



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE
PRÓ-REITORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO E PESQUISA



PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

Igor Silva da Hora

**Memória de hidratação no escuro de sementes: quando o fotoblastismo
altera as respostas das sementes à hidratação descontínua para
aumentar sua longevidade**

São Cristóvão

Sergipe – Brasil

2020

Igor Silva da Hora

**Memória de hidratação no escuro de sementes: quando o fotoblastismo
altera as respostas das sementes à hidratação descontínua para
aumentar sua longevidade**

Dissertação de Mestrado apresentada ao
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e
Conservação da Universidade Federal de
Sergipe, como requisito exigidos para a obtenção
do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

Orientador: Prof. Dr. Marcos Vinicius Meiado.

São Cristóvão

Sergipe – Brasil

2020

FICHA CATALOGRAFICA ELABORADA PELA BIBLIOTECA CENTRAL
UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE

H811m Hora, Igor Silva da
Memória de hidratação no escuro de sementes: quando o fotoblastismo altera as respostas das sementes à hidratação descontínua para aumentar sua longevidade/ Igor Silva da Hora; orientador Marcos Vinicius Meiado. – São Cristóvão, SE, 2020.
75 f. : il.

Dissertação (mestrado em Ecologia e Conservação) –
Universidade Federal de Sergipe, 2020.

1. Sementes. 2. Hidratação. 3. Plantas – Efeito da luz. 4. Banco de sementes. 5. Germinação. I. Meiado, Marcos Vinicius, orient. II. Título.

CDU 631.53.027

TERMO DE APROVAÇÃO

Memória de hidratação no escuro de sementes: quando o fotoblastismo altera as respostas das sementes à hidratação descontinua para aumentar sua longevidade

por

IGOR SILVA DA HORA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal de Sergipe, como parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

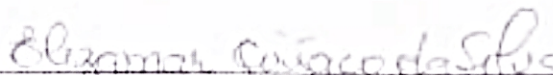
APROVADO pela banca examinadora composta por



PROF. DR. MARCOS VINICIUS MEIADO
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da
Universidade Federal de Sergipe



PROF. DR. KATIA FERNANDA RITO PEREIRA
Universidad Nacional Autónoma de México



PROF. DR. ELIZAMAR CIRÍACO DA SILVA
Universidade Federal de Sergipe

São Cristóvão/SE, 28 de fevereiro de 2020

À minha tia Maria, por toda
fé depositada em mim sempre!

Dedico

AGRADECIMENTOS

É chegado o fim de mais um ciclo. Junto a ele, entendo que agradecer faz-se extremamente necessário.

Não teria como iniciar estes agradecimentos sem mencionar meus pilares familiares, que me deram força e fé durante o andamento deste trabalho, meus pais e minha tia Maria, a quem dedico esta dissertação de mestrado. Agradeço, de todo o coração, a vocês que, mesmo não entendendo muito bem minha correria para um lado e para o outro atrás das sementes, nunca deixaram de estender a mão para mim, compreendendo que tudo isso era importante.

À minha namorada, Belinha, por todo o carinho, paciência e companheirismo. Além disso, agradeço também pelas idas à universidade, mesmo estando cansada muitas das vezes, para me ajudar a contar sementes e até desmontar experimentos. Valeu mesmo! Agradeço também à minha sogra, Cátia, que não mediu esforços para me ajudar quando precisei.

Ao meu amigo e pai científico, Marcos Vinicius Meiado, meu muito obrigado. Sem você este trabalho não teria sido desenvolvido. Sou muito grato pela amizade, por todos os ensinamentos, por nunca desistir de mim e por ser esse orientador que está sempre disposto a orientar e ajudar seus filhos científicos. Você é um exemplo a ser seguido como pessoa e profissional.

À essa família que o Laboratório de Fisiologia de Sementes representa. Agradeço aos amigos que fiz nessa família, que tornaram os dias em campo, no laboratório e na vida mais leves. Vocês são incríveis. Em especial, quero agradecer a Franciele por toda a ajuda com este trabalho, você foi parte fundamental dele. Agradeço também a Adelle, Joana e Rapha que, mesmo com as respectivas correrias, tiraram um tempo para me ajudar nas análises bioquímicas, até mesmo durante os finais de semana.

Aos meus amigos que, mesmo com a minha correria em experimentos e escrita de dissertação, não deixaram de dirigir a mim palavras de conforto e de otimismo. A vocês, meus amigos, meu muito obrigado.

Aos professores Elizamar Ciríaco da Silva, Kátia Fernanda Rito Pereira e Sidney Feitosa Gouveia, por aceitarem participar das minhas bancas de qualificação e de defesa, pelas contribuições e sugestões, as quais tentarei atender na versão definitiva do texto.

Aos professores e funcionários do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, por toda a contribuição, em especial a melhor secretária, Juliana Cordeiro, que sempre estava pronta para ajudar e tirar dúvidas sobre tudo. Agradeço também à técnica Michelle Fraga e aos técnicos do Departamento de Química, do Campus Professor Alberto Carvalho, por toda a prontidão em me ajudar com as soluções e reagentes necessários.

Por fim, agradeço à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior pela concessão da bolsa de mestrado e a Universidade Federal de Sergipe pela logística de espaços, transportes e afins.

*“Nada na vida deve ser temido,
somente compreendido.*

*Agora é hora de compreender mais
para temer menos.”*

(Marie Curie)

RESUMO - Este estudo objetivou investigar a influência da luz durante a hidratação descontínua de sementes de *Cereus jamacaru* DC. subsp. *jamacaru* e sua relação com a longevidade das sementes presentes no banco de sementes do solo. Duas hipóteses foram testadas: (1) a hidratação descontínua promove a manutenção da viabilidade das sementes, sendo representada por um aumento da longevidade e (2) sementes que passarem pela hidratação descontínua na presença da luz manterão sua viabilidade no banco por um tempo maior. As sementes foram submetidas a 0, 1, 2 e 3 ciclos de hidratação/desidratação (ciclos de HD) na presença e ausência de luz. Após a hidratação descontínua, um banco de sementes do solo foi criado em uma área de Caatinga e o comportamento germinativo (emergência de plântulas e T₅₀) e as análises bioquímicas (concentração de açúcares redutores e proteínas solúveis totais) foram avaliados em intervalos de 0, 3, 6, 9, 12 e 15 meses. Os ciclos de HD prolongaram a longevidade das sementes, corroborando a primeira hipótese deste estudo. Porém, apenas os tratamentos de ciclos de HD no escuro proporcionaram a manutenção da viabilidade das sementes por um período igual ou superior a nove meses, prolongando sua longevidade. Este estudo propõe a existência da memória de hidratação no escuro das sementes, a qual está relacionada ao aumento da sua longevidade no solo. Assim, a resposta à incidência luminosa durante a hidratação descontínua representa uma estratégia importante para o sucesso reprodutivo de espécies fotoblásticas positivas no ambiente natural, como ocorre com a espécie estudada.

Palavras-chave: ciclos de HD, viabilidade de sementes, luz, banco de sementes do solo, Cactaceae.

ABSTRACT – This study aimed to investigate the influence of light during the discontinuous hydration of *Cereus jamacaru* DC. subsp. *jamacaru* seeds and its relationship with the longevity of seeds present in the soil seed bank. We tested two hypotheses: (1) discontinuous hydration promotes the maintenance of seed viability, being represented by an increase in longevity and (2) seeds that go through discontinuous hydration in the presence of light will keep their viability in the bank for a longer time. Seeds were submitted to 0, 1, 2 and 3 hydration/dehydration cycles (HD cycles) in the presence and absence of light. After discontinuous hydration, we created a soil seed bank in an area of Caatinga and the germinative behavior (seedling emergence and T₅₀) and biochemical analyzes (reducing sugars and total soluble proteins concentration) were evaluated at intervals of 0, 3, 6, 9, 12 and 15 months. HD cycles prolonged seed longevity, corroborating the first hypothesis of this study. However, only the treatments of HD cycles in the dark provided the maintenance of the viability of the seeds for a period equal to or greater than nine months, prolonging their longevity. This study proposes the existence of the seed dark hydration memory, which is related to the increase of its longevity in the soil. Thus, the response to light incidence during discontinuous hydration represents an important strategy for the reproductive success of positive photoblastic species in the natural environment, as the studied species.

Keywords: cycles of HD, seed viability, light, soil seed bank, Cactaceae.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** (A) Emergência de plântulas (%) e (B) T₅₀ (dias) das sementes recém-coletadas de *Cereus jamacaru* DC. subsp. *jamacaru* (Cactaceae) submetidas a ciclos de hidratação/desidratação em duas diferentes situações de luminosidade. Dados representados por média ± erro padrão. Letras maiúsculas comparam os tratamentos de ciclos e letras minúsculas comparam os tratamentos de luminosidade..... **72**
- Figura 2.** Concentração de açúcares redutores (μmol/g) das sementes *Cereus jamacaru* DC. subsp. *jamacaru* (Cactaceae) submetidas a ciclos de hidratação/desidratação em duas diferentes situações de luminosidade. (A) sementes recém coletadas, (B) nove (C) doze meses após o estabelecimento do banco de sementes. Dados representados por média ± erro padrão. Letras maiúsculas comparam os tratamentos de ciclos e letras minúsculas comparam os tratamentos de luminosidade..... **73**
- Figura 3.** Concentração de proteínas totais (μmol/g) das sementes *Cereus jamacaru* DC. subsp. *jamacaru* (Cactaceae) submetidas a ciclos de hidratação/desidratação em duas diferentes situações de luminosidade. (A) sementes recém coletadas, (B) nove (C) doze meses após o estabelecimento do banco de sementes. Dados representados por média ± erro padrão. Letras maiúsculas comparam os tratamentos de ciclos e letras minúsculas comparam os tratamentos de luminosidade **74**
- Figura 4.** Emergência de plântulas (%) de *Cereus jamacaru* DC. subsp. *jamacaru* (Cactaceae) originadas a partir de sementes submetidas a ciclos de hidratação/desidratação na presença (A) e ausência da luz (B) e, posteriormente, mantidas em banco de sementes, em áreas de Caatinga, por um período de 15 meses. Dados representados por média ± erro padrão. **745**

Figura 5. T₅₀ (dias) de sementes *Cereus jamacaru* DC. subsp. *jamacaru* (Cactaceae) originadas a partir de sementes submetidas a ciclos de hidratação/desidratação na presença (A) e ausência da luz (B) e, posteriormente, mantidas em banco de sementes, em áreas de Caatinga, por um período de 15 meses. Dados representados por média ± erro padrão.. 76

SUMÁRIO

APRESENTAÇÃO	14
FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	15
<i>a) A luz e o processo germinativo</i>	15
<i>b) Disponibilidade hídrica e ciclos de hidratação e desidratação (HD)</i>	17
<i>c) Longevidade e banco de sementes</i>	23
<i>d) Germinação de Cactaceae</i>	26
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	31
Venha para o lado escuro da força e fique viva: hidratação descontínua no escuro aumenta a longevidade das sementes em banco de sementes no solo	46
Resumo	47
Introdução	48
<i>b) Influência da luminosidade durante os ciclos de HD nas sementes recém coletadas</i>	53
<i>c) Influência da luminosidade durante os ciclos de HD na longevidade das sementes</i>	54
<i>e) Análises bioquímicas</i>	55
<i>f) Parâmetros de germinação e análises estatísticas</i>	56
Resultados	57
<i>a) Influência da luminosidade durante os ciclos de HD nas sementes recém coletadas</i>	57
<i>b) Influência da luminosidade durante os ciclos de HD na longevidade das sementes</i>	58
Referências Bibliográficas	66

APRESENTAÇÃO

Assim que dispersas, as sementes iniciam o processo de envelhecimento, diminuindo a longevidade à medida que o tempo passa. Geralmente, essas sementes encontram-se em bancos de sementes no solo e utilizam fatores ambientais como, por exemplo, a disponibilidade de água e incidência luminosa para dar início ao seu processo germinativo.

Devido à irregularidade das chuvas e às altas temperaturas do solo nos ambientes semiáridos como a Caatinga, as sementes são submetidas à uma hidratação descontínua quando iniciam seu processo germinativo, passando por ciclos de hidratação e desidratação (ciclos de HD), que afetam diretamente a germinação das espécies. Além disso, a luminosidade influencia, principalmente, aquelas sementes que são fotoblásticas positivas e que estão presentes nas camadas mais superficiais do solo e só germinam na presença da luz. Assim, a combinação entre a hidratação descontínua e a disponibilidade luminosa exerce uma influência direta nas sementes dispersas nesse ambiente.

Dessa forma, esta dissertação de mestrado visa compreender os efeitos dos ciclos de HD, com ou sem influência da luz, sobre a longevidade das sementes de *Cereus jamacaru* DC. subsp. *jamacaru* (Cactaceae) em banco de sementes do solo. O mandacaru, como é popularmente conhecida a espécie, apresenta uma ampla distribuição no Nordeste do Brasil, em diversas fitofisionomias da Caatinga e associado a afloramentos rochosos. Assim, para entender esses efeitos na longevidade, foi avaliada a germinação, através de parâmetros fisiológicos e bioquímicos, para verificar se a hidratação descontínua combinada com a disponibilidade luminosa afeta a longevidade de sementes que formam banco de sementes no solo de ecossistemas semiáridos.

FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

a) A luz e o processo germinativo

Dentro do ciclo de vida das plantas, a luz é um fator de extrema importância para o sucesso ecológico das espécies, sendo que influencia em diversos processos fisiológicos, como a germinação das sementes, principalmente em ambientes áridos e semiáridos (Kigel 1995; Alencar et al. 2012b). Dessa forma, as plantas, ao longo do processo evolutivo, desenvolveram fotorreceptores para perceber sinais luminosos e transduzi-los (Sullivan & Deng 2003; Carvalho et al. 2011). Dentre os principais fotorreceptores vegetais podemos citar as clorofilas e os fitocromos.

Os fitocromos são cromoproteínas responsáveis por diferentes atividades fisiológicas como, por exemplo, a percepção do fotoperíodo para florescer, evitar o sombreamento, perceber a proximidade com outras plantas e, principalmente, controlar a germinação das sementes (Casal & Smith 1989; Smith & Whitelam 1990). Durante o processo germinativo, os fitocromos são os responsáveis pela fotopercepção. Estes fotorreceptores podem ser fotoconvertidas entre sua forma ativa (fitocromo vermelho extremo - FVE) e inativa (fitocromo vermelho - FV) (Moglich et al. 2010; Carvalho et al. 2011).

A fotoconversão ocorre da seguinte maneira: quando o FV absorve a luz no espectro vermelho, passa para sua forma ativa o FVE. Quando o FVE absorve a luz no espectro vermelho extremo retorna à sua forma inativa – FV. Assim, essa conversão tem grande influência no início da germinação das sementes, visto que indica à espécie sobre a disponibilidade luminosa incidente naquele meio (Chung & Paek 2003). Essa alteração na qualidade espectral luminosa é afetada pela absorção da luz pela vegetação presente no local (Franklin & Whitelam 2005; Carvalho et al. 2011).

Com o intuito de classificar as sementes, foram criadas categorias através do fotoblastismo, ou seja, da sensibilidade à luz na resposta germinativa das sementes (Vazquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993). Tais categorias são: fotoblásticas positivas, negativas e neutras, sendo para sementes que necessitam da presença de luz para germinar, para as que germinam exclusivamente no escuro e aquelas que germinam tanto na presença da luz, quanto no escuro, respectivamente (Takaki 2001; Baskin & Baskin, 2014; Flores et al. 2016).

Meiado et al. (2016), ao avaliar o efeito da luz na germinação de sementes de 30 táxons da família Cactaceae de diferentes ecossistemas do nordeste do Brasil, observaram que existia a ocorrência de dois comportamentos diferentes em relação ao fotoblastismo: sementes fotoblásticas positivas (todas da subfamília Cactoideae) e sementes fotoblásticas neutras (todas da subfamília Pereskioideae e espécies de Opuntioideae). Esses resultados indicam que a família, majoritariamente, tem dois comportamentos fotoblásticos distintos.

Além dessa classificação do fotoblastismo, também há uma classificação que relaciona o fotoblastismo e o tipo de fitocromo atuante. Em estudos com *Arabidopsis thaliana*, foram encontrados cinco fitocromos diferentes (phyA, phyB, phyC, phyD e phyE) que são codificados pelos cinco genes PHYA, PHYB, PHYC, PHYD e PHYE (Smith 1994; Takaki, 2001). Desta forma, cada fitocromo apresenta uma relação com a percepção luminosa das plantas.

Logo, sementes fotoblásticas positivas apresentam phyB, phyD e phyE, sendo estes dois em menor proporção, no controle da germinação. Nas sementes fotoblásticas negativas, o controle da germinação é realizado através do phyA e do phyB, sendo este quando o nível de fitocromo vermelho extremo está alto e há somente a necessidade de uma baixa incidência luminosa, enquanto o outro é através de uma alta irradiância

luminosa. Por fim, nas fotoblásticas neutras há o controle realizado por phyA em uma incidência luminosa muito baixa (Takaki 2001).

Assim, com base na influência das diferentes intensidades e qualidades da luz, buscaram-se encontrar relações e padrões que expliquem tais ‘comportamentos fotoblásticos’ (Meiado et al. 2016). Uma dessas relações encontradas foi com a massa das sementes (Millberg et al. 2000; Flores et al. 2016). Assim, sementes de maior massa conseguiriam germinar em camadas mais profundas do solo, com ausência de luz, e se estabelecer. Por outro lado, sementes de menor massa necessitariam de uma influência maior da luz para ocorrer a germinação, nas camadas mais superficiais do solo, e rapidamente tornar-se um ser autótrofo (Milberg et al. 2000; Baskin e Baskin 2014; Meiado et al. 2016).

Consequentemente, a resposta à incidência luminosa torna-se uma estratégia de extrema importância no sucesso ecológico de espécies, como por exemplo das fotoblásticas positivas, visto que a ausência de luz pode indicar que a semente está longe da superfície (Milberg et al. 2000), de modo que evitaria a germinação em um ambiente desfavorável para sua sobrevivência (Pons 2000; Flores et al. 2011, 2016; Meiado et al. 2016). Assim, evidencia-se o papel da luz ou do escuro em mudanças ecofisiológicas em favor do desenvolvimento da espécie. Além disso, outros fatores como a disponibilidade hídrica também podem afetar a germinação, como será visto no tópico a seguir.

b) Disponibilidade hídrica e ciclos de hidratação e desidratação (HD)

O estágio mais suscetível da vida de grande parte das plantas é a germinação, por conta da alta vulnerabilidade aos fatores do meio, como estresses bióticos e abióticos (Rajjou 2012; Baskin & Baskin 2014; Gurvich et al. 2017). A germinação é um processo marcado pela retomada do desenvolvimento do embrião, que foi cessado no final da fase de maturação, através da entrada de água na semente. Com essa retomada, eventos como

síntese de enzimas e a intensificação da respiração ocorrem, promovendo, assim, uma protrusão radicular através do tegumento. (Fenner & Thomson 2005; Rajjou 2012).

Além da disponibilidade luminosa, fatores ambientais como temperatura e disponibilidade hídrica afetam diretamente o processo germinativo e o estabelecimento de plântulas, apresentando extrema importância na seleção natural de estratégias ecológicas das espécies que promovam um aumento no sucesso reprodutivo e recrutamento da espécie no ambiente, principalmente nos ambientes áridos e semiáridos (Daws et al. 2002; Jurado & Flores, 2005; Meiado et al. 2010; Cheib & Garcia 2012; Baskin & Baskin 2014).

Em ambientes áridos e semiáridos, a precipitação ocorre de maneira irregular, caracterizando uma disponibilidade hídrica espaçada com a ocorrência de secas regulares. Sendo assim, a presença de água no solo é o fator mais limitante e crucial para a germinação nesses ambientes (Wilson & Witkowsky 1998; Meiado et al. 2012a; Shivanna 2018). Espécies que passam por fatores desfavoráveis à sua germinação, como é o caso dos intervalos de disponibilidade hídrica no solo dos ambientes áridos e semiáridos, desenvolvem estratégias que permitem o seu estabelecimento, como a dormência e uma alta longevidade. Tais atributos favorecem, por exemplo, a formação de banco de sementes no ambiente (Moles et al. 2003; Montiel & Montaña 2003; Jurado & Flores 2005; Cheib & Garcia 2012).

Um dos ecossistemas semiáridos existentes no Brasil é a Caatinga, localizada, majoritariamente, na região Nordeste do país. Devido à irregularidade na distribuição de chuvas, as sementes de muitas espécies desse ecossistema apresentam uma descontinuidade na germinação que ocorre na superfície dos solos, devido à disponibilidade de água por um curto período de tempo (Queiroz 2009; Santana & Souto 2011; Meiado et al. 2012a; Barbosa & Kumar 2016; Lima & Meiado 2018a).

Assim, a baixa quantidade de água disponível no solo e a rápida evaporação nesse ecossistema, promovem ciclos naturais de hidratação e desidratação (ciclos de HD) durante o processo germinativo, ocasionado por interrupções no processo de embebição (Bai & Romo 1995; Kigel 1995; Dubrovsky 1998; Adams 1999; Fenner & Thompson 2005; Meiado et al. 2012a; Meiado 2013). Dessa forma, algumas espécies possuem a capacidade de interromper esse processo sem que haja danos à sua germinação, retomando, assim que houver água disponível, a embebição (Dubrovsky 1998; Meiado et al. 2012a; Meiado 2013; Lima & Meiado 2017; Dos Santos & Meiado 2017; Lima et al. 2018a).

Esses ciclos de HD, juntamente com as consequências para a semente que ocorrem no ambiente, podem ser chamados de *hydropriming* natural. Tais ciclos apresentam uma importância ecológica na dinâmica e manutenção das plantas, pois proporcionam às sementes benefícios relacionados à fase de germinação e de desenvolvimento inicial (Wilson & Witkowski 1998; González-Zertuche et al. 2001; Meiado 2013; Alvarado-López et al. 2014; Lima & Meiado 2017). Algumas espécies que passam por esses ciclos naturais em suas sementes conseguem armazenar as modificações bioquímicas e suas respectivas alterações fisiológicas, promovidas pela hidratação descontínua das sementes, no embrião, mesmo após uma desidratação. Desta forma, essas sementes apresentam uma “memória hídrica”, importante componente do desenvolvimento vegetal que afeta diretamente a germinação e o desenvolvimento inicial (Dubrovsky 1996; Salinas-Zavala et al. 2002; López-Urrutia et al. 2014; Contreras-Quiroz et al. 2016; Lima et al. 2018a).

A hidratação descontínua das sementes promove benefícios no processo germinativo, aumentando a porcentagem, velocidade e uniformidade da germinação, aumentando a tolerância ao estresse e diminuindo o tempo médio de germinação. Além disso, tratamentos de hidratação descontínua têm sido utilizados para revigorar sementes

antigas ou envelhecidas artificialmente (Dubrovsky 1996; 1998; Sánchez et al. 2001; Sánchez-Soto et al. 2005; Kaya et al. 2006; Rito et al. 2009; Kalsa et al. 2011; Rajjou 2012; Ghasemi et al. 2014; Sharma et al. 2014; Sepehri & Rouhi 2017; Lima & Meiado 2018a; Lima et al. 2018a; Silva et al. 2019).

Pedrero-López et al. (2016), analisando o efeito da hidratação descontínua em sementes envelhecidas naturalmente de *Dodonaea viscosa* Jacq. (Sapindaceae), observaram que houve um aumento significativo na porcentagem de germinação das sementes da espécie ao passar pelo tratamento. Esses resultados sugerem que há uma relação entre a hidratação descontínua e a longevidade das sementes que formam banco de sementes no solo.

Além de efeitos na germinação, a hidratação descontínua pode promover benefícios no desenvolvimento inicial, produzindo mudas mais vigorosas, com maior comprimento e diâmetro do caule, maior peso seco de folhas, caules e raízes, aumentando o número de folhas e folíolos, além de aumentar a tolerância ao estresse (Dubrovsky 1996; Sánchez-Soto 2005; Alvarado-López et al. 2014; Lima & Meiado 2018b).

Em estudos com *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Anacardiaceae) (Hora & Meiado 2016) e *Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poir. (Fabaceae) (Lima & Meiado 2018a) foram observados efeitos benéficos no desenvolvimento inicial, como aumento da biomassa da parte aérea e subterrânea, ao passar por uma hidratação descontínua. Assim, a passagem por ciclos podem promover um aumento no sucesso ecológico destas espécies, visto que acelera o crescimento e estabelecimento das plântulas.

As melhorias obtidas pela hidratação descontínua estão diretamente relacionadas às modificações bioquímicas internas às sementes, que ocorrem nas proteínas solúveis e nos açúcares solúveis de reserva, nas atividades enzimáticas, nos aminoácidos livres e na expressão proteica, dentre elas as Proteínas Abundantes de Embriogênese Tardia [LEAs]

(González-Zertuche et al. 2001; Ashraf & Foolad, 2005; Li et al. 2011; Alvarado-López et al. 2014; López-Urrutia et al. 2014; Santini et al. 2017; Yan 2017; Alvarado-López et al. 2018).

Gamboa-DeBuen et al. (2006), durante seus estudos sobre os efeitos do *priming* natural no metabolismo das sementes de *Wigandia urens* (Ruiz & Pav.) Kunth (Hydrophyllaceae), observaram que houve uma mobilização em proteínas de armazenamento, como as globulinas, neste caso ocorreu um aumento dessas moléculas em comparação com as sementes que não passaram pelo *priming*. Evidenciando que as sementes que passam pelo *priming* iniciam o processo de quebra das reservas, otimizando seus processos fisiológicos.

Apesar de todos os benefícios mencionados acima que são atribuídos à hidratação descontínua, em alguns casos, passar por esses ciclos de HD não confere vantagens às sementes e plântulas de algumas espécies (Lima et al. 2018a). Lima et al. (2018b), ao submeterem as sementes de *Macroptilium atropurpureum* (Sessé & Moc. ex DC.) Urb. (Fabaceae) ao hidrocondicionamento observaram que ciclos de HD não promovem tolerância ao estresse hídrico e teve efeitos negativos na germinação da espécie. Assim, a presença de efeitos positivos ou negativos da hidratação descontínua pode estar relacionada à ocorrência desses ciclos no ambiente e à presença da memória hídrica nas sementes.

No ambiente, os ciclos de HD são semelhantes ao processo de hidrocondicionamento (*hydropriming*), onde as sementes passam por uma hidratação/desidratação para padronização da germinação de lotes de sementes (González-Zertuche et al. 2001; Long et al. 2011). Os efeitos que o *hydropriming* apresenta na longevidade ainda são controversos, pois alguns estudos relatam aumento

na longevidade (Butler et al. 2009; Long et al. 2011; Ghassemi-Golezani 2013) e outros encurtamento da longevidade (Lin et al. 2005; Long et al. 2011).

Yeh e Sung (2008) ao estudarem o efeito do *priming* nas sementes de *Momordica charantia* L. (Cucurbitaceae) observaram que o tratamento promoveu uma deterioração mais lenta das sementes que foram envelhecidas artificialmente, demonstrando, assim, um ganho na longevidade das sementes, verificado através do aumento da porcentagem e velocidade de germinação. Probert et al. (1991), durante o estudo do efeito de diferentes tipos de *priming*, dentre eles o *hydropriming*, na longevidade de sementes de *Ranunculus sceleratus* L. (Ranunculaceae) observaram que não houveram benefícios promovidos pelo *priming* na taxa da perda de viabilidade das sementes. Desta forma, os autores propuseram que o *priming* evitaria danos futuros na espécie, ao invés de reparar danos já existentes nas sementes envelhecidas.

A passagem por ciclos pode aumentar a longevidade das sementes à medida que há restauração das enzimas antioxidantes, promovendo, assim, uma tolerância a estresses e um aumento na capacidade de reparação de danos celulares, proporcionando uma melhoria na capacidade germinativa (Kibinza et al. 2011; Long et al. 2011; 2015). Huang et al. (2008) ao avaliarem o efeito que a passagem pelo *hydropriming* natural apresentava na formação de camadas de mucilagem nas sementes de *Artemisia sphaerocephala* Krasch. e *Artemisia ordosica* Krasch. (Asteraceae) em condições de deserto, observaram que houve uma ativação no reparo do DNA, devido à essa hidratação no ambiente, acarretando um aumento na longevidade das sementes, visto que sua capacidade de sobreviver no ambiente desértico depende da manutenção da viabilidade dessas sementes.

Assim, o tópico a seguir abordará sobre a longevidade e a manutenção da viabilidade de sementes, visto que entender tais conceitos é extremamente importante,

para compreender as implicações da luz e dos ciclos de HD no comportamento germinativo das espécies.

c) Longevidade e banco de sementes

A produção de sementes foi um grande marco evolutivo para as plantas, sendo a principal forma de reprodução das angiospermas (Rajjou et al. 2012; Ventura et al. 2012). O processo de formação das sementes, geralmente é dividido em três fases características, sendo elas a histodiferenciação, maturação e dessecação (Castro et al. 2004; Cardoso 2004; Bewley et al. 2013).

Com relação à tolerância à dessecação, as sementes são divididas em dois grupos: algumas sementes, logo após a fase de maturação, passam por uma fase de dessecação, as chamadas ortodoxas, e outras não passam, as recalcitrantes. Assim, as ortodoxas são dispersas com um baixo teor de água e mantém sua viabilidade por longos períodos, tolerando a dessecação, enquanto que as recalcitrantes não sobrevivem à dessecação no ambiente, sendo dispersas com elevado teor de água nas sementes (Castro et al. 2004; Cardoso 2008; Barbedo et al. 2013).

Além disso, sementes intermediárias que apresentam um comportamento intermediário entre esses dois grupos também já foram identificadas (Tweddle et al. 2003). Essas apresentam uma capacidade de manutenção de viabilidade durante um médio período, tolerando a dessecação até níveis baixos de 10 a 12% do teor de umidade. Diferentemente das ortodoxas, as intermediárias perdem a viabilidade mais rápido em temperaturas mais baixas (0°C, -20°C) do que em mais altas (15°C) (Ellis et al. 1990; Tweddle et al. 2003; Ratajczak et al. 2019). Essa capacidade de tolerar dessecação é extremamente importante para o sucesso germinativo das sementes, sendo essencial para a manutenção da viabilidade no ambiente, aumentando, assim, sua longevidade (Ventura et al. 2012).

Longevidade é a manutenção do tempo de vida de uma semente após o estágio de maturação (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993; Long et al. 2015). Em condições naturais, o tempo que as sementes passam viáveis é determinado pela interação entre a longevidade inerente ou natural e as características extrínsecas às sementes, desde os fatores bióticos aos abióticos presentes no meio (Motta et al. 2006; Long et al. 2015; Carta et al. 2018).

A longevidade inerente é definida pelas características fisiológicas e físicas intrínsecas à semente, tais como o tamanho da semente, fotoblastismo e morfologia tegumentar (Motta et al. 2006; Baskin & Baskin 2014; Ordoñez-Salueva et al. 2017). Dentre os fatores extrínsecos às sementes, tem-se fatores como disponibilidade hídrica, incidência luminosa, ataque por fungos e revolvimento das sementes por dispersores (Bewley et al. 2013).

Dessa forma, a longevidade está intimamente relacionada às características fisiológicas para o reparo e resistência aos danos celulares, sendo, nesse caso, considerada como uma longevidade fisiológica (Long et al. 2015). Diante disso, as sementes utilizam sistemas antioxidantes para resistir aos danos oxidativos excessivos causados pelo envelhecimento (Sano et al. 2016). Dentre esses sistemas tem-se enzimas antioxidantes como a superóxido dismutase, catalase, glutatona e ascorbato peroxidases, dentre outras (Bailly 2004; Kumar et al. 2015; Sano et al. 2016).

Alguns indicadores, como açúcares solúveis e totais, proteínas específicas e enzimas antioxidantes, já permitem a identificação da ativação do sistema de reparação das sementes durante a diminuição da longevidade (Ferreira & Borguetti 2004; Corte et al. 2006; Castellón et al. 2010; Vandecasteele et al. 2011; Yan 2017). A reparação de DNA, RNA mensageiros, lipídios e membranas também possuem relação com a

longevidade (Rajjou & Debeaujon 2008; Corbineau 2012). Graças a esses reparos, as sementes aumentam sua resistência, podendo formar bancos de sementes no solo.

Bancos de sementes no solo representam uma reserva de sementes viáveis para germinação e recrutamento de plântulas de uma planta anual ou perene, sendo extremamente importante para a estruturação de uma comunidade e manutenção da espécie no ambiente (Walck et al. 1998; Luzuriaga et al. 2005; Motta et al. 2006; Baskin & Baskin 2014; Ordoñez-Salueva et al. 2017; Lindow-Lopez et al. 2018; Menezes et al. 2019). Logo, espécies que recrutam novos indivíduos através do banco teriam a longevidade das sementes como uma vantagem adaptativa no meio (Walters et al. 2010).

Segundo Thomson (1993), de acordo com a longevidade, os banco de sementes podem ser classificados em: i) banco de sementes transitórios, sendo essas viáveis por um período de um ano ou menos; ii) banco de sementes persistentes a curto prazo, sendo essas viáveis por cinco anos ou menos; e iii) banco de sementes persistentes a longo prazo, essas mantêm-se viáveis por mais do que cinco anos.

Desta forma, geralmente, espécies que dispersam muitas sementes, sendo estas pequenas, mantêm a viabilidade por pouco tempo no ambiente formando bancos transitórios, enquanto que espécies que dispersam poucas sementes, porém com maior massa, conseguem manter sua viabilidade por mais tempo formando bancos persistentes (Fenner & Thomson 2005).

Assim, a longevidade ecológica de uma espécie, diferente da longevidade fisiológica, representa a persistência das sementes nesse banco. Logo, a longevidade ecológica depende da formação do banco e dos fatores que promovem a germinação, tais como disponibilidade hídrica e luminosidade (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1996; Ordoñez-Salueva et al. 2017). Alguns trabalhos objetivam entender a longevidade ecológica de determinadas espécies e sua relação com banco de sementes.

Cheib & Garcia (2012), ao avaliar a porcentagem e o tempo médio de germinação de sementes de três espécies do gênero *Arthrocerus* A. Berger (Cactaceae) que ficaram durante 14 meses em um banco de sementes, observaram que não houve diferença significativa ao longo de tempo, nem com relação às recém-coletadas. Assim, elas evidenciaram a capacidade das espécies em manter um banco de sementes persistente no solo. Dessa forma, a criação de banco de sementes auxilia a obtenção de informações sobre alguns atributos das espécies vegetais, como por exemplo a velocidade de germinação, o tempo médio de germinação e a porcentagem de germinação, em um determinado tempo e sob efeito de variadas condições ambientais (Hartzler et al., 1999; Leon 2004; Prashant et al. 2014).

Sendo a longevidade a manutenção do tempo de vida da semente, entende-se por envelhecimento das sementes como um fenômeno natural no ciclo de vida vegetal relacionado ao processo de deterioração, marcado por diversas mudanças físicas, bioquímicas e fisiológicas nas sementes. A deterioração é irreversível, inicia logo após a maturação e finaliza com a morte da semente, ou seja, a incapacidade de germinar (Bewley et al. 2013; Mahjabin et al. 2015). Dessa forma, mudanças fisiológicas como a diminuição da germinabilidade, o aumento no tempo de germinação e a baixa tolerância às condições de armazenamento são indicativos da deterioração, o que afeta diretamente às respostas ecofisiológicas dessas sementes presentes nos bancos de sementes do solo (Ventura et al., 2012; Dahuja & Lodha 2015). Uma das famílias que apresentam formação de banco de sementes no solo são as cactáceas, que serão abordadas no tópico a seguir.

d) Germinação de Cactaceae

A família Cactaceae corresponde a uma família com cerca de 1400 espécies, nativa do continente americano, distribuída desde o Canadá até a Patagônia, ocorrendo em diversos ambientes, tais como ambientes de clima temperado e ambientes áridos e

semiáridos, principalmente (Rojas-Aréchiga & Vázquez-Yanes 2000; Guerrero et al. 2018; Lindow-Lopez et al. 2018). A família é bastante diversificada quanto às suas adaptações para sobreviver em condições estressantes, como escassez hídrica, altas temperaturas e alta herbivoria (Rojas-Aréchiga & Vázquez-Yanes 2000; Godínez-Álvarez et al. 2003; Martínez-Berdeja & Valverde 2008; Lima & Meiado 2017; Lina & Eloisa 2018). Apesar disso, até 2015 os cactos eram o quinto maior grupo taxonômico ameaçado de extinção, sendo 31% das suas espécies em estado de ameaça (Goettsch et al. 2015; Guerrero et al. 2018).

As sementes dos cactos possuem uma ampla gama de variações em sua cor, estrutura, forma, tamanho e características embrionárias. Devido às condições do ambiente em que ocorrem, a maioria dos cactos dispersa suas sementes e germina nas camadas superficiais do solo, sendo adaptadas a perda de água (Dubrovsky 1998; Rojas-Aréchiga & Vázquez-Yanes 2000; Valiente-Banuet & Godínez-Alvarez 2002; Lima & Meiado 2017). Apesar das diversas adaptações que os indivíduos de cactos adultos possuem, o estabelecimento é dificultado pela baixa quantidade de sementes germinadas e sobrevivência das plântulas durante o primeiro ano, limitando, com isso, o crescimento populacional das espécies (Contreras & Valverde 2002; Godínez-Álvarez et al. 2003; Martínez-Berdeja & Valverde 2008; Ortega-Baes et al. 2010; Arroyo-Cosultchi et al. 2016; Gurvich et al. 2017; Lina & Eloisa 2018; Lindow-López et al. 2018a). Assim, para garantir o sucesso dessas etapas iniciais é de extrema importância estratégias que otimizem o estabelecimento desses indivíduos como, por exemplo, a formação dos bancos de sementes no solo (Ordoñez-Salanueva et al. 2017).

Alguns estudos já têm observado que determinadas características das sementes poderiam sugerir a formação do banco, como o fotoblastismo, forma arredondada e o tamanho pequeno [cerca de 2mm ou menos de comprimento] (Deviana 1999; Bowers

2000; Rojas-Aréchiga & Batis 2001; Cheib & Garcia 2012; Alvaréz-Espino et al. 2014; Santini et al. 2017). Flores-Martínez et al. (2008), em seus estudos sob a influência da idade das sementes na germinação de *Mammillaria huitzilopochtli* D.R. Hunt (Cactaceae), verificaram que há um decréscimo na germinação ao longo do tempo. Apesar disso, a espécie mantém a viabilidade, com uma germinação de pelo menos 50%, durante o período de dois anos, indicando um potencial para formar um banco de sementes persistente em curto prazo.

De maneira geral, as sementes de cactos apresentam um fotoblastismo neutro ou positivo, sendo que tal comportamento apresenta uma relação com o tamanho da semente, a forma de crescimento ou hábito do indivíduo e a filogenia do grupo (Rojas-Aréchiga et al. 1997; Rojas-Aréchiga & Vázquez-Yanes 2000; Benítez-Rodríguez et al. 2004; Flores et al. 2006; Ortega-Baes et al. 2010; Meiado et al. 2012b; Meiado et al. 2016; Meiado et al. 2017). Nascimento et al. (2018) ao avaliarem a influência da luz na germinação de três espécies de *Discocactus* Pfeiff. (Cactaceae) concluíram que o processo germinativo das espécies ocorre apenas sob a influência da luz, sendo assim classificadas como fotoblásticas positivas.

Além da luz, temperatura e disponibilidade hídrica afetam a germinação das cactáceas (Godínez-Alvarez et al. 2003; Sánchez-Soto et al. 2005; Rito et al. 2009; Santos et al. 2018; Lindow-Lopez et al. 2018). A passagem por ciclos de HD nas sementes de cactos pode apresentar efeitos tanto positivos quanto negativos para a germinação das espécies da família (Lima & Meiado 2017; Santini et al. 2017).

Lima e Meiado (2017), ao submeterem as sementes de *Pilosocereus catiingicola* (Gürke) Byles & G.D. Rowley subsp. *salvadorensis* (Werderm.) Zappi (Cactaceae) a ciclos de HD, observaram que as sementes da espécie apresentavam memória hídrica e adquiriam uma maior tolerância ao estresse hídrico. Já Santini et al. (2017) observaram

efeitos negativos dos ciclos de HD nas espécies *Echinocereus engelmannii* (Parry ex Engelm.) Lem. e *Ferocactus hamatacanthus* (Muehlenpf.) Britton & Rose, ambas tendo a porcentagem de germinação reduzida e o tempo médio necessário para germinação aumentado quando as sementes das espécies passaram pelos ciclos.

Um dos gêneros mais estudados no Brasil da família Cactaceae é o gênero *Cereus* (Hermann) Miller com aproximadamente cerca de 35 espécies (Anderson 2001). Uma das espécies do gênero é a *Cereus jamacaru* DC. composta por duas subespécies: *Cereus jamacaru* DC. subsp. *jamacaru* e a *Cereus jamacaru* subsp. *calcirupicola* (F. Ritter) N.P. Taylor & Zappi. A principal diferença entre essas duas subespécies está na ocorrência, *C. jamacaru* subsp. *jamacaru* ocorre por todo o Nordeste brasileiro, ao longo da Caatinga em associação com afloramentos rochosos, enquanto *C. jamacaru* subsp. *calcirupicola* ocorre nos estados de Minas Gerais, Bahia e Goiás, em afloramentos calcários (Anderson 2001; Meiado et al. 2010; Zappi & Taylor 2018ab).

A espécie *C. jamacaru* subsp. *jamacaru* apresenta uma alta taxa de produção de sementes por fruto e uma elevada germinação em diferentes fatores ambientais (Anderson 2001; Meiado et al. 2010). Dentre algumas características sobre a germinação das sementes de *C. jamacaru* subsp. *jamacaru* destacam-se, o fotoblastismo positivo, a temperatura ótima de germinação entre 25°C e 30°C, a presença de efeitos positivos mediante uma hidratação descontínua, sendo assim um indicativo de memória hídrica, e o grande conteúdo lipídico e proteico nos tecidos de reserva nas sementes secas e germinadas (Rito et al. 2009; Fabricante et al. 2010; Meiado et al. 2010; Alencar et al. 2012ab; Meiado et al. 2017; Santos et al. 2018). De acordo com Meiado et al. (2010), baseado nas variadas condições que permitem a germinação do mandacaru, parâmetros como germinabilidade, tempo médio de germinação e índice de sincronização seriam

respostas que contribuiriam para o entendimento do estabelecimento dessa espécie no ambiente.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adams R. 1999. Germination of *Callitris* seeds in relation to temperature, water stress, priming, and hydration–dehydration cycles. *J Arid Environ* 43: 437-448.
- Alencar NLM et al. 2012a. Seed reserve composition and mobilization during germination and early seedling establishment of *Cereus jamacaru* DC ssp. *Jamacaru* (Cactaceae). *An Acad Bras Cien* 84: 823-832.
- Alencar NLM, Gomes-Filho E & Innecco R. 2012b. *Cereus jamacaru* seed germination and initial seedling establishment as a function of light and temperature conditions. *Sci Agr* 69: 70-74.
- Alvarado-López S et al. 2014. Priming effects on seed germination in *Tecoma stans* (Bignoniaceae) and *Cordia megalantha* (Boraginaceae), two tropical deciduous tree species. *Acta oecol* 61: 65-70.
- Alvarado-López S et al. 2018. Mobilization and synthesis of seed storage and LEA proteins during natural priming of *Buddleja cordata* and *Opuntia tomentosa*. *Bot Sci* 96: 76-83.
- Alvarez-Espino R, Godínez-Álvarez H & De La Torre-Almaráz R. 2014. Seed banking in the columnar cactus *Stenocereus stellatus*: distribution, density and longevity of seeds. *Seed Sci Res* 24: 315-320.
- Anderson EF. 2001. *The Cactus Family*. Portland: Timber Press.
- Arroyo-Cosultchi G, Golubov Jordan & Mandujano MC. 2016. Pulse seedling recruitment on the population dynamics of a columnar cactus: Effect of an extreme rainfall event. *Acta oecol* 71: 52-60.
- Ashraf M & Foolad MR. 2005. Pre-sowing seed treatment—A shotgun approach to improve germination, plant growth, and crop yield under saline and non-saline conditions. *Adv agron* 88: 223-271.

- Bai Y & Romo JT. 1995. Seedling emergence of *Artemisia frigida* in relation to hydration-dehydration cycles and seedbed characteristics. *J Arid Environ* 30: 57-65.
- Bailly C. 2004. Active oxygen species and antioxidants in seed biology. *Seed Sci Res* 14: 93–107.
- Barbedo CJ, Centeno DC & Ribeiro RCLF. 2013 Do recalcitrante seeds really exist? *Hoeh* 40: p. 583-593.
- Barbosa HA & Kumar, TVL. 2016. Influence of rainfall variability on the vegetation dynamics over Northeastern Brazil. *J Arid Environ* 124: 377-387.
- Baskin CC and Baskin JM. 2014. *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. San Diego: Academic Press, San Diego, CA.
- Benítez-Rodríguez JL, Orozco-Segovia A & Rojas-Aréchiga M. 2004. Light effect on seed germination of four *Mammillaria* species from the Tehuacán-Cuicatlán Valley, central México. *Southwest Nat* 49: 11-17.
- Bewley JD, Bradford K and Hilhorst Henk. 2013. *Seeds: physiology of development, germination and dormancy*. Springer Science & Business Media.
- Bowers JE. 2000. Does *Ferocactus wislizeni* (Cactaceae) have a between-year seed bank?. *J Arid Environ* 45: 197-205.
- Butler LH et al. 2009. Priming and re-drying improve the survival of mature seeds of *Digitalis purpurea* during storage. *Ann Bot-London* 103: 1261-1270.
- Cardemil L & Reinerio, A. 1982. Changes of *Araucaria araucana* seed reserves during germination and early seedling growth. *Can J Botany* 60: 1629-1638.
- Cardoso VJM. 2004. Dormência: estabelecimento do processo. In: Ferreira AG & Borghetti F. (Orgs), *Germinação: do básico ao aplicado*. Porto Alegre: Artmed, p. 95-134.

- Cardoso VJM. 2008. Germinação. In: Kerbauy GB. (Ed), Fisiologia Vegetal, Rio de Janeiro: Editora Guanabara Koogan S.A, p. 386-408.
- Carta A, Bottega S & Spanò C. 2018. Aerobic environment ensures viability and anti-oxidant capacity when seeds are wet with negative effect when moist: implications for persistence in the soil. *Seed Sci Res* 28: 16-23.
- Carvalho RF, Takaki M & Azevedo RA. 2011. Plant pigments: the many faces of light perception. *Acta Physiol Plant* 33: 241-248.
- Casal JJ & Smith H. 1989. The Function, Action and Adaptive Significance of Phytochrome in Light-Grown Plants. *Plan Cell Environ* 12: 855-862.
- Castellión, M et al. 2010. Protein deterioration and longevity of quinoa seeds during long-term storage. *Food Chem* 121: 952-958.
- Castro RD, Bradford KJ and Hilhorst, HWM. 2004. Desenvolvimento de sementes e conteúdo de água. In: Ferreira AG & Borghetti F. (Orgs), Germinação: do básico ao aplicado. Porto Alegre: Artmed, p. 69-92.
- Cheib AL & Garcia QS. 2012. Longevity and germination ecology of seeds of endemic Cactaceae species from high-altitude sites in south-eastern Brazil. *Seed Sci Res* 22: 45-53.
- Contreras C & Valverde T. 2002. Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *J Arid Environ* 51: 89–102.
- Contreras-Quiroz, M et al. 2016. Is seed hydration memory dependent on climate? Testing this hypothesis with Mexican and Argentinian cacti species. *J Arid Environ* 130: 94-97.
- Corbineau, Françoise. 2012. Markers of seed quality: from present to future. *Seed Sci Res* 22: 561-568.

- Corte VB. et al. 2006. Mobilização de reservas durante a germinação das sementes. *Rev Arvore* 30: 941-949.
- Dahuja A & Yadav S. 2015. Biochemical Basis of Seed Deterioration—An Overview. *Seed Res* 43: 1-8.
- Daws MI et al. 2002. Differences in seed germination responses may promote coexistence of four sympatric *Piper* species. *Funct Ecol* 16: 258-267.
- De Viana ML. 1999. Seed production and seed bank of *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) in northwestern Argentina. *Trop Ecol* 40: 79-84.
- Dos Santos AP & Meiado MV. 2017. Influência da Hidratação Descontínua na Germinação de Sementes e no Crescimento Inicial de Plântulas de *Amburana cearensis* (Allemão) AC Sm.(Fabaceae). *Gaia Scien* 11.
- Dubrovsky JG. 1996. Seed hydration memory in Sonoran Desert cacti and its ecological implication. *Am J Bot* 83: 624-632.
- Dubrovsky JG. 1998. Discontinuous hydration as a facultative requirement for seed germination in two cactus species of the Sonoran Desert. *J Torrey Bot Soc*: 33-39.
- Ellis RH, Hong TD & Roberts EH. 1990. An intermediate category of seed storage behaviour? I. Coffee. *J Exp Bot* 41: 1167-1174.
- Fabricante JR et al. 2010. Influência de temperatura e substrato na germinação e desenvolvimento inicial de mandacaru (*Cereus jamacaru* DC.). *Agropec Tec* 31: 96-101.
- Franklin KA & Whitelam GC. 2005. Phytochromes and shade-avoidance responses in plants. *Ann Bot-London* 96: 169-175.
- Fenner M and Thompson K. 2005. *The Ecology of Seeds*. Cambridge: Cambridge University Press, 250p.
- Ferreira AG and Borghetti F. 2004. *Germinação: do básico ao aplicado*. São Paulo: Artmed, 323p.

- Flores J, Jurado E & Arredondo A. 2006. Effect of light on germination of seeds of Cactaceae from the Chihuahuan Desert, Mexico. *Seed Sci Res* 16: 149-155.
- Flores J et al. 2011. Seeds Photoblastism and Its Relationship with Some Plant Traits in 136 Cacti Taxa. *Environ Exp Bot* 71: 79-88.
- Flores J et al. 2016. Effect of Light on Seed Germination and Seedling Shape of Succulent Species from Mexico. *J Plant Ecol* 9: 174-179.
- Flores-Martínez A et al. 2008. Seed age germination responses and seedling survival of an endangered cactus that inhabits cliffs. *Nat Area J* 28: 51-57.
- Gamboa-Debuen A et al. 2006. Natural priming as an important metabolic event in the life history of *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae) seeds. *Physiol Plantarum* 128: 520-530.
- Ghasemi E et al. 2014. The effect of hydro-priming on germination characteristics, seedling growth and antioxidant activity of accelerated aging wheat seeds. *Cerc Agro Moldova* 47: 41-48.
- Ghassemi-Golezani K & Hosseinzade-Mahootchi A. 2013. Influence of hydro-priming on reserve utilization of differentially aged chickpea seeds. *Seed Sci Technol*: 117-124.
- Godínez-Álvarez H, Valverde T & Ortega-Baes P. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *Bot Rev* 69: 173-201.
- Goettsch B et al. 2015. High proportion of cactus species threatened with extinction. *Nat plants* 1: 1-7.
- González-Zertuche L et al. 2001. Natural priming of *Wigandia urens* seeds during burial: effects on germination, growth and protein expression. *Seed Sci Res* 11: 27-34.
- Guerrero PC. et al. 2018. Phylogenetic relationships and evolutionary trends in the Cactus family. *J Hered.*

Gurvich DE. et al. 2017. Combined effect of water potential and temperature on seed germination and seedling development of cacti from a mesic Argentine ecosystem. *Flora* 227: 18-24.

Hora IS & Meiado MV. 2016. A hidratação descontínua em sementes favorece a produção de mudas de *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Anacardiaceae). *Agroforestalis News* 1: 20-24.

Huang Z et al. 2007. Possible role of pectin-containing mucilage and dew in repairing embryo DNA of seeds adapted to desert conditions. *Ann Bot-London* 101: 277-283, 2007.

Jurado E & Flores J. 2005. Is seed dormancy under environmental control or bound to plant traits?. *J Veg Sci* 16: 559-564.

Kalsa KK, Tomer RPS & Abebie, B. 2011. Effects of storage duration and hydro-priming on seed germination and vigour of common vetch. *Journal of Science and Development* 1: 65-73.

Kaya MD et al. 2006 Seed treatments to overcome salt and drought stress during germination in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Eur J Agron* 24: 291-295.

Kibinza S et al. 2011. Catalase is a key enzyme in seed recovery from ageing during priming. *Plant Sci* 181: 309-315.

Kigel J. 1995. Seed germination in arid and semi-arid regions. In: Kigel J and Galili G. (Eds), *Seed Development and Germination*. New York: Marcel Dekker, Inc. p. 645–699.

Kumar JSP et al. 2015. Seed birth to death: dual functions of reactive oxygen species in seed physiology. *Ann Bot-London* 116: 663-668.

Li J et al. 2011. Effects of light, hydropriming and abiotic stress on seed germination, and shoot and root growth of pyrethrum (*Tanacetum cinerariifolium*). *Ind Crop Prod* 34: 1543-1549.

Lima AT et al. 2018a Does discontinuous hydration of *Senna spectabilis* (DC.) HS Irwin & Barneby var. *excelsa* (Schrad.) HS Irwin & Barneby (Fabaceae) seeds confer tolerance to water stress during seed germination?. *J Seed Sci* 40: 36-43.

Lima AT & Meiado MV. 2018b. Effects of seed hydration memory on initial growth under water deficit of cactus from two populations that occur in different ecosystems in Northeast Brazil. *Plant Spec Biol* 33: 268-275.

Lima AT & Meiado MV. 2017. Discontinuous hydration alters seed germination under stress of two populations of cactus that occur in different ecosystems in Northeast Brazil. *Seed Sci Res* 27: 292-302.

Lima AT & Meiado MV. 2018a. Effect of hydration and dehydration cycles on *Mimosa tenuiflora* seeds during germination and initial development. *S Afr J Bot* 116: 164-167.

Lima AT, Oliveira DM & Meiado MV. 2018b. Effect of hydration and dehydration cycles on *Macropodium atropurpureum* seeds germination under water deficit conditions. *Comm Plant Sci*.

Lin RH et al. 2005. Slow post-hydration drying improves initial quality but reduces longevity of primed bitter melon seeds. *Sci Hortic-Amsterdam* 106: 114-124.

Lina A & Eloisa L. 2018. How do young cacti (seeds and seedlings) from tropical xeric environments cope with extended drought periods?. *J Arid Environ* 154: 1-7.

Lindow-López L et al. 2018a. Do cacti form soil seed banks? An evaluation using species from the Southern Central Andes. *Plant Biol*.

López-Urrutia E et al. 2014. Differential RNA-and protein-expression profiles of cactus seeds capable of hydration memory. *Seed Sci Res* 24: 91-99.

Long RL et al. 2011. Wet-dry cycling extends seed persistence by re-instating antioxidant capacity. *Plant Soil* 338: 511-519.

Long RL et al. 2015. The ecophysiology of seed persistence: a mechanistic view of the journey to germination or demise. *Biol Rev* 90: 31-59, 2015.

Luzuriaga AL et al. 2005. Regenerative role of seed banks following an intense soil disturbance. *Acta Oecol* 27: 57-66.

Mahjabin BS & Abidi AB. 2015. Physiological and biochemical changes during seed deterioration: a review. *International Journal of Recent Scientific Research* 6: 3416-3422.

Martínez-Berdeja A & Valverde T. 2008. Growth response of three globose cacti to radiation and soil moisture: An experimental test of the mechanism behind the nurse effect. *J Arid Environ* 72: 1766-1774.

Meiado MV. 2013. Evidências de memória hídrica em sementes da Caatinga. In: *Anais do 64 Congresso Nacional de Botânica: botânica sempre viva*. Belo Horizonte: Sociedade Botânica do Brasil. p. 89-94.

Meiado MV et al. 2010. Seed germination responses of *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* (Cactaceae) to environmental factors. *Plant Spec Biol* 25: 120-128.

Meiado MV et al. 2012a. Diásporos da Caatinga: uma revisão. In: Siqueira Filho JA (Org). *Flora das Caatingas do Rio São Francisco – Historia Natural e Conservação*. Rio de Janeiro: Andrea Jakobsson Estudio Editorial. p. 306-365.

Meiado MV et al. 2012b. Cactos da Bacia Hidrográfica do Rio São Francisco: Atributos Ecológicos, Distribuição Geográfica e Endemismo. In: Siqueira Filho JA (Org). *Flora das Caatingas do Rio São Francisco – Historia Natural e Conservação*. Rio de Janeiro: Andrea Jakobsson Estudio Editorial. p. 264-305.

Meiado MV et al. 2016. Effects of light and temperature on seed germination of cacti of Brazilian ecosystems. *Plant Spec Biol* 31: 87-97.

Meiado MV et al. 2017. Avanços nos estudos sobre sementes e plântulas de cactos do Brasil. *Gaia Scientia* 11: 88-113.

Menezes JC et al. 2019. Soil Seed Bank at Different Depths and Light Conditions in a Dry Forest in Northern Minas Gerais. *Floresta e Ambiente* 26.

Milberg Per, Andersson L & Thompson K. 2000. Large-Seeded Spices Are less Dependent on Light for Germination than Small-Seeded Ones. *Seed Sci Res* 10: 99-104.

Möglich A et al. 2010. Structure and function of plant photoreceptors. *Annu rev plant biol* 61, 2010.

Moles AT, Warton DI & Westoby M. 2003. Seed size and survival in the soil in arid Australia. *Austral Ecol* 28: 575-585.

Montiel S & Montaña C. 2003. Seed bank dynamics of the desert cactus *Opuntiarastrera* in two habitats from the Chihuahuan Desert. *Plant Ecol* 166: 241-248.

Morris DL. 1948. Quantitative determination of carbohydrates with Dreywood's anthrone reagent. *Science* 107: 254-255.

Motta MS, Davide AC. & Ferreira R. 2006. Longevidade de sementes de mutamba (*Guazuma ulmifolia* Lam.-Sterculiaceae) no solo em condições naturais. *J Seed Sci* 28: 7-14.

Nascimento JPB, Siqueira-Filho JA & Meiado MV. 2018. Seed germination of three endangered subspecies of *Discocactus* Pfeiff. (Cactaceae) in response to environmental factors. *J Seed Sci* 40.

Ordoñez-Salanueva CA et al. 2017. Ecological longevity of *Polaskia chende* (Cactaceae) seeds in the soil seed bank, seedling emergence and survival. *Plant Biol* 19: 973-982.

Ortega-Baes P et al. 2010. Are cactus growth forms related to germination responses to light? A test using *Echinopsis* species. *Acta Oecol* 36: 339-342.

Pedrero-López LV et al. 2016. Effects of hydropriming treatments on the invigoration of aged *Dodonaea viscosa* seeds and water-holding polymer on the improvement of seedling growth in a lava field. *Restor ecol* 24: 61-70.

- Pons TL. 2000. Seed Responses to Light. In: Fenner M (Ed). Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities. Wallingford, UK: CABI Publishing, p. 237-260.
- Probert RJ et al. 1991. The effects of priming on seed longevity in *Ranunculus sceleratus* L. Seed Sci Res 1: 243-249.
- Queiroz LP. 2009. Leguminosas da Caatinga. Feira de Santana: Universidade Estadual de Feira de Santana.
- Rajjou L & Debeaujon I. 2008. Seed longevity: survival and maintenance of high germination ability of dry seeds. C R Biol 331: 796-805.
- Rajjou L et al. 2012. Seed germination and vigor. Annu Rev Plant Biol 63: 507-533.
- Ratajczak E et al. 2019. Mitochondria are important determinants of the aging of seeds. Int J Mol Sci 20: 1568.
- Rito KF et al. 2009. As sementes de mandacaru têm memória hídrica. Boletín de la Sociedad Latinoamericana y del Caribe de Cactáceas y otras Suculentas, 6: 26-31.
- Rojas-Aréchiga M, Orozco-Segovia A & Vázquez-Yanes C. 1997. Effect of light on germination of seven species of cacti from the Zapotitlán Valley in Puebla, México. J Arid Environ 36: 571-578.
- Rojas-Aréchiga M & Vázquez-Yanes C. 2000. Cactus seed germination: a review. J Arid Environ 44: 85-104.
- Rojas-Aréchiga M & Batis A. 2001. ¿Las semillas de cactáceas forman bancos en el suelo. Cactáceas y Suculentas Mexicanas 46: 76-82.
- Rosen H. 1957. A modified ninhydrin colorimetric analysis for amino acids. Arch Biochem Biophys 67: 10-15.
- Salinas-Zavala CA, Douglas AV & Diaz HF. 2002. Interannual variability of NDVI in northwest Mexico. Associated climatic mechanisms and ecological implications Remote Sens Environ 82: 417-430.

- Sánchez JA, Orta R & Muñoz BC. 2001. Tratamientos pregerminativos de hidratación-deshidratación de las semillas y sus efectos en plantas de interés agrícola. *Agron Costarric* 25.
- Sánchez-Soto BH et al. 2005. Efecto de la hidratación discontinua sobre la germinación de tres cactáceas del desierto costero de Topolobampo, Ahome, Sinaloa. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 50: 4-14.
- Sano N et al. 2015. Staying Alive: Molecular Aspects of Seed Longevity. *Plant and Cell Physiol* 57: 660-674.
- Santana JAS & Souto JS 2011. Produção de serapilheira na Caatinga da região semi-árida do Rio Grande do Norte, Brasil. *Idesia (Arica)* 29: 87-94.
- Santini BA, Rojas-Aréchiga M & Morales EG. 2017. Priming effect on seed germination: Is it always positive for cacti species? *J Arid Environ* 147: 155-158.
- Santos RF, Santos CS & Meiado MV. 2018. A hidratação descontínua de sementes de *Cereus jamacaru* DC. subsp. *jamacaru* (Cactaceae) confere tolerância ao estresse hídrico? *Informativo ABRATES* 28: 1-14.
- Sepehri A & Rouhi HR. 2017. Effect of hydropriming on morphological and physiological performance of aged groundnut (*Arachis hypogaea* L.) seeds. *Iranian Crop Sciences* 48: 43-53.
- Sharma AD et al. 2014. Comparison of various seed priming methods for seed germination, seedling vigour and fruit yield in okra (*Abelmoschus esculentus* L. Moench). *Sci Hortic-Amsterdam* 165: 75-81.
- Shivanna KR. 2018. Germination Strategies of Seeds of *Cassia auriculata*, a Perennial Weed Species of Arid and Semiarid Regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences, India Section B: Biological Sciences* 88: 559-566, 2018.

- Silva GH. et al. 2019. Effect of Priming on Physiological Quality of *Handroanthus serratifolius* (Vahl.) Seeds. Journal of Experimental Agriculture International: 1-8.
- Smith H. 1994. Sensing the light environment: the functions of the phytochrome family. In: Photomorphogenesis in plants. Springer, Dordrecht, p. 377-416.
- Smith H & Whitelam GC. 1990. Phytochrome, a Family of Photoreceptors with Multiple Physiological Roles. Plant Cell Environ 13: 695-707.
- Sullivan JA & Deng XW. 2003. From seed to seed: the role of photoreceptors in Arabidopsis development. Dev Biol 260: 289-297.
- Takaki M. 2001. New Proposal of Classification of Seeds Based on Forms of Phytochrome Instead of Photoblastism. Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal 13: 104-108.
- Thompson K. 1993 Persistence in soil. In: Hendry GAF & Grime JP (Eds), Methods in comparative plant ecology, a laboratory manual. Chapman & Hall, London, UK, p. 199–202
- Tweddle JC et al. 2003. Ecological aspects of seed desiccation sensitivity. J Ecol 91: 294-304.
- Valiente-Banuet A & Godínez-Alvarez H. 2002. Population and community ecology. In: Nobel, P.S. (Ed). Cacti: Biology and uses. Los Angeles: University of California Press. p. 91-108.
- Vandecasteele C et al. 2011. Quantitative trait loci analysis reveals a correlation between the ratio of sucrose/raffinose family oligosaccharides and seed vigour in *Medicago truncatula*. Plant Cell Environ 34: 1473-1487.
- Vázquez-Yanes C & Orozco-Segovia A. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. Annu Rev Ecol Syst 24: 69-87.

Vázquez-Yanes C & Orozco-Segovia A. 1996. Physiological ecology of seed dormancy and longevity. In: Mulkey S, Chazdon R & Smith A. (Eds). Tropical forest plant ecophysiology. London: Chapman & Hall. p. 535–558.

Ventura L et al. 2012. Understanding the molecular pathways associated with seed vigor. *Plant Physiol Bioch* 60: 196-206.

Walck JL, Baskin JM & Baskin CC. 1997. A comparative study of the seed germination biology of a narrow endemic and two geographically-widespread species of *Solidago* (Asteraceae). *Seed Sci Res* 7: 47-58.

Walters C, Hill LM & Wheeler LJ. 2005. Dying while dry: kinetics and mechanisms of deterioration in desiccated organisms. *Integr Comp Biol* 45: 751-758.

Walters C, Ballesteros D & Vertucci VA. 2010. Structural mechanics of seed deterioration: standing the test of time. *Plant Sci* 179: 565-573.

Wilson TB & Witkowski ETF. 1998. Water requirements for germination and early seedling establishment in four African savanna woody plant species. *J Arid Environ* 38: 541-550.

Yan M. 2017. Prolonged storage reduced the positive effect of hydropriming in Chinese cabbage seeds stored at different temperatures. *S Afr J Bot* 111: 313-315.

Yeh YM & Sung JM. 2008. Priming slows deterioration of artificially aged bitter melon seeds by enhancing anti-oxidative activities. *Seed Sci Technol* 36: 350-359.

Zappi D & Taylor N. Cactaceae in Flora do Brasil 2020 under construction. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB1449>. Acesso em: 07 Janeiro 2019a

Zappi D & Taylor N. Cactaceae in Flora do Brasil 2020 under construction. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em:

<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB16673>. Acesso em: 07 Janeiro 2019b.

ARTIGO

Manuscrito a ser submetido ao periódico Seed Science Research

**Venha para o lado escuro da força e fique viva: hidratação descontínua no escuro
aumenta a longevidade das sementes em banco de sementes no solo**

Igor Silva da Hora^{1,2,*} e Marcos Vinicius Meiado^{1,2}

¹ Laboratório de Fisiologia de Sementes, Departamento de Biociências, Universidade Federal de Sergipe, Itabaiana, Sergipe, Brasil.

² Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal de Sergipe, São Cristóvão, Sergipe, Brasil.

Autor para correspondência: Igor Silva da Hora (*e-mail: shigorbio@gmail.com).

Laboratório de Fisiologia de Sementes, Departamento de Biociências, Universidade Federal de Sergipe. Av. Vereador Olímpio Grande, s/n, Bloco D, Campus Professor Alberto Carvalho. Bairro Porto. Itabaiana, Sergipe, Brasil. CEP: 49.510-200.

Resumo – Este estudo objetivou investigar a influência da luz durante a hidratação descontínua de sementes de *Cereus jamacaru* DC. subsp. *jamacaru* e sua relação com a longevidade das sementes presentes no banco de sementes do solo. Duas hipóteses foram testadas: (1) a hidratação descontínua promove a manutenção da viabilidade das sementes, sendo representada por um aumento da longevidade e (2) sementes que passarem pela hidratação descontínua na presença da luz manterão sua viabilidade no banco por um tempo maior. As sementes foram submetidas a 0, 1, 2 e 3 ciclos de hidratação/desidratação (ciclos de HD) na presença e ausência de luz. Após a hidratação descontínua, um banco de sementes do solo foi criado em uma área de Caatinga e o comportamento germinativo (emergência de plântulas e T₅₀) e as análises bioquímicas (concentração de açúcares redutores e proteínas solúveis totais) foram avaliados em intervalos de 0, 3, 6, 9, 12 e 15 meses. Os ciclos de HD prolongaram a longevidade das sementes, corroborando a primeira hipótese deste estudo. Porém, apenas os tratamentos de ciclos de HD no escuro proporcionaram a manutenção da viabilidade das sementes por um período igual ou superior a nove meses, prolongando sua longevidade. Este estudo propõe a existência da memória de hidratação no escuro das sementes, a qual está relacionada ao aumento da sua longevidade no solo. Assim, a resposta à incidência luminosa durante a hidratação descontínua representa uma estratégia importante para o sucesso reprodutivo de espécies fotoblásticas positivas no ambiente natural, como ocorre com a espécie estudada.

Palavras-chave: ciclos de HD, viabilidade de sementes, fotoblastismo, Cactaceae.

Introdução

No mundo dos filmes, a escuridão está relacionada ao lado do mal. Vilões clássicos são conhecidos por estar do lado negro da força. Do mesmo modo, no mundo das plantas, as sementes podem "eleger" ou não o lado negro dependendo da sua sensibilidade à luz durante a germinação, ou seja, seu fotoblastismo (Takaki, 2001). Dessa forma, as sementes podem ser classificadas em fotoblásticas positivas, sendo as sementes que germinam apenas na presença da luz; fotoblásticas negativas, as quais são capazes de germinar apenas na ausência de luz; e, por fim, fotoblásticas neutras, cuja germinação ocorre em condições com incidência ou ausência de luz (Baskin e Baskin, 2014).

Tal classificação fisiológica tem relação direta com a massa das sementes, visto que as sementes fotoblásticas positivas, geralmente, apresentam um tamanho e massa menor, possuindo conseqüentemente, menos tecidos de reserva quando comparadas às sementes fotoblásticas negativas e neutras (Górski *et al.*, 2013). Logo, uma semente fotoblástica positiva germinará apenas em situações que garantam seu sucesso germinativo, ou seja, em regiões mais superficiais do solo, já que a quantidade de reserva em seus tecidos se esgotaria antes da formação e emergência da plântula, caso houvesse germinação em regiões mais profundas (Millberg *et al.*, 2000; Pons, 2000).

Diversas famílias de plantas possuem representantes que produzem sementes numerosas e muito pequenas como, por exemplo, várias espécies da família Cactaceae, que possuem sementes que germinam nas camadas mais superficiais do solo, com o intuito de facilitar o contato com a luz (Meiado *et al.*, 2017). Dentre os estudos que avaliaram o efeito da luz na germinação de cactos foram observadas respostas fotoblásticas positivas, entre representantes da subfamília Cactoideae, que produzem sementes muito pequenas; e neutras, nas subfamílias Opuntioideae e Pereskioideae, cujas sementes são maiores (Flores *et al.*, 2006; 2011; 2016; Meiado, 2012; Meiado *et al.*, 2016;

2017). Assim, para se adaptar ao meio e garantir o sucesso reprodutivo, essas pequenas sementes teriam desenvolvido a necessidade de luz para germinar (Millberg *et al.*, 2000).

Nas camadas mais superficiais do solo, onde essas sementes pequenas obtêm a luz requerida para germinar, a disponibilidade de água é outro fator ambiental que também afeta diretamente o processo germinativo. Em ambientes semiáridos, as chuvas ocorrem de maneira irregular e a água disponível nas camadas mais superficiais evapora rapidamente, devido às altas temperaturas e à baixa umidade relativa do ar (Meiado *et al.*, 2012). Logo, as sementes passam por uma hidratação descontínua durante seu processo germinativo, pois iniciam sua embebição e começam a se hidratar. Porém, essas sementes acabam passando por uma desidratação após a evaporação da água do solo, que ocorre rapidamente, mesmo durante a estação chuvosa (Meiado, 2013). A passagem por essa hidratação descontínua proporciona diversos benefícios à germinação e ao desenvolvimento inicial dos cactos, tais como o aumento na porcentagem e velocidade de germinação, bem como a aquisição de tolerância aos estresses ambientais e a produção de plântulas mais vigorosas (Dubrovsky, 1996; 1998; Lima e Meiado, 2017; 2018b).

A ocorrência de ciclos naturais de hidratação e desidratação (ciclos de HD) das sementes durante a hidratação descontínua no ambiente promove modificações bioquímicas e influencia, por exemplo, a produção e a degradação de macromoléculas armazenadas nos tecidos de reserva, como as proteínas e os açúcares solúveis (López-Urrutia *et al.*, 2014; Alvarado-López *et al.*, 2014; 2018). Essas modificações bioquímicas estão relacionadas aos benefícios adquiridos após a passagem pelos ciclos (Dubrovsky, 1996; 1998). Algumas espécies apresentam a capacidade de passar por essa hidratação descontínua, mobilizar essas macromoléculas para o embrião e manter as alterações fisiológicas mesmo após a desidratação (Dubrovsky, 1996; 1998; Sánchez-Soto *et al.*, 2005; Rito *et al.*, 2009; López-Urrutia *et al.*, 2014). Essa capacidade é chamada de

memória de hidratação de semente, sendo um importante mecanismo que afeta o ciclo de vida das plantas (Dubrovsky, 1996).

A memória de hidratação de sementes florestais de espécies nativas do Brasil foi estudada pela primeira vez com sementes de *Cereus jamacaru* DC. subsp. *jamacaru* (Cactaceae), um cacto conhecido como mandacaru (Rito *et al.*, 2009). Essa espécie é endêmica da Caatinga, uma Floresta Tropical Seca localizada, majoritariamente, na região Nordeste do Brasil, e produz sementes pequenas que germinam apenas na presença da luz (Meiado *et al.*, 2010; 2016). Nesse primeiro estudo sobre a hidratação descontínua da espécie, os ciclos de HD foram simulados no escuro e com longos tempos de hidratação, sendo observadas pequenas diferenças entre os ciclos, principalmente nos parâmetros de desenvolvimento inicial das plântulas (Rito *et al.*, 2009). Devido ao fotoblastismo positivo da espécie e aos resultados observados no estudo, os autores hipotetizaram que a presença da luz durante os ciclos e os intervalos menores de hidratação poderiam trazer maiores benefícios ao desenvolvimento inicial da espécie. Em outro estudo desenvolvido com sementes de mandacaru, os ciclos de HD realizados na presença da luz e em um menor tempo de hidratação promoveram um aumento significativo na tolerância aos estresses hídrico e salino durante a germinação das sementes (Santos *et al.*, 2018), corroborando a hipótese da importância da luz durante a hidratação descontínua de sementes fotoblásticas positivas proposta por Rito *et al.* (2009).

O mandacaru possui um padrão de frutificação anual, produzindo seus frutos e dispersando suas sementes durante o período das chuvas na Caatinga (Gomes *et al.*, 2014). A produção de sementes da espécie é muito alta e nem todas as sementes encontram as condições requeridas para germinar, como luz, água e temperatura adequada. Assim, essas sementes são depositadas nos solos e formam bancos de sementes, sendo a longevidade, representada pela manutenção da viabilidade das

sementes no ambiente ao longo do tempo, o fator determinante para o tempo de duração do banco (Long *et al.*, 2011; 2015; Ordoñez-Salueva *et al.*, 2017).

Visto que a dispersão do mandacaru é zoocórica (Gomes *et al.*, 2014), a depender de onde o dispersor disperse as sementes, estas podem passar por ciclos de HD na presença de luz, quando presentes nas camadas superficiais do solo. Por outro lado, os ciclos de HD podem ocorrer no escuro, quando as sementes de mandacaru estão enterradas mais profundamente ou estão em ambientes que impessam a incidência direta de luz, como fendas de rochas em afloramentos. Diante disso e levando-se em consideração que (1) a espécie é fotoblastica positiva (Meiado *et al.*, 2010), (2) apresenta memória hídrica e a passagem pelos ciclos de HD promove benefícios à germinação e ao desenvolvimento inicial (Rito *et al.*, 2009) e (3) os benefícios promovidos pela hidratação descontínua são mais significativos na presença de luz (Santos *et al.*, 2018), o presente estudo objetivou investigar a influência da luz durante a hidratação descontínua de sementes de mandacaru e sua relação com a longevidade das sementes presentes no banco de sementes do solo, em uma área de Caatinga.

Para atender os objetivos propostos neste estudo, as seguintes hipóteses foram estabelecidas: *i*) a hidratação descontínua promove a manutenção da viabilidade das sementes no ambiente natural, sendo representada por um aumento da longevidade das sementes que passam por ciclos e formam banco de sementes no solo da Caatinga; *ii*) por ser uma espécie fotoblástica positiva, aquelas sementes que passarem pela hidratação descontínua na presença da luz serão mais beneficiadas pelos ciclos e manterão sua viabilidade no banco de sementes do solo da Caatinga por um tempo maior.

Material e Métodos

a) Espécie estudada, coleta de frutos e beneficiamento das sementes

A espécie escolhida como modelo para investigar a influência da luz durante a hidratação descontínua e sua relação com a longevidade das sementes presentes no banco de sementes do solo da Caatinga foi o mandacaru. Essa espécie pertence ao gênero *Cereus* Mill., que é representado, no Brasil, pela ocorrência de 16 espécies de cactos distribuídas em todas as regiões do país. Uma dessas espécies é *Cereus jamacaru* DC., que é o representante da família Cactaceae mais estudado em relação ao comportamento germinativo de suas sementes (Meiado *et al.*, 2017). Atualmente, são reconhecidas duas subespécies desse cacto: *Cereus jamacaru* DC. subsp. *jamacaru* e *Cereus jamacaru* DC. subsp. *calcirupicola* (F. Ritter) N.P. Taylor & Zappi (Zappi e Taylor, 2020). A primeira subespécie foi utilizada no presente estudo, sendo um cacto colunar de porte arbóreo, preferencialmente terrícola que ocorre apenas em áreas de Caatinga, em todos os estados da região Nordeste do Brasil e região Norte do Estado de Minas Gerais. Por sua vez, a segunda subespécie é exclusivamente rupícola e tem uma distribuição mais restrita, ocorrendo em afloramentos de calcário associados à mata seca semidecídua de Caatinga e Cerrado, nos Estados da Bahia, Goiás, Minas Gerais e Tocantins (Zappi e Taylor, 2020).

Os frutos de *C. jamacaru* subsp. *jamacaru* foram coletados em 20 matrizes localizadas em áreas de Caatinga do Estado de Sergipe. O local de coleta apresenta uma classificação do clima semiárido (BSh), segundo Köppen e Geiger, com temperaturas médias de 25°C e precipitação anual de 548 mm (Climate Data, 2020). Além dos frutos, amostras de solo da região onde as matrizes se encontram também foram coletadas para a criação do banco de sementes. Após a coleta, os frutos foram levados ao Laboratório de Fisiologia de Sementes (LAFISE) da Universidade Federal de Sergipe, Campus Professor Alberto Carvalho, em Itabaiana, Sergipe, onde foram beneficiados, de modo a retirar a polpa funicular que recobre as sementes. O beneficiamento foi realizado manualmente com o auxílio de bandejas, nas quais a polpa funicular com as sementes ficou exposta

para secagem em casa de vegetação, durante 15 dias, em temperatura ambiente. Logo após esse período, as sementes com a polpa desidratada foram lavadas em água corrente e secas com papel toalha, sendo utilizadas para a montagem do experimento.

b) Influência da luminosidade durante os ciclos de HD nas sementes recém coletadas

Para se conhecer o comportamento germinativo das sementes de mandacaru da população estudada e entender a relação entre os ciclos de HD e a longevidade das sementes presentes no banco, foi avaliada, previamente, a germinação das sementes recém coletadas (tempo 0) após serem submetidas à hidratação descontínua. Os ciclos de HD foram simulados em potes plásticos translúcidos com capacidade de 145 mL, contendo 100 g de solo da Caatinga. Foram dispostas, em cada pote, 150 sementes em solo umedecido com 20 mL de água, de acordo com a capacidade de campo do solo. Durante toda a realização dos ciclos de HD, os potes com o solo hidratado e as sementes permaneceram tampados para evitar a evaporação da água usada nos ciclos de HD. Os tratamentos de hidratação descontínua foram: 0 (controle, onde as sementes não passaram por ciclos), 1, 2 e 3 ciclos de HD, sendo cada tratamento composto por 24 repetições de 150 sementes, as quais foram, posteriormente, utilizadas para se montar os bancos de sementes avaliados em seis diferentes intervalos de tempo (0, 3, 6, 9, 12 e 15 meses), que serão explicados posteriormente. Os tempos dos ciclos de HD escolhidos foram 12 horas para a hidratação e 48 horas para a desidratação, de acordo com o tempo necessário para o solo voltar ao peso antes da hidratação, garantindo, também, a desidratação das sementes (Santos *et al.*, 2018)

Das 150 sementes presentes em cada pote, 50 sementes foram utilizadas para realizar a análise do comportamento germinativo e 100 sementes foram utilizadas para determinar os parâmetros bioquímicos que serão descritos abaixo. Para promover os

ciclos de hidratação na luz, os potes translúcidos com as sementes hidratando foram mantidos no laboratório, em uma sala de cultivo, onde havia a presença da luz branca com fotoperíodo de 12 horas e temperatura de 25°C. Por outro lado, no tratamento de hidratação no escuro, os potes foram colocados em uma caixa totalmente vedada com duas camadas de papel alumínio, promovendo um ambiente completamente ausente de luz. A desidratação foi realizada em uma estufa de circulação forçada de ar, em 40°C, onde os potes permaneceram constantemente abertos e no escuro. Após a passagem pelos ciclos, parte das sementes recém coletadas (tempo 0) foram mantidas nos potes plásticos e o solo foi hidratado na capacidade de campo para se avaliar o comportamento germinativo e outra parte foi utilizada para a análise dos parâmetros bioquímicos das sementes recém coletadas que foram submetidas aos ciclos de HD.

c) Influência da luminosidade durante os ciclos de HD na longevidade das sementes

A viabilidade foi o critério utilizado para determinar a longevidade das sementes, a qual foi mensurada após 3, 6, 9, 12 e 15 meses da criação do banco de sementes. Após a passagem das sementes pelos ciclos de HD, as amostras de sementes mencionadas no item anterior foram utilizadas para a montagem do banco, sendo levadas para uma área de Caatinga no interior do Estado de Sergipe, onde foram enterradas, a uma profundidade em que o pote ficasse circundado pelo solo, e mantidas em condições de temperatura e luminosidade ambiente, até o período respectivo para cada análise de longevidade do banco de sementes. A cada intervalo pré-determinado para análise da viabilidade, as sementes foram desenterradas e levadas para os testes de germinação e análises bioquímicas em laboratório.

d) Análise do comportamento germinativo

Após a passagem de cada intervalo pré-determinado para análise da viabilidade, as sementes de cada repetição foram separadas, sendo 50 para o teste de germinação e 100 para os testes bioquímicos, como descrito anteriormente. Para avaliação da germinação, as sementes de cada repetição ficaram nos potes em que passaram pelos ciclos de HD. Esses potes foram umedecidos com 20 mL de água e mantidos em uma sala de cultivo, na presença da luz branca com fotoperíodo de 12 horas e temperatura de 25°C, sendo avaliados diariamente, durante um período de 30 dias. O critério para considerar a germinação foi a emergência das plântulas (>1 cm de comprimento).

e) Análises bioquímicas

As análises bioquímicas foram realizadas nas sementes recém coletadas (tempo 0) que passaram pelos ciclos de HD na presença e ausência de luz, bem como nas amostras de sementes de todos os tratamentos de hidratação descontínua no intervalo de tempo onde foi observada uma redução significativa da viabilidade das sementes que não passaram pelos ciclos, sendo essa escolha feita através da redução observada na emergência das plântulas.

A extração das macromoléculas das sementes foi realizada a partir da centrifugação do material filtrado (4.000 rpm por 60 min) de 0,2 g das amostras de sementes maceradas em 10 mL de solução tampão fosfato 0,1 pH 7,5 com 1 mM de EDTA (ácidoetilenodiamino tetra-acético), 3 mM de DTT (ditiotreitól) e 5% de PVPP (polivinilpolipirrolidona) (Gomes-Júnior *et al.*, 2006). Após a centrifugação, o pellet foi descartado e o sobrenadante retirado previamente com o auxílio de uma pipeta automática, sendo cada repetição subdividida em tréplicas armazenadas em eppendorfs de 1,5 mL, os quais foram mantidos em freezer, a -5°C, até a quantificação das macromoléculas.

As macromoléculas quantificadas foram açúcares redutores (AR) e proteínas solúveis totais (PS), sendo utilizadas, para cada teste, alíquotas de 200 µL nas análises de AR e de 25 µL nas análises de PS, as quais foram determinadas através de leituras no espectrofotômetro com comprimentos de onda de 575 e 595 nm, respectivamente. Os AR foram determinados a partir do reagente ácido 3,5 dinitrosalicílico (DNS), com a utilização de uma solução padrão de glicose (Miller, 1959). As PS foram quantificadas de acordo com a metodologia de Bradford (1976), com o reagente Comassie Blue e a solução padrão de BSA-Caseína.

f) Parâmetros de germinação e análises estatísticas

No final da avaliação de germinação, foram calculados a porcentagem de emergência de plântulas (PEP= %) e o T₅₀ (tempo necessário em dias para que 50% das plântulas emerjam), por meio da fórmula $T_{50} = t_i + (N/2 - n_i) (t_j - t_i) / n_j - n_i$, onde N é o número total de plântulas que emergiram; n_i e n_j , o número de plântulas que emergiram de acordo com a seguinte estrutura: $n_i < N/2 < n_j$; e t_i e t_j são os dias em que n_i e n_j ocorreram (Farooq *et al.*, 2005).

Todos os tratamentos cuja PEP foi inferior a 20% foram retirados das análises estatísticas do T₅₀. A normalidade dos resíduos dos dados e a homogeneidade das variâncias foram verificadas através dos testes Shapiro-Wilk e Levene, respectivamente. Os resultados dos parâmetros de germinação e da quantificação das macromoléculas foram avaliados em duas análises distintas. Na primeira análise, os resultados das sementes recém coletadas foram submetidos à Análise de Variância Fatorial, com dois fatores (disponibilidade de luz durante a hidratação das sementes e número de ciclos de HD). Já na segunda análise, os resultados dos parâmetros de germinação e da quantificação das macromoléculas foram utilizados para comparar a viabilidade das

sementes ao longo dos meses de avaliação, submetendo-os à Análise de Variância Fatorial com três fatores (disponibilidade de luz durante a hidratação das sementes, número de ciclos de HD e tempo no banco de sementes). As médias foram comparadas *a posteriori* pelo teste de Tukey (Ranal e Santana, 2006), sendo todas as análises realizadas no software STATISTICA 13.0, com $\alpha = 5\%$ (Statsoft, 2019).

Resultados

a) Influência da luminosidade durante os ciclos de HD nas sementes recém coletadas

Foi observada uma influência significativa dos ciclos de HD na PEP de *C. jamacaru* subsp. *jamacaru* ($F = 9,5180$; $gl = 3$; $p < 0,0001$), com um aumento de cerca de 30% na emergência de plântulas originadas a partir das sementes recém coletadas que passaram por dois ciclos quando comparadas às sementes que não foram submetidas à hidratação descontínua (Figura 1A). Todos os tratamentos de ciclos de HD proporcionaram um aumento na PEP da espécie estudada. Porém, os tratamentos de dois ciclos foram aqueles que proporcionaram os melhores resultados para a emergência das plântulas. Por outro lado, a presença da luz durante os ciclos de HD nas sementes recém coletadas não favoreceu a PEP de *C. jamacaru* subsp. *jamacaru*, sendo observados resultados similares entre os tratamentos de luz e escuro em cada ciclo de HD avaliado ($F = 0,3340$; $gl = 1$; $p = 0,5680$; Figura 1A).

Em relação ao T_{50} , as plântulas de *C. jamacaru* subsp. *jamacaru* emergiram, em média, entre o 9º e o 11º dias após o início do experimento. Quanto aos fatores avaliados, não houve influência significativa promovida pela luminosidade ($F = 0,2880$; $gl = 1$; $p = 0,5960$) e nem pelos ciclos de HD ($F = 2,3780$; $gl = 3$; $p = 0,0940$) no tempo de emergência das plântulas originadas a partir de sementes recém coletadas que passaram pela hidratação descontínua, em ambas as condições de luz (Figura 1B).

Por sua vez, os parâmetros bioquímicos foram influenciados apenas pelos ciclos de HD nas sementes recém coletadas (Figuras 2A e 3A). A concentração dos AR nas sementes recém coletadas diminuiu significativamente após a passagem pela hidratação descontínua ($F = 25,2900$; $gl = 3$; $p < 0,0001$). Por outro lado, a concentração de AR não foi influenciada pela luminosidade durante os ciclos de HD nas sementes recém coletadas ($F = 0,7400$; $gl = 1$; $p = 0,3960$; Figura 3A). Quanto à influência dos ciclos de HD na concentração de PS, houve uma diminuição significativa ($F = 5,5340$; $gl = 3$; $p = 0,0040$, Figura 3A) evidenciada, por exemplo, através da comparação entre as sementes que não foram submetidas à hidratação descontínua com as sementes que passaram por um ciclo de HD no escuro. Assim como observado nas análises de AR, a concentração de PS também não foi influenciada pela luminosidade durante os ciclos de HD nas sementes recém coletada ($F = 0,0150$; $gl = 1$; $p = 0,9030$; Figura 3A).

b) Influência da luminosidade durante os ciclos de HD na longevidade das sementes

A manutenção da viabilidade das sementes de *C. jamararu* subsp. *jamararu*, representada pela porcentagem de emergência das plântulas originadas a partir das sementes presentes no banco, foi influenciada pelos ciclos de HD ($F = 39,0020$; $gl = 3$; $p < 0,0001$), pelos tratamentos de luminosidade durante o período de hidratação ($F = 24,7060$; $gl = 1$; $p < 0,0001$) e pelo tempo que as sementes permaneceram no banco ($F = 72,8740$; $gl = 5$; $p < 0,0001$). De maneira geral, os ciclos de HD prolongaram a longevidade das sementes de mandacaru, corroborando a primeira hipótese deste estudo. Para as sementes que passaram pela hidratação descontínua na presença da luz, foi observada uma redução significativa da viabilidade já na primeira análise de longevidade, que ocorreu no terceiro mês de avaliação do banco de semente (Figura 4A). Por outro lado, essa redução significativa não foi observada nas sementes que passaram pelos ciclos

de HD na ausência da luz, refutando a segunda hipótese deste estudo. Diferentemente das sementes que não passaram pelos ciclos, as quais reduziram cerca de 50% a sua viabilidade no banco após três meses, todos os tratamentos de ciclos de HD no escuro proporcionaram a manutenção da viabilidade das sementes por um período igual ou superior a nove meses, prolongando sua longevidade (Figura 4B). O tratamento que proporcionou a maior longevidade das sementes de mandacaru foi dois ciclos no escuro, onde as sementes mantiveram alta viabilidade no solo da Caatinga (~ 80%), por até 12 meses. Além disso, o tempo máximo que as sementes se mantiveram viáveis no solo foi de 15 meses, pois, nesse período de avaliação, as sementes de todos os tratamentos presentes no banco apresentaram germinação nula ou inferior a 20% (Figura 4A e 4B).

O T_{50} também foi influenciado por todos os fatores avaliados neste estudo (Figura 5). De maneira geral, os ciclos de HD diminuíram o tempo necessário para que as plântulas emergissem ($F = 5,1950$; $gl = 3$; $p = 0,0020$), destacando-se os tratamentos de dois ciclos, pois promoveram uma maior redução do T_{50} quando comparados às sementes que não foram submetidas à hidratação descontínua. Quanto à luminosidade, as sementes que passaram pelos ciclos de HD no escuro apresentaram um menor tempo necessário para que ocorresse a emergência das plântulas ($F = 14,7160$; $gl = 1$; $p < 0,0001$). Por fim, o tempo de permanência das sementes no banco também exerceu influência sobre o T_{50} da espécie estudada ($F = 10,4240$; $gl = 4$; $p < 0,0001$), sendo observado um aumento do tempo necessário para as plântulas emergirem após a permanência da semente no solo por um período de 12 meses.

Embora tenha sido observada uma redução da concentração de AR nas sementes presentes no banco em relação às sementes recém coletadas (Figura 2), não foi observada uma influência significativa dos ciclos de HD e da luminosidade na concentração de AR das sementes presentes no banco, quando analisadas no 9º (ciclos de HD: $F = 0,6790$; gl

= 3; $p = 0,5720$ e luminosidade: $F = 0,6430$; $gl = 1$; $p = 0,4300$; Figura 2B) e no 12º mês (ciclos de HD: $F = 2,1560$; $gl = 3$; $p = 0,1190$ e luminosidade: $F = 1,4950$; $gl = 1$; $p = 0,2330$; Figura 2C). Resultados semelhantes à concentração de AR também foram observados em relação à concentração de PS nas amostras de sementes presentes no banco, as quais foram analisadas no 9º mês de estudo (Figura 3). Assim, não foram observadas influências significativas dos ciclos de HD ($F = 0,2005$; $gl = 3$; $p = 0,8950$) e da luminosidade ($F = 0,1435$; $gl = 1$; $p = 0,7070$) na concentração de PS presentes nas sementes que estavam no banco nesse momento (Figura 3B). Por outro lado, na análise realizada no 12º mês, foi observada uma redução significativa na concentração de PS com o aumento dos ciclos de HD das sementes presentes no banco ($F = 549,764$; $gl = 3$; $p < 0,0001$) e essa redução foi semelhante nas sementes que passaram pelas duas condições de luminosidade ($F = 0,312$; $gl = 1$; $p = 0,5818$; Figura 3C).

Discussão

De maneira geral, o presente estudo demonstrou que os ciclos de HD e a disponibilidade luminosa influenciam a porcentagem de emergência de plântulas (PEP) e os parâmetros bioquímicos avaliados das sementes recém coletadas de *C. jamacaru* subsp. *jamacaru*. Enquanto que, na análise da longevidade das sementes, houveram influências significativas apenas nos parâmetros fisiológicos. Dessa forma, a espécie apresenta na germinação e no desenvolvimento inicial das suas sementes recém-coletadas e ao longo do tempo, na longevidade, um favorecimento promovido pela memória de hidratação das sementes e hidratação descontínua promovida no meio, que pode estar ou não sobre influência luminosa (Meiado, 2013).

Os ciclos de HD nas sementes recém-coletadas favoreceram o aumento na PEP, visto que na estação reprodutiva em que as amostras de sementes foram coletadas para a

realização deste estudo, a população estudada apresentava uma germinabilidade média de 50%. Desta forma, a hidratação descontínua favoreceu o sucesso reprodutivo dessa espécie de cacto, visto que em ambientes semiáridos, como a Caatinga, as sementes passam naturalmente pelos ciclos de HD no solo (Lima e Meiado, 2017; 2018a; 2018b; Lima *et al.*, 2018).

Resultados similares também foram observados em outra espécie de cacto que ocorre na Caatinga como, por exemplo, *Pilosocereus cattingicola* (Gürke) Byles & Rowley subsp. *salvadorensis* (Werderm.) Zappi. De acordo com Lima e Meiado (2017; 2018b), essa espécie de cacto colunar também pode produzir sementes com baixa germinabilidade, como observado neste estudo com as sementes de mandacaru, e a hidratação descontínua promove o aumento da porcentagem de emergência de plântulas, bem como a aquisição de tolerância ao déficit hídrico durante a germinação das sementes e o desenvolvimento inicial das plântulas.

Os ciclos de HD, que ocorrem naturalmente nas sementes presentes no ambiente, simulam tratamentos de *hydropriming* realizados em laboratório, os quais promovem mobilizações metabólicas e alterações fisiológicas pré-germinativas (Lima e Meiado, 2017; 2018a; Hasanuzzaman e Fotopoulos, 2019). Dessa forma, a diminuição significativa encontrada nas concentrações de açúcares redutores (AR) e das proteínas solúveis totais (PS) pode estar diretamente relacionada com os ganhos germinativos obtidos pela espécie, através das possíveis mobilizações que promoveram uma quebra mais eficiente dessas substâncias para utilização no desenvolvimento e crescimento embrionário (Dell'Aquila e Tritto, 1990; Ghassemi-Golezani e Hosseinzadeh-Mahootchi, 2013).

As sementes recém-coletadas não apresentaram ganhos no T_{50} através dos ciclos de HD, sendo que estes, possivelmente, apenas promoveram a mobilização das

substâncias de reserva para o aumento da PEP da espécie, sem que fornecesse um aumento na velocidade para captar água durante a embebição (Kaya *et al.*, 2006; Hora *et al.*, 2018).

Como mencionado anteriormente, a influência positiva da hidratação descontínua na germinação de sementes e no desenvolvimento inicial de plântulas já foi demonstrada em outras espécies de cactos (para mais informações veja Dubrovsky, 1996; 1998; Sánchez-Soto *et al.*, 2005; Contreras-Quiroz *et al.*, 2016; Lima e Meiado, 2017; 2018b; Santos *et al.*, 2018). Porém, o presente estudo é o primeiro a apresentar evidências que comprovam a participação dos ciclos de HD na manutenção da viabilidade das sementes de cactos presentes no banco, visto que o benefício promovido pela hidratação descontínua proporcionou nas sementes recém coletadas também foi observado nas sementes que estavam no banco. Assim, sementes de mandacaru que passaram pelos ciclos de HD mantiveram sua viabilidade no solo por um período maior, indicando uma relação positiva entre a hidratação descontínua e a longevidade das sementes no solo, o que corroborou a primeira hipótese deste estudo.

Esses ciclos podem ter, por exemplo, ativado mecanismos de proteção contra os estresses oxidativos do embrião, de forma que promoveram uma reparação dos danos causados pelo envelhecimento, aumentando a longevidade das sementes no solo (Long *et al.*, 2011; Sano *et al.*, 2015). As sementes de *C. jamacaru* subsp. *jamacaru* mantiveram-se viáveis no banco de sementes por até um período de 15 meses. Porém, à medida que o tempo avançava, a longevidade da espécie diminuía, evidenciando o envelhecimento e morte das sementes. Dessa forma, o mandacaru apresenta um banco de sementes classificado como transitório (Thomson, 1993; Fenner e Thomson, 2005), destacando que a espécie, provavelmente, repõe seu banco com sementes novas, após cada estação reprodutiva.

Alterações bioquímicas proporcionadas pelos ciclos de HD podem estar relacionadas a essas respostas diferenciadas quando as sementes são submetidas à hidratação descontínua na presença e ausência de luz. À medida que as sementes envelhecem, há uma diminuição no sistema de reparo de danos. Assim, agentes oxidantes podem degradar as proteínas presentes nas sementes, o que ocasionaria a redução na concentração das PS observada no presente estudo (Dahuja e Yadav, 2015). Além disso, a quebra de sacarídeos maiores aumentaria a formação de AR, sendo estes degradantes de proteínas nas sementes (Dahuja e Yadav, 2015). Porém, no presente estudo, a concentração de AR diminuiu com o passar dos meses que as sementes estavam presentes no banco, sugerindo que, possivelmente, os AR podem ter sido degradados para fornecer energia ou produzir outras moléculas nas sementes, à medida que estas envelheceram no banco (Halford *et al.*, 2011).

No entanto, o resultado mais surpreendente deste estudo está relacionado à influência da luminosidade no controle das respostas ecofisiológicas das sementes que são naturalmente submetidas à hidratação descontínua no solo. Ao contrário do esperado, a viabilidade das sementes que passaram pelos ciclos de HD na presença da luz foram perdendo a sua viabilidade ao longo dos meses de análises do banco de sementes de maneira semelhante àquelas que não foram submetidas à hidratação descontínua. Por outro lado, as sementes que passaram pelos ciclos de HD no escuro mantiveram a mesma viabilidade das sementes recém coletadas por um período de até 12 meses. Esses resultados refutaram a segunda hipótese deste estudo, mas deixaram claro que a luz tem um papel fundamental nas respostas ecofisiológicas das sementes fotoblásticas positivas que são submetidas à hidratação descontínua no ambiente natural.

Dessa forma, a presença da luz durante os ciclos de HD indica para a semente que ela está nas camadas mais superficiais do solo e, após sua germinação, a plântula

conseguirá se estabelecer e iniciar o processo fotossintético para manter sua condição autotrófica quando o tecido de reserva se esgotar (Millberg *et al.*, 2000; Pons, 2000). Nesse caso, é plausível admitir que os benefícios da hidratação descontínua estejam relacionados às estratégias ecofisiológicas que garantam a rápida germinação em diferentes condições ambientais e, conseqüentemente, aumentem o sucesso reprodutivo. Por esse motivo, ciclos de HD na presença da luz aumentam a porcentagem e a sincronia da germinação, reduzem o tempo necessário para a emergência da plântula e proporcionam aquisição de tolerância aos estresse ambientais durante a germinação e o desenvolvimento inicial (Lima e Meiado, 2017; 2018a; 2018b; Lima *et al.*, 2018; Santos *et al.*, 2018).

Por outro lado, a ausência da luz durante os ciclos pode estar atrelada à percepção das sementes da profundidade em que estão enterradas no banco, indicando para a semente que ela está em uma condição desfavorável para a germinação e, principalmente, para o estabelecimento da plântula (Millberg *et al.*, 2000; Pons, 2000; Baskin & Baskin, 2014). Essa condição desfavorável de luz para as sementes pequenas pode ser mantida por um longo período. Assim, as modificações bioquímicas e as alterações fisiológicas proporcionadas pela hidratação descontínua no escuro devem estar relacionadas ao aumento da longevidade das sementes no banco, garantindo, com isso, que elas possam germinar em uma próxima estação chuvosa, caso as condições de luz requeridas para a germinação estejam disponíveis (Chung e Paek, 2003; Fenner e Thomson, 2005).

De acordo com Dubrovsky (1996), a memória de hidratação das sementes refere-se ao fenômeno da capacidade das sementes reterem, durante os períodos de desidratação, as alterações fisiológicas induzidas ou aquelas que ocorrem como resultado da hidratação, proporcionando os benefícios da hidratação descontínua às sementes e plântulas. Entretanto, como esses benefícios são diferenciados quando as sementes são submetidas

aos ciclos de HD na presença e na ausência da luz, este estudo propõe a existência da memória de hidratação no escuro das sementes (“*seed dark hydration memory*”), bem como a memória de hidratação na luz das sementes (“*seed light hydration memory*”).

Por fim, a resposta à incidência luminosa durante a hidratação descontínua representa uma estratégia extremamente importante para o sucesso reprodutivo de espécies fotoblásticas positivas no ambiente natural, como é o caso das sementes de *C. jamacaru* subsp. *jamacaru*, presentes no solo da Caatinga, visto que indica à semente o melhor local para sua germinação e desenvolvimento inicial, além de favorecer um aumento na velocidade do processo germinativo. Além disso, a ausência de luz não controla apenas o momento que a semente vai germinar, como amplamente difundido nos artigos. Ela altera os mecanismos fisiológicos durante a hidratação descontínua para aumentar a longevidade da semente e mantê-la viva em meio à escuridão. Desta forma, tais benefícios fornecidos pelos ciclos de HD na ausência de luz também podem fornecer uma forma de manter as sementes viáveis por mais tempo para serem utilizadas em projetos de restauração e recuperação de áreas degradadas.

Referências Bibliográficas

Alvarado-López, S, Gómez-Maqueo, X, Soriano, D, Orozco-Segovia, A e Gamboa-deBuen, A (2018) Mobilization and Synthesis of Seed Storage and LEA Proteins during Natural Priming of *Buddleja cordata* and *Opuntia tomentosa*. *Botanical Sciences*, **96**, 76-83.

Alvarado-López, S, Soriano, D, Velázquez, N, Orozco-Segovia, A e Gamboa-deBuen, A (2014) Priming Effects on Seed Germination in *Tecoma stans* (Bignoniaceae) and *Cordia megalantha* (Boraginaceae), Two Tropical Deciduous Tree Species. *Acta Oecologica*, **61**, 65-70.

Baskin, CC e Baskin, JM (2014) *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. San Diego, San Diego: Academic Press.

Bradford, MM (1976) A Rapid and Sensitive Method for the Quantitation of Microgram Quantities of Protein Utilizing the Principle of Protein-dye Binding. *Analytical Biochemistry*, **72**, 248-254.

Chung, N e Paek, N (2003) Photoblastism and Ecophysiology of Seed Germination in Weedy Rice. *Agronomy Journal*, **95**, 184-190.

Climate Data (2020) Dados Climáticos para Cidades Mundiais. Disponível em:

<https://pt.climate-data.org>. (Acesso em 10 de janeiro de 2020).

Contreras-Quiroz, M, Pando-Moreno, M, Jurado, E, Flores, J, Bauk, K e Gurvich, DE (2016) Is Seed Hydration Memory Dependent on Climate? Testing this Hypothesis with Mexican and Argentinian Cacti Species. *Journal of Arid Environments*, **130**, 94-97.

Dahuja, A e Yadav, S (2015) Biochemical Basis of Seed Deterioration – An Overview. *Seed Research*, **43**, 1-8, 2015.

- Dell'Aquila, A e Tritto, V** (1990) Ageing and Osmotic Priming in Wheat Seeds: Effects upon Certain Components of Seed Quality. *Annals of Botany*, **65**, 21-26.
- Dubrovsky, JG** (1996) Seed Hydration Memory in Sonoran Desert Cacti and Its Ecological Implication. *American Journal of Botany*, **83**, 624-632.
- Dubrovsky, JG** (1998) Discontinuous Hydration as a Facultative Requirement for Seed Germination in Two Cactus Species of the Sonoran Desert. *Journal of the Torrey Botanical Society*, **125**, 33-39.
- Farooq, M, Basra, SMA, Ahmad, N e Hafeez, K** (2005). Thermal Hardening: A New Seed Vigor Enhancement Tool in Rice. *Journal of Integrative Plant Biology*, **47**, 187-193.
- Fenner, M e Thompson, K** (2005) *The Ecology of Seeds*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Flores, J, González-Salvatierra, C e Jurado, E** (2016) Effect of Light on Seed Germination and Seedling Shape of Succulent Species from Mexico. *Journal of Plant Ecology*, **9**, 174-179.
- Flores, J, Jurado, E, Arredondo, A** (2006) Effect of Light on Germination of Seeds of Cactaceae from the Chihuahuan Desert, Mexico. *Seed Science Research*, **16**, 149-155.
- Flores, J, Jurado, E, Chapa-Vargas, L, Ceroni-Stuva, A, Dávila-Aranda, P, Galíndez, G, Gurvich, D, León-Lobo, P, Ordóñez, C, Ortega-Baes, P, Ramírez-Bullón, N, Sandoval, A, Seal, CE., Ullian, T e Pritchard, HW.** (2011) Seeds Photoblastism and Its Relationship with Some Plant Traits in 136 Cacti Taxa. *Environmental and Experimental Botany*, **71**, 79-88.
- Ghassemi-Golezani, K e Hosseinzadeh-Mahootchi, A** (2013) Influence of Hydro-priming on Reserve Utilization of Differentially Aged Chickpea Seeds. *Seed Technology*, **35**, 117-124.

- Gomes, VGN, Quirino, ZGM e Araujo, HFP** (2014) Frugivory and Seed Dispersal by Birds in *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* (Cactaceae) in the Caatinga of Northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, **74**, 32-40.
- Gomes-Junior, RA, Moldes, CA, Delite, FS, Pompeu, GB, Gratão, PL, Mazzafera, P, Lea, PJ e Azevedo, RA** (2006) Antioxidant Metabolism of Coffee Cell Suspension Cultures in Response to Cadmium. *Chemosphere*, **65**, 1330-1337.
- Górski, T, Górska, K e Stasiak, H** (2013) Inhibition of Seed Germination by Far Red Radiation Transmitted through Leaf Canopies. *Polish Journal of Agronomy*, **13**, 10-38.
- Halford, NG, Curtis, TY, Muttucumar, N, Postles, J e Mottram, DS** (2011) Sugars in Crop Plants. *Annals of Applied Biology*, **158**, 1-25.
- Hasanuzzaman, M e Fotopoulos, V** (2019) *Priming and Pretreatment of Seeds and Seedlings: Implication in Plant Stress Tolerance and Enhancing Productivity in Crop Plants*. Singapura, Springer Nature.
- Hora, IS, Santos, LS e Meiado, MV** (2018) Emergência de plântulas de *Handroanthus chrysotrichus* (Mart. ex dC.) Mattos (Bignoniaceae) sob a influência da hidratação descontínua das sementes. *Informativo ABRATES*, **28**, 59-62.
- Kaya, MD, Okçu, G, Atak, M, Çikili, Y e Kolsarici, Ö** (2006) Seed treatment to overcome salt and drought stress during germination in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *European Journal of Agronomy*, **24**, 291–295.
- Lima, AT, Cunha, PHJ, Dantas, BF e Meiado, MV** (2018) Does Discontinuous Hydration of *Senna spectabilis* (DC.) HS Irwin & Barneby var. *excelsa* (Schrad.) HS Irwin & Barneby (Fabaceae) Seeds Confer Tolerance to Water Stress during Seed Germination? *Journal of Seed Science*, **40**, 36-43.

Lima, AT e Meiado, MV (2017) Discontinuous Hydration Alters Seed Germination under Stress of Two Populations of Cactus that Occur in Different Ecosystems in Northeast Brazil. *Seed Science Research*, **27**, 292-302.

Lima, AT e Meiado, MV (2018a) Effect of Hydration and Dehydration Cycles on *Mimosa tenuiflora* Seeds during Germination and Initial Development. *South African Journal of Botany*, **116**, 164-167.

Lima, AT e Meiado, MV (2018b) Effects of Seed Hydration Memory on Initial Growth under Water Deficit of Cactus from Two Populations that Occur in Different Ecosystems in Northeast Brazil. *Plant Species Biology*, **33**, 268-275.

Long, RL, Gorecki, MJ, Renton, M, Scott, JK, Colville, L, Goggin, DE, Commander, LE, Westcott, DA, Cherry, H e Finch-Savage, WE (2015) The Ecophysiology of Seed Persistence: A Mechanistic View of the Journey to Germination or Demise. *Biological Reviews*, **90**, 31-59.

Long, RL, Kranner, I, Panetta, FD, Birtic, S, Adkins, SW e Steadman, KJ (2011) Wet-dry Cycling Extends Seed Persistence by Re-instating Antioxidant Capacity. *Plant and Soil*, **338**, 511-519.

López-Urrutia, E, Martínez-García, M, Monsalvo-Reyes, A, Salazar-Rojas V, Montoya, R e Campos, JE (2014) Differential RNA-and Protein-Expression Profiles of Cactus Seeds Capable of Hydration Memory. *Seed Science Research*, **24**, 91-99.

Meiado, MV (2012) Germinação de sementes de cactos do Brasil: Fotoblastismo e temperaturas cardeais. *Informativo ABRATES*, **22**, 20-23.

Meiado, MV (2013) Evidências de memória hídrica em sementes da Caatinga, pp. 89-94 in *Anais do 64º Congresso Nacional de Botânica: Botânica sempre viva. Belo Horizonte: Sociedade Botânica do Brasil.*

Meiado, MV, Albuquerque, LSC, Rocha, EA, Rojas-Aréchiga, M e Leal, IR (2010) Seed Germination Responses of *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* (Cactaceae) to Environmental Factors. *Plant Species Biology*, **25**, 120-128.

Meiado, MV, Lima, AT, Nascimento, JPB e Aona, LYS (2017) Avanços nos estudos sobre sementes e plântulas de cactos do Brasil. *Gaia Scientia*, **11**, 88-113.

Meiado, MV, RojasAréchiga, M, Siqueira-Filho, JA e Leal, IR (2016) Effects of Light and Temperature on Seed Germination of Cacti of Brazilian Ecosystems. *Plant Species Biology*, **31**, 87-97.

Meiado, MV, Silva, FFS, Barbosa, DCA e Siqueira-Filho, JA (2012). Diásporos da Caatinga: Uma revisão, pp. 306-365 in Siqueira Filho, JA (Org.) *Flora das Caatingas do Rio São Francisco – Historia Natural e Conservação*. Rio de Janeiro, Andrea Jakobsson Estudio Editorial.

Milberg, P, Andersson, L e Thompson, K (2000) Large-Seeded Spices Are less Dependent on Light for Germination than Small-Seeded Ones. *Seed Science Research*, **10**, 99-104.

Miller, GL (1959) Use of Dinitrosalicilic Acid Reagent for Determination of Reducing Sugar. *Analytical Chemistry*, **31**, 426-428.

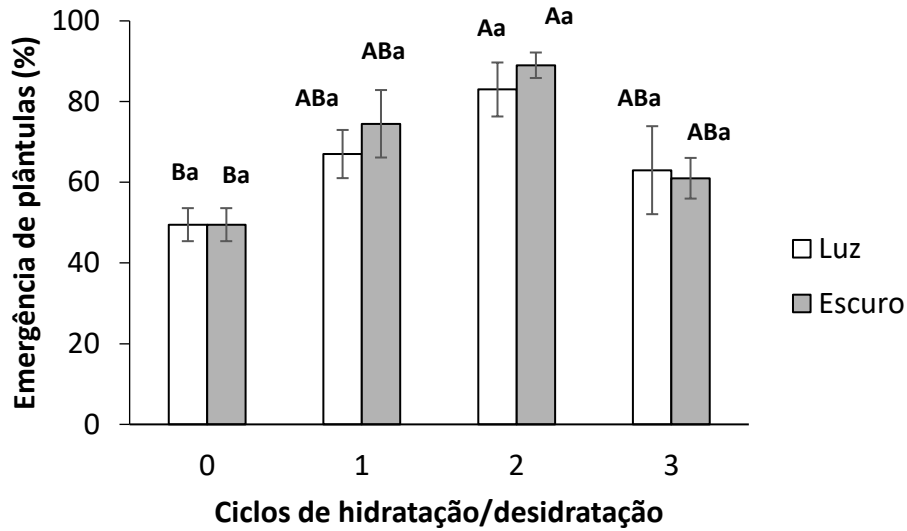
Ordoñez-Salanueva, CA, Orozco-Segovia, A, Canales-Martínez, M, Seal, CE, Pritchard, HW e Flores-Ortiz, CM (2017) Ecological Longevity of *Polaskia chende* (Cactaceae) Seeds in the Soil Seed Bank, Seedling Emergence and Survival. *Plant Biology*, **19**, 973-982.

Pons TL (2000) Seed Responses to Light, pp. 237-260 in Fenner, M. (Ed.) *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. Wallingford, UK: CABI Publishing.

Ranal, MA e Santana, DG (2006) How and Why to Measure the Germination Process? *Brazilian Journal of Botany*, **29**, 1-11.

- Rito, KF, Rocha, EA, Leal, IR e Meiado, MV** (2009) As sementes de mandacaru têm memória hídrica. *Boletín de la Sociedad Latinoamericana y del Caribe de Cactáceas y otras Suculentas*, **6**, 26-31.
- Sánchez-Soto, BH, García Moya, E, Terrazas, T e Reyes Olivas, A** (2005) Efecto de la hidratación discontinua sobre la germinación de tres cactáceas del desierto costero de Topolobampo, Ahome, Sinaloa. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, **50**, 4-14.
- Sano, N, Rajjou, L, North, HM, Debeaujon, I, Marion-Poll, A e Seo, M** (2015) Staying Alive: Molecular Aspects of Seed Longevity. *Plant and Cell Physiology*, **57**, 660-674.
- Santos, RF, Santos, CS e Meiado, MV** (2018) A hidratação descontínua de sementes de *Cereus jamacaru* DC. subsp. *jamacaru* (Cactaceae) confere tolerância ao estresse hídrico? *Informativo ABRATES*, **28**, 1-14.
- Statsoft** (2019) STATISTICA 13. StatSoft South America. Disponível em: <http://www.statsoft.com.br>. (Acesso em: 20 Dez. 2019).
- Takaki, M** (2001) New Proposal of Classification of Seeds Based on Forms of Phytochrome Instead of Photoblastism. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, **13**, 104-108.
- Thompson, K** (1993) Persistence in Soil, pp. 199-202 in Hendry, GAF e Grime JP (Eds), *Methods in Comparative Plant Ecology, a Laboratory Manual*. London, Chapman & Hall.
- Zappi, D e Taylor, N** (2020) Cactaceae in Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB70>. (Acesso em: 03 Fev. 2020).

A)



B)

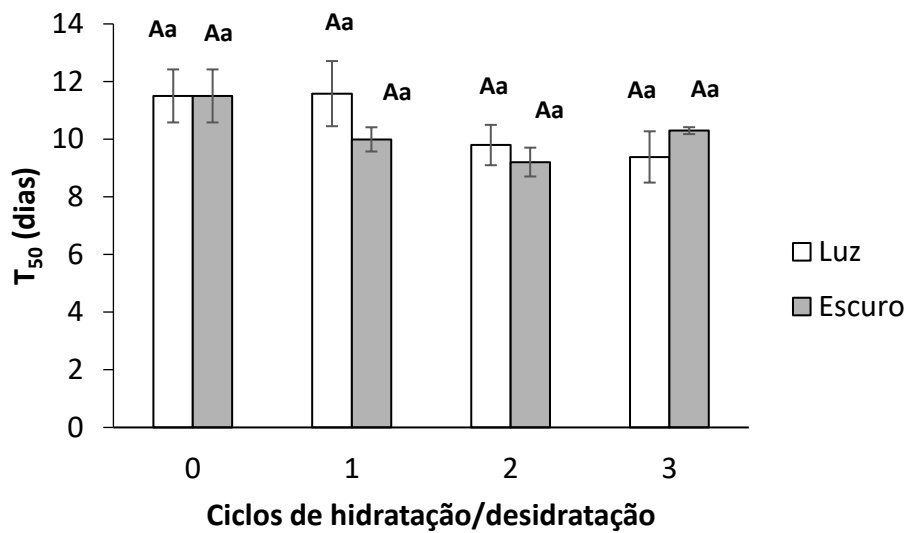


Figura 1. (A) Emergência de plântulas (%) e (B) T₅₀ (dias) das sementes recém-coletadas de *Cereus jamacaru* DC. subsp. *jamacaru* (Cactaceae) submetidas a ciclos de hidratação/desidratação em duas diferentes situações de luminosidade. Dados representados por média \pm erro padrão. Letras maiúsculas comparam os tratamentos de ciclos e letras minúsculas comparam os tratamentos de luminosidade.

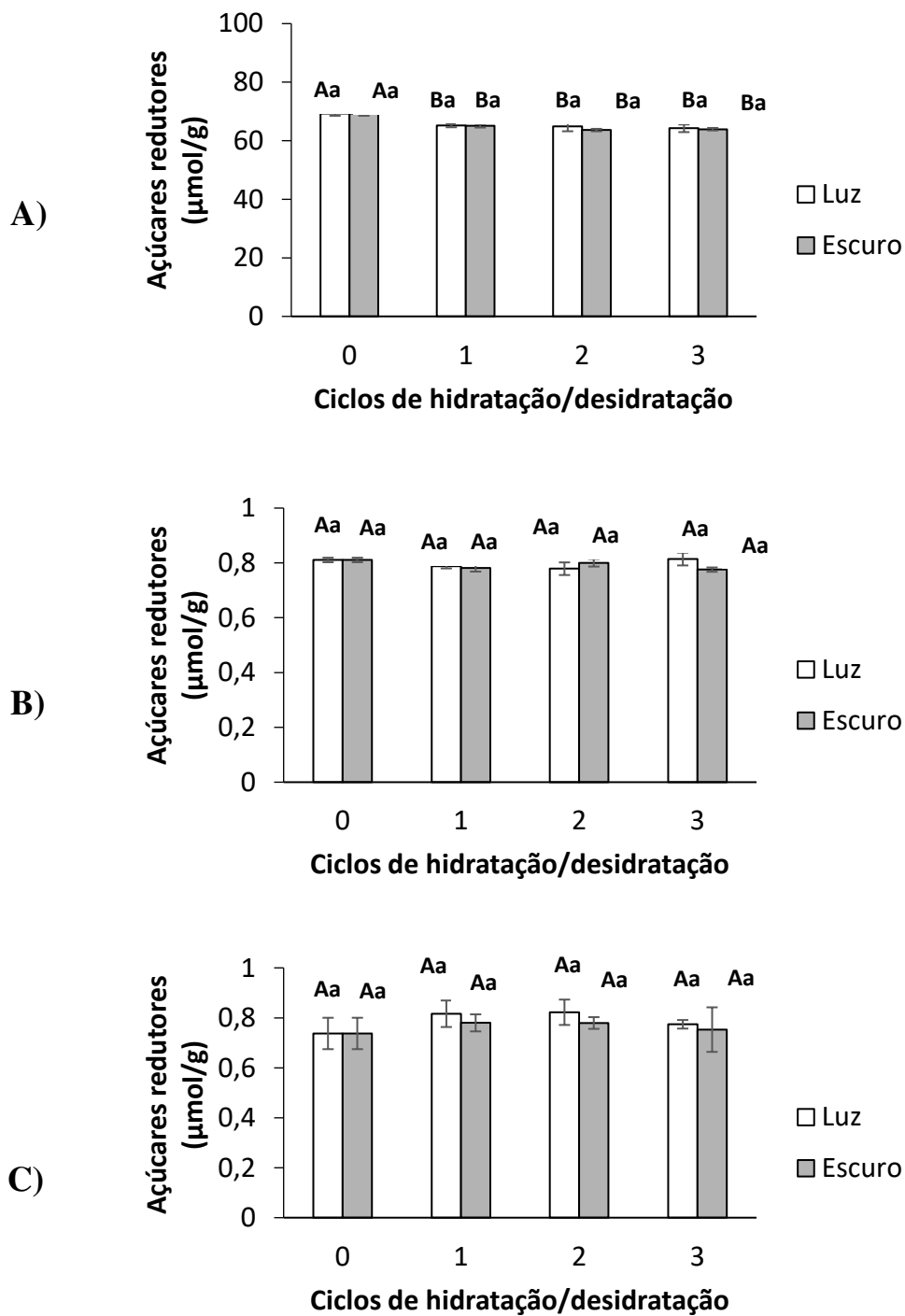


Figura 2. Concentração de açúcares redutores ($\mu\text{mol/g}$) das sementes *Cereus jamacaru* DC. subsp. *jamacaru* (Cactaceae) submetidas a ciclos de hidratação/desidratação em duas diferentes situações de luminosidade. (A) sementes recém coletadas, (B) nove (C) doze meses após o estabelecimento do banco de sementes. Dados representados por média \pm erro padrão. Letras maiúsculas comparam os tratamentos de ciclos e letras minúsculas comparam os tratamentos de luminosidade.

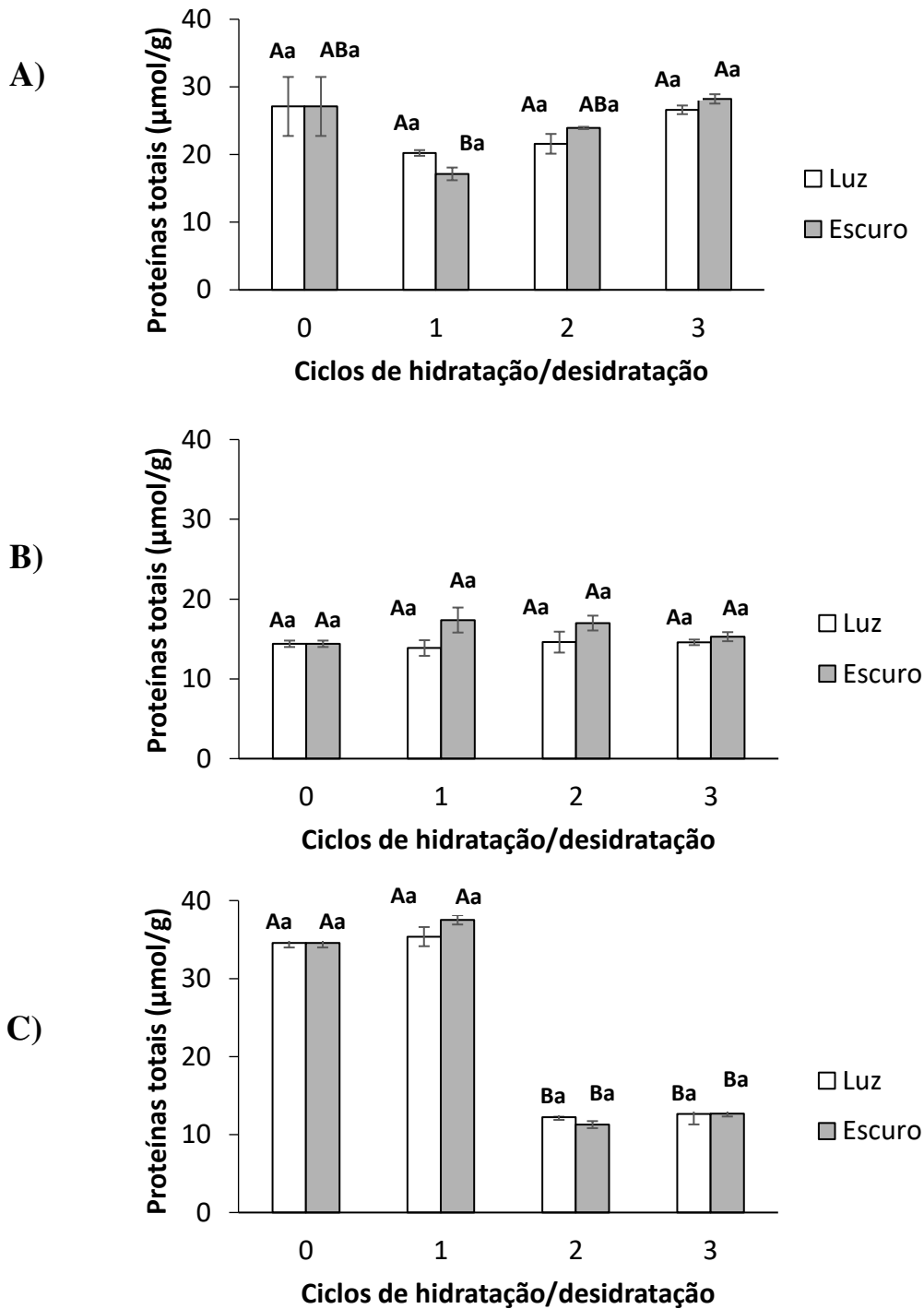


Figura 3. Concentração de proteínas totais ($\mu\text{mol/g}$) das sementes *Cereus jamacaru* DC. subsp. *jamacaru* (Cactaceae) submetidas a ciclos de hidratação/desidratação em duas diferentes situações de luminosidade. (A) sementes recém coletadas, (B) nove (C) doze meses após o estabelecimento do banco de sementes. Dados representados por média \pm erro padrão. Letras maiúsculas comparam os tratamentos de ciclos e letras minúsculas comparam os tratamentos de luminosidade.

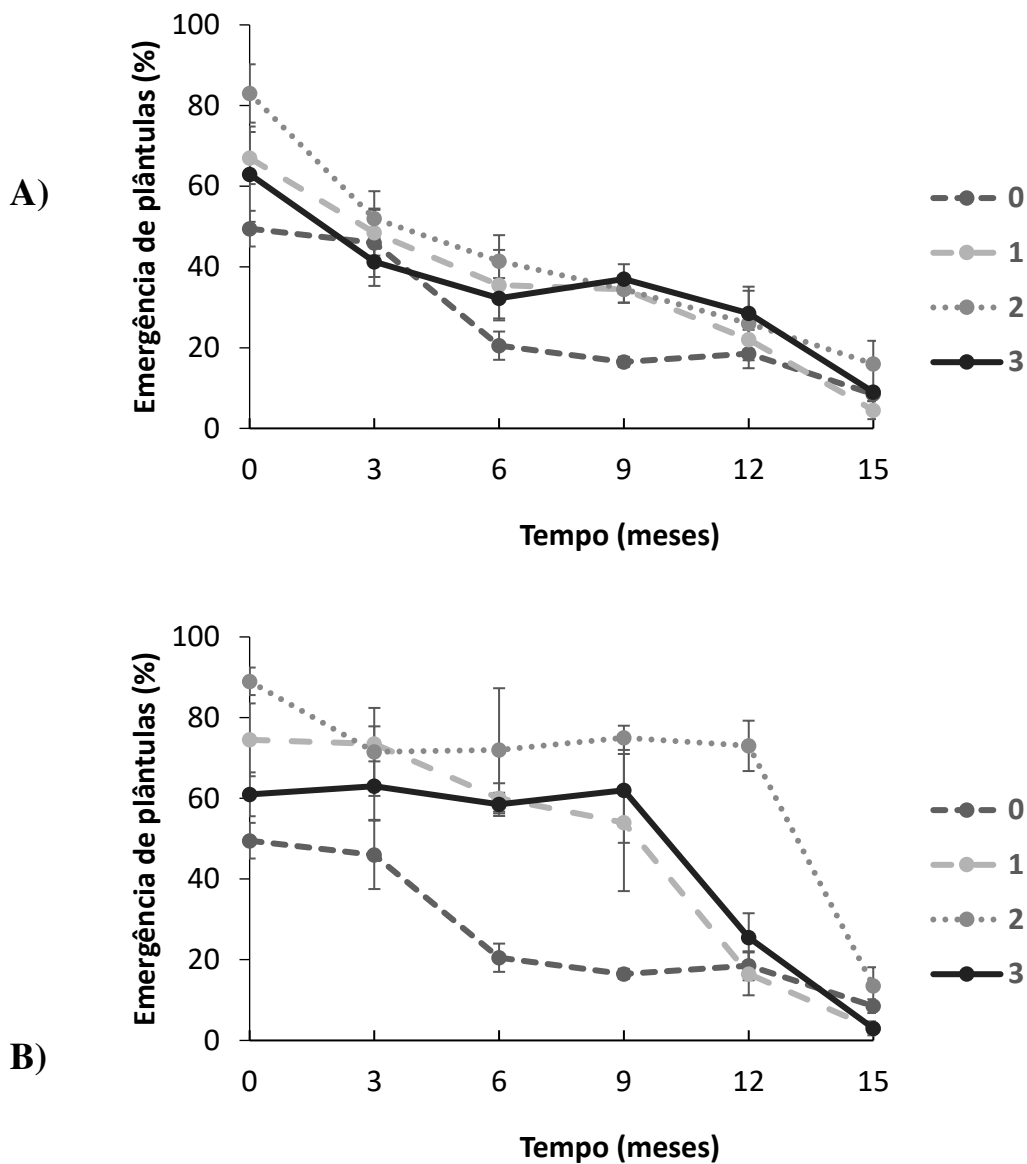


Figura 4. Emergência de plântulas (%) de *Cereus jamacaru* DC. subsp. *jamacaru* (Cactaceae) originadas a partir de sementes submetidas a ciclos de hidratação/desidratação na presença (A) e ausência da luz (B) e, posteriormente, mantidas em banco de sementes, em áreas de Caatinga, por um período de 15 meses. Dados representados por média \pm erro padrão.

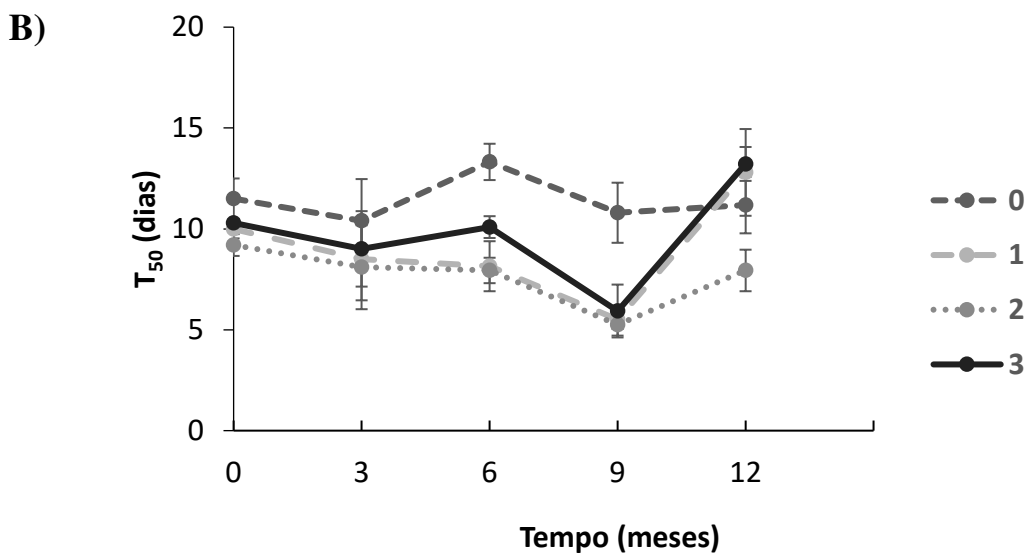
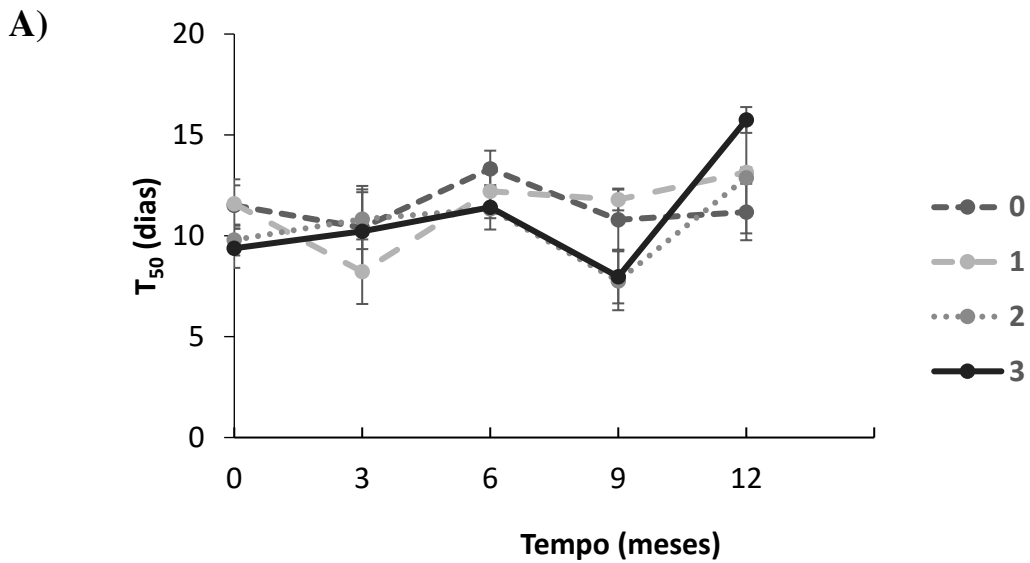


Figura 5. T_{50} (dias) de sementes *Cereus jamacaru* DC. subsp. *jamacaru* (Cactaceae) originadas a partir de sementes submetidas a ciclos de hidratação/desidratação na presença (A) e ausência da luz (B) e, posteriormente, mantidas em banco de sementes, em áreas de Caatinga, por um período de 15 meses. Dados representados por média \pm erro padrão.