

DORMÊNCIA DE SEMENTES: PROVOCAÇÕES E REFLEXÕES

1ª Edição

**Gisela Ferreira
(ORGANIZADORA)**

DORMÊNCIA DE SEMENTES: PROVOCAÇÕES E REFLEXÕES

1ª Edição

**Gisela Ferreira
(ORGANIZADORA)**

Corpo editorial

Prof. Dr. Adriano Evandir Marchello (UNISAGRADO, Bauru, SP)
Prof. Dr. Alberto Camilo Alécio (UNESP, Araraquara, SP)
Profª Drª Andréa Maria Teixeira Fortes (UNIOESTE, Cascavel – PR)
Profª Drª Érika Cristina Souza da Silva Correia (UNISAGRADO, Bauru, SP)
Profª Drª Juliana Iassia Gimenez (FAFIPE, Penápolis, SP)
Prof. Dr. Marcelo Telascreea (UNISAGRADO, Bauru, SP)

Organizadora da Obra

Gisela Ferreira

Diagramação e capa

Ana Paula Rodrigues da Silva

Emanuele Possas de Souza

Foto da capa

Sergio Siliceo de Jesus Abarca

Revisão

Os autores

Foto da capa: Agradecimento especial à Sergio Siliceo de Jesus Abarca (Instagram: @sergiosiliceo); Chiapa de Corzo, Chiapas, México. Sementes de *Annona muricata* L. (guanabana, graviola).

Proibida a reprodução parcial ou total desta obra sem citação da fonte ou autorização dos autores. Não é permitido utilizar esta obra para fins comerciais. É permitido o *download* e compartilhamento do E-book desde que haja a citação da obra.

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

Ferreira, Gisela.

Dormência de sementes [recurso eletrônico] : provocações e reflexões / Gisela Ferreira (org.)...et al.; diagramação e capa: Ana Paula Rodrigues da Silva, Emanuelle Possas de Sousa ; foto da capa: Sergio Siliceo de Jesus Abarca. – Botucatu : Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de Botucatu, 2022

1 E-book

ISBN: 978-65-89398-11-0

1. Dormência (Biologia). 2. Dormência em plantas. 3. Sementes - Dormência.
I. Pegorin, P. II. Seraphim, R. G. III. Torres, A. M. IV. Ferreira, J. J. S. V. Delgado, T.
VI. Mendes, C. R. L. G. VII. Valerio, Z. VIII. Neves, T. G. IX. Silva, A. P. R. X. Souza,
E. P. XI. Honório, A. B. M. XII. Corrêa, P. L. C. XIII. Abarca, S. S. J. XIV. Pereira, A.
E. XV. Cardoso, C.P.

CDD 580

Declaração dos autores

Os autores desta obra: 1. Declaram ser responsáveis pelo conteúdo desta obra; 2. Afirmam que o capítulo está livre de plágio; 3. Asseguram que todos os dados de pesquisas utilizados no capítulo foram devidamente citados e referenciados; 4. Declaram que participaram ativamente da escrita e elaboração do capítulo com objetivo de tornar o material intelectualmente relevante e de fácil leitura. 5. Confiem que realizaram as correções e revisão solicitadas pelo corpo editorial desta obra.

Apresentação

A proposta deste livro surgiu como forma de estimular a leitura crítica e as discussões nos alunos de diversos programas de pós-graduação a respeito da *Dormência de Sementes* durante a realização da disciplina de “Fisiologia da germinação e dormência de sementes” do Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Botânica) do IB - UNESP, Botucatu.

Os alunos foram instigados ao estudo de diferentes conceitos e abordagens relacionados ao tema e estimulados a reflexões, associando uma forma de aprendizado mais dinâmico com o estímulo ao senso crítico.

Além de estimular a pesquisa e estudo dos diferentes assuntos relacionados ao tema, este livro também atende a uma demanda dos programas de pós-graduação, que é a publicação de material de divulgação por parte de docentes e discentes pertencentes aos programas.

Neste contexto e com tantas “provocações” de diversas naturezas (científicas, acadêmicas e até pessoais, afinal estávamos vivenciando o auge da pandemia) associadas a constantes “reflexões”, o título do livro se revelou “*Dormência de sementes: Provocações e Reflexões*” o que pareceu propício frente à obra que surgiu exatamente com esse propósito.

Cada capítulo apresenta discussão baseada na literatura e é da responsabilidade de seu idealizador, mas não se constitui consenso do grupo e tampouco está baseado em exaustiva revisão bibliográfica, ficando a critério do leitor suas próprias conclusões frente às “provocações” e “reflexões” apresentadas.

Cabe salientar que este material é resultado do esforço de todo o grupo, e que unidos pudemos desfrutar desta bonita viagem de aprendizagem e convívio, mesmo em tempos de pandemia, onde o isolamento se fez necessário e tudo foi realizado no modo ‘*on line*’.

Agradecimento ao grupo que embarcou na jornada e a toda a equipe Unesp que viabilizou a publicação.

Até a próxima viagem!

Profª Drª Gisela Ferreira

Responsável pela disciplina “Fisiologia da germinação e dormência de sementes”,
Instituto de Biociências de Botucatu - UNESP

Sumário

INTRODUÇÃO GERAL	9
CAPÍTULO 1	
HISTÓRICO E CLASSIFICAÇÃO DA DORMÊNCIA: A GRANDE POLÊMICA	10
1. Introdução	11
2. Germinação <i>versus</i> Dormência.....	12
3. Sistema de classificação de dormência	15
4. Descrevendo e discutindo as classificações de dormência	18
4.1. Dormência primária e secundária	19
4.2. Dormência exógena e endógena	20
4.3. Dormência fisiológica	20
4.4. Dormência morfológica	21
4.5. Dormência morfofisiológica	22
4.6. Dormência física	23
4.7. Dormência química	25
4.8. Dormência mecânica	26
5. Conclusão	27
Anexo.....	39
CAPÍTULO 2	
EVOLUÇÃO E ESTRATÉGIAS DE DORMÊNCIA NAS FAMÍLIAS BOTÂNICAS	36
1. Introdução	37
2. Relações filogenéticas e evolução da dormência de sementes	38
3. Dormência nas famílias botânicas: sementes dormentes vs. não dormentes.....	47
4. Tipos de dormência de sementes nas famílias botânicas.....	48
4.1. Dormência Morfológica (MD) e Dormência Morfofisiológica (MPD).....	49
4.2. Dormência fisiológica (PD).....	50
4.3. Dormência física (PY)	51
4.4. Dormência Combinada (PY + PD)	52
4.5. Variações das classes de dormência dentro das famílias.....	52
5. Conclusão	62
CAPÍTULO 3	
O PAPEL ECOLÓGICO DA DORMÊNCIA E OS BANCOS DE SEMENTES.....	70
1. Introdução	71
2. Papel ecológico da dormência	71
2.1. Conceito ecológico da dormência	71

2.2.	Fatores que afetam a dormência de sementes em diferentes Biomas	72
2.3.	Ocorrência de dormência em relação ao grupo ecológico	74
2.4.	Dormência X Dispersão	74
3.	Dormência - uma garantia de sobrevivência: Banco de sementes	77
3.1.	O início de tudo: chuva de sementes	77
3.2.	Fatores ambientais que influenciam o banco de sementes do solo	78
3.3.	Variação temporal	79
3.4.	Variação espacial	79
3.5.	Dinâmica do banco de sementes	80
3.6.	Restauração de habitats: o papel da dormência de sementes	81
4.	Conclusão	82

CAPÍTULO 4

CONTROLE FISIOLÓGICO DA DORMÊNCIA: METABOLISMO QUE IMPEDE A GERMINAÇÃO....89

1.	Introdução	90
2.	Aspectos genéticos e controle molecular da dormência	91
2.1.	Genes relacionados à dormência de sementes	92
3.	Aspectos enzimáticos e hormonais de controle da dormência	98
4.	Compostos Inibidores	101
5.	Conclusão	105

CAPÍTULO 5

HORMÔNIOS E REGULADORES VEGETAIS: VILÕES OU HERÓIS?.....117

1.	Introdução	118
2.	Hormônios e Reguladores Vegetais.....	118
2.1.	Ácido abscísico	119
2.2.	Giberelina.....	121
2.3.	Etileno	124
2.4.	Auxina	126
2.5.	Citocinina	127
3.	Interações entre os hormônios.....	128
4.	Efeito dos hormônios na dormência de sementes	130
5.	Conclusão	135

CAPÍTULO 6

AS RELAÇÕES DA LUZ E TEMPERATURA COM A DORMÊNCIA DE SEMENTES.....144

1.	Introdução	145
2.	A temperatura e a dormência de sementes	145

3.	A percepção da luz na dormência de sementes	148
4.	Conclusão	152

CAPÍTULO 7

O PAPEL DO TEGUMENTO E A MORFOLOGIA DO EMBRIÃO NOS MECANISMOS DE DORMÊNCIA E MÉTODOS DE SUPERAÇÃO.....158

1.	Introdução	159
2.	O embrião	160
2.1.	Formação do embrião	160
2.2.	Função do embrião	161
2.3.	Morfologia com casos práticos e comparativos	162
3.	O tegumento	165
3.1.	Estrutura geral de sementes	165
3.2.	Formação e funções do tegumento	167
3.3.	Permeabilidade à água	168
3.4.	Outros tipos de permeabilidade	169
4.	Métodos de superação de dormência	170
5.	Conclusão	171

DORMÊNCIA DE SEMENTES: PROVOCAÇÕES E REFLEXÕES

1ª Edição

INTRODUÇÃO GERAL

A dormência de sementes é um dos assuntos mais empolgantes no universo da perpetuação das espécies vegetais. Como pode uma estrutura tão pequena e aparentemente frágil ser responsável por garantir a continuidade da existência de uma espécie?

A compreensão dos fatores e mecanismos que impedem a germinação das sementes, como estratégia de garantia para a sobrevivência da espécie em condições adversas, é algo no mínimo curioso, para não dizer intrigante, encantador, apaixonante, ou... quem sabe tudo isso junto e muito mais.

Ao longo do tempo as pesquisas vêm trazendo respostas nas diversas áreas que envolvem a dormência de sementes, mas embora muito se saiba a respeito, estamos longe da ampla compreensão dos complexos mecanismos envolvidos.

Esta obra não tem o propósito de ser uma revisão bibliográfica extensa e detalhada a respeito de dormência de sementes, mas tem a modesta intenção de apresentar o assunto de modo provocativo, visando informar e ao mesmo tempo estimular reflexões e questionamentos no que diz respeito a conceitos, classificações, evolução, estratégias, papel ecológico e mecanismos de controle da dormência, sejam eles relacionados ao embrião ou tegumento.

E ainda, carrega o velado desejo de que as reflexões provocadas não só ampliem a compreensão sobre o tema, mas também possam servir de inspiração para novas pesquisas.

Divirtam-se com “*Dormência de sementes: provocações e reflexões*”!

Gisela Ferreira

HISTÓRICO E CLASSIFICAÇÃO DA DORMÊNCIA: A GRANDE POLÊMICA

Priscila Pegorin^{*1}

Rafael Guerreiro Seraphim^{*2}

Gisela Ferreira^{*3}

^{*1} Bióloga, Discente do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), IB/UNESP, Botucatu-SP. E-mail: priscila.pegorin@unesp.br

^{*2} Biólogo, Discente do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), IB/UNESP, Botucatu-SP. E-mail: rafael.guerreiro@unesp.br

^{*3} Professora Doutora, Setor de Biologia Vegetal, IB/UNESP, Botucatu-SP. E-mail: gisela.ferreira@unesp.br

HISTÓRICO E CLASSIFICAÇÃO DA DORMÊNCIA: A GRANDE POLÊMICA

1. Introdução

De forma geral, realizar classificações nas ciências biológicas não é uma tarefa simples, não somente devido à grande diversidade intrínseca aos sistemas biológicos, como também à sua complexidade. Os critérios disponíveis para a classificação, muito frequentemente, se caracterizam por ser um contínuo de variação e não características nitidamente delimitadas. Sendo assim, os esforços para classificar processos e até mesmo entidades biológicas podem resultar em divergências ao longo da história que refletem conceitos previamente adotados por cada pesquisador.

Em relação à classificação quanto aos tipos de dormência que podem existir em uma semente, também há certa multiplicidade de classificações que podem ser encontradas na literatura. Dessa forma, buscamos neste capítulo realizar, inicialmente, um resgate de alguns conceitos de germinação, já que estão intimamente relacionados com os conceitos de dormência que serão abordados na sequência. A partir da conceituação de dormência, portanto, podemos encontrar as diferentes classes e classificações de dormência que foram delimitadas a partir de uma simplificação e que, na observação da diversidade biológica, podem se mostrar ainda menos exatas e estáticas, mas que conferem um panorama geral desta importante característica do sucesso reprodutivo das plantas.

Deste modo, a dormência pode ser dividida de acordo com sua origem, localização e nos mecanismos implicados. Quanto à origem, a dormência pode ser classificada em primária, que se estabelece durante o desenvolvimento da semente na planta-mãe e secundária, que pode ser estabelecida após a dispersão dessa semente na natureza (FINKELSTEIN *et al.*, 2008). A dormência também pode ser classificada de acordo com seus mecanismos e causas, o que será abordado neste capítulo.

Sendo assim, a proposta deste capítulo é apresentar o tema resgatando os conceitos, apresentando as diversas classificações e ressaltando as distinções destes modelos, além de estimular as reflexões sobre elas, bem como a complexidade existente em cada uma delas.

2. Germinação *versus* Dormência

A conservação e a recuperação dos recursos naturais têm sido amplamente discutidas, já que a degradação é contínua (DURIGAN *et al.*, 2011). Deste modo, a germinação é uma etapa importantíssima no ciclo de vida das plantas, que abrange uma variedade de eventos que se associam ao desenvolvimento de uma estrutura com potencial reprodutivo (KERBAUY 2004; BEWLEY *et al.*, 2013). Além da perpetuação das espécies, estudos sobre a germinação das sementes são essenciais para que ocorra a recuperação de terras que foram degradadas, auxiliando na caracterização do nicho de germinação de várias espécies, e assim, obtendo informações referentes às condições em que as sementes germinam (ALBRECHT; PENAGOS, 2012).

O início do processo germinativo é denominado embebição em que ocorre uma rápida e elevada captação de água, reidratando totalmente os tecidos. Por definição, a germinação incorpora aqueles eventos que começam com a entrada de água na semente seca quiescente e terminam com o alongamento do eixo embrionário (BEWLEY *et al.*, 2013).

O tempo e a porcentagem de germinação das sementes relacionam-se diretamente a um conjunto de fatores, sendo estes extrínsecos ou intrínsecos, dos quais: luz, temperatura, gases, potencial hídrico, fatores químicos e bióticos, são os fatores ambientais ou extrínsecos, e os intrínsecos ou internos dizem respeito à viabilidade das mesmas, longevidade, morfologia e a dormência (KERBAUY 2004; BEWLEY *et al.*, 2013).

O papel da semente é estabelecer uma nova planta, processo que ocorre apenas uma vez, já que quando a germinação é completada, torna-se irreversível. A dormência das sementes constitui-se de uma estratégia que distribui a germinação no tempo, de forma a mitigar o risco de morte prematura devido ao ambiente cujas condições são desfavoráveis. Este processo ocorre de três maneiras: (1) As sementes oriundas dos mesmos progenitores podem ter vários graus de dormência, um fenômeno denominado de polimorfismo ou heteromorfismo. Essa variação é refletida no fenótipo dessas unidades de dispersão, seja na coloração, espessura do revestimento ou tamanho, além de ser refletida em diferentes níveis de maturidade dessas sementes, já que podem estar em diferentes estágios de desenvolvimento e, assim, diferentes estágios da dormência podem ser adquiridos. (2) A dormência também é resultado da

distribuição da germinação de acordo com a capacidade de quebra dessa dormência. Como exemplo, podemos pensar nas sementes que emergem antes do inverno, assim evitando a fase germinativa em condições ambientais severas. (3) A dormência também pode levar a uma distribuição no espaço, levando em consideração que as sementes dormentes podem ser dispersas em longas distâncias por meio da água, vento e pelos animais, respectivamente chamados de hidrocoria, anemocoria e zoocoria (BEWLEY *et al.*, 2013).

Uma revisão feita por Vegis (1964) já apontava o termo dormência como tradicionalmente usado para caracterizar um estado no qual uma planta inteira, ou somente algum de seus órgãos, entra em interrupção temporária do crescimento e desenvolvimento. Sendo assim, “dormência” pode ser encontrada na maior parte das formas de vida das plantas e pode ocorrer em sementes, bulbos, tubérculos, botões florais e até plantas inteiras. Neste sentido, de que a dormência pode ocorrer em diversos órgãos de uma planta, Lang (1987) e Lang *et al.* (1987) propõem uma classificação em paradormência, endodormência e ecodormência. Na paradormência, os sinais ambientais que induzem o crescimento das outras estruturas da planta são percebidos pela estrutura que se encontra em dormência, que apenas retoma seu crescimento à medida que a estrutura que está promovendo os sinais for retirada. Na endodormência é a estrutura meristemática dormente que percebe os sinais promotores do seu próprio crescimento e não o retoma, mesmo se as condições desfavoráveis forem removidas. Por fim, na ecodormência é uma estrutura responsável pelo crescimento que detém a dormência, em razão aos fatores ambientais desvantajosas, como, por exemplo, os nutrientes, baixa temperatura e água, retomando rapidamente o crescimento quando eles estiverem ausentes.

Amen (1963) restringiu o termo dormência a uma suspensão temporária de crescimento endogenamente controlada, mas ambientalmente imposta, acompanhada por atividade metabólica reduzida e relativamente independente das condições ambientais. Tal estado é difícil de determinar na natureza, embora seja uma definição prática útil.

A definição mais comumente difundida de dormência de sementes, seria um estado no qual as sementes viáveis não germinam sob condições favoráveis ao crescimento do embrião, incluindo, em tais condições, a luz, a umidade, a temperatura, a presença de oxigênio e a ausência de substâncias inibidoras

(BEWLEY *et al.*, 2013). Alves *et al.* (2000) definem a dormência como um processo intrínseco da semente, ou seja, como um mecanismo de resistência natural aos fatores adversativos do ambiente. Assim, as sementes com dormência persistem no solo por um longo período e a germinação será promovida quando este fenômeno for superado, concomitantemente com as condições ambientais que precisam ser favoráveis para o crescimento das plântulas (DANTAS *et al.*, 2000).

Por definição, a semente quiescente possui a capacidade de germinação na maior amplitude dos fatores relacionados ao ambiente físico, apenas considerando as limitações encontradas em seus genótipos (BASKIN; BASKIN 2004). Em revisão bibliográfica, Considine e Considine (2016) alegam haver um consenso fisiológico que define quiescência (por vezes também chamada de latência) como estados de escape de situações desfavoráveis com posterior retomada do crescimento em condições favoráveis. Alguns autores (KIGEL, 1995; GUTTERMAN, 2002; SCHMIDT, 2007) consideram como tipos de dormência situações que poderiam ser consideradas como quiescência a partir da definição trazida acima. Eles consideram como fotodormência a não germinação da semente na ausência de luz e como termodormência a não germinação da semente na temperatura inadequada. Assim, cria-se uma provável confusão e sobreposição entre os conceitos de dormência e quiescência.

Quanto ao valor adaptativo da dormência, Popinigis (1977) reconhece a importância e a considera como um fator de sobrevivência da espécie, já que retarda a germinação, ajustando-a no tempo e no espaço. Entretanto, Mattei (1999) considera, sob uma perspectiva prática, que este fenômeno ocorre apenas quando uma semeadura realizada é seguida de um atraso do processo germinativo, proporcionando plântulas de tamanhos diferentes e dificultando a produção de mudas, além do planejamento dos plantios. Assim, a compreensão da dormência possibilita a elaboração de estratégias para a sua superação, facilitando o sistema produtivo de produção de mudas.

A dormência é uma condição biológica que, provavelmente, se manteve ao longo da evolução por conferir à planta a capacidade de sobreviver em ambientes adversos e até mesmo extremos, como calor, frio e seca (BEWLEY *et al.*, 2013). Há evidências de que a origem evolutiva da dormência está relacionada às mudanças climáticas durante a história geológica do planeta e à expansão biogeográfica das espécies (BASKIN; BASKIN, 1998). Com base nos autores citados, concluímos que

a dormência é um mecanismo ecologicamente vantajoso para sobreviver a condições adversas, representando uma distribuição da germinação no tempo e no espaço, que resulta em uma redução do risco de morte prematura por catástrofes ou da competição intraespecífica entre indivíduos parentais e seus descendentes, ajustando o recrutamento da geração seguinte.

A dormência é também considerada uma modalidade de desenvolvimento passível de controle metabólico e genômico (LABOURIAU, 1983), o que será tratado em outro capítulo. Várias causas são atribuídas ao conceito de dormência, afetando direta ou indiretamente o metabolismo das proteínas, carboidratos e das reservas durante a germinação (VIEIRA *et al.*, 2000). Por isso, uma unidade de dispersão, ou seja, uma semente, que se encontra em dormência, não possui capacidade de germinar por um período determinado, mesmo que esteja em condições ambientais que promoveriam normalmente a germinação (BASKIN; BASKIN, 2004).

Ecologicamente, a dormência de sementes é um conceito de interesse, levando em consideração que o processo possa estar relacionado ao acúmulo de um banco de sementes persistentes, mesmo que os conceitos de dormência e a persistência no solo não estejam diretamente ligados (THOMPSON *et al.*, 2003).

4. Sistema de classificação de dormência

Muitos esquemas com a finalidade de classificar a dormência em sementes foram publicados. Os mais notáveis modelos de classificação foram os de Harper (1957,1977), Nikolaeva (1969, 1977, 2001), Nikolaeva *et al.* (1985, 1999), Lang *et al.* (1985, 1987) e Lang (1987).

O esquema de Harper (1957,1977) foi utilizado principalmente nos estudos de ecologia e fisiologia da semente. Entretanto, o seu sistema não incluía de forma adequada os diversos tipos de dormência (BASKIN; BASKIN, 1985, 1998). Outros autores, também questionam tal inadequação do modelo de Harper (VLEESHOUWERS *et al.*, 1995; THOMPSON *et al.*, 2003).

O sistema criado por Lang, que divide a dormência em endodormência, paradormência e ecodormência com fundamentação exclusiva na fisiologia, apesar de ser geral para qualquer órgão da planta, também permitia que se classificassem sementes dessa forma (LANG, 1987). Entretanto, tal modelo não leva em consideração os embriões subdesenvolvidos, os tegumentos impermeáveis à água

HISTÓRICO E CLASSIFICAÇÃO DA DORMÊNCIA: A GRANDE POLÊMICA

e demais critérios importantes para a classificação da dormência que ocorre em sementes. Além disso, este sistema ainda exclui as intensidades, chamadas hoje de níveis e tipos de dormência (BASKIN; BASKIN, 2004). Simpson (1990) discute certos detalhes do sistema de Lang e afirma a falta de abrangência das classes aqui mencionadas (endo, para e ecodormência). O modelo criado por Nikolaeva passou por inúmeras adequações ao longo do tempo, das quais podemos analisar na tabela 1 a seguir. Como por exemplo: a mudança das siglas para identificar cada um dos tipos, as separações em subtipos e níveis, a alteração de nomes, os símbolos que foram substituídos por nomes e as determinações de onde ocorrem (epicótilo (ep) ou raiz) (tabela 1).

Tabela 1. Comparação das versões de terminologia e fórmulas de dormência de sementes de Nikolaeva (BASKIN; BASKIN, 2008).

Nikolaeva (1967 [1969])	Nikolaeva (1977)	Nikolaeva et al., 1985	Nikolaeva et al., 1999	Nikolaeva (2001)
Exógena – A	Exógena – A	A	A	A
Física – AI	Física – Aph	A $\varnothing$	A $\varnothing$	Aph
Química – AII	Química – Ach	A ₁	Ax	Ach
Mecânica – AIII	Mecânica – Am	A ₂	Am	Am
Endógena – B e C	Endógena – B e C	£ e B	£ e B	B e C
Morfológica – B	Morfológica – B	£	£	B
Fisiológica – C	Fisiológica – C	B	B ₁₋₃	C
Rasa – CI	Não profunda – C ₁	B ₁	B ₁	Não profunda
_a _a	_a _a	_a	_a	Subtipo a – C _{1a} (tipo 2)
_a _a	_a _a	_a	_a	Subtipo b – C _{1b} (1,3,4 e 5)
Intermediária – C II	Intermediária – C ₂	B ₂	B ₂	Intermediária – C ₂
Profunda – C III	Profunda – C ₃	B ₃	B ₃	Intermediária – C ₃
Subtipos de dormência profunda	Morfofisiológica – B e C (sem nome)	£-B	£-B	Dormência Morfofisiológica
_b C-III a	_d _d	£-B ₁	£-B ₁	Simplex
_b C-III b	Intermed. Simplex – B-C ₂	£-B ₂	£-B ₂	Não profunda – C _{1b} B-C _{1b}
_b C-III c	Profunda Simplex – B-C ₃	£-B ₃	£-B ₃	Intermediária – C _{1b} B-C ₂
_b C-III d	Prof. Sim. Epicótilo – B-C ₃	£-B ₃ ³	£-B ³	Profunda – C _{1b} B-C ₃
_b C-III e	Profunda Sim. Dupla – B-C	£-B ₃ ¹	£-B ¹	Profunda (ep.) – C ₂ B (raiz) – C ₃ (ep.)
_c _c	(Sem nome)	£B-B	£B-B	Profunda dupla – C ₃ B-C ₃ (ep.)
_c _c	(Não reconhecido)	£B-B complexa	£B-B complexa	Dormência Morfofisiológica Complexa
_c _c	Intermed. Compl. BC-C ₂	£B-B ₁	£B-B ₁	Não profunda – C _{1a} B-C _{1a}
_c _c	Profunda Compl. BC-C ₃	£B-B ₂	£B-B ₂	Intermediária – C ₂ B-C ₂
		£B-B ₃	£B-B ₃	Profunda – C ₃ B-C ₃
Tipos de dormência				
Dormência D	Dormência combinada A-B-C	A-£-B	A-£-B	Não discutido

^a Subtipos que não são reconhecidos em Nikolaeva (1967, [1969]), nem em Nikolaeva et al. (1985, 1999); ^b Nenhum nome dado a esses cinco subtipos em Nikolaeva (1967, [1969]); ^c Esses tipos não são reconhecidos em Nikolaeva (1967, [1969]); ^d Esse tipo não é reconhecido em Nikolaeva (1977); ^e Classes da dormência. Os nomes designados para dormência (Nikolaeva et al. 1985, 1999) foram os mesmos que os termos em 1977 ou 2001, portanto não foram repetidos.

A partir do modelo de Nikolaeva outro sistema foi proposto por Baskin e Baskin (2004). Os autores sugerem, neste esquema de classificação, a aquisição de uma hierarquia, como aquela aplicada na Taxonomia. Assim, há a divisão em classes, níveis e tipos de dormência da semente. Este sistema de classificação está representado na tabela 2.

Tabela 2. Sistema de classificação da dormência de sementes proposto por Baskin e Baskin (2004).

Classe de dormência	Níveis	Tipos
Fisiológica	não profunda, intermediária, profunda	1, 2, 3, 4 e 5
Morfológica *	-	-
Morfofisiológica *	simples não profunda, simples intermediária, simples profunda, simples profunda no epicótilo, simples profunda dupla, complexa não profunda, complexa intermediária e complexa profunda	-
Física	-	-
Combinada (fisiológica e física)	não profunda	1 e 2 (provavelmente)
* Não inclui sementes com embriões indiferenciados.		

Anteriormente, os autores Baskin e Baskin (1998) separaram e descreveram detalhadamente os níveis (não profunda, intermediária e profunda) da dormência fisiológica, como pode ser visualizado na tabela 3 (pág. 13).

HISTÓRICO E CLASSIFICAÇÃO DA DORMÊNCIA:
A GRANDE POLÊMICA

Tabela 3. Classificação da dormência fisiológica em níveis: não profunda, intermediária e profunda, de acordo com Baskin e Baskin (1998).

Níveis da dormência fisiológica	Características
Não profunda	O embrião excisado (rompido) produz plântulas de características normais; Giberelina (GA) promove a germinação; Quebra da dormência é dependente da espécie: pode ser realizado o procedimento de estratificação fria (0–10°C) ou quente (15 ° C); As sementes podem amadurecer em armazenamento a seco; A escarificação pode estimular a germinação.
‘Intermediária	O embrião excisado produz plântulas normais; GA promove a germinação em algumas espécies, apenas; As sementes precisam de 2 a 3 meses de estratificação a frio para a quebra da dormência; O armazenamento a seco pode reduzir o período de estratificação a frio.
Profunda	O embrião excisado gera mudas anormais; GA não induz a germinação; As sementes necessitam de 3 a 4 meses de estratificação fria para germinar.

5. Descrevendo e discutindo as classificações de dormência

Os modelos criados por Harper (1957,1977), Lang *et al.* (1985, 1987) e Lang (1987) foram de grande importância, já que forneciam informações pertinentes a

dormência. Tais modelos, no entanto, não incluíam alguns critérios de classificação, ou ainda, não abrangiam certas características com os teus modelos.

O esquema de Nikolaeva é o mais amplo sistema que classifica a dormência de sementes (BASKIN; BASKIN, 2004). A síntese das informações sobre a dormência de sementes, seja de um ponto filogenético, biogeográfico ou evolutivo, seria impossível sem a contribuição dada por Nikolaeva com o seu sistema (BASKIN; BASKIN, 1998, 2004a). Vale ressaltar que os vários tipos de dormência neste esquema encaixam-se com perfeição a uma chave dicotômica, seja em uma semente ou fruto, os conceitos relativos à permeabilidade do revestimento à água (impermeável ou permeável), morfologia do embrião, seja ele subdesenvolvido ou totalmente desenvolvido, e as respostas de ordem fisiológica a uma temperatura ou uma sequência das mesmas (BASKIN; BASKIN, 1998, 2004b). O modelo gerado por Baskin e Baskin (2004), pautado nos esquemas de Nikolaeva, também recebem reconhecimento já que classificam a dormência, com seus tipos e níveis. A seguir discutiremos a respeito da dormência primária e secundária, aprofundando a discussão sobre o assunto.

5.1. Dormência primária e secundária

Por estar interligada a múltiplas causas, a dormência é um dos aspectos menos conhecidos da biologia de sementes (FINKELSTEIN *et al.*, 2008). Sua classificação baseia-se na origem, localização e nos mecanismos que estão envolvidos neste processo.

A maioria das classificações que estão em uso é derivada daquela que foi proposta por Nikolaeva (1977) com base na morfologia da semente. Uma classificação adicional é baseada no momento de ocorrência da dormência: a dormência primária se refere ao tipo de dormência que ocorre antes da dispersão como parte do programa de desenvolvimento da semente, enquanto a dormência secundária se refere à aquisição de dormência em uma semente madura após a embebição, como resultado da falta de condições adequadas para a germinação (AMEN, 1968). Uma definição mais aprofundada pode ser vista no Capítulo 2 sobre dormência primária e secundária. A seguir, definiremos e caracterizaremos conceitos acerca da dormência exógena e endógena, dormência fisiológica, dormência morfológica, dormência morfofisiológica, dormência física, dormência química e mecânica.

5.2. Dormência exógena e endógena

Em relação à localização dos mecanismos de dormência, de modo geral, as classificações se baseiam em dois critérios básicos: a) dormência do embrião e; b) dormência imposta pelos envoltórios. Quanto à dormência do embrião, estão incluídos os eventos de inibição metabólica e imaturidade. No que se refere à dormência imposta, cita-se a impermeabilidade de tegumentos, presença de inibidores, restrição mecânica, dentre outros (BEWLEY *et al.*, 2013). Um sistema mais amplo, proposto pela pesquisadora Marianna Nikolaeva, chamou a “dormência do embrião” de dormência endógena e a dividiu em fisiológica, morfológica e morfofisiológica. O mesmo fez com a dormência imposta, chamando-a de dormência exógena e separando-a em física, química e mecânica (BASKIN; BASKIN, 1998).

5.3. Dormência fisiológica

A dormência fisiológica é causada por mecanismos que promovem a inibição fisiológica do embrião, impossibilitando a emergência da raiz primária (BASKIN; BASKIN, 1998). Esta ainda pode relacionar-se com o equilíbrio entre os hormônios e reguladores vegetais, essenciais para a resposta germinativa (PIROLI *et al.*, 2005). Este tipo de dormência é mantido por meio da supressão de várias atividades celulares que se relacionam com a germinação. O ABA, por exemplo, possui um papel importante nesta supressão, enquanto a GA age contrariamente a este efeito. O equilíbrio entre GA-ABA parece ser um fator decisivo para a dormência fisiológica, que pode ser cessada ou mantida (BEWLEY *et al.*, 2013).

A partir dos estudos de Nikolaeva (1977) três níveis de dormência fisiológica são conhecidos: não profunda, intermediária e profunda, das quais as características estão descritas na tabela 3, deste capítulo. É importante ressaltar, que a maioria das sementes com dormência fisiológica possui a dormência não profunda. Além disso, cinco tipos de dormência fisiológica não profunda são conhecidos, baseados nos padrões de alteração de respostas fisiológicas à temperatura no decorrer do processo de quebra da dormência (BASKIN; BASKIN, 2004a). Nos primeiros três tipos (1, 2 e 3) de dormência fisiológica não profunda, à medida que as sementes se tornam menos dormentes, a faixa térmica altera-se, aumentando a temperatura em direção à faixa em que a germinação ocorre. No tipo 1, a temperatura baixa cede lugar para temperaturas mais altas, enquanto no

tipo 2, a temperatura vai de elevada para baixa. No tipo 3, temos temperaturas medianas indo em direção aos dois extremos. Nos últimos dois tipos, 4 e 5, não há um aumento progressivo da faixa de temperatura. A quebra da dormência faz com que sementes que possuam o tipo 4, germinem apenas em temperaturas elevadas, contrariamente às sementes do tipo 5, que germinam apenas em temperaturas baixas (BASKIN; BASKIN, 2004).

As respostas à variação de temperatura são normalmente chamadas de temperaturas cardeais, ou seja, temperaturas mínima e máxima de germinação (LABOURIAU, 1983). Dessa maneira, a germinação ocorre desde que a temperatura ambiente esteja dentro dessa faixa de temperaturas mínima e máxima, sendo válido ressaltar que, quanto mais dormente a semente, menor será a diferença entre a temperatura mínima e máxima, até no momento que atinja a condição de dormência total ou absoluta, onde a temperatura mínima tende a se igualar a temperatura máxima e a germinação não ocorre (CARDOSO, 2004).

Segundo Labouriau (1983) os tipos 1, 2 e 3 poderiam ser incluídos na dormência relativa, cujos tratamentos pós-maturação poderiam aumentar a faixa térmica de germinação, ainda que a dormência ainda estivesse se manifestando. A quebra desta dormência ocorre de maneira gradativa e isto pode ser observado através de um aumento da resposta germinativa quando em um conjunto amplo de fatores como a luz e temperatura.

Em suma, a dormência fisiológica pode ser induzida por fatores externos, porém esta é considerada como um processo de ordem intrínseca da semente, não estando diretamente relacionada às condições ambientais (CARDOSO, 2009).

5.4. Dormência morfológica

A dormência morfológica em sementes resulta em um embrião subdesenvolvido e indiferenciado, em que cotilédones, hipocótilo e radícula não se distinguem (BASKIN; BASKIN, 1998). Segundo Cardoso (2009), a dormência morfológica se manifesta com embriões cujos cotilédones e eixo hipocótilo-radícula são reconhecíveis, mas são subdesenvolvidos em relação ao tamanho, comparando-se dentro da mesma espécie. Assim, a protrusão é precedida de uma etapa de crescimento intrasseminar, gerada por condições ambientais favoráveis.

Os autores Baskin e Baskin (2004) propõem que os embriões cujas sementes possuem este tipo de dormência, não são fisiologicamente dormentes e não

necessitam de um pré-tratamento para quebrar a dormência, necessitando apenas de tempo para que possam crescer até determinado tamanho e, posteriormente, germinar. Entretanto, Vivian *et al.* (2008) defendem que, dificilmente este tipo de dormência ocorre de forma isolada, associando-se a outras causas de dormência, levando em consideração que a maioria das espécies que apresentam a dormência morfológica, após a maturação, se as condições não estiverem favoráveis, podem desenvolver a dormência fisiológica. Os autores finalizam ressaltando que uma conjunção das duas dormências pode ocorrer e resultar na dormência morfofisiológica, comuns nas famílias Liliaceae e Apiaceae.

Sob condições adequadas, as sementes recém-maduras, têm seus embriões crescendo dentro de alguns dias a uma ou duas semanas, germinando em cerca de 30 dias (BASKIN; BASKIN, 2004).

5.5. Dormência morfofisiológica

Neste tipo de dormência, ambas as dormências comentadas anteriormente se somam, resultando em um embrião subdesenvolvido que requer tratamentos para que a quebra da dormência possa acontecer. O crescimento do embrião pode ocorrer antes da quebra da dormência morfofisiológica ou de forma simultânea, ou seja, a quebra e o crescimento sendo promovidos ao mesmo tempo, a depender da espécie em questão (BASKIN; BASKIN, 1998).

Com vários tipos e níveis de dormência morfofisiológica, cada uma delas possui sua individualidade perante os métodos de rompimento dessa dormência, sendo baseados em tratamentos térmicos, como a estratificação, ou em tratamentos com ácido giberélico. Os tratamentos térmicos para quebrar a dormência consistem em: a) estratificação a quente; b) estratificação quente e posterior estratificação fria; c) estratificação fria, seguida de quente, e, novamente fria; d) estratificação fria (CARDOSO, 2009). O ácido giberélico também pode ser utilizado para substituir os tratamentos de estratificação quente ou fria, dependendo do caso (BASKIN; BASKIN, 1998). Oito níveis de dormência morfofisiológica são conhecidos, de acordo com o protocolo de quebra de dormência e podem ser visualizados na tabela 4.

Tabela 4: Níveis de dormência morfofisiológica (BASKIN; BASKIN, 1998; WALCK *et al.*, 1999) e temperaturas a fim de quebrar a dormência. Q: estratificação quente; F: estratificação fria.

Tipos de dormência morfofisiológica	Quebra da dormência	No instante de crescimento do embrião	GA ₃ supera a dormência
Simple não profunda	Q ou F	Q	Sim
Simple intermediária	Q + F	Q	Sim
Simple profunda	Q + F	Q	+/-
Simple profunda no epicótilo	Q + F	Q	+/-
Simple profunda dupla	F + Q + F	Q	?
Complexa não profunda	F	F	Sim
Complexa intermediária	F	F	Sim
Complexa profunda	F	F	Não

5.6. Dormência física

O mecanismo da dormência física associa-se a impermeabilidade à água, cuja proteção ocorre por uma ou duas camadas de células lignificadas. Geralmente, é constatada em espécies com sementes grandes, em que o embrião irá armazenar grande parte de suas reservas para o processo germinativo (VIVIAN *et al.*, 2008). A quebra de dormência em sementes com dormência física em condições naturais e artificiais normalmente envolve a formação de uma abertura ou redução na espessura do tegumento ou, então, na remoção de estruturas morfológicas especializadas (como carúnculas e estrofíolos). Somente assim, a água é absorvida e chega até o embrião (BASKIN *et al.*, 2000).

Cuscuta pedicellata e *C. campestris* são plantas parasitas que apresentam dormência física, mas não estão representadas no Brasil. O tegumento das sementes destas espécies possui dupla camada de células paliçádicas, impedindo a embebição, ainda que a primeira camada aparente ser a responsável (LYSHEDE,

1992). Estas camadas apresentam células esclerificadas, com parede celular secundária com lignina, proporcionando às sementes a característica dura, cuja ocorrência é comum nas espécies das famílias Fabaceae, Malvaceae e Convolvulaceae, que englobam várias plantas daninhas, como por exemplo, *Sida* sp., *Malva rotundifolia*, *Crotalaria spectabilis*, *Abutilon theophrasti*, *Vicia hirsuta* e *Trifolium* sp. (BASKIN; BASKIN, 1998).

Ecologicamente, a dormência física pode ser superada pela ação de animais dispersores, que removem as estruturas impermeáveis ou diminuem a espessura do tegumento da semente no processo de digestão. Além disso, em ecossistemas adaptados a determinado regime de fogo, como o Cerrado, este fator pode ser o responsável pela quebra da dormência. Outros processos que ocorrem naturalmente e que enfraquecem o tegumento são aqueles bioquímicos e físicos que ocorre no solo, muito influenciados pela microbiota edáfica. Já artificialmente, vários métodos podem ser adotados para superar a dormência física: escarificação mecânica ou química com ácido sulfúrico concentrado; submersão em água fervente ou incubação em altas temperaturas; entre outros como tratamento com etanol; fogo, armazenamento a seco, congelamento e descongelamento, choques térmicos e umedecimento seguido de secagem (BASKIN; BASKIN, 2004).

A escarificação mecânica ou química também promoverá a germinação em sementes com dormência fisiológica não profunda. Assim, não é incomum relatos de que sementes de um determinado táxon têm dormência física, quando, na verdade, esse não é o caso (BASKIN; BASKIN, 2004).

A espécie pioneira *Colubrina glandulosa* Perkins, da família Rhamnaceae, pode ser encontrada em grande parte do Brasil e pode ser utilizada na restauração florestal. As sementes de tal espécie possuem dormência física, o que permite a elas permanecerem inativas no banco de sementes, um importante recurso para a dinâmica populacional (SILVA *et al.*, 2015; MARCOS-FILHO, 2015; CAMARA *et al.*, 2017, MORAIS-JÚNIOR *et al.*, 2018; MELO-JÚNIOR *et al.*, 2018). É importante ressaltar que a dormência física é bastante comum em espécies florestais e a imersão em água quente, escarificação mecânica ou ácida são suficientes para a superação (GUEDES *et al.*, 2013; BARBEDO; SANTOS-JÚNIOR, 2018).

5.7. Dormência química

A definição imposta por Nikolaeva (1985) sobre a dormência química, pressupõe que esta seja causada por inibidores de crescimento que se encontram no pericarpo. Posteriormente, a definição foi atualizada (BASKIN; BASKIN, 1998), incluindo as substâncias sintetizadas fora da semente que, por translocação até o embrião, inibem o seu crescimento.

É importante ressaltar que existe uma diferença entre a dormência química, interligada aos fatores exógenos, e a dormência fisiológica, que também pode interligar-se aos inibidores de germinação, como o ABA. A grande maioria dos estudos que relatam a presença dos inibidores químicos, seja na semente ou fruto, foi realizada com sementes que exibiam também a dormência fisiológica (BASKIN; BASKIN, 1998).

Nos frutos carnosos, há a necessidade de avaliar o tipo de dormência encontrado na semente de forma isolada do fruto. Se a inibição do processo germinativo ocorrer em razão das condições desfavoráveis do pericarpo, a semente deve ser considerada quiescente, e não dormente (BASKIN; BASKIN, 2004). Entretanto, no caso dos frutos secos, a recomendação é incluir o endocarpo, como na família Anacardiaceae, ou todo o pericarpo, como nos aquênios (BASKIN; BASKIN, 2004). Em florestas tropicais, as formigas podem ter a função de agentes promotores da germinação, já que “limpam” as sementes que estão dispersas (OLIVEIRA *et al.*, 1995).

Os aquênios de *Bidens pilosa*, conhecido popularmente como picão-preto, germinam melhor se submetidos à lavagem com água corrente, demonstrando a presença de inibidores nestes aquênios, que podem diminuir a disponibilidade de oxigênio do embrião por oxidação (FORSYTH; BROWN, 1982).

Pesquisas baseadas em técnicas de bioensaios sugerem a presença dos inibidores de germinação em sementes e frutos, mais especificamente no embrião, endosperma, tegumento ou estruturas diferenciadas que se dispersam junto com as sementes (BASKIN; BASKIN, 1998).

Sementes de *Onopordum acanthium* são dispersas dormentes, apresentando altas concentrações de inibidores solúveis. Como método para quebrar essa dormência, as sementes desta espécie precisam ser lavadas, assim reduzindo a concentração dos inibidores (PEREZ GARCIA, 1993; CAVERS *et al.*, 1998).

HISTÓRICO E CLASSIFICAÇÃO DA DORMÊNCIA: A GRANDE POLÊMICA

Em relação aos inibidores, o ácido abscísico (ABA) é conhecido como o inibidor mais eficiente da germinação, quando localizado na parte externa das sementes, configurando uma dormência química. O ABA, em algumas sementes, por intermédio da inibição da transcrição do RNAm da α -amilase, impede a síntese de enzimas hidrolíticas, necessárias para degradação das reservas, enquanto o AG estimula a camada de aleurona, encontrada nas sementes endospermáticas a produzir tanto α -amilase, quanto as enzimas. Assim, um balanço entre os dois compostos reguladores representa um modo eficaz de superação da dormência (GOMEZ-CADENAS, 2001).

O ácido giberélico (AG), presente no lado externo ou interno da semente (Karssen *et al.* 1989), é promotor da germinação (VIVIAN *et al.*, 2008), porém não promove resposta se utilizado isoladamente no processo de superação da dormência química, em que outros fatores devem atuar para promover a germinação (METZGER, 1983).

Em sementes de arroz, por exemplo, a dormência está atribuída à presença dos compostos fenólicos e inibidores de germinação que se localizam no endosperma, casca e embrião, mas principalmente no último, promovendo um decréscimo na disponibilidade de oxigênio (AMARAL, 1992). Além disso, determinados produtos químicos inibidores, como os aldeídos, ácidos fenólicos, ácidos orgânicos e alcaloides, ou ainda moléculas orgânicas relativamente simples e com baixo peso molecular, podem ser localizados na cobertura das sementes (KETRING, 1973; VIEIRA *et al.*, 2000).

5.8. Dormência mecânica

Apesar de relativa confusão com a dormência física, a dormência mecânica é definida como a incapacidade de uma semente germinar (aqui entendido como o crescimento da radícula), mesmo absorvendo água, devido a uma barreira mecânica rígida (NIKOLAEVA, 1997). Tal barreira pode ser formada a partir da lignificação de um ou mais tecidos do fruto, geralmente do endocarpo. Destaque merece ser dado para a distinção entre a dormência mecânica e a física. Um exemplo é o estudo de Slator *et al.* (2013), no qual conseguiram isolar este fator de dormência e separá-lo da dormência física, ou seja, demonstrando que não se trata da impermeabilização do tegumento, mas sim, da limitação mecânica ao crescimento mesmo ocorrendo a embebição da semente.

Baskin e Baskin (2004) não segregam este tipo de dormência (assim como incluem a dormência química dentro da fisiológica) em outra categoria, argumentando que a barreira restringe o crescimento do embrião (germinação) devido ao baixo potencial de crescimento deste em uma semente intacta, mas dormente morfológicamente. Submeter a semente intacta a um protocolo de quebra de dormência faz com que o potencial de crescimento ('força expansiva') do embrião aumente ao ponto em que a radícula (geralmente) pode romper a(s) camada(s) de revestimento, cuja resistência à força não mudou. Além disso, esses autores retomam que mesmo Nikolaeva (2001) demonstra que, em sementes da maioria das espécies nas quais a restrição mecânica desempenha um papel na dormência, a restrição mecânica é combinada com a dormência fisiológica. Ela ressalta que a dormência da semente devida apenas à restrição mecânica do embrião é rara de ser encontrada.

Além disso, Schmidt, (2007) argumenta que a maioria das sementes oriundas de frutos secos indeiscentes irão enfrentar alguma resistência mecânica na germinação, mas que sua superação é uma questão de tempo a partir da devida embebição e retomada do metabolismo do embrião.

Como uma síntese destas reflexões, elaboramos fluxograma (anexo 1) que interliga de forma didática e visual todos os conceitos discutidos anteriormente.

6. Conclusão

Apesar das divergências surgidas ao longo da história da classificação da dormência, como por exemplo a separação entre dormência exógena e quiescência, dormência química e mecânica, entre outras, observamos muitos conceitos sobre os quais existe algum consenso entre os fisiologistas da germinação. É notável a inexistência de atualizações frente aos modelos de classificação de dormência, compreendendo que qualquer tentativa de classificação está sujeita às limitações do conhecimento construído até aquele dado momento. Assim, novos estudos podem atualizar as classificações, possibilitar o aprimoramento do conceito, elucidar sua complexidade e estimular reflexões pertinentes a toda.

Referências

ALBRECHT, M. A. *et al.* Seed germination ecology of three imperiled plants of rock outcrops in the southeastern United States1, 2. **The Journal of the Torrey Botanical Society**, v. 139, n. 1, p. 86-95, 2012.

ALVES, M. C. S. *et al.* Superação da dormência em sementes de *Bauhinia monandra* Britt. e *Bauhinia unguolata* L.-Caesalpinoideae. **Revista Brasileira de Sementes**, v. 22, n. 2, p. 139-144, 2000.

AMARAL, A. S. Aspectos de dormência em sementes de arroz. **Lavoura Arrozeira**, Porto Alegre, v. 45, n. 405, p. 3-6, 1992.

AMEN, R. D. The concept of seed dormancy. **American Scientist**, v. 51, n. 4, p. 408-424, 1963.

AMEN, R. D. A model of seed dormancy. **The Botanical Review**, v. 34, n. 1, p. 1-31, 1968.

BARBEDO, C. J.; SANTOS-JUNIOR, N. A. Sementes do Brasil: Produção e tecnologia para espécies da flora brasileira. **Instituto de Botânica, São Paulo**, 2018.

BASKIN, C. C.; BASKIN, J. M. **Seeds: ecology, biogeography, and, evolution of dormancy and germination**. Elsevier, 1998, 666p.

BASKIN, J. M. *et al.* Taxonomy, anatomy and evolution of physical dormancy in seeds. **Plant species biology**, v. 15, n. 2, p. 139-152, 2000.

BASKIN, J. M.; BASKIN, C. C. A classification system for seed dormancy. **Seed science research**, v. 14, n. 1, p. 1-16, 2004.

BASKIN, C. C. *et al.* Determining dormancy-breaking and germination requirements from the fewest seeds. **Ex situ plant conservation: supporting species survival in the wild**, p. 162-179, 2004b.

BASKIN, J. M.; BASKIN, C. C. Some considerations for adoption of Nikolaeva's formula system into seed dormancy classification. **Seed Science Research**, v. 18, n. 3, p. 131-137, 2008.

BASKIN, J. M.; BASKIN, C. C. The annual dormancy cycle in buried weed seeds: a continuum. **BioScience**, v. 35, n. 8, p. 492-498, 1985.

BASKIN, J. M.; BASKIN, C. C. Classification, biogeography, and phylogenetic relationships of seed dormancy. **Seed conservation: turning science into practice**. (Eds RD Smith, JB Dickie, SH Linington, HW Pritchard, RJ Probert) pp, p. 517-544, 2004a.

BASKIN, J. M. *et al.* A comparative study of seed dormancy and germination in an annual and a perennial species of *Senna* (Fabaceae). **Seed Science Research**, v. 8, n. 4, p. 501-512, 1998.

BEWLEY, J. D. *et al.* **Seeds: physiology of development, germination and dormancy**. New York: Springer-Verlag, 2013.

CAMARA, R. *et al.* Influência do substrato e inoculação micorrízica na produção de mudas de *Colubrina glandulosa* Perkins. **Floresta**, v. 47, n. 4, p. 449-458, 2017.

CARDOSO, V. J. M. Dormência: estabelecimento do processo. **Germinação: do básico ao aplicado**. Porto Alegre: Artmed, p. 95-108, 2004.

CARDOSO, V. J. M. Conceito e classificação da dormência em sementes. **Oecologia Brasiliensis**, v. 13, n. 4, p. 619-631, 2009.

CAVERS, P. B. *et al.* The thistles: a spectrum of seed banks. **Aspects of Applied Biology**, n. 51, p. 135-141, 1998.

HISTÓRICO E CLASSIFICAÇÃO DA DORMÊNCIA:
A GRANDE POLÊMICA

CONSIDINE, M. J.; CONSIDINE, J. A. On the language and physiology of dormancy and quiescence in plants. **Journal of Experimental Botany**, v. 67, n. 11, p. 3189-3203, 2016.

DANTAS, B. F. *et al.* Superação da dormência de sementes de capim-marmelada (*Brachiaria plantaginea* (link.) Hitchc.) Com cianeto de potássio. **Revista Brasileira de Sementes**, v. 22, n. 2, p. 239-244, 2000.

DURIGAN, G. *et al.* **Manual para recuperação da vegetação de cerrado**. São Paulo: Páginas & Letras Editora e Gráfica, 2011.

FINKELSTEIN, R. *et al.* Molecular aspects of seed dormancy. **Annu. Rev. Plant Biol.**, v. 59, p. 387-415, 2008.

FORSYTH, C.; BROWN, N. A. C. Germination of the dimorphic fruits of *Bidens pilosa* L. **New Phytologist**, v. 90, n. 1, p. 151-164, 1982.

GÓMEZ-CADENAS, A. *et al.* Gibberellin/abscisic acid antagonism in barley aleurone cells: site of action of the protein kinase PKABA1 in relation to gibberellin signaling molecules. **The Plant Cell**, v. 13, n. 3, p. 667-679, 2001.

GUEDES, R. S. *et al.* Tratamentos para superar dormência de sementes de *Cassia fistula* L. **Biotemas**, v. 26, n. 4, p. 11-22, 2013.

GUTTERMAN, Y. **Survival Strategies of Annual Desert Plants**. Springer Science & Business Media, 2002, 348 p.

HARPER, J. L. The ecological significance of dormancy and its importance in weed control. In: **Proceedings of the 4th international congress of crop protection**. 1957, p. 415-420.

HARPER, J. L. *et al.* Population biology of plants. **Population biology of plants.**, 1977.

HILHORST, H. W. M. A critical update on seed dormancy. I. Primary dormancy1. **Seed Science Research**, v. 5, n. 2, p. 61-73, 1995.

KARSSSEN, C. M. *et al.* Physiological mechanisms involved in seed priming. In: **Recent advances in the development and germination of seeds**. Springer, Boston, MA, 1989, p. 269-280.

KERBAUY, G. B. **Fisiologia Vegetal**. São Paulo: Guanabara, 2004.

KETRING, A. L. Germination inhibitors. **Seed Science and Technology**, Norway, v. 1, n. 2 p. 305-324, 1973.

KHAN, A. A. Induction of dormancy in nondormant seeds. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v. 119, n. 3, p. 408-413, 1994.

KIGEL, J. (Ed.). **Seed development and germination**. CRC press, 1995.

LABOURIAU, L. G. A Germinação das Sementes. Washington, DC: Organização dos Estados Americanos. Programa Regional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico. **Série de Biologia**, 1983. 174 p.

LANG, G. A. Dormancy: a new universal terminology. **HortScience**, v. 25, p. 817-820, 1987.

LANG, G. A. *et al.* Dormancy: toward a reduced, universal terminology. **HortScience (USA)**, v. 20, p. 809-812, 1985.

LANG, G. A. *et al.* Endo-, para-, and ecodormancy: physiological terminology and classification for dormancy research. **HortScience**, v. 22, n. 3, p. 371-377, 1987.

LYSHEDE, O. B. Studies on mature seeds of *Cuscuta pedicellata* and *C. campestris* by electron microscopy. **Annals of Botany**, v. 69, n. 4, p. 365-371, 1992.

MARCOS-FILHO, J. **Fisiologia de sementes de plantas cultivadas**. 2. ed. Londrina: ABRATES, 2015.

MATTEI, V. L. Efeito de tratamento em sementes dormentes de Acácia (Acácia longifolia Willd), sobre a germinação em laboratório, emergência e desenvolvimento inicial em viveiro. **Revista Brasileira de Agrociência**, v. 5, n. 3, p. 185-189, 1999.

MELO JUNIOR, J. L. A. *et al.* Germination and morphology of seeds and seedlings of Colubrina glandulosa Perkins after overcoming dormancy. **Australian Journal of Crop Science**, v. 12, n. 4, p. 639-647, 2018.

METZGER, J. D. Role of endogenous plant growth regulators in seed dormancy of Avena fatua: II. Gibberellins. **Plant Physiology**, v. 73, n. 3, p. 791-795, 1983.

MORAIS JUNIOR, V. T. M. *et al.* Early assessment of tree species with potential for carbon offset plantations in degraded area from the southeastern Brazil. **Ecological indicators**, v. 98, p. 854-860, 2018.

NIKOLAEVA, M. G. Factors controlling the seed dormancy pattern. **Physiology and Biochemistry of Seed dormancy and Germination**, 1977, p. 51-74.

NIKOLAEVA, M. G. **Physiology of deep dormancy in seeds**. Leningrad, Russia: Izdatel'stvo 'Nauka', 1969.

NIKOLAEVA, M. G. Ecological and physiological aspects of seed dormancy and germination (review of investigations for the last century). **Botanicheskii Zhurnal**, v. 86, p. 1-14, 2001.

NIKOLAEVA, M. G. *et al.* **Biology of seeds**. St. Petersburg: Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences, 1999.

NIKOLAEVA, M. G. *et al.* **Reference book on dormant seed germination**. Izd-vo "Nauka," Leningradskoe otd-nie, 1985.

OLIVEIRA, P. S. *et al.* Seed cleaning by *Mycocepurus goeldii* ants (Attini) facilitates germination in *Hymenaea courbaril* (Caesalpinaceae). **Biotropica**, p. 518-522, 1995.

PÉREZ-GARCÍA, F. Effect of the origin of the cypsela on germination of *Onopordum acanthium* L. (Asteraceae). **Seed science and technology**, v. 21, n. 1, p. 187-195, 1993.

PIROLI, E. L. *et al.* Germinação de sementes de canafístula *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub. tratadas para superação da dormência. In: **Colloquium Agrariae**. 2005, p. 13-18.

POPINIGIS, F. **Fisiologia da semente**. Brasília: AGIPLAN, 1977, 289 p.

RAVEN, P. H. *et al.* **Biologia vegetal**. 8. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2014.

SCHMIDT, L. **Tropical Forest seed**. 1. ed. New York: Springer Science & Business Media, 2007, 421p.

SILVA, K. A. *et al.* Semeadura direta com transposição de serapilheira como metodologia de restauração ecológica. **Revista Árvore**, v. 39, n. 5, p. 811-820, 2015.

SIMPSON, G. M. **Seed dormancy in grasses**. Cambridge University Press, 1990.

SLATOR, N. *et al.* Doland. Mechanical but not physical dormancy is a cause of poor germination in teak (*Tectona grandis* Lf). **New Forests**, v. 44, n. 1, p. 39-49, 2013.

THOMPSON, K. *et al.* Are seed dormancy and persistence in soil related?. **Seed Science Research**, v. 13, n. 2, p. 97-100, 2003.

VEGIS, A. Dormancy in higher plants. **Annual review of plant physiology**, v. 15, n. 1, p. 185-224, 1964.

HISTÓRICO E CLASSIFICAÇÃO DA DORMÊNCIA:
A GRANDE POLÊMICA

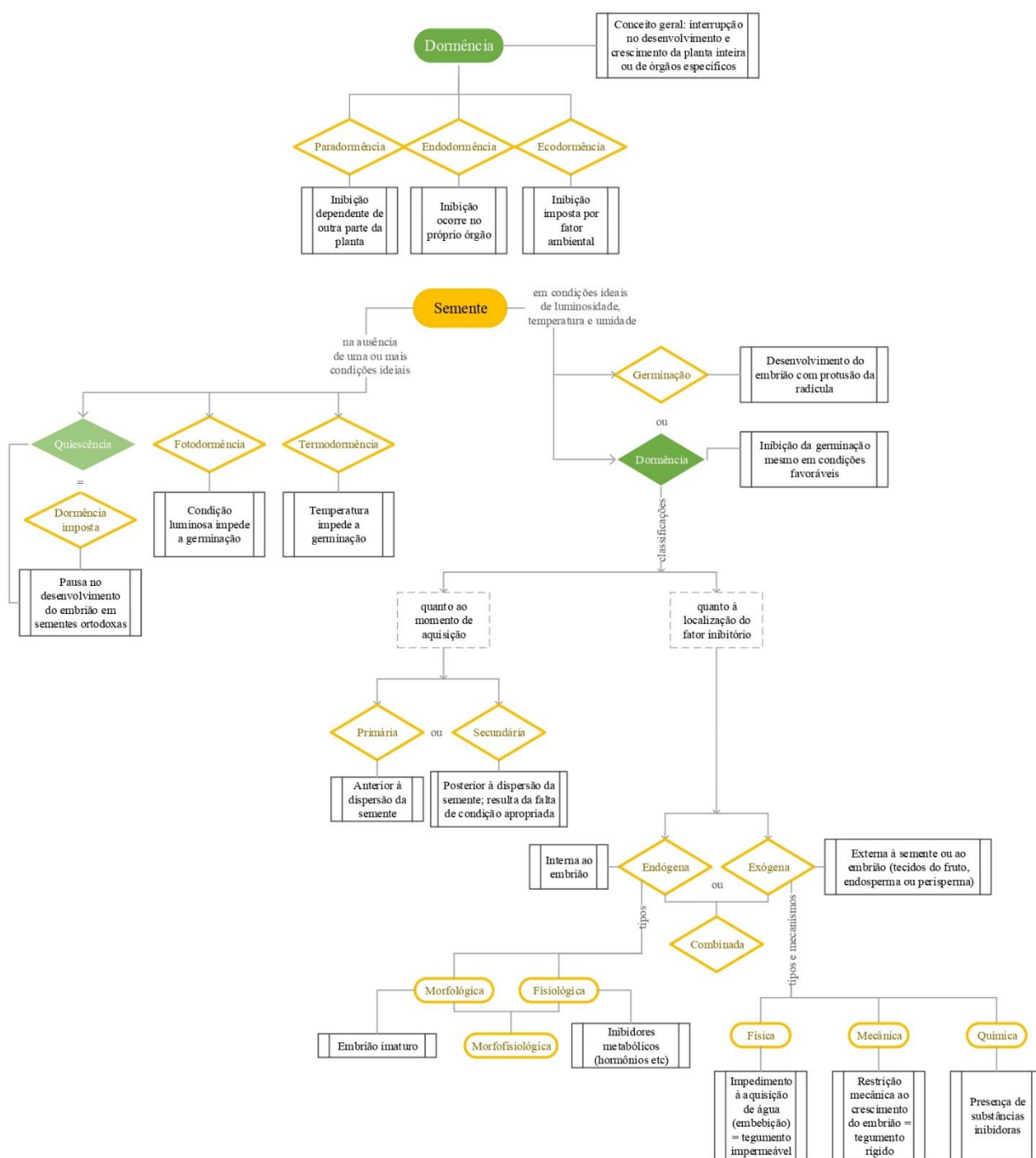
VIEIRA, A. R. *et al.* Alterações fisiológicas e enzimáticas em sementes dormentes de arroz armazenadas em diferentes ambientes. **Revista Brasileira de Sementes**, v. 22, n. 2, p. 53-61, 2000.

VIVIAN, R. *et al.* Dormência em sementes de plantas daninhas como mecanismo de sobrevivência: breve revisão. **Planta daninha**, Viçosa, v. 26, n. 3, p.695-706, 2008. VLEESHOUWERS, L. M. *et al.* Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology. **Journal of Ecology**, v. 83, p. 1031-1037, 1995.

WALCK, J. L. *et al.* Seeds of *Thalictrum mirabile* (Ranunculaceae) require cold stratification for loss of nondeep simple morphophysiological dormancy. **Canadian Journal of Botany**, v. 77, n. 12, p. 1769-1776, 2000.

Anexo

Fluxograma dos conceitos relacionados à dormência



EVOLUÇÃO E ESTRATÉGIAS DE DORMÊNCIA NAS FAMÍLIAS BOTÂNICAS

Alicia Marques Torres ^{*1}

Gisela Ferreira ^{*2}

^{*1}. Licenciada em Ciências Biológicas, Discente do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Instituto de Biociências-Botucatu – SP. E-mail: alicia.torres@unesp.br

^{*2} Professora Doutora, Setor de Biologia Vegetal, IB/UNESP, Botucatu-SP. E-mail: gisela.ferreira@unesp.br

EVOLUÇÃO E ESTRATÉGIAS DE DORMÊNCIA NAS FAMÍLIAS BOTÂNICAS

1. Introdução

Durante o processo de evolução das plantas, diferentes mecanismos adaptativos, resultantes de ambientes adversos, foram desenvolvidos, a exemplo da dormência nas sementes (KNOBLAUCH *et al.*, 2001; VIVIAN *et al.*, 2008). Assim, do ponto de vista evolutivo, a dormência de sementes é um mecanismo adquirido, com a finalidade de garantir a adaptação e sobrevivência de muitas espécies a diversas condições ambientais, como calor, frio e seca, fazendo com que as mesmas possam germinar apenas quando as condições estiverem favoráveis (HILHORST, 2007; VIVIAN, *et al.*, 2008).

A grande maioria das espécies vegetais presentes nos diversos tipos de ambientes apresenta algum tipo de dormência na maturidade (BASKIN; BASKIN, 2003). Os diversos tipos de dormência encontrados nos grupos vegetais evoluíram de acordo com a diversidade de climas e habitats prevaletentes em cada espécie, mostrando, dessa maneira, que são resultados de adaptações a ambientes específicos (FINCH-SAVAGE; LEUBNER-METZGER, 2006).

Dessa forma, a dormência pode ser o fator determinante na distribuição das espécies (DONOHUE *et al.*, 2010). Aliado a isso, contribuem significativamente para o desenvolvimento de novas espécies, bem como para a dispersão e colonização das espécies a outros habitats (BASKIN; BASKIN, 1998).

A presença, ou ausência, de dormência, assim como o tipo de dormência dos grupos vegetais estão intimamente relacionadas com sua história evolutiva (SEGLIAS, *et al.*, 2018). Assim, espécies que pertencem a uma mesma família tendem a apresentar o mesmo tipo de dormência, independentemente da sua distribuição geográfica. Entretanto, em alguns casos é comum encontrar classes de dormência distintas dentro de um mesmo grupo, o que pode ter sido motivado por adaptação as condições ambientais (SEGLIAS, *et al.*, 2018).

Conforme alguns estudos mostram, a diversidade anatômica e fisiológica da dormência de sementes sugere uma história evolutiva complexa (NIKOLAEVA, 1999; BASKIN; BASKIN, 2004), e intimamente relacionada com as mudanças climáticas durante a história da terra, juntamente à disseminação e diversificação das espécies ao redor do planeta (HILHORST, 2007). Isso pode ser justificado pelo

fato de que o número de espécies dormentes tende a aumentar com sua distância ao Equador, em razão da variação sazonal na precipitação e aumentos de temperatura (BASKIN; BASKIN, 1998). No entanto, ainda é preciso muitos estudos sobre a filogenia da dormência de sementes para compreender a dinâmica das estratégias adaptativas dos grupos vegetais existentes (JURADO; FLORES, 2005).

As discussões a respeito do conhecimento da evolução da dormência, isto é, o estado ancestral da dormência, as relações entre as diferentes classes de dormência, a sequência de transições evolutivas que levaram a diversidade atual dessas classes, bem como a taxa de diversificação entre os tipos de dormência, ainda permanecem em andamento. Aliado a tais questões há incongruências quanto às hipóteses existentes para evolução da dormência e negligência de estudos da dormência de sementes em vários grupos de plantas. A compreensão desse conhecimento é de grande interesse, uma vez que pode fornecer uma visão sobre a adaptação e importância da dormência e se ela pode facilitar ou inibir a diversificação (WILLIS *et al.*, 2004). Além disso, o conhecimento do tipo da dormência de sementes nos diversos táxons nos fornece dados sobre a ecologia reprodutiva de plantas em diversos habitats, principalmente espécies invasoras (SILVEIRA *et al.*, 2011).

Diante disso, este capítulo pretende reunir o conhecimento sobre a evolução da dormência através da história filogenética dos grupos vegetais, assim como descrever a presença e tipos de dormência nas famílias botânicas, a fim de responder principalmente aos seguintes questionamentos: qual o estado ancestral mais provável da dormência? Qual o tipo de embrião associado? Há uma correlação entre o tipo de dormência e a posição filogenética da família? Quais os tipos de dormência, assim como suas variações nas principais famílias? Qual classe de dormência é mais prevalente?

2. Relações filogenéticas e evolução da dormência de sementes

De acordo com Baskin e Baskin (1998) o surgimento de novas espécies, ou o aumento da abundância das espécies já existentes, estão intimamente ligados ao surgimento da dormência de sementes. Além disso, acredita-se que o surgimento da dormência tenha ocorrido em razão dos padrões de precipitação e temperatura ocorrentes desde o Triássico e o Cretáceo, uma vez que, nestes períodos, as

plantas com sementes foram submetidas a grandes mudanças climáticas (BASKIN; BASKIN, 1998) (Tabela 5).

Tabela 5. Registro da ocorrência das classes de dormência durante os períodos geológicos, MD (Dormência Morfológica), PD (Dormência fisiológica) e MDP (dormência morfofisiológica) PY (dormência física) PY+PD (dormência combinada) (Informações extraídas de Baskin; Baskin, 1998; Baskin *et al.* 2000).

Era	Período	Época	Duração	Ocorrência da classe de dormência
Cenozóica	Quaternário	Holoceno	1 milhão de anos	MDP, MD, PD, PY, PY+PD
		Pleistoceno		MDP, MD, PD, PY, PY+PD
	Terciário	Plioceno	70 milhões de anos	MDP, MD, PD, PY, PY+PD
		Mioceno		MDP, MD, PD, PY, PY+PD
		Oligoceno		MDP, MD, PD, PY, PY+PD
		Eoceno		MDP, MD, PD, PY, PY+PD
		Paleoceno		MDP, MD, PD, PY, PY+PD
Mezozóica	Cretácio		170 milhões de anos	PD, MDP, MD
	Jurássico			PD, MDP, MD
	Triássico			MDP, MD
Paleozóica	Prémico		320 milhões de anos	—
	Carbónico			
	Devónico			
	Silúrico			
	Ordóvio			
	Cambrico			
Pré-cambriana	Proterózoico		4 bilhões de anos	—
	Arcaico			

Com base nos registros fósseis disponíveis, Baskin e Baskin (1998) concluíram que as primeiras Gimnospermas não apresentavam dormência de

sementes e que quaisquer atrasos na germinação era consequência do tempo de fertilização. Em contraste, em outras Gimnospermas, a exemplo das coníferas, onde as sementes já eram dispersas com embriões totalmente desenvolvidos, o atraso na germinação se dava provavelmente em virtude da dormência de sementes e /ou condições desfavoráveis à germinação. Essa hipótese também foi estabelecida por Mapes *et al.* (1989) que sugeriram que a ocorrência dos embriões bem desenvolvidos nas Coníferas fosseis na era do Paleozóico e o atraso significativo entre a fertilização e a germinação das sementes dessas espécies representam a primeira etapa para evolução da dormência nas sementes.

A distribuição dos tipos de dormência entre os grupos vegetais não é aleatória, isto é, é comum encontrarmos determinadas classes de dormência com maior frequência em certas linhagens, assim como classes presentes em todas as linhagens dos vegetais (WILLIS *et al.*, 2014). Neste capítulo levaremos em consideração a classificação proposta por Baskin; Baskin (2004), a qual foi discutida em capítulo anterior.

Os tipos de dormência morfológica (MD) e morfofisiológica (MDP) são considerados os mais primitivos (BASKIN; BASKIN, 1998; 2003; FORBIS *et al.*, 2002; WILLIS *et al.*, 2014), sendo encontrados tanto no grupo das Gimnospermas como Angiospermas. Para o primeiro grupo são registradas para a maioria das famílias, enquanto nas Angiospermas são encontradas nos grupos basais, Magnoliídeas, Monocotiledôneas e Eudicotiledônias, porém não foram encontradas para o clado das Superosídeas e para a maioria das Superasterídeas (BASKIN *et al.*, 2003) (Figura 1).

Em virtude das Gimnospermas apresentarem tanto embriões subdesenvolvidos como desenvolvidos, são encontrados também além da MD e MDP, a dormência fisiológica (PD) (BASKIN *et al.*, 2003; NIKOLAEVA, 1999) (Tabela 6). Algumas famílias mais primitivas (Ginkgoaceae, Taxaceae, Cycadaceae) por terem embriões subdesenvolvidos, apresentam apenas MD ou MDP (CHEN *et al.*, 2013), enquanto as famílias mais avançadas desse grupo (Pinaceae, Cupressaceae e Ephedraceae) têm embriões desenvolvidos e possuem dormência fisiológica (NIKOLAEVA, 1999).

Tabela 6. Ordens de Gimnospermas com MD (Dormência Morfológica), PD (Dormência fisiológica) e MDP (dormência morfofisiológica) (Modificado de Baskin *et al.*, 2000, 2002).

Ordem/Gimnospermas	MD	PD	MDP
Cycadales	X		X
Ginkgoales	X		X
Welwitschiales	X		X
Gnetales	X		X
Ephedrales		X	
Pinales	X	X	X
Araucariales	X	X	
Cupressalles		X	

Fonte: Baskin *et al.* 2000; 2002.

Conforme os estudos filogenéticos em Angiospermas (APG IV, 2016), as ordens Amborellales, Nymphaeales e Austrobaileyales, chamados de grado ANA e consideradas as Angiospermas mais basais, divergiram de uma linhagem remanescente, na qual todas as angiospermas são descendentes. Amborellales é formada apenas pela família Amborellaceae, com um único representante vivo, o táxon *Amborella trichopoda* Baill. Esta espécie apresenta embrião maduro, pequeno (subdesenvolvido) e largo, ao que foi atribuído a presença da MD (TOBE *et al.*, 2000), entretanto, Fogliani *et al.* (2017) reconheceram, para a mesma, dormência morfofisiológica, em que o componente fisiológico é quebrado antes do morfológico. Enquanto em Nymphaeales, ordem composta por três famílias aquáticas, Nymphaeaceae, Cabombaceae e Hydatellaceae, foi encontrado dormência fisiológica nas duas primeiras (WILLIS *et al.*, 2014) e dormência morfofisiológica em Hydatellaceae (TUCKETT *et al.*, 2010). A dormência morfofisiológica também foi encontrada nas espécies estudadas da ordem Austrobaileyales (CHIEN *et al.*, 2011; WILLIS *et al.*, 2014), representada atualmente pelas famílias Austrobaileyaceae, Trimeniaceae e Schisandraceae (APG IV, 2016). Assim, é notório que os grupos basais das angiospermas não apresentam dormência morfológica isoladamente, mas sim, uma associação entre dormência morfológica e dormência fisiológica (Figura 1).

Baskin e Baskin (1998) foram alguns dos primeiros pesquisadores a postular os tipos de dormência sob uma perspectiva evolutiva, e consideraram que a dormência morfológica seria o estado de dormência ancestral e que a dormência fisiológica evoluiu mais tarde, primeiramente em conjunto com a morfológica, originando, a morfofisiológica, e depois de forma independente como dormência fisiológica. Essa hipótese também foi corroborada no trabalho de Forbis *et al.* (2002), com base no estudo comparativo da morfologia dos embriões.

Assim, segundo Forbis *et al.* (2002) os embriões subdesenvolvidos, (ou seja, embriões pequenos e muitas vezes totalmente diferenciado, raramente indiferenciados em termos de estrutura, mas que não entram na fase de maturação, pois não se expandem e nem acumulam reservas de alimentos (HILHORST, 2007) em plantas com sementes são os mais primitivos, sugerindo que a dormência imposta por este tipo de embrião é plesiomórfica (primitiva), e que a PD evoluiu posteriormente como resposta a um aumento da sazonalidade. Enquanto os outros tipos de dormência, assim como sua ausência, foram evoluindo dentro das angiospermas. Para Baskin e Baskin (1998) a MD parece ter surgido nos ancestrais das Gimnospermas e o fato desse tipo de dormência ser menos frequente nas angiospermas basais indica que este tipo de dormência pode ser o tipo mais antigo.

Por outro lado, Willis *et al.* (2014), em um estudo recente sobre a evolução dos tipos de dormência, utilizando dados de 13.939 angiospermas e 297 espécies de gimnospermas, concluíram que o provável estado ancestral de dormência nas plantas com sementes seria a dormência morfofisiológica e não a dormência morfológica, sugerindo que a regulação ambiental fisiológica da dormência é tão antiga quanto o surgimento das sementes. Ainda segundo esses autores, o ancestral comum mais recente das angiospermas do grado ANA tinha dormência morfofisiológica ou dormência fisiológica, sendo a primeira mais provável.

Ainda no estudo de Willis *et al.* (2014) fica evidente que todas as mudanças iniciais de dormência morfofisiológica foram para dormência fisiológica e nenhuma para dormência morfológica. Além disso, três grandes mudanças ocorreram durante o processo evolutivo da dormência MPD-PD (dormência morfofisiológica para fisiológica). A primeira ocorreu no início das Acrogymnospermae (ou seja, gimnospermas existentes) durante a origem do clado Gnetophyta-Pinophyta. A segunda ocorreu nas Magnoliídeas com a origem da ordem Laurales, onde também

houve a mudança de dormência morfofisiológica para fisiológica. Dentro das Magnoliídeas a dormência fisiológica surgiu recentemente, mais duas vezes, na ordem Piperales e na família Myristicaceae. A terceira ocorreu entre a divisão Monocotyledonae-Eudicotyledoneae.

A maior frequência da ocorrência da dormência morfológica e dormência morfofisiológica nesses grupos, desde os mais primitivos até os mais avançados, deve-se ao fato de que a maioria de suas espécies apresentam embriões subdesenvolvidos, diferenciados ou indiferenciados. Enquanto estes tipos de dormência não é observado na grande maioria das Rosídeas e algumas Asterídeas que não podem apresentar esse tipo de dormência devido à ausência de embriões pequenos, subdesenvolvidos e diferenciados (BASKIN *et al.*, 2003).

Forbis *et al.* (2002) demonstraram que nas angiospermas a presença de pequenos embriões (endosperma ocupa a maior parte da semente), determinando a presença da MD ou MDP é uma característica marcante dos grupos basais (incluindo, Austrobaileyaceae, Nymphaeaceae, Amborellaceae Magnoliídeas, Illiciaceae e Schisandraceae), enquanto famílias derivadas têm embriões maiores, tendo aumentado de forma independente em vários clados, sendo essa mudança grande a partir do clado das Rosídeas. No entanto, por mais que os embriões subdesenvolvidos seja uma condição primitiva nas plantas com sementes, eles também são encontrados em espécies de famílias mais avançadas (CHEN *et al.*, 2013).

Em virtude da dormência fisiológica ser resultado de uma gama de sinais ambientais, como temperatura, luz, água e concentração de gás carbônico e oxigênio, diversos níveis e tipos são impostas dentro dessa classe de dormência (BASKIN; BASKIN, 2004; FINCH-SAVAGE; LEUBNER-METZGER, 2006). Assim, o surgimento da dormência fisiológica e a presença de diversidade dentro dessa classe de dormência, é o que explicaria a facilidade de transições para as outras classes, funcionando assim como um “centro evolutivo”, no qual as outras classes de dormência evoluíram repetidamente (WILLIS *et al.*, 2014). Baskin e Baskin (1998) interpretaram o surgimento da dormência fisiológica em sementes com dormência morfológica como uma estratégia para bloquear a germinação até o início da estação favorável ao estabelecimento e crescimento de mudas, quando ocorre o desenvolvimento completo do embrião. Segundo esses autores, não há

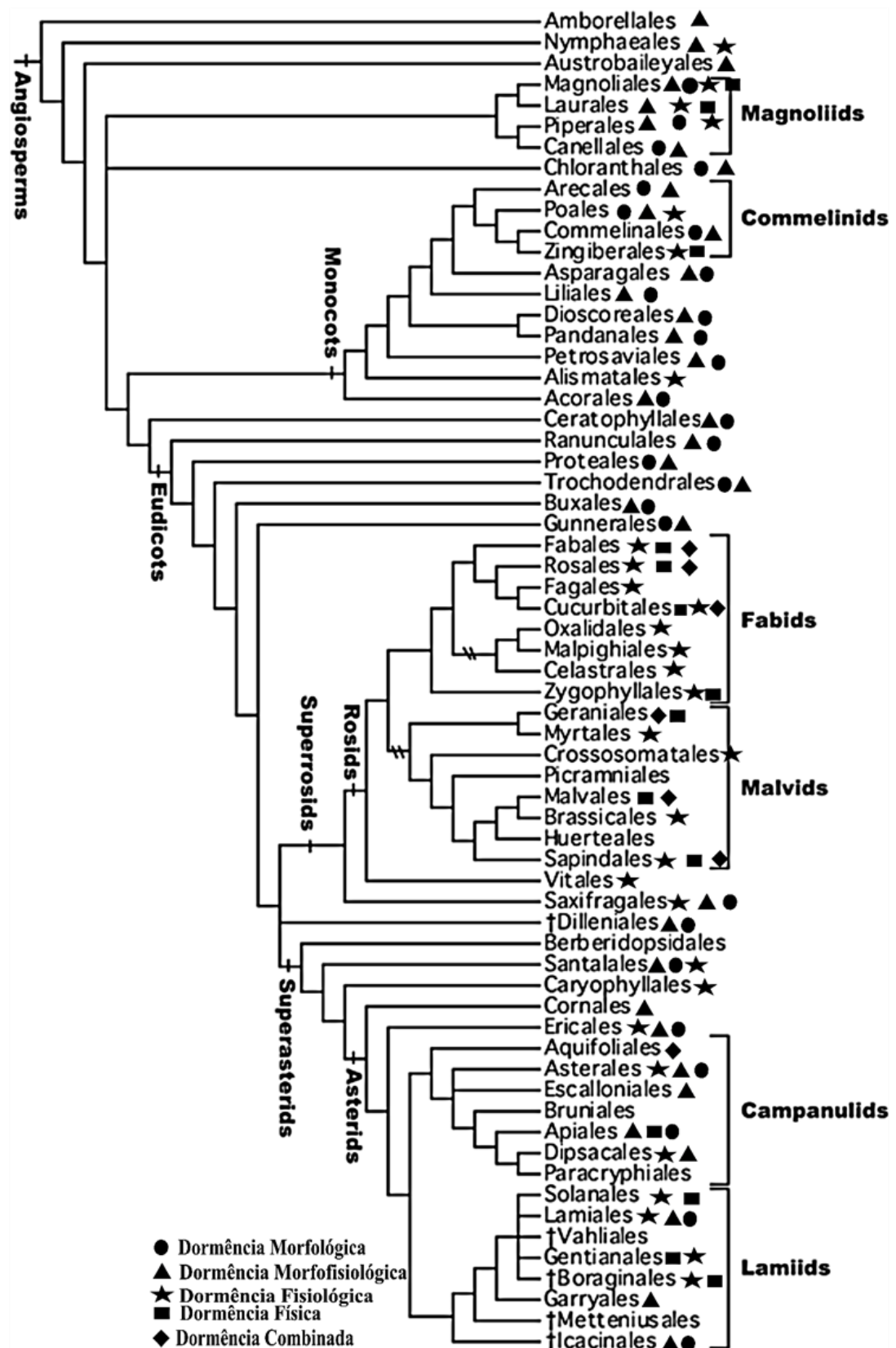
evidências que mostrem o tempo da origem da dormência morfofisiológica, mas pode-se inferir que está presente desde o Terciário.

A dormência física (PY) e dormência combinada (PY + PD) são exclusivas das plantas com flores (BASKIN *et al.*, 2000). Assim, a dormência física e dormência combinada são consideradas os tipos de dormência mais derivados, não apenas pela sua ocorrência restrita as plantas com flores, mas também pela ausência também nas Angiospermas basais (Grado ANA) (BASKIN *et al.*, 2000; WILLIS *et al.*, 2014) (Figura 1).

A dormência combinada foi registrada em seis ordens e sete famílias das Rosídeas (BASKIN *et al.*, 2003). De acordo com os estudos de Baskin e Baskin (1998), Baskin *et al.* (2000), Baskin *et al.* (2003), Gama-Arachchige *et al.* (2013), Koutsovoulou *et al.* (2005), Tsang, (2010) e, levando em consideração a classificação do *Angiosperm Phylogeny Group*-APG IV (2016), nove ordens e 18 famílias de angiospermas apresentam dormência física, dentre as quais a maioria são Eudicotiledôneas e pertencentes ao clado das Rosídeas. Segundo esses autores, apenas uma única ordem das Monocotilêdonias (Zingiberales) e uma família (Cannaceae) apresentam PY. De acordo com Grootjen e Bouman (1988) e Graven *et al.* (1997) a camada impermeável a água presente na família Cannaceae é formada por paliçada exotestal de células de Malpighian, sendo raro nas monocotiledôneas, aliado a isso, o desenvolvimento do óvulo do tipo paquicalazal nesse táxon evidencia que processos evolutivos surgiram e possam surgir de maneira independente.

Em contrapartida, Mahadevan e Jayasuriya (2013) confirmaram que a dormência física também ocorre na família Lauraceae (Laurales), isto é, no clado das Magnoliídeas. Resultado semelhante também foi encontrado no estudo de Rodrigues-Filho (2017). Além disso, Souza *et al.* (2015) reportaram duas espécies da família Annonaceae (Magnoliídeas) com dormência física. De acordo com Mahadevan e Jayasuriya (2013) e Rodrigues-Filho (2017) o tipo de dormência física ocorre em dois gêneros de Lauraceae (*Cassytha* L., e *Ocotea* Aubl.), enquanto os outros apresentam sementes não dormentes ou dormência fisiológica. Aliado a isso, foi visto grande semelhança morfológica entre o gênero parasita *Cuscuta* L., único gênero de Convolvulaceae com PY (BASKIN *et al.*, 2000) e *Cassytha* (Lauraceae).

Figura 1. Árvore filogenética das Angiospermas (APG IV), mostrando a distribuição das classes de dormência entre ordens (informações extraídas de Baskin e Baskin (1998; 2003; 2005); Finch-Savage; Leubner-Metzger, (2006)).



EVOLUÇÃO E ESTRATÉGIAS DE DORMÊNCIA NAS FAMÍLIAS BOTÂNICAS

De acordo com Baskin *et al.* (2000), representantes desses grupos com dormência física evoluíram no final do Cretáceo ou início do Terciário (Paleoceno) (BASKIN *et al.*, 2000) (Tabela 6). Além disso, Baskin *et al.* (2000), através de evidências anatômicas da espécie extinta *Rhus rooseae* Manchester (Anacardiaceae, Eoceno médio) sugeriram que a dormência PY evoluiu por volta de 43 milhões de anos, e/ ou provavelmente muito antes. Esses autores construíram um modelo evolutivo para a dormência física, e para a dormência combinada, dentro de Anacardiaceae e constaram que a força seletiva para o surgimento da PY foi a secagem climática (Eoceno), juntamente com o resfriamento climático (transição Eoceno-Oligoceno). Sendo assim, a ortodoxia foi selecionada em embriões de certos táxons que se moviam espacialmente ou temporariamente em ambientes mais secos, em associação aos embriões ortodoxos, havia vantagem seletiva para atrasar a germinação até a época favorável do ano para a reprodução da planta, isto é, no início da estação chuvosa.

Dessa forma, a dormência física através de endocarpo impermeável à água, evoluiu como um mecanismo para retardar a germinação até o início da próxima estação chuvosa. Esse tipo de dormência seria mais eficiente do que a MD e MDP, à medida que permitem que as sementes captem as condições ambientais adequadas para a germinação e germinem diretamente sem atrasar por determinado período (FORBIS *et al.*, 2002; SCHAAL; LEVERICH, 1981).

Ainda segundo Baskin *et al.* (2000) uma forte conexão evolutiva entre dormência física e recalcitrância é sugerida pela concentração relativamente alta desses dois estados de caracteres nas Rosídeas. Baskin e Baskin (1998) relataram que dormência fisiológica em sementes com PY + PD evoluiu após o aparecimento da dormência física, em resposta ao resfriamento climático. Este fato é corroborado com o modelo de Baskin *et al.* (2000) e Prothero (1994) que mostra que a dormência fisiológica foi adicionada à dormência física ao longo de um caminho evolutivo durante a transição Eoceno-Oligoceno, que foi um período de resfriamento climático significativo.

Entretanto, a dormência física apresenta uma limitação na capacidade de diversificação, e isso pode ser explicado em razão desse tipo de dormência não ter surgido apenas para o controle da germinação, mas também como proteção física contra a ação de predadores e patógenos (PAULSEN *et al.*, 2013; WILLIS *et al.*, 2014). Dessa forma essa classe de dormência apresenta uma baixa taxa de

diversificação, uma vez que várias pressões seletivas podem não favorecer a adaptação das linhagens com dormência física, e o tegumento impermeável à água pode ser interrompido apenas por uma pista ambiental específica, a exemplo do fogo (MOREIRA; PAUSAS, 2012). Assim, com essas características e com sua restrição a apenas alguns grupos, a dormência física está ligada a uma alta taxa de extinção (WILLIS *et al.*, 2014).

Por fim, a perda da dormência (ND), provavelmente evoluiu de todas as classes de dormência, porém é mais provável ter evoluído da PD (WILLIS *et al.*, 2014). Seu aparecimento de forma independente e repetidas vezes ao longo da história evolutiva dos vegetais sugere seu potencial adaptativo, promovendo rápida germinação e favorecendo a colonização de ambientes pela falta de restrições a germinação (WILLIS *et al.*, 2014).

3. Dormência nas famílias botânicas: sementes dormentes vs. não dormentes

Muitas espécies de diversas famílias apresentam sementes não dormentes, principalmente as que ocorrem em florestas verdes, entretanto, o número de espécies com sementes não dormentes dentro das famílias é muito menor do que as espécies com sementes dormentes (BASKIN; BASKIN, 1998; 2005). Com exceção a essa regra, algumas famílias, como é o caso de Bignoniaceae e Dipterocarpaceae apresentam poucas espécies com sementes dormentes (BASKIN; BASKIN, 2005). Souza *et al.* (2015) em um estudo de dormência em arbóreas de Floresta Atlântica constaram que de 162 espécies, apenas 60 exibiam algum tipo de dormência, e a família com o maior número de espécies dormentes foi Fabaceae. Em contraste, Lan *et al.* (2018), utilizando dados de germinação de 358 espécies distribuídas em 95 famílias de florestas tropical sazonal, observaram que apenas 44 (12,3%) espécies de 19 famílias não apresentavam dormência (ND), enquanto 314 (87,7%) espécies, distribuídas em 93 famílias estavam dormentes.

De acordo com Baskin e Baskin (1998) famílias com espécies não dormentes pertencem na maioria das vezes a ordens mais derivadas da árvore filogenética. Segundo os autores a não dormência é ausente nas ordens basais, Magnoliideas e na ordem Ranunculales, enquanto em Alismatales, espécies não dormentes são aquáticas. Nas Rosídeas e Asterídeas a não dormência é encontrada tanto em ordens basais quanto nas mais derivadas. Além disso, muitas das famílias tropicais/subtropicais e temperadas/árticas pertencentes principalmente as

ordens Myrtales, Gentianales e Caryophyllales apresentam sementes não dormentes (BASKIN; BASKIN, 1998)

Baskin e Baskin (2005) listaram 48 famílias que possuem representantes com sementes não dormentes: Actinidaceae, Alangiaceae, Apocynaceae, Araucariaceae, Betulaceae, Bignoniaceae, Capparidaceae, Caricaceae, Casuarinaceae, Convolvulaceae, Dipterocarpaceae, Ebenaceae, Elaeocarpaceae, Fagaceae, Flacourtiaceae, Hamamelidaceae, Hernandiaceae, Juglandaceae, Lacistemataceae, Lamiaceae, Lecythidaceae, Liliaceae, Loganiaceae, Lythraceae, Malvaceae, Meliaceae, Melianthaceae, Moringaceae, Myrtaceae, Oleaceae, Oxalidaceae, Passifloraceae, Phytolaccaceae, Pinaceae, Polygalaceae, Polygonaceae, Proteaceae, Rhamnaceae, Rutaceae, Salicaceae, Samydaceae, Sapindaceae, Sapotaceae, Solanaceae, Sonneratiaceae, Thymeliaceae, Urticaceae, Violaceae.

Em geral, há uma escassez de estudos que correlacionem o tipo de dormência com os diversos tipos de ambientes dos táxons (espécie, gênero e família). Conforme Baskin e Baskin (2003) não há relação evidente do tipo de dormência com a forma de vida da espécie ou sua distribuição geográfica. Assim, na maioria das vezes a classe da dormência das espécies é inferida a partir do conhecimento do tipo de embrião e se o tegumento das sementes é impermeável a água (BASKIN; BASKIN, 2004), estes por sua vez identificados pelo procedimento de quebra da dormência (TORRES, 2008). Além disso, se determinada espécie faz parte de uma família na qual embriões subdesenvolvidos (pequenos) são conhecidos, é sugerido que a mesma teria dormência morfológica e morfofisiológica (BASKIN; BASKIN, 2005).

4. Tipos de dormência de sementes nas famílias botânicas

Conforme observado no primeiro capítulo, há diversas classificações de dormência. Para a apresentação das dormências observadas nas diferentes famílias botânicas será considerada a classificação de Baskin e Baskin (2004), distinguidas pela impermeabilidade da semente a água, se o embrião está totalmente desenvolvido ou subdesenvolvido, e se o embrião está fisiologicamente dormente ou não. Assim, segundo esses autores cinco tipos gerais de dormência exibida pelas sementes na maturidade são propostos.

4.1. Dormência Morfológica (MD) e Dormência Morfofisiológica (MPD)

As dormências Morfológica e Morfofisiológica, que segundo Baskin e Baskin (2004) se referem a sementes com embriões subdesenvolvidos e sementes com embriões subdesenvolvidos associados ao mecanismo fisiológico de inibição da germinação no embrião respectivamente, são relatadas para grande maioria das famílias das Gimnospermas, porém nas Angiospermas, são encontradas principalmente nas famílias pertencentes aos clados das Angiospermas basais, Magnoliídeas e Commelinídeas, mas também ocorre em algumas Superasterídeas (BASKIN; BASKIN, 1998).

Baskin e Baskin (1998; 2005) listaram 75 famílias em que muitos dos representantes possuem embriões subdesenvolvidos, apresentando MD e/ou MDP: Amborellaceae, Austrobaileyaceae, Alstroemeriaceae, Amaryllidaceae, Annonaceae, Apiaceae, Aquifoliaceae, Araceae, Araliaceae, Arecaceae, Aristolochiaceae, Asteliaceae, Atherospermaceae, Berberidaceae, Bromeliaceae, Buxaceae, Canellaceae, Caprifoliaceae, Chloranthaceae, Circaeasteraceae, Convallariaceae, Cycadaceae, Daphniphyllaceae, Degeneriaceae, Dilleniaceae, Eupomatiaceae, Eupteleaceae, Ginkgoaceae, Grossulariaceae, Gunneraceae, Haemodoraceae, Herreriaceae, Himantandraceae, Hydatellaceae, Hydrophyllaceae, Icacinaceae, Iridaceae, Lactoridaceae, Lardizabalaceae, Liliaceae, Loranthaceae, Magnoliaceae, Melianthaceae, Menyanthaceae, Monimiaceae, Myristicaceae, Nandinaceae, Olacaceae, Oleaceae, Opiliaceae, Paeoniaceae, Pandanaceae, Papaveraceae, Philydraceae, Piperaceae, Pittosporaceae, Podocarpaceae, Ranunculaceae, Santalaceae, Sargentodoxaceae, Sarraceniaceae, Schisandraceae, Siparunaceae, Stemonaceae, Smilacaceae, Taxaceae, Tetracentraceae, Thurniaceae, Tremandaceae, Trimeniaceae, Trochodendraceae, Velloziaceae, Winteraceae (Tabela 7).

Alguns trabalhos mais recentes relataram outros tipos de dormência para algumas dessas famílias. Para a família Annonaceae, por exemplo, foi relatado algumas espécies com dormência fisiológica e física (CARVALHO, 2006; RODRIGUES-FILHO, 2017; SOUZA, *et al.*, 2015). Em Araliaceae e Aquifoliaceae a dormência fisiológica também foi relatada (RODRIGUES-FILHO, 2017). Em adição, a dormência morfológica e morfofisiológica foi encontrada também para a família Campanulaceae (BASKIN *et al.*, 2020). Sendo assim, a lista das famílias com

dormência morfológica e morfofisiológica citada aqui provavelmente não está completa, e, futuramente, novos estudos podem demonstrar que esses tipos de dormência também estão presente em outras famílias.

4.2. Dormência fisiológica (PD)

A dormência fisiológica, definida pelo embrião desenvolvido fisiologicamente dormente, ocorre em algumas famílias de Gimnospermas, e em todos os clados das Angiospermas (BASKIN; BASKIN, 2004; BASKIN; BASKIN, 2005). Esse tipo de dormência é registrado nos mais diversos tipos de vegetação, assim como para todas as formas de vida, em florestas tropicais e subtropicais, com exceção das lianas das florestas verdes (BASKIN; BASKIN, 1998).

Baskin e Baskin (2003) observaram que a grande maioria das angiospermas com essa classe de dormência apresentam o nível não profundo e dentro desse nível os tipos 1 e 2 ocorrem com maior frequência.

Alguns estudos realizados com diversas espécies vegetais mostraram uma maior frequência da dormência fisiológica (BASKIN; BASKIN, 2005; LAN *et al.*, 2018; RODRIGUES-FILHO, 2017; SOUZA *et al.*, 2015; TORRES *et al.*, 2008). No subclado das Asterídeas, o mais derivado das Eudicotiledônias, a presença de embriões grandes é frequente, o que acarreta o predomínio de muitos táxons com dormência fisiológica ou não dormência (NIKOLAEVA, 1999).

O estudo de Silveira *et al.* (2011) mostra que a ausência da dormência em espécies de Melastomataceae é uma condição ancestral a dormência fisiológica, e a última é um caráter derivado que surgiu umas quatro vezes ao longo da história evolutiva dessa família.

A dormência fisiológica é encontrada nas famílias Acanthaceae, Aizoaceae, Amaranthaceae, Asteraceae, Cecropiaceae, Cordiaceae, Curcubitaceae, Rutaceae, Sapotaceae, Rhizophoraceae, Myrtaceae, Melastomataceae, Apocynaceae, Clusiaceae, Combretaceae, Ebenaceae, Euphorbiaceae, Phyllanthaceae, Putranjivaceae, Picrodendraceae, Pandaceae, Flacourtiaceae, Lecythidaceae, Nyctaginaceae, Onagraceae, Parnassiaceae, Poaceae, Plantaginaceae, Plumbaginaceae, Polemoniaceae, Polygalaceae, Polygonaceae, Portulacaceae, Primulaceae, Restionaceae, Rosaceae, Rubiaceae, Scrophulariaceae, Solanaceae, Urticaceae, Valerianaceae, Verbenaceae, Zygophyllaceae, Brassicaceae, Campanulaceae, Caryophyllaceae, Crassulaceae, Cyperaceae, Ehretiaceae,

Gentianaceae, Goodeniaceae, Hydrophyllaceae, Juncaceae, Juncaginaceae, Lamiaceae, Lythraceae, Lauraceae, Lentibulariaceae, Verbenaceae, Zingiberaceae, Heliconiaceae, Maranthaceae, Strelitziaceae, Costaceae, Lowiaceae, Musaceae (BASKIN; BASKIN, 1998). Informações de outros autores são especificadas na Tabela 7.

4.3. Dormência física (PY)

A dormência física é encontrada nas famílias que possuem espécies com embriões grandes, no qual são responsáveis por armazenar as reservas necessárias para o processo de germinação (VIVIAN *et al.*, 2008), assim o mesmo ocupa um espaço maior na semente e em alguns casos o endosperma é ausente.

As espécies com esse tipo de dormência possuem sementes impermeáveis à água, isto é, no tegumento da semente há duas camadas de células paliçádicas que impedem a embebição (BASKIN *et al.*, 2000). Além disso, a presença de uma lacuna de água presente no tegumento da semente de algumas espécies com PY é uma característica ecologicamente importante (JAYASURIYA *et al.*, 2008), que serve como sinal ambiental para germinação, uma vez que esse tipo de dormência é quebrada, a princípio com a entrada de água na semente (BASKIN; BASKIN, 2000; BASKIN *et al.*, 2000).

De acordo com Baskin e Baskin (1998; 2000) esse tipo de dormência é encontrada apenas nos grupos mais derivados da árvore filogenética das angiospermas, como é o caso das Superosídeas e Superasterídeas, com exceção apenas da ordem Zingiberales, que pertence às monocotiledôneas. Assim, segundo esses autores, as famílias que possuem representantes com sementes impermeáveis à água e, conseqüentemente, apresentam PY são: Anacardiaceae, Bixaceae, Biebersteiniaceae, Cannaceae, Cistaceae, Convolvulaceae, Curcubitaceae, Dipterocarpaceae, Geraniaceae, Fabaceae, Malvaceae, Nelumbonaceae, Rhamnaceae, Sapindaceae, Sarcolaenaceae, Sphaerosepalaceae e Surianaceae. Apenas a família Convolvulaceae pertencente ao clado das Asterídeas, sendo a única família deste clado com PY (Tabela 7).

Em contrapartida, Torres (2008), em um estudo dos tipos de dormência para a Floresta Ombrófila Densa, encontrou PY também em espécies de outras famílias pertencentes às Asterídeas: Apocynaceae, Araliaceae, Cordiaceae, Myrsinaceae e mais outra família das Rosídeas, a Vochysiaceae. Mahadevan e Jayasuriya (2013)

encontraram um novo registro da dormência física na família Lauraceae (Laurales) e Rodriguez-Filho (2017) para as famílias Annonaceae (Magnoliales) e Lamiaceae (Lamiales).

Fernandes *et al.* (2019) reconheceram esse tipo de dormência para a família Zygophyllaceae (Zygophyllales), também dentro do clado das Rosídeas. Jayasuriya, *et al.* (2009) em um estudo filogenético da dormência de sementes na família Convolvulaceae, concluíram que a PY evoluiu a partir de ancestral com sementes não dormentes recalcitrantes, nos trópicos sazonais, enquanto a dormência combinada pode ter se desenvolvido em sementes de alguns táxons do gênero *Cuscuta*, conforme este gênero mudou para habitats temperados.

Para Baskin e Baskin, (2005), se um membro dessas famílias, como também de outras apresentarem PY, é provável que grande parte das espécies pertencentes a essa família também possuam o mesmo tipo de dormência.

4.4. Dormência Combinada (PY + PD)

Esse tipo de dormência, causada pelo efeito combinado de uma semente impermeável à água e um embrião fisiologicamente dormente foi relatado para as famílias Aquifoliaceae, Anacardiaceae, Cucurbitaceae, Fabaceae, Geraniaceae, Malvaceae, Rhamnaceae, Sapindaceae, Rutaceae (TURNER *et al.*, 2006; TORRES, 2008) (Tabela 7).

4.5. Variações das classes de dormência dentro das famílias

A classe da dormência pode variar em uma mesma família ou até mesmo dentro de um gênero (BASKIN; BASKIN, 2003). Assim, com exceção de muitas famílias que apresentam dormência morfológica e morfofisiológica, muitas outras famílias, a exemplo de Anacardiaceae, Cucurbitaceae, Rhamnaceae e Fabaceae apresentam mais de um tipo de dormência. As três primeiras apresentam desde espécies com ausência de dormência à PD, PY ou (PY + PD) (BASKIN; BASKIN, 1998; 2003; LAN *et al.*, 2018) e Fabaceae possuem PY ou (PY + PD), e, provavelmente, PD, nos gêneros tropicais que produzem frutos drupáceos (BASKIN *et al.*, 2000). Para Anacardiaceae, a PY aparece apenas no gênero *Rhus* (BASKIN; BASKIN, 2005).

Baskin e Baskin (2003) listaram um fato curioso dentro da ordem Zingiberales (monocotiledôneas) em que apenas a família monotípica Cannaceae possui PY, e as demais não apresentam dormência, ou possuem MD e/ou MDP ou PD, representando, assim, um estranho sinal filogenético dessa classe da dormência. Demais variações do tipo de dormência nas famílias são listadas na tabela 7 abaixo.

Tabela 7. Banco de dados sobre as classes de dormência de sementes encontradas nas famílias Botânicas.

Família	Classe da dormência	Referência
Acanthaceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (1998)
Aizoaceae	Fisiológica	Finch-Savage e Leubner-Metzger (2006)
Alstroemeriaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (1998); Baskin e Baskin (2005)
Amborellaceae	Morfofisiológica	Fogliani <i>et al.</i> (2017)
Amaryllidaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (1998); Baskin e Baskin (2005); Copete <i>et al.</i> (2011)
Amaranthaceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (1998)
Anacardiaceae	Combinada, Física e Fisiológica	Baskin e Baskin (1998); Baskin e Baskin (2003); Li <i>et al.</i> (1999)
Annonaceae	Morfológica e Morfofisiológica, Fisiológica e Física	Sautu <i>et al.</i> (2007); Chen <i>et al.</i> (2015); Souza, <i>et al.</i> (2015)
Apiaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (1998); Baskin e Baskin (2005)
Apocynaceae	Fisiológica, Combinada e Física	Baskin e Baskin (1998); Ferreira <i>et al.</i> (2005); Torres (2008); Souza <i>et al.</i> (2015)

EVOLUÇÃO E ESTRATÉGIAS DE DORMÊNCIA
NAS FAMÍLIAS BOTÂNICAS

Aquifoliaceae	Combinada, Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (1998); Baskin e Baskin (2005); Torres (2008); Souza <i>et al.</i> (2015)
Araliaceae	Morfológica, Morfofisiológica e Física	Baskin e Baskin (1998); Baskin e Baskin (2005); Carvalho (2003); Carvalho (2006); Souza <i>et al.</i> (2015)
Araucariaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (2001)
Arecaceae	Morfofisiológica	Baskin e Baskin (2014a)
Aristolochiaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (1998); Baskin e Baskin (2005); Voronkova <i>et al.</i> (2018)
Asparagaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (1998); Baskin e Baskin (2005)
Asteraceae	Fisiológica	Carvalho (2003); Souza <i>et al.</i> (2015)
Atherospermaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (1998); Baskin e Baskin (2005)
Austrobaileyaceae	Morfofisiológica	Willis <i>et al.</i> (2014)
Azioaceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (1998)
Begoniaceae	Fisiológica	Hu <i>et al.</i> (2012)
Berberidaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (2005)
Bignoniaceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (1998)
Bixaceae	Física	Baskin e Baskin (1998); Baskin <i>et al.</i> (2000)
Biebersteiniaceae	Física	Baskin e Baskin (1998); Baskin <i>et al.</i> (2000)

Bromeliaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (2005)
Buxaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (2005)
Cabombaceae	Fisiológica	Willis <i>et al.</i> (2014)
Cactaceae	Fisiológica	Anderson (2001); Guzmán <i>et al.</i> (2003)
Campalunaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin <i>et al.</i> (2020)
Canellaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (2005)
Cannaceae	Física	Baskin e Baskin (1998); Baskin <i>et al.</i> (2000)
Caprifoliaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (2005)
Cecropiaceae	Fisiológica	Scarpa e Válio (1998); Válio e Scarpa (2001); Duz <i>et al.</i> (2004); Souza <i>et al.</i> (2015)
Cistaceae	Física	Baskin e Baskin (1998); Baskin <i>et al.</i> (2000)
Cycadaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (1998); Baskin e Baskin (2005); Nikolaeva (1999)
Cyperaceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (1998); Turner (2013)
Chloranthaceae	Fisiológica	Berkenbrock e Paulilo (1999)
Clusiaceae	Fisiológica e Física	Baskin e Baskin (1998); Carvalho (2003); Souza <i>et al.</i> (2015)

EVOLUÇÃO E ESTRATÉGIAS DE DORMÊNCIA
NAS FAMÍLIAS BOTÂNICAS

Convolvulaceae	Física	Baskin e Baskin (1998); Baskin <i>et al.</i> (2000)
Convallariaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (1998); Baskin e Baskin (2005)
Combretaceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (1998)
Costaceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (1998); Baskin e Baskin (2003)
Crassulaceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (1998); Finch-Savage; Leubner-Metzger (2006)
Curcubitaceae	Combinada e Fisiológica	Baskin e Baskin (1998)
Degeneriaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (1998); Baskin e Baskin (2005)
Dilleniaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (2005)
Dipterocarpaceae	Física	Baskin e Baskin (1998); Baskin <i>et al.</i> (2000)
Ebenaceae	Fisiológica	Baskin; Baskin (1998)
Euphorbiaceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (1998); Carvalho (2003)
Eupomatiaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (2005)
Eupteleaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (2005)
Fabaceae	Combinada, Fisiológica e Física	Anand <i>et al.</i> (2011); Baskin e Baskin (1998); Baskin <i>et al.</i> (2000); Carvalho (2003)
Fagaceae	Fisiológica	Finch-Savage; Leubner-Metzger (2006)

Flacourtiaceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (1998)
Garryaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (1998); Baskin e Baskin (2005)
Geraniaceae	Combinada e Física	Baskin e Baskin (1998); Baskin <i>et al.</i> (2000)
Ginkgoaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Nikolaeva (1999)
Haemodoraceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (2005)
Herreriaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (2005)
Himantandraceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (2005)
Heliconiaceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (1998)
Hydatellaceae	Morfofisiológica	Tuckett <i>et al.</i> (2010)
Hydrophyllaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (2005)
Icacinaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (2005)
Iridaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (2005)
Juncaceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (1998)
Juncaginaceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (1998)
Juglandaceae	Fisiológica	Finch-Savage; Leubner-Metzger (2006)
Lactoridaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (2005)
Lamiaceae	Fisiológica e Física	Baskin e Baskin (1998); Rodriguez-Filho (2017)

EVOLUÇÃO E ESTRATÉGIAS DE DORMÊNCIA
NAS FAMÍLIAS BOTÂNICAS

Lardizabalaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (2005)
Lauraceae	Fisiológica	Carvalho (2006); Souza <i>et al.</i> (2015)
Lecythidaceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (1998)
Liliaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (2005); Dhyan <i>et al.</i> (2013)
Lowiaceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (2003)
Lythraceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (1998)
Magnoliaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (2005)
Malvaceae	Combinada, Fisiológica e Física	Baskin e Baskin (1998); Baskin <i>et al.</i> (2000); Baskin e Baskin (2003)
Maranthaceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (1998); Baskin e Baskin (2003)
Melastomataceae	Fisiológica	Silveira <i>et al.</i> (2011); Souza <i>et al.</i> (2015)
Meliaceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (1998)
Meliantaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (2005)
Menyanthaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (2005)
Monimiaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (2005)
Musaceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (2003)
Myristicaceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (1998)
Myrsinaceae	Fisiológica e Física	Carvalho (2003); Carvalho (2006); Souza <i>et al.</i> (2015)
Myrtaceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (1998)

Nandinaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (1998); Baskin e Baskin (2005)
Nelumbonaceae	Física	Baskin e Baskin (1998); Baskin <i>et al.</i> (2000)
Nymphaeaceae	Fisiológica	Willis <i>et al.</i> (2014)
Olacaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (1998); Baskin e Baskin (2005)
Oleaceae	Morfológica, Morfofisiológica e fisiológica	Baskin e Baskin (1998); Baskin e Baskin (2005)
Onagraceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (1998)
Orchidaceae	Fisiológica	Finch-Savage e Leubner-Metzger (2006)
Opiliaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (1998); Baskin e Baskin (2005)
Paeoniaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (1998); Baskin e Baskin (2005)
Pandaceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (1998)
Pandanaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (1998); Baskin e Baskin (2005)
Parnassiaceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (1998)
Pinaceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (1998)
Piperaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (1998); Baskin e Baskin (2005)
Phyllanthaceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (1998)
Picrodendraceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (1998)
Pittosporaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (1998); Baskin e Baskin (2005)
Plantaginaceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (1998)
Plumbaginaceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (1998)

EVOLUÇÃO E ESTRATÉGIAS DE DORMÊNCIA
NAS FAMÍLIAS BOTÂNICAS

Podocarpaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (1998); Baskin e Baskin (2005); Chen <i>et al.</i> (2013); Nikolaeva (1999)
Polygalaceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (1998)
Polygonaceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (1998)
Putranjivaceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (1998)
Restionaceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (1998)
Rhamnaceae	Combinada e Física	Baskin e Baskin (1998); Baskin <i>et al.</i> (2000); Carvalho (2003)
Rhizophoraceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (1998)
Rosaceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (1998)
Rubiaceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (1998); Duz <i>et al.</i> (2004)
Rutaceae	Fisiológica e Combinada	Baskin e Baskin (1998); Torres (2008)
Sarcolaenaceae	Física	Baskin e Baskin (1998); Baskin <i>et al.</i> (2000)
Sargentodoxaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (1998); Baskin e Baskin (2005)
Sarraceniaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (1998); Baskin e Baskin (2005)
Smilacaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (1998); Baskin e Baskin (2005)
Sphaerosepalaceae	Física	Baskin e Baskin (1998); Baskin <i>et al.</i> (2000)
Surianaceae	Física	Baskin e Baskin (1998); Baskin <i>et al.</i> (2000)
Sapindaceae	Combinada e Física	Baskin <i>et al.</i> (2004)
Schisandraceae	Morfofisiológica	Chien <i>et al.</i> (2011); Willis <i>et al.</i> (2014)

Sapotaceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (1998)
Saururaceae	Fisiológica	Finch-Savage e Leubner-Metzger (2006)
Styracaceae	Fisiológica e Física	Fowler e Bianchetti (2000); Souza <i>et al.</i> (2015)
Strelitziaceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (2003)
Tetracentraceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (1998); Baskin e Baskin (2005)
Thurniaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (1998); Baskin e Baskin (2005)
Tremandaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (1998); Baskin e Baskin (2005)
Trimeniaceae	Morfofisiológica	Chien <i>et al.</i> (2011); Willis <i>et al.</i> (2014)
Trochodendraceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (1998); Baskin e Baskin (2005); Baskin <i>et al.</i> (2006)
Ulmaceae	Fisiológica	Carvalho (2003)
Urticaceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (1998)
Velloziaceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (1998); Baskin e Baskin (2005)
Verbenaceae	Fisiológica	Carvalho (2006)
Vochysiaceae	Fisiológica e Física	Carvalho (2003); Souza <i>et al.</i> (2015)
Winteraceae	Morfológica e Morfofisiológica	Baskin e Baskin (2005)
Xyridaceae	Fisiológica	Le Stradic <i>et al.</i> (2015)
Zingiberaceae	Fisiológica	Baskin e Baskin (2003)
Zygophyllaceae	Física	Fernandes <i>et al.</i> (2019)

EVOLUÇÃO E ESTRATÉGIAS DE DORMÊNCIA NAS FAMÍLIAS BOTÂNICAS

Em resumo, pode-se relatar que as classes de dormências morfológica e morfofisiológica são encontradas, principalmente, nas famílias das Gimnospermas e nos clados basais das Angiospermas, Magnoliídeas e Commelinídeas, sendo pouco representada entre as Eudicotiledôneas. A dormência fisiológica ocorre nas famílias das Gimnospermas e, com grande frequência, em todos os clados das Angiospermas, sendo, portanto, a classe de dormência mais prevalente nas plantas. Em contraste, os tipos de dormências física e combinada são considerados os mais derivados e são exclusivos das plantas com flores, ocorrendo com maior frequência no clado das Rosídeas. A dormência física só é evidente em duas famílias das Magnoliídeas (Annonaceae e Lauraceae) e uma família das Monocotiledôneas (Cannaceae). Alguns estudos apontaram a MD como ancestral. No entanto estudos mais atuais revelaram que a classe ancestral da dormência seria a MDP. Assim, ambos corroboram com a hipótese de que os embriões subdesenvolvidos são os mais primitivos.

5. Conclusão

Este estudo contribuiu para elucidar as relações filogenéticas dos tipos de dormência, bem como apontar as classes de dormência encontradas nas principais famílias.

Contudo, para uma melhor compreensão dos processos evolutivos na dormência de sementes muitos estudos precisam ser realizados em diversos grupos botânicos negligenciados, sugerindo que a investigação deve sobretudo, focar em táxons de famílias que ocorrem no Neotropico, pelo fato de ser uma região ainda negligenciada para estudos de dormência de sementes.

Referências

ANAND, A. *et al.* Comparative evaluation of seed coat dormancy breaking treatments in *Stylosanthes seabrana*. **Grass and Forage Science**, v.66, p.272-276, 2011.

ANDERSON, E.F. **The Cactus Family**. Timber Press, Portland, Ore, 2001.

APG IV. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of the Linnean Society** v.111, p.1-20, 2016.

BASKIN, C.C.; BASKIN, J.M. **Seeds: Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination**. San Diego, Academic Press.1998.

BASKIN J.M. *et al.* Taxonomy, anatomy and evolution of physical dormancy in seeds. **Plant Species Biology** v.15, p.139-152, 2000.

BASKIN, C.C.; BASKIN, J.M. Evolutionary considerations of claims for physical dormancy-break by microbial action and abrasion by soil particles. **Seed Science Research**, v.10, p. 409-413, 2000.

BASKIN, J.M.; BASKIN, C.C. Classification, biogeography, and phylogenetic relationships of seed dormancy. pp. 517 – 544 in Smith, R.D.; Dickie, J.B.; Linington,

S.H.; Pritchard, H.W.; Probert, R.J. (Eds) **Seed conservation: Turning science into practice**. London, The Royal Botanical Gardens, Kew. 2003.

BASKIN J.M.; BASKIN C.C. A classification system for seed dormancy. **Seed Science Research**, v.14, p.1–16, 2004.

BASKIN J.M. *et al.* Physical dormancy in seeds of *Dodonaea viscosa* (Sapindales, Sapindaceae) from Hawaii. **Seed Science Research**, v.14, p.81-90, 2004

BASKIN, C.C.; BASKIN, J.M. Seed dormancy in trees of climax tropical vegetation types. **Tropical Ecology**, v.46 n.1,17–28, 2005.

BASKIN, J. M. *et al.* Seed dormancy in the early diverging eudicot *Trochodendron aralioides* (Trochodendraceae). **Seed Science Research**, v. 16, n.1, 71–75, 2006.

BASKIN, C.C.; BASKIN, J.M. What kind of seed dormancy might palms have?. **Seed Science Research** 24, 17–22, 2014a

BASKIN, C.C.; BASKIN, J.M. **Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination**, 2nd ed. San Diego, CA: Academic Press. 2014b.

BASKIN, C.C. *et al.* Seed dormancy in Campanulaceae: morphological and morphophysiological dormancy in 2 six species of Hawaiian lobelioids. **Botany**, v.98 (6), 1–19, 2020

CARVALHO, P.E.R. **Espécies arbóreas brasileiras**. v.1. EMBRAPA – Informação Tecnológica, Brasília. 2003.

CARVALHO, P.E.R. **Espécies arbóreas brasileiras**. v.2. EMBRAPA – Informação Tecnológica, Brasília. 2006.

CHEN, S.-Y. *et al.* Morphophysiological dormancy in seeds of the ANA grade angiosperm *Schisandra arisanensis* (Schisandraceae). **Plant Species Biology** v.26, p.99–104, 2011.

CHEN, S.-Y. *et al.* Seed dormancy and germination of the three tropical medicinal species *Gomphandra luzoniensis* (Stemonuraceae), *Nothapodytes nimmoniana* (Icacinaceae) and *Goniothalamus amuyon* (Annonaceae). **Seed Science Research**, v. 25, n. 1, p. 57-63, 2015.

CHEN, S.-Y. *et al.* Underdeveloped embryos and kinds of dormancy in seeds of two gymnosperms: *Podocarpus costalis* and *Nageia nagi* (Podocarpaceae). **Seed Science Research**, v. 23, p. 75-81, 2013.

COPETE, E. *et al.* Physiology, morphology and phenology of seed dormancy break and germination in the endemic Iberian species *Narcissus hispanicus* (Amaryllidaceae). **Annals of Botany**, v.107, p. 1003-1016, 2011.

DHYAN, A *et al.* Epicotyl morphophysiological dormancy in seeds of *Lilium polyphyllum* (Liliaceae). **J. Biosci**, v. 38 n. 1, p.13-19. 2013.

DONOHUE K. *et al.* Germination, postgermination adaptation, and species ecological ranges. **Annu Rev Ecol Evol Syst**, v. 41, p. 293-319. 2010.

DUZ, S.R. *et al.* Crescimento inicial de três espécies arbóreas da Floresta Atlântica em resposta à variação na quantidade de luz. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 27, p.587-596, 2004.

FERNÁNDEZ, M. E. *et al.* Germination temperatures and seed dormancy of two *Larrea* species (Zygophyllaceae) from the Monte Desert, Argentina. **Rev. FCA UNCUYO**, v. 51, n.2, p. 235-247, 2019.

FERREIRA, C. *et al.* Tolerância de *Himatanthus sucuba* Wood. (Apocynaceae) ao alagamento na Amazônia Central. **Acta Botanica Brasilica**, v.19, p.425-429, 2005.

FINCH-SAVAGE W.E.; LEUBNER-METZGER G. Seed dormancy and the control of germination. **New Phytologist**, v.171, p. 501-523, 2006.

FOWLER, J. A. P.; BIANCHETTI, A. **Dormência em sementes florestais**. Embrapa Florestas, Documentos 40. Colombo. 2000.

FOGLIANI, B. *et al.* The morphophysiological dormancy in *Amborella trichopoda* seeds is a pleisiomorphic trait in angiosperms. **Annals of Botany**, v.119, p. 581-590, 2017.

FORBIS, T.A. *et al.* The evolution of embryo size in angiosperms and other seed plants: Implications for the evolution of seed dormancy. **Evolution** v.56, p.2112-2125, 2002.

GRAVEN P. *et al.* Functional aspects of mature seed coat of the Cannaceae. **Plant Systematics and Evolution** v.205, p.223–240, 1997.

GROOTJEN C. J.; BOUMAN F. Seed structure in Cannaceae: Taxonomic and ecological considerations. **Annals of Botany** (New Series), v. 61, p.363–371, 1988.

GUZMÁN, U. *et al.* **Catálogo de cactáceas mexicanas**. CONABIO, UNAM, México. 2003.

HILHORST, H. W. M. Definitions and hypotheses of seed dormancy. In: HILHORST, H. W. M. **Seed Development, Dormancy and Germination**. Annual Plant Reviews v. 27, 2007.

HU. X-J. *et al.* Physiological dormancy in seeds of two endemic species of *Begonia* from Yunnan Province, China: diagnosis and classification. **Plant Species Biology**, 2012.

JAYASURIYA, K. M. G. G. *et al.* Cycling of sensitivity to physical dormancy-break in seeds of *Ipomoea lacunosa* (Convolvulaceae) and ecological significance. **Annals of Botany** v. 101, p. 341-352, 2008.

JAYASURIYA, K.M.G.G. *et al.* Phylogeny of seed dormancy in Convolvulaceae, subfamily Convolvuloideae (Solanales). **Annals of Botany**, v.103, p. 45-63, 2008.

JURADO E.; FLORES J. Is seed dormancy under environmental control or bound to plant traits? **J.Veg.Sci**, v.16, p. 559-64, 2005.

KNOBLAUCH, R. *et al.* Testes de germinação e de vigor de sementes em laboratório e suas relações com o estabelecimento de plantas a campo, no sistema pré-germiando. In. **Anais...** Congresso Brasileiro de arroz irrigado, 2, Reunião da cultura do arroz irrigado, 24. Irga - Instituto Rio Grandense do arroz, Porto Alegre, 2001.

LAN, Q. *et al.* Seed dormancy-life form profile for 358 species from the Xishuangbanna seasonal tropical rainforest, Yunnan Province, China compared to world database. **Scientific Reports**, v. 8 n. 4674, p. 1-5, 2018.

LE STRADIC, S. *et al.* Diversity of germination strategies and seed dormancy in herbaceous species of campo rupestre grasslands. **Austral Ecology** v.40, p. 537-546. 2015.

LI X. *et al.* Physiological dormancy and germination requirements of seeds of several North American *Rhus* species (Anacardiaceae). **Seed Science Research**, v.9, p.237-245,1999.

MAPES, G. *et al.* Evolution of seed dormancy. **Nature**, v. 337, p.645-646, 1989.

MAHADEVAN, N.; JAYASURIYA, K.M. G. G. Water-impermeable fruits of the parasitic angiosperm *Cassytha filiformis* (Lauraceae): confirmation of physical dormancy in Magnoliidae and evolutionary considerations. **Australian Journal of Botany**, v. 61, p. 322–329, 2013.

MOREIRA, B.; PAUSAS, J.G. Tanned or burned: the role of fire in shaping physical seed dormancy. **PLoS ONE** 7: e51523, 2012.

NIKOLAEVA, M.G. Specific patterns of seed germination as related to phylogeny and ecological and geographical conditions of plant habitats. **Fiziologiya Rastenii**, v.46: 432-437, 1999.

PAULSEN, T.R. *et al.* Physical dormancy in seeds: a game of hide and seek? **New phytologist**, v. 198, p. 496-503, 2013.

PROTHERO, D. R. **The Eocene–Oligocene transition**: Paradise Lost. Columbia University Press, New York. 1994.

RODRIGUES-FILHO, J. **Dormência em espécies arbóreas de dois biomas brasileiros**. 85 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) – Universidade Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Humanas e Naturais. 2017.

SAUTU, A. *et al.* Classification and ecological relationships of seed dormancy in a seasonal moist tropical forest, Panama, Central America. **Seed Science Research**, v. 17, n. 2, p. 127-140, 2007.

SEGLIAS, A. E. *et al.* Phylogeny and source climate impact seed dormancy and germination of restoration relevant forb species. **PLoS ONE**, v. 13, n. 2, e0191931, 2018.

SOLTIS, D.E. *et al.* Phylogenetic relationships and character evolution analysis of Saxifragales using a supermatrix approach. **American Journal of Botany**, v.100, p. 916-929, 2013.

SOUZA, T V. *et al.* Seed dormancy in tree species of the Tropical Brazilian Atlantic Forest and its relationships with seed traits and environmental conditions. **Braz. J. Bot**, V. 37, n. 4, p. 4-25, 2015.

SCARPA, F.M.; VÁLIO, I. F.M. Germinação de sementes de espécies pioneiras de uma mata tropical do sudeste do Brasil. In: **Anais...XLIX Congresso Nacional de Botânica**. 0416. p.181,1998.

SCHAAL, B. A.; LEVERICH, W. J. The demographic consequences of two-stage life cycles: survivorship and the time of reproduction. **The American Naturalist**, v.118, n.1, 135-138,1981.

TOBE H. *et al.* Embryology of *Amborella* (Amborellaceae): descriptions and polarity of character states. **Journal of Plant Research**, v.113 p. 271-280, 2000.

TORRES, I. C. **Presença e tipos de dormência em sementes de espécies arbóreas da Floresta Ombrófila Densa**. 65f. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Santa Catarina, Centro de Ciências Biológicas,

Departamento de Botânica, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal. 2008.

TUCKETT, R.E. *et al.* A new type of specialized morphophysiological dormancy and seed storage behaviour in Hydatellaceae, an early-divergent angiosperm family. **Annals of Botany**, v. 105, p. 1053-1061, 2010.

TURNER, S. R. Seed ecology of *Lepidosperma scabrum* (Cyperaceae), a dryland sedge from Western Australia with physiological seed dormancy. **Australian Journal of Botany**, v. 61, n.8, p. 643, 2013.

VÁLIO, I.F.M.; SCARPA, F.M. Germination of seeds of tropical pioneer species under controlled and natural conditions. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 24, p.79-84, 2001.

VIVIAN, R. *et al.* Dormência em Sementes de Plantas Daninhas como mecanismo de sobrevivência: Breve Revisão. **Planta Daninha**, Viçosa-MG, v. 26, n. 3, p. 695-706. 2008.

VORONKOVA, N. M. *et al.* Morphophysiological dormancy, germination, and cryopreservation in *Aristolochia contorta* seeds. **Plant Ecology and Evolution**, v.151, n.1, p.77-86, 2018.

WILLIS, C.G. *et al.* The evolution of seed dormancy: environmental cues, evolutionary hubs, and diversification of the seed plants. **New Phytologist** v. 203, p.300-309, 2014.

O PAPEL ECOLÓGICO DA DORMÊNCIA E OS BANCOS DE SEMENTES

Jamile Jorge da Silva Ferreira^{*1}

Tamiris Delgado^{*2}

Gisela Ferreira^{*3}

^{*1}. Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, Instituto de Biociências de Botucatu, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica). E-mail: Jamile.jorge@unesp.br

^{*2}. Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, Instituto de Biociências de Botucatu, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica). E-mail: tamiris.delgado@unesp.br

^{*3} Professora Doutora, Setor de Biologia Vegetal, IB/UNESP, Botucatu-SP. E-mail: gisela.ferreira@unesp.br

O PAPEL ECOLÓGICO DA DORMÊNCIA E OS BANCOS DE SEMENTES

1. Introdução

Este capítulo tem por objetivo discutir o papel ecológico da dormência, correlacionando-a com os biomas, com a latitude, longitude e a interferência da distância da linha do equador na dormência das sementes. É também abordada a relação entre as sementes com os grupos de sucessão ecológica, se os tipos de dormência estão associados às formas de dispersão destas sementes e a importância para a constituição do banco de sementes.

2. Papel ecológico da dormência

2.1 Conceito ecológico da dormência

No ponto de vista ecológico, a dormência permite que as sementes evitem a germinação nos períodos em que as condições não são favoráveis ao desenvolvimento da plântula (WILLIS *et al.*, 2014). Devido aos diversos graus de dormência, as plantas podem distribuir seus descendentes ao longo do tempo e garantir, assim, a sobrevivência das espécies (POISOT *et al.*, 2011).

A dormência pode ser um fator determinante para a distribuição da espécie, pois as sementes devem, em primeiro lugar, ser capazes de germinar e se estabelecer como plântula no habitat para que depois se adaptem (DONOHUE *et al.*, 2010). No entanto, espécies que não apresentam sementes dormentes podem explorar novos habitats visto que a germinação é independente de sinais específicos para a quebra da dormência (WILLIS *et al.*, 2014). Contudo, as espécies com dormência podem colonizar locais com sazonalidade diferentes reduzindo, assim, o risco de extinção e proporcionando a oportunidade para divergência adaptativa subsequente (WILLIS *et al.*, 2014). A dormência das sementes serve para mediar a interação entre o ambiente e os estágios em que a vida da planta está mais vulnerável. Desta forma, do ponto de vista ecológico, a dormência garante um intervalo de tempo para que as condições ambientais se tornem favoráveis para o estabelecimento da plântula e garanta a sobrevivência da espécie (WILLIS *et al.*, 2014, ESCOBAR *et al.*, 2018).

2.2 Fatores que afetam a dormência de sementes em diferentes Biomas

O maior número de estudos sobre a presença de dormência nas sementes foi realizado em climas temperados, secos e tropicais, onde a variação sazonal na precipitação e a temperatura variam entre as condições favoráveis ou condições desfavoráveis para germinação e o estabelecimento das mudas (BASKIN; BASKIN, 2001; BASKIN; BASKIN, 2005). A germinação da semente pode ocorrer logo após a dispersão quando há condições ambientais favoráveis (RUBIO DE CASAS *et al.*, 2017) ou a semente pode permanecer em baixa atividade metabólica (quiescência) (FINCH-SAVAGE; LEUBNER-METZGER, 2006) caso esteja em condições desfavoráveis e não germine (FINCH-SAVAGE; LEUBNER-METZGER, 2006; BASKIN; BASKIN, 2014).

A variação nas condições climáticas se torna um fator determinante para maior ou menor ocorrência de dormência entre as espécies (BORGHETTI, 2002). Na Tabela 8, podemos observar que a classificação de semente, juntamente com a característica do ambiente, é um fator chave para determinar a dormência.

Outro fator importante para ser considerado quando discutimos a ocorrência da dormência em diferentes biomas é que a dormência tende a diminuir em direção a linha do equador (MOLES; WESTOBY, 2003; MORIN; CHUINE, 2006; BASKIN; BASKIN, 2014). A dormência e o tamanho da semente respondem à variação latitudinal e à variação de sazonalidade do clima (RUBIO DE CASAS *et al.*, 2017). Estudos demonstram que a germinação de sementes grandes é maior em regiões em que o clima é tropical e com alta incidência de luz durante a maior parte do ano (RUBIO DE CASAS *et al.*, 2017).

Pode-se supor que a dormência seja particularmente adaptativa aos ambientes e à sazonalidade (DONOHUE *et al.*, 2010), outra explicação é de que a dormência pode ter evoluído em resposta à competição por recursos entre organismos da mesma espécie (HOWE; SMALLWOOD, 1982; KOBAYASHI; YAMAMURA, 2000; CHEPLICK, 1992).

Tabela 8. Classificação da semente e característica do ambiente: fatores que determinam a ocorrência de dormência.

Classificação das sementes	Ex. Espécies	Ambiente	Bioma	Referência
Sementes ortodoxas	<i>Acacia polyphylla</i> <i>Guazuma ulmifolia</i> Senna <i>multijuga</i> (HONG <i>et al.</i> , 1996) <i>Aspidosperma cylindrocarpon</i> <i>Lafoensia pacari</i> <i>Bowdichia virgiliodes</i> <i>Tabebuia Chysotrica</i> <i>Anadenthera colubrina</i> (CARVALHO <i>et al.</i> , 2006).	Com baixa temperatura e baixa umidade (ROBERTS, 1973)	Cerrado	(RODRIGUES-FILHO, 2017)
Sementes recalcitrantes	<i>Myrciaria cauliflora</i> (VALIO; FERREIRA, 1992) <i>Campomanesia adamantium</i> (MELCHIOR <i>et al.</i> , 2006) <i>Eugenia dysenterica</i> (ANDRADE <i>et al.</i> , 2003) <i>E. brasiliensis</i> , <i>E. crassiflora</i> , <i>E. involucrata</i> , <i>E. pyriformis</i> , <i>E. umbelliflora</i> , <i>E. uniflora</i> (DELGADO; BARBEDO, 2007).	curta longevidade e intolerância à redução do conteúdo de água e baixas temperaturas (PARMENTER; BERJAK, 1999)	Regiões tropicais	(RODRIGUES-FILHO, 2017)

Fonte: Tabela elaborada pelos autores com base em dados da literatura.

2.3. Ocorrência de dormência em relação ao grupo ecológico

Dormência é uma característica ecológica importante, principalmente quando levamos em consideração o estágio de sucessão ecológica (PIÑA-RODRIGUES *et al.*, 2007). Diversas espécies possuem mecanismos de restringir ou

bloquear o processo germinativo e este bloqueio se dá, principalmente, pela dormência (SCARPA, 2001). Quando analisamos a relação dos grupos de espécies por grupo ecológico, percebemos que as espécies pioneiras normalmente possuem sementes pequenas e numerosas, formando um depósito de sementes no solo (WITHMORE, 1988, LIMA *et al.*, 2014). No entanto, espécies clímax são mais sensíveis à dessecação e normalmente diminuem a viabilidade das suas sementes no decorrer do tempo, tornando inviável a ocorrência de dormência (BONNER, 1990; RODRIGUES-FILHO, 2017).

A dormência parece estar diretamente associada às sementes de espécies pioneiras (RODRIGUES-FILHO, 2017), principalmente porque grande parte dessas espécies apresentam sementes ortodoxas (ZALAMEA *et al.*, 2014; LONG *et al.*, 2015). Cardoso (2004) avaliou o tipo de dormência de espécies pioneiras ou clímax para espécies arbóreas da Floresta Ombrófila Densa, e constatou que espécies clímax apresentam a dormência fisiológica, enquanto as espécies pioneiras apresentam dormência física.

Há estudos, como de Sautu *et al.* (2007) e Souza *et al.* (2015), nos quais não se observaram relações entre a ocorrência de dormência e os grupos ecológicos. A variação da dormência entre os grupos ecológicos não está associada somente ao padrão de luz e sombra, mas também em resposta aos fatores genéticos e ambientais (VÁLIO; SCARPA, 2001).

2.4. Dormência X Dispersão

A forma de dispersão, aliada ao mecanismo de dormência, pode aumentar a probabilidade de que as sementes encontrem condições favoráveis para a germinação (WILLSON; TRAVESET, 2000). A dispersão faz com que sementes, frutos ou até mesmo partes da planta-mãe se desloquem de um local para outro, aumentando a área de colonização da espécie, juntamente com a probabilidade de que a semente encontre condições favoráveis para a germinação (ALMEIDA-CORTEZ, 2004).

As estratégias de dispersão podem ser um fator relevante para determinar a competição por recursos entre plantas da mesma espécie (RAMOS, 2015). Por exemplo, espécies com dispersão a longa distância, como observado em plantas que dispersam suas sementes através do vento, teriam menor competição por recursos (VENABLE; BROWN, 1988; CHEPLICK, 1993, RAMOS, 2015), sendo

assim, maior distância de dispersão de sementes leva a uma menor pressão seletiva no estabelecimento da dormência (LU *et al.*, 2010).

Outro fator importante a ser considerado é em qual período (chuvoso ou seco) a semente dispersa, pois espécies que dispersam sementes na estação chuvosa normalmente não têm sementes dormentes e germinam rapidamente (RAMOS *et al.*, 2017). Já espécies com dispersão no final da estação chuvosa e início da estação seca, geralmente tem sementes dormentes (SAUTU *et al.*, 2007; SALAZAR *et al.*, 2011; RAMOS *et al.*, 2017).

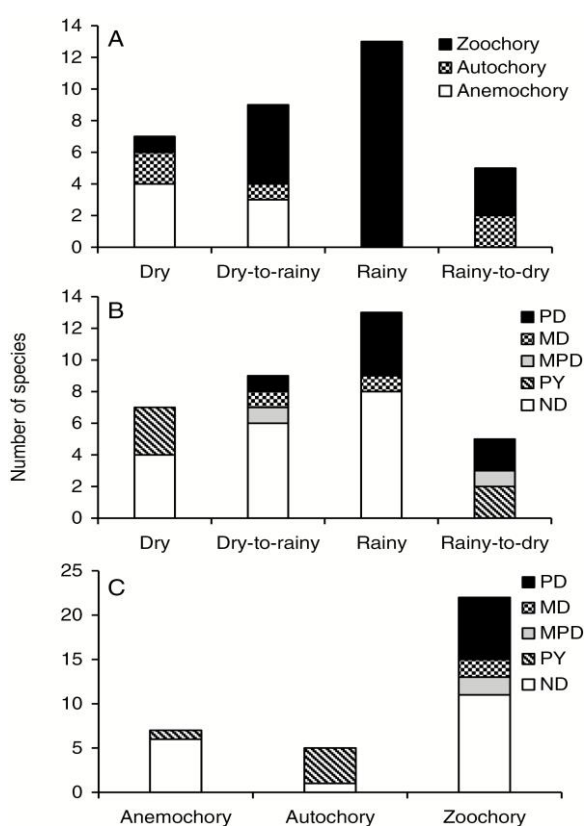


Figura 2. Número de espécies frutificando em cada estação de dispersão de acordo com síndrome de dispersão (A), classe de dormência (B) e número de espécies em cada síndrome de dispersão de acordo com o tipo de dormência. ND, não dormente; PY, físico; MPD, morfofisiológico; MD, morfológico; PD, fisiológico. (Fonte da Figura: Escobar *et al.*, 2018, *Ann Bot*, Volume 121, Issue 6, 11 May 2018, Pages 1197–1209, <https://doi.org/10.1093/aob/mcy006>).

No estudo de Escobar *et al.* (2018), no qual eles relacionam a síndrome de dispersão e as classes de dormência para espécies do cerrado, chegou-se à conclusão de que sementes que apresentam dormência do tipo MD, MPD e PD

tiveram exclusivamente espécies com dispersão zoocórica, enquanto PY foi detectado em espécies com dispersão anemocórica e autocórica (Figura 2). Souza (2010) realizou um estudo a partir de um banco de dados sobre presença de dormência e formas de dispersão com espécies arbóreas da Floresta Ombrófila Densa, e constatou resultados semelhantes para sementes com dormência, sendo que a dispersão mais comum foi a zoocória, seguida por autocoria, anemocoria e hidrocoria. Já em trabalho realizado por Ferraz *et al.* (2004) na Amazônia Central, a maior parte das espécies era dispersa por zoocoria. Brito *et al.* (2007), em estudo realizado na Mata Atlântica, constataram algumas espécies autocóricas, mas que também dispersavam suas sementes por zoocoria. Noir *et al.* (2002) observaram uma combinação de dispersão autocórica e anemocórica quando as sementes eram leves. No entanto, quando a semente tinha arilo, a dispersão era autocórica e zoocórica.

Segundo Piña-Rodrigues e Aguiar (1993) as espécies que são dispersas pelo vento apresentam um período reduzido do desenvolvimento até a dispersão, usando uma estratégia de tudo ou nada para aproveitar as condições que ainda se encontram favoráveis à germinação. O oposto ocorre com as espécies com dispersão por zoocoria, que possuem uma frutificação contínua ou em curtos intervalos, o que proporciona, à planta, um intervalo maior para garantir a dispersão das suas sementes (PIÑA-RODRIGUES; AGUIAR, 1993)

Espécies com dispersão limitada (autocóricas) têm maior probabilidade de apresentar dormência quando comparadas àquelas espécies com dispersão de média a longas distâncias (anemocóricas e zoocóricas), no entanto, se estas sementes forem dispersas durante condições desfavoráveis, ou períodos de grande incerteza climática, podem apresentar dormência (ESCOBAR *et al.*, 2018).

3. Dormência - uma garantia de sobrevivência: Banco de sementes

A dormência é um fator importante ligado às variações temporais, pois esta é um mecanismo evolutivo que busca resguardar a perpetuação de espécies, já que a sua ação permite a manutenção da viabilidade das sementes por períodos longos, sendo essencial para a formação dos bancos de sementes (MORI *et al.*, 2012; FONSECA; ABREU, 2017). Além disso, a dormência permite a germinação de sementes por longos períodos, ou impede sua ocorrência em condições adversas, proporcionando a dispersão de sementes por maiores distâncias geográficas, bem

como a reposição gradual dos bancos de sementes e, por fim, garantindo a viabilidade dos bancos de sementes (SILVA *et al.*, 2017; FONSECA; ABREU, 2017).

3.1 O início de tudo: chuva de sementes

A chuva de sementes é um dos três mecanismos observados dentro de um processo de regeneração e sucessão nos ecossistemas formados pelos mais diversos domínios fitogeográficos existentes (VIEIRA, 1996; ARAUJO *et al.*, 2004), sendo o principal artifício utilizado pelas plantas para dispersar os seus propágulos a médias e longas distâncias. A chuva de sementes se configura como movimento de dispersão que proporciona tanto a formação dos bancos de sementes quanto a formação dos bancos de plântulas (ARAUJO *et al.*, 2004).

Para os ecossistemas, esse movimento das sementes garante, entre outras vantagens, a perpetuação de diversas espécies, a formação de potenciais populações e a sucessão dentro de habitats determinados (RARPER, 1977; RICHARDS, 1998; FENNER; KITAGIMA, 1999; ARAUJO *et al.*, 2004).

O banco de sementes é o principal resultado da chuva de sementes a curto, médio e longo prazo e sua formação e manutenção no solo é essencial para o processo de regeneração da vegetação dentro dos ecossistemas.

Os propágulos, componentes do banco de sementes, apresentam capacidade em potencial para substituir plantas adultas que morrem dentro do sistema (BEKER, 1989; ARAUJO *et al.*, 2004), sendo os seus principais fatores mantenedores, a dormência das sementes, temperaturas sazonais, condições do solo e luminosidade (SILVA *et al.*, 2017).

A chuva de sementes se efetiva, de fato, com a formação do banco de plântulas a partir do banco de sementes estabelecido. O banco de plântulas é propriamente dito, o processo de regeneração, caracterizado pela formação de uma vegetação em pleno desenvolvimento, formando sub-bosques em ambientes florestais (ARAUJO *et al.*, 2004) e garantindo a recomposição vegetal nas mais diversas formações fitogeográficas.

O banco de plântulas compõe, assim, mais uma etapa na dispersão de sementes, com importante papel na funcionalidade dos bancos de sementes, sendo o seu sucesso a concretização do processo iniciado com a chuva de sementes.

3.2. Fatores ambientais que influenciam o banco de sementes do solo

O banco de sementes, quer seja aéreo ou no solo, está sujeito a diversos fatores inerentes ao meio no qual está inserido. A formação dos bancos de sementes na natureza obedece, de forma rígida, fatores que podem ser endógenos (morfológicos, fisiológicos e genéticos) ou exógenos (temperatura, luminosidade, água, fogo, tempo, espaço e solo). Todos esses fatores interferem diretamente na germinação e formação de novas mudas que irão suceder a vegetação atual. Um fator endógeno importante que limita ou facilita esse movimento, é a dormência, que, em muitos casos, pode ser afetada pelos diversos fatores ambientais que interferem no desenvolvimento da semente (BASKIN; BASKIN, 2001; FONSECA; ABREU, 2017).

A dormência é o principal fator que interfere na formação e manutenção do banco de sementes no solo e a sua dinâmica está ligada, inevitavelmente, a disponibilidade de água no processo de germinação das sementes que resulta do fornecimento de energia e nutrientes, e da retomada das atividades metabólicas que são necessárias para o crescimento do eixo embrionário (FLORIANO, 2004; FONSECA; ABREU, 2017).

Fatores como a luz e sua incidência (MORI *et al.*, 2012), temperaturas e seu envolvimento nas reações bioquímicas (FLORIANO, 2004) e a água como o fator de maior influência na germinação de sementes (FLORIANO, 2004), estão ligados de forma indissociável à manutenção dos bancos de sementes, sendo a sua disponibilidade equilibrada um fator de extrema importância para o sucesso reprodutivo das diversas espécies de plantas que forma banco de sementes no solo.

3.3. Variação temporal

Dentro da dinâmica que envolve o processo reprodutivo das plantas com sementes (principalmente angiospermas), a formação de bancos de sementes garante a perpetuação e sobrevivência de diversos grupos e espécies de plantas em um determinado espaço no tempo.

O sucesso dos bancos de sementes está atrelado a variações nas condições ambientais e estas estão sujeitas a oscilações, de acordo com os períodos de sazonalidades e a sua variação temporal, como, por exemplo, em algumas espécies as sementes são dispersas em determinado período chuvoso em condições favoráveis para que seja garantido o seu estabelecimento (AGUADO *et al.*, 2012;

BHATT *et al.*, 2016), o tempo de dispersão é otimizado e sincronizado com o tempo das sementes no solo antes de germinar e o espalhamento do processo de dispersão se dá de forma temporária afim de otimizá-lo (LAMONT *et al.*, 1991; LAMONT; ENRIGHT, 2000; BHATT *et al.*, 2016) em condições ambientais ideais.

A variação temporal é determinante no processo de formação e dinâmica dos bancos de sementes, os períodos de chuva e seca, luminosidade, exposição e cobertura do solo são fatores que estão relacionados diretamente à dinâmica das variáveis de tempo dentro dos diversos domínios fitogeográficos existentes.

3.4. Variação espacial

O espaço ocupado pelo banco de sementes representa um dos fatores mais importantes no ciclo reprodutivo das plantas com sementes.

As plantas podem apresentar formação de bancos de sementes aéreos ou no solo. Os bancos de sementes no solo garantem a restauração da vegetação a médio e longo prazo e são formados a partir do movimento dispersivo de frutos e semente. O banco de sementes aéreo, o remanescente de frutos e sementes maduras retidos na planta mãe, este é um fenômeno conhecido como “serotiny” (BASKIN; BASKIN, 2014; BHATT *et al.*, 2016).

A dispersão de sementes no processo que configura a chuva de sementes ocupa o espaço horizontal do solo, há sementes que, mesmo sem apresentar qualquer tipo de dormência, apresentam uma relativa viabilidade por longos períodos nos bancos de sementes no solo (CONSTANTIN *et al.*, 2013; VARGAS *et al.*, 2018).

A manutenção dos bancos de sementes, ocupando o espaço aéreo vertical, proporciona, em muitas situações dependendo da espécie, a garantia da germinação em condições favoráveis, além da reposição gradual dos bancos de sementes no solo (FONSECA; ABREU, 2017; SILVA *et al.*, 2017). Os bancos de sementes que ocupam o espaço horizontal do solo garantem a reposição de mudas que farão a sucessão de plantas que morreram dentro do sistema.

3.5. Dinâmica do banco de sementes

A dinâmica do banco de sementes está sujeita a diversos fatores, que em sua grande maioria, estão ligados às variações ambientais ou a interações com

agentes biológicos dentro e fora do habitat de determinadas espécies de plantas nos mais variados domínios fitogeográficos.

A germinação de sementes dentro do banco de sementes no solo a depender do domínio fitogeográfico, é influenciada diretamente por fatores ambientais ou pela ausência de seus inibidores (VASCONCELOS *et al.*, 2010; FONSECA; ABREU, 2017). A dormência das sementes sofre interferência direta do meio no qual está localizado o banco de sementes, estando esta sujeita as variações ambientais características de cada bioma e domínio fitogeográfico.

Fatores ambientais, como luminosidade, umidade, disponibilidade de oxigênio e microrganismos afetam a longevidade das sementes nos bancos de sementes e seu armazenamento provocando mudanças em sua dinâmica (ROBERTS, 1972; ELLIS; HONG, 2006; BHATT *et al.*, 2016b).

Cada domínio fitogeográfico possui suas próprias características, e as plantas componentes da vegetação de determinado domínio fitogeográfico possuem suas estratégias de reprodução atrelada a cada particularidade destes domínios. Um fator interessante, relacionado à dinâmica de bancos de sementes em determinados ecossistemas, principalmente em biomas situados em áreas mais áridas, como é o caso do Cerrado e Caatinga, é o fogo. Em ecossistemas propensos a incêndios dentro destes biomas, a regeneração e germinação de sementes estão ligadas ao fogo (KEELEY *et al.*, 2011; DAIBES *et al.*, 2019). E em muitos casos o choque de calor e a fumaça estão associados a quebra da dormência de sementes e a melhora da germinação em ambientes após os incêndios (AULD; O'CONNELL, 1991; HERRANZ *et al.*, 1998; WILLIAMS *et al.*, 2003; MOREIRA *et al.*, 2010).

3.6. Restauração de habitats: o papel da dormência de sementes

A dormência, como uma estratégia evolutiva, é o principal fator que propicia todo o movimento de restauração de habitats nos ecossistemas formados dentro dos diversos domínios fitogeográficos.

A formação dos bancos de sementes garante a sobrevivência de diversas espécies vegetais, a restauração da vegetação e o equilíbrio dentro dos sistemas existentes, a regeneração da vegetação depende diretamente da dormência das sementes e da vitalidade do banco de sementes, já que esse processo passa pela colonização e estabelecimento de populações, pelo estabelecimento de grupos ecológicos, pela manutenção e restauração da riqueza de espécies (UHL *et al.*,

1988; GARWOOD, 1989), sendo inevitável (BAKER, 1989) a sua contribuição e participação na regeneração da vegetação.

Os bancos de sementes funcionam como um repositório de mudas, e seguem um ciclo reprodutivo bem delimitado, de acordo com as condições ambientais. Assim, estes assumem um papel fundamental na sucessão e restauração de ambientes florestais (MARTINS, 2009a), estão associados e adaptados a áreas propensas a incêndios (KEELEY *et al.*, 2011), deste modo, seguem um movimento regido pelo maior ou menor grau de influência do estado de dormência.

A restauração de habitats, por ser um evento dinâmico e natural, depende do bom funcionamento dos bancos de sementes, dos fatores ambientais que podem interferir nos estados de dormência das sementes depositadas nos bancos e, principalmente, das interações entre os organismos e a vegetação residente. Além disso, para que o processo de germinação ocorra, é necessária a interação entre fatores como ação de animais, temperatura, umidade e água (BASKIN; BASKIN, 2004), para que ocorra a quebra gradual de dormência das sementes nos bancos de sementes.

Assim, o processo de restauração se perpetua através dos movimentos de dispersão de sementes, que formam tanto os bancos de sementes, quanto os bancos de plântulas, que, por sua vez, tratam de garantir a restauração nos diversos ambientes florestais (ARAUJO *et al.*, 2004), destacando a importante contribuição do estado de dormência para a garantia da viabilidade das sementes, vitalidade dos bancos de sementes e a reposição da vegetação a médio e longo prazo.

4. Conclusão

A dormência é um mecanismo evolutivo para a garantia da sobrevivência de diversos grupos de plantas, logo, o seu papel ecológico vai além do simples garantir a perpetuação de uma ou várias populações de espécies vegetais. A dormência de sementes interage com o movimento dos ecossistemas, nos quais os bancos de sementes ditam o ritmo da regeneração da vegetação, da interação com animais diversos e microrganismos que compõem toda uma cadeia dinâmica de interações.

Assim, a dormência desempenha papel ecológico fundamental na manutenção da biodiversidade dos diversos grupos ecológicos, determinando a

dinâmica dos bancos de sementes, a reposição desses bancos, o ritmo do processo de regeneração dos diversos tipos vegetacionais e a perpetuação das mais diversas populações de espécies vegetais.

Referências

- AGUADO, M. *et al.* Aerial seed bank and dispersal traits in *Anthemis chrysantha* (Asteraceae), a critically endangered species. **Flora**, v. 207, n. 4, p. 275–82, 2012.
- ALMEIDA-CORTEZ, J. S. Dispersão e banco de sementes. Capítulo 14. *In* Germinação- do básico ao aplicado. (A.G. Ferreira & F. Borguetti, orgs.) **Artmed**, Porto Alegre. p. 225-236, 2004.
- ARAUJO, M. M., *et al.* Caracterização da chuva de sementes, banco de sementes do solo e banco de plântulas em floresta estacional decidual ripária Cachoeira do Sul, RS, Brasil. **Scientia Florestalis**, v. 1, n. 66, p. 128-141, 2004.
- AULD, T. D.; O'CONNELL, M. A. Predicting patterns of post-fire germination in 35 eastern Australian Fabaceae. **Australian Journal of Ecology**, v. 16, p. 53–70, 1991.
- BAKER, H. G. Some Aspects of the Natural History of Seed Banks. In: LECK, M. A.; PARKER, T. V.; SIMPSON R. L. eds Ecology of Soil Seed Banks. New York: **Academic Press**. p. 9-21, 1989.
- BASKIN, C. C.; BASKIN, J. M. A classification system for seed dormancy. **Seed Science Research**, v. 14, n. 1, 1-16, 2004.
- BASKIN, C. C.; BASKIN, J. M. **Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination**. San Diego: Academic Press, 2001, 666p.
- BASKIN, C. C.; BASKIN, J. M. **Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Seed Dormancy and Germination**, 2nd edn. San Diego, CA: Academic Press, 2014.
- BERJAK, P.; PAMMENTER, N. W. What ultrastructure has told us about recalcitrant seeds. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, p. 22-55, 1999.

BHATT, A.; SANTO, A. Germination and recovery of heteromorphic seeds of *Atriplex canescens* (Amaranthaceae) under increasing salinity. **Plant Ecol**, v. 217, p. 1069–79, 2016.

BHATT, A. *et al.* Seed mucilage effect on water uptake and germination in five species from the hyper-arid Arabian desert. **J Arid Environ**, v. 128, p. 73–9, 2016b.

BORGHETTI, F. Participação do Proteasoma na Remoção da Dormência por etileno e na Germinação de Embriões de Girassol (*Helianthus annuus* L.) Tese de Pós-Graduação, **Universidade de Brasília-DF**, 2002.

BRITO, A. *et al.* Espécies de angiospermas de um remanescente de Mata Atlântica no município de São Cristóvão / SE. 2006–2008.

BRITO, S. A. *et al.* Caracterização das síndromes de dispersão das espécies de angiospermas de um remanescente de Mata Atlântica no município de São Cristóvão/SE. **Anais do VIII Congresso De Ecologia do Brasil**, Caxambu, MG, 2007.

CARDOSO, V. J. M. Dormência: estabelecimento do processo. In: FERREIRA, A. G.; BORGHETTI, F. (Eds.) Germinação – do básico ao aplicado. Porto Alegre: **ARTMED**, p. 95-108, 2004.

CONSTANTIN, J. *et al.* Buva: Fundamentos e recomendações para manejo. Curitiba: **Omnipax**, 2013, 104p.

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

DONOHUE, K. *et al.* Germination, Postgermination Adaptation, and Species Ecological Ranges. **annurev-ecolsys**, v. 102, p. 209-144715.

ELLIS, R. H; HONG, T. D. Temperature sensitivity of the low-moisture- content limit to negative seed longevity–moisture content relationships in hermetic storage. **Ann Bot**, v. 97, p. 785–91, 2006.

FERRAZ, I. D. K. *et al.* Características básicas para um agrupamento ecológico preliminar de espécies madeireiras da floresta de terra firme da Amazônia Central. **Acta Amazônica**, v. 34, n. 4, p. 621-633, 2004.

FLORIANO, E. P. Germinação e dormência de sementes florestais. Santa Rosa. **Caderno Didático**, v. 1, n. 2, p. 19, 2004.

FONSECA, D. R; ABREU, C. A. A. Dormência de sementes: tipos, importância e fatores que a afetam. **6º Seminário sobre uso e conservação do cerrado do sul do Mato Grosso do Sul**, 15 e 16 de julho de 2017.

FUNNER, M; KITAGIMA, K. Seed and seedling ecology. In: Pugnare FC, Valadares F. ed. Randbook of Funtional **Plant ecology**. New York. Marcel Dekker, p. 599-627, 1999.

GARWOOD, N. C. Tropical Soil Seed Banks: A Rewiew. In: Leck MA, Parker TV, Simpson RL eds Ecology of Soil Seed Banks. New York: **Academic Press**. p. 149–209, 1989.

HARPER, J. L. Population biology of plant. London. **Academic Press**. 1977, 892p.

HERRANZ, J. M. *et al.* Influence of heat on seed germination of seven Mediterranean *Leguminosae* species. **Plant Ecology**, v. 136, p. 95–103, 1998.

HONG, T.D. *et al.* Seed storage behaviour: a compendium. **IPGRI, Rome**. 1996.

HOWE, H. F.; SMALLWOOD, J. Ecology of seed dispersal. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 13, p. 201-228, 1982.

LAMONT, B. B. Canopy seed storage and release: what's in a name. **Oikos**, v. 60, p. 266–8, 1991.

LAMONT, B. B.; ENRIGHT, N. Adaptive advantages of aerial seed banks. **Plant Species Biol**, v. 15, p. 157–66, 2000.

LIMA, Y. B. C. *et al* (2014). Germinação de 15 espécies vegetais do cerrado sob diferentes condições de luz. **Bioscience Journal**, v. 30, n. 6, p. 1864–1872, 1982.

KEELEY, J. E. *et al*. Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. **Trends Plant Sci**, v. 16, p. 406–41, 2011.

MARTINS, S. V. Recuperação de áreas degradadas: ações em áreas de preservação permanente, voçorocas, taludes rodoviários e de mineração. Vicosá, MG: **Editora Aprenda Fácil**, 270p, 2009a

MOREIRA, B. *et al*. Disentangling the role of heat and smoke as germination cues in Mediterranean Basin flora. **Annals of Botany**, v. 105, p. 627–635, 2010.

MORI, E. S. *et al*. Sementes florestais Guia para germinação de 100 espécies nativas. São Paulo: **Instituto Refloresta**, 2012.

NOIR, F. A. *et al*. Mecanismos de dispersión de algunas especies de leñosas nativas del Chaco Occidental y Serrano. **Revista de Ciencias Forestales – Quebracho**, v. 9, p. 140-150, 2002.

PIÑA-RODRIGUES, F. C. M.; AGUIAR, I.B. Maturação e dispersão de sementes. In: Sementes florestais tropicais. (AGUIAR, I. B.; PINA-RODRIGUES, F. C. M.; FIGLIOLIA, M. B., orgs.). **ABRATES**, Brasília. p. 215-274, 1993.

PIÑA-RODRIGUES, F. C. M. *et al*. Estado da arte da pesquisa em tecnologia de sementes de espécies florestais da Mata Atlântica. In: PIÑA-RODRIGUES, F. C. M. *et al*. (Eds.). Parâmetros técnicos para produção de sementes florestais. 1.ed. **Seropédica: EDUR**, p. 105-142, 2007.

RICHARDS, P. W. The tropical forest rain an ecological study. Cambridge: **Universiry, Press**. 1998, 575p.

ROBERTS, E. H. Loss of viability and crop yields. In ROBERTS, E. H (ed). *Viability of Seeds*. London, UK: **Chapman and Hall**, p. 307–59, 1972.

ROBERTS, E. H. Predicting the storage life of seeds. **Seed Science and Technology**, v. 1, p. 449-514, 1973.

RODRIGUES-FILHO, J. **Dormência em espécies arbóreas de dois biomas brasileiros**. 85 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) – Universidade Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Humanas e Naturais. 2017.

RUBIO DE CASAS, R. *et al*. Global biogeography of seed dormancy is determined by seasonality and seed size: a case study in the legumes. **New Phytologist**, v. 214, n. 4, v. 1527–1536, 2017.

SACANDÉ, M. *et al*. Comparative storage biology of tropical tree seeds. **IPGRI, Rome**. 2004, 363p.

SILVA, G. H. *et al*. Aspects of *Peltophorum dubium* Sprengel (Taubert) seeds in an aerial seed bank. **Journal of Seed Science**, v. 39, n. 1, p. 032-040, 2017.

SOUZA, L. A. *et al*. Estruturas de dispersão de frutos e sementes. *In*: Anatomia do fruto e da semente. (SOUZA, L. A. org.) UEPG, Ponta Grossa Poisot T, Bever JD, Nemri A, Thrall PH, Hochberg ME. 2011. A conceptual framework for the evolution of ecological specialisation. **Ecology Letters**, v. 14, p. 841–851, 2006.

UHL, C. *et al*. Vegetation dynamics in Amazonian treefall gaps. **Ecology**, v. 69, p. 751-763, 1988.

VALIO, I.F.M; FERREIRA, Z. L. Germination of seeds of *Myrciaria cauliflora* (Mart.) Berg. (Myrthaceae). **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 4, p. 95-98, 1992.

VALIO, I. F. M.; SCARPA, F. M. Germination of seeds of tropical pioneer species under controlled and natural conditions The genus *Cecropia* (Cecropiaceae) **is repre**, v. 1, p. 79–84, 2001.

VARGAS, A. A. M. *et al.* Longevity of horseweed seed bank depending on the burial depth. **Planta Daninha** 0100-8358, 2018.

VASCONCELOS, J. M. *et al.* Métodos de superação de dormência em sementes de croada (*Mouriri elliptica* Mart). **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 34, n. 5, p. 1199-1204, 2010.

VIEIRA, I. C. G. Forest succession after shifting cultivation in eastern amazônia. Stirling 1996. 205p. Tese (Doutorado). **University of Stirling**. 1996.

WILLIAMS, P. R. *et al.* Fire-related cues break seed dormancy of six legumes of tropical eucalypt savannas in north-eastern Australia. **Austral Ecology**, v. 28, p. 507–514, 2003.

WILLIS, C. G. *et al.* The evolution of seed dormancy: Environmental cues, evolutionary hubs, and diversification of the seed plants. **New Phytologist**, v. 203, n. 1, p. 300–309, 2014.

WILLSON, M. F.; TRAVESET, A. The Ecology of Seed Dispersal. p. 85–110, 2000.

CONTROLE FISIOLÓGICO DA DORMÊNCIA: METABOLISMO QUE IMPEDE A GERMINAÇÃO

Carolina Ruv Lemes Gonçalves Mendes ^{*1}

Zoraide Valerio ^{*2}

Tarik Galvão Neves ^{*3}

Gisela Ferreira ^{*4}

^{*1}Eng. Agrônoma, Discente do Programa de Pós-Graduação em Agronomia - Agricultura FCA/UNESP, Botucatu-SP. E-mail: carolina.ruv@unesp.br

^{*2}Eng. Agrônoma, Discente do Programa de Pós-Graduação em Agronomia - Agricultura FCA/UNESP, Botucatu-SP. E-mail: zoraide.ederli@unesp.br

^{*3}Eng. Agrônoma, Discente do Programa de Pós-Graduação em Agronomia - Agricultura FCA/UNESP, Botucatu-SP. E-mail: tarik.neves@unesp.br

^{*4} Professora Doutora, Setor de Biologia Vegetal, IB/UNESP, Botucatu-SP. E-mail: gisela.ferreira@unesp.br

CONTROLE FISIOLÓGICO DA DORMÊNCIA: METABOLISMO QUE IMPEDE A GERMINAÇÃO

1. Introdução

A dormência é um mecanismo que garante a sobrevivência das espécies distribuindo o processo da germinação ao longo do tempo. No entanto, pode se tornar inconveniente em alguns momentos, como, por exemplo, durante o processo produtivo de mudas, gerando “stand” desuniforme de plantas (EMBRAPA, 2012).

De maneira geral, as sementes são aptas à germinação desde que determinadas exigências intrínsecas, estabelecidas por fatores genéticos e condições em que a semente foi formada, ou extrínsecas, tais como intensidade luminosa, água, umidade e temperatura sejam adequadamente atendidas, de acordo com cada espécie (GOMES *et al.*, 2016). Entretanto, se as condições favoráveis forem oferecidas e o processo germinativo não ocorrer, as sementes são consideradas dormentes (SHU *et al.*, 2016; TAIZ *et al.*, 2017).

Dentre as causas da dormência estão a impermeabilidade do tegumento, presença de embrião rudimentar, substâncias inibidoras e imaturidade fisiológica da semente (MARCOS FILHO, 2005), conforme discutido em outros capítulos.

Sabe-se que a dormência primária, ou inata, pode ser quebrada assim que as sementes são dispersas pela planta-mãe, e, após isso, as sementes viáveis estão prontas para germinar (FINKELSTEIN *et al.*, 2002). Contudo, é comum o surgimento de algum fator estressante no ambiente e, para evitar maiores danos ao embrião, certas espécies de plantas adquiriram, ao longo da sua evolução, mecanismos que inibem processos metabólicos e controlam a germinação (HASLEKAS *et al.*, 2003).

Neste contexto, alterações no metabolismo provenientes de uma cascata de sinalização, devido às desvantagens do ambiente, propiciam o que chamamos de dormência fisiológica (BASKIN; BASKIN, 2014).

Sementes em dormência fisiológica geralmente são permeáveis à água, mas apresentam inibição de mecanismos fisiológicos no embrião, incluídos os casos de

inibição metabólica e imaturidade do embrião, como também devido à presença de inibidores (BASKIN; BASKIN, 2014).

Os avanços na área molecular envolvendo a dormência de sementes tem se tornado bem relevantes. O mecanismo molecular da função do ABA (ácido abscísico) e GAs (giberelinas) tem sido relacionado a vários genes, que coordenam as regulações positivas e negativas entre eles (BENTSINK *et al.*, 2006; WANG *et al.*, 2013).

Dessa maneira, se torna cada vez mais necessário conhecer os aspectos fisiológicos associados às condições ambientais e intrínsecas às sementes, responsáveis pela dinâmica germinativa, e é sobre isso que se trata este capítulo (Figura 3).

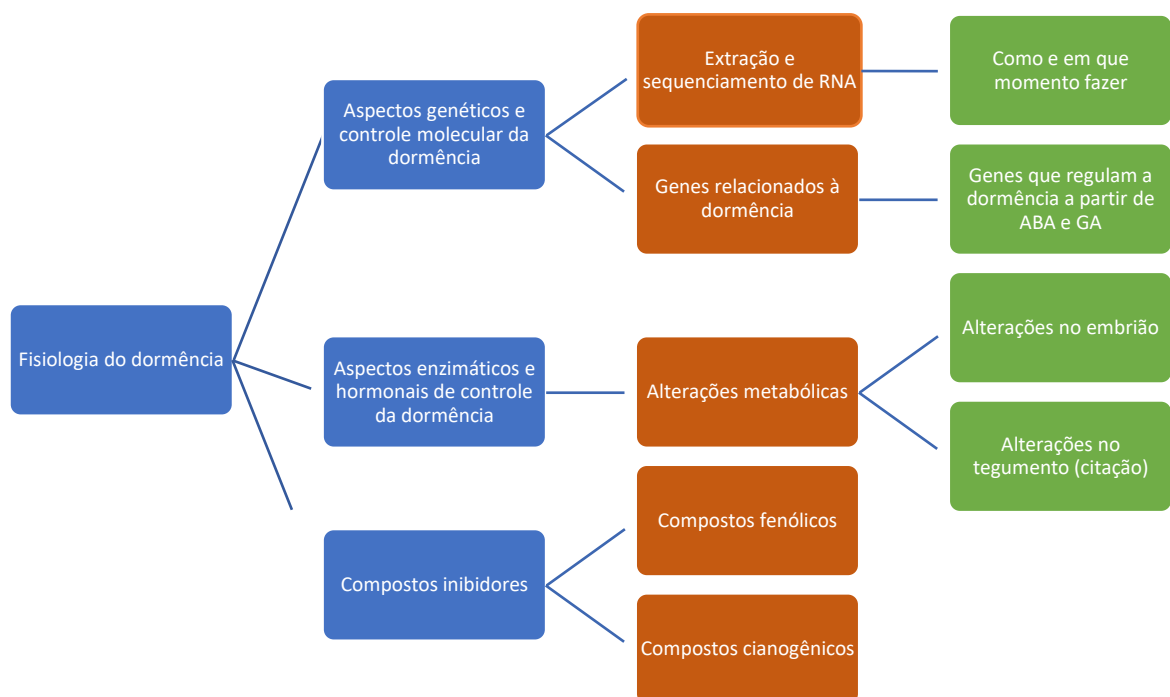


Figura 3. Esquema das relações que envolvem aspectos da fisiologia da dormência de sementes.

1. Aspectos genéticos e controle molecular da dormência

As sementes armazenam toda a informação genética e sua dispersão é fundamental para a perpetuação da espécie (NONOGAKI, 2014). Neste aspecto, o sucesso reprodutivo das espécies, no que diz respeito à germinação da semente, pode enfrentar diversos mecanismos fisiológicos, morfológicos e bioquímicos e, além disso, pode haver um mecanismo de dormência da semente, bem como uma variação espécie-específica nos mecanismos reguladores (NONOGAKI, 2012; 2014).

O aspecto da síntese hormonal, segundo Bewley *et al.* (2013), também parece ser um dispositivo bem conservado e bastante observado entre as espécies com sementes, indicando a indução de dormência pela síntese do ácido abscísico (ABA) e o estímulo à germinação pela ação da giberelina (GA). Entretanto, os autores destacam que o mecanismo molecular antagônico entre esses dois hormônios ainda não está muito bem estabelecido na literatura.

Nas últimas décadas, os estudos dos mecanismos regulatórios têm identificado genes do metabolismo da síntese desses hormônios e fornecem uma proposta mais holística da interação com os mecanismos de dormência e germinação de sementes (SEO *et al.*, 2009).

2.1. Genes relacionados à dormência de sementes

As sementes das plantas têm como principal papel produzir descendentes e manter a espécie e, para tanto, as plantas desenvolveram diversas estratégias com a finalidade de garantir que a germinação seja bem-sucedida. O sucesso na sobrevivência e proliferação das plantas com sementes depende da distribuição adequada da germinação, de modo temporal e espacial. A morfologia das sementes e dos frutos, geralmente, controla distribuição espacial da germinação viabilizando a dispersão, enquanto, o estado fisiológico da semente é o principal responsável pela distribuição temporal da germinação (BEWLEY *et al.*, 2013).

O estado quiescente do embrião é alterado quando a nível molecular os genes da germinação de sementes são ativados, sendo o processo, provavelmente, organizado pelo silenciamento de genes de dormência. A força mecânica que a semente exerce para germinar tem envolvimento gênico, porém depende também das condições ambientais. O tegumento é um tecido não vivo, de modo que a redução na resistência mecânica depende de alterações fisiológicas no endosperma vivo. No aspecto ambiental, a temperatura e a umidade relativa do ar são fatores responsáveis por reduzir a porcentagem de germinação (NONOGAKI, 2014).

Influenciados por muitos genes, o entendimento dos processos envolvidos na dormência e germinação das sementes são de extrema importância, principalmente, considerando aspectos de mudanças climáticas globais demandando estudos sobre a ecologia de espécies nativas para fins de conservação ambiental e o aumento populacional mundial demandando a alta da produção agrícola (FOLEY; FENNIMORE, 1998).

A regulação hormonal pode ser altamente conservada no mecanismo de dormência de sementes e manutenção/indução da dormência pelo ácido abscísico (ABA) e a liberação da dormência por giberelina (GA). De fato, esse evento foi frequentemente observado em muitas espécies vegetais (NONOGAKI, 2014). A função antagônica desses dois hormônios não ficou clara por muitos anos, entretanto, a identificação dos genes do metabolismo hormonal que limita a taxa, como *nove- cis*-epoxicarotenoid dioxygenase (*NCED*), um gene de biossíntese ABA e *GA2ox*, um gene de desativação de GA, e a análise intensiva de seus mecanismos regulatórios realizada na última década, fornecem informações abrangente do envolvimento de ABA e GA na dormência de sementes. Assim, foi possível compreender que a resposta das sementes à luz, variável entre espécies, também é controlada através do metabolismo hormonal e transdução de sinal (SEO *et al.*, 2009).

O ato de explorar a base genética da dormência de sementes e as características de germinação em cereais e espécies nativas por mapeamento *loci*

de características quantitativas ficaram mais fáceis com a utilização de marcadores moleculares. Vários genes ou regiões cromossômicas, que afetam a dormência de sementes, foram mapeadas com sucesso em cevada (LARSON *et al.*, 1996), trigo (ANDERSON; SORRELS; TANKSLEY, 1993; FLINTHAM *et al.*, 2002; ROY *et al.*, 1999), arroz cultivado (DONG *et al.*, 2003; GUO *et al.*, 2004; GU; KIANIAN; FOLEY, 2004) e arroz selvagem (CAI; MORISHIMA, 2000; THOMSON *et al.*, 2003; LEE *et al.*, 2005; GU, KIANIAN; FOLEY, 2005).

Alguns mecanismos, até então desconhecidos, de controle através da síntese de ABA e GA, procedentes da indução da dormência e do estímulo da germinação de sementes, vêm despontando em pesquisas atuais e foram compilados (Tabela 9). Esses estudos indicam o envolvimento de genes nesse processo, sugerindo que a expressão dos respectivos genes estudados regula a síntese hormonal de forma negativa ou positiva (NONOGAKI, 2014).

Tabela 9. Genes envolvidos na indução da dormência e indução da germinação de sementes.

Símbolo	Gene	Função	Referência
ABA1	ABA deficiente 1	Positivo	BENTSINK <i>et al.</i> , 2006
ABI3		Positivo	ZHENG <i>et al.</i> , 2012
ABI4	ABA INTENSIVO 3,4,5	Positivo	LIU; KOORNNEEF; SOPPE, 2007
ABI5		Positivo	PISKUREWICZ <i>et al.</i> , 2008
ACO1	1-AMINOCICLOPRAPANO-1-CARBOXILATO OXIDASE 1,4,5	Negativo	WANG <i>et al.</i> , 2013
ACO4		Negativo	
ACO5		Negativo	
AGO4	ARGONAUTE 4	Negativo	SINGH; SINGH, 2012. SINGH <i>et al.</i> , 2013
ATXR7	ARABODOPSIS TRITHORAX-RELATAD 7	Positivo	LIU <i>et al.</i> , 2011
CYP707A	Citocromo P450 707A	Negativo	WANG <i>et al.</i> , 2013
DEP	DESPIERTO	Positivo	BARRERO <i>et al.</i> , 2010

CONTROLE FISIOLÓGICO DA DORMÊNCIA: METABOLISMO QUE IMPEDE A GERMINAÇÃO

DOG 1	DELAY OF GERMINATION 1	Positivo	BENTSINK <i>et al.</i> , 2006; 2010 NAKABAYASHI <i>et al.</i> , 2012
ELF4	EARLY FLOWERING 4,5	Positivo	LIU <i>et al.</i> , 2011
ELF5		Positivo	
ERF9	ETHYLENE RESPONSE FACTOR	Negativo	WANG <i>et al.</i> , 2013
ERF105		Negativo	
ERF 112		Negativo	
GA3ox	GA3 oxidase	Negativo	YANO <i>et al.</i> , 2013
GA2ox	GA2 oxidase	Positivo	YANO <i>et al.</i> , 2013
HD2B	HISTONE DEACETYLASE 2B,6,19	Negativo	YANO <i>et al.</i> , 2013
HDA6	HISTONE DEACETYLASE	Positivo	WANG <i>et al.</i> , 2013
HDA19		Positivo	
HDAC1	HISTONE DEACETILATION COMPLEX 1	Negativo	PERRELLA <i>et al.</i> , 2013
HUB1	H2B MONOUBIQUITINATION 1	Positivo	LIU; KOORNNEEF; SOPPE, 2007
KYP	KRIPTONITE	Negativo	ZHENG <i>et al.</i> , 2012
NCED4	NINE-CIS-EPOXICAROTENOID DIOXYGENASE 4	Positivo	WANG <i>et al.</i> , 2013
NCED9	NINE-CIS-EPOXICAROTENOID DIOXYGENASE 9	Positivo	LIU; KOORNNEEF; SOPPE, 2007
PDF1	PDF1 protein fosphatase 2 A	Negativo	MIATTON, 2012
RDO2	REDUCED DORMANCY (=TFIIS)	Positivo	LIU <i>et al.</i> , 2011
Sdr4	Seed dormancy 4	Positivo	SUGIMOTO <i>et al.</i> , 2010
SNL1	SIN3-LIKE 1,2	Positivo	WANG <i>et al.</i> , 2013
SNL2		Positivo	
SnRK2	Snf1-related protein kinase 2	Positivo	PISKUREWICZ <i>et al.</i> , 2008

SUVH4	SU9VAR03-9 HOMOLOG4 (=KIP)	Negativo	ZHENG <i>et al.</i> , 2012
TFIIS	Transcription elongation factor SII	Positivo	GRASSER <i>et al.</i> , 2009
VIP7	VERNALIZATION	Positivo	LIU <i>et al.</i> , 2011
VIP8	INDEPENDENCE 7,8	Positivo	

Os genes ARP1 (Auxin repressor protein) e DMR1 (Dormancy-associated gene 1) são responsáveis por regular negativamente a biossíntese de auxinas, hormônio com elevada expressão em tecidos dormentes e na manutenção da dormência e interrupção do crescimento e NCED (nine-cis-epoxicarotenoid dioxygenase), desempenha papel chave na biossíntese do ácido abscísico, e é responsável pela dormência (BRADY; MCCOURT, 2003; LEE; HAN; HUR, 2013).

Estresses ambientais também vêm sendo estudados e apontam que a salinidade, a depender da concentração, é capaz de reduzir a germinação de sementes, induzindo o estado de dormência para garantir a viabilidade da semente. Tal fato se deve à redução da síntese de giberelina e ácido abscísico (GA/ABA) através do aumento da expressão dos genes RGL2, ABI5 e DOG1 reguladores de dormência. Além disso, DOG1 pode estar envolvido na detecção do componente osmótico da exposição ao sal, indicando, assim, que esse gene poderia integrar diversos sinais ambientais por meio da modulação dos níveis de hormônio/sinalização (KAZACHKOVA *et al.*, 2016).

DOG1, uma proteína de função desconhecida, é um regulador chave da dormência das sementes cujos níveis em sementes secas de *Arabidopsis* determinam o tempo necessário para a liberação da dormência durante o pós-amadurecimento (BENTSINK *et al.*, 2006).

Um aumento significativo da dormência foi verificado por Qin e Zeevaart (2002) em sementes de *Nicotiana plumbaginifolia*, quando uma enzima da rota de síntese do ABA, a 9-cis-epoxicarotenóide dioxigenase (NCED) foi excessivamente expressada, indicando aumento dos níveis de ABA e da tolerância à seca.

No trabalho desenvolvido por Silva *et al.* (2017), os autores reportaram que foram estimadas a expressão dos genes NCED, ARP e DMR1 em sementes dormentes previamente de amendoim e, embora os resultados obtidos tenham sido bastante interessantes no aspecto da expressão em diferentes tecidos, os autores sugerem que o NCED é mais adequado para uso em procedimentos de seleção, no melhoramento do amendoim.

Evidências reportadas por Saunders, Core e Lis (2006) e Kim (2010) sugerem que a regulação da eficiência transcricional, que ocorre após a produção de aproximadamente nove nucleotídeos, a polimerase do RNA passa a se deslocar pela molécula de DNA, desenrolando sua hélice e produzindo uma molécula de RNA, cada vez mais alongada. O DNA, já transcrito, volta a ser enrolado, quase que imediatamente, recompondo a sua dupla-hélice. Esse processo é chamado de fase de alongação e pode ser um mecanismo envolvido na dormência de sementes, influenciada por uma parada da Polimerase II e sua recuperação da parada.

O sucesso reprodutivo das plantas também está diretamente relacionado com as condições ambientais encontradas pela semente após sua dispersão. Dessa forma, é possível concluir que a indução de dormência durante o desenvolvimento é uma resposta somente parcial ao ABA, e a indução à da germinação uma resposta parcial da síntese de GA, devendo ser considerada como um evento de desenvolvimento (CASTRO *et al.* 2004).

A regulação da dormência de sementes através do balanço hormonal ABA/GA certamente é complexa e, a complexidade desse processo aumenta, considerando que um mutante específico para uma resposta hormonal particular pode estar envolvido em outras vias de sinalização de hormônios (BRADY *et al.*, 2003).

Além de ABA e GA, quase todos os outros fitohormônios podem estar envolvidos na modulação da dormência e germinação de sementes, incluindo etileno (ET), brassinosteróides (BRs), ácido jasmônico (JA), ácido salicílico (SA), citocinas (CTKs) e strigolactones (SLs) (SHU *et al.*, 2016).

Dados genéticos emergentes mostram que a auxina protege e regula estritamente a dormência das sementes ao lado da ABA promovendo diretamente a transcrição *do ABI3* (LIU *et al.*, 2013b).

É provável que a “decisão” de promover a germinação ou a dormência, evento crítico no ciclo de vida das plantas, use vários níveis de distintos fitohormônios e interações genéticas para transmitir informações complexas ao embrião. Além disso, a ação desses hormônios poderia ser intensificada por uma variedade de sinais ambientais (BRADY; MCCOURT, 2003).

2. Aspectos enzimáticos e hormonais de controle da dormência

A semente é um dos pontos mais importantes e a primeira questão a ser discutida quando se busca uma boa produtividade agrícola. Sua produção, transporte e armazenamento são fatores chave para garantia de um produto de qualidade. Compreender os aspectos bioquímicos e fisiológicos das sementes, são pontos de extrema importância a fim de se evitar a deterioração e/ou redução do vigor germinativo (TONIN; PEREZ, 2006).

Com os avanços das ciências ômicas, é possível avaliar e quantificar diversas alterações metabólicas em tecidos vegetais, utilizando ferramentas e métodos no âmbito da metabolômica. Com isso, pesquisas recentes mostraram a existência de alterações na expressão de genes inibidores e/ou reguladores da atividade enzimática em embrião de sementes (CAKMAK *et al.*, 2010; DEMIRKAYA; DIETZ; SIVRITEPE, 2010).

Durante o período de dormência fisiológica, diversas enzimas atuam na manutenção da dormência e integridade do embrião, evitando assim, a formação de espécies reativas de oxigênio (EROs). Essa percepção dos estímulos ambientais (externos) geram sinais em nível molecular, que induzem a ativação e/ou inativação de diversas reações metabólicas (SCANDALIOS *et al.*, 2005).

As mudanças fisiológicas estão diretamente relacionadas a evitar danos às membranas celulares (CARVALHO *et al.*, 2009) e isso depende da natureza das

enzimas e proteínas existentes em cada espécie vegetal (SANTOS; MENEZES; VILLELA, 2004).

Contudo, sabe-se que a germinação das sementes é regulada por sinais hormonais (fatores endógenos), principalmente pelo balanço entre giberelina (GA) e ácido abscísico (ABA) e sinais ambientais externos, como água, baixa temperatura e luz, que por fim irão direcionar os estímulos para continuidade da germinação ou a permanência da dormência (FINCH-SAVAGE *et al.*, 2006, HOLDSWORTH *et al.*, 2008).

A nível molecular o equilíbrio ABA/GA, que pode levar à dormência ou germinação, é em parte determinado pelo controle antagônico do ABA e GA, por meio da regulação recíproca da transcrição de seus genes (WEISS; ORI, 2007; VANSTRAELEN; BENKOVÁ, 2012; GOLLDACK *et al.*, 2013). O ABA, derivado da clivagem de epoxicarotenóide, atua como um sinalizador específico de plantas durante o desenvolvimento e respostas a estresses ambientais, como frio, seca e altas concentrações de sais no solo (NAMBARA; MARION-POLL, 2005).

As funções fisiológicas do ABA e GA não são apenas importantes para a dormência e germinação de sementes. Em plantas superiores a regulação antagônica entre esses hormônios atuam no desenvolvimento das plantas, crescimento da raiz, desenvolvimento da folha, tempo de floração e algumas respostas a estímulos ambientais (e.g. luz, estresse abiótico, temperatura, etc.). (WEISS; ORI, 2007; VANSTRAELEN; BENKOVÁ, 2012; GOLLDACK *et al.*, 2013).

ABA é um terpenóide (sesquiterpeno) e em sementes desempenha papéis cruciais em seu desenvolvimento, bem como na adaptação a estresses abióticos. Sua biossíntese está ligada ao metabolismo fotossintético, e uma parte de sua biossíntese ocorre nos cloroplastos (NAMBARA; MARION-POLL, 2005).

Inicialmente, na biossíntese do ABA, a zeaxantina epoxidase (ZEP) catalisa a reação transformando zeaxantina em violaxantina, após isso as enzimas nove-cis epoxicarotenóide dioxigenase (NCED), desidrogenase redutase, aldeído oxidase abscísico, catalisam a formação do ABA bioativo, sendo assim, essas enzimas

regulam positivamente a biossíntese do ABA (SEO; KOSHIBA, 2002; NAMBARA; MARION-POLL, 2005).

Os níveis de GA em plantas e sementes são regulados principalmente pelas proteínas DELLA, que interagem com os mecanismos regulatórios, inibindo fatores de transcrição de genes que retardam o crescimento promovido pela GA, impedindo que ocorra a inibição de DELLA, e gerando assim, respostas que estimulam o crescimento e desenvolvimento (DAVIÈRE; ACHARD, 2013).

Segundo Cutler *et al.* (2010), os níveis de GA e ABA são regulados de forma antagônica, sendo o teor de GA extremamente baixo em sementes dormentes e essa regulação ocorre desde a formação da semente, impedindo a ocorrência de viviparidade. Juntamente com a regulação negativa dos fatores de transcrição e enzimas ligadas ao metabolismo das GAs, o aumento dos níveis de ABA em sementes dormentes promovem uma maior tolerância à dessecação e, com isso, um aumento na longevidade de armazenamento das sementes (WHITE; RIVEN, 2000).

Contudo, trabalhos recentes mostram uma ligação mais ampla e direta entre o metabolismo e sinalização entre GA/ABA, mostrando que ABA impede a atividade de enzimas responsáveis pela hidrólise da parede celular e, assim, promove um aumento na dormência da semente. ABA atua diminuindo a atividade de diversas enzimas que são necessárias para o enfraquecimento dessas estruturas e permitir a protrusão da radícula. As enzimas cujas atividades são reguladas de forma negativa por ABA são: as hidrolases de parede celular, oxalato oxidase (GRZELEZAK *et al.*, 1985), endo- β -mananase (DOWNIE *et al.*, 1997), e pectina metil esterase (REN; KERMODE 2000).

Sementes dormentes são incapazes de produzir enzimas que degradam as paredes celulares, tendo em suas paredes uma grande quantidade de galactomananos (GROOT *et al.*, 1988). Para se dar início à germinação, três enzimas contribuem para hidrólise dos galactomananos: alfa-galactosidase, uma mano-hidrolase e endo- β -mananase. Trabalhos feitos com sementes de tomate selvagem, mostram que as radículas possuem uma baixa força de punção, força

essa necessária para a radícula penetrar as paredes celulares do endosperma, tendo essas sementes um alto teor de endo- β -mananase, uma enzima produzida dentro do próprio endosperma no momento da emergência da radícula (GROOT *et al.*, 1988). Essas enzimas são potencialmente reguladas por ABA, pois ele impede o enfraquecimento do endosperma, por inibir as atividades de pelo menos duas isoformas de endo- β -mananase e / ou indiretamente, por meio da inibição do aumento da força de pressão da radícula (AMARAL *et al.*, 2004).

O ABA, além de regular os níveis de transcrição gênica das GA, controla a biossíntese da α -amilase, reduzindo os seus níveis em sementes dormentes (BUCKERIDGE *et al.*, 2004). O endosperma é o principal local de armazenamento das reservas amiláceas, e, para serem degradadas é necessário que as células contenham as enzimas α -amilases, que são inexistentes em sementes dormentes e quiescentes, sendo necessário a formação de novos tecidos para que, posteriormente, ocorra a biossíntese das α -amilases e excreção para o endosperma (BUCKERIDGE *et al.*, 2004; SREENIVASULU *et al.*, 2008).

Em resumo, as sementes dormentes necessitam de estímulo para desencadear a transcrição de mensagem genética, iniciar os processos hidrolíticos e oxidativos que induzem à germinação (VIVIAN *et al.*, 2008). Sementes dormentes apresentam alto teor de ácido abscísico (ABA) e baixos teores de substâncias promotoras da germinação. Para que germinem, é necessário que essa relação se inverta o que pode vir a acontecer devido ao armazenamento, fornecimento de reguladores vegetais como a giberelina e brassinosteroides, entre outras técnicas (KUCERA; COHN; LEUBNER-METZGER, 2005; XI; YU, 2010; RAJJOU *et al.*, 2012).

Outros aspectos relacionados a hormônios e reguladores vegetais serão abordados em outro capítulo deste livro.

3. Compostos Inibidores

A dormência ocasionada por compostos inibidores está relacionada tanto àqueles compostos produzidos dentro das sementes quanto àqueles produzidos

no tegumento que, se translocam ao embrião, impedindo a germinação (EMBRAPA, 2012).

Os compostos inibidores da germinação são diversos, sendo o ácido abscísico frequentemente relatado entre eles (FINKELSTEIN *et al.*, 2008; BEWLEY *et al.*, 2013; BASKIN; BASKIN, 2014; SHU *et al.*, 2016). Contudo, também se encontra na literatura relatos de substâncias como taninos, compostos fenólicos e compostos cianogênicos. Além destes, ácidos graxos de cadeia curta e íons orgânicos, e a cumarina, também são amplamente citados. (INEMAMI; MAGALHÃES; VALIO, 1984; MARCOS FILHO, 2005; TOKUHISA *et al.*, 2007; BASKIN; BASKIN, 2014).

A atividade de inibição da germinação por compostos inibidores tem sido, muitas vezes, relacionada à alelopatia. De acordo com Monquero *et al.* (2009), várias plantas são capazes de produzir estes compostos como, por exemplo, compostos cianogênicos, ácidos fenólicos, cumarinas e flavonoides.

Constata-se que estes compostos, geralmente, restringem a chegada de oxigênio e água ao embrião, bem como promovem efeitos na pressão osmótica e permeabilidade das membranas celulares, inibem a atividade de hormônios da divisão e alongamento celular e, a síntese de ácidos nucleicos e proteínas (MARCOS FILHO, 2005; MARTINS *et al.*, 2010).

A eliminação destes compostos é um dos fatores preponderantes para a germinação de sementes, em casos de dormência fisiológica, sendo normalmente, metabolizados ou lixiviados para fora da semente durante a embebição (LIMA NETO; GRAMOSA; SILVEIRA, 2008). De acordo com Queiroz *et al.* (2001), que realizou testes em pimenta, e Silva, Vieira e Cecílio Filho (2005) que os realizou em beterraba, a lavagem de sementes em água corrente por determinado tempo pode constituir método eficiente para a superação deste tipo de dormência.

Compostos fenólicos. Os compostos fenólicos atuam em processos que promovem o desenvolvimento aéreo e iniciação de raízes, além disso, atuam na degradação oxidativa do ácido indol acético, fatores relacionados diretamente à germinação (NAZARIO, 2011).

Várias espécies com dormência fisiológica podem apresentar restrição mecânica ao crescimento da radícula e inadequações nas trocas gasosas, fatos que, em sua maioria, são relacionados à presença de compostos fenólicos. Estes compostos podem contribuir para a maior dureza do tegumento, limitar trocas gasosas e agir como inibidor bioquímico do metabolismo das giberelinas, como observado em *Rubus sp.* E *Grevillea spp.*, respectivamente. (WADA; KENNEDY; REED, 2011; BRIGGS, MORRIS; ASHFORD, 2005; DEBEAUJON *et al.*, 2007).

Algumas espécies vegetais como, por exemplo, o mamão, podem apresentar redução no seu poder germinativo devido à presença de compostos fenólicos na estrutura de suas sementes (CHOW; LIN, 1991; TOKUHISA *et al.*, 2007a; FREITAS *et al.*, 2011; DIAS *et al.*, 2015). Caso semelhante ao observado por Nazario (2011) que relatou que maior concentração de compostos fenólicos em sementes de pupunha é um dos fatores responsáveis pela inibição da germinação, sendo estes, também, capazes de diminuir ou retardar a emergência quando aplicados de maneira exógena em sementes de alface.

A presença de fenóis pode atuar na ativação ou inibição do sistema enzimático, de acordo com o tipo e concentração, e seus efeitos verificados em diversos aspectos do crescimento vegetal, sendo, 50 ppm de ácido ferúlico, responsável pela inibição da germinação, por exemplo, de sementes de soja (COLPAS *et al.*, 2003).

Os taninos fazem parte de um grupo de polímeros fenólicos, que, geralmente, atuam na defesa do vegetal (TAIZ; ZEIGER, 2009). Porém, são capazes de retardar ou impedir a germinação, pois podem vir a consumir oxigênio, bloqueando o mecanismo preparatório para a germinação e impedindo as trocas gasosas com o embrião, bem como inibir atividade de fitohormônios e o alongamento celular (PEREZ, 2004; MARCOS FILHO, 2005; BASKIN; BASKIN, 2014).

Fato observado em espécies de *A. caccans* por Dalanhol *et al.* (2013) que, ao realizar testes colorimétricos para identificação de substâncias nas sementes relacionadas à dormência, teve comprovada a presença de taninos. Vargas *et al.* (2015) e Fiorenza *et al.* (2016), também relataram a presença de compostos fenólicos e taninos em estudos realizados em *Eragrostis plana*.

Compostos cianogênicos. Uma das classes de metabólitos secundários acusados de atuar na inibição do processo de germinação por alelopatia é a classe de compostos nitrogenados, entre eles os glicosídeos cianogênicos (NOVAES, 2011).

Vanderplank (2001), ao estudar sementes de espécies de maracujá, constatou que estas apresentam dormência e, muitas vezes, levam alguns meses para germinar, o que é reiterado por estudos feitos por Dhawan, Dhawan e Sharma (2004), que observou na composição destas sementes a presença de compostos glicosídicos cianogênicos, o que justifica este comportamento.

No entanto, a exposição de algumas sementes à baixas temperaturas pode proporcionar a eliminação de inibidores como, por exemplo, os glicosídeos cianogênicos (PEREIRA *et al.*, 2002).

Ácidos graxos de cadeia curta. Alguns tipos de ácidos graxos podem inibir a germinação de embriões maduros. Algumas espécies apresentam em seus tecidos concentrações de ácidos graxos de cadeia curta, altas o suficiente para afetar a dormência e o crescimento (FRIEDMAN *et al.*, 2003; NAZARIO, 2011)

Conforme se aumenta a quantidade de ácidos graxos de até 9 carbonos, proporcionalmente ocorre o aumento da dormência, sendo os mais efetivos aqueles que contém de 7 a 9 carbonos (ULBRIGHT; PICKARD; WARNER, 1982). Este mesmo autor observou redução na germinação e no crescimento de raiz de alface, com o aumento da concentração de ácidos graxos.

Para Prince, Myers e Kubanek (2008) e Wu *et al.* (2006), os ácidos graxos atuam comprometendo a permeabilidade das membranas, através da liberação de grande quantidade de íons potássio. Martins *et al.* (2010) ressaltam, ainda, que o sistema instaurado das cadeias carbônicas de ésteres derivados de ácido linoleico,

por exemplo, pode captar radicais e formar metabólitos que interferem na germinação de sementes.

Cumarina. As cumarinas são metabólitos secundários encontrados em diversas plantas, como guaco e erva-doce, por exemplo. Sua biogênese pode ser induzida em resposta a um estresse abiótico ou biótico, por deficiência nutricional de uma espécie, ou mesmo por mensageiros químicos, como os hormônios vegetais (ALMEIDA, 2006).

Em trabalho desenvolvido por Inemami, Magalhães e Valio (1984), extratos de sementes de cabriúva mostraram atividade inibitória na germinação de sementes de alface, e a purificação destes levou ao isolamento da substância 2H-1-benzenopiran-2-ona (cumarina), responsável pela inibição.

Substâncias como as cumarinas podem comprometer os hormônios relacionados ao processo germinativo, principalmente as giberelinas e o ácido indolacético (WIER; PARK; VIVANCO, 2004). No processo respiratório, são responsáveis por reter o oxigênio, prejudicando sua chegada às células, como também promover alterações da atividade de enzimas respiratórias e comprometer o transporte de elétrons nos cloroplastos (ALMEIDA, 1988; FERREIRA; BORGHETTI, 2004; WEIR; PARK; VIVANCO, 2004).

4. Conclusão

São muitos os compostos, interações e processos que podem vir a alterar o desenvolvimento das espécies vegetais. Neste caso, que podem ocasionar ou fazer parte da dormência, seja para o estabelecimento de estande em culturas utilizadas na agricultura, seja para espécies utilizadas em projetos de conservação, e reflorestamento, etc. Estudos mais aprofundados, no sentido de compreender de forma mais clara essas questões, devem ser priorizados levando-se, também, em conta, os atuais eventos climáticos globais, com intuito de obter informações que poderão ser indispensáveis para a conservação das comunidades de plantas nativas dos diferentes biomas existentes e aumentar a produção de alimentos sem que haja a necessidade de aumentar as áreas de cultivo.

Referências

ALMEIDA, F. L. S. **A alelopatia e as plantas**. Londrina: IAPAR, 1988. 60 p.

ALMEIDA, G.V. **Modificação estrutural e avaliação de citotoxicidade frente a larvas de *Artemia salina* de furocumarinas isoladas de *Brosium gaudichaudii***. 2006. 40f. Monografia (Licenciado em Química), Universidade Estadual do Norte Fluminense – UENF, Campos dos Goytacazes, RJ. 2006.

ANDERSON, J.A.; SORRELLS, M.E.; TANKSLEY, S.D. RFLP analysis of genomic regions associated with resistance to preharvest sprouting in wheat. **Crop Science**, v.33, p.453–459, 1993.

APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; CARMELLO-GUERREIRO, S. M. **Anatomia vegetal**. Ed. UFV. 2006.

BASKIN, C.C; BASKIN, J.M. **Seeds: ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination**. 2 ed. San Diego: Academic Press, 1586p, 2014.

BARRERO, J. M. *et al.* Gene expression profiling identifies two regulatory genes controlling dormancy and ABA sensitivity in *Arabidopsis* seeds. **The Plant Journal**, v.61, n.4, p. 611-622, 2010.

BENTSINK, L. *et al.* Cloning of *DOG1*, a quantitative trait locus controlling seed dormancy in *Arabidopsis*. **Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.** 103, p.7042–17047, 2006. doi: 10.1073/pnas.0607877103.

BENTSINK, L. *et al.* Natural variation for seed dormancy in *Arabidopsis* is regulated by additive genetic and molecular pathways. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.107, n.9, p.4264-4269, 2010.

BEWLEY, J. D.; BLACK, M. Seeds (1985). In *Seeds* (pp. 1-27). Springer, Boston, MA.; Brady, S. M., & McCourt, P. (2003). Hormone cross-talk in seed dormancy. **Journal of Plant Growth Regulation**, v.22, n.1, p.25-31, 2003.

BEWLEY, J. D. *et al.* **Seeds: physiology of development, germination and dormancy**. 3. ed. New York: Elsevier, 2013.

BRADY, S. M. *et al.* The ABSCISIC ACID INSENSITIVE 3 (ABI3) gene is modulated by farnesylation and is involved in auxin signaling and lateral root development in *Arabidopsis*. **The Plant Journal**, 34(1), 67-75, 2003.

BRADY, S. M.; MCCOURT, P. Hormone crosstalk in seed dormancy. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 22, n. 1, p. 25-31, 2003.

BRIGGS, C. L.; MORRIS, E. C.; ASHFORD, A. E. Investigations into seed dormancy in *Grevillea linearifolia*, *G. buxifolia* and *G. sericea*: Anatomy and histochemistry of the seed coat. **Annals of Botany**, v. 96, n. 6, p. 965-980, 2005.

CAI, H.W.; MORISHIMA, H. Genomic regions affecting seed shattering and SD in rice. **Theor Appl Genet**, v.100, p.840-846, 2000.

CAKMAK, T. *et al.* Natural aging-related biochemical changes in alfafa (*Medicago sativa* L.) seeds stored for 42 years. **International Research Journal of Plant Science**, v.1, n.1, p.1-6, 2010.

CASTRO, R. D.; BRADFORD, K. J.; HILHORST, H. W. Desenvolvimento de sementes e conteúdo de água. In: FERREIRA, A.G.; BORGHETTI, F. (Eds.). **Germinação: Do básico ao aplicado**. Artmed, Porto Alegre, p.51-68, 2004.

CHOW, Y.J.; LIN, C.H. p-Hydroxibenzoic acid the major phenolic germination inhibitor of papaya seed. **Seed Science and Technology**, v.19, n.1, p.167-174, 1991.

COLPAS, F.T. *et al.* Effects of some phenolic compounds on soybean seed germination and on seed-borne Fungi. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v.46, n.2, p.155-161, 2003.

CORDEIRO, A; PEREZ, J.; GUAZSELLI, M. J. **Impactos potenciais da tecnologia terminator na produção agrícola: depoimentos de agricultores brasileiros.**

Florianópolis, dez. 2007

DALANHOL, S.J. *et al.* Dormência em sementes de *Annona cacans* Warm. (Annonaceae). **Rev. Acad., Ciência Agrár. Ambient.**, Curitiba, v.11, Supl.1, p.5183-5189, 2013.

DEBEAUJON, I. *et al.* Seed coat development and dormancy. In: K.J., BRADFORD; NONOGAKI, H. (Eds.). **Seed development, dormancy and germination.** Oxford: Blackwell Publishing, 2007, p. 25-49.

DEMIRKAYA, M.; DIETZ, K. J.; SIVRITEPE, H. O. Changes in antioxidant enzymes during aging of onion seeds. **Notulae Botanicae Horti Agrobotanici**, v.38, n.1, p.49-52, 2010

DHAWAN, K.; DHAWAN, S.; SHARMA, A. Passiflora: a review update. **Journal of Ethnopharmacology**, v.94, p.1- 23, 2004.

DIAS, M.A. *et al.* Qualidade e compostos fenólicos em sementes de mamão alterados pela colheita e maturação dos frutos. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.45, n.4, p.737-743, 2015.

DONG, Y. *et al.* Identification of quantitative trait loci associated with pre-harvest sprouting resistance in rice (*Oryza sativa* L.). **Field Crop Res.**, v.81, p.133-139, 2003.

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

FINCH-SAVAGE, W.E.; LEUBNER-METZGER, G. Seed dormancy and the control of germination. **New Phytol**, v.171, p.501-532, 2006.

FINKELSTEIN, R. *et al.* Molecular Aspects of Seed Dormancy. **Annual Review of Plant Biology**, v. 59, p. 387–415, 2008.

FIORENZA, M. *et al.* Análise fitoquímica e atividade alelopática de extratos de *Eragrostis plana* Nees (campim-annoni). **Iheringia Série Botânica**, v.71, n.2, p.193-200, 2016.

FLINTHAM, J. *et al.* Mapping genes for resistance to sprouting damage in wheat. **Euphytica**, v.126, p.39–45, 2002.

FOLEY, M. E.; FENNIMORE, S. A. Genetic basis for seed dormancy. **Seed Science Research**, v.8, n.2, p.173-182, 1998.

FREITAS, S.J. *et al.* Métodos de remoção da sarcotesta na germinação de sementes de jaracatiá. **Revista Árvore**, v.35, n.1, p.91-96, 2011. Disponível em: <http://www.scielo.br/scielo.php?pid=S0100-67622011000100011&script=sci_arttext>. Acesso em: 06 nov. 2020. doi:10.1590/S0100-67622011000100011.

GRASSER, M. *et al.* Transcript elongation factor TFIIS is involved in Arabidopsis seed dormancy. **Journal of molecular biology**, v.386, n.3, p.598-611, 2009.

GOMES, J. P. *et al.* Substratos e temperaturas para teste de germinação em sementes de Myrtaceae. **Ciência Florestal**, v. 26, n. 4, p. 285–293, 2016. DOI: 10.5902/1980509821120

GU, X.Y.; KIANIAN, S.F.; FOLEY, M.E. Multiple loci and epistases control genetic variation for SD in weedy rice (*Oryza sativa*). **Genetics**, v.166, p.1503–1516, 2004.

GU, X.Y.; KIANIAN, S.F.; FOLEY, M.E. Phenotypic selection for dormancy introduced a set of adaptive haplotypes from weedy into cultivated rice. **Genetics**, v.171, p.695–704, 2005.

GUO, L.B. *et al.* QTL analysis of SD in rice (*Oryza sativa* L.). **Euphytica**, v.140, p.155–162, 2004.

HASLEKAS, M. K. *et al.* Seed 1-cysteine peroxiredoxin antioxidants are not involved in dormancy, but contribute to inhibition of germination during stress. **Plant Physiology**, v.133, p.1148–1157, 2003.

HOLDSWORTH, M.J. *et al.* Post-genomics dissection of seed dormancy and germination. **Trends Plant Sci**, v.13, p.7-13, 2008.

INENAMI, T. O.; MAGALHÃES, E. G.; VALIO, I. F. M. **Deteção e identificação de um inibidor de germinação em sementes de Myroxylon peruiferum L.f. (Cabriúva)**. In: CONGRESSO SOCIEDADE BOTÂNICA DE SÃO PAULO, 4., 1984, Taubaté. Anais. Taubaté: Universidade de Taubaté, 1984. p. 15-20.

KAZACHKOVA, Y. *et al.* Salt induces features of a dormancy-like state in seeds of *Eutrema* (Thellungiella) *salsugineum*, a halophytic relative of *Arabidopsis*. **Frontiers in plant science**, v.7, p.1071, 2016.

KIM, J.; GUERMAH, M.; ROEDER, R. G. The human PAF1 complex acts in chromatin transcription elongation both independently and cooperatively with SII/TFIIS. **Cell**, v.140, n.4, p.491-503, 2010.

KUCERA, B.; COHN, M.A.; LEUBNER-METZGER, G. Plant hormone interactions during seed dormancy release and germination. **Seed Science Research**, Massachusetts, v.15, p.281-307, 2005.

LARSON, S. *et al.* **Evaluating gene effects of a major barley SD QTL I reciprocal backcross populations**. J Quant Trait Loci 2. (1996). Disponível em: <<https://wheat.pw.usda.gov/jag/papers96/paper496/larson15a.htm>> Acesso em: set 2020.

LEE, S.J. *et al.* Identification of QTLs for domestication-related and agronomic traits in an *Oryza sativa* × *O. rufipogon* BC1F7 population. **Plant Breed**, v.124, p.209–219, 2005.

LEE, J.; HAN, C. T.; HUR, Y. Molecular characterization of the *Brassica rapa* auxin-repressed, superfamily genes, BrARP1 and BrDRM1. **Molecular biology reports**, v.40, n.1, p.197-209, 2013.

LIMA NETO, J.S.L.; GRAMOSA, N.V.; SILVEIRA, E.R. Constituintes químicos dos frutos de *Copaifera langsdorffii* Desf. **Química Nova**, v.31, p.1078-1080, 2008.

LIU, Y.; KOORNNEEF, M.; SOPPE, W. J. The absence of histone H2B monoubiquitination in the *Arabidopsis* hub1 (rdo4) mutant reveals a role for chromatin remodeling in seed dormancy. **The Plant Cell**, v.19, n.2, p.433-444, 2007.

LIU, F. *et al.* Targeted 3' processing of antisense transcripts triggers *Arabidopsis* FLC chromatin silencing. **Science**, v.327, n.5961, p.94-97, 2010.

LIU, Y. *et al.* Identification of the *Arabidopsis* *REDUCED DORMANCY 2* gene uncovers a role for the polymerase associated factor 1 complex in seed dormancy. 2011. *PLoS ONE* 6:e22241. doi: 10.1371/journal.pone.0022241

MARCOS FILHO, J. **Fisiologia das sementes de plantas cultivadas**. Piracicaba: Fealq, 2005. 495p.

MARTINS, C. M. *et al.* Prospeção fitoquímica do arilo de sementes de maracujá amarelo e influência em germinação de sementes. **Ciência rural**, Santa Maria, v. 40, n. 9, p. 1934-1940, 2010.

MIATTON, E. (2012). *Characterization of PDF1 and its interaction with DELAY OF GERMINATION1 (DOG1) in the control of seed dormancy in Arabidopsis thaliana* (Doctoral dissertation, Universität zu Köln).

MONQUERO, P.A. *et al.* Efeito de adubos verdes na supressão de espécies de plantas daninhas. **Planta Daninha**, v. 27, n. 1, p. 85-95, 2009.

NAKABAYASHI, K. *et al.* The time required for dormancy release in Arabidopsis is determined by DELAY OF GERMINATION1 protein levels in freshly harvested seeds. **The Plant Cell**, v.24, n.7, p.2826-2838, 2012.

NONOGAKI, H. Seed dormancy and germination—emerging mechanisms and new hypotheses. **Frontiers in plant science**, v. 5, p. 233, 2014.

NOVAES, P. **Alelopatia e bioprospecção em *Rapanea ferruginea* e *Rapanea umbellata***. 2011. 112f. Tese (Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais), Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, SP, 2011.

PEREZ, S.C.J.G.A. **Envoltórios**. In: FERREIRA, A.G.; BORGHETTI, F. (Org.) Germinação: do básico ao aplicado. Porto Alegre: Artmed, 2004, p.125-134.

PERRELLA, G. *et al.* Histone deacetylase complex1 expression level titrates plant growth and abscisic acid sensitivity in Arabidopsis. **Plant Cell**, v.25, p. 3491–3505, 2013. doi: 10.1105/tpc.113.114835.

PISKUREWICZ, U. *et al.* The gibberellic acid signaling repressor RGL2 inhibits Arabidopsis seed germination by stimulating abscisic acid synthesis and ABI5 activity. **The Plant Cell**, v.20, n.10, p.2729-2745, 2008.

PRINCE, E. K.; MYERS, T. L., KUBANEK, J. Effects of harmful algal blooms on competitors: allelopathic mechanisms of the red tide dinoflagellate *Karenia brevis*. **Limnology and oceanography**, v. 53, n. 2, p. 531-541, 2008.

QUEIROZ, T. F. N. *et al.* Superação da dormência em sementes de pimenta-malagueta (*Capsicum frutescens* L.). **Revista Brasileira de Sementes**, Brasília, DF, v. 23, p. 309-312, 2001.

QIN, X.; ZEEVAART, J. A. Overexpression of a 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase gene in *Nicotiana plumbaginifolia* increases abscisic acid and phaseic acid levels and enhances drought tolerance. **Plant physiology**, v.128, n.2, p.544-551, 2002.

RAJJOU, L. *et al.* Seed germination and vigor. **Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v.63, p.507-533, 2012.

REGO, C. H. Q. *et al.* Ácido giberélico auxilia na superação da dormência fisiológica e expressão de vigor das sementes de graviola. **Revista de Agricultura Neotropical**, v. 5, n. 3, p. 83–86, 2018.

ROY, J.K. *et al.* Identification of a microsatellite on chromosomes 6B and STS on 7D of bread wheat showing an association with preharvest sprouting tolerance. **Theor Appl Genet**, v.99, p.336–340, 1999.

SANTOS, C.M.R.; MENEZES, N.L.; VILLELA, F.A. Alterações fisiológicas e bioquímicas em sementes de feijão envelhecidas artificialmente. **Revista Brasileira de Sementes**, v.26, n.1, p.110-119, 2004.

SAUNDERS, A.; CORE, L. J.; LIS, J. T. Breaking barriers to transcription elongation. **Nature Reviews Molecular Cell Biology**, v.7, n.8, p.557-567, 2006.

SCANDALIOS, J.G. Oxidative stress: molecular perception and transduction of signals triggering antioxidant gene defenses. **Brazilian Journal of Medical and Biological Research**, v.38, n7, p. 995 -1014, 2005.

SEO, M. *et al.* Interação de sinais luminosos e hormonais em sementes em germinação. **Plant Mol. Biol.** v.69, p.463–472, 2009. doi: 10.1007/s11103-008-9429-y

SHU, K. *et al.* Two faces of one seed: hormonal regulation of dormancy and germination. **Molecular Plant**, v. 9, n. 1, p. 34–45, 2016.

SILVA, J. B.; VIEIRA, R. D.; CECÍLIO FILHO, A. B. Superação da dormência em sementes de beterraba por meio de imersão e água corrente. **Horticultura Brasileira**, Brasília, DF, v. 23, p. 990-992, 2005.

SILVA, M. F. C. *et al.* (2017). Differential expression of dormancy-associated genes in fastigiata and hypogaea peanut. Embrapa Algodão-Artigo em periódico indexado (ALICE).

SINGH, M.; SINGH, J. Seed development-related expression of ARGONAUTE4_9 class of genes in barley: possible role in seed dormancy. **Euphytica**, v.188, n.1, p.123-129, 2012.

SHU, K. *et al.* Dormancy and germination. **Molecular Plant**, v. 9, p. 34-45, 2016. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.molp.2015.08.010>

SUGIMOTO, K. *et al.* Molecular cloning of Sdr4, a regulator involved in seed dormancy and domestication of rice. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.107, n.13, p.5792-5797, 2010.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. 4 ed. Porto Alegre: Artmed, 2009.

TAIZ, L., ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. 5 ed. Porto Alegre: Artmed, 954p, 2013.

TAIZ, L. *et al.* **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. 6 ed. Porto Alegre: Artmed, 858p, 2017.

THOMSON, M.J. *et al.* Mapping quantitative trait loci for yield, yield components and morphological traits in an advanced backcross population between *Oryza rufipogon* and the *Oryza sativa* cultivar Jefferson. **Theor Appl Genet**, v.107, p.479–493, 2003.

TOKUHISA, D. *et al.* Tratamentos para superação da dormência em sementes de mamão. **Revista Brasileira de Sementes**, v.29, n.1, p.131-139, 2007. Disponível

em:

<http://www.scielo.br/scielo.php?pid=S010131222007000100018&script=sci_arttext>. Acesso em: 06 nov. 2020. doi: 10.1590/S0101-31222007000100018.

TOKUHISA, D. *et al.* Compostos fenólicos inibidores da germinação em sementes de mamão (*Carica papaya* L.). **Revista Brasileira de Sementes**, v.29, n.3, p.180-188, 2007a. Disponível em: <http://www.scielo.br/scielo.php?pid=S010131222007000300022&script=sci_arttext>. Acesso em: 06 nov. 2020. doi: 10.1590/S0101-31222007000300022.

TONIN, G.A.; PEREZ, S.C.J.G.A. Qualidade fisiológica de sementes de *Ocotea porosa* (Nees et Martius ex. Nees) após diferentes condições de armazenamento e semeadura. **Revista Brasileira de Sementes**, v.28, n.2, p.26-33, 2006

ULBRIGHT, C.E.; PICKARD, B.G.; WARNER, J.F. Effects of short chain fatty acids on radicle emergence and root growth in lettuce. **Plant, cell and environment**, v.5, n.4, p.293-301. 1982.

ULLRICH, S.E. *et al.* **Quantitative trait locus analysis of seed dormancy in “Steptoe” barley**, p.136–145, 1993.

VANDERPLANK, J. **Passion flowers**. Cambridge: The MIT Press. 2001. 225p.

VARGAS, J.D. *et al.* Análise Fitoquímica de *Eragrostis plana* Nees e de *Desmodium incanum* DC. **Anais do VII Salão Internacional de Ensino, Pesquisa e Extensão** – Universidade Federal do Pampa, 2015.

WADA, S.; KENNEDY, J. A.; REED, B. M. Seed-coat anatomy and proanthocyanidins contribute to the dormancy of Rubus seed. **Scientia Horticulturae**, v. 130, n. 4, p. 762–768, 2011.

WANG, Z. *et al.* Arabidopsis paired amphipathic helix proteins SNL1 and SNL2 redundantly regulate primary seed dormancy via abscisic acid–ethylene antagonism mediated by histone deacetylation. **The Plant Cell**, v.25, n.1, 149-166, 2013.

WEIR, T. L.; PARK, S.; VIVANCO, J. M. Biochemical and physiological mechanisms mediated by allelochemicals. **Current opinion in plant biology**, v. 7, n.4, p.472-479, 2004.

WU, J. *et al.* Cytotoxic effects of free fatty acids on phytoplankton algae and cyanobacteria. **Aquatic toxicology**, v. 80, n. 4, p. 338-345, 2006.

XI, W.; YU, H. Mother of FT and TFL1 regulates seed germination and fertility relevant to the brassinosteroid signaling pathway. **Plant Signaling & Behavior, Georgetown**, v.5, p.1315-1317, 2010.

YANO, R. *et al.* Combining association mapping and transcriptomics identify HD2B histone deacetylase as a genetic factor associated with seed dormancy in *Arabidopsis thaliana*. **The Plant Journal**, v.74, n.5, 815-828, 2013.

ZHENG, J. *et al.* A novel role for histone methyltransferase KYP/SUVH4 in the control of Arabidopsis primary seed dormancy. **New Phytologist**, v.193, n.3, p.605-616, 2012.

HORMÔNIOS E REGULADORES VEGETAIS: VILÕES OU HERÓIS?

Ana Paula Rodrigues da Silva^{*1}

Emanuele Possas de Souza^{*2}

Gisela Ferreira^{*3}

^{*1}. Eng. Agrônoma, Discente do Programa de Pós-Graduação em Agronomia - Agricultura FCA/UNESP, Botucatu – SP. E-mail: anap_rodrigues@outlook.com

^{*2}. Eng. Agrônoma, Discente do Programa de Pós-Graduação em Agronomia - Horticultura FCA/UNESP, Botucatu – SP. E-mail: emanuele.possas@unesp.br

^{*3} Professora Doutora, Setor de Biologia Vegetal, IB/UNESP, Botucatu-SP. E-mail: gisela.ferreira@unesp.br

HORMÔNIOS E REGULADORES VEGETAIS: VILÕES OU HERÓIS?

1. Introdução

O objetivo deste capítulo será abordar as funções dos principais hormônios e reguladores vegetais (Ácido abscísico, etileno, auxina, giberelina e citocinina) e seus efeitos na dormência das sementes, demonstrando os importantes papéis desempenhados tanto na manutenção, como na inibição da dormência das sementes de diferentes espécies.

Inicialmente, este capítulo abordará, de forma geral, o conceito e efeito dos hormônios que participam do processo de dormência das sementes e a seguir, será discutido separadamente cada hormônio e/ou regulador vegetal, apresentando alguns resultados de pesquisa desenvolvidos com diferentes espécies.

A discussão que segue abordará a interação desses hormônios e seus efeitos na dormência das sementes. Em seguida apresentaremos um resumo com trabalhos abordando os efeitos dos hormônios e reguladores vegetais em sementes de diferentes espécies.

2. Hormônios e Reguladores Vegetais

As plantas são organismos multicelulares complexos e sésseis, logo, necessitam de um eficiente meio de comunicação entre os órgãos, tecidos e células para coordenar suas atividades e ser capaz de realizar ajustes em resposta ao ambiente. Os hormônios representam os principais meios de transmissão de informação intercelular, atuando como mensageiros químicos (TAIZ *et al.*, 2017).

Os hormônios vegetais ou fitormônios são compostos orgânicos produzidos em uma célula que, em baixas concentrações, modulam os processos em outra célula, interagindo com proteínas específicas que funcionam como receptores ligados a rotas de transdução de sinal (TAIZ *et al.*, 2017). O termo regulador de crescimento ou regulador vegetal é empregado para compostos naturais ou artificiais que possuem efeito no crescimento e desenvolvimento das plantas, apresentando ações similares aos grupos de hormônios vegetais (MELO, 2002).

Para a atuação destes compostos na planta deve haver presença do hormônio em quantidade suficiente nas células, reconhecimento do hormônio pelas células alvos e receptor proteico para causar alguma mudança metabólica que conduz à

amplificação do sinal hormonal (SALISBURY; ROSS, 1992).

Os principais grupos de hormônios são: ácido abscísico, auxinas, giberelinas, brassinoesteróides, citocininas, estringolactonas, etileno, jasmonatos, poliaminas e salicilatos. A atividade de um hormônio de forma independente ou, em muitos casos, a interação entre grupos hormonais, definirá a ocorrência de processos como promoção ou inibição do crescimento, diferenciação, senescência, maturação, além de atuar na dormência de sementes (RODRIGUES; FIOREZE, 2015).

Como abordado em outros capítulos, a dormência é crucial para a sobrevivência das plantas, e seus processos são regulados por sinais ambientais e diversos hormônios endógenos. De fato, a transição da dormência para a germinação pode estar correlacionada com mudanças na conjugação de auxina, e esta por sua vez, influenciando no mecanismo de equilíbrio entre ácido abscísico e giberelina, demonstrando que a taxa de germinação das sementes pode ser afetada pelas interações sinérgicas entre diversos hormônios endógenos (LIU *et al.*, 2015; YANMEI *et al.*, 2018). Assim, os próximos tópicos trarão discussões sobre os efeitos dos principais hormônios envolvidos nos processos da dormência de sementes.

2.1. Ácido abscísico

O ácido abscísico (ABA) é um terpenoide de 15 carbonos produzido em quase todas as células que contêm cloroplastos ou amiloplastos, sendo seu conteúdo celular regulado pelo equilíbrio entre sua biossíntese e catabolismo. A síntese de ABA é realizada através de uma rota indireta via carotenoides intermediários de 40 carbonos. Os estádios iniciais desse processo ocorrem nos plastídios, onde o isopentenildifosfato (IPP) é convertido na xantofila zeaxantina (C₄₀). Posteriormente, esta última é modificada para 9-*cis*-neoxantina, que é clivada pela enzima NCED (9-*cis*-epoxicarotenoide dioxigenase) para formar xantoxina. Após, a xantoxina é convertida em ABA no citosol. Quanto ao catabolismo do ABA, este é categorizado em dois tipos de reações, hidroxilação (principalmente pela enzima ABA-8'-hidroxilase) e conjugação, em que ambos são fortemente regulados (NAMBARA; MARION-POLL, 2005; TAIZ *et al.*, 2017).

As concentrações de ABA podem oscilar de forma drástica nos tecidos específicos durante o desenvolvimento ou por alterações das condições

ambientais. O ABA acumula-se nas sementes durante seu desenvolvimento, de forma que no início da embriogênese, o conteúdo de ABA é muito baixo, atingindo os níveis mais elevados na fase intermediária desse processo e, então, diminui gradualmente os níveis à medida que a semente atinge a maturidade. Logo, o grande pico de acúmulo de ABA na semente é compreendido entre as fases intermediária e tardia da embriogênese, os quais podem chegar a quantidades micromolares, aumentando 100 vezes em poucos dias, e posteriormente decaindo a níveis muito baixos ao longo da maturação (NAMBARA *et al.*, 2010; TALIZ *et al.*, 2017).

Além da presença do ABA para evitar a viviparidade, deve-se ressaltar que este hormônio é responsável também pela indução e manutenção da dormência de sementes (para evitar a germinação em circunstâncias desfavoráveis), o acúmulo de reservas (síntese de proteínas de reserva e lipídios) e aquisição de tolerância à dessecação (JORDÁN; CASARETTO, 2006a).

Assim sendo, pode-se analisar a ação do ABA atuando em dois momentos distintos: na formação das sementes, evitando a viviparidade, ou promovendo dormência, e no seu envolvimento com a manutenção da dormência, inibindo a ação de giberelinas.

A respeito da primeira situação, Gimeno-Gilles *et al.* (2009) comprovaram que o ABA desempenha um papel crucial no desenvolvimento do embrião, maturação da semente, dormência e germinação. Através dos seus estudos, os autores elucidaram a forma como o controle da germinação é exercido pelo ABA, verificando as evidências que indicam a ação aparente do ABA em reprimir a síntese de enzimas essenciais para a quebra das reservas da semente durante a germinação, enquanto outros resultados são a favor da hipótese alternativa de um controle da germinação através do controle da emergência da radícula. Os autores sugerem que, ao inibir a expressão de genes que codificam enzimas da biossíntese da parede celular e modificação da arquitetura e proteínas estruturais, o ABA inibe o afrouxamento e a expansão da parede celular e, conseqüentemente, inibe a emergência e germinação da radícula.

O benefício do ABA é constatado a partir da ação na inibição da germinação precoce das sementes, chamado de viviparidade. Em milho, observou-se que plantas mutantes com deficiência na produção de ABA, apresentaram germinação precoce na espiga (OLIVEIRA *et al.*, 2010). Em sementes da planta de mangue

Kandelia obovata, Hong *et al.* (2018) constataram que aplicações exógenas de ABA inibiram a viviparidade destas sementes. Penfield (2017) também afirma que se a sinalização de ABA nas sementes em desenvolvimento for insuficiente, estas podem começar a germinar na planta-mãe. O autor complementa que, nos cereais, a viviparidade é acompanhada pela produção prematura de α -amilase e uma redução acentuada na qualidade do grão. Dessa forma, a aplicação exógena de ABA pode ser uma alternativa para solucionar este problema, garantindo sementes com qualidade e que germinem somente em momentos adequados.

O papel do ABA em relação ao acúmulo de reservas e aquisição de tolerância à dessecação está associado à expressão de genes específicos do tecido, incluindo as proteínas LEA (abundantes na embriogênese tardia), as quais possuem várias sequências de aminoácidos de caráter hidrofílico, ajudando a manter a integridade estrutural das membranas e proteínas e controlar o balanço hídrico da célula (FINKELSTEIN; GAMPALA; ROCK, 2002; JORDÁN; CASARETTO, 2006a).

Nesse sentido, Garciarrubio, Legaria e Covarrubias (1997) estudaram como o ABA afeta a germinação de sementes maduras e o crescimento de plântulas de *Arabidopsis thaliana* (L.). Os resultados demonstraram que o hormônio inibiu a germinação das sementes ao restringir a disponibilidade de energia e metabólitos, já que alterou os reservatórios de nitrogênio e energia disponíveis e impediu a degradação das proteínas de armazenamento das sementes.

Em feijão-caupi, Oliveira *et al.* (2017) verificaram que ácido abscísico colocado no meio germinativo, promoveu redução e atraso na germinação de sementes do cultivar BRS Novaera, com efeitos mais drásticos nas concentrações a partir de 15,0 mg L⁻¹ de ABA.

2.2. Giberelina

Giberelinas são hormônios diterpenóides tetracíclicos, envolvidos em vários processos de desenvolvimento em vegetais (JORDÁN; CASARETTO, 2006b). Apesar de compreender um grande número de compostos, apenas algumas delas têm atividade biológica intrínseca (principalmente GA₁, GA₃, GA₄ e GA₇), sendo o restante GAs inativas, que representam os precursores ou os produtos da desativação das GAs bioativas (TAIZ *et al.*, 2017).

As giberelinas são sintetizadas em várias partes das plantas, tais como

sementes em desenvolvimento, sementes germinando, folhas em desenvolvimento e entrenós em alongamento. Sua biossíntese pode ser dividida em três estágios: estágio 1, no plastídio, geranilgeranildifosfato (GGPP) é convertido em *ent*-caureno; estágio 2, no retículo endoplasmático, o *ent*-caureno é convertido em GA₁₂-aldeído e GA₁₂, por hidroxilação, GA₁₂ é convertida em GA₅₃; estágio 3, no citosol, GA₁₂ e GA₅₃ são convertidas em outras GAs, via rotas paralelas. Essa conversão prossegue com uma série de oxidações, que formam as moléculas biologicamente ativas (TAIZ *et al.*, 2017). Quanto a sua degradação, esta é causada pela ação de várias oxidases além de interações com outros hormônios, como o ácido indolacético (AIA) (JORDÁN; CASARETTO, 2006b).

As giberelinas têm papel crucial para as sementes, já que atuam como estimulantes, responsáveis pela ativação do crescimento vegetativo do embrião, enfraquecimento da camada de endosperma que circunda o embrião e mobilização das reservas do endosperma pela ativação de enzimas hidrolíticas, o que favorece seu crescimento (BONIN *et al.*, 2010). A principal enzima relacionada ao processo de germinação das sementes é a α -amilase, responsável pela degradação dos grãos de amido que compõem a reserva da semente (GUIMARÃES *et al.*, 2010).

De acordo com a teoria do balanço dos hormônios, a razão entre ABA e GA serve como um determinante primário da dormência e da germinação. Nos primeiros estágios do desenvolvimento da semente, a sensibilidade ao ABA é alta e a sensibilidade à GA é baixa, favorecendo a dormência. Conforme a semente vai se desenvolvendo, a sensibilidade ao ABA declina e a sensibilidade à GA aumenta, favorecendo assim a germinação (TAIZ *et al.*, 2017).

No entanto, é importante ressaltar que o que determina o sucesso da superação da dormência é a combinação de fatores inibidores ou promotores. A citocinina, por exemplo, atua, juntamente com a giberelina, como hormônio promotor da germinação. A partir do momento em que a semente absorve água, a citocinina auxilia no transporte da giberelina para o endosperma, onde atua como um mobilizador de material de reserva para o embrião (DIAS; GASTL FILHO, 2020). Outros hormônios, como a auxina, o ácido jasmônico, os brassinosteróides e o etileno, modulam a via ABA em sementes, confirmando que muitos componentes da via ABA e GA são responsáveis pela regulação adequada da dormência das sementes (SKUBACZ; DASZKOWSKA-GOLEC, 2017).

A interação ABA-GA garante a resposta precisa da semente de acordo com o

estágio de desenvolvimento, fatores ambientais e estações do ano (SKUBACZ; DASZKOWSKA-GOLEC, 2017). Vishal e Kumar (2018) afirmam que, em condições favoráveis de luz, temperatura e umidade, a biossíntese de GA e as vias associadas são ativadas, o que resulta na liberação do efeito inibitório do ABA.

Foram propostas duas funções para GA durante a germinação de sementes: primeiro, a GA aumenta o potencial de crescimento do embrião. Em segundo lugar, ela é necessária para superar a restrição mecânica conferida pelas camadas de cobertura das sementes, por meio do enfraquecimento dos tecidos ao redor da radícula (KUCERA; COHN; LEUBNER-METZGER, 2005).

Grappin *et al.* (2000) investigaram o papel do ABA e do ácido giberélico (GA₃) no controle da manutenção ou quebra da dormência durante a embebição de sementes de *Nicotiana plumbaginifolia* em condições adequadas. Para a espécie estudada, a etapa chave para predispor as sementes à germinação foi a inibição da capacidade de síntese do ABA ou o estímulo da degradação do ABA, ou ambos. A observação do efeito inibitório do GA₃ exógeno no acúmulo de ABA durante a embebição inicial permitiu hipotetizar que o primeiro papel dos GAs no processo de quebra de dormência é produzir um efeito negativo no acúmulo de ABA nas sementes. Neste modelo, o conteúdo de GAs ativos, ou a capacidade de síntese de GAs ou ainda a percepção de sementes de GAs, aumentou após a maturação e quebrou a dormência das sementes por seu consequente efeito inibitório no acúmulo de ABA.

Chen, Kuo e Chien (2008) observaram que a aplicação exógena de ácido giberélico em sementes frescas de *Myrica rubra* mostrou-se eficaz em quebrar a dormência, com valores superiores a 70% de germinação quando tratadas com 5,2 mM de GA₃ e incubadas a uma temperatura de 30/20° C dia/noite, respectivamente, durante 20 semanas.

Efeitos positivos também foram verificados em sementes de *Alcantarea imperialis* a partir da exposição contínua das sementes com ácido giberélico na concentração de 5 mg L⁻¹, promovendo assim maior germinabilidade (BONIN *et al.*, 2010).

Li *et al.* (2020) confirmaram que giberelina endógena promoveu liberação da dormência em sementes de *Paeonia lactiflora*, e verificaram que os níveis de GA₃ aumentaram durante o processo de liberação de dormência de hipocótilo e epicótilo.

Aplicando ácido giberélico em sementes de *Virola surinamensis*, Sousa *et al.* (2020) verificaram uma influência positiva nos processos germinativos e no acúmulo de biomassa total das plântulas, sendo a dosagem de 600 ppm a mais eficaz para aumentar a porcentagem de emergência, o índice de velocidade de emergência, a germinação e o acúmulo de biomassa total.

2.3. Etileno

O etileno pode ser definido como um hidrocarboneto insaturado e é o único hormônio de planta que possui forma gasosa. O etileno atua na superação da dormência de algumas espécies e em outras pode inibir a superação da dormência (KEÇPCZYŃSKI; KEÇPCZYŃSKA, 1997).

Em um ensaio realizado por Abeles (1986) em ambiente controlado notou-se superação da dormência das sementes de alface com o uso do etileno. Esse autor comentou que o etileno estimula a expansão radial das células do hipocótilo e, por isso, há o crescimento do embrião da semente. Um ensaio com sementes halófitas foi realizado com o objetivo de verificar o efeito do etileno na dormência. Nesse ensaio foram utilizadas as seguintes espécies: *Cressa cretica* L., *Prostrata atriplex* L., *Stocksii atriplex*, *Rosea atriplex* L., *Limonium stocksii*, *Triglochin maritima* L., *Urochondra setulosa* (Trin.), *Sporobolus ioclados* (Nees × Trin), *Allenrolfia occidentalis*, *Macrostachyum arthrocnemum*, *Salicornia utahensis*, *Salicornia rubra*, *Salsola imbricata*, *Kochia scoparia*, *Halogeton glomeratus*, *Salsola iberica*, *Vermiculatus Sarcobatus*, *Suaeda moquinii*, *Suaeda fruticosa* (L.), *Ceratoides lanata* e *Zygophyllum simplex* L. (KHAN *et al.*, 2009).

Não foi notado que o etileno atua diretamente na superação de dormência, entretanto, os autores comentaram que o etileno pode ser utilizado para aliviar os efeitos da salinidade nessas sementes, o que consequentemente aumenta a germinação (KHAN *et al.*, 2009).

Um outro ensaio foi realizado para verificar o efeito do etileno na dormência de sementes de arroz vermelho e os autores concluíram que o etileno não está relacionado com a inibição e nem com a superação da dormência. Ele é ativado durante a germinação (GIANINETTI, *et al.* 2007).

Foi realizado um experimento com sementes de duas cultivares de alface ('Regina 2000' e 'Simpson') com o objetivo de verificar a germinação, as sementes

que foram submetidas a diferentes temperaturas críticas com ausência ou presença de etileno. Foi constatado, na cultivar 'Regina 2000', que as sementes germinaram acima de 90% com ausência ou presença do etileno; já a cultivar 'Simpson' teve a germinação reduzida quando submetida a temperatura de 35°C sem a presença do etileno e com a presença de etileno obteve o mesmo nível de germinação da cultivar 'Regina 2000' (acima de 90%). Os autores comentaram que o etileno é eficiente na superação de termodormência de genótipos que possuem intolerância a elevadas temperaturas (PEREIRA *et al.*, 2007).

A eficiência do etileno na superação da dormência pode estar diretamente ligada ao ambiente em que se encontram essas sementes. Efeito este que é reduzido quando realizado em sistema aberto e apresenta um maior incremento quando realizado em sistema fechado. Fato constatado em sementes de *Stylosanthes humilis* H.B.K. (RIBEIRO, 2003).

Com o objetivo de verificar o efeito do etileno e a sua interação com outros hormônios nas sementes de *Arabidopsis*, foi realizado um experimento onde foram utilizadas sementes mutantes e sementes selvagens foi observado que o uso do etileno provocou maior retardamento na germinação em sementes mutantes. O tempo de germinação das sementes mutantes foi de mais de cem horas, cerca de 3,5 vezes maior do que o tempo das sementes selvagens. O que se percebe, para essa espécie é que, em sementes mutantes, o etileno atua como inibidor da superação de dormência (SUBBIAH; REDDY, 2010).

Apesar do etileno ser eficiente na superação de dormência de algumas espécies (ABELES; MORGAN; SALTVEIT, 1992), muitos trabalhos mostram que este hormônio quase sempre é estimulado por outros no momento da germinação, reduzindo o tempo de emergência (ARGYRIS *et al.*, 2008; SUBBIAH; REDDY, 2010; ARC *et al.*, 2013).

2.4. Auxina

As auxinas são fitohormônios estimulantes do crescimento e desenvolvimento das plantas e também participam, junto com outros hormônios, da regulação de dormência das sementes (SILVA, 2018). Em sementes da conífera *Picea glauca*, Liu *et al.* (2015) verificaram que a transição da dormência para a germinação esteve correlacionada com mudanças na conjugação de auxina, e esta por sua vez, influenciou no mecanismo de equilíbrio com o ácido abscísico. As

auxinas estão envolvidas no processo de germinação e têm o papel importante no controle e transporte da giberelina do eixo embrionário até as células do endosperma (CORDOBA, 1976).

De acordo com o estudo realizado por Lavee e May (1997), as auxinas não estão diretamente relacionadas à superação da dormência em sementes e não controlam a dormência. Para esses autores as auxinas possuem a função de controlar o desenvolvimento das gemas. Um estudo mais recente, contradiz os mesmos, demonstrando que as auxinas também têm papel sobre este processo, podendo ser utilizadas para a superação e manutenção da dormência das sementes (SHU *et al.*, 2015).

Alguns estudos apresentam dados de que AIA aumenta a taxa de germinação das sementes; já em outros estudos foi notado que o AIA contribui para a dormência das sementes, contudo o efeito do AIA na superação ou na dormência das sementes está relacionado com a concentração utilizada e o tipo de espécie da semente (YANMEI *et al.*, 2018).

Os genes ARP e DM estão ligados com a regulação das auxinas (SILVA, 2018) e esses genes indicam dormência em sementes de dicotiledôneas e monocotiledôneas, causada pela ação da auxina (RAE; DAVID; WOOD, 2013).

O Ácido naftalenoacético (ANA) e o ácido indolbutírico (AIB) são considerados auxina sintética. Essas auxinas sintéticas são consideradas mais eficientes que a auxina natural AIA (WANG *et al.* 2011). Entretanto, as pesquisas desenvolvidas com essas auxinas estão quase sempre relacionadas a propagação de plantas por estaquia, pois essas auxinas contribuem para um maior enraizamento.

2.5. Citocinina

A citocinina é um hormônio vegetal crucial para a germinação das sementes e participa da superação da dormência. Embora sua atuação não seja conhecida especificamente, acredita-se que a citocinina aumenta a atividade de outros compostos que participam da superação da dormência das sementes (VIVIAN *et al.*, 2008). Além disso, a citocinina altera a expressão de diversos genes, como os que codificam a enzima redutase do nitrato e reguladores da luz (VIVIAN *et al.*, 2008). Segundo Miransaria e Smith (2014) a citocinina está envolvida na divisão celular e que, por consequência, ativa o crescimento do embrião das sementes.

HORMÔNIOS E REGULADORES VEGETAIS: VILÕES OU HERÓIS?

Esse hormônio é indispensável para a complementação da ação da giberelina (TAIZ; ZEIGER, 2004). Khan (1971) argumentou que a citocinina permite que as sementes se tornem sensíveis à ação da giberelina no processo de regulação da dormência das sementes.

Em condições de laboratório foi avaliado o efeito de diferentes tipos de hormônios na germinação de maracujá doce (*Passiflora alata*) e não foi notado efeito positivo da citocinina na germinação dessas sementes. Segundo os autores, todos os tratamentos em que a citocinina foi adicionada houve inibição da germinação, mesmo quando aplicada em conjunto com a giberelina ou etileno, não sendo verificado efeito sinérgico da citocinina (ZUCARELI *et al.*, 2003). Resultado diferente do encontrado por Ferrari (2009), que avaliou a citocinina associada a giberelina na germinação das sementes de maracujá doce, e constatou aumento da germinação quando foram aplicados os dois hormônios.

Wang *et al.* (2011) realizaram um experimento avaliando o efeito de diferentes hormônios nas sementes de *Arabidopsis*, e notaram que, com a aplicação da citocinina, houve uma indução maior na biossíntese do ABA e um impedimento do ABA no prolongamento da dormência das sementes.

Um outro ensaio observou o efeito da citocinina associada a giberelina na superação da dormência de sementes de capim-andropogon. Foram avaliadas diferentes concentrações de citocinina e giberelina e foi concluído que, nessas concentrações estudadas (75; 150; 225 e 300 mg L⁻¹) a citocinina afetou negativamente a qualidade das sementes (FEITOSA *et al.*, 2015).

Lima Neto *et al.* (2017) conduziram um experimento com o objetivo de verificar o efeito da citocinina e a escarificação para a quebra de dormência de *Hymenaea stigonocarpa*, popularmente conhecido como Jatobá. Observou-se a superação da dormência em sementes embebidas com citocinina por quinze minutos, trinta minutos e escarificação manual em lixas e imersão em citocinina por quinze e trinta minutos. Houve uma maior taxa de germinação quando as sementes foram submetidas a escarificação e imersão em citocinina por trinta minutos, indicando que a mesma contribuiu para a superação de dormência das sementes desta espécie (LIMA NETO, *et al.*, 2017).

Em outro estudo, sobre o efeito da citocinina em sementes de guaraná (*Paullinia cupana* var. *sorbilis* (Mart.) Ducke), foi notado que a aplicação deste hormônio afeta negativamente a germinação e, possivelmente, a exposição causou

dormência morfológica ou morfofisiológica nas sementes da espécie (ATROCH *et al.* 2020).

3. Interações entre os hormônios

Os hormônios vegetais regulam a dormência e a germinação das sementes por meio de uma rede complexa, com diversas interações, e várias questões em aberto ainda precisam ser abordadas (SHU *et al.*, 2016). Com o objetivo de entender estas relações, a seguir são discutidos alguns aspectos resultantes da atuação dos hormônios.

Quando se pensa em regulação da dormência e germinação, a primeira interação a ser analisada é entre o ácido abscísico e giberelinas. Nesse sentido, avaliando ABA e GA endógenos durante a germinação das sementes em tomate, Groot e Karssen (1992) constataram que os hormônios não atuam simultaneamente. ABA induz dormência durante o desenvolvimento da semente, enquanto o GA endógeno não interfere, essencialmente, no crescimento e desenvolvimento da semente, no entanto, é absolutamente necessário para a germinação. Os autores observaram que, além da separação da ação de ABA e GA no tempo, seus locais de ação também diferem. O ABA endógeno induziu uma diferença no potencial de crescimento do embrião, enquanto o principal efeito do GA endógeno foi o enfraquecimento da restrição mecânica do endosperma.

Por sua vez, Steinbach; Benech-Arnold e Sánchez (1997) avaliaram o impacto no nível de dormência ao modificar as sínteses de ABA e GAs durante o desenvolvimento de cariopses imaturas de sorgo antes da colheita. Os autores apoiam a hipótese de que o nível superior de dormência das cariopses resultou de uma maior sensibilidade embrionária ao ABA e menor conteúdo e sensibilidade de GA durante o desenvolvimento.

Expandindo as perspectivas acerca destas relações hormonais, Yanmei *et al.* (2018) observaram que a germinação de sementes de *Idesia polycarpa* foi afetada por ações cooperativas de GA₃ e ABA, levando em consideração que auxina também pode interagir com ABA na regulação da germinação de sementes. Como a auxina pode atuar inibindo a germinação ou em antagonismo com o ABA, os autores defendem que a relação entre auxina e ABA nem sempre é fixa, podendo mudar durante diferentes processos fisiológicos.

HORMÔNIOS E REGULADORES VEGETAIS: VILÕES OU HERÓIS?

Descrevendo a interação do etileno com outros hormônios, Corbineau *et al.* (2014) afirmam que o etileno desempenha um papel fundamental na liberação de dormência em várias espécies, com concentrações variando entre 0,1 e 200 $\mu\text{L L}^{-1}$. O etileno neutraliza os efeitos do ABA, por meio de uma regulação do metabolismo do ácido abscísico e das vias de sinalização. Além disso, mutantes insensíveis ao etileno em *Arabidopsis* são mais sensíveis ao ABA e as sementes são mais dormentes. Numerosos dados também mostram uma interação entre ABA, GAs e metabolismo do etileno e vias de sinalização.

Considerando que as relações entre os hormônios são bastante complexas, e são vários os hormônios envolvidos, Cavusoglu e Kabar (2007) verificaram antagonismos bem caracterizados entre ácido abscísico e giberelinas ou citocininas, além de interações com etileno, brassinoesteróides e poliaminas. Dessa forma, os autores afirmam que não é provável que a germinação e a dormência sejam governadas pela presença ou ausência absoluta de um hormônio, sendo mais apropriado dizer que os hormônios individuais em uma semente, em qualquer momento, estão em uma concentração fisiologicamente eficaz ou ineficaz. Essas concentrações devem depender de muitos fatores metabólicos e ambientais. Assim, pode ser mais preciso pensar em um 'pool' comum de antagonistas contra o ABA. Propõe-se que um ou alguns dos promotores, como brassinoesteróides, poliaminas, giberelinas, citocininas e etileno podem ser necessários para antagonizar a dormência da semente e estimular a germinação.

A fim de complementar essas informações, Shu *et al.* (2016) verificaram que hormônios vegetais como etileno, brassinoesteróides, ácido jasmônico, ácido salicílico, citocininas e estríngolactonas regulam a dormência e a germinação das sementes, provavelmente mediando o equilíbrio ABA/GA. Além desses fitormônios, outros pequenos compostos moleculares, incluindo espécies reativas de oxigênio e óxido nítrico estão envolvidos na regulação da dormência e germinação das sementes. Assim, os hormônios e os compostos de sinalização regulam com precisão a dormência e a germinação das sementes por meio de uma rede integrada de interações com o equilíbrio ABA/GA como centro.

4. Efeito dos hormônios na dormência de sementes

Como visto anteriormente, os hormônios podem atuar de diversas maneiras de acordo com as espécies. A tabela 10 apresenta alguns resultados de pesquisas

da área, demonstrando o efeito da aplicação de hormônios e/ou reguladores vegetais na dormência de sementes de diferentes espécies.

Tabela 10. Resumo do efeito dos hormônios e reguladores vegetais nas sementes de diferentes espécies.

Hormônio	Espécie	Efeito	Referência
ABA	<i>Arabidopsis thaliana</i>	Inibição da germinação; alterou os reservatórios de nitrogênio e energia disponíveis. O hormônio impediu a degradação das proteínas de armazenamento das sementes.	GARCIARRUBIO; LEGARIA; COVARRUBIAS, 1997
ABA	<i>Nicotiana plumbaginifolia</i>	ABA sintetizado dentro do tegumento e da cápsula da semente é necessário para a regulação positiva do acúmulo de antocianina e deiscência da cápsula.	FREY <i>et al.</i> , 2004
ABA e Metil jasmonato	<i>Astragalus membranaceus</i>	Os tratamentos exógenos ABA e Metil jasmonato inibiram drasticamente a germinação e o crescimento pós-germinativo, retardando a mobilização das reservas e diminuindo sua eficiência de utilização.	YANG <i>et al.</i> , 2018

HORMÔNIOS E REGULADORES VEGETAIS: VILÕES OU HERÓIS?

ABA e GA₃	<i>Arabidopsis thaliana</i>	ABA induziu dormência primária durante o desenvolvimento da semente e GAs estimulou a germinação.	KARSSSEN; LAÇKA, 1986
ABA e GA₃	<i>Hordeum vulgare</i> cv. Proctor e cv. Schooner	Altos teores de ABA causaram a dormência em cereais. GA são necessários para a germinação e provavelmente para o crescimento das plântulas.	JACOBSEN <i>et al.</i> , 2002
GA₃	<i>Paeonia lactiflora</i>	A giberelina endógena promoveu a liberação de dormência.	LI <i>et al.</i> , 2020
GA₃	<i>Passiflora</i> spp.	O GA ₃ foi eficaz para quebrar a dormência da semente em <i>P. suberosa</i> (86%), <i>P. morifolia</i> (68%) e <i>P. tenuifolia</i> (54%).	MAROSTEGA <i>et al.</i> , 2017
GA₃	<i>Byrsonima cydoniifolia</i> A. Juss	A pré-embebição de pirênios íntegros em ácido giberélico, na concentração de 1 g L ⁻¹ por 24 horas sob alternância de temperatura de 25/35° C, favoreceu a germinação.	MURAKAMI; BIZÃO; VIEIRA, 2011

GA₃	<i>Nicotiana plumbaginifolia</i>	Quebrou a dormência das sementes por seu efeito inibitório sobre o acúmulo de ABA.	GRAPPIN <i>et al.</i> , 2000
GA₃	<i>Hordeum vulgare</i> L. cv. Bülbül 89	GA ₃ aliviou a inibição do ácido abscísico na emergência e alongamento do coleóptilo.	CAVUSOGLU; KABAR, 2007
GA₃	<i>Oryza sativa</i> cv. Urucuia	A embebição das sementes em 60 mg GA ₃ /litro H ₂ O por 36 horas apresentou-se eficiente como um tratamento rápido na superação da dormência de sementes de arroz.	VIEIRA <i>et al.</i> , 2002
Auxina e ABA	<i>Arabidopsis</i> spp.	Indicou que os papéis da auxina e do ABA na dormência da semente são interdependentes. Auxina promoveu dormência e inibiu a germinação, aumentando a ação do ABA, adicionando assim outro nível de controle protetor na regulação da dormência da semente.	LIU <i>et al.</i> , 2013
Auxina	<i>Idesia polycarpa</i>	A taxa de germinação foi negativamente correlacionada com o	YANMEI <i>et al.</i> , 2018

HORMÔNIOS E REGULADORES VEGETAIS: VILÕES OU HERÓIS?

		teor de AIA, indicando que um maior teor de AIA inibiu a germinação das sementes durante o processo de liberação da dormência.	
Auxina	<i>Glycine max</i> L.	O tratamento com auxina exógena reprimiu a germinação de sementes de soja, aumentando a biossíntese de ABA, enquanto prejudicou a biogênese de GA.	SHUAI <i>et al.</i> , 2017
Etileno	<i>Lactuca sativa</i>	O etileno estimulou a germinação das sementes e superou a dormência por alta temperatura.	NASCIMENTO, 2003
Etileno	<i>Oryza sativa</i> f. <i>spontanea</i> (Red rice)	O etileno endógeno estimulou o crescimento das plântulas, mas não afetou a dormência da semente ou o início da germinação.	GIANINETTI <i>et al.</i> , 2007
Etileno	<i>Arabidopsis</i>	O etileno provocou retardamento da germinação.	SUBBIAH; REDDY, 2010
Etileno	<i>Lactuca sativa</i> cv. Simpson	Apresentou maior taxa de germinação com a aplicação do etileno	PEREIRA <i>et al.</i> , 2007

Citocinina	<i>Passiflora alata</i>	A citocinina provocou inibição da germinação.	ZUCARELI <i>et al.</i> , 2003
Citocinina e Giberelina	<i>Passiflora alata</i>	Houve aumento da taxa de germinação dessas sementes com a aplicação associada dos dois hormônios.	FERRARI, 2009
Citocinina	<i>Arabidopsis</i>	A aplicação provocou aumento da biossíntese de citocinina e impediu a ação do ABA na dormência das sementes.	WANG <i>et al.</i> , 2011
Citocinina e giberelina	<i>Andropogon gayanus</i>	A aplicação associada desses hormônios nessa espécie afetou a qualidade das sementes.	FEITOSA <i>et al.</i> , 2015
Citocinina associada a escarificação	<i>Hymenaea stigonocarpa</i>	Houve aumento da taxa de germinação quando as sementes foram submetidas a imersão de citocinina por 30 minutos e escarificação com lixa.	LIMA NETO <i>et al.</i> , 2017
Citocinina	<i>Paullinia cupana var. sorbilis (Mart.) Ducke</i>	A citocinina inibiu a germinação, possivelmente provocou dormência morfológica ou morfofisiológica.	ATROCH <i>et al.</i> , 2020

Fonte: Elaborado pelas autoras.

5. Conclusão

A atuação dos hormônios e reguladores vegetais na regulação da germinação e dormência das sementes pode ser influenciada pela espécie, alterações ambientais e, principalmente, pela interação com outros hormônios. O ácido abscísico assume o papel de “vilão da germinação” ao induzir a dormência, entretanto, é o responsável pela regulação de eventos importantes durante a formação da semente. O hormônio giberelina é o principal “herói do processo germinativo”, atuando como um estimulante ao crescimento do embrião. Outros hormônios, como por exemplo, a citocinina, desenvolve papel crucial para a germinação, auxiliando no transporte da giberelina para o endosperma, enquanto etileno e auxina têm ação dependente da concentração, espécie e presença de outros hormônios.

Referências

- ABELES, F. B. Role of ethylene in *Lactuca sativa* cv Grand Rapids' seed germination. **Plant Physiology**, v. 81, n. 3, p. 780-787, 1986.
- ABELES, F. B.; MORGAN, P.W.; SALTVEIT JR, M.E. **Ethylene and plant biology**. 2. ed. San Diego: Academic Press, 1992.
- ARC, E. *et al.* ABA crosstalk with ethylene and nitric oxide in seed dormancy and germination. **Frontiers in plant science**, v. 4, p. 63, 2013.
- ARGYRIS, J *et al.* Genetic variation for lettuce seed thermoinhibition is associated with temperature-sensitive expression of abscisic acid, gibberellin, and ethylene biosynthesis, metabolism, and response genes. **Plant Physiology**, v. 148, n. 2, p. 926-947, 2008.
- ATROCH, E. M. A. C. *et al.* Reguladores de crescimento na germinação de sementes e vigor de plântulas de guaranazeiro. **Biodiversidade**, v. 19, n. 1, 2020.
- BONIN, M. P. *et al.* Avaliação dos tratamentos pré-germinativos em diferentes concentrações de GA₃ na germinação de *Alcantarea imperialis* (Vell.) Harms. **Scientia Plena**, v. 6, n. 5, p. 1-4, 2010.
- CAVUSOGLU, K.; KABAR, K. Comparison of antagonisms between abscisic acid and various growth stimulators during germination of barley and radish seeds. **EurAsian Journal of BioSciences**, v. 2, p. 11-21, 2007.
- CHEN, S. Y.; KUO, S. R.; CHIEN, C. T. Roles of gibberellins and abscisic acid in dormancy and germination of red bayberry (*Myrica rubra*) seeds. **Tree Physiology**, v. 28, p. 1431-1439, 2008.
- CORBINEAU, F. *et al.* Ethylene, a key factor in the regulation of seed dormancy. **Frontiers in Plant Science**, v. 5, p. 1-13, 2014.

CORDOBA, C.V. **Fisiologia vegetal**. Rosário: H. Blume, 439p., 1976.

DIAS, J. P. T.; GASTL FILHO, J. Reguladores vegetais na propagação de plantas. In: DIAS, J. P. T. (Org.). **Usos e Aplicações de Reguladores Vegetais**. Belo Horizonte: EdUEMG, 2020. p. 53-73.

FERRARI, T. B. **Metabolismo germinativo de sementes de *Passiflora alata* Curtis tratadas com giberelinas e citocinina**. 2009. 94 f. Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Botucatu, 2009.

FEITOSA, F. M. *et al.* Efeito dos reguladores giberelina e citocinina na quebra de dormência de sementes de capim-andropogon. **Rev. de Ciências Agrárias**, Lisboa, v. 38, n. 1, p. 34-40, 2015.

FINKELSTEIN, R. R.; GAMPALA, S. S. L.; ROCK, C. D. Absciscic acid signaling in seeds and seedlings. **Plant Cell**, v. 14, p. 15–46, 2002.

FREY, A. *et al.* Maternal synthesis of absciscic acid controls seed development and yield in *Nicotiana plumbaginifolia*. **Planta**, v. 218, n. 6, p. 958–964, 2004.

GARCIARRUBIO, A.; LEGARIA, J. P.; COVARRUBIAS, A. A. Absciscic acid inhibits germination of mature *Arabidopsis* seeds by limiting the availability of energy and nutrients. **Planta**, v. 203, n. 2, p. 182-187, 1997.

GIANINETTI, A. *et al.* Ethylene Production is Associated with Germination but not Seed Dormancy in Red Rice. **Annals of Botany**, v. 99, p. 735–745, 2007.

GIMENO-GILLES, C. *et al.* ABA-Mediated Inhibition of Germination Is Related to the Inhibition of Genes Encoding Cell-Wall Biosynthetic and Architecture: Modifying Enzymes and Structural Proteins in *Medicago truncatula* Embryo Axis. **Molecular Plant**, v. 2, n. 1, p. 108–119, 2009.

GRAPPIN, P. *et al.* Control of seed dormancy in *Nicotiana plumbaginifolia*: Post-imbibition absciscic acid synthesis imposes dormancy maintenance. **Planta**, v. 210,

n. 2, p. 279–285, 2000.

GROOT, S. P. C.; KARSSSEN, C. M. Dormancy and Germination of Absciscic Acid-Deficient Tomato Seeds. **Plant Physiology**, v. 99, p. 952–958, 1992.

GUIMARÃES, M. A. *et al.* Influence of temperature, light and giberelic acid on seed germination of *Thlaspi caerulescens*. **Revista Ceres**, v. 57, n. 3, p. 372–376, 2010.

HONG, L. *et al.* Transcriptome profiling during mangrove viviparity in response to abscisic acid. **Scientific reports**, v. 8, n. 1, p. 1–12, 2018.

KARSSSEN, C. M.; LAÇKA, E. A Revision of the Hormone Balance Theory of Seed Dormancy: Studies on Gibberellin and/or Absciscic Acid-Deficient Mutants of *Arabidopsis thaliana*. **Plant Growth Substances**, p. 315–323, 1986.

KHAN, M. A. *et al.* Dormancy and germination responses of halophyte seeds to the application of ethylene. **Comptes Rendus Biologies**, v. 332, n. 9, p. 806–815, 2009.

KHAN, M. A. *et al.* Dormancy and germination responses of halophyte seeds to the application of ethylene. **Comptes Rendus Biologies**, v. 332, n. 9, p. 806–815, 2009.

KEÇPCZYŃSKI, J.; KEÇPCZYŃSKA, E. Ethylene in seed dormancy and germination. **Physiologia Plantarum**, v. 101, n. 4, p. 720–726, 1997.

KUCERA, B.; COHN, M. A.; LEUBNER-METZGER, G. Plant hormone interactions during seed dormancy release and germination. **Seed Science Research**, v. 15, p. 281–307, 2005.

JACOBSEN, J. V. *et al.* Absciscic acid, phaseic acid and gibberellin contents associated with dormancy and germination in barley. **Physiologia Plantarum**, v. 115, n. 3, p. 428–441, 2002.

JORDÁN, M.; CASARETTO, J. Hormonas y Reguladores del Crecimiento: Etileno, Ácido Abscísico, Brasinoesteroides, Poliaminas, Ácido Salicílico y Ácido Jasmónico.

In: SQUEO, F. A.; CARDEMIL, L. (eds.). **Fisiología Vegetal**. Ediciones Universidad de La Serena, La Serena, Chile, 2006a.

JORDÁN, M.; CASARETTO, J. Hormonas y Reguladores del Crecimiento: Auxinas, Giberelinas y Citocininas. In: SQUEO, F. A.; CARDEMIL, L. (eds.). **Fisiología Vegetal**. Ediciones Universidad de La Serena, La Serena, Chile, 2006b.

LAVEE, S.; MAY, P. Dormancy of grapevine buds - Facts and speculation. **Australian Journal Grape and Vine Research**, v. 3, 1997.

LI, X. *et al.* Plant hormonal changes and differential expression profiling reveal seed dormancy removal process in double dormant plant-herbaceous peony. **Plos one**, v. 15, n. 4, 2020.

LIMA NETO *et al.* Influência da aplicação de citocinina e escarificação manual na quebra de dormência de sementes de jatobá (*Hymenaea stigonocarpa*) **Rev. Conexão Eletrônica**, v. 14. n. 1, 2017.

LIU, Y. *et al.* Changes in hormone flux and signaling in white spruce (*Picea glauca*) seeds during the transition from dormancy to germination in response to temperature cues. **Plant Biology**, v. 15, n. 292, 2015.

LIU, X. *et al.* Auxin controls seed dormancy through stimulation of abscisic acid signaling by inducing ARF-mediated ABI3 activation in *Arabidopsis*. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 110, n. 38, p. 15485–15490, 2013.

LOPES, A. C. A.; NASCIMENTO, W. M. **Dormência em sementes de hortaliças**. Brasília, DF: Embrapa, 2012. 28 p. – (Documentos / Embrapa Hortaliças; 136).

MAROSTEGA, T. N. *et al.* Methods of breaking seed dormancy for ornamental passion fruit species. **Ornamental Horticulture**, v. 23, n. 1, p. 72–78, 2017.

MELO, N. F. **Introdução aos Hormônios e Reguladores de Crescimento Vegetal**.

Embrapa Semi-árido, I Seminário Coda de Nutrição Vegetal, Petrolina, 2002.

MIRANSARIA, M; SMITH, D.L. Plant hormones and seed germination. **Environmental and Experimental Botany**, v. 99, p.110– 121, 2014.

MURAKAMI, D. M.; BIZÃO, N.; VIEIRA, R. D. Quebra de dormência de semente de Murici. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 33, n. 4, p. 1257–1265, 2011.

NAMBARA, E.; MARION-POLL, A. Absciscic acid biosynthesis and catabolism. **Annual Review of Plant Biology**, v. 56, p. 165–185, 2005.

NAMBARA, E. *et al.* Absciscic acid and the control of seed dormancy and germination. **Seed Science Research**, v. 20, n. 2, p. 55–67, 2010.

NASCIMENTO, W. M. Ethylene and lettuce seed germination. **Scientia Agricola**, v. 60, n. 3, p. 601-606, 2003.

OLIVEIRA, A. C. *et al.* **Ácido Abscísico e o Estresse Abiótico**. Pelotas: Embrapa Clima Temperado, 2010. 30 p. (Embrapa Clima Temperado. Documentos, 307).

OLIVEIRA, C. C. *et al.* Ácido abscísico na germinação de sementes de feijão-caupi. In: SEAGRUS, 8., 2017, Vitória da Conquista, **Anais [...]** Vitória da Conquista: Os desafios para a agricultura no século XXI, 2017. Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, UESB.

PENFIELD, S. Seed dormancy and germination. **Current Biology**, v. 27, p. R853–R909, 2017.

PEREIRA, R. S. *et al.* Efeito do etileno na germinação de sementes de alface. **Horticultura Brasileira**, Brasília, Suplemento CD-ROM, 2007.

RAE, G. M.; DAVID, K.; WOOD, M. The Dormancy Marker DRM1/ARP Associated with Dormancy but a Broader Role In Planta. **Developmental Biology Journal**, 2013.

RIBEIRO, D. M. **Germinação de sementes dormentes de *Stylosanthes humilis* HBK promovida pelo acúmulo de etileno em ambiente fechado**. 2003.

RODRIGUES, J. D.; FIOREZE, S. L. Reguladores são, para muitos cultivos, indispensáveis ao alcance de bons níveis. **Visão Agrícola**, n. 13, p. 35-39, 2015.

SALISBURY, F. B.; ROSS, C. W. **Plant Physiology**. 4.ed. Belmont: Wadsworth Publishing Company, 1992, 682 p.

SHU, K. *et al.* Dormancy and germination: How does the crop seed decide? **Plant Biology**, v. 17, n. 6, p. 1104-1112, 2015.

SHU, K. *et al.* Two Faces of One Seed: Hormonal Regulation of Dormancy and Germination. **Molecular Plant**, v. 9, n. 1, p. 34-45, 2016.

SHUAI, H. *et al.* Exogenous auxin represses soybean seed germination through decreasing the gibberellin/abscisic acid (GA/ABA) ratio. **Scientific Reports**, p. 1-11, 2017.

SKUBACZ, A.; DASZKOWSKA-GOLEC, A. Seed dormancy: the complex process regulated by abscisic acid, gibberellins, and other phytohormones that makes seed germination work. In: EL-ESAWI, M. (Ed). **Phytohormones: Signaling Mechanisms and Crosstalk in Plant Development and Stress Responses**, p. 77-100, 2017.

SILVA, M. F. C. **Relação entre a expressão gênica e a dormência em sementes de amendoim**. 2018. Dissertação (mestrado em ciências agrárias). Universidade estadual da Paraíba, 2018.

SOUSA, A. C. M. *et al.* Efeito do ácido giberélico na germinação de sementes e na produção de biomassa inicial em *Virola surinamensis* (rol.) warb. (Myristicaceae). **Research, Society and Development**, v. 9, n.10, 2020.

STEINBACH, H. S.; BENECH-ARNOLD, R. L.; SÁNCHEZ, R. A. Hormonal regulation

of dormancy in developing Sorghum seeds. **Plant Physiology**, v. 113, n. 1, p. 149–154, 1997.

SUBBIAH, V; REDDY, K. J. Interactions between ethylene, abscisic acid and cytokinin during germination and seedling establishment in Arabidopsis. **Journal of biosciences**, v. 35, n. 3, p. 451-458, 2010.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. Metabólitos secundários e defesa vegetal. **Fisiologia vegetal**. 4. ed. Porto Alegre: Artmed, 2004. 719p.

TAIZ, L. *et al.* **Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal**. 6. ed. Porto Alegre: Artmed, 2017. 888p.

VIEIRA, A. R. *et al.* Action of gibberellic acid (GA₃) on dormancy and activity of alpha-amylase in rice seeds. **Revista Brasileira de Sementes**, v. 24, n. 2, p. 43–48, 2002.

VISHAL, B.; KUMAR, P. P. Regulation of seed germination and abiotic stresses by gibberellins and abscisic acid. **Frontiers in Plant Science**, v. 9, 2018.

VIVIAN, R. *et al.* Dormência em sementes de plantas daninhas como mecanismo de sobrevivência –Breve revisão. **Planta Daninha**, vol. 26, n. 3, p. 695-706, 2008.

WANG, Y. *et al.* Cytokinin antagonizes ABA suppression to seed germination of Arabidopsis by down regulating ABI5 expression. **The Plant Journal**, v.68, p.249–261, 2011.

YANG, N. *et al.* The inhibited seed germination by ABA and MeJA is associated with the disturbance of reserve utilizations in *Astragalus membranaceus*. **Journal of Plant Interactions**, v. 13, n. 1, p. 388–397, 2018.

YANMEI, W. *et al.* Changes in ABA, IAA, GA₃, and ZR Levels during Seed Dormancy Release in *Idesia polycarpa* Maxim from Jiyuan. **Polish Journal of Environmental Studies**, v. 27, n. 4, p. 1833-1839, 2018.

HORMÔNIOS E REGULADORES VEGETAIS: VILÕES OU HERÓIS?

ZUCARELI, C. *et al.* Fitoreguladores e germinação de sementes de maracujá doce em condições de laboratório. **Scientia Agraria**, v. 4, n. 1, p. 9-14, 2003.

AS RELAÇÕES DA LUZ E TEMPERATURA COM A DORMÊNCIA DE SEMENTES

Ana Beatriz Marques Honorio ^{*1}

Patricia Luciana Carriel Corrêa ^{*2}

Gisela Ferreira ^{*3}

^{*1}. Discente do Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Instituto de Biociências de Botucatu (IBB), Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho (UNESP). E-mail: beatriz.honorio@unesp.br

^{*2}. Discente do Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Instituto de Biociências de Botucatu (IBB), Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho (UNESP). E-mail: carriel.correa@unesp.br

^{*3} Professora Doutora, Setor de Biologia Vegetal, IB/UNESP, Botucatu-SP. E-mail: gisela.ferreira@unesp.br

AS RELAÇÕES DA LUZ E TEMPERATURA COM A DORMÊNCIA DE SEMENTES

1. Introdução

O mecanismo de dormência apresenta particularidades, tornando difícil qualquer generalização sobre suas causas, pois, existem variações em função da espécie cultivada, condições edafoclimáticas, processamento de sementes e armazenamento (SANTANA *et al.*, 2019). Sendo assim, as escolhas de tratamentos eficientes para superação da dormência também variam, onde os mais utilizados são os químicos, mecânicos e térmicos (CARDOSO *et al.*, 2014). Graeber *et al.* (2012) exaltam também a necessidade das espécies em reconhecer ambientes favoráveis e, com isso, desenvolver mecanismos de dormência para garantir a sobrevivência de seus descendentes.

A dormência, portanto, conforme abordado em outros capítulos, é um bloqueio à germinação, que pode persistir no estado embebido e representa um mecanismo adaptativo possibilitando à semente retardar a germinação até que sejam encontradas condições ambientais favoráveis ao estabelecimento da planta (WEBSTER *et al.*, 2016). Consequentemente, a dormência em diferentes espécies pode ser superada por sinais ambientais diversificados, incluindo geralmente, luz e temperatura, fatores que serão discutidos neste capítulo.

2. A temperatura e a dormência de sementes

Além dos fatores genéticos e hormonais, citados nos capítulos anteriores, a dormência nas sementes ocorre devido a influência dos fatores ambientais durante a fase de maturação e, em muitas plantas, a formação de estruturas ou de mecanismos que induzem a dormência é iniciada a partir de combinações de variáveis ambientais específicas (LOPES; NASCIMENTO, 2012).

Mesmo quando o desenvolvimento morfológico e a transição fisiológica para o estado de dormência estão sob controle endógeno, o mecanismo principal que dá origem a esses mecanismos de dormência depende da percepção e respostas a sinais ambientais. Dessa forma, pode-se destacar o fotoperíodo, a temperatura, a umidade relativa do ar e a disponibilidade hídrica como fatores ambientais que influenciam na dormência (MARCOS FILHO, 2005).

A dormência pode ser classificada de acordo com a sua origem ou com os prováveis mecanismos envolvidos e, nesse contexto, sementes não dormentes de *Lactuca sativa* L., por exemplo, podem adquirir dormência secundária quando colocadas para germinar sob altas temperaturas, o que pode gerar dois fenômenos. O primeiro deles é a termoinibição, que é um processo reversível uma vez que a germinação acontece quando a temperatura reduz para um nível mais adequado. O segundo é a termodormência, que também é considerada dormência secundária. Nesse caso, não há a germinação das sementes após a redução da temperatura, sendo necessários tratamentos de hidratação e desidratação, conhecidos como “priming” (NASCIMENTO, 2003).

O balanço hormonal pode induzir, ou não, a superação de dormência, como já abordado em outros capítulos, no entanto, cabe salientar que durante o processo de embebição, as sementes dormentes continuam a sintetizar ácido abscísico (ABA) (indutor da dormência primária), ou ainda, sementes não dormentes podem sintetizar ABA em condições de oxigenação inadequada e induzir a dormência. Por outro lado, giberelinas e citocininas desempenham um papel permissivo à germinação (LOPEZ; NASCIMENTO, 2012).

Os hormônios, portanto, podem interagir com fatores ambientais, fazendo com que as sementes apresentem exigências específicas quanto à luz e condições de temperatura para superar a dormência. Estudo conduzido por Nascimento *et al.* (2000) demonstrou a importância da luz no processo de superação da dormência, uma vez que sementes de alface mantidas a 35° C, no escuro, germinaram apenas 7%, em contraste com a germinação de 94% das sementes na presença de luz.

Há estudos que investigam os efeitos estimulantes de um breve aumento de temperatura na quebra da dormência, incluindo exposição de sementes relativamente secas ao fogo. Normalmente, as espécies suscetíveis possuem tecidos externos de proteção rígidos (tegumento ou parte do fruto) e as sementes conseguem superar a dormência física (impermeabilidade à água) ou mecânica (embrião restrito) à medida que o aquecimento rompe esses tecidos (VALBUENA; VERA, 2002).

O emprego do calor seco é um método alternativo utilizado na superação da impermeabilidade do tegumento, que consiste na exposição das sementes a altas temperaturas, podendo ser considerado satisfatório, prático e não prejudicial. Além disso, é possível utilizá-lo em larga escala em razão da facilidade de aplicação com

os riscos reduzidos (CASTRO, 2010).

Ao estudar a superação da dormência de sementes de *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong com a utilização do calor seco, Almeida *et al.* (2018) observaram que a exposição das sementes dessa espécie a uma temperatura de 60° C por cerca de 5 minutos, aumentou o poder germinativo da mesma. Segundo os autores, essa condição pode ser semelhante às situações ambientais pelas quais as sementes estão expostas em seu “habitat” natural, porém, ainda se torna necessário o aprimoramento do tempo de permanência em estufa e melhores ajustes da temperatura.

Alguns autores, tais como Rodrigues *et al.* (2008) com sementes de *Acacia mangium* Willd., da Silva Marques *et al.* (2020) com sementes de pimenta “Cumari Verdadeira” e Nóbrega e Nascimento (2020) analisando a sanidade de sementes e a influência no controle de fitopatógenos estudaram também o uso da água associado com temperaturas elevadas.

A imersão de sementes em água quente propicia a quebra de dormência, pois amolece o tegumento e favorece a permeabilidade, além de ser um método com baixo custo que pode ser utilizado em larga escala (CASTRO *et al.*, 2017), proporciona riscos menores de toxicidade e é mais prático em relação a métodos químicos e mecânicos, especialmente para sementes pequenas (BENEDITO *et al.*, 2017).

Em estudo que avaliou a emergência de plântulas de *Astrocaryum aculeatum* G. May em resposta às temperaturas e períodos de embebição das sementes, foi observado melhor índice de velocidade para a imersão em água sob temperatura que variou de 25 a 40°C (NAZÁRIO; FERREIRA, 2010). No entanto, temperaturas acima da faixa ótima, a princípio, aceleram a germinação, mas com a interrupção da exposição, diminui o número de sementes que podem germinar (CARVALHO; NAKAGAWA, 2012).

As temperaturas baixas também exercem importante papel no mecanismo de dormência de sementes. A estratificação é uma técnica que consiste em manter as sementes em baixas temperaturas para estimular a produção de giberelina, hormônio que induz o crescimento, sendo indicado quando o embrião se apresenta pouco desenvolvido (MORI; PINÃ-RODRIGUES; FREITAS, 2012). Durante a dormência, as atividades metabólicas essenciais continuam a acontecer, no entanto, com uma velocidade reduzida e, para superar a dormência, torna-se

necessário um período de frio contínuo (MULLER *et al.*, 2020).

Ao estudar a influência da temperatura na expressão da dormência em sementes de trigo, Franco *et al.* (2009) constataram a interferência da temperatura durante o período de enchimento dos grãos e após a maturidade, isso porque, durante o enchimento de grãos, não ocorreram chuvas e a temperatura média esteve próxima a 20° C, condições consideradas favoráveis para a manifestação da dormência em sementes de trigo.

A dormência pode ser induzida por temperaturas abaixo de 15°C, aliada com fatores genéticos, durante o período de enchimento das sementes, porém, a baixa temperatura também se mostra efetiva para superar a dormência após a maturidade, principalmente quando se está na faixa de 15 a 20 ° C (REDDY; METZGER; CHING, 1985).

Com isso, a importância da temperatura deve ser ressaltada, devido sua influência na velocidade de absorção de água, e seu papel fundamental nas reações bioquímicas, já que a atividade da peroxidase age como catalizador nas reações de oxidação, auxiliando os compostos fenólicos que competem pelo O₂ e retardam ou inibem o processo germinativo (MENEZES; FRANZIN; BORTOLOTTI, 2009).

Além da temperatura, a germinação de sementes pode depender de outros fatores ambientais, tais como luz, disponibilidade hídrica e oxigênio. A luz é um fator de extrema importância na germinação e estabelecimento de plântulas em seu habitat natural (YU *et al.*, 2008).

3. A percepção da luz na dormência de sementes

A dormência de sementes em diversas espécies pode ser quebrada pela luz. Algumas sementes germinam com exposições curtas à luz, outras requerem irradiação intermitente; outras ainda precisam de iluminação diária com certo fotoperíodo e quase todas estão sujeitas a interações entre luz e temperatura (BEWLEY; BLACK, 1982).

Em ambientes naturais as sementes podem ser encontradas sob diversas condições de luz e de temperatura, podendo estar expostas a luz solar direta, sombreadas sob o dossel, cobertas por serapilheira ou mesmo enterradas (GODOI; TAKAKI, 2005).

A percepção da luz pela semente ocorre através do fitocromo (GODOI; GRANDIS; TAKAKI, 2005), um pigmento que captura sinais luminosos que podem, ou não, levar à germinação das sementes (NETO; AGUIAR; FERREIRA, 2003). Esse pigmento traduz os sinais de luz em sinais bioquímicos levando à mudanças moleculares e fisiológicas (CASAL; SÁNCHEZ; BOTTO, 1998). A giberelina (GA) e o ácido abscísico (ABA) são exemplos de sinais internos que desempenham papéis centrais na regulação da germinação das sementes, e estão relacionados ao fitocromo (SEO *et al.*, 2009).

O fitocromo apresenta cinco formas diferentes (A, B, C, D e E) codificadas por cinco genes distintos em *Arabidopsis thaliana* e em *Lycopersicon esculentum* (FERRAZ-GRANDE; TAKAKI, 2006). O fitocromo age como um sensor da qualidade espectral da luz por meio da fotoconversão entre suas duas formas mais estáveis (GODOI; GRANDIS; TAKAKI, 2009), sendo capazes de mudar de forma dependendo do comprimento de onda da luz a que estão expostos (LEON *et al.*, 2003). Os fitocromos são sintetizados no isômero de absorção de vermelho (Fv) e, ao absorver a luz vermelha, são convertidos no isômero de absorção de vermelho extremo (Fve) (DONOHUE *et al.*, 2007).

A forma do fitocromo Fv, que absorve a luz vermelha (V) com comprimento de onda de 660nm, é considerada biologicamente inativa. A forma Fve, que absorve a luz extrema (VE) com comprimento de onda de 730nm, é considerada a forma ativa (LEON; OWEN, 2003).

O modo de ação desse pigmento depende do tipo de radiação incidente, pois luz com alta relação V/VE pode induzi-lo a assumir a forma ativa (Fve), promovendo a germinação de sementes fotossensíveis, enquanto luz com baixa relação V/VE pode levá-lo a assumir a forma inativa (Fv), impedindo a germinação (NETO; AGUIAR; FERREIRA, 2003).

O fitocromo B (phyB) é responsável pela percepção da razão V:VE (razão entre fluências de 655-665nm e de 725-735nm) da luz e pela indução da germinação de sementes (GODOI; TAKAKI, 2005).

As sementes podem ser classificadas em três categorias, de acordo com a sua sensibilidade à luz branca. A primeira categoria é chamada de fotoblástica positiva, onde as sementes germinam apenas sob luz branca. Na segunda categoria, chamada fotoblástica negativa, as sementes germinam apenas no escuro e a luz branca inibe a germinação. Por fim, na terceira categoria, temos as

sementes insensíveis à luz, onde as sementes germinam tanto sob luz branca quanto no escuro (TAKAKI, 2001; LONE *et al.*, 2014).

Os efeitos fisiológicos do fitocromo foram classificados como três mecanismos distintos: as respostas de fluência muito baixa (VLFR), respostas de baixa fluência (LFR) e respostas de alta irradiância (HIR). O fitocromo A (phyA) é responsável pelo VLFR, permitindo que as sementes percebam a luz de fluências muito baixas. Já o phyB é responsável pela detecção da razão V/VE da luz filtrada do dossel e controla a germinação de sementes por LFR. As HIR também são mediadas pelo phyA (CASAL; SÁNCHEZ; BOTTO, 1998; TAKAKI, 2001).

A irradiação VE curta pode diminuir a porcentagem de germinação em sementes que germinam no escuro quando o Fve está presente em grandes quantidades, caracterizando LFR mediada por phyb. Por outro lado, a quantidade de Fve, após curta irradiação de VE, pode ser suficiente para induzir a germinação por VLFR mediada por phyA. Portanto, as sementes germinam no escuro devido ao alto nível de Fve pré-existente (LFR) e o baixo nível de Fve pode ser suficiente para induzir a germinação (VLFR) (CASAL; SÁNCHEZ, 1998; TAKAKI, 2001).

Sob o ponto de vista adaptativo e ecológico é possível observar uma relação entre a exigência de luz e o tamanho da semente (HEWITT, 1998). Sementes pequenas geralmente requerem luz para germinar, sugerindo que a resposta à luz e a massa da semente coevoluíram como uma adaptação para garantir a germinação de sementes pequenas apenas quando próximas à superfície do solo (KOUTSOVOULOU; DAWS; THANOS, 2014). Para plantas com sementes pequenas, incluindo *Arabidopsis*, alface, tomate e tabaco, a luz desempenha um papel importante na detecção de sua posição, pois se germinadas no subsolo, as mudas com poucas reservas de nutrientes podem não atingir a superfície do solo por falta de energia (SEO *et al.*, 2009).

Em estudo realizado com 131 táxons da família Campanulaceae, que possui sementes pequenas com massa de aproximadamente 10-200µg, a germinação de sementes foi maior na luz do que no escuro e o índice de germinação de foto-exigência diminuiu com o aumento da massa de sementes (KOUTSOVOULOU; DAWS; THANOS, 2014). Outro estudo realizado com 54 espécies com diferentes massas de sementes (0,032–22 mg) também mostrou que a luz é mais importante para germinação de sementes menores (MILBERG; ANDERSSON; THOMPSON, 2000).

Os fitocromos também são conhecidos por aumentar a quantidade de giberelinas bioativas nas sementes. Portanto, a aplicação de giberelinas exógenas promove a germinação de sementes foto-requerentes no escuro. Em experimento realizado com dez espécies de Campanulaceae, a germinação de sementes foi testada em condições de escuridão contínua com fornecimento de GA₃. O GA₃ substituiu a necessidade de luz em todas as espécies examinadas, e sua aplicação resultou em valores ainda maiores de germinação, em comparação com o tratamento de luz (KOUTSOVOULOU; DAWS; THANOS, 2014).

Um fator de interação do fitocromo chamado PIL5 (fator de interação com fitocromo “3-like5”) atua como um repressor da germinação de sementes (NEFF, 2012), regulando diretamente a expressão de genes que modulam a biossíntese de GA e ABA (JIANG *et al.*, 2016). Ao ocorrer a ativação do phyB pela luz vermelha, ele interage com PIL5 e causa sua degradação, possibilitando a germinação da semente (NEFF, 2012).

Diversos estudos têm sido realizados a fim de compreender as relações existentes entre a luz e a germinação de sementes em diferentes espécies.

Em trabalho com *Acacia polyphylla*, sementes foram submetidas à ausência de luz e a fotoperíodos de 1 a 12 horas sob luz branca (alta relação V/VE), além de fotoperíodos sob luz branca iniciados e finalizados com luz de sombreamento (baixa relação V/VE). Foi observado que as sementes necessitam de luz para expressar sua máxima germinabilidade, pois houve redução na porcentagem e na velocidade de germinação quando as sementes foram incubadas no escuro (NETO; AGUIAR; FERREIRA, 2003).

Em sementes de alface, a germinação é regulada pela luz, onde a luz vermelha induz a germinação das sementes de alface, e a luz vermelha extrema, fornecida imediatamente após a luz vermelha, suprime esse efeito (TOYOMASU *et al.*, 1998).

Em *Arabidopsis* o phyB desencadeia predominantemente a germinação de sementes “vermelho/vermelho extremo reversível”, enquanto o phyA medeia respostas de muito baixa fluência em luz vermelha e vermelha extrema. O phyB ativado pela luz interage e promove a degradação do regulador, que regula a expressão de genes que modulam a responsividade e biossíntese de GA e ABA e subsequente germinação de sementes (JIANG *et al.*, 2016).

A relação entre luz/temperatura e germinação de sementes é um assunto estudado com diversas espécies presentes em ambientes distintos, portanto é de

grande importância que tais estudos tenham continuidade para que cada vez mais sejam descobertas informações relevantes que nos ajudem a compreender as interações entre os fatores ambientais e a germinação de sementes, tendo em vista o conhecimento fisiológico e a propagação de espécies.

4. Conclusão

Neste capítulo foi possível observar com mais detalhes os mecanismos envolvidos na interação de fatores ambientais como luz e temperatura com a dormência de sementes. A quebra da dormência através da luz e da temperatura é uma forma de adaptação para garantir a germinação de sementes em condições favoráveis a cada espécie. Temperaturas ótimas e condições luminosas específicas são necessárias para que ocorra a quebra da dormência e consequente germinação de sementes.

Referências

- ALMEIDA, D.M.; UCELLA, F. J. G. M.; MARQUES, S. R. R.; AZEVEDO, T.K.B. Superação da dormência de sementes de *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong. com utilização de calor seco. **Agropecuária Científica no Semiárido**, v.14, n.2, 2018.
- BENEDITO, C. P.; RIBEIRO, M. C. C.; TORRES, S. B.; GUIMARÃES, I. P.; OLIVEIRA, K. J. B.. Dormancy overcoming, temperatures and substrates on germination of *Mimosa tenuiflora* Willd seeds. **Semina: Ciências Agrárias**, v.38, p.125-134, 2017.
- BEWLEY, J. D.; BLACK, M. Physiology and Biochemistry of Seeds in Regulation to Germination: viability, dormancy, and environmental control. Berlin. Springer-Verlag, 126p., 1982.
- CARDOSO, E. D.; SÁ, M. E.; HAGA, K. I.; BINOTTI, F. F. S.; NOGUEIRA, D. C.; VALÉRIO FILHO, W. V. Desempenho fisiológico e superação de dormência em sementes de *Brachiaria brizantha* submetidas a tratamento químico e envelhecimento artificial. **Semina: Ciências Agrárias**, v. 35, n. 1, p. 21–38, 2014.
- CARVALHO, N.M.; NAKAGAWA, J. Sementes: ciência, tecnologia e produção. 5 ed. Jaboticabal:FUNEP, 588p., 2012.
- CASAL, J. J.; SANCHEZ, R. A.; BOTTO, J. F. Modes of action of phytochromes. **Journal of Experimental Botany**, Vol. 49, No. 319, pp. 127–138, February 1998.
- CASAL, J. J.; SÁNCHEZ, R. A.; Phytochrome and seed germination. **Seed Science Research**, 8, 317-329, 1998.
- CASTRO, D. S.; ARAUJO, E. F.; BORGES, E. E. L.; AMARO, H. T. R.. Caracterização a testa de sementes de *Apuleia leiocarpa*([Vogel] J.R. Macbr) após superação de dormência. **Ciência Florestal**, v.27, n.3, p.1061-1068, 2017.
- DA SILVA MARQUES, M. L., VALE, L. S. R., DIAS, L. J., MOERNO, V. S., PEDROSA, J. A., DE JESUS, J. M. I., DOS SANTOS, W. M., CRUZ, D. R. C., MARTINS, A. L. DA

SILVA, DOS SANTOS, V. M. Quebra de dormência de sementes de pimenta ‘Cumari Verdadeira’. **Research, Society and Development**, 9, 9, 2020.

DONOHUE, K.; HESCHEL, M. S.; CHIANG, G. C. K.; BUTLER, C. M.; BARUA, D. Phytochrome mediates germination responses to multiple seasonal cues. **Plant, Cell and Environment**, 30, 202–212, 2007.

FERRAZ-GRANDE, F. G. A.; TAKAKI, M. Efeitos da luz, temperatura e estresse de água na germinação de sementes de *Caesalpinia peltophoroides* Benth. (Caesalpinoideae). *Bragantia*, Campinas, v.65, n1, p 37-42, 2006.

FRANCO, F. A. *et al.* Pré-esfriamento para superação da dormência de sementes de trigo colhidas na época da maturidade. **Rev.bras. sementes**, Londrina, v. 31, n. 2, p. 245-252, 2009.

GODOI, S. TAKAKI, M. Efeito da temperatura e a participação do fitocromo no controle da germinação de sementes de embaúba. **Revista Brasileira de Sementes**, vol. 27, no 2, p.87-90, 2005.

GODOI, S.; GRANDIS, A.; TAKAKI, M. A germinação de sementes de *Miconia theaezans* (Bon pl.) Cogniaux (Melastomataceae) é controlada pelo fitocromo. *Naturalia*, Rio Claro, v.32, p. 13-22, 2009.

GRAEBER K., NAKABAYASHI K., MIATTON E., LEUBNER-METZGER G. & SOPPE W.J.J. Molecular mechanisms of seed dormancy. **Plant, Cell & Environment**, 2012.

HEWITT, N. Seed size and shade-tolerance: a comparative analysis of North American temperate trees. **Oecologia**, 114:432-440, 1998.

JIANG, Z.; XU, G.; JING, Y.; TANG, W.; LIN, R. Phytochrome B and REVEILLE1/2-mediated signalling controls seed dormancy and germination in *Arabidopsis*. **Nature Communications**, 7:12377, 2016.

KOUTSOVOULOU, K.; DAWS, M. I.; THANOS, C. A. Campanulaceae: a family with small seeds that require light for germination. **Annals of Botany** 113: 135–143, 2014.

LEON, R. G.; OWEN, M. D. K. Regulation of weed seed dormancy through light and temperature interactions. *Weed Science*, 51:752-758. 2003.

LONE, A. B.; UNEMOTO, L.K.; FERRARI, E. A. P.; TAKAHASHI, L. S. A.; FARIA, R. T. The effects of light wavelength and intensity on the germination of pitaya seed genotypes. **Australian Journal of Crop Science**, 8, 1475-1480, 2014.

LOPES, A. C. A.; NASCIMENTO, W. M. Dormência em sementes de hortaliças. **Embrapa Hortaliças-Documentos (INFOTECA-E)**, 2012.

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

MASSANORI, T. New proposal of classification of seeds based on forms of phytochrome instead of photoblastism. **R. Bras. Fisiol. Veg**, 13, 104-108, 2001.

MENEZES, N. L.; FRANZIN, S. M.; BORTOLOTTI, R. P. Dormência de sementes em arroz: causas e métodos de superação. **Revista de Ciências Agro-Ambientais**, v. 07, n. 1, p. 35-44, 2009.

MILBERG, P.; ANDERSSON, L.; THOMPSON, K. Large-seeded spices are less dependent on light for germination than small-seeded ones. **Seed Science Research**, V. 10, pp 99 - 104 , 2000.

MORI, E. S.; PINÃ-RODRIGUES, F. C. M.; FREITAS, N. P. Sementes Florestais: Guia Para Germinação de 100 Espécies Nativas. São Paulo: Instituto Refloresta; 159 p., 2012.

MULLER, E. M., RIBEIRO, M. I., SILVA, S. M., CORSATO, J. M., & FORTES, A. M. T. Anatomia e fisiologia de sementes de *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub. submetidas ao armazenamento. **Ciência Florestal**, 30(3), 644-657, 2020.

NASCIMENTO, W. M.; D. J. CANTLIFFE, D. J.; HUBER, D. J. Thermotolerance in lettuce seeds: Association with ethylene and endo-b-mannanase. **Journal of the American Society Horticultural Science**, v. 125, p. 518-524, 2000.

NAZÁRIO, P.; FERREIRA, S. A. N. Emergência de plântulas de *Astrocaryum aculeatum* G. May. em função da temperatura e do período de embebição das sementes. **Acta amazônica**, v.40, p.165-170, 2010.

NEFF, M. M. Light-Mediated Seed Germination: Connecting Phytochrome B to Gibberellic Acid. **Developmental Cell** 22, April 17, 2012.

NETO, J. C. A.; AGUIAR, I. B.; FERREIRA, V. M. Efeito da temperatura e da luz na germinação de sementes de *Acacia polyphylla* DC. **Revista Brasil. Bot.**, V.26, n.2, p.249-256, jun. 2003.

NÓBREGA, J. S.; DO NASCIMENTO, L. C. Sanidade de sementes e sua influência no controle de fitopatógenos. **Research, Society and Development**, v. 9, n. 10, 2020.

REDDY, L.V.; METZGER, R.J.; CHING, T.M. Effect of temperature on seed dormancy of wheat. **Crop Science**, v.25, p.455-458, 1985.

RODRIGUES, A. P. D. C., KOHL, M. C., PEDRINHO, D. R., ARIAS, E. R. A., FAVERO, S. Tratamentos para superar a dormência de sementes de *Acacia mangium* Willd. **Acta Scientiarum. Agronomy**, Maringá, v. 30, n. 2, p. 279-283, 2008.

SEO, M.; NAMBARA, E.; CHOI, G.; YAMAGUCHI, S. Interrection of light and hormone signals in germinating seeds. **Plant Mol Biol**, 69:463–472, 2009.

TONETTO, T. S.; PRADO, A. P.; ARAUJO, M. M.; SCCOTI, M. S. V.; FRANCO, E. T. H. Dinâmica Populacional e Produção de Sementes de *Eugenia involucrata* na Floresta Estacional Subtropical. **Floresta e Ambiente**, v. 20, n. 1, p. 62–69, 2013.

TOYOMASU, T.; KAWAIDE, H.; MITSUHASHI, W.; INOUE, Y.; KAMIYA, Y. Phytochrome Regulates Gibberellin Biosynthesis during Germination of Photoblastic Lettuce Seeds. **Plant Physiol.** 118: 1517–1523, 1998.

VALBUENA, L.; VERA, M.L. The effects of thermal scarification and seed storage on germination of four heathland species. **Plant Ecol.** 161, 137–144, 2002.

WEBSTER, R. E.; WATERWORTH, W. M.; STUPPY, W.; WEST, C. E.; ENNOS, R.; BRAY, C. M.; PRITCHARD, H. W. Biomechanical and morphological mechanisms of heat shock-mediated germination in *Carica papaya* seed. **Journal of Experimental Botany**, Volume 67, Issue 22, 1 Pages 6373–6384, 2016.

O PAPEL DO TEGUMENTO E A MORFOLOGIA DO EMBRIÃO NOS MECANISMOS DE DORMÊNCIA E MÉTODOS DE SUPERAÇÃO

Alana E. Pereira^{*1}

Caroline Pardine Cardoso^{*2}

Gisela Ferreira^{*3}

^{*1} Eng. Agrônoma, Discente do Programa de Pós-Graduação em Agronomia – Proteção de Plantas FCA/UNESP, Botucatu – SP. E-mail: ae.pereira@unesp.br

^{*2} Eng. Agrônoma, Discente do Programa Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica) do Instituto de Biociências da UNESP, Campus de Botucatu – SP. E-mail: caroline.pardine@unesp.br

^{*3} Professora Doutora, Setor de Biologia Vegetal, IB/UNESP, Botucatu-SP. E-mail: gisela.ferreira@unesp.br

O PAPEL DO TEGUMENTO E A MORFOLOGIA DO EMBRIÃO NOS MECANISMOS DE DORMÊNCIA E MÉTODOS DE SUPERAÇÃO

1. Introdução

A semente é a fase mais importante no ciclo de vida de um vegetal para garantir a sobrevivência da espécie e, neste contexto, os mecanismos de dormência e germinação corroboram para tal objetivo (SMITH *et al.*, 2003). Sua formação é um processo complexo e amplamente estudado que se inicia após células masculinas fundirem-se com gametas femininos dentro das flores, levando à formação do embrião (LI; LI, 2015). Deste modo, o óvulo fertilizado desenvolve-se e tem, como resultado, a semente (KERBAUY, 2004).

A influência do tegumento, bem como a morfologia do embrião nos mecanismos de dormência, de maneira velada inicialmente foi observado por Charles Darwin (1859 [1892]), em seu livro *The Origin of Species*, onde o autor relata que, após coletar uma quantidade de solo e armazená-lo por seis meses, pôde observar 537 sementes germinadas em diferentes períodos. Essa relação entre tempo de germinação e quantidade de sementes levantou diversas hipóteses sobre o comportamento da germinação em diferentes espécies, de acordo com fatores intrínsecos e extrínsecos à mesma.

Conforme explanado no capítulo “Histórico e Classificação da Dormência”, há diversas divisões e parâmetros provenientes de cada espécie que nos dão embasamento para classificar determinado tipo de dormência. Com isso, não há como compreender a importância do estudo anatômico de sementes sem citar as classes de dormência que podem apresentar permeabilidade, ou seja, a classe de dormência que é imposta pelos envoltórios da semente (BEWLEY; BLACK, 1982).

Os envoltórios podem prevenir a germinação por interferirem na entrada de água, nas trocas gasosas, conter inibidores químicos, agir como uma barreira contra os inibidores de escape do embrião, modificar a quantidade de luz que entra no embrião e/ou exercer uma restrição mecânica (BEWLEY; BLACK, 1982). Esse tipo de impedimento à germinação foi classificado como dormência física por Baskin e Baskin (2006). A dormência física está presente em mais de 18 espécies de angiospermas, como Baskin e Baskin (2014) relataram. O tegumento pode apresentar, então, grande importância na dormência e germinação de espécies

vegetais.

Outro fator importante relacionado à superação de dormência de sementes é o desenvolvimento embrionário, o qual durante suas alterações morfológicas exibem alterações qualitativas e quantitativas das substâncias de reserva, em consequência da alta atividade metabólica (CORREIA, 2010), podendo influenciar positiva ou negativamente na dormência de sementes.

No entanto, este capítulo não abrange os tipos ou classificação de dormência, mas sim como os envoltórios das sementes podem impedir a entrada de água ou gases na semente, levando à dormência. Discute-se também como o desenvolvimento do embrião pode se relacionar com a causa de dormência.

- O embrião

2.1. Formação do embrião

A origem do embrião é no zigoto, sendo constituído por cotilédones, com ou sem reservas e eixo embrionário composto por radícula ou raiz embrionária, dois entrenós caulinares, epicótilo, hipocótilo e plúmula. A função do eixo embrionário é reprodutiva, com capacidade de dar início a divisões celulares (POPINIGIS, 1985). O desenvolvimento da semente, caracterizado como embriogênese é acompanhado por tecidos de armazenamento, por exemplo, endosperma e tegumento, podendo ser denominado em sementes maduras como “casca” (BEWLEY *et al.*, 2013).

Após a fertilização, o zigoto é envolto pela parede celular e, depois várias divisões celulares ocorrem, as quais resultam em uma massa de células que se desenvolvem e originarão o embrião da semente. A partir das divisões da célula basal, é formado o pró-embrião, uma estrutura de formato cilíndrico, onde se distingue o suspensor. Essa estrutura é transitória, sendo dirigida conforme o desenvolvimento do embrião. Depois da formação do suspensor, as divisões celulares, originadas da célula distal, são intensificadas, resultando no desenvolvimento do embrião (MARCOS-FILHOS, 2015).

Até atingirem os estágios de plântulas, os embriões, tanto de origem nucelar, quanto sexual, possuem aspectos morfológicos característicos, como cordiforme, torpedo, globular ou cotiledonar. Tal fato dificulta a separação entre os embriões

(PASQUAL; PINTO, 1988).

No processo de desenvolvimento embrionário as alterações morfológicas são acompanhadas por alterações qualitativas e quantitativas de substâncias de reserva. Os embriões de dicotiledôneas passam por cinco fases, desde a primeira divisão celular até a maturação dos embriões (CORREIA, 2010). A primeira fase é caracterizada por alterações morfológicas, que ocorrem desde a primeira divisão do zigoto até a diferenciação da protoderme, designada como pró-embrião (CANHOTO, 2017). A segunda fase é denominada globular, formada por um conjunto de células com forma esférica e simetria radial, caracterizada pela intensa atividade mitótica. A terceira fase é denominada cordiforme, nesse estágio ocorre a passagem de simetria radial para simetria bilateral, com o início da diferenciação cotiledonar. A quarta fase é caracterizada pela diferenciação acentuada dos cotilédones, a partir do alongamento do embrião, onde podemos considerar que o embrião está na fase de torpedo. Nesta fase também ocorre o acúmulo de reservas no embrião. Por fim, a quinta fase é denominada cotiledonar. Nesta fase os cotilédones já estão bem diferenciados, com presença de raiz-hipocótilo, meristemas apicais, tecidos vasculares nítidos e com todas as células do embrião com substância de reserva (CORREIA, 2010; TAIZ; ZEIGER, 2006). De maneira geral, a formação do embrião em mono e dicotiledôneas não apresentam variações acentuadas (MARCOS-FILHOS, 2015).

O embrião totalmente formado é constituído de todos os órgãos primordiais da planta, que se formará apresentando graus distintos de diferenciação em relação ao formato, tamanho, vascularização e posição, fatores esses dependentes da espécie (MARCOS-FILHOS, 2015).

2.2. Função do embrião

A embriogênese acontece no interior do saco embrionário, uma vez que o zigoto contém organelas celulares tanto de gametas femininos, quanto masculinos (MARCOS-FILHOS, 2015). O embrião é o responsável pela descendência das sementes, podendo ser variável conforme as espécies. A diferença entre os embriões, conforme as espécies, não está relacionada apenas ao tamanho do embrião, mas também à sua organização. Dessa forma, em plantas dicotiledôneas, o embrião possui dois cotilédones. Já em plantas monocotiledôneas o embrião

possui apenas um cotilédone (BEWLEY *et al.*, 2013; CANHOTO, 2017).

Sementes morfológicamente imaturas normalmente são pequenas com embrião formado por um número escasso de células (2 a 100). Dessa forma, as sementes não apresentam quantidade suficiente de reservas para o crescimento da plântula e ocorre repressão do desenvolvimento nos estágios iniciais de histodiferenciação. Algumas espécies apresentam formação completa e a diferenciação do embrião, porém não ocorre a maturação do mesmo (MARCOS-FILHO, 2015).

Em casos de embriões subdesenvolvidos, ou seja, embriões diferenciados (cotilédones e eixo hipocótilo-radícula reconhecíveis), porém subdesenvolvidos em relação ao tamanho, a germinação das sementes acontece após uma fase de crescimento intra-seminal, que ocorre por condições ambientais favoráveis (BASKIN; BASKIN, 2004).

2.3. Morfologia com casos práticos e comparativos

A dormência de sementes pode ser relacionada com características das próprias sementes. Neste caso, a dormência acontece por fatores relacionados à semente, e não ao ambiente (BASKIN; BASKIN, 2001).

Na dormência fisiológica, as sementes se desligam da planta mãe com a estrutura morfológica completa, porém o embrião se encontra fisiologicamente imaturo, esse fato ocorre principalmente pela desuniformidade da maturação de sementes na mesma planta (MARCOS-FILHOS, 2015).

A dormência fisiológica, por ser causada por mecanismos de inibição fisiológica do embrião, que impede a emergência da radícula e esse impedimento pode estar relacionado ao balanceamento entre os hormônios reguladores de crescimento, que possuem papéis fundamentais na germinação das sementes (BASKIN; BASKIN, 2001; PIROLI *et al.*, 2005).

Em trabalho realizado com sementes de pequizeiro (*Caryocar brasiliense* Camb.) com dormência fisiológica, a aplicação de giberelina resultou em diminuição do tempo médio de germinação e no aumento da taxa de germinação (DOMBROSKI *et al.*, 2010).

Na dormência morfológica o embrião é conhecido como rudimentar ou morfológicamente imaturo. Nesse caso as sementes não apresentam embrião

totalmente estruturado (MARCOS-FILHOS, 2015). Neste tipo de dormência o embrião é subdesenvolvido em termos de tamanho, porém é diferenciado em cotilédones e eixo hipocótilo-radícula (TORRES, 2008).

Quando ocorre a dispersão de sementes da planta mãe com embrião imaturo ou rudimentar, o embrião precisa terminar seu desenvolvimento após a dispersão, para que aconteça a germinação das sementes (FONSECA, 2017). Segundo Anastácio e Santana (2010), a demora do processo germinativo e a alta porcentagem de viabilidade em sementes de *Ananas ananassoides* (Baker) L. B., em relação à porcentagem de germinação, ocorre devido ao embrião pouco desenvolvido, podendo ser resultante da dormência morfológica.

A dormência física é observada em espécies que possuem sementes grandes, em que o embrião armazena a maior parte das reservas requeridas no processo de germinação (VIVIAN *et al.*, 2008). A dormência física acontece pela presença do tegumento duro das sementes, o qual interfere na absorção de água pela semente e impede o suprimento necessário de oxigênio e as atividades respiratórias no embrião, responsáveis pelo fornecimento de energia para os processos metabólicos envolvidos na germinação (MEDEIROS FILHO *et al.*, 2002; VASCONCELOS *et al.*, 2010).

Quando ocorre a junção da dormência física com embriões dormentes na mesma semente, a dormência é denominada morfofisiológica, sendo um tipo raro de dormência de sementes, presente apenas em oito famílias de plantas (BASKIN; BASKIN, 2014; WILLIS *et al.*, 2014).

A dormência também pode estar relacionada a uma barreira mecânica, imposta pelos tecidos da semente, caracterizada como dormência mecânica. Neste caso, a barreira mecânica interfere no desenvolvimento do embrião durante a germinação, como acontece, por exemplo, em sementes de *Butia capitata* (Mart.) Becc. (LOPES *et al.*, 2011). Semente de *Eugenia stipitata* Mc Vaugh também é um exemplo de dormência mecânica, que ocorre pelo tegumento fibroso que interfere na expansão do embrião (CALVI, 2015).

Segundo Silva *et al.* (2014), sementes de guanandi (*Calophyllum brasiliense* Camb.) apresentam uma estrutura rígida envolta no embrião. Dessa forma, ocorre um impedimento físico, que interfere na entrada de água e na protrusão da raiz primária das sementes, sendo caracterizada como dormência física e mecânica.

O PAPEL DO TEGUMENTO E A MORFOLOGIA DO EMBRIÃO NOS MECANISMOS DE DORMÊNCIA E MÉTODOS DE SUPERAÇÃO

Em revisão realizada por Finch-Savage e Leubner-Metzger (2006), os autores apontam que diversos mecanismos fisiológicos, que podem fazer parte do próprio embrião e ou estar presentes em outras estruturas próximas, foram mencionados por inibir a emergência da radícula, sendo todos os mecanismos classificados como dormência fisiológica.

Alguns autores observaram que a manutenção do endosperma impede a germinação de sementes imaturas avaliadas “in vitro” (NUNES, 2007). Dessa forma, foi criada a hipótese que o endosperma pode ser responsável pelo fornecimento de inibidores que não deixam o embrião se desenvolver (PAIVA NETO *et al.*, 2014). Algumas pesquisas demonstraram que a presença do endosperma inibiu a protrusão da radícula em diversas angiospermas (IGLESIAS-FERNÁNDEZ; MATILLA, 2010). Hannachi *et al.* (2011) mencionam, em um trabalho realizado com sementes de oliva selvagem (*Olea europaea* L. var. *sylvestris*), que a germinação do embrião pode estar relacionada com os efeitos inibitórios do tegumento e do endosperma na germinação das sementes. Segundo esses mesmos autores, a dormência pode estar, principalmente, no endosperma e, posteriormente, no embrião. Paiva Neto *et al.* (2014) demonstraram o efeito inibitório do endosperma na germinação in vitro do embrião zigótico de pinhão manso. Ainda, mencionam que, possivelmente, o processo de inibição que o endosperma aparenta exercer sobre o embrião, está relacionado à dormência química.

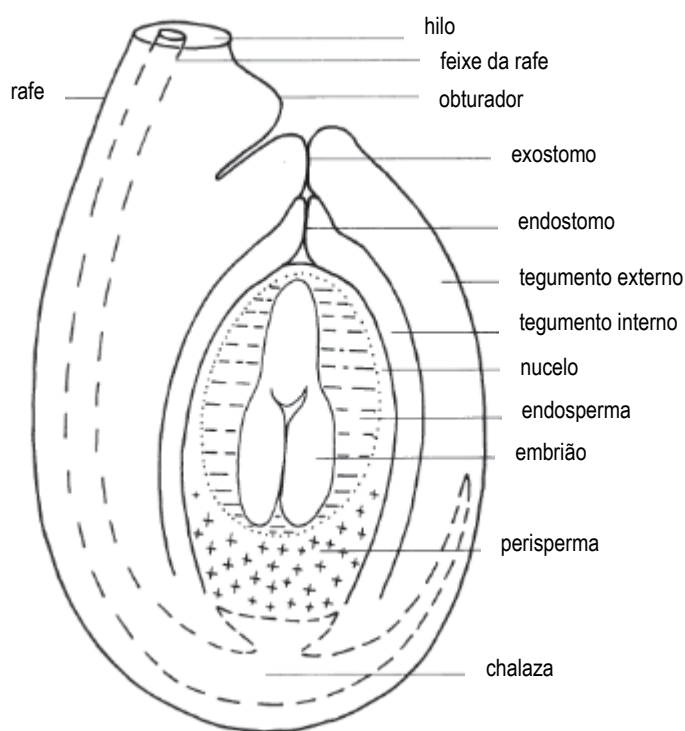
Em casos nos quais a dormência ocorre pelo subdesenvolvimento do embrião, podendo ser dormência morfológica ou morfofisiológica, as sementes necessitam de um período curto de condições favoráveis para que o embrião cresça até um tamanho específico, conforme a espécie (BASKIN; BASKIN, 1998; BASKIN; BASKIN, 2004; FINCH-SAVAGE; LEUBNER-METZGER, 2006). A dormência morfofisiológica ocorre em sementes com embriões subdesenvolvidos, mas também está associada à dormência fisiológica. Com isso, essas sementes precisam de um tratamento de quebra de dormência morfológica, seguido por quebra de dormência fisiológica. Em casos de dormência morfofisiológica o tempo de crescimento embrionário e da emergência radicular é maior que quando comparado, com sementes que possuem apenas dormência morfológica (SOUZA, 2019).

3 O tegumento

3.1. Estrutura geral de sementes

Para melhor visualização, observamos, na Figura 4, o esquema de Boesewinkel e Bouman (1984), representando a morfologia geral de uma semente de angiosperma e, em seguida, a explicação das estruturas.

Figura 4. Morfologia geral de sementes. Fonte: Boesenwinkel e Bouman (1984), traduzida.



Para compreender a influência do tegumento na germinação e dormência, precisamos relembrar, em primeiro lugar, que o óvulo faz parte da estrutura reprodutiva feminina de plantas onde ocorrem processos como a fertilização, a embriogênese e o desenvolvimento de sementes (GALBIATI *et al.*, 2013).

Endress (2011), afirma que a diversidade de óvulos em angiospermas é expressa graças à presença da testa em diversos fatores como o tamanho do óvulo, o grau de sua curvatura, a espessura do nucelo, número e espessura de integumento, formação de micrópila, tamanho do funículo, grau de vascularização do óvulo e sua diferenciação histológica, ao contrário de gimnospermas, que

apresentam apenas um tipo de tegumento, e podem ser consideradas mais estáveis e menos complexas quando comparadas à outra classe (ENDRESS, 2011).

Em angiospermas, de acordo com Johri & Rao (1984), o óvulo consiste em um nucelo e dois integumentos, que podem ser fixados à placenta ou aderidos a uma haste conhecida por funículo. A partir do funículo, em algumas espécies, podemos encontrar um envoltório, o arilo, que cobre o tegumento (ENDRESS, 2011) e ocorre em *Passiflora Linnaeus*, *Nymphaea Linnaeus* e na gimnosperma *Taxus baccata* (COEN; MAGNANI, 2018).

Quando o arilo é presente, podemos observar que os tegumentos interiores a ele se tornam mais duros e secos (MATILLA, 2019). Isso acarreta envoltórios mais difíceis e lentos por apresentarem “*water gap*” de modo natural. A cicatriz remanescente da desconexão do funículo é conhecida por hilo (DEBEAUJON; POURCEL, 2006).

No caso de *Arabidopsis*, o óvulo é formado por funículos, nucelos e chalaza (MATILLA, 2019). Um feixe vascular é estendido, da placenta até o funículo e chalaza, ambas estruturas são intercalares e, como consequência, são menos demarcados do que estruturas já conhecidas, como o nucelo e integumentos (ENDRESS, 2011). É importante ressaltar que a chalaza origina os integumentos interno e externo da semente (MATILLA, 2019) que resultam no tégmen e testa, respectivamente (BOESEWINKEL; BOUMAN, 1984). A região chalazal é de grande importância, já que é a conexão entre os tecidos vasculares do funículo materno e a extremidade de sementes (DEBEAUJON; POURCEL, 2006).

O nucelo é delimitado apenas com o início dos integumentos e, se não houver integumento, não haverá nucelo e o óvulo não é diferenciado de acordo com a morfologia (ENDRESS, 2011).

O envoltório de sementes de leguminosas é constituído pelo hilo, micrópila, rafe e região extrahilar e, durante a germinação dessa família, a radícula emerge do poro da micrópila (LUAN *et al.*, 2017). De acordo com Luan *et al.* (2017) a micrópila é formada durante o desenvolvimento do óvulo, originada a partir dos integumentos, enquanto que a ráfia é uma crista do envoltório, localizada do lado oposto à micrópila.

Já em gimnospermas, após a fertilização, o embrião é envolto pelo tecido de nutrição chamado megagametófito e não pelo endosperma, como ocorre em angiospermas (DEBEAUJON; POURCEL, 2006).

Além da diferenciação entre angiospermas e gimnospermas, é de suma importância caracterizar diferenças entre espécies de mesmas famílias através de análises visuais como histológicas e de varredura, com intuito de apontar a diferenciação estrutural e, assim, abranger os melhores tratamentos para superação da dormência física e entender o mecanismo de cada espécie.

3.2. Formação e funções do tegumento

O tegumento é responsável por envolver o nucelo e formar a micrópila (MATILLA, 2019), além de envolver e proteger o embrião e endosperma (FIGUEIREDO *et al.*, 2016; LI; LI, 2015), mas não deve ser considerado apenas um envoltório de proteção mecânica e química, já que auxilia no processo de manutenção entre dormência e germinação, além da inibição/nutrição do endosperma e do embrião em crescimento (GRAEBER *et al.*, 2012). É um tecido de origem materna que, em conjunto com o endosperma, determina o tamanho final da semente (FIGUEIREDO *et al.*, 2016; LI; LI, 2015).

Em sementes consideradas permeáveis, os fatores que devemos levar em consideração para sua germinação são o meio que se encontram, a embebição, temperatura, diferenciação de claro e escuro, estresse à umidade (água), e pH (BASKIN; BASKIN, 1998, 2014).

Para que as sementes superem a dormência física é preciso que ocorra a permeabilidade do tegumento (HU *et al.*, 2009).

3.3. Permeabilidade à água

A água, ao entrar na semente, amolece seus envoltórios e hidrata o embrião que, através de uma série de reações, emite a radícula (KRAMER; KOZLOWSKI, 1979).

Na família Fabaceae, a dormência das sementes normalmente ocorre pela impermeabilidade do tegumento, uma vez que os envoltórios apresentam determinada resistência à entrada de água e/ou gases ao embrião, interferindo no início da hidratação e refletindo no processo germinativo (BEWLEY; BLACK, 1982).

A permeabilidade à água acontece devido à presença de uma, ou mais, camadas de células paliçádicas chamadas macroesclereídes (ROBLES-DÍAZ; *et al.*,

2016), que são fortemente lignificadas e impregnadas com inúmeros componentes repelentes à água (BASKIN; BASKIN, 2006). Essa transformação de impermeável para permeável pode ser realizada por aberturas na semente ou no tegumento e é um processo controlado por condições ambientais na natureza dependendo de cada espécie, havendo as que se tornam permeáveis durante certo período do ano (BASKIN; BASKIN, 2014).

Essa transformação, em relação à permeabilidade da “*water gap*”, é conhecida como quebra da dormência física, e é causada pela ruptura do “*water gap*” presente na semente (GAMA-ARACHCHIGE *et al.*, 2013). O termo “*water gap*” é dado a uma região que difere do resto da semente e tegumento (BASKIN; BASKIN, 1998), é uma área morfo-anatomicamente especializada e, segundo Gama-Arachchige *et al.* (2013), há “*water gap*” diferentes caracterizados em sete famílias (Curcubitaceae, Fabaceae, Malvaceae, Nelumbonaceae, Rhamnaceae, Sapindaceae e Surinaceae) com dormência física presente, sendo eles: Hilo, micrópila, chalaza, “*pseudolens*”, “*lens*” ou estrofiolo (BEZERRA *et al.*, 2019), “*oculus*”, “*gap*”, “*slit*” e uma protuberância detectada em sementes de *Nelumbo nucifera*.

O “*water gap*”, segundo Gama-Arachchige *et al.* (2013), é responsável por manter e quebrar a dormência física, sendo objeto de diversos estudos até o momento. Além dos tipos de “*water gap*” citados anteriormente, estudos recentes determinaram a pleurograma como estrutura participante do grupo em Fabaceae, que é uma estrutura próxima a região do hilo (RODRIGUES-JUNIOR *et al.*, 2019).

Em sementes de leguminosas (Fabaceae) constataram que a camada próxima ao embrião de osteosclereide é hidrofílica enquanto a parte próxima da célula paliçádica é hidrofóbica. Porém, foi comprovado que a entrada de água, apesar de ocorrer através da micrópila em sementes de *Vigna radiata*, *Vigna unguiculata*, *Phaseolus angularis* e *Glycine Max*, tiveram sua embebição detida pelo osteosclereide (LUAN *et al.*, 2017).

3.4. Outros tipos de permeabilidade

A permeabilidade de sementes pode ser constatada também pela presença de flavonoides, pois aumentam a espessura da testa e a força mecânica do envoltório, além de ácidos fenólicos e lignina (DEBEAUJON; POURCEL, 2006).

A presença dos envoltórios ao redor do embrião pode também impedir a troca de gases, já que o oxigênio é incapaz de entrar e o dióxido de carbono incapaz de sair, inibindo a respiração da semente (DEBEAUJON; POURCEL, 2006). Edelstein *et al.* (1995) concluíram que a difusão restrita de oxigênio através do envoltório da semente, em conjunto com o aumento da sensibilidade do embrião à hipóxia, causou uma dormência imposta pelos tegumentos de sementes de *Cucumis melo* quando expostas a baixas temperaturas.

O envoltório de sementes de *Cardiospermum halicacabum* é composto por uma única camada de células paliçádicas e múltiplas camadas de células do esclerênquima, foi constatada a presença de bolhas na embebição dessas sementes, formadas apenas após a ruptura dessas células paliçádicas mais externas e finas (GAMA-ARACHCHIGE *et al.*, 2013).

Segundo Garcia *et al.* (2006), as sementes das gimnospermas *Podocarpus lambertii* e *P. sellowii* possuem estruturas morfo-anatômicas semelhantes em relação ao tegumento, com camadas de estrutura espessa, ao mesmo tempo que há abundância de endosperma com consistência gelatinosa, mas divergem em relação ao tamanho e teor inicial de água para germinar.

A entrada de água em sementes de *Lupinus elegans*, *L. exaltatus*, *L. reflexus* e *L. rotundiflorus* ocorre através das lentes, enquanto em *L. mexicanus* e *L. montanus* ocorre através da micrópila (ROBLES-DÍAZ *et al.*, 2016). Ou seja, mesmo em plantas de mesmo gênero há diferenciação das estruturas que iniciam a absorção de água.

De acordo com Ferreira *et al.* (2011), plantas de *Adesmia tristis* apresentam dormência física por conta dos arranjos em paliçadas das macroesclereídes e osteosclereídes, que são potencializadas na região hilar por parênquimas taníferos. Esse arranjo de traqueóides está estruturado de forma vertical, na região do hilo, e, em conjunto com os astroesclereídes, formam espaços intercelulares que ampliam o potencial adaptativo dessas sementes em relação à umidade no ambiente, além dessa espécie não apresentar endosperma, já que o embrião preenche o espaço interno da semente (FERREIRA *et al.*, 2011).

4 Métodos de superação de dormência

Segundo Baskin e Baskin (2014), sementes que apresentam dormência física têm capacidade de armazenar grande quantidade de reserva. Entretanto, Graeber *et al.* (2012) afirmam que níveis muito baixos de dormência podem levar à germinação antes da época adequada em diferentes espécies, podendo causar mudas que não atingem a fase adulta.

Tanto a germinação quanto os processos de superação de dormência são amplamente estudados e desenvolvidos continuamente. Deve-se levar em consideração cada vez mais fatores externos à semente como o solo em que se encontram, época de colheita para realizar o estudo (BASKIN; BASKIN, 2006), além de fatores inerentes à semente, como o grau de dormência que se encontra, a rapidez de germinação, sua herança genética e, com isso, compreender que cada planta tem sua singularidade quanto a germinação e superação de dormência (BASKIN; BASKIN, 2014).

A dormência física, diferente das demais, apresenta a peculiaridade de não poder ser restabelecida uma vez que foi quebrada, porém, de acordo com Magalhães e Oliveira (2020) sementes de *Erythrina speciosa* podem desenvolver esse tipo de dormência após armazenadas, dependendo da quantidade de água na semente, além da distribuição do extrato mucilaginoso.

Para caracterizar a dormência física, curvas de embebição de amostras de sementes escarificadas comparadas a sementes não escarificadas podem ser utilizadas como método (CARDOSO, 2009).

Segundo Baskin e Baskin (2014), há diversas maneiras de quebrar a dormência física, como a escarificação mecânica, a escarificação com ácidos, utilização de enzimas, solventes orgânicos, percussão, pressurização de alta atmosfera, calor seco, calor úmido, armazenamento a seco, radiação, ultrassom e baixas temperaturas. É indicado conhecer a semente a ser trabalhada para utilização do melhor método de superação da dormência física, devido às diversas particularidades.

Iji *et al.* (1993) reportaram que sementes frescas de *Gliricidia* e *Xylia* germinaram prontamente, enquanto sementes de *Hymenacea courbaril* apresentaram tegumento espesso e a germinação foi constatada em solo apenas a 23 °C, sem qualquer escarificação. No caso de sementes de *Leucaena leucocephala*, o método mais adequado para superar a dormência é o uso da escarificação com lixa d'água nº100 (MENDONÇA *et al.*, 2020).

Considerando o comportamento distinto entre espécies, recomenda-se a consulta literária nas regras de análise de sementes (RAS) quando aplicável, já que abrange informações para análises, amostragens e outras informações de acordo com as espécies estudadas e suas especificidades.

5 Conclusão

O conhecimento a respeito de características embrionárias e do tegumento das sementes leva a maior compreensão quanto à ampla diferenciação dos mecanismos de dormência entre espécies. Com isso, há possibilidade de adoção de práticas mais eficientes de superação da dormência, de acordo com suas características.

Referências

- ANASTÁCIO, M. R.; SANTANA, D. G. Germination characteristics of seeds of *Ananas ananassoides* (Baker) L. B. Sm. (*Bromeliaceae*). **Acta Scientiarum – Biological Sciences**, v. 32, n. 2, p. 195-200, 2010.
- BASKIN, C. C.; BASKIN, J. M. A classification system of seed dormancy. **Seed Science Research**, v. 14, n. 1. P. 1-16, 2004.
- BASKIN, C. C.; BASKIN, J. M. **Seeds. In Seeds** (Ed.1). Elsevier, 1998.
- BASKIN, C. C.; BASKIN, J. M. **Seeds: ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination**, 2001.
- BASKIN, C. C.; BASKIN, J. M. **Seeds: ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination**, (Ed. 2), Elsevier Ltd, 2014.
- BASKIN, C. C.; BASKIN, J. M. The natural history of soil seed banks of arable land. **Weed Science**, v. 54, n. 3, p. 549-557, 2006.
- BEWLEY, J. D. BLACK, M. Physiology and biochemistry of seeds. **Journal of Chemical Information and Modeling**, v. 53, n. 9, 1982.
- BEWLEY, J. D. BRADFORD, K., HILHORST, H.; NONOGAKI, H. **Physiology of development, germination and dormancy**. (Ed. 3), 2013.
- BEZERRA, A. C.; ZUZA, J. F. C.; BARBOSA, L. S.; OLIVEIRA, L. C. L.; SANTOS, E. N.; ALVEZ, E. U. **Meio Ambiente (Brasil) Qualidade física, fisiológica e anatomia do tegumento de *Fabaceae***. V. 47, p. 41-47, 2019.
- BOESEWINKEL, F. D.; BOUMAN, F. The seed: structure. **Embryology of Angiosperms**, p. 567-610, 1931.
- CALVI, G. P. Armazenamento das sementes recalcitrantes de *Eugenia stipitata McVaugh*: **Aspectos tecnológicos e fisiológicos**, 101 p. 2015.
- CANHOTO, J. Semente. **Revista de Ciência Elementar**, n. 5, v. 1, p. 1-4, 2017.
- CARDOSO, V. J. Conceito e classificação da dormência em sementes. **Oecologia**

Brasilienses, v. 13, n. 4, p. 619-631, 2009.

COEN, O.; MAGNANI, E. Seed coat hickness in the evolution of angiosperms. **Cellular and Molecula Life Sciences**, v. 75, p. 2509–2518, 2018.

CORREI, A. E. C. **Análise de substâncias de reserva em embriões zigóticos e somáticos de feijoa e de tamarilho : otimização da embriogénese somática**. 2010. Dissertação (Mestrado em Biologia, área de especialização de Biotecnologia Vegetal) - Universidade de Coimbra, Coimbra, 2010.

DEBEAUJON, I.. POURCEL, L. **2 Seed coat development and dormancy**, 2006.

DOMBROSKI, J. L. D.; PAIVA, R.; ALVES, J. M. C.; SANTOS, B. R.; NOGUEIRA, R. C.; PAIVA, P. D. O.; BARBOSA, S. Physiologic dormancy breaking methods os Caryocar brasiliense Camb. **Cerne**, v. 16, n. 2, p. 131-135, 2010.

EDELSTEIN, M. CORBINEAU, F.; KIGEL, J.; NERSON, H. Seed coat structure and oxygen availability control lowtemperature germination of melon (*Cucumis melo*) seeds. **Physiologia Plantarum**, v. 93, n. 3, p. 451-456, 1995.

ENDRES, P. K. Angiosperm ovules: divesity, development, evolution. **Annal of Botany**, v. 107, n. 9, p. 1465-1489, 2011.

FEREIRA, N. R.; FRANKE, L. B.; MOÇO, M. C. C. Estudos morfo-anatômicos relacionados à dormência em sementes de *Adesmia tristis* Vogel (Fabaceae). **Revista Brasileira de Sementes**, v. 33, n. 3, p. 447–453, 2011.

FIGUEIREDO, D. D.; BATISTA, R. A.; ROSZAK, P. J.; HENNIG, L.; K), C. (2016). Auxin production in the endosperm drives seed coat development in *Arabidopsis*. **Plant Biology**, v. 2, p. 1–23.2016.

FINCH-SAVAGE, W. E.; LEUBNER-METZGER, G. **Seed dormancy and the control of germination**. v. 7, n. 2, p. 1–16, 2006.

FONSECA, D. R. **Dormência de sementes: tipos, importância e fatores que à afetam**. v. 66, p. 37–39, 2017.

GALBIATI, F.; SINHA ROY, D.; SIMONINI, S.; CUCINOTTA, M.; CECCATO, L.; CUESTA, C.; SIMASKOVA, M.; BENKOVA, E.; KAMIUCHI, Y.; AIDA, M.; WEIJERS,

D.; SIMON, R.; MASIERO, S.; COLOMBO, L. An integrative model of the control of ovule primordia formation. **Plant Journal**, v. 6, n. 3, p. 446–455, 2013.

GAMA-ARACHCHIGE, N. S.; BASKIN, J. M.; GENEVE, R. L.; BASKIN, C. Identification and characterization of ten new water gaps in seeds and fruits with physical dormancy and classification of water-gap complexes. **Annals of Botany**, v. 112, n. 1, p. 69–84, 2013.

GARCIA, L. C.; NOGUEIRA, A. C.; ALQUINI, Y. Aspectos morfo-anatômicos de sementes de *Podocarpus lambertii* Klotz. e *Podocarpus sellowii* Klotz. - *Podocarpaceae*. **Revista Brasileira de Sementes**, v. 28, n. 3, p. 129–134, 2006.

GRAEBER, K. A. I.; NAKABAYASHI, K.; MIATTON, E.; LEUBNER-METZGER, G.; SOPPE, W. I. M. J. Molecular mechanisms of seed dormancy. **National Library of Medicine**, v. 35, n. 10, p. 1769–1786, 2012.

HANNACHI, H.; MARZOUK, S.; EL GAZZAH, M. Effects of tegument, endosperm, cold treatment and harvest date on germination of wild olive. **Dendrobiology**, v. 65, p. 47–54, 2011.

HU, X. W., WANG, Y. R., WU, Y. P., & BASKIN, C. C. (2009). Role of the lens in controlling water uptake in seeds of two *fabaceae* (*papilionoideae*) species treated with sulphuric acid and hot water. **Seed Science Research**, v. 19, n. 2, p. 73–80, 2009.

IGLESIAS-FERNÁNDEZ, R.; MATILLA, A. J. Genes involved in ethylene and gibberellins metabolism are required for endosperm-limited germination of *Sisymbrium officinale* L. seeds. **Planta**, v. 231, n. 3, p. 653–664, 2010.

IJI, P. A.; TARAWALI, G.; BABA, M. The influence of stage of development and sowing depth on seed quality and seedling emergence of *Gliricidia sepium*. **Seed Science and Technology**, v. 2, n. 1, p. 197–202, 1993.

JOHRI, B. M.; RAO, P. S. Experimental Embryology. **Embryology of Angiosperms**, v. 1902, p. 735–802, 1984.

KERBAUY, G. B. **Fisiologia Vegetal**. 7 ed. Rio de Janeiro, RJ: Guanabara Koogan S.A., 2004.

KRAMER, P. J.; KOZLOWSKI, T. T. **Physiology of Woody Plants**. Elsevier. 1979.

LI, N., & LI, Y. Maternal control of seed size in plants. **Journal of Experimental Botany**, v. 66, n. 4, p. 1087–1097, 2015.

LOPES, P. S. N.; AQUINO, C. F.; MAGALHÃES, H. M.; BRANDÃO JÚNIOR, D. D. S. Tratamentos físicos e químicos para superação de dormência em sementes de *butia capitata* (Martius) beccari. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 41, n. 1, p. 120–125, 2011.

LUAN, Z.; ZHAO, J.; SHAO, D.; ZHOU, D.; ZHANG, L.; ZHENG, W.; SUN, Q. I. A Comparison Study of Permeable and Impermeable Seed Coats of Legume Seed Crops Reveals the Permeability Related Structure Difference. **Pakistan Journal Botany**, v. 49, n. 4, p. 1435–1441, 2017.

LUIS PIROLI, E.; CASTILHO CUSTÓDIO, C.; REGINA VIEIRA DA ROCHA, M.; LUIS UDENAL, J. Germinação de sementes de canafistula *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub. tratadas para superação da dormência. **Colloquium Agrarie**, 2005.

MAGALHÃES, C. R.; OLIVEIRA, D. M. T. Testa structure in *erythrina speciosa* (Leguminosae): The role of the mucilaginous stratum in the acquisition of physical dormancy. **Acta Botanica Brasilica**, v. 34, n. 3, p. 592–598, 2020.

MARCOS FILHO, J. **Fisiologia de sementes de plantas cultivadas**. 2.ed. Londrina: ABRATES, 2015. 660p.

MATILLA, A. J. Seed coat formation: Its evolution and regulation. **Seed Science Research**, v. 29, n. 4, 215–226, 2019.

MEDEIROS FILHO, S.; FRANÇA, E. A.; INNECCO, R. Germinação de sementes de *Operculina macrocarpa* (L.) Farwel e *Operculina alata* (Ham.) Urban. **Revista Brasileira de Sementes**, v. 24, n. 2, p. 102–107, 2002.

MENDONÇA, A. J. T.; SILVA, M. C. C.; BERTO, F. H. R.; GONDIM, A. R. D. O.; MEDEIROS, M. N. V.; LINS, W. L. Superação de dormência em sementes de *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit. com métodos físicos e químicos. **Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável**, v. 15, v. 3, p. 325–329, 2020.

NUNES, C. F. **Caracterização de frutos, sementes e plântulas e cultivo de embriões de Pinhão-Manso (*Jatropha curcas* L.)**, 2007.

PAIVA NETO, V. B.; PRANOD, F. P.; RODRIGUES, L. A.; ZUFFO, M. C. R.; LIMA, S. F. Ação inibitória do endosperma na germinação in vitro de embrião zigótico de pinhão manso. **Ciência Rural**, v. 44, n. 3, p. 433-438, 2014.

PASQUAL, M.; PINTO, J. E. B. P. Cultura de embriões. **Notícias Da Associação Brasileira de Cultura de Tecidos de Plantas**, v. 9, p. 2-12, 1988.

POPINIGIS, F. **Fisiologia Sementes Popinigis**. 2. ed. Brasília, DF, 1985.

ROBLES-DÍAZ, E.; FLORES, J.; LAURA YÁÑEZ-ESPINOSA. Paths of water entry and structures involved in the breaking of seed dormancy of *Lupinus*. **Journal of Plant Physiology**, p. 75-80, 2016.

RODRIGUES-JUNIOR, A. G.; MELLO, A. C. M. P.; BASKIN, C. C.; BASKIN, J. M.; OLIVEIRA, D. M. T.; GARCIA, Q. S. A function for the pleurogram in physically dormant seeds. **Annals of Botany**, v. 123, n. 5, p. 867-876, 2019.

SILVA, R. C.; VIEIRA, E. S. N.; PANOBIANCO, M. Técnicas para superação da dormência de sementes de guanandi. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 49, n. 9, p. 719-727, 2014.

SMITH, M. T.; WANG, B. S. P.; SANGA, H. P. **Dormancy and Germination**, p. 149-176, 2003.

SOUZA, J. D. **Relação entre a presença de dormência e a dinâmica na emergência de herbáceas do banco de sementes do solo da caatinga**. p. 1-121, 2019.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Plant Physiology**. 4. ed. Sinauer Associates Inc., 2006.

TORRES, I. C. **Presença e tipos de dormência em sementes de espécies arbóreas da Floresta Ombrófila Densa**. 2008. Dissertação (Mestrado em biologia Vegetal) Universidade Federal de Santa Catarina – Santa Catarina, 2008.

VASCONCELOS, J. M.; CARDOSO, T. V.; SALES, J. F.; SILVA, F. G.; SANTANA, J. G. **Métodos de superação de dormência em sementes de Croada (*Mouriri elliptica***

Mart). p. 1199–1204, 2010.

VIVIAN, R.; SILVA, A. A.; GIMENES, JR., M.; FAGAN, E. B.; RUIZ, S. T.; LABONIA, V. Dormência em sementes de plantas daninhas como mecanismo de sobrevivência: breve revisão. **Planta Daninha**, v. 26, n. 3, p. 695–706, 2008.

WILLIS, C. G.; BASKIN, C. C.; BASKIN, J. M.; AULD, J. R.; VENABLE, D. L.; CAVENDER-BARES, J.; DONOHUE, K.; CASAS, R. R. The evolution of seed dormancy: Environmental cues, evolutionary hubs, and diversification of the seed plants. **New Phytologist**, v. 7, n. 2, p. 300–309, 2014.

ISBN: 978-65-89398-11-0

CDL



9 786589 398110

unesp 

 **IB** Instituto de
Biociências
Unesp Botucatu