

# RESSALVA

Atendendo solicitação do autor, o texto completo desta tese será disponibilizado somente a partir de 05/02/2021.



---

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
(BIOLOGIA VEGETAL)**

---

**FENOLOGIA DA DISPERSÃO E ESTRATÉGIAS DE GERMINAÇÃO DE  
SEMENTES DE PLANTAS LENHOSAS E HERBÁCEAS NO CERRADO**

**DIEGO FERNANDO ESCOBAR ESCOBAR**

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de doutor em Ciências biológicas, ênfase em biologia vegetal.

**Agosto – 2019**

**DIEGO FERNANDO ESCOBAR ESCOBAR**

**FENOLOGIA DA DISPERSÃO E ESTRATÉGIAS DE GERMINAÇÃO DE  
SEMENTES DE PLANTAS LENHOSAS E HERBÁCEAS NO CERRADO**

**Orientadora:** Profa. Dra. Leonor Patrícia Cerdeira Morellato

**Co-orientador:** Prof. Dr. Fernando Augusto Oliveira Silveira

Tese apresentada ao Instituto de  
Biociências do Câmpus de Rio  
Claro, Universidade Estadual  
Paulista, como parte dos requisitos  
para obtenção do título de doutor em  
Ciencias biológica, ênfase em  
biologia vegetal.

Rio Claro-SP

2019

E74f      Escobar, Diego Fernando Escobar  
Fenologia da dispersão e estratégias de germinação de  
sementes de plantas lenhosas e herbáceas no Cerrado /  
Diego Fernando Escobar Escobar. -- Rio Claro, 2019  
142 p. : il., tabs.

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista  
(Unesp), Instituto de Biociências, Rio Claro  
Orientadora: Leonor Patrícia Cerdeira Morellato  
Coorientador: Fernando Augusto Oliveira Silveira

1. Ecofisiologia vegetal. 2. Fenologia. 3. Sementes. 4.  
Germinação. 5. Dormência em plantas. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do  
Instituto de Biociências, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: FENOLOGIA DA DISPERSÃO E ESTRATÉGIAS DE GERMINAÇÃO DE SEMENTES DE PLANTAS LENHOSAS E HERBÁCEAS NO CERRADO

**AUTOR: DIEGO FERNANDO ESCOBAR ESCOBAR**

**ORIENTADORA: LEONOR PATRICIA CERDEIRA MORELLATO**

**COORIENTADOR: FERNANDO AUGUSTO DE OLIVEIRA E SILVEIRA**

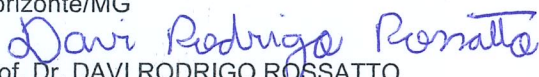
Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Doutor em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGIA VEGETAL), pela Comissão Examinadora:



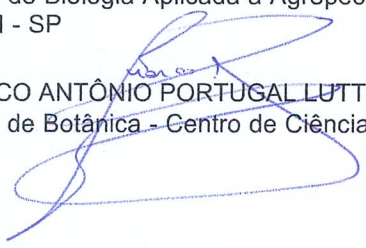
Profa. Dra. LEONOR PATRICIA CERDEIRA MORELLATO  
Departamento de Botânica / UNESP - Instituto de Biociências de Rio Claro - SP

Prof. Dr. FABIAN BORGHETTI  
Campus Universitário Darcy Ribeiro / Instituto de Ciências Biológicas - Universidade de Brasília / DF

Prof. Dr. DANILO RAFAEL MESQUITA NEVES  
Departamento de Botânica - Instituto de Ciências Biológicas / Universidade Federal de Minas Gerais - Belo Horizonte/MG



Prof. Dr. DAVI RODRIGO ROSSATTO  
Departamento de Biologia Aplicada a Agropecuária / UNESP - Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias de Jaboticabal - SP



Prof. Dr. MARCO ANTÔNIO PORTUGAL LUTTEMBARCK BATALHA  
Departamento de Botânica - Centro de Ciências Biológicas e da Saúde / Universidade Federal de São Carlos/ SP

Rio Claro, 05 de agosto de 2019

## AGRADECIMENTOS

Agradeço à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelas bolsas de doutorado e de estágio de pesquisa no exterior concedidas (#2014/21430-6, #2017/27100-6), as quais permitiram desenvolver esta pesquisa da melhor forma possível; e pelo financiamento de projetos paralelos que também contribuíram nesta tese (e-Phenology #2013/50155-0, FAPESP-Microsoft). O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

Ao Instituto Florestal (IF) do Estado de São Paulo, bem como aos funcionários das unidades, pela liberação concedida de desenvolver as pesquisas desta tese na área da Estação Ecológica de Itirapina.

Ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal), por responder todas minhas dúvidas com prontidão, eficiência e quase sempre ou sempre sorridentes. Também agradeço ao Departamento de Botânica da Unesp Rio Claro (professores, técnicos e a Celia), pelo apoio logístico e intelectual, em particular a Rafael Consolmagno pela sua ajuda no campo e amizade.

À Patrícia por me receber no laboratório de fenologia. Aliás a primeira disciplina que fiz no mestrado foi a sua, e o projeto no final da disciplina terminou virando, anos depois, uma tese. Obrigado por me apresentar a fenologia, cada vez percebo melhor como é crucial para entender a vida das plantas. Sem dúvida o que mais agradeço é você ter compartilhado sua grande visão da ecologia comigo, toda vez que discutimos o significado dos resultados saí contente da sua sala, porque minha compressão do panorama geral da ecologia evolutiva da germinação e dispersão de sementes tinha aumentado.

Ao Fernando Silveira (Lelê) por me co-orientar. Suas sugestões e correções deixaram esta tese muito mais detalhada, sucinta e clara. Obrigado pelas novas ideias e referencias, por sempre estar de prontidão para ler e melhorar meu trabalho.

Gracias Rafa por recibirme durante la estancia en España. Aprendí muchísimo, tanto así que finalmente entendí que es *bet-hedging*, eso creo. No solo aprendí sobre semillas, conocí lugares increíbles en las salidas de campo, como Cazorla o la Alpujarra, y personas igualmente encantadoras. Ni voy a mencionar la Alhambra, porque eso da para otra tesis.

Muchas gracias a Fran, Mode e Isamael, especialmente a Irene y a su familia por su amistad.

Gracias Irene Mendoza y a Juan por los paseos y visitas, y por presentarme a Carol y Daniela que me acogieron en su casa.

Aos amigos do laboratório de fenologia pelas discussões enriquecedoras, assim como os bolos e o café. Aprendi muito sobre fenologia, flora do cerrado, dendrologia, lianas, imagens e até drones. Muito obrigado Gabi, Desiree e Soizig pela ajuda com a identificação das plantas, e Bruna que me ensinou a identificar um monte de plantas no campo. Muito obrigado à Victoria, por me aceitar como coorientador e por toda sua ajuda no laboratório. Na verdade, deveria agradecer à todos e cada um de vocês, mas a tese já está longa demais.

Embora não tenham uma participação direta nesta pesquisa, agradeço profundamente à Alba Marina Torres por me inserir no maravilhoso mundo das sementes, e ao Victor Cardoso que me apresentou física e conceitualmente o cerrado.

A todos os amigos que fiz em Rio Claro, são muitos e todos muito importantes.

À Talita por todo o amor e apoio durante este longo caminho, com quem descobri muitas coisas. É justo agradece-lhe por sua grande ajuda na escrita, quem diria, mas eu sou muito prolixo, e a Talita deixou o texto mais simples.

Finalmente, agradeço à minha família que sempre me apoiou e me apoiará. Em boa medida está tese também pertence a vocês

## RESUMO

A germinação de sementes e estabelecimento de plântulas são as etapas iniciais e cruciais do ciclo de vida das plantas, sendo importantes determinantes dos padrões de distribuição, diversidade e dinâmica das comunidades vegetais. Nos ecossistemas sazonais, a disponibilidade de água no solo e a heterogeneidade do ambiente são os principais fatores limitantes da germinação e estabelecimento das plântulas. Nestes ambientes a fenologia da dispersão das sementes, o nicho de germinação e a dormência devem sincronizar a germinação com o início da estação chuvosa, o que maximiza o período favorável ao estabelecimento, incrementando as chances de sobrevivência das plântulas à subsequente estação seca. Por outro lado, as plantas respondem à heterogeneidade ambiental distribuindo a progênie através do espaço ou do tempo. Distribuir as sementes ao longo de diferentes áreas aumenta a chance de que pelo menos uma parte delas chegue a lugares adequados para a germinação e estabelecimento das plântulas. Por outro lado, a dormência incrementa a variação do tempo de germinação distribuindo a germinação em vários eventos, o que diminui a probabilidade de que todas as plântulas morram devido a eventos imprevisíveis. Os estudos dos mecanismos que sincronizam a germinação com o início da estação chuvosa nos ambientes tropicais sazonais não levam em consideração o nicho de germinação nem a história evolutiva das espécies, e estão focados majoritariamente nos ecossistemas florestais. Portanto, não temos uma clara compreensão da importância relativa e da interação dos diferentes mecanismos que controlam o tempo de germinação nos ambientes sazonais tropicais, nem de como são afetados por outras características da história natural e evolutiva das espécies. Além disso, o papel da dormência (i.e., dispersão temporal) como mecanismo para enfrentar a heterogeneidade ambiental tem sido pouco explorado nos ambientes sazonais. Desta forma, nesta tese avaliei os mecanismos que as plantas do cerrado utilizam para sincronizar a germinação com o início da estação chuvosa, e para enfrentar a heterogeneidade ambiental, e como variam tais mecanismos em relação a características funcionais e evolutivas das espécies. Para tanto, caracterizei o nicho térmico de germinação e a dormência mediante experimentos de germinação, e a síndrome de dispersão, a fenologia da dispersão, o peso das sementes e a forma de crescimento de 82 espécies de cerrado de 26 famílias, que incluem as principais linhagens de angiospermas e uma ampla gama de formas de crescimento. Os resultados mostram que a dormência é uma característica adaptativa no cerrado, já que incrementa as chances de estabelecimento das plântulas ao sincronizar a

germinação com o início da estação chuvosa e distribuir o risco de recrutamento das espécies com capacidade limitada de dispersão espacial (i.e., autocóricas). A dormência está correlacionada evolutivamente com a dispersão espacial, mas não com o peso das sementes ou a fenologia da dispersão, indicando um *trade-off* entre a dispersão espacial e temporal. Além disso, a dormência e o nicho de germinação são mecanismos alternativos para enfrentar a sazonalidade climática e a importância relativa destes mecanismos varia com a estação de dispersão. Desta forma, a dormência é chave para entender a grande diversidade vegetal do cerrado, não só porque incrementa as chances de estabelecimento das plântulas, mas também porque é crucial para o recrutamento de espécies autocóricas em locais que são desfavoráveis para o estabelecimento das plântulas de espécies zoocóricas e anemocóricas. Finalmente, nossos resultados mostram que a dormência e o comportamento germinativo não diferirem entre fisionomias de cerrado, de lenhosas a herbáceas, o que indica que a sazonalidade climática é um filtro forte para a germinação e estabelecimento das plântulas ao longo das vegetações do cerrado, e respondem de forma similar à sazonalidade climática independentemente do habitat.

**Palavras-chave:** Dormência, nicho térmico de germinação, sazonalidade, heterogeneidade ambiental, savana Neotropical, mecanismos de redução de risco.

## **Abstract**

Seed germination and seedling establishment are the initial and crucial stages of a plant's life cycle and are important in determining plant community dynamics and plant distribution and diversity patterns. In seasonal environments, water availability in the soil and environmental heterogeneity are the main factors that limit seed germination and seedling establishment. In these environments, seed dispersal season, germination niche, and dormancy synchronize germination with the onset of the rainy season, which maximizes the favorable period for seedling establishment and increases the chances of seedlings surviving the subsequent dry season. Plants respond to environmental heterogeneity by distributing germination through space and time. Distributing seeds throughout different areas (spatial dispersal) increases the chances that at least some will arrive in sites adequate for germination and establishment. On the other hand, dormancy increases the variation in germination time, distributing germination into multiple reproductive events (temporal dispersal), thus decreasing the likelihood that all seedlings die due to unpredictable events. However, most studies addressing the mechanisms that synchronize germination with the onset of the rainy season in seasonal tropical environments do not consider germination niche or species evolutionary history and are mainly focused on forest ecosystems. Therefore, a clear understanding on the relative importance of the mechanisms controlling germination time, on the interaction between these mechanisms, and on how they might be affected by life history traits and evolution is still lacking in seasonal tropical environments. Moreover, the role dormancy plays as a mechanism to face environmental heterogeneity has not been thoroughly explored in seasonal environments. Thus, in this thesis, I evaluated the mechanisms that cerrado plants use to synchronize germination with the onset of the rainy season and to face environmental heterogeneity. I also analyzed how such mechanisms vary in relation to plants functional and evolutionary characteristics. For such, dormancy and the thermal germination niche of 82 cerrado plant species, belonging to 26 families and including several growth forms, were determined from germination experiments. Additionally, dispersal syndrome, dispersal season, and seed mass were also determined for each species. Our results show that dormancy is an adaptative characteristic in cerrado as it increases the chances of seedling establishment by synchronized germination with the onset of the rainy season and by distributing the risk of recruitment of species with limited spatial dispersal (i.e., autochorous). Our results also demonstrate that dormancy is

evolutionarily correlated with spatial dispersal, but not with seed mass or dispersal season, indicating there is a trade-off between spatial and temporal dispersal. Furthermore, dormancy and germination niche are alternative mechanisms used to face seasonality, and the relative importance of these mechanisms varies with dispersal season. Hence, dormancy is key to understanding the great plant diversity found in cerrado, not only because it increases the chances for seedling establishment, but also because it is crucial for the successful recruitment of autochorous species in sites that are unfavorable for the establishment of zoochorous and anemochorous species. Finally, our results show that plant species from closed to open cerrado physiognomies show similar germination traits and proportion of dormancy, suggesting that seasonality is a strong filter for both germination and seedling establishment throughout the cerrado plant communities and other seasonally dry ecosystems.

**Keywords:** Dormancy, thermal germination niche, seasonality, environmental heterogeneity, Neotropical savanna, risk reduction mechanisms

## SUMÁRIO

|                                                                                                                        |     |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| INTRODUÇÃO GERAL.....                                                                                                  | 10  |
| Referências bibliográficas.....                                                                                        | 15  |
| CAPÍTULO 1. Timing of seed dispersal and seed dormancy in Brazilian savanna:<br>two solutions to face seasonality..... | 19  |
| Abstract.....                                                                                                          | 20  |
| Introduction.....                                                                                                      | 21  |
| Materials and Methods.....                                                                                             | 23  |
| Results.....                                                                                                           | 33  |
| Discussion.....                                                                                                        | 39  |
| References.....                                                                                                        | 44  |
| Supplementary data.....                                                                                                | 49  |
| CAPÍTULO 2. The adaptive value of seed dormancy in seasonally dry environments...54                                    |     |
| Abstract.....                                                                                                          | 55  |
| Introduction.....                                                                                                      | 56  |
| Materials and Methods.....                                                                                             | 60  |
| Results.....                                                                                                           | 69  |
| Discussion.....                                                                                                        | 79  |
| Conclusion.....                                                                                                        | 84  |
| References .....                                                                                                       | 85  |
| Supplementary data .....                                                                                               | 95  |
| CAPÍTULO 3. How do regenerative traits vary among Cerrado habitats?.....                                               | 108 |
| Abstract.....                                                                                                          | 109 |
| Introduction.....                                                                                                      | 110 |

|                            |     |
|----------------------------|-----|
| Materials and Methods..... | 112 |
| Results.....               | 117 |
| Discussion.....            | 126 |
| References.....            | 129 |
| Supplementary data.....    | 135 |
| CONCLUSÃO GERAL.....       | 139 |

## INTRODUÇÃO GERAL

Sementes e plântulas estão envolvidas em vários fenômenos ecológicos que vão desde processos populacionais como persistência, dispersão e variabilidade genética até processos envolvendo comunidades vegetais e paisagens como colonização, sucessão e regeneração natural (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1993; Grime & Hillier, 2000; Dalling, 2002). Portanto, a biologia das sementes é essencial para compreender padrões de distribuição, abundância, diversidade e dinâmicas das comunidades de plantas em diferentes escalas ecológicas (Marques et al., 2014). Além disso, o sucesso dos esforços de restauração ecológica e manejo florestal dependem do conhecimento da germinação de sementes e estabelecimento de plântulas (Khurana & Singh, 2001; Ladoucer et al., 2018).

Nas regiões tropicais com clima estacional, onde as estações seca e chuvosa são bem definidas, a disponibilidade de água no solo e a heterogeneidade espacial e temporal do ambiente são os principais fatores limitantes para a germinação e estabelecimento das plântulas (Ray & Brown, 1995; Franco, 2002; Marod et al., 2002; Viera et al., 2008; Salazar et al., 2012; Baskin & Baskin, 2014). A sazonalidade climática restringe o período favorável para o estabelecimento à estação chuvosa. Portanto, sincronizar a germinação com o início desta estação permite que as plântulas aproveitem ao máximo o período de estabelecimento, incrementando a chance de sobrevivência das plântulas à subsequente estação seca (Frankie et al., 1974; Garwood, 1983; Franco, 2002; Oliveira, 2008; Ramos et al., 2017). Por outro lado, períodos curtos e imprevisíveis de seca durante a estação chuvosa e a grande variação espacial na qualidade de lugares para germinar podem levar a uma limitação de recrutamento dada a baixa disponibilidade de condições adequadas para o estabelecimento das plântulas (Engelbrecht et al., 2006; Viera et al., 2008; Salazar et al., 2012). Desta forma, a distribuição espacial e/ou temporal das plântulas seria selecionada como uma forma de enfrentar a heterogeneidade ambiental (Buoro & Carlson, 2014).

As espécies de ambientes sazonais podem sincronizar a germinação com o começo da estação chuvosa através da **fenologia** de dispersão, a **dormência** ou variações na amplitude de **nicho de germinação** (Garwood, 1983; Donohue, 2005; Sautu et al., 2007; Salazar et al., 2011; Ramos et al., 2017; Fernandez-Pascual et al., 2017; definição e detalhes dos conceitos em negrito no glossário). Já que os ambientes sazonais apresentam uma variação climática previsível, uma forma comum de otimizar o momento de germinação nestes ambientes é sincronizar a dispersão das sementes com o começo da

estação chuvosa e germinar logo após da dispersão (Garwood, 1983; Oliveira, 2008; Baskin & Baskin, 2014; Silveira et al., 2012; Ramos et al., 2017). Por outro lado, sementes dispersas em estações cujas condições climáticas não são adequadas para o estabelecimento das plântulas tendem a apresentar dormência, a qual adia a germinação até o começo da próxima estação chuvosa (Garwood, 1983; Probert, 2000; Salazar et al., 2011; Silveira et al., 2012; Baskin & Baskin, 2014; Ramos et al., 2017). Uma alternativa à dormência é apresentar requerimentos germinativos (i.e., nicho de germinação) muito específicos, que coincidem com as condições ambientais da estação favorável para o estabelecimento das plântulas e evitam a germinação durante os períodos desfavoráveis (Grubb, 1977; Donohue, 2005; Baskin & Baskin, 2014; Fernandez-Pascual et al., 2017).

As plantas enfrentam a heterogeneidade ambiental incrementando a dispersão espacial das sementes ou distribuindo a germinação no tempo (i.e., dispersão temporal) (Snyder, 2006; Buoro & Carlson, 2014). Ao distribuir as sementes ao longo de diferentes áreas, aumenta a chance de que pelo menos uma parte das sementes chegue a lugares adequados para a germinação e estabelecimento das plântulas (Buoro & Carlson, 2014; Rubio de Casas et al., 2015). Por outro lado, distribuir a germinação temporalmente, e consequentemente, o estabelecimento das plântulas em vários eventos durante a estação chuvosa ou entre anos, diminui a probabilidade de que todas as plântulas morram devido a eventos imprevisíveis (e.g. períodos de seca durante a estação chuvosa) (Buoro & Carlson, 2014; Baskin & Baskin, 2014). As plantas conseguem distribuir a germinação no tempo por meio da dormência, a qual incrementa a variação do tempo de germinação das sementes (Simons & Johnston, 2006; Venable, 2007; Baskin & Baskin, 2014). A dispersão espacial e temporal são vistas como mecanismos alternativos que diminuem o risco de uma falha reprodutiva total (i.e., todas as sementes morram), o que implica uma correlação negativa entre ambos mecanismos (Buoro & Carlson, 2014).

Os estudos a nível de comunidade dos mecanismos que sincronizam a germinação com o início da estação chuvosa nos ambientes tropicais sazonais não levam em consideração o nicho de germinação, e estão focados majoritariamente nos ecossistemas florestais (e.g., Ng, 1978; Garwood, 1983; Blakesley et al., 2002; Sautu et al., 2007; Yang et al., 2013). Além disso, os escassos estudos desenvolvidos nas savanas são filogeneticamente restritos (Salazar et al., 2011; Silveira et al., 2012; Ramos et al., 2017) e não abrangem as diferentes classes de dormência, síndromes de dispersão, nem a variação em traços funcionais como o peso das sementes. Portanto, não temos uma clara compreensão da importância relativa e da interação dos diferentes mecanismos que

controlam o tempo de germinação nos ambientes sazonais tropicais, nem de como são afetados por outras características da história natural e evolutiva das espécies. Além disso, o papel da dormência (i.e., dispersão temporal) como mecanismo para enfrentar a heterogeneidade ambiental tem sido pouco explorado nos ambientes sazonais (Rubio de Casas et al., 2017).

Desta forma, o objetivo geral desta tese foi avaliar os mecanismos que as plantas do cerrado utilizam para sincronizar a germinação com o início da estação chuvosa, e para enfrentar a heterogeneidade ambiental, e como variam tais mecanismos em relação a características funcionais (e.g., peso das sementes, forma de crescimento) e evolutiva das espécies. A tese está dividida em três capítulos, sendo que no primeiro determinamos a importância relativa da dormência e da estação de dispersão como mecanismos que sincronizam a germinação com o início da estação chuvosa, e a relação entre síndrome de dispersão, dormência e fenologia da dispersão numa comunidade de cerrado lenhoso. No segundo capítulo, avaliamos o valor adaptativo da dormência em ambientes sazonais usando o cerrado lenhoso e campestre como estudo de caso, abrangendo as principais linhagens de angiospermas e um amplo espectro de formas de crescimento. Para tal, testamos a correlação evolutiva entre dormência, síndrome de dispersão, fenologia da dispersão e peso das sementes; a capacidade da dormência e do nicho de germinação como mecanismos alternativos para sincronizar a germinação com o início da estação chuvosa, e se a importância relativa destes mecanismos varia com a estação de dispersão; e a importância da dormência como mecanismo de redução de risco nos ambientes sazonais e como se correlaciona com a dispersão espacial das sementes. No terceiro capítulo, avaliamos se as espécies de fisionomias fechadas de cerrado (cerrado lenhoso ou *stricto sensu*) diferem de espécies de cerrado aberto (campo limpo, sujo e úmido) em termos da germinação, peso das sementes, dormência, fenologia e síndrome de dispersão, e forma de crescimento.

## Glossário

A **fenologia** vegetal é a ciência ambiental focada em monitorar, compreender e prever em que momento ocorrem eventos biológicos recorrentes no ciclo de vida, como a frutificação de populações de plantas (Morellato et al., 2016). Portanto, a fenologia da dispersão de sementes descreve em que momento os indivíduos de uma espécie ou as espécies numa comunidade estão dispersando as sementes.

O **nicho de germinação**, foi definido por Grubb (1977) como a gama de condições ambientais nas quais uma planta pode completar a transição de semente a plântula. O nicho de germinação geralmente é caracterizado em termos da temperatura e umidade que as sementes requerem para germinar (Fernandez-Pascual et al., 2017).

A **dormência** é um bloqueio inato nas sementes que restringe a gama de condições na qual podem germinar (Vleeshouwers et al., 1995; Finch-Savage & Leubner-Metzger, 2006; Thompson & Ooi, 2010), já que modifica a sensibilidade das sementes aos fatores ambientais que promovem a germinação (Thompson & Ooi, 2010). Portanto, a germinação no campo depende dos requerimentos germinativos, que são controlados pelo grau de dormência, e das condições ambientais no momento (Vleeshouwers et al., 1995). A dormência otimiza a distribuição da germinação no tempo numa população, ao reduzir a chance de germinar sob condições ambientais desfavoráveis para o estabelecimento das plântulas, pospondo a germinação até períodos favoráveis para o estabelecimento (Vleeshouwers et al., 1995; Andersson & Milberg, 1998; Finch-Savage & Leubner-Metzger, 2006).

A dormência diminui a porcentagem de germinação e incrementa o tempo que as sementes demoram para germinar e aumenta a variação do tempo de germinação entre indivíduos (Baskin & Baskin, 2014; Batlla & Benech-Arnold, 2015). A quebra da dormência amplia a gama de condições ambientais na qual a semente é passível de germinar, aumentando a porcentagem, velocidade e sincronia de germinação (Baskin & Baskin, 2014; Batlla & Benech-Arnold, 2015). Desta forma, sementes sem dormência germinam rapidamente e sob uma ampla gama de condições ambientais, enquanto sementes dormentes apresentam um atraso na germinação, a qual acontece numa gama estreita de condições ambientais, ou não acontece (Baskin & Baskin, 2014; Batlla & Benech-Arnold, 2015). Na prática, entretanto, a quantidade limitada de sementes de espécies silvestres dificulta testar a presença de dormência pelo aumento na gama de condições na qual as sementes conseguem germinar. Assim sendo, o atraso na germinação de sementes incubadas sob condições ótimas tem sido usado como evidência de dormência em estudos ecológicos em diversas comunidades vegetais ao redor do mundo (Ng, 1978; Garwood, 1983; Blakesley et al., 2002; Salazar et al., 2011; Silveira et al., 2012; Yang et al., 2013). Entretanto, informações sobre a permeabilidade do tegumento e morfologia do embrião também fornecem valiosas informações sobre a classificação da dormência.

Deste modo, a dormência pode ser definida como a falha temporal de uma semente viável para germinar sob uma combinação de fatores ambientais favoráveis para sua germinação (Bewley et al., 2013). O problema desta definição é quanto deve durar a falha temporal na germinação para ser considerada dormência, e neste sentido Baskin e Baskin (2014) propõem que sementes incubadas sob condições ótimas de germinação que demorem mais de 30 dias em germinar apresentam dormência.

O sistema de classificação de dormência de sementes de Nikolaeva (2004), modificado por Baskin e Baskin (2014), é ecofisiologicamente abrangente, amplamente usado e reflete o fato que a dormência é determinada por características morfológicas e fisiológicas das sementes (Baskin & Baskin, 2004; Finch-Savage & Leubner-Metzger, 2006; Leubner-Metzger et al., 2010). O sistema de classificação de Baskin e Baskin (2014) separa as espécies como não dormentes ou pertencendo a uma de cinco classes de dormência: Fisiológica, morfológica, morfofisiológica, física e fisiofísica.

As sementes com dormência fisiológica são permeáveis à água, e apresentam um potencial de crescimento do embrião muito baixo para conseguir expandir-se e superar a restrição mecânica dos tecidos ao redor. Nestas sementes, o balanço entre giberelina e ácido abscísico modifica o potencial de crescimento do embrião controlando a perda ou manutenção da dormência (Bewley et al., 2013; Baskin & Baskin, 2014). Apresentam dormência morfológica as sementes cujos embriões estão diferenciados, mas não estão totalmente desenvolvidos tendo que crescer dentro da semente antes de germinar, o processo de crescimento do embrião e germinação tende a ser menor a 30 dias (Bewley et al., 2013; Baskin & Baskin, 2014). A dormência física é causada por camadas de células em paliçada impermeáveis à água na testa ou nas paredes do fruto, junto com as aberturas calazal e micropilar hermeticamente fechadas (Baskin & Baskin, 2014). As sementes com dormência morfofisiológica têm embriões pouco desenvolvidos, diferenciados e com dormência fisiológica, tardando em germinar mais do que as sementes com dormência morfológica (Leubner-Metzger, 2006; Baskin & Baskin, 2014). Finalmente, sementes com envoltórios impermeáveis e embriões fisiologicamente dormentes apresentam dormência fisiofísica (Baskin & Baskin, 2014).

## Referências bibliográficas

- Andersson, L. & Milberg, P. (1998). Variation in seed dormancy among mother plants, populations and years of seed collection. *Seed Science Research* 8: 29–38.
- Baskin, C.C. & Baskin, J.M. (2014). *Seeds: Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. 2nd ed. San Diego: Academic Press.
- Batlla, D., Benech-Arnold, R.L. (2015). A framework for the interpretation of temperature effects on dormancy and germination in seed populations showing dormancy. *Seed Science Research* 25: 147–158.
- Bewley, J.D., Bradford, K.J., Hilhorst, H.W.M. & Nonogaki, H. (2013). *Seeds: Physiology of development, germination and dormancy*. 3rd ed. New York: Springer.
- Blakesley, D., Elliott, S., Kuarak, C., Navakitbumrung, P., Zangkum, S. & Anusarnsunthorn, V. (2002). Propagating framework tree species to restore seasonally dry tropical forest: implications of seasonal seed dispersal and dormancy. *Forest Ecology and Management* 164: 31–38
- Buoro, M. & Carlson, S.M. (2014). Life-history syndromes: Integrating dispersal through space and time. *Ecology Letters*, 17, 756– 767
- Dalling, J. (2002). Ecología de semillas. In: Guariguata M., Kattan, G (eds.). *Ecología y conservación de bosques Neotropicales*. Ediciones LUR. Costa Rica, pp 345–376
- Donohue, K. (2005). Niche construction through phenological plasticity: life history dynamics and ecological consequences. *New Phytologist*, 166: 83–92
- Engelbrecht, B.M.J., Dalling, J.W., Pearson, T.R.H., Wolf, R.L., Galvez, D.A., Koehler, T., Tyree, M.T. & Kursar, T.A. (2006). Short dry spells in the wet season increase mortality of tropical pioneer seedlings. *Oecologia* 148, 258–269.
- Fernandez-Pascual E., Pérez-Arcoiza A., Prieto J.A. & Díaz T.E. (2017). Environmental filtering drives the shape and breadth of the seed germination niche in coastal plant communities, *Annals of Botany*, 119: 1169–1177.
- Finch-Savage, W.E. & Leubner-Metzger, G. (2006). Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist* 171: 501–523
- Franco, A.C. (2002) *Ecophysiology of woody plants. The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna* (eds P.S. Oliveira & R.J. Marquis), pp. 178–197. Columbia University Press, New York.
- Frankie, G.W, Baker, H. & Opler P.A. (1974). Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62, 881–919.
- Garwood, N.C. (1983). Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. *Ecological Monographs*. 53: 159–181.

- Grime, J.P. & Hillier, S.H. (2000). The Contribution of Seedling Regeneration to the Structure and Dynamics of Plant Communities, Ecosystems and Larger Units of the Landscape. In: Fenner M (Ed). *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*, 2nd edition. Wallingford: CABI Publishing. Cap 15. pp 361-374.
- Grubb, P.J. (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: The importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, 52, 107–145.
- Khurana, E. & Singh, J.S. (2001). Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review
- Ladouceur, E., Jiménez-Alfaro, B., Marin, M., Vitis, M., Abbandonato, H., Iannetta, P.P., Bonomi, C. & Pritchard, H. W. (2018), Native Seed Supply and the Restoration Species Pool. *Conservation letters*, 11: e12381.
- Leubner-Metzger, G., Knight, C. A., Linkies, A. & Graeber, K. (2010). The evolution of seeds. *The New Phytologist*, 186(4), 817–31.
- Marod, D., Kutintara, U., Tanaka, H. & Nakashizuka, T. (2002). The effects of drought and fire on seed and seedling dynamics in a tropical seasonal forest in Thailand. *Plant Ecol.* 161, 41–57.
- Marques, A.R., Atman, A.P.F., Silveira, F.A.O. & de Lemos-Filho, J.P. (2014). Are seed germination and ecological breadth associated? Testing the regeneration niche hypothesis with bromeliads in a heterogeneous neotropical montane vegetation. *Plant Ecology*: 215(5): 517–529.
- Morellato, L.P.C., Alberton, B., Alvarado, S.T., Borges, B., Buisson, E., Camargo, M.G.G., et al. (2016). Linking plant phenology to conservation biology. *Biological conservation*, 195: 60-72
- Ng, F.S.P. (1978). Strategies of establishment in Malayan Forest trees, p. 129-162, In P. B. Tomlinson and M. H. Zimmerman, eds. *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Nikolaeva, M.G. (2004). On criteria to use in studies of seed evolution. *Seed Science Research*, 14: 315-320.
- Oliveira, P.E. (2008). Fenologia e biologia reprodutiva das espécies de cerrado. In: Sano, S.M., Almeida, S.P.(Ed.). *Cerrado: ambiente e flora*. EMBRAPA-CPAC, Planaltina, GO, p.169-192.
- Probert, R.J. (2000). The role of temperature in the regulation of seed dormancy and germination. In: Fenner M (Ed.). *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*, 2nd edition. Wallingford: CABI Publishing. Cap. 11. 261-292.
- Ramos, D.M., Diniz, P., Ooi, M.K.J., Borghetti, F. & Valls, J.F.M. (2017). Avoiding the dry season: dispersal time and syndrome mediate seed dormancy in grasses in Neotropical savanna and wet grasslands. *Journal of Vegetation Science* 28, 798–807.

Ray, G.J. & Brown, B.J. (1995). Restoring Caribbean dry forests: Evaluation of tree propagation techniques. *Restoration Ecology* 3: 86–94.

Rubio de Casas, R., Donohue, K., Venable, D.L. & Cheptou, P.O. (2015). Gene-flow through space and time: dispersal, dormancy and adaptation to changing environments. *Evolutionary Ecology* 29: 813–831.

Rubio de Casas, R., Willis, C. G., Pearse, W. D., Baskin, C. C., Baskin, J. M., & Cavender-Bares, J. (2017). Global biogeography of seed dormancy is determined by seasonality and seed size: A case study in the legumes. *New Phytologist*, 214, 1527–1536

Salazar, A., Goldstein, G., Franco, A.C. & Miralles-Wilhelm, F. (2011). Timing of seed dispersal and dormancy, rather than persistent soil seed-bank, control seedling recruitment of woody plants in Neotropical savannas. *Seed Science Research* 21, 103–116.

Salazar, A., Goldstein, G., Franco, A. C. & Miralles-Wilhelm, F. (2012). Differential seedling establishment of woody plants along a tree density gradient in Neotropical savannas. *J Ecol*, 100: 1411-1421.

Sautu, A., Baskin, J., Baskin, C., Deago, J. & Condit, R. (2007). Classification and ecological relationships of seed dormancy in a seasonal moist tropical forest, Panama, Central America. *Seed Science Research* 17: 127–140

Silveira, F. A. O., Ribeiro, R. C., Oliveira, D. M. T., Fernandes, G. W. & Lemos-Filho, J. P. (2012). Evolution of physiological dormancy multiple times in Melastomataceae from Neotropical montane vegetation. *Seed Science Research*, 22: 37–44.

Simons A.M. & Johnston M.O. (2006). Environmental and genetic sources of diversification in the timing of seed germination: implications for the evolution of bet-hedging. *Evolution* 60(11):2280-92.

Snyder, R.E. (2006). Multiple risk reduction mechanisms: can dormancy substitute for dispersal? *Ecology Letters* 9: 1106–1114.

Thompson, K. & Ooi, M.K.J. (2010). To germinate or not to germinate: more than just a question of dormancy. *Seed Science Research*, 20: 209-211.

Vázquez-Yanes, C. & Orozco-Segovia, A. (1993). Patterns of seed longevity and germination in the Tropical Rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 69-87.

Venable, D. L. (2007). Bet hedging in a guild of desert annuals. *Ecology* 88: 1086–1090.

Vieira, D. L. M., de Lima, V. V., Sevilha, A. C. & Scariot, A. (2008). Consequences of dry-season seed dispersal on seedling establishment of dry forest trees: Should we store seeds until the rains? *Forest Ecology and Management*, 256(3), 471–481.

Vleeshouwers, L.M., Bouwmeester, H.J. & Karssen, C.M. (1995). Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology. *Journal of Ecology* 83: 1031-1037.

Yang, W., Liu, F., Zhang, S. & Na, S. (2013). Dispersal and germination syndromes of tree seeds in a seasonal evergreen monsoon rainforest on Hainan Island, China. *Seed Science Research*, 23: 41-55.

## CONCLUSÃO GERAL

Nossos resultados indicam que as espécies do cerrado, apesar de frutificarem ao longo de todo o ano, germinam sazonalmente no começo da estação chuvosa, como é esperado para ecossistemas sazonalmente secos (Garwood, 1983; Veenendaal et al., 1996; Marod et al., 2002; Blakesley et al., 2002, Salazar et al., 2011). Estes resultados, reforçam a ideia de que a sincronização da germinação no começo da estação chuvosa é uma característica favorecida pela seleção natural ao longo de ecossistemas sazonais, independente de grupo filogenético, forma de crescimento, síndrome de dispersão ou grau de sazonalidade do ambiente. A germinação no início da estação chuvosa deve promover uma série de vantagens evolutivas, dentre elas o aumento da estação de crescimento que permite o desenvolvimento do sistema radicular ou o acúmulo de reservas que garantem a sobrevivência na estação seca seguinte.

Nesta tese demostramos que a dormência é uma característica adaptativa no cerrado, já que incrementa as chances de estabelecimento das plântulas ao sincronizar a germinação com o início da estação chuvosa e distribuir o risco de recrutamento das espécies com capacidade limitada de dispersão espacial (i.e., autocóricas). A dormência está correlacionada evolutivamente com a dispersão espacial, mas não com o peso das sementes ou a fenologia da dispersão, e indica um *trade-off* entre a dispersão espacial e temporal das sementes. A dormência e a modulação do nicho de germinação são mecanismos alternativos de enfrentar a sazonalidade climática, e a importância relativa destes mecanismos varia com a estação de dispersão. Desta forma, a dormência pode ser uma das chaves para entender a grande diversidade vegetal do cerrado, não só porque incrementa as chances de estabelecimento das plântulas, mas também porque provavelmente permite o recrutamento de espécies autocóricas em sítios desfavoráveis para o estabelecimento das plântulas de espécies zoocóricas e anemocóricas, o que contribuiria à coexistência das espécies.

Diferente do esperado, nossos resultados mostram que a dormência e o comportamento germinativo não diferirem entre savanas abertas e fechadas, que apresentam diferentes condições ecológicas e imprevisibilidade ambiental. Isso indica que a sazonalidade climática é um filtro forte para a germinação e estabelecimento das plântulas ao longo das vegetações do cerrado, e que as espécies respondem à sazonalidade climática de forma similar independentemente do habitat. Desta forma, em ambos os tipos

de vegetação a porcentagem de espécies dormentes é relativamente baixa (<50%) e a maioria das espécies dispersaram sementes na estação chuvosa. Estes resultados contrastam marcadamente com os de Baskin & Baskin (2014) que demonstram que a dormência é um traço funcional prevalente em todas as vegetações do Mundo. Este resultado reforça a hipótese de que em ambientes sazonais a seleção natural tem favorecido a sincronia da dispersão das sementes com as condições favoráveis para o estabelecimento das plântulas (Frankie et al. 1974; van Schaik et al. 1993; Bhat & Murali, 2001).

### **Referências bibliográficas**

- Baskin, C.C. & Baskin, J.M. (2014). *Seeds: Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*, 2nd ed. San Diego: Academic Press.
- Bhat, D.M. & Murali, K.S. (2001) Phenology of understorey species of tropical moist forest of Western Ghats region of Uttara Kannada district in South India. *Current Science*, 81: 799–805
- Blakesley, D., Elliott, S., Kuarak, C., Navakitbumrung, P., Zangkum, S. & Anusarnsunthorn, V. (2002). Propagating framework tree species to restore seasonally dry tropical forest: implications of seasonal seed dispersal and dormancy. *Forest Ecology and Management* 164: 31–38
- Frankie, G.W, Baker, H. & Opler, P.A. (1974). Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62, 881–919.
- Garwood, N.C. (1983). Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. *Ecological Monographs*. 53: 159–181.
- Marod, D., Kutintara, U., Tanaka, H. & Nakashizuka, T. (2002). The effects of drought and fire on seed and seedling dynamics in a tropical seasonal forest in Thailand. *Plant Ecol.* 161, 41–57.
- Salazar, A., Goldstein, G., Franco, A.C. & Miralles-Wilhelm, F. (2011). Timing of seed dispersal and dormancy, rather than persistent soil seed-bank, control seedling recruitment of woody plants in Neotropical savannas. *Seed Science Research* 21, 103–116.
- van Schaik, C.P., Terborgh, J.W. & Wright S.J. (1993). The Phenology of Tropical Forests: Adaptive Significance and Consequences for Primary Consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:1, 353-377

Veenendaal, E.M., Ernst, W.H.O. & Modise, G.S. (1996). Effect of seasonal rainfall pattern on seedling emergence and establishment of grasses in a savanna in south-eastern Botswana. *Journal of Arid Environments* 32: 305–317.