2006.

KIGEL, J.; GALILI, G. **Seed Development and Germination**. Plenum, New York, 1995.

KLINK, C. A.; MACHADO, R. B. Conservation of the Brazilian Cerrado. **Conservation Biology**, v. 19, n. 3, p. 707–713, 2005.

KOSTER, K. L.; LEOPOLD, A. C. Sugars and Desiccation Tolerance in Seeds. **Plant Physiology**, v. 88, n. 3, p. 829–832, 1988.

KRANNER, I.; BIRTIC, S. A Modulating Role for Antioxidants in Desiccation Tolerance. **Integrative and Comparative Biology**, v. 45, n. 5, p. 734–740, 2006.

LEDUC, S. N. M. et al. Hidratos de carbono não estruturais de sementes imaturas de *C. echinata* (Leguminosae) estão envolvidos na indução de tolerância à dessecação. **Australian Journal of Botany**, v. 60, n. 1, p. 42–48, 2012.

LEHNER, A. et al. Changes in wheat seed germination ability , soluble carbohydrate and antioxidant enzyme activities in the embryo during the desiccation phase of maturation. **Journal of Cereal Science**, v. 43, p. 175–182, 2006.

LEPRINCE, O.; HENDRY, G. A. F.; MCKERSIE, B. D. The mechanisms of desiccation tolerance in developing seeds. **Seed Science Research**, v. 3, n. 4, p. 231–246, 1993.

LIU, Y. et al. Group 3 LEA Protein , ZmLEA3 , Is Involved in Protection from Low Temperature Stress. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, n. July, p. 1–10, 2016.

MARCOS FILHO, J. **Fisiologia de sementes de plantas cultivadas**. FEALQ, Piracicaba, 2005. 495p.

MATSUMOTO, R. S. et al. Potencial alelopático do extrato foliar de *Annona glabra* L . ( Annonaceae ) Após o fracionamento líquido : líquido foram obtidas três. **Acta Botanica Brasilica**, v. 24, n. 3, p. 631–635, 2010.

MELLO, J. I. O. et al. Changes in carbohydrate composition in seeds of three tropical tree species submitted to drying and storage at freezing temperature. **Seed Science and Technology**, v. 39, n. 2, p. 465–480, 2011.

MØLLER, I. M.; JENSEN, P. E.; HANSSON, A. Oxidative Modifications to Cellular Components in Plants. **Annual Review of Plant Biology**, v. 58, p. 459–483, 2007.

NEVES, C. S. V. J. Sementes recalcitrantes - Revisão de Literatura. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 29, n. 9, p. 1.459-1.467, 1994.

OLVERA-CARRILLO, Y.; REYES, J. L.; COVARRUBIAS, A. A. Late embryogenesis abundant proteins Versatile players in the plant adaptation to water limiting environments.

**Plant Signaling and Behavior**, v. 6, n. 4, p. 586–589, 2011.

PAMMENTER, N. W.; BERJAK, P. Evolutionary and ecological aspects of recalcitrant seed biology. **Seed Science Research**, v. 10, n. 03, p. 301–306, 2000.

PEIXOTO, P. H. P. et al. Aluminum Effects on Lipid Peroxidation and on the Activities of Enzymes of Oxidative Metabolism in Sorghum. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 11, n. 3, p. 137–143, 1999.

PIMENTEL-GOMES, F. Curso de estatística experimental. 14. Ed. Piracicaba: ESALQ, 2000. 468 p.

PIÑA-RODRIGUES, F. C. M.; FIGLIOLIA, M. B. Embryo immaturity associated with delayed germination in recalcitrant seeds of *Virola surinamensis* ( Rol .) Warb . ( Myristicaceae ). **Seed Science and Technology**, v. 33, p. 375–386, 2005.

ROBERTS, E. H. et al. Oxidative processes and the control of seed germination. **Seed Ecology**, v. 189218, 1973.

ROSA, S. D. V. F. DA et al. Enzimas removedoras de radicais livres e proteínas LEA associadas à tolerância de sementes de milho à alta temperatura de secagem. **Revista Brasileira de Sementes**, v. 27, n. 2, p. 91–101, 2005.

SÃO JOSÉ, A. R. et al. Atualidades e perspectivas das Anonáceas no mundo. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 36, n. spe1, p. 86–93, 2014.

SILVA, L. A. DA et al. ‘ Desiccation tolerance of *Rhamnidium elaeocarpum* Reissek ( Rhamnaceae ) seeds. **Acta Scientiarum**, v. 37, n. 2, p. 181–189, 2015.

SILVA, E. A. A. et al. Germination ecophysiology of *Annona crassiflora* seeds. **Annals of Botany**, v. 99, n. 5, p. 823–830, 2007.

TAIZ, L. et al. **Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal**. 2017.

TEISSEIRE, H.; GUY, V. Copper-induced changes in antioxidant enzymes activities in fronds of duckweed ( *Lemna minor* ). **Plant science**, v. 153, p. 65–72, 2000.

TEIXEIRA, F. P. et al. Maturation and Desiccation Tolerance in Seeds of *Sesbania virgata* ( Cav .) Pers . **Floresta e Ambiente**, v. 25, n. 4, p. e20160419, 2018.

TUNNACLIFFE, A.; WISE, M. J. The continuing conundrum of the LEA proteins. **Naturwissenschaften**, p. 791–812, 2007.

TWEDDLE, J. C. et al. Ecological aspects of seed desiccation sensitivity. **Journal of Ecology**, v. 91, n. 2, p. 294–304, 2003.

WALTERS, C. Levels of Recalcitrance in Seeds. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 12, n. Edição especial, p. 7–21, 2000.

WISE, M. J.; TUNNACLIFFE, A. POPP the question : what do LEA proteins do? **Trends**

**In Plant Science**, v. 9, n. 1, p. 13–17, 2004.