

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM PRODUÇÃO VEGETAL

Joyce Nascimento e Souza

ECOFISIOLOGIA DE BANCOS DE SEMENTES DE MACAÚBA

Montes Claros

2021

Joyce Nascimento e Souza

Ecofisiologia de bancos de sementes de macaúba

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutora em Produção Vegetal.

Orientador: Leonardo Monteiro Ribeiro

Coorientador: Paulo Sérgio Nascimento Lopes

Montes Claros

Maio de 2021

Souza, Joyce Nascimento e.

S729e
2021

Ecofisiologia de bancos de sementes de macaúba [manuscrito] / Joyce Nascimento e Souza. Montes Claros, 2021.

80 f.: il.

Tese (doutorado) - Área de concentração em Produção Vegetal. Universidade Federal de Minas Gerais / Instituto de Ciências Agrárias.

Orientador: Leonardo Monteiro Ribeiro

Banca examinadora: Paulo Sérgio Nascimento Lopes, José Márcio Rocha Faria, Fabian Borghetti, Ailton Gonçalves Rodrigues Júnior, Sidney Alberto do Nascimento Ferreira.

Inclui referências: f.15-21; 35-40; 66-70.

1. Macaúba -- Germinação -- Teses. 2. Sementes oleaginosas -- Teses.
3. Sementes -- Viabilidade -- Teses. I. Ribeiro, Leonardo Monteiro. II. Universidade Federal de Minas Gerais. Instituto de Ciências Agrárias. III. Título.

CDU: 631.53

Joyce Nascimento e Souza

Ecofisiologia de bancos de sementes de macaúba

Aprovada pela banca examinadora constituída pelos professores:

Prof. Dr. José Márcio Rocha Faria
(UFLA)

Prof. Dr. Fabian Borghetti
(UnB)

Prof. Dr. Sidney Alberto do Nascimento Ferreira
(INPA)

Prof. Dr. Ailton Gonçalves Rodrigues Júnior
(UFU)

Prof. Dr. Paulo Sérgio Nascimento Lopes
(UFMG)



Prof. Dr. Leonardo Monteiro Ribeiro
(UNIMONTES)

Montes Claros, 28 de maio de 2021

AGRADECIMENTOS

A Deus, que sempre guiou os meus caminhos, dando-me forças para superar os desafios e conseguir alcançar meus objetivos.

Aos meus pais, Francisco e Aleny, e aos meus irmãos, Gláucia e Wellington, por todo amor, apoio e incentivo, por não medirem esforços para que eu chegasse até aqui.

Ao meu namorado, Clélio Luis, pelo amor, apoio e pela compreensão da minha ausência, que muitas vezes foi inevitável.

Ao Prof. Leonardo Monteiro Ribeiro, pela valiosa orientação, amizade, paciência e compreensão nos momentos de dificuldades. Levarei comigo dessa convivência, não só os ensinamentos científicos, mas a inspiração de um profissional dedicado nas artes de ensinar e pesquisar.

Aos professores Maria Olívia Mercadante Simões, Hellencássia Mazzottini dos Santos e Paulo Sérgio Nascimento Lopes, pelos conhecimentos compartilhados, pelo apoio e auxílio no trabalho.

Aos laboratórios LAM/LAV, pelo espaço para execução dos trabalhos, pela oportunidade de aprendizado.

Aos amigos do LAM/LAV, especialmente Daiane Dias e Higor Salvador, pela ajuda na execução dos trabalhos, pela amizade e pelos momentos de descontração.

À UFMG, ao ICA, ao Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal (PPGPV), pela oportunidade de aprendizado.

À UNIMONTES, pela disponibilização de espaço e estrutura para execução dos trabalhos.

À FAPEMIG, pela concessão de bolsa de doutorado.

A todos que, direta ou indiretamente, contribuíram e incentivaram para que eu conseguisse concluir este curso.

Muito Obrigada!

“A persistência é o menor caminho do êxito.”

Charles Chaplin

ECOFISIOLOGIA DE BANCOS DE SEMENTES DE MACAÚBA

RESUMO

Aspectos estruturais e fisiológicos dos diásporos de macaúba permitem a persistência das sementes no solo e contribuem para conservação das populações naturais ao longo do tempo. O objetivo do primeiro capítulo desta tese foi avaliar a influência dos fatores edáficos e climáticos na dinâmica do banco de sementes da macaúba (BS). Concluiu-se que a macaúba forma BS persistente no solo. O P é o principal fator edáfico ligado à entrada de diásporos no BS e níveis elevados de Al e argila, matéria orgânica e areia contribuem para a saída negativa do BS (predação por insetos, contaminação fúngica e microbiana). No entanto, a manutenção de embriões intactos é independente dos fatores edáficos estudados. A saída positiva do BS é controlada climaticamente, a dormência é superada no inverno/primavera e a germinação ocorre anualmente na estação chuvosa. No segundo capítulo, o objetivo foi avaliar o efeito da sazonalidade sobre a longevidade e o nível de dormência em pirênios de macaúba mantidos em BS simulado. A capacidade de manutenção do BS está relacionada à proteção estrutural do embrião, à tolerância ao déficit hídrico e ao controle do estresse oxidativo. O controle da germinação em sementes da macaúba se dá pelo enfraquecimento gradual dos tecidos de resistência (opérculo e poro germinativo) associado ao aumento da força de crescimento do embrião. Ambos os capítulos mostram que a percepção de estímulos ambientais (especialmente, altas temperaturas) promove a superação da dormência, alocando a germinação em janelas de oportunidades climáticas, contribuindo para o sucesso reprodutivo, a ampla distribuição e a adaptação da espécie a ambientes antropizados.

Palavras-chave: Embriões, palmeiras oleaginosas, germinação, níveis de dormência, longevidade.

ECOPHYSIOLOGY OF MACAÚBA SEED BANKS

ABSTRACT

Structural and physiological aspects of macaúba diaspores allow seeds to persist in the soil and contribute to the conservation of natural populations over time. The objective of the first chapter of this thesis was to evaluate the influence of edaphic and climatic factors on the dynamics of the macaúba seed bank (SB). It was concluded that the macauba forms SB persistent in the soil. The P is the main edaphic factor linked to the entry of diaspores in the SB and high levels of AI and clay, organic matter, and sand contribute to the negative exit of the SB (insect predation, fungal and microbial contamination). However, the maintenance of intact embryos is independent of the studied edaphic factors. The positive output of SB is climatically controlled, dormancy is overcoming in winter/spring and germination occurs annually during the rainy season. On chapter two, the objective was to evaluate the effect of seasonality on longevity and the level of dormancy in macauba pyrenes maintained in simulated SB. The maintenance capacity of SB is related to the structural protection of the embryo, tolerance to water deficit and control of oxidative stress. The germination control in macauba seeds occurs by the gradual weakening of the resistance tissues (operculum and germ pore) associated with the increase in the embryo's growth force. Both chapters show that the perception of environmental stimuli (especially, high temperatures) promotes the overcoming of dormancy, allocating the germination in the windows of climatic opportunities, contributing to the reproductive success, the wide distribution and the adaptation of the species to anthropized environments.

Keywords: Embryos, oil palm trees, germination, dormancy levels, longevity.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	09
2. OBJETIVOS	10
2.1. OBJETIVO GERAL	10
2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	10
3. REFERENCIAL TEÓRICO	11
3.1. ARECACEAE	11
3.2. GERMINAÇÃO DE SEMENTES DE PALMEIRAS	11
3.3. DORMÊNCIA	12
3.4. BANCO DE SEMENTES (BS)	12
3.5. ALTERAÇÕES BIOQUÍMICAS NA GERMINAÇÃO	13
3.6. ACROCOMIA ACULEATA	14
3.7. REFERÊNCIAS	15
4. ARTIGOS	22
ARTIGO 1 – CONTROLE EDÁFICO E CLIMÁTICO DA DINÂMICA DO BANCO DE SEMENTES DA PALMEIRA MACAÚBA	22
1. RESUMO	23
2. ABSTRACT.....	24
3. INTRODUÇÃO.....	25
4. MATERIAL E MÉTODOS	26
4.1. Áreas de estudo.....	26
4.2. Coleta e análises preliminares	26
4.3. Caracterização do solo.....	27
4.4. Avaliação dos indicadores da dinâmica do BS	27
4.5. Persistência e controle climático da dinâmica do BS.....	28
4.6. Análise estatística.....	28
5. RESULTADOS	29
5.1. Caracterização do solo.....	29
5.2. Avaliação dos indicadores da dinâmica do BS	29
5.3. Correlação entre as características do solo e os indicadores da dinâmica do BS	30
5.4. Persistência e controle climático da dinâmica do BS.....	31
6. DISCUSSÃO.....	31
6.1. Classificação do BS.....	31
6.2. Influência dos fatores edáficos sobre a dinâmica do BS.....	33
6.3. Papel dos fatores climáticos na saída positiva do BS.....	34
6.4. Papel do BS na reprodução da espécie e sua adaptação aos ambientes de ocorrência	34
7. CONCLUSÕES.....	35
8. AGRADECIMENTOS	35
9. REFERÊNCIAS	35
10. TABELA	41
11. FIGURAS	42
ARTIGO 2 – SAZONALIDADE E CONTROLE DA LONGEVIDADE E DORMÊNCIA EM DIÁSPOROS DA PALMEIRA MACAÚBA	50
1. RESUMO	51
2. ABSTRACT.....	52
3. INTRODUÇÃO.....	53
4. MATERIAL E MÉTODOS	54
4.1. Coleta e procedimentos preliminares	54
4.2. Avaliação da germinação no canteiro	54
4.3. Avaliações morfológicas, anatômicas e fisiológicas.....	54

4.4. Respostas dos pirênios mantidos no BS a diferentes temperaturas	57
4.5. <i>Análise estatística</i>	58
5. RESULTADOS	58
5.1. <i>Avaliações morfológicas</i>	58
5.2. <i>Avaliações anatômicas</i>	59
5.3. <i>Avaliações fisiológicas</i>	59
5.4. <i>Respostas dos pirênios mantidos no BS a diferentes temperaturas</i>	60
6. DISCUSSÃO	61
6.1. Alteração na longevidade ao longo do tempo	61
6.2. Alteração no controle da germinação ao longo do tempo	63
6.3. Influência dos fatores ambientais na dinâmica dos BS no solo	64
6.4. Estratégias reprodutivas e adaptação aos ambientes de ocorrência	65
7. CONCLUSÕES	65
8. REFERÊNCIAS	66
9. FIGURAS	71
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS	80

1. INTRODUÇÃO

A macaúba, *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart. (Arecaceae), é amplamente distribuída na América tropical (LORENZI, 2006; LORENZI *et al.*, 2010; CARVALHO *et al.*, 2011; COLOMBO *et al.*, 2017), normalmente associada a solos eutróficos e ambientes antropizados (MOTTA *et al.*, 2002; COLOMBO *et al.*, 2017). A espécie possui várias aplicações, sobretudo relacionadas ao aproveitamento de seus frutos, apresentando grande importância agroeconômica, sendo que o principal interesse reside na utilização do óleo extraído da polpa e da semente para uso alimentar e produção de biocombustíveis (CARVALHO *et al.*, 2011; PIRES *et al.*, 2013; COLOMBO *et al.*, 2017).

Embora, nos últimos anos, os estudos sobre a biologia reprodutiva da macaúba tenham avançado significativamente, até mesmo com o desenvolvimento de protocolos de superação de dormência e germinação da espécie (RIBEIRO *et al.*, 2011, 2012a, 2013, 2015; MOTOIKE *et al.*, 2013; CARVALHO *et al.*, 2015), plantios comerciais de macaúba ainda são incipientes (CARDOSO *et al.*, 2017). Para a domesticação de *A. aculeata*, bem como para a sua conservação, ainda são necessários estudos mais aprofundados sobre os aspectos ecofisiológicos (PLATH *et al.*, 2016). Nesse sentido, um dos temas relevantes é a manutenção de banco de sementes (BS, população de sementes viáveis no solo), uma estratégia importante para conservação das populações naturais ao longo do tempo (THOMPSON; GRIME, 1979; PAKEMAN *et al.*, 2012; LONG *et al.*, 2014; OLIVEIRA *et al.*, 2017). No entanto, ainda é limitada a elucidação de mecanismos de controle da dinâmica dos BS, o que impõe a necessidade de estudos a campo, com uso de metodologias complementares e de longo prazo (WEISS, 1984; WAGNER; MITSCHUNAS, 2008; GORECKI *et al.*, 2012; LONG *et al.*, 2014).

As principais características que as sementes da macaúba apresentam como mecanismos de persistência destas no solo são: a capacidade de tolerância à dessecação – ortodoxia – (HONG; ELLIS, 1996; RIBEIRO *et al.* 2012b) e a dormência (RIBEIRO *et al.*, 2011, 2012a, 2013). Essas características podem fazer com que as sementes de macaúba demandem anos para germinar naturalmente (BASKIN; BASKIN, 2014; RIBEIRO *et al.*, 2011). No entanto, algumas das características que favorecem a formação dos BS, conseqüentemente, a manutenção da macaúba no ambiente, também dificultam a implantação de cultivos comerciais da espécie (CARDOSO *et al.*, 2017).

A heterogeneidade estrutural e fisiológica das sementes de palmeiras, devido a fatores ambientais e genéticos, é crucial para modular a dormência, ocasionando germinação desuniforme, afetando a adaptação das plantas a diferentes habitats (GRAEBER *et al.*, 2012; BICALHO *et al.*, 2015) e padrões de distribuição das espécies (BASKIN; BASKIN, 2014). A intensidade da dormência na macaúba se altera ao longo do tempo, até a viabilização da germinação, e os mecanismos que controlam a dormência e o nível de dormência ainda são pouco compreendidos (FINCH-SAVAGE; LEUBNER-METZGER, 2006). Nesse contexto, estudos sobre a ecofisiologia de BS de macaúba poderão contribuir para a ampliação dos conhecimentos sobre a reprodução das palmeiras e para a geração de tecnologias visando à propagação da espécie, bem como para a conservação de populações naturais.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo geral

Caracterizar o BS, verificando a influência dos fatores bióticos e abióticos na sua dinâmica, e avaliar o efeito sazonalidade sobre a longevidade e o nível de dormência em pirênios de macaúba.

2.2. Objetivos específicos

- 1) Classificar o BS da macaúba e avaliar o papel dos fatores climáticos e edáficos na dinâmica do BS.
- 2) Avaliar o papel do BS na reprodução e na adaptação da espécie aos ambientes de ocorrência.
- 3) Avaliar como a longevidade e o controle da germinação se alteram ao longo do tempo.
- 4) Avaliar como os fatores ambientais influenciam a dinâmica dos BS no solo.

3. REFERENCIAL TEÓRICO

3.1. Arecaceae

As palmeiras constituem a família Arecaceae, compreendendo cerca de 2600 espécies descritas em 181 gêneros e distribuídas pantropicalmente, mas as florestas úmidas neotropicais abrigam a maior diversidade (OROZCO-SEGÓVIA *et al.*, 2003; DRANSFIELD *et al.*, 2008; LORENZI *et al.*, 2010; BAKER; DRANSFIELD, 2016). No Brasil, são catalogadas 385 espécies distribuídas em 87 gêneros (SOARES *et al.*, 2020). Essas monocotiledôneas arbóreas compartilham uma série de características reprodutivas que são únicas e complexas, como os mecanismos de germinação e a dormência de sementes, os quais ainda são mal compreendidos para a maioria das espécies (OROZCO-SEGÓVIA *et al.*, 2003).

3.2. Germinação de sementes de palmeiras

A propagação das palmeiras ocorre principalmente através de sementes (LORENZI *et al.*, 2010; OROZCO-SEGÓVIA *et al.*, 2003); no entanto, a germinação é complexa devido a características anatômicas e fisiológicas de seus diásporos, e várias classes de dormência já foram relatadas (OROZCO-SEGÓVIA *et al.*, 2003; RIBEIRO *et al.*, 2011; OLIVEIRA *et al.*, 2013; BASKIN; BASKIN, 2014; CARVALHO *et al.*, 2015; MAZZOTTINI-DOS-SANTOS *et al.*, 2018; SCHLINDWEIN *et al.*, 2019).

As sementes de Arecaceae possuem uma estrutura chamada opérculo (formado pelo tegumento opercular e endosperma micropilar), que limita o crescimento do embrião (HUSSEY, 1958; RIBEIRO *et al.*, 2011; MAZZOTTINI-DOS-SANTOS *et al.*, 2014; CARVALHO *et al.*, 2015; MAZZOTTINI-DOS-SANTOS *et al.*, 2018). Quando ocorre a superação da dormência, o opérculo é deslocado e ocorre a protrusão do pecíolo cotiledonar (OROZCO-SEGÓVIA *et al.*, 2003; RIBEIRO *et al.*, 2011; CARVALHO *et al.*, 2015; MAZZOTTINI-DOS-SANTOS *et al.*, 2018). Embora o opérculo limite a germinação, ele não impede a absorção de água pelo embrião; porém, a velocidade de embebição é reduzida. Quando a estrutura é removida, o índice de velocidade de germinação e o percentual de germinação aumentam (RODRIGUES-JUNIOR *et al.*, 2013; CARVALHO *et al.*, 2015).

Os embriões de palmeiras são lineares e pequenos em relação ao tamanho da semente, e apresentam duas regiões: o pecíolo cotiledonar, em que o eixo embrionário microscópico está inserido, e o haustório, que mobiliza as reservas do endosperma (DEMASON, 1988; OROZCO-SEGÓVIA *et al.*, 2003; MAZZOTTINI-DOS-SANTOS *et al.*, 2014; CARVALHO *et al.*, 2015). A estrutura que primeiro emerge e indica a conclusão da germinação nas palmeiras é o pecíolo cotiledonar e não a raiz primária, como na maioria das espécies de plantas (NEVES *et al.*, 2013; OLIVEIRA *et al.*, 2013; CARVALHO *et al.*, 2015).

3.3. Dormência

Dormência é um bloqueio intrínseco da germinação, mesmo em condições favoráveis, com importante valor adaptativo (BASKIN; BASKIN, 2014). A dormência nas palmeiras é, em geral, classificada como morfofisiológica (BASKIN; BASKIN, 2014). No entanto, trabalhos recentes sobre germinação de sementes de palmeiras de ambientes sazonais sugeriram a ocorrência de dormência fisiológica não profunda, associada à incapacidade do embrião em romper as estruturas adjacentes – como é o caso do opérculo – (RIBEIRO *et al.*, 2011, 2012b; CARVALHO *et al.*, 2015; MAGALHÃES *et al.*, 2013; OLIVEIRA *et al.*, 2013; DIAS *et al.*, 2017; MAZZOTTINI-DOS-SANTOS *et al.*, 2018; SCHLINDWEIN *et al.*, 2019).

A heterogeneidade estrutural e fisiológica das sementes de palmeiras é crucial para modular a dormência, ocasionando germinação desuniforme, afetando a adaptação das plantas a diferentes habitats (GRAEBER *et al.*, 2012; BICALHO *et al.*, 2015) e padrões de distribuição das espécies (BASKIN; BASKIN, 2014). As sementes se tornam competentes gradualmente, ou seja, se habilitam a receber o estímulo ambiental que sinalizará o momento ideal para ocorrer a superação da dormência e, conseqüentemente, a germinação (FINCH-SAVAGE; FOOTITT, 2017; OLIVEIRA *et al.*, 2017).

A diminuição do nível de dormência pode ocorrer de forma contínua (uma semente altamente dormente diminui o nível da dormência ao longo dos anos, até alcançar o estado não dormente, induzida por sucessivos sinais ambientais específicos) ou de forma cíclica (transição entre os estados dormente e não dormente da semente – e vice-versa –, em que a superação da dormência se dá em intervalos restritos, nos quais as condições ambientais sejam favoráveis) (BASKIN; BASKIN 1985; FINCH-SAVAGE; LEUBNER-METZGER, 2006; BASKIN; BASKIN, 2014; OLIVEIRA *et al.*, 2017; SCHLINDWEIN *et al.*, 2019). Esse padrão cíclico na dormência foi evidenciado em estudo recente com sementes da palmeira *B. odorata* (SCHLINDWEIN *et al.*, 2019).

Os fatores climáticos influenciam no controle da germinação e na ativação gradual dos mecanismos que levam à superação da dormência em palmeiras em ambientes sazonais, onde as ocasiões favoráveis ao desenvolvimento das plantas são restritas a determinadas épocas do ano (BENECH-ARNOLD *et al.*, 2000; OOI, 2012; SCHLINDWEIN *et al.*, 2019). Diversos estudos evidenciaram que altas temperaturas promovem a superação da dormência em sementes de várias espécies de palmeiras (NEVES *et al.*, 2013; CARVALHO *et al.*, 2015; RODRIGUES-JÚNIOR *et al.*, 2016; SCHLINDWEIN *et al.*, 2019), favorecendo a germinação e sincronizando a emergência das plântulas com o início da estação chuvosa (OOI, 2012; SCHLINDWEIN *et al.*, 2019).

3.4. Banco de sementes (BS)

Características intrínsecas às sementes (como dormência e tolerância à dessecação) permitem a persistência das sementes no solo (BASKIN; BASKIN, 2014; LONG *et al.*, 2014) e contribuem para a manutenção de BS, que representam o estoque de sementes viáveis

existentes no solo (THOMPSON; GRIME, 1979). Os BS são importantes para a sincronização da germinação em condições favoráveis para o estabelecimento de plântulas, conservando as populações naturais ao longo do tempo e do espaço (THOMPSON; GRIME, 1979; PAKEMAN *et al.*, 2012; LONG *et al.*, 2014; OLIVEIRA *et al.*, 2017).

Existe uma grande variação entre as espécies em relação à persistência das sementes no solo (THOMPSON; GRIME, 1979, CSONTOS; TAMÁS, 2003; LONG *et al.*, 2014). Thompson; Grime (1979) distinguem quatro tipos de BS no solo. Nos tipos I e II, as sementes germinam ou morrem dentro de um ano e esses tipos são chamados de “BS transitórios”. Nos tipos III e IV, as sementes permanecem viáveis no BS por mais de um ano após a maturação e a dispersão, e esses tipos são chamados de “BS persistentes”. Várias espécies de palmeiras de ambientes sazonais são reconhecidas por produzirem sementes extremamente longevas e, comumente, formam BS persistentes (OROZCO-SEGÓVIA *et al.*, 2003; RIBEIRO *et al.*, 2011; LONG *et al.*, 2014).

As sementes de diversas espécies são programadas para persistirem no BS, mantendo-se viáveis e sem germinar, o que é determinado pelas suas próprias características e pelo modo como elas são afetadas pelos fatores bióticos e abióticos (OROZCO-SEGÓVIA *et al.*, 2003; BROCK, 2011; LONG *et al.*, 2014). A saída positiva do BS, que se traduz no estabelecimento das plântulas, depende de adaptações específicas aos riscos e às oportunidades dos ambientes, envolvendo resistência à predação ou à deterioração microbiana e ajuste às condições climáticas, o que envolve a morfologia (estruturas de resistência) e a fisiologia (mecanismos de preservação da longevidade e controle da germinação) das sementes (SCARIOT, 1998; DALLING *et al.*, 2011; LONG *et al.*, 2014).

3.5. Alterações bioquímicas na germinação

A germinação de sementes é um processo fisiológico complexo que se inicia pela embebição e finaliza com o rompimento de tecidos adjacentes ao embrião ocasionado pela protrusão do embrião – germinação visível – (BEWLEY *et al.*, 2013). A hidratação das sementes, em condições naturais, pode não ser contínua, sendo insuficiente para promover a conclusão da germinação (BEWLEY *et al.*, 2013). Nesses casos, as sementes adquirem uma memória hídrica, ou seja, apresentam capacidade de manutenção de mudanças bioquímicas e fisiológicas induzidas pela embebição incompleta (BEWLEY *et al.*, 2013; EL-MAAROUF-BOUTEAU; BAILLY, 2008).

A sinalização para o início desses processos ligados à germinação é realizada por fatores ambientais (luz, temperatura, umidade) e fisiológicos (fitormônios, estresse oxidativo). Dentre os fitormônios, destacam-se as giberelinas (GAs) e o ácido abscísico (ABA), como os principais hormônios associados ao controle da germinação. Para muitas espécies, o balanço hormonal (GA/ABA) é o que determina a germinação (KUCERA *et al.*, 2005, NAMBARA *et al.*, 2010). As GAs são promotoras da germinação, estimulando o crescimento do embrião (alongamento celular) e ativando a síntese de enzimas que degradam a parede celular dos tecidos adjacentes (KUCERA *et al.*, 2005). O ABA atua na germinação de forma antagônica às

GAs e, além de estar relacionado com o controle da germinação, também responde ao estresse oxidativo, sendo o principal mediador de respostas ao estresse hídrico, induzindo o aumento da eficiência do sistema antioxidante (CAMPALANS *et al.*, 1999; HAUSER *et al.*, 2011; DAR *et al.*, 2017).

A retomada do metabolismo, durante a embebição, culmina no aumento da respiração celular, na beta-oxidação e em outros processos que geram espécies reativas de oxigênio (EROs), tais como ânion superóxido (O_2^-), peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e radical hidroxila (OH), que funcionam como sinalizadores em diversos processos metabólicos (BAILLY, 2004). O estresse hídrico instalado durante a germinação pode causar a peroxidação de lipídios e inicia o processo de deterioração das sementes (BEWLEY *et al.*, 2013; HUANG *et al.*, 2013). Esse processo é resultado do desequilíbrio entre a produção de EROs e a capacidade de removê-las, que pode ocasionar danos irreversíveis em membranas, proteínas e DNA (APEL; HIRT, 2004; BAILLY, 2004). As EROs podem ser moduladas por mecanismos enzimáticos – atividade de superóxido dismutase (SOD), ascorbato-peroxidase (APX), glutathione redutase (GPX) e catalase (CAT) – e não enzimáticos (vitamina E, vitamina C, flavonóides, entre outros). Esses mecanismos de controle das EROs são fundamentais na aquisição de tolerância à dessecação de sementes, no armazenamento e no processo de germinação – podem interagir com fitormônios, como ABA e etileno, e atuar na sinalização do alívio da dormência – (BAILLY, 2004; GILL; TUTEJA, 2010; LIU *et al.*, 2010; ORACZ *et al.*, 2012; BARRETO *et al.*, 2014; BICALHO *et al.*, 2018; DIAS *et al.*, 2018;). Nesse sentido, a homeostase redox em sementes é essencial para garantir o sucesso da germinação, principalmente para as sementes armazenadas no BS (RAJJOU; DEBEAUJON, 2008).

3.6. *Acrocomia aculeata*

Acrocomia aculeata (Jacq.) Lodd. ex Mart. (Arecaceae) é popularmente conhecida como macaúba, macaúva, bocaiúva, e outros, dependendo da região onde ocorre (ALMEIDA *et al.*, 1998; LORENZI *et al.*, 2010). A macaúba é amplamente distribuída na América tropical (LORENZI, 2006; LORENZI *et al.*, 2010; CARVALHO *et al.*, 2011; COLOMBO *et al.*, 2017). No Brasil, a espécie ocorre em todas as regiões do país (Norte, Nordeste, Centro-Oeste, Sul e Sudeste); entretanto, as maiores concentrações estão localizadas nos estados de Minas Gerais, Goiás, Mato Grosso e Mato Grosso do Sul, as quais são mais representativas no bioma Cerrado (LORENZI, 2006; LORENZI *et al.*, 2010; CARVALHO *et al.*, 2011).

A espécie perene apresenta notável adaptação a ambientes com climas sazonais (invernos rigorosamente secos e verões chuvosos), como o encontrado no Norte de Minas Gerais (MOTTA *et al.*, 2002; LORENZI, 2006; LORENZI *et al.*, 2010; CARVALHO *et al.*, 2011). Embora a macaúba ocorra em diversos tipos de solo, a ocorrência da espécie, normalmente, é associada a solos eutróficos e a ambientes antropizados (MOTTA *et al.*, 2002; LORENZI, 2006; COLOMBO *et al.*, 2017).

A macaúba produz grande quantidade de frutos, os quais são inteiramente aproveitados, fornecendo um espectro de aplicação industrial bastante diversificada (PIRES *et al.*, 2013). No

entanto, o principal interesse reside na utilização do óleo extraído da polpa e da semente para a produção de biocombustíveis, apresentando grande importância agroeconômica (CARVALHO *et al.*, 2011; PIRES *et al.*, 2013; COLOMBO *et al.*, 2017; CARDOSO *et al.*, 2017). Os óleos extraídos da polpa e da semente, além de seu uso no mercado de energia, podem ser utilizados como matéria-prima para cosméticos, medicamentos, entre outros (CARVALHO *et al.*, 2011; PIRES *et al.*, 2013; CARDOSO *et al.*, 2017). Além disso, o endocarpo pode ser processado em carvão e a torta da polpa e semente, produzida na extração do óleo, tem alto valor nutritivo, sendo utilizada na alimentação animal (CARVALHO *et al.*, 2011; CARDOSO *et al.*, 2017).

A macaúba apresenta tamanha importância e interesse no estado de Minas Gerais, que foi criada a Lei N°19.485 de 13 de janeiro de 2011, que “institui a política estadual de incentivo ao cultivo, à extração, à comercialização, ao consumo e à transformação da macaúba e das demais palmeiras oleaginosas – Pró-Macaúba”, cujo objetivo é incentivar o uso e o manejo racional da espécie, transformando a atividade em alternativa para a agricultura familiar e o agronegócio, levando em conta os requisitos para a sustentabilidade ambiental (CARVALHO *et al.*, 2011).

Embora alguns conhecimentos básicos necessários para o cultivo da macaúba já foram adquiridos nos últimos anos (RIBEIRO *et al.*, 2011, 2012b, 2013, 2015; MOTOIKE *et al.*, 2013; CARVALHO *et al.*, 2015), o plantio comercial da espécie ainda é incipiente (CARDOSO *et al.*, 2017). A germinação baixa e irregular de sementes dessa espécie é considerada uma limitação para a produção de mudas em larga escala (BICALHO *et al.*, 2015; RIBEIRO *et al.*, 2015; CARDOSO *et al.*, 2017). A utilização da macaúba em escala industrial dependerá principalmente do sucesso dos esforços de pesquisa atuais e futuras para instituir programas de domesticação, que incluam melhoramento genético, técnicas para produção de mudas de qualidade e modelos de plantação sustentável, com a finalidade de garantir a disponibilidade de macaúba para o uso a longo prazo (CARVALHO *et al.*, 2011; LOPES *et al.*, 2013; MOTOIKE *et al.*, 2013; CARDOSO *et al.*, 2017).

3.7. Referências

ALMEIDA, S. P.; PROENÇA, C. E. B.; SANO, S. M.; RIBEIRO, J. F. Cerrado: espécies vegetais úteis. Planaltina: **Embrapa – CPAC**, p. 464, 1998.

APEL, K.; HIRT, H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. **Annual Review of Plant Biology**, v. 55, p. 373-399, 2004.

BAILLY, C. Active oxygen species and antioxidants in seed biology. **Seed Science Research**, v. 14, n. 2, p. 93-107, 2004.

BAKER, W. J.; DRANSIEDL, J. Beyond Genera Palmarum: progress and prospects in palm systematics. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 182, p. 207-233, 2016.

- BARRETO, L. C.; GARCIA, Q. S.; MORALES, M.; MÜLLER, M.; MUNNÉ-BOSCH, S. Vitamin E and defense-related phytohormones are reliable markers of embryo growth in macaw palm fruits exposed to various storage conditions. **Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)**, v. 118, p. 203-213, 2014.
- BASKIN, J. M.; BASKIN, C. C. The annual dormancy cycle in buried weed seeds: a continuum. **BioScience**, v. 35, p. 492-498, 1985.
- BASKIN, J. M.; BASKIN, C. C. What kind of seed dormancy might palms have? **Seed Science Research**, v. 24, n. 1, p. 17-22, 2014.
- BENECH-ARNOLD, R. L.; SÁNCHEZ, R. A.; FORCELLA, F.; KRUK, B. C.; GHERSA, C. M. Environmental control of dormancy in weed seed banks in soil. **Field Crops Research**, v. 67, p. 105-122, 2000.
- BEWLEY, J. D.; BRADFORD, K.; HILHORST, H. Seeds: Physiology of Development, Germination and Dormancy, 3 ed. **New York: Springer**, p. 392, 2013.
- BICALHO, E. M.; PINTO-MARIJUAN, M.; MORALES, M.; MÜLLER, M.; MUNNÉ-BOSCH, S.; GARCIA, Q. S. Control of macaw palm seed germination by the gibberellin/abscisic acid balance. **Plant Biology**, v. 17, p. 990-996, 2015.
- BICALHO, E. M.; SANTOS, T. R.; GARCIA, Q. S. Abscisic acid and the antioxidant system are involved in germination of *Butia capitata* seeds. **Acta Botanica Brasilica**, v. 33, n. 1, p. 174-178, 2019.
- BROCK, M. A. Persistence of seed banks in Australian temporary wetlands: Persistence of seed banks in Australian temporary wetlands. **Freshwater Biology**, v. 56, p. 1312-1327, 2011.
- CARDOSO, A.; LAVIOLA, B. G.; SANTOS, G. S.; SOUSA, H. U.; OLIVEIRA, H. B.; VERAS, L. C.; CIANNELLA, R.; FAVARO, S. P. Opportunities and challenges for sustainable production of *A. aculeata* through agroforestry systems. **Industrial Crops & Products**, 2017.
- CARVALHO, K. J.; SOUZA, A. L.; MACHADO, C. C. Ecologia, Manejo, Silvicultura e Tecnologia da Macaúba. Convênio de Cooperação Técnica SECTES/FAPEMIG - Pólo de Excelência em Florestas. **Universidade Federal de Viçosa**, 2011.
- CARVALHO, V. S.; RIBEIRO, L. M.; LOPES, P. S. N.; AGOSTINHO, C. O.; MATIAS, L. J.; MERCADANTE-SIMÕES, M. O.; CORREIA, L. N. F. Dormancy is modulated by seed structures in palms of the Cerrado biome. **Australian Journal of Botany**, v. 63, n. 5, p. 444-454, 2015.
- COLOMBO, C. A.; BERTON, L. H. C.; DIAS, B. G.; FERRARIZ, R. A. Macauba: a promising tropical palm for the production of vegetable oil. 2017.
- CSONTOS, P.; TAMAS, J. Comparisons of soil seed bank classification systems. **Seed Science Research**, v. 13, n. 2, p. 101-111, 2003.

DALLING, J. W.; DAVIS, A. S.; SCHUTTE, B. J.; ELIZABETH ARNOLD, A. Seed survival in soil: interacting effects of predation, dormancy and the soil microbial community: Seed survival in soil. **Journal of Ecology**, v. 99, p. 89-95, 2011.

DAR, N. A.; AMIN, I.; WANI, W.; WANI, S. A.; SHIKARI, A. B.; WANI, S. H.; MASOODI, K. Z. Abscisic acid: A key regulator of abiotic stress tolerance in plants. **Plant Gene**, v. 11, p.106-111, 2017.

DEMASON, D. A. Embryo structure and storage reserve histochemistry in the palm *Washingtonia filifera*. **American Journal of Botany**, v. 75, p. 330-337, 1988.

DRANSFIELD, J. W.; UHL, N.; ASMUSSEN, C. B.; BAKER, W. J.; HARLEY, M. M.; LEWIS, C. E. Livro: *Genera Palmarum – The Evolution and Classification of Palms*. cap. 1, p. 1-40, 2008.

DIAS, D. S.; RIBEIRO, L. M.; LOPES, P. S. N.; MUNNÉ-BOSCH, S.; GARCIA, Q. S. Hormonal profile and the role of cell expansion in the germination control of Cerrado biome palm seeds. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 118, p. 168-177, 2017.

DIAS, D. S.; RIBEIRO, L. M.; LOPES, P. S. N.; MELO, G. A.; MÜLLER, M.; MUNNÉ-BOSCH, S. Haustorium–endosperm relationships and the integration between developmental pathways during reserve mobilization in *Butia capitata* (Arecaceae) seeds. **Annals of Botany**, v. 122, n. 2, p. 267-277, 2018.

EL-MAAROUF-BOUATEAU, H.; BAILLY, C. Oxidative signaling in seed germination and dormancy. **Plant Signaling and Behavior**, v. 3, p. 175-182, 2008.

FINCH-SAVAGE, W. E.; LEUBNER-METZGER, G. Seed dormancy and the control of germination. **New phytologist**, v. 171, n. 3, p. 501-523, 2006.

FINCH-SAVAGE W. E.; FOOTITT, S. Seed dormancy cycling and the regulation of dormancy mechanisms to time germination in variable field environments. *Journal of Experimental Botany*, v. 68, p. 843-56, 2017.

GILL, S. S.; TUTEJA, N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 48, n. 12, p. 909-930, 2010.

GORECKI, M. J.; LONG, R. L.; FLEMATTI, G. R.; STEVENS, J. C. Parental environment changes the dormancy state and karrikinolide response of *Brassica tournefortii* seeds. **Annals of Botany**, 2012.

GRAEBER, K.; NAKABAYASHI, K.; MIATTON, E.; LEUBNER-METZGER, G.; SOPPE, W. J. J. Molecular mechanisms of seed dormancy. **Plant, Cell and Environment**, v. 35, p. 1769-1786, 2012.

HAUSER, F.; WAADT, R.; SCHROEDER, J. I. Evolution of abscisic acid synthesis and signaling mechanisms. **Current Biology**, v. 21, n. 9, p. 346-355, 2011.

- HONG, T. D.; ELLIS, R. H. A protocol to determine seed storage behavior. IPGRI. Technical Bulletin No. 1. **International Plant Genetic Resources Institute**, Rome, Italy. 1996.
- HUANG, H.; SONG. Change in desiccation tolerance of maize embryos during development and germination at different water potential PEG-6000 in relation to oxidative process. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 68, p. 61-70, 2013.
- HUSSEY, G. An analysis of the factors controlling the germination of the seed of the oil palm, *Elaeis guineensis* (Jacq.). **Annals of Botany**, v. 22, p. 259-286, 1958.
- KUCERA, B.; COHN, M. A.; LEUBNER-METZGER, G. Plant hormone interactions during seed dormancy release and germination. **Seed Science Research**, v. 15, p. 281-307. 2005.
- LIU, Y.; YE, N.; LIU, R.; CHEN, M.; ZHANG, J. H₂O₂ mediates the regulation of ABA catabolism and GA biosynthesis in Arabidopsis seed dormancy and germination. **Journal of Experimental Botany**, v. 61, p. 2979-2990, 2010.
- LONG, R. L.; GORECKI, M. J.; RENTON, M.; SCOTT, J. K.; COLVILLE, L.; GOGGIN, D. E.; COMMANDER, L. E.; WESTCOTT, D. A.; CHERRY, H.; FINCH-SAVAGE, W. E. The ecophysiology of seed persistence: a mechanistic view of the journey to germination or demise. **Biological Reviews**, v. 90, n. 1, p. 31-59, 2014.
- LOPES, D. C.; STEIDLE-NETO, A. J.; MENDES, A. A.; PEREIRA, D. T. V. Economic feasibility of biodiesel production from Macauba in Brazil. **Energy Economics**, v. 40, p. 819-824, 2013.
- LORENZI, G. M. A. C. *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart. – Arecaceae: bases para o extrativismo sustentável. Curitiba, PR: Universidade Federal do Paraná. 154f. **Tese (Doutorado em Ciências)** – Universidade Federal do Paraná, 2006.
- LORENZI, H.; NOBLICK, L. R.; KAHN, F.; FERREIRA, E. Flora Brasileira Lorenzi: Arecaceae (Palmeiras). **Nova Odessa: Plantarum**, p. 384, 2010.
- MAGALHÃES, H. M.; LOPES, P. S. N.; RIBEIRO, L. M.; SANT'ANNA-SANTOS, B. F.; OLIVEIRA, D. M. T. Structure of the zygotic embryos and seedlings of *Butia capitata* (Arecaceae). **Trees**, v. 27, n. 1, p. 273-283, 2013.
- MAZZOTTINI-DOS-SANTOS, H. C.; RIBEIRO, L. M.; MERCADANTE-SIMÕES, M. O.; SANT'ANNA-SANTOS, B. F. Ontogenesis of the pseudomonomerous fruits of *Acrocomia aculeata* (Arecaceae): a new approach to the development of pyrenarium fruits. **Trees**, v. 29, p. 199-214, 2014.
- MAZZOTTINI-DOS-SANTOS, H. C.; RIBEIRO, L. M.; OLIVEIRA, D. M. T. Structural changes in the micropylar region and overcoming dormancy in Cerrado palms seeds. **Trees**, v. 32, n. 5, p.1415-1428, 2018.

- MOTTA, P. E. F.; FILHO, A. T. O.; GOMES, J. B. V. Ocorrência da macaúba em Minas Gerais: relação com atributos climáticos, pedológicos e vegetacionais. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. v. 37, n. 7, 2002.
- MOTOIKE, S. Y.; CARVALHO, M. C.; PIMENTEL, L. D.; KUKI, K. N.; PAES, J. M. V.; DIAS, H. C. T.; SATO, A. Y. A cultura da macaúba: implantação e manejo de cultivos racionais. **Editora UFV**, Viçosa-MG, p. 61, 2013.
- NAMBARA, E.; OKAMOTO, M.; TATEMATSU, K.; YANO, R.; SEO, M.; KAMIYA, Y. Abscisic acid and the control of seed dormancy and germination. **Seed Science Research**, v. 20, p. 55-67, 2010.
- NEVES, S. C.; RIBEIRO, L. M.; CUNHA, I. R. G.; PIMENTA, M. A. S.; MERCADANTE-SIMÕES, M. O.; LOPES, P. S. N. Diaspore structure and germination ecophysiology of the babassu palm (*Attalea vitrivir*). **Flora**, v. 208, n. 1, p. 68-78, 2013.
- OLIVEIRA, N. C. C.; LOPES, P. S. N.; RIBEIRO, L. M.; MERCADANTE-SIMÕES, M.O.; OLIVEIRA, L. A. A.; SILVÉRIO, F. O. Seed structure, germination, and reserve mobilization in *Butia capitata* (Arecaceae). **Trees**, v. 27, n. 6, p. 1633-1645, 2013.
- OLIVEIRA, T. G. S.; DIAMANTINO, I. P.; GARCIA, Q. S. Dormancy cycles in buried seeds of three perennial *Xyris* (Xyridaceae) species from the Brazilian campo rupestre. **Plant Biology**, v. 19, p. 818-823, 2017.
- OOI, M. K. J. Seed bank persistence and climate change. **Seed Science Research**, v. 22, p. S53-S60 2012.
- ORACZ, K.; VOEGELE, A.; TARKOWSKÁ, D.; JACQUEMOUD, D.; TURECKOVÁ, V.; URBANOVÁ, T.; STRNAD, M.; SLIWINSKA, E.; LEUBNER-METZGER, G. Myriganone A inhibits *Lepidium sativum* seed germination by interference with gibberellin metabolism and apoplastic superoxide production required for embryo extension growth and endosperm rupture. **Plant and Cell Physiology**, v. 53, n. 1, p. 81-95, 2012.
- OROZCO-SEGOVIA, A.; BATIS, A. I.; ROJAS-ARÉCHIGA, M.; MENDOZA, A. Seed biology of palms: a review. *Palms*, v. 47, p. 79–94, 2003.
- PAKEMAN, R. J.; SMALL, J. L.; TORVELL, L. Edaphic factors influence the longevity of seeds in the soil. **Plant Ecology**, v. 213, p. 57-65, 2012.
- PIRES, T. P.; SOUZA, E. S.; KUKI, K. N.; MOTOIKE, S. Y. Ecophysiological traits of the macaw palm: A contribuição towards the domestication of a novel oil crop. **Industrial Crops and Products**, v. 44. p. 200-210, 2013.
- PLATH, M.; MOSER, C.; BAILIS, R.; HIRSCH, P.; BRANDT, H.; KLEIN, A. M.; WALMSLEY, D.; VON WEHRDEN, H. A novel bioenergy feedstock in Latin America? Cultivation potential of *Acrocomia aculeata* under current and future climate conditions. **Biomass Bioenergy**, v. 91, p. 186-195, 2016.

- RAJJOU, L.; DEBEAUJON, I. Seed longevity: survival and maintenance of high germination ability of dry seeds. **Comptes Rendues Biologies**, v. 331, p. 796-805, 2008.
- RIBEIRO, L. M.; SOUZA, P. P.; RODRIGUES JR, A. G.; OLIVEIRA, T. G. S.; GARCIA, Q. S. Overcoming dormancy in macaw palm diaspores, a tropical species with potential for use as biofuel. **Seed Science and Technology**, v. 39, n. 2, p. 303-317, 2011.
- RIBEIRO, L. M.; OLIVEIRA, T. G. S.; CARVALHO, V. S.; SILVA, P. O.; NEVES, S. C.; GARCIA, Q. S. The behaviour of macaw palm (*Acrocomia aculeata*) seeds during storage. **Seed Science and Technology**, v. 40, p. 344-353, 2012a.
- RIBEIRO, L. M.; OLIVEIRA, D. M. T.; GARCIA, Q. S. Structural evaluations of zygotic embryos and seedlings of the macaw palm (*Acrocomia aculeata*, *Arecaceae*) during in vitro germination. *Trees*, v. 26, p.851-863, 2012b.
- RIBEIRO, L. M.; SILVA, P. O.; ANDRADE, I. G.; GARCIA, Q. S. Interaction between embryo and adjacent tissues determines the dormancy in macaw palm seeds. **Seed Science and Technology**, v. 41, n. 3, p. 345-356, 2013.
- RIBEIRO, L. M.; GARCIA, Q. S.; MÜLLER, M.; MUNNÉ-BOSCH, S. Tissue specific hormonal profiling during dormancy release in macaw palm seeds. **Physiologia Plantarum**, v. 153, n. 4, p. 627-642, 2015.
- RODRIGUES-JUNIOR, A. G.; OLIVEIRA, T. G. S.; SOUZA, P. P.; RIBEIRO, L. M. Water uptake and pre-germination treatments in macaw palm (*Acrocomia aculeata* - *Arecaceae*) seeds. **Journal Seed of Science**, v. 35, n. 1, p. 99-105, 2013.
- RODRIGUES-JUNIOR, A. G.; OLIVEIRA, T. G. S.; SOUZA, P. P.; RIBEIRO, L. M. Temperature effects on *Acrocomia aculeata* seeds provide insights into overcoming dormancy in neotropical savanna palms. **Flora**, v. 223, p. 30-37, 2016.
- SCARIOT, A. Seed dispersal and predation of the palm *Acrocomia aculeata*. **Principes**, v. 42, n. 1, p. 5-8, 1998.
- SCHLINDWEIN, G.; SCHLINDWEIN, C. C. D.; DILLENBURG, L. R. Seasonal cycle of seed dormancy controls the recruitment of *Butia odorata* (*Arecaceae*) seedlings in savanna-like palm tree formations in southern Brazil. **Ecological Society of Australia**, v. 44, p. 1398-1409, 2019.
- SOARES, K. P.; LORENZI, H.; VIANNA, S. A.; LEITMAN, P. M.; HEIDEN, G.; MORAES, R. M.; MARTINS, R. C.; CAMPOS-ROCHA, A.; ELLERT-PEREIRA, P. E.; ESLABÃO, M. P. 2020. *Arecaceae in Flora do Brasil 2020*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB53>>. Acesso em: 08 jul. 2021
- THOMPSON, K.; GRIME, J. P. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. **Journal Ecology**, n. 67, p. 893-921, 1979.

WAGNER, M.; MITSCHUNAS, N. Fungal effects on seed bank persistence and potential applications in weed biocontrol: A review. Basic and Applied. **Ecology**, v. 9, p. 191-203, 2008.

WEISS, P. W. Seed characteristics and regeneration of some species in invaded coastal communities. **Austral Ecology**, v. 9, p. 99-106, 1984.

4. ARTIGOS

Artigo 1 – Controle edáfico e climático da dinâmica do banco de sementes da palmeira macaúba

SOUZA, JOYCE NASCIMENTO E; AGOSTINHO, CLEIDIANA DE OLIVEIRA; RIBEIRO, LEONARDO MONTEIRO; AZEVEDO, ALCINEI MÍSTICO; LOPES, PAULO SÉRGIO NASCIMENTO. Edaphic and climatic control of macaúba palm seed bank dynamics. *INDUSTRIAL CROPS AND PRODUCTS JCR*, v. 141, p. 111802, 2019. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2019.111802>

1. Resumo

O controle da dinâmica dos bancos de sementes no solo (BS) é crucial na ecologia das populações vegetais, porém, ainda pouco estudado em ambientes tropicais. O objetivo deste trabalho foi caracterizar o BS de *Acrocomia aculeata*, importante palmeira oleaginosa neotropical, e definir a influência de fatores edáficos e climáticos em sua dinâmica. O BS foi coletado em cinco áreas do bioma Cerrado, na região central do Brasil. A partir da avaliação dos diásporos, das plantas jovens e do cultivo in vitro dos embriões, foram definidos 26 indicadores da dinâmica do BS, os quais foram correlacionados com 19 atributos físico-químicos do solo. A emergência de plântulas em casa de vegetação foi associada às variáveis climáticas, durante cinco anos, e o controle térmico da germinação foi avaliado experimentalmente. *A. aculeata* forma BS persistente no solo e o P é o principal fator edáfico associado à entrada. Níveis elevados de Al^{3+} e argila (associados com predação por insetos), matéria orgânica (contaminação fúngica) e areia (contaminação bacteriana) contribuem para a saída negativa (morte dos embriões) do BS. No entanto, a manutenção dos embriões intactos é independente dos fatores edáficos. A associação entre a amplitude térmica no inverno e altas temperaturas na primavera promove a superação da dormência e favorece a saída positiva do BS, sincronizando-a com o início das estações chuvosas. A elevada produtividade, a capacidade de manutenção de embriões viáveis no solo e a dormência contribuem para o controle da dinâmica do BS, o sucesso reprodutivo e a ampla distribuição de *A. aculeata*.

Palavras-chave: Dormência, embriões, atributos físico-químicos do solo, germinação, palmeiras oleaginosas.

2. Abstract

The control of soil seed bank (SSB) dynamics is crucial to the ecologies of plant populations of many species, but has been little studied in tropical environments. The objectives of this work were to characterize the SSB of *Acrocomia aculeata*, an important neotropical oleaginous palm, and to define the influence of edaphic and climatic factors on its dynamics. Exposed and buried diaspores were collected in five areas of the Cerrado biome in central Brazil. Evaluations of the diaspores, young plants, and in vitro embryo cultures defined 26 indicators of SSB dynamics that were correlated with 19 physical-chemical attributes of the soil. Seedlings emergence was studied under greenhouse conditions during five years and the thermal control of germination was evaluated experimentally. *A. aculeata* forms persistent SSBs, with P being the main edaphic factor associated with seed input. High levels of Al and clay (associated with insect predation), organic matter (fungal contamination), and sand (bacterial contamination) contributed to negative outputs (embryo death). The maintenance of intact SSB embryos, however, is independent of edaphic factors. Wide thermal amplitudes in the winter associated with high temperatures in the spring promote overcoming dormancy and favor positive SSB outputs as well as the synchronization of seedling emergence at the beginning of rainy season. The high productivity of *A. aculeata* and its ability to maintain viable but dormant embryos in the soil contribute to controlling SSB dynamics, reproductive success, and its wide distribution.

Keywords: Dormancy, embryos, soil physicochemical attributes, germination, oleaginous palms.

3. Introdução

O banco de sementes (BS) é o estoque de sementes viáveis existentes no solo e, em geral, tem papel crucial na conservação e no manejo das populações vegetais (Thompson e Grime, 1979; Baskin e Baskin, 2014). Existe grande variação em relação à dinâmica do BS entre as espécies (Thompson et al., 1998; Csontos e Tamás, 2003). Entretanto, estudos aprofundados envolvendo avaliações a campo e a longo prazo do BS nas regiões tropicais, as quais abrigam maior a biodiversidade, são incipientes (Long et al., 2014).

A persistência das sementes no BS antecede um entre dois destinos: germinação ou morte – o que é determinado pelas características das sementes e como elas são afetadas pelos fatores bióticos e abióticos (Orozco-Segovia et al., 2003; Brock, 2011; Long et al., 2014). A saída positiva do BS, que se traduz no estabelecimento das plântulas, depende de adaptações específicas aos riscos e às oportunidades dos ambientes, envolvendo resistência à predação ou à deterioração microbiana e ajuste às condições climáticas, o que envolve a morfologia (estruturas de resistência) e a fisiologia (mecanismos de preservação da longevidade e controle da germinação) das sementes (Scariot, 1998; Dalling et al., 2011; Long et al., 2014). A grande diversidade de fatores climáticos e edáficos (abióticos e bióticos) em interação com o BS limitam a elucidação de mecanismos de controle de sua dinâmica, o que impõe a necessidade de estudos a campo, com uso de metodologias complementares e, muitas vezes, de longo prazo (Weiss, 1984; Wagner e Mitschunas, 2008; Gorecki et al., 2012; Long et al., 2014).

As palmeiras são distribuídas pantropicalmente, mas as florestas úmidas neotropicais abrigam a maior diversidade (Dransfield et al., 2008; Orozco-Segovia et al., 2003). No Brasil, a maioria das palmeiras ocorre em ambientes úmidos dos biomas Amazônia e Mata Atlântica (Lorenzi et al., 2010). No entanto, algumas espécies apresentam notável adaptação a ambientes sazonais e com precipitação irregular do bioma Cerrado (savana neotropical), o que envolve uma série de mecanismos e estratégias ainda pouco compreendidos (Ribeiro et al., 2011; 2012a; Neves et al., 2013; Oliveira et al., 2013; Carvalho et al., 2015).

Acrocomia aculeata (Jacq.) Lodd. ex Mart., macaúba é amplamente distribuída na América Tropical, com expressiva ocorrência no Brasil (Fig. 1) (Scariot et al., 1991; Lorenzi, 2006; Lorenzi et al., 2010). A espécie produz grande quantidade de frutos com elevado teor de óleo no mesocarpo e na semente (Fig. 2-3), sendo considerada uma espécie com grande potencial para a produção de biocombustíveis em regiões tropicais secas, devido a sua tolerância aos déficits hídricos (Pires et al., 2013). Com a perspectiva de utilização da espécie em escala industrial, existe risco de superexploração, o que ressalta a importância de estudos sobre a ecologia populacional, como subsídio à elaboração de planos de extrativismo sustentável e domesticação (Lorenzi, 2006; Ribeiro et al., 2011; Pires et al., 2013). Além disso, existem propostas envolvendo o enriquecimento e o manejo, em regime silvopastoril, de extensas áreas de pastagens degradadas com ocorrência da macaúba (Cardoso et al., 2017), o que demanda estudos sobre a reprodução natural das populações.

As sementes da macaúba são ortodoxas (tolerantes à dessecação e a baixas temperaturas), e devido à dormência pronunciada, podem demandar anos para germinar, o que sugere a capacidade de manutenção de BS persistentes (Ribeiro et al., 2011; 2012a). No entanto, não existem estudos a campo que comprovem essa hipótese, caracterizem o BS e contribuam para a elucidação dos mecanismos edáficos e climáticos de controle de sua dinâmica. A dormência pronunciada (classificada como morfofisiológica por Baskin e Baskin, 2014; relacionada com a estrutura complexa dos diásporos, Fig. 3a-b) não permite uma associação direta entre a germinabilidade e a viabilidade e dificulta a avaliação da qualidade da semente de *A. aculeata*. Nesse sentido, a utilização do cultivo *in vitro* de embriões, que permite a superação da dormência e a estimativa do vigor (Ribeiro et al., 2010; 2012), associada a avaliações da germinação a longo prazo, poderão contribuir para a ampliação dos conhecimentos sobre o BS e as estratégias reprodutivas na espécie.

O objetivo deste trabalho foi caracterizar o BS de *A. aculeata* e definir o papel de fatores edáficos e climáticos em sua dinâmica. Procurou-se responder às seguintes questões: (1) Qual a classificação do BS quanto a sua persistência? (2) Como os fatores físicos, químicos e biológicos do solo influenciam a dinâmica do BS? (3) Qual o papel dos fatores climáticos na saída do BS via germinação? Buscou-se ainda discutir sobre o papel do BS na adaptação da espécie aos ambientes de ocorrência e sobre a perspectiva de manejo agrícola de populações naturais.

4. Material e métodos

4.1. Áreas de estudo

Foram selecionadas cinco populações de *A. aculeata*, que apresentavam mais de 100 indivíduos, localizadas no domínio do bioma Cerrado, no norte do estado de Minas Gerais, Brasil (Fig. 1). Todos os ambientes são antropizados, com diferentes usos e com características típicas associadas à ocorrência de *A. aculeata*.

4.2. Coleta e análises preliminares

Em cada população foram selecionadas arbitrariamente dez plantas em frutificação. Foram coletados 50 frutos recém-dispersos (a cicatriz de abscisão amarelada foi tomada como indicador) de cada planta e foram demarcadas quatro áreas de 0,25 m² no entorno de cada indivíduo (uma em cada quadrante), a 3 m do estipe, sendo coletados os diásporos dispostos sobre o solo (Fig. 2). Nas mesmas áreas, com o auxílio de um enxadão, foi realizada escavação até 20 cm de profundidade e foram coletados os diásporos que se encontravam enterrados, além de cerca de 500 g de solo.

Os frutos recém-dispersos coletados foram submetidos ao cultivo *in vitro* de embriões, para a avaliação da sua viabilidade e seu vigor. Os frutos foram abertos, com o auxílio de um torno manual de bancada, e os embriões foram retirados e inoculados, em ambiente asséptico,

em câmara de fluxo laminar, em tubos de ensaio, contendo 2 ml do meio: Sais Murashige-Skoog (MS) 75% com substâncias orgânicas. Os embriões foram mantidos em germinador na ausência de luz e temperatura de 30°C (Ribeiro et al., 2012b). Após 30 dias de cultivo, embriões e plântulas foram avaliados quanto à viabilidade e ao vigor, considerando-se viável o embrião capaz de alongamento e vigoroso o embrião com capacidade de gerar plântula com bainha foliar e raiz (Ribeiro et al., 2011). Os embriões que depois de cultivados não apresentaram desenvolvimento foram submetidos ao teste de tetrazólio para a confirmação da sua viabilidade (Ribeiro et al., 2010).

4.3. Caracterização do solo

Nas amostras de solo foram determinados elementos do complexo sortivo, pH em água (pH), fósforo-mehlich (PM), fósforo remanescente (PR), potássio (K), cálcio (Ca), magnésio (Mg), alumínio (Al), hidrogênio + alumínio (HAl), teor de matéria orgânica (OM), carbono orgânico (OC), composição granulométrica: areia grossa (CS), areia fina (FS), areia grossa + areia fina (CSFS), silte (SILT), argila (CLAY). Com os resultados do complexo sortivo foram calculadas as somas de bases trocáveis (SB), capacidade de troca catiônica efetiva (t), percentual de saturação de Al (m), capacidade de troca catiônica total (T) e percentual de saturação por bases (V). As análises foram realizadas pelo Laboratório de análise de solos do Instituto de Ciências Agrárias da Universidade Federal de Minas Gerais – UFMG, baseadas em metodologias usuais (Embrapa, 2011).

4.4. Avaliação dos indicadores da dinâmica do BS

Foram considerados indicadores de entrada no BS características associadas à produtividade (Fig. 4). Determinou-se o total de diásporos expostos (TED) e enterrados (TBD), considerando-se esse total como a soma de três estágios pós-dispersão dos frutos: frutos intactos, frutos sem exocarpo e pirênios – sementes envolvidas pelo endocarpo – (Fig. 3a-c, 4). Foi quantificado o total de pirênios expostos (TEP) e enterrados (TBP). Os diásporos foram quebrados, com um auxílio de um torno manual de bancada, e também foi quantificado o número de sementes íntegras obtidas dos diásporos expostos (EDWS) e enterrados (BDWS). Os embriões foram excisados das sementes íntegras, com auxílio de estilete, e foi determinado o número de embriões obtidos de diásporos expostos (TEED) e enterrados (TEBD).

Foram considerados indicadores de manutenção do BS a viabilidade e o vigor dos embriões intactos presentes no BS (Fig. 4). Para a avaliação da viabilidade de embriões de diásporos expostos (TVEED) e enterrados (TVEBD) e o vigor de embriões de diásporos expostos (TVIEED) e enterrados (TVIEBD), foram utilizados os diásporos obtidos na avaliação anterior. Os diásporos foram abertos, com o auxílio de um torno manual de bancada, e os embriões foram retirados e submetidos ao cultivo *in vitro*, nas mesmas condições descritas anteriormente.

Foram considerados indicadores de saída negativa do BS características associadas à predação, à contaminação microbiana e à morte das sementes (Fig. 4). Foi determinado o número de orifícios causados por predação do Bruchidae (Coleoptera: Chrysomelidae) em diásporos expostos (NHED) e enterrados (NHBD) (Pereira et al., 2014) (Fig. 3-c). Com o auxílio de um torno de bancada, os diásporos foram quebrados e foi registrado o número de diásporos expostos (SLED) e enterrados (SLBD) que não apresentaram sementes; o número de sementes parcialmente consumidas obtidas de diásporos expostos (EDPCS) e enterrados (BDPCS); o número de sementes com presença de necrose, típica de contaminação bacteriana, obtidas de diásporos expostos (EDNS) e enterrados (BDNS); o número de sementes com presença de micélio fúngico obtidas de diásporos expostos (EDSF) e enterrados (BDSF) e o número de sementes contendo o inseto predador obtidas de diásporos expostos (EDSPI) e enterrados (BDSPI) (Fig. 3).

Foram considerados indicadores de saída positiva do BS características associadas ao estabelecimento de plantas jovens (Fig. 3). Foi demarcada uma área com raio de 10 metros em volta de cada indivíduo adulto, onde foram realizadas as coletas descritas anteriormente, e quantificado o número de plântulas e plantas jovens (NYP) emergentes (considerando-se plantas jovens indivíduos que não apresentaram estruturas reprodutivas), sendo registrada a altura dessas (HYP).

4.5. Persistência e controle climático da dinâmica do BS

Para a avaliação da persistência do BS e controle da germinação, frutos de *A. aculeata* foram coletados no período da safra de 20 indivíduos em uma população natural, no município de Montes Claros – MG, Brasil (S 16°42'34" e W 43°52'48"), após a sua abscisão natural. Os frutos foram despolidos em uma despoldadeira mecânica e 3000 pirênios foram semeados em casa de vegetação (em sulcos com 8 cm de profundidade), em dois diferentes tipos de substrato (areia lavada e solo argiloso), sendo mantidos sob irrigação diária. A avaliação da emergência foi realizada semanalmente, durante cinco anos. As temperaturas máximas e mínimas diárias foram obtidas através dos dados meteorológicos do Instituto Nacional de Meteorologia – INMET para o município de Montes Claros e foram calculadas as temperaturas médias e as amplitudes térmicas.

Para a avaliação da viabilidade e do vigor do BS simulado, após o período de cinco anos, foram retirados 500 pirênios de cada canteiro. Com o auxílio de um torno manual de bancada, os pirênios foram abertos e foi quantificado o total de sementes aparentemente intactas. Embriões foram excisados das sementes e submetidos ao cultivo *in vitro*, como descrito anteriormente.

4.6. Análise estatística

Para os dados sobre os frutos recém-dispersos e na caracterização do BS, avaliou-se a aderência dos resíduos à distribuição normal por meio do teste de Kolmogorov-Smirnov.

Quando verificada a ausência de normalidade, recorreu-se ao teste não paramétrico de Kruskal Wallis. Todas as análises foram feitas considerando o nível de 5% de significância.

Para a análise do controle edáfico da dinâmica do BS, foram separadas as características dos diásporos avaliadas, de acordo com o seu papel na dinâmica do banco de sementes – entrada, manutenção ou saída – (Fig. 4). As características do solo (pH, PM, PR, K, Ca, Mg, Al, Hal, OM, OC, CS, FS, CSFS, SILT, CLAY, SB, t, m, T, V) e os indicadores da dinâmica do banco de sementes (TEP, TBP, TED, TBD, NHED, NHBD, EDWS, BDWS, EDPCS, BDPCS, EDNS, BDNS, EDSF, BDSF, EDSPI, BDSPI) foram relacionados entre si, por meio de estudo de correlações e análise multivariada por componentes principais. Para o estudo de correlações recorreu-se à representação gráfica das associações significativas pelo teste t ao nível de 5% de significância, com o auxílio do pacote “corrplot” no software R. Já no estudo dos componentes principais, utilizou-se a função “princomp” do software R.

5. Resultados

5.1. Caracterização do solo

Os dados da análise do solo das cinco áreas estudadas foram apresentados na Tabela 1. As áreas 3 e 4, utilizadas para o cultivo agrícola, apresentaram maiores valores dos indicadores de fertilidade, quando comparadas com as áreas 1 e 2, utilizadas para pastagem. A área 5, apesar de ser utilizada apenas para pastagem, apresentou valores dos indicadores de fertilidade mais próximos das áreas 3 e 4. Solos mais argilosos e menos arenosos apresentaram maiores percentuais de matéria orgânica, soma de bases, saturação de bases e capacidade de troca catiônica total e efetiva.

5.2. Avaliação dos indicadores da dinâmica do BS

As áreas não diferiram entre si em relação à viabilidade (média de 89%; $P=0.089$) e ao vigor (média de 80%; $P=0.056$) de embriões de frutos recém-dispersos. No entanto, houve diferenças entre os indivíduos para os mesmos parâmetros avaliados dentro de cada área ($P<0.0001$, para ambos). As áreas e os indivíduos diferiram entre si ($P<0.0001$), para o total de diásporos, de sementes, de embriões, viabilidade e vigor de embriões, nos diásporos expostos e enterrados (Fig. 5a-f). As maiores médias do total de diásporos, sementes, embriões, embriões viáveis e vigorosos (obtidos de diásporos expostos e enterrados) foram encontradas na área 3, e as menores médias foram encontradas na área 5, com exceção das médias do total de diásporos enterrados, com menor média na área 2; e de embriões vigorosos (obtidos de diásporos expostos), com maior média na área 1.

As maiores médias de plantas jovens foram encontradas na área 4 e as menores médias foram encontradas na área 2 (Fig. 5g). Houve predominância de plântulas e plantas jovens com altura inferior a 0,5 m. A altura média das plantas foi superior na área 5, em comparação com as outras áreas (Fig. 5h).

5.3. Correlação entre as características do solo e os indicadores da dinâmica do BS

A análise multivariada evidenciou características com alta correlação com os componentes principais 1 e 2 (Fig. 6). Essas características, com estimativas de correlação superiores a 0,7, foram consideradas as mais importantes no estudo multivariado, pois explicam mais que 50% da variação do componente principal. As áreas 3 e 4 apresentaram um BS mais abundante (fatores de entrada e manutenção) associado a uma maior efetividade no estabelecimento de plântulas – saída positiva – (Fig. 5, 6). A área 3 apresentou alta estimativa de escore do componente principal 1 e baixo do componente principal 2 (Fig. 6), o que pode ser justificado pelas maiores estimativas de fósforo Mehlich e para alguns indicadores associados aos fatores de entrada (total de diásporos, pirênios, sementes e embriões), manutenção (embriões viáveis e vigorosos) e saída positiva do BS (número de plantas jovens). Na área 4, foi evidenciada baixa estimativa de escore do componente principal 1 e alta do componente principal 2. Essa área apresentou maiores estimativas para algumas características do solo (matéria orgânica; percentual de potássio, cálcio; argila; silte; alguns indicadores de fertilidade do solo (SB, t, T); contaminação por fungos e ausência de sementes nos diásporos).

A área 5 apresentou altas estimativas do componente principal 1 e 2 (Fig. 6). Essa área evidenciou maiores estimativas de atributos associados à melhor qualidade do solo (SB, t, T, matéria orgânica; percentual de potássio, cálcio; argila), de forma similar à área 4. No entanto, divergiu desta em relação à concentração de Al^{3+} no solo e o P remanescente (Tabela 1) (Fig. 6). A área 5 também apresentou altas estimativas para algumas características associadas à saída negativa do BS (contaminação por fungos, ausência de sementes nos diásporos e, principalmente, predação), de forma similar às áreas 1 e 2 (Fig. 6).

As áreas 1 e 2 apresentaram um BS menos abundante (fatores de entrada) associado à uma menor efetividade no estabelecimento de plântulas, quando comparadas às áreas 3 e 4 (Fig. 5 e 6). A área 1 apresentou altas estimativas dos componentes principais 1 e 2. Já a área 2 apresentou alta estimativa de escore do componente principal 1 e baixa do componente principal 2 (Fig. 6). Observa-se nessas áreas maiores estimativas de P remanescente e características associadas à saída negativa do BS (predação). No entanto, apenas a área 1 obteve maiores estimativas de areia.

Na análise de rede de correlações verificou-se que os indicadores de entrada, manutenção, saída positiva e negativa do BS não estiveram diretamente relacionados aos atributos químicos do solo, com exceção da concentração de P, Al e pH (Fig. 7). O P-Mehlich esteve fortemente relacionado aos indicadores de entrada e de manutenção do BS. No entanto, houve correlação negativa entre os indicadores de entrada no BS e o P remanescente no solo.

Os indicadores da concentração de Al no solo (Al, m e HAl) mostraram-se fortemente correlacionados a alguns indicadores de saída negativa do BS – predação e contaminação por fungos – (Fig. 7). Na análise de componentes principais, observou-se uma relação inversamente proporcional entre as características que representam a concentração de Al no

solo (AI, m e HAI) e os indicadores de entrada, manutenção e saída positiva do BS (Fig. 6). No entanto, não foi evidenciada correlação negativa significativa entre essas características na análise de rede de correlação (Fig. 7). O pH do solo não se correlacionou positivamente com nenhuma das características dos diásporos avaliadas. As características relacionadas a solos com maior capacidade de retenção de água (solo argiloso) e ricos em matéria orgânica mostraram forte correlação positiva com alguns indicadores de saída negativa do BS (necrose e contaminação por fungos). Os indicadores de saída positiva do BS não estiveram relacionados positivamente a nenhuma das características do solo avaliadas.

5.4. Persistência e controle climático da dinâmica do BS

No experimento conduzido em casa de vegetação por cinco anos, a emergência de plântulas a partir de diásporos semeados em areia foi superior em relação a diásporos semeados em solo argiloso ($P, 0.0001$) (Fig. 8). A emergência no primeiro ano iniciou-se no mês de setembro, e houve correspondência com os anos subsequentes (Fig. 8a). O aumento da emergência ocorreu após períodos em que coincidiram a diminuição da amplitude térmica e a elevação da temperatura (Fig. 8a-b). Esse padrão se mostrou relacionado à sazonalidade da região de estudo, evidenciada pela série histórica de dados climáticos, sendo que a maior amplitude térmica ocorre no inverno seco e a elevação da temperatura ocorre na primavera, antecedendo a estação chuvosa (Fig. 8b, 9). Após o período de cinco anos de avaliação, 13 % das sementes e 6% dos embriões estavam intactos; 4.8% dos embriões se mostraram viáveis e 2,1 %, vigorosos.

6. Discussão

O presente trabalho é o primeiro estudo detalhado relacionando atributos do solo e condições climáticas sobre a dinâmica do BS em ambientes neotropicais. Nossos resultados mostraram, para a palmeira *A. aculeata*, que fatores edáficos influenciam, principalmente, a entrada e a saída do BS, enquanto que fatores climáticos controlam a saída positiva. A capacidade de manutenção do BS é importante para o sucesso reprodutivo da espécie e poderá ser útil para o manejo agrícola.

6.1. Classificação do BS

A macaúba forma BS persistente no solo, o qual, segundo Thompson et al. (1998) e Csontos e Tamás (2003), representa a população de sementes, que após a dispersão, germinam ou morrem em um período superior a um ano. Nossos resultados mostraram que os BS são abundantes, apresentando média de cinco embriões intactos por m^2 . Os BS também apresentaram média de dois embriões viáveis e um embrião vigoroso por m^2 . Além disso, o experimento estabelecido em casa de vegetação por 5 anos mostrou que, ao final do período avaliado, aproximadamente 5% dos embriões mantiveram-se viáveis.

Várias espécies de palmeiras de ambientes sazonais são reconhecidas por produzirem sementes extremamente longevas e, comumente, formam BS persistentes (Orozco-Segóvia et al., 2003; Ribeiro et al., 2011; Long et al., 2014). Evidências na literatura, aliadas aos nossos resultados, permitiram identificar para *A. aculeata* os principais fatores associados aos mecanismos de persistência das sementes no solo, os quais são: proteção estrutural ao embrião, ortodoxia e resistência à germinação.

Em condições naturais, as sementes de macaúba são dispersas protegidas por estruturas pericárpicas (Mazzottini-dos-Santos et al., 2014; Rodrigues-Júnior et al., 2016) (Fig. 3 e 4). Após o consumo do mesocarpo pelos dispersores, a unidade de dispersão secundária é o pirênio – estrutura extremamente rígida que circunda as sementes – (Ribeiro et al., 2011; Mazzottini-dos-Santos et al., 2014), o qual protege a semente contra altas temperaturas e predação (Rodrigues-Junior et al., 2016). As sementes apresentam um tegumento fenólico e endosperma composto de células com paredes ricas em manano, que imprime resistência ao tecido (Mazzottini-dos-Santos et al., 2016). Além disso, o embrião é protegido pela placa do poro germinativo (formada pela esclerificação da epiderme locular), pelo ariloide e pelo opérculo – formado por tegumento opercular e endosperma micropilar – (Ribeiro et al., 2011; Mazzottini-dos-Santos et al., 2014; Carvalho et al., 2015). Juntas, essas estruturas contribuem para a persistência do BS até o surgimento de condições favoráveis ao estabelecimento de plântulas.

Sementes ortodoxas são tolerantes à dessecação e ao armazenamento em baixas temperaturas (Hong e Ellis, 1996). Ribeiro et al. (2012a) mostraram que as sementes de macaúba são tolerantes à dessecação, e se mantiveram com alta viabilidade por 12 meses, quando os frutos foram expostos a várias condições ambientais, evidenciando o potencial para formação de BS. As sementes da espécie são oleaginosas e, portanto, propensas à deterioração (Barreto et al., 2014; Ribeiro et al., 2015). No entanto, estudos mostraram que a espécie apresenta mecanismos fisiológicos eficientes (produção de compostos como o ácido abscísico e a vitamina E), como prevenção à peroxidação lipídica e à deterioração fúngica (Barreto et al., 2014; Ribeiro et al., 2015).

Para que as sementes persistam no BS, elas precisam resistir à morte e à germinação (Long et al., 2001; 2014). A dormência é um bloqueio intrínseco da germinação com importante valor adaptativo (Baskin e Baskin, 2014). As sementes de *A. aculeata* apresentam dormência pronunciada, relacionada ao baixo potencial de crescimento do embrião, o qual não consegue superar a resistência proporcionada pelo opérculo e pela placa do poro (Fig. 3) (Ribeiro et al., 2011; 2013; Mazzottini-dos-Santos et al., 2018). A superação da dormência acontece de forma gradual e está associada à alteração no balanço giberelinas/ácido abscísico no embrião, que promove seu crescimento (Bicalho et al., 2015; Ribeiro et al., 2015). Esse balanço hormonal normalmente é alterado após a percepção de sinais ambientais (Lee et al., 2010; Yan et al., 2014; Mazzottini et al., 2018).

6.2. Influência dos fatores edáficos sobre a dinâmica do BS

A manutenção do BS de *A. aculeata* é, em geral, pouco afetada por fatores edáficos. Entretanto, níveis de P, Al, matéria orgânica, argila e areia influenciam a entrada e a saída negativa do BS (Fig. 10). Os indicadores associados aos fatores de entrada no BS foram influenciados positivamente pela produtividade das plantas matrizes e pela concentração de P-Mehlich. A alta produtividade da macaúba (cada planta pode produzir mais de 4.000 frutos anualmente; Pires et al., 2013) proporciona grande número de diásporos que, não estando aptos à germinação (pela dormência), poderão compor o BS.

Vários estudos evidenciam a importância do P para o incremento da produtividade das plantas em regiões tropicais (Balemi e Negisho, 2012; Tawaraya et al., 2012; Rezende et al., 2016). No presente estudo, as áreas mais produtivas e com melhores índices para os fatores de entrada, manutenção e saída positiva do BS ocorreram em ambientes que apresentaram solos mais férteis (Fig. 5-6). Esses resultados estão em concordância com os trabalhos de Motta et al. (2002) e Ratter (1996), que consideraram a macaúba indicadora de solos eutróficos.

Níveis de Al, areia, argila e matéria orgânica mostraram-se fortemente correlacionados aos indicadores de saída negativa do BS. Normalmente, os principais fatores de mortalidade das sementes no BS são envelhecimento, predação e ataque por bactérias e fungos (Wagner e Mitschunas, 2008). Como mostramos em nossos resultados, os insetos predadores das sementes de *A. aculeata* têm uma preferência por solos argilosos, fato este também evidenciado por Ribeiro et al. (2011). Nossos resultados mostraram que solos mais álicos aumentam a probabilidade de ataques aos diásporos pelo inseto predador. É interessante notar que altos teores de argila estão geralmente associados aos solos mais férteis, enquanto o oposto ocorre com solos ricos em Al (Embrapa, 2011). Portanto, é possível concluir que a predação de sementes de macaúba é favorecida por condições extremas (alta ou baixa) de fertilidade do solo. A predação de sementes pós-dispersão comumente resulta em reduções dos potenciais reprodutivos de plantas hospedeiras (Janzen, 1971; Delobel et al., 1995; Kolb et al., 2007; Pereira et al., 2014), frequentemente com efeitos severos sobre a dinâmica populacional (Janzen, 1971; Ramirez e Traveset, 2010).

A contaminação por patógenos exerce uma influência importante sobre a dinâmica das sementes no solo (Chee-Sanford et al., 2006; Wagner e Mitschunas, 2008). Normalmente, as taxas de colonização fúngica em frutos são influenciadas pela umidade do solo (Schafer and Kotanen, 2003; Mordecai, 2012), pelo tipo de solo (Carrenho et al., 2007; Wagner e Mitschunas, 2008), pela densidade fúngica no solo (Horn, 2006) e pelo estágio de maturação dos frutos (Janzen, 1977). A matéria orgânica influencia o potencial de ataque fúngico em sementes (Wagner e Mitschunas, 2007), pois aumenta a umidade do solo e serve como fonte de alimento para microorganismos saprófitos (Pitty et al., 1987; Schafer and Kotanen, 2003; Wagner and Mitschunas, 2007). Uma relação direta entre a matéria orgânica do solo e a contaminação fúngica de sementes foi mostrada no estudo de Pitty et al. (1987). Nossos resultados mostraram que as sementes de macaúba foram mais suscetíveis à necrose em

solos arenosos – o primeiro relato desse resultado em uma região tropical. É possível que tenha ocorrido interferência de algum outro fator (não avaliado) nesse caso (como inundações – uma ocorrência comum em solos aluviais arenosos).

Os indicadores de manutenção dos embriões intactos no BS (viabilidade e vigor dos embriões) se mostraram independentes em relação às características edáficas. As características do solo podem ser determinantes na persistência das sementes no BS (Long et al., 2009; 2014). No entanto, nós verificamos que os embriões de macaúba são capazes de manter a viabilidade independentemente dos fatores edáficos estudados, característica que favorece a manutenção de BS em diferentes tipos de ambientes.

6.3. Papel dos fatores climáticos na saída positiva do BS

Os fatores climáticos influenciam no controle da germinação e na ativação gradual dos mecanismos que levam à superação da dormência em sementes de macaúba, contribuindo para o sucesso na saída positiva do BS. Isso se dá com a alocação da germinação em ocasião favorável ao desenvolvimento das plantas. As sementes da maioria das espécies que apresentam dormência passam por uma série de variações de temperaturas e ciclos de embebição, até que haja mudanças na sua capacidade de respostas fisiológicas para chegar à condição não dormente (Baskin e Baskin, 2014). As variações de temperatura, pluviosidade e amplitude térmica, normalmente, sinalizam o momento ideal para as sementes que superaram a dormência saírem do BS e obterem sucesso no estabelecimento da plântula (Benech-Arnold et al., 2000; Ooi, 2012; Pakeman et al., 2012; Long et al., 2014).

Nossos resultados mostraram que a germinação ocorre após períodos em que se sucedem baixa amplitude térmica (inverno) e elevação da temperatura (início da primavera), o que sinaliza o início da estação chuvosa. Como tal, pode-se concluir que o BS da macaúba, além de representar uma reserva de material genético, constitui uma parte importante do ciclo de vida da planta, contribuindo para ajustes de seu desenvolvimento às condições ambientais, em um padrão geral observado anteriormente em várias espécies (Benech-Arnold et al., 2000; Ooi, 2012; Pakeman et al., 2012; Bewley et al., 2013; Long et al., 2014).

6.4. Papel do BS na reprodução da espécie e sua adaptação aos ambientes de ocorrência

O BS favorece a conservação e a manutenção das populações naturais da macaúba ao longo do tempo e do espaço. *A. aculeata* é uma espécie pioneira, amplamente distribuída na América tropical, estando presente em cinco grandes biomas brasileiros – Amazônia, Cerrado, Caatinga, Mata Atlântica e Pantanal (Lorenzi, 2006; Lorenzi et al., 2010; Colombo et al., 2017), normalmente associada a ambientes antropizados (Motta et al., 2002; Lorenzi, 2006; Colombo et al., 2017). Apesar de solos eutróficos apresentarem melhores resultados para a dinâmica do BS, a independência dos fatores edáficos em relação à manutenção dos embriões intactos no solo favorece o sucesso reprodutivo da espécie e sua ampla distribuição. As condições climáticas conseguem modular a saída do BS, permitindo que a espécie sincronize a

germinação das sementes em condições favoráveis para o estabelecimento de plântulas, um padrão que é considerado importante para a ecologia de diversas espécies (Thompson e Grime, 1979; Pakeman et al., 2012; Long et al., 2014; Oliveira et al., 2017).

Devido ao elevado potencial de uso agroindustrial de *A. aculeata*, especialmente para a produção de biocombustíveis, várias iniciativas têm sido implementadas visando à domesticação da espécie, o que inclui a perspectiva de enriquecimento e manejo de populações naturais (Pires et al., 2013; Cardoso et al., 2017; Colombo et al., 2017). Nesse contexto, nossos resultados trazem alguns indicativos: i) a abundância e persistência do BS sinaliza para a possibilidade do enriquecimento das populações naturais via manejo das plântulas; ii) a capacidade de persistência dos pirênios no solo abre a perspectiva do plantio direto dos mesmos, após tratamento de superação de dormência, o que pode diminuir os custos de implantação por plantio de mudas e diminuir problemas de aclimação; iii) o manejo do P e do Al tem potencial de favorecer a reprodução e a dinâmica populacional na espécie.

7. Conclusões

A macaúba forma BS persistente no solo. O P é o principal fator edáfico ligado à entrada no BS e níveis elevados de Al e argila (por favorecerem a predação por insetos), matéria orgânica (contaminação fúngica) e areia (contaminação microbiana) contribuem para a saída negativa do BS. No entanto, a manutenção de embriões intactos é independente dos fatores edáficos estudados (Fig. 10). A associação entre a amplitude térmica no inverno e as altas temperaturas na primavera promove a superação da dormência, possibilitando sucesso na saída positiva do BS. A elevada produtividade das plantas adultas, a capacidade de manutenção de embriões viáveis no solo e a dormência contribuem para o controle da dinâmica do BS, favorecendo o sucesso reprodutivo e a ampla distribuição de *A. aculeata*.

8. Agradecimentos

Os autores agradecem à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG), pela bolsa de doutorado concedida à JNS, e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pelas bolsas de produtividade em pesquisa concedidas à LMR e PSNL.

9. Referências

- Arif, M., Jan, M.T., Mian, I.A., Khan, S.A., Hollington, P., Harris, D., 2014. Evaluating the impact of osmopriming varying with polyethylene glycol concentrations and durations on soybean. *International Journal of Agriculture and Biology* 16, 359–364.
- Balemi, T., Negisho, K., 2012. Management of soil phosphorus and plant adaptation mechanisms to phosphorus stress for sustainable crop production: a review. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*

- Barreto, L.C., Garcia, Q.S., Morales, M., Müller, M., Munné-Bosch, S., 2014. Vitamin E and defense-related phytohormones are reliable markers of embryo growth in macaw palm fruits exposed to various storage conditions. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)* 118, 203–213.
- Baskin, C.C., Baskin, J.M., 2014. *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*, Second edition. ed. Elsevier/AP, San Diego, CA.
- Benech-Arnold, R.L., Sánchez, R.A., Forcella, F., Kruk, B.C., Ghera, C.M., 2000. Environmental control of dormancy in weed seed banks in soil. *Field Crops Research* 67, 105–122.
- Berton, L.H.C., Azevedo-Filho, J.A., Siqueira, W.J., Colombo, C.A., 2013. Seed germination and estimates of genetic parameters of promising macaw palm (*Acrocomia aculeata*) progenies for biofuel production. *Industrial Crops and Products* 51, 258–266.
- Bewley, J.D., Bradford, K.J., Hilhorst, H.W.M., Nonogaki, H., 2013. *Seeds: physiology of development, germination and dormancy*, 3rd ed. ed. Springer, New York, NY.
- Bicalho, E.M., Pintó-Marijuan, M., Morales, M., Müller, M., Munné-Bosch, S., Garcia, Q.S., 2015. Control of macaw palm seed germination by the gibberellin/abscisic acid balance. *Plant Biology* 17, 990–996.
- Brock, M.A., 2011. Persistence of seed banks in Australian temporary wetlands: Persistence of seed banks in Australian temporary wetlands. *Freshwater Biology* 56, 1312–1327.
- Cardoso, A., Laviola, B.G., Santos, G.S., de Sousa, H.U., de Oliveira, H.B., Veras, L.C., Ciannella, R., Favaro, S.P., 2017. Opportunities and challenges for sustainable production of *A. aculeata* through agroforestry systems. *Industrial Crops and Products* 107, 573–580.
- Carrenho, R., Trufem, S.F.B., Bononi, V.L.R., Silva, E.S., 2007. The effect of different soil properties on arbuscular mycorrhizal colonization of peanuts, sorghum and maize. *Acta Botanica Brasilica* 21, 723–730.
- Carvalho, K.J., Souza, A.L., Machado, C.C., 2011. *Ecologia, Manejo, Silvicultura e Tecnologia da Macaúba*. Convênio de Cooperação Técnica SECTES/FAPEMIG - Pólo de Excelência em Florestas. Universidade Federal de Viçosa.
- Carvalho, V.S., Ribeiro, L.M., Lopes, P.S.N., Agostinho, C.O., Matias, L.J., Mercadante-Simões, M.O., Correia, L.N.F., 2015. Dormancy is modulated by seed structures in palms of the cerrado biome. *Australian Journal of Botany* 63, 444.
- Chee-Sanford, J.C., Williams, M.M., Davis, A.S., Sims, G.K., 2006. Do microorganisms influence seed-bank dynamics? *Weed Science* 54, 575–587.
- Colombo, C.A., Chorfi Berton, L.H., Diaz, B.G., Ferrari, R.A., 2017. Macauba: a promising tropical palm for the production of vegetable oil. *OCL* 25, D108.
- Csontos, P., Tamás, J., 2003. Comparisons of soil seed bank classification systems. *Seed Science Research* 13, 101–111.
- Dalling, J.W., Davis, A.S., Schutte, B.J., Elizabeth Arnold, A., 2011. Seed survival in soil: interacting effects of predation, dormancy and the soil microbial community: Seed survival in soil. *Journal of Ecology* 99, 89–95.

- Dransfield, J., Uhl, W.N., Asmussen, C.B., Baker, W.J., Harley, M.M., Lewis, C.E., 2008. Genera Palmarum – The evolution and classification of Palms. Kew: Kew Publishing.
- Delobel, A., Couturier, G., Kahn, F., Nilsson, J.A., 1995. Trophic relationships between palms and bruchids (Coleoptera: Bruchidae: Pachymerini) in Peruvian Amazonia. *Amazoniana* 13, 209–219.
- Embrapa. Centro Nacional de Pesquisa de Solos, 2011. Manual de metodos de análise de solo. Embrapa, Rio de Janeiro.
- Gorecki, M.J., Long, R.L., Flematti, G.R., Stevens, J.C., 2012. Parental environment changes the dormancy state and karrikinolide response of *Brassica tournefortii* seeds. *Annals of Botany* 109, 1369-1378.
- Hong, T.D., Ellis, R.H., 1996. A protocol to determine seed storage behavior. IPGRI. Technical Bulletin No. 1. International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy.
- Horn, B.W., 2006. Relationship between soil densities of *Aspergillus* species and colonization of wounded peanut seeds. *Canadian Journal of Microbiology*. 52, 951–960.
- Inmet. Instituto Nacional de Meteorologia. Banco de Dados Meteorológicos para Ensino e Pesquisa. <http://www.inmet.gov.br/portal/index.php?r=bdmep/bdmep>
- Janzen, D.H., 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2, 465–492.
- Janzen, D.H., 1977. Why fruits rot, seeds mold, and meat spoils. *The American Naturalist* 111, 691–713.
- Kolb, A., Ehrlen, J., Eriksson, O., 2007. Ecological and evolutionary consequences of spatial and temporal variation in pre-dispersal seed predation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9, 79–100.
- Lee, K.P., Piskurewicz, U., Tureckova, V., Strnad, M., Lopez-Molina, L., 2010. A seed coat bedding assay shows that RGL2-dependent release of abscisic acid by the endosperm controls embryo growth in *Arabidopsis* dormant seeds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 107, 19108–19113.
- Long, R.L., Steadman, K.J., Panetta, F.D., Adkins, S.W., 2009. Soil type does not affect seed ageing when soil water potential and temperature are controlled. *Plant and Soil* 320, 131–140.
- Long, R.L., Kranner, I., Panetta, F.D., Birtic, S., Adkins, S.W., Steadman, K.J., 2011. Wet-dry cycling extends seed persistence by re-instating antioxidant capacity. *Plant and Soil* 338, 511–519.
- Long, R.L., Gorecki, M.J., Renton, M., Scott, J.K., Colville, L., Goggin, D.E., Commander, L.E., Westcott, D.A., Cherry, H., Finch-Savage, W.E., 2014. The ecophysiology of seed persistence: a mechanistic view of the journey to germination or demise. *Biological Reviews* 90, 31–59.
- Lorenzi, G.M.A.C., 2006. *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart. – Arecaceae: bases para o extrativismo sustentável. Curitiba, PR: Universidade Federal do Paraná. 154f. Tese (Doutorado em Ciências) – Universidade Federal do Paraná.

- Lorenzi, H., Noblick, L., Kahn, F., Ferreira, E., 2010. Brazilian Flora: Arecaceae (Palms). Nova Odessa: Instituto Plantarum.
- Mazzottini-dos-Santos, H.C., Ribeiro, L.M., Mercadante-Simões, M.O., Sant'Anna-Santos, B.F., 2014. Ontogenesis of the pseudomonomerous fruits of *Acrocomia aculeata* (Arecaceae): a new approach to the development of pyrenarium fruits. *Trees* 29, 199-214.
- Mazzottini-dos-Santos, H.C., Ribeiro, L.M., Oliveira, D.M.T., 2016. Roles of the haustorium and endosperm during the development of seedlings of *Acrocomia aculeata* (Arecaceae): dynamics of reserve mobilization and accumulation. *Protoplasma* 254, 1563-1578.
- Mazzottini-dos-Santos, H.C., Ribeiro, L.M., Oliveira, D.M.T., 2018. Structural changes in the micropylar region and overcoming dormancy in Cerrado palms seeds. *Trees* 32, 1415-1428.
- Mordecai, E.A., 2012. Soil moisture and fungi affect seed survival in California grassland Annual Plants. *PLoS ONE* 7, e39083.
- Motta, P.E.F. da, Curi, N., Oliveira-Filho, A.T. de, Gomes, J.B.V., 2002. Ocorrência da macaúba em Minas Gerais: relação com atributos climáticos, pedológicos e vegetacionais. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 37, 1023–1031.
- Motoike, S.Y., Carvalho, M.C., Pimentel, L.D., Kuki, K.N., Paes, J.M.V., Dias, H.C.T., Sato, A.Y., 2013. A cultura da macaúba: implantação e manejo de cultivos racionais. Editora UFV, Viçosa-MG 61 p.
- Neves, S.C., Ribeiro, L.M., da Cunha, I.R.G., Pimenta, M.A.S., Mercadante-Simões, M.O., Lopes, P.S.N., 2013. Diaspore structure and germination ecophysiology of the babassu palm (*Attalea vitrivir*). *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 208, 68–78.
- Oliveira, D.A., Melo-Júnior, A.F., Brandão, M.M., Rodrigues, L.A., Menezes, E.V., Ferreira, P.R.B., 2012. Genetic diversity in populations of *Acrocomia aculeata* (Arecaceae) in the northern region of Minas Gerais, Brazil. *Genetics and Molecular Research* 11, 531-538.
- Oliveira, T.G.S., Rodrigues Junior, A.G., Souza, P.P. de, Ribeiro, L.M., 2013. Use of phytohormones in overcoming macaw palm seed dormancy. *Acta Scientiarum. Agronomy* 35.
- Oliveira, T.G.S., Diamantino, I.P., Garcia, Q.S., 2017. Dormancy cycles in buried seeds of three perennial *Xyris* (Xyridaceae) species from the Brazilian campo rupestre. *Plant Biology* 19, 818-823.
- Ooi, M.K.J., 2012. Seed bank persistence and climate change. *Seed Science Research* 22, S53-S60.
- Orozco-Segovia, A., Batis, A.I., Rojas-Aréchiga, M., Mendoza, A., 2003. Seed biology of palms: a review. *Palms* 47, 79-94.
- Pakeman, R.J., Small, J.L., Torvell, L., 2012. Edaphic factors influence the longevity of seeds in the soil. *Plant Ecology* 213, 57-65.

- Pereira, A.C.F., Fonseca, F.S.A., Mota, G.R., Fernandes, A.K.C., Fagundes, M., Reis-Júnior, R., Faria, M.L., 2014. Ecological interactions shape the dynamics of seed predation in *Acrocomia aculeata* (Arecaceae). *PLoS ONE* 9, e98026.
- Pires, T.P., dos Santos Souza, E., Kuki, K.N., Motoike, S.Y., 2013. Ecophysiological traits of the macaw palm: A contribution towards the domestication of a novel oil crop. *Industrial Crops and Products* 44, 200-210.
- Pitty, A., Staniforth, D.W., Tiffany, L.H., 1987. Fungi associated with caryopses of *Setaria* species from fieldharvested seeds and from soil under two tillage systems. *Weed Science* 35, 319–323.
- Plath, M., Moser, C., Bailis, R., Hirsch, P., Brandt, H., Klein, A.-M., Walmsley, D., von Wehrden, H., 2016. A novel bioenergy feedstock in Latin America? Cultivation potential of *Acrocomia aculeata* under current and future climate conditions. *Biomass Bioenergy* 91, 186–195.
- Ramírez, N., Traveset, A., 2010. Predispersal seed-predation by insects in the Venezuelan Central Plain: Overall patterns and traits that influence its biology and taxonomic groups. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 12, 193–209.
- Ratter, J.A., Bridgewater, S., Atkinson, R., Ribeiro, J.F., 1996. Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation II: Comparison of the woody vegetation of 98 areas. *Edinburgh Journal of Botany* 53, 153.
- Ribeiro, L.M., Garcia, Q.S., Oliveira, D.M.T., Neves, S.C., 2010. Critérios para o teste de tetrazólio na estimativa do potencial germinativo em macaúba. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 45, 361–368.
- Ribeiro, L.M., Souza, P.P., Rodrigues Jr., A.G., Oliveira, T.G.S., Garcia, Q.S., 2011. Overcoming dormancy in macaw palm diaspores, a tropical species with potential for use as bio-fuel. *Seed Science and Technology* 39, 303–317.
- Ribeiro, L.M., Oliveira, T.G.S., Carvalho, V.S., Silva, P.O., Neves, S.C., Garcia, Q.S., 2012a. The behaviour of macaw palm (*Acrocomia aculeata*) seeds during storage. *Seed Science and Technology* 40, 344–353.
- Ribeiro, L.M., Oliveira, D.M.T., Garcia, Q. de S., 2012b. Structural evaluations of zygotic embryos and seedlings of the macaw palm (*Acrocomia aculeata*, Arecaceae) during in vitro germination. *Trees* 26, 851–863.
- Ribeiro, L.M., Silva, P.O., Andrade, I.G., Garcia, Q.S., 2013. Interaction between embryo and adjacent tissues determines the dormancy in macaw palm seeds. *Seed Science and Technology* 41, 345–356.
- Ribeiro, L.M., Garcia, Q.S., Müller, M., Munné-Bosch, S., 2015. Tissue-specific hormonal profiling during dormancy release in macaw palm seeds. *Physiologia Plantarum* 153, 627–642.
- Rodrigues-Junior, A.G., Oliveira, T.G.S., de Souza, P.P., Ribeiro, L.M., 2016. Temperature effects on *Acrocomia aculeata* seeds provide insights into overcoming dormancy in neotropical savanna palms. *Flora* 223, 30–37.

- Scariot, A.O., Lleras, E., Hay, J.D., 1991. Reproductive biology of the palm *Acrocomia aculeata* in Central Brazil. *Biotropica* 23, 12.
- Scariot, A.O., 1998. Seed dispersal and predation of the palm *Acrocomia aculeata*. *Principes* 42, 5–8.
- Schafer, M., Kotanen, P.M., 2003. The influence of soil moisture on losses of buried seeds to fungi. *Acta Oecologica* 24, 255–263.
- Suñé, A.D., Franke, L.B., Sampaio, T.G., 2002. Efeitos do condicionamento osmótico na qualidade fisiológica de sementes de *Adesmia latifolia* (Spreng.) Vog. *Revista Brasileira de Sementes, Londrina* 24, 18-23.
- Tawaraya, K., Hirose, R., Wagatsuma, T., 2012. Inoculation of arbuscular mycorrhizal fungi can substantially reduce phosphate fertilizer application to *Allium fistulosum* L. and achieve marketable yield under field condition. *Biology and Fertility of Soils* 18, 839–843.
- Thompson, K., Bakker, J.P., Bekker, R.M., Hodgson, J.G., 1998. Ecological correlates of seed persistence in soil in the north-west European flora. *Journal of Ecology* 86, 163–169.
- Thompson, K., Grime, J.P., 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *The Journal of Ecology* 67, 893.
- Wagner, M., Mitschunas, N., 2008. Fungal effects on seed bank persistence and potential applications in weed biocontrol: A review. *Basic and Applied Ecology* 9, 191–203.
- Weiss, P.W., 1984. Seed characteristics and regeneration of some species in invaded coastal communities. *Austral Ecology* 9, 99–106.
- Yan, D., Duermeyer, L., Leoveanu, C., Nambara, E., 2014. The functions of the endosperm during seed germination. *plant and cell physiology* 55, 1521–1533.

10. Tabela

Tabela 1. Características físico-químicas do solo de cinco populações de *A. aculeata* no bioma Cerrado, Brasil. Médias de 40 amostras por área, seguidas do erro padrão da média (EPM).

Parameters	Areas									
	1		2		3		4		5	
	Media	EPM	Media	EPM	Media	EPM	Media	EPM	Media	EPM
pH	5.56	0.06	5.41	0.05	6.18	0.06	5.83	0.17	5.67	0.09
PM	3.59	0.19	14.33	4.56	102.2	11.96	5.18	1.19	6.99	2.33
PR	48.03	0.52	48.33	0.63	41.67	0.39	41.30	0.60	46.25	0.59
K	191.1	8.53	183.5	6.77	333.6	44.12	430.33	11.24	409.9	16.24
Ca	2.93	0.21	3.65	0.21	6.35	0.17	8.72	0.34	5.13	0.23
Mg	1.21	0.05	2.26	0.73	2.03	0.08	4.71	2.89	1.68	0.08
Al	0.01	0.01	0	0	0	0	0	0	0.03	0.01
Hal	2.54	0.09	4.20	0.15	2.43	0.10	2.08	0.10	4.23	0.22
SB	4.63	0.24	6.38	0.74	9.24	0.19	14.53	2.96	7.86	0.29
T	4.64	0.24	6.38	0.74	9.24	0.19	14.53	2.96	7.89	0.29
M	0.33	0.16	0	0	0	0	0	0	0.45	0.21
T	7.16	0.27	10.54	0.74	11.67	0.18	16.62	2.94	12.09	0.35
V	63.95	1.05	57.65	1.56	78.72	0.88	84.35	1.02	64.78	1.47
OM	4.84	0.19	5.29	0.24	7.21	0.43	7.53	0.28	7.79	0.44
OC	2.81	0.11	3.07	0.14	4.18	0.25	4.37	0.16	4.53	0.26
CS	11.16	0.79	29.01	1.65	18.7	1.44	5.70	0.24	6.61	1.95
FS	70.41	0.88	42.25	1.64	36.80	1.24	36.70	1.70	31.89	2.66
SILT	8.35	0.45	13.00	0.90	20.13	1.18	29.75	1.28	36.03	1.26
CLAY	9.45	0.33	15.75	0.63	24.38	0.79	27.85	1.17	25.63	0.72

pH – Potencial hidrogeniônico do solo; PM – Fósforo-Mehlich (mg dm^{-3}); PR – Fósforo remanescente; K – Potássio (mg dm^{-3}); Ca – Cálcio (cmolc dm^{-3}); Mg – Magnésio (cmolc dm^{-3}); Al – Alumínio (cmolc dm^{-3}); HAL – Hidrogênio + Alumínio (cmolc dm^{-3}); SB – Soma de bases (cmolc dm^{-3}); t – Capacidade de troca catiônica efetiva (cmolc dm^{-3}); m – Percentual de saturação de alumínio (%); T – Capacidade de troca catiônica total (cmolc dm^{-3}); V – Percentual de saturação de bases (%); OM – Matéria orgânica (dag Kg^{-1}); OC – Carbono orgânico (dag Kg^{-1}); CS – Areia grossa (dag Kg^{-1}); FS – Areia fina (dag Kg^{-1}); Silt – Silte (dag Kg^{-1}); Clay – Argila (dag Kg^{-1}).

11. Figuras

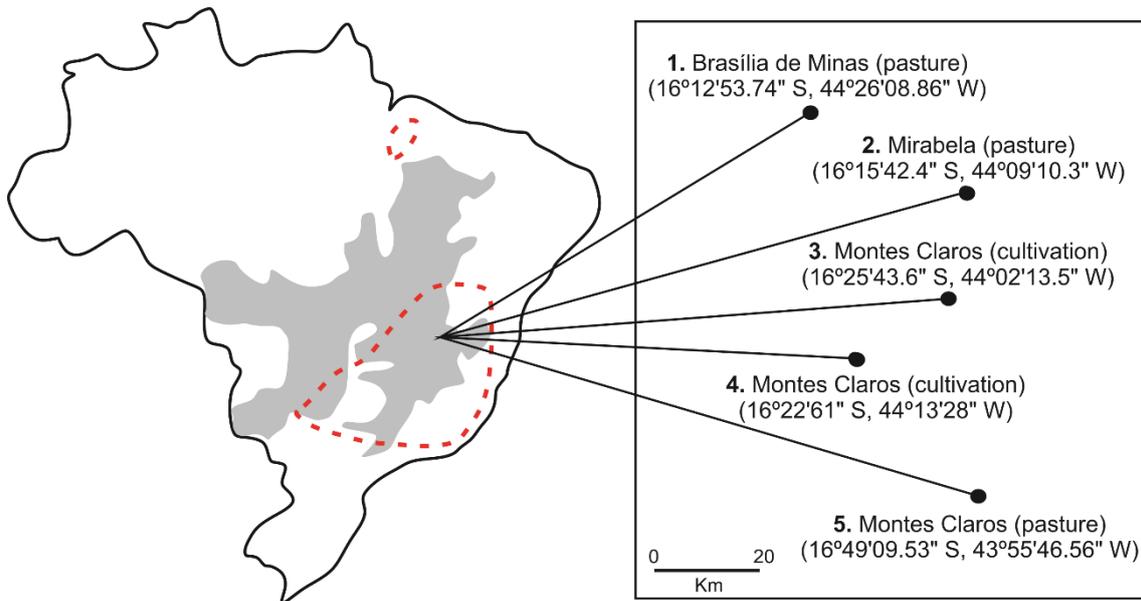


Fig. 1. Mapa do Brasil, indicando a localização e o tipo de uso das áreas de estudo. A área cinza representa o bioma Cerrado; as áreas tracejadas indicam a distribuição de *Acrocomia aculeata*.

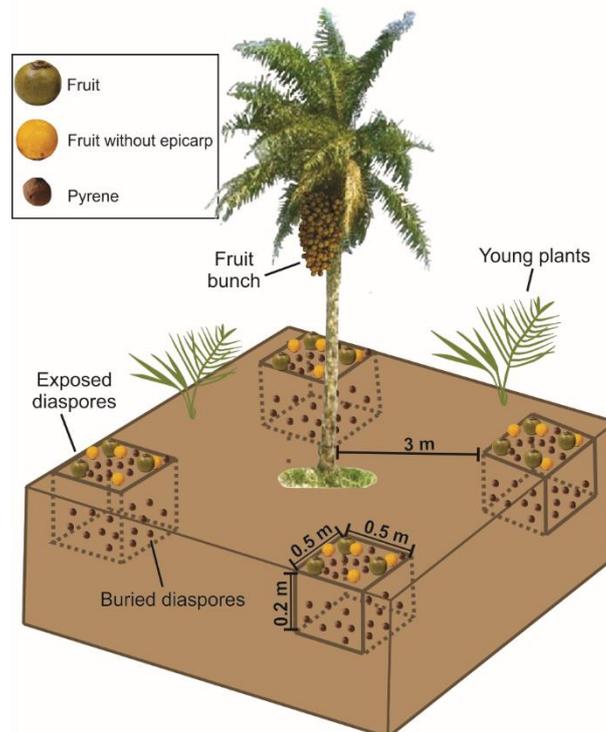


Fig. 2. Esquema ilustrando planta adulta e jovem de *Acrocomia aculeata*, os tipos de diásporos e os locais de amostragem.

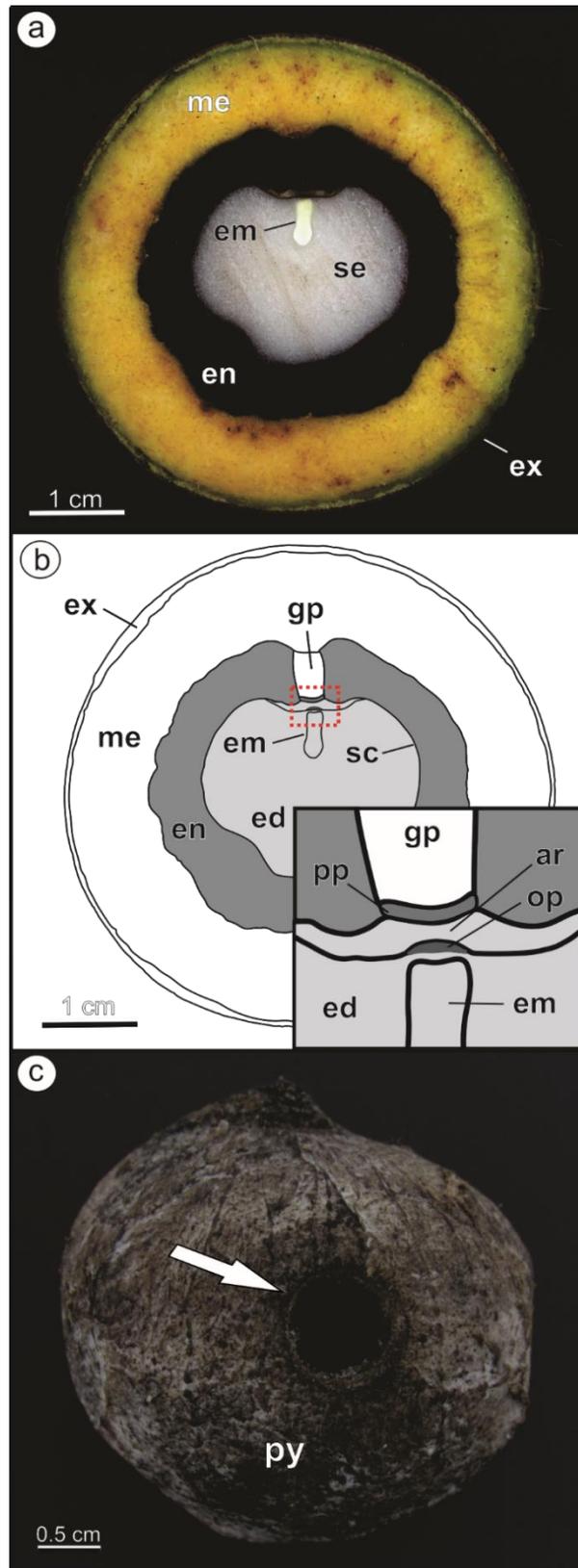


Fig. 3. Morfologia dos diásporos de *Acrocomia aculeata*. Seção longitudinal do fruto (a). Esquema das estruturas do fruto, com detalhe da região micropilar (quadrado tracejado no canto inferior direito) (b). Pirênio (unidade de dispersão secundária) mostrando o orifício causado pela predação de Bruchidae (Coleoptera: Chrysomelidae) (seta) (c). ar, ariloide; ed, endosperma; em, embrião; en, endocarpo; ex, exocarpo; gp, poro germinativo; me, mesocarpo; op, opérculo; pp, placa do poro; py, pirênio; sc, tegumento; se, semente.

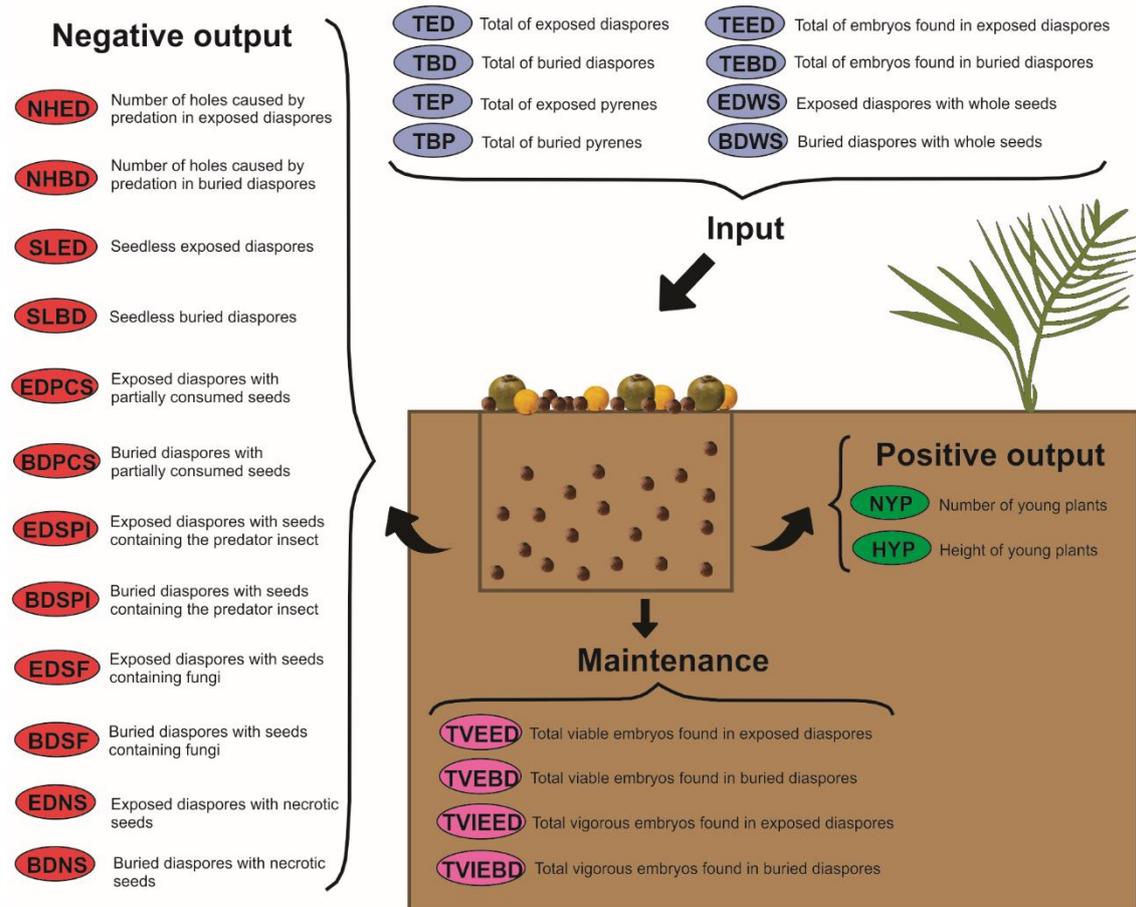


Fig. 4. Esquema mostrando os tipos de diásporos de *Acrocomia aculeata* e critérios utilizados como indicativos para entrada, saída negativa, manutenção e saída positiva do BS.

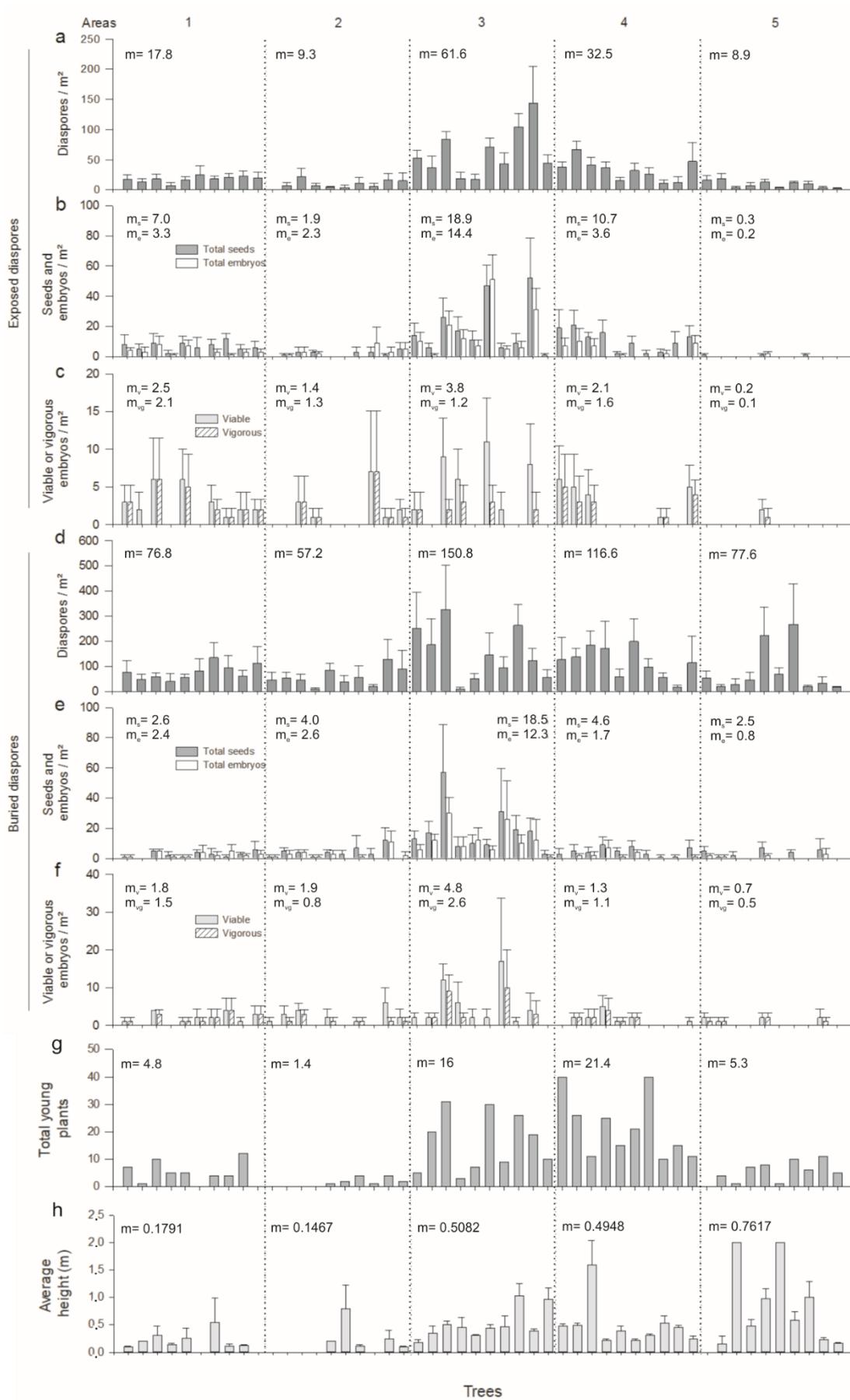


Fig. 5. Caracterizações dos bancos de sementes de cinco populações de *Acrocomia aculeata* no bioma Cerrado, Brasil. Número do total de diásporos (a, d), sementes e embriões (b, e), total de embriões viáveis e vigorosos (c, f) obtidos de diásporos expostos e enterrados, o número do total de plantas jovens (g) e altura média de plantas jovens (h) de em cinco áreas. m, média; m_s, média de sementes; m_e, média de embriões; m_v, média de embriões viáveis, m_{vg}, média de embriões vigorosos. As barras verticais indicam o erro padrão da média.

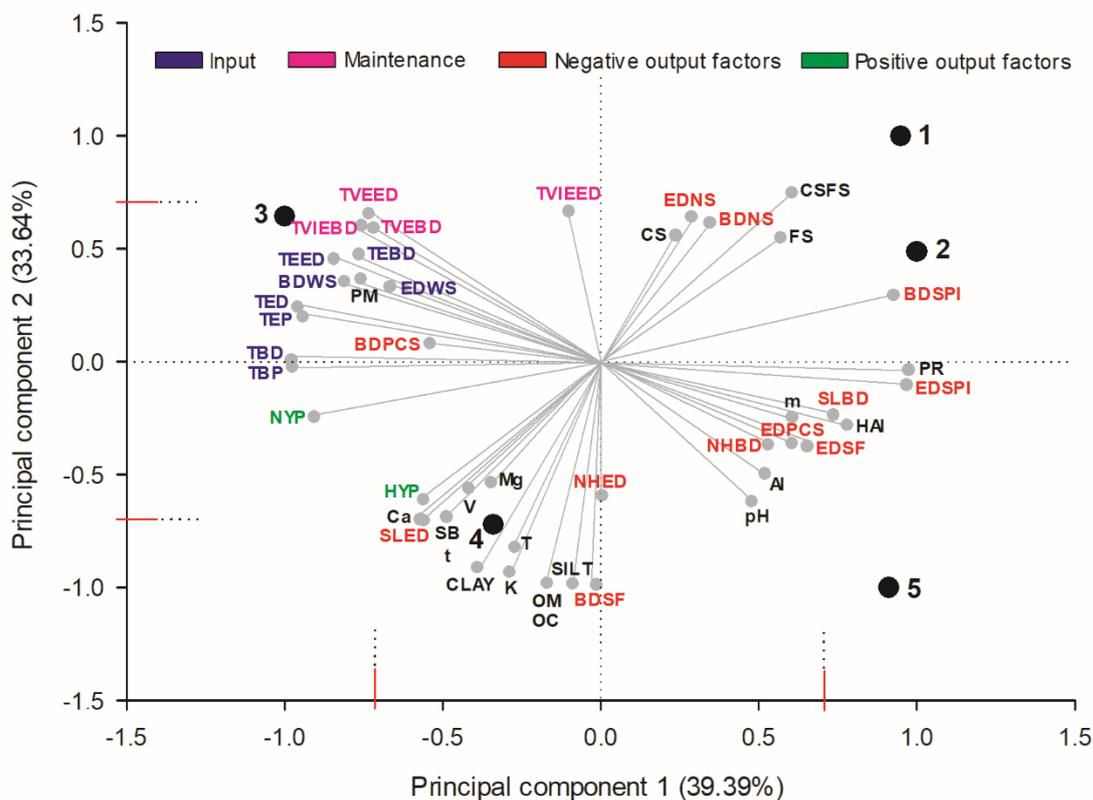


Fig. 6. Dispersão gráfica dos componentes principais para variáveis relacionadas com as áreas de estudo (círculos pretos numerados de 1 a 5), características do solo e dos diásporos de *Acrocomia aculeata*, considerando indicativos da entrada, manutenção, saída negativa e saída positiva do BS. Potencial hidrogeniônico do solo (pH); fósforo-Mehlich (PM); fósforo remanescente (PR); potássio (K); cálcio (Ca); magnésio (Mg); alumínio (Al); hidrogênio + alumínio (HAI); soma de bases (SB); capacidade de troca catiônica efetiva (t); percentual de saturação de alumínio (m); capacidade de troca catiônica total (T); percentual de saturação de bases (V); matéria orgânica (OM); carbono orgânico (OC); areia grossa (CS); areia fina (FS); areia grossa + areia fina (CSFS); silte (SILT); argila (CLAY); total de diásporos expostos (TED); total de pirênios expostos (TEP); número de orifícios causados por predação em diásporos expostos (NHED); diásporos expostos sem sementes (SLED); diásporos expostos com sementes inteiras (EDWS); diásporos expostos com sementes parcialmente consumidas (EDPCS); diásporos expostos com sementes contendo o inseto predador (EDSPI); diásporos expostos com sementes contendo fungos (EDSF); diásporos expostos com sementes necrosadas (EDNS); total de diásporos enterrados (TBD); total de pirênios enterrados (TBP); número de orifícios causados por predação em diásporos enterrados (NHBD); diásporos enterrados sem sementes (SLBD); diásporos enterrados com sementes inteiras (BDWS); diásporos enterrados com sementes parcialmente consumidas (BDPCS); diásporos enterrados com sementes contendo o inseto predador (BDSPI); diásporos enterrados com sementes contendo fungos (BDSF); diásporos enterrados com sementes necrosadas (BDNS); total de embriões encontrados em diásporos expostos (TEED); total de embriões viáveis encontrados

em diásporos expostos (TVEED); total de embriões vigorosos encontrados em diásporos expostos (TVIEED); total de embriões encontrados em diásporos enterrados (TEBD); total de embriões viáveis encontrados em diásporos enterrados (TVEBD); total de embriões vigorosos encontrados em diásporos enterrados (TVIEBD); número de plantas jovens (NYP); altura de plantas jovens (HYP).

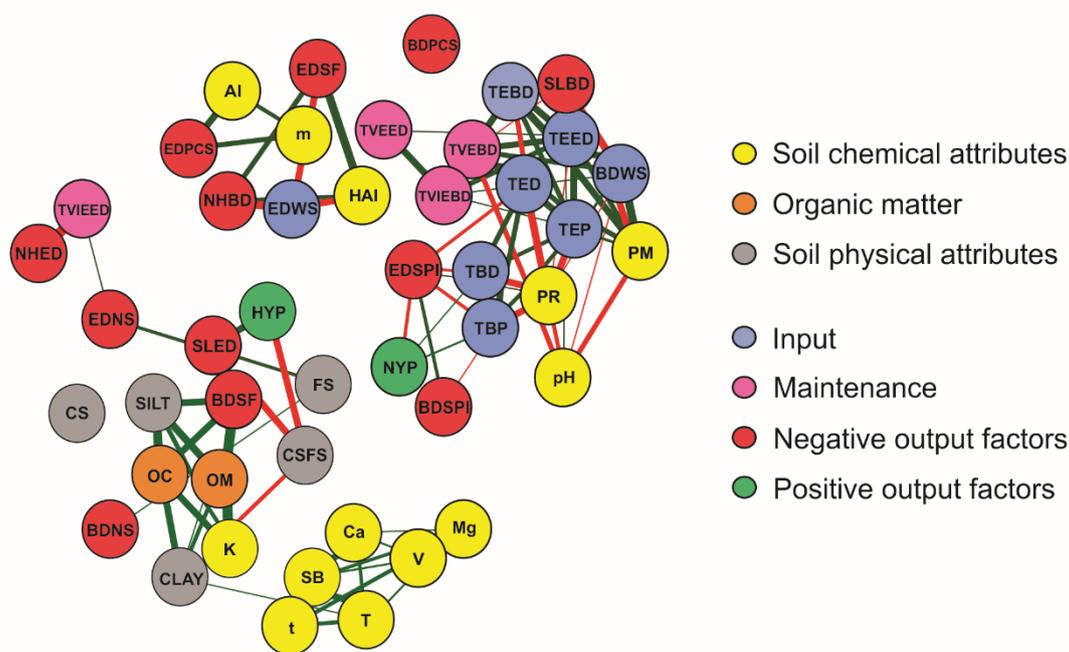


Fig. 7. Rede de correlação estimada com base nas características do solo e as características dos diásporos relacionadas a entrada, manutenção e saída do BS. Linhas vermelhas e verdes representam correlações de Pearson significativas pelo teste t ($P \leq 0.05$) negativas e positivas, respectivamente. A largura da linha é proporcional à estimativa da correlação. Potencial hidrogeniônico do solo (pH); fósforo-Mehlich (PM); fósforo remanescente (PR); potássio (K); cálcio (Ca); magnésio (Mg); alumínio (Al); hidrogênio + alumínio (HAI); soma de bases (SB); capacidade de troca catiônica efetiva (t); percentual de saturação de alumínio (m); capacidade de troca catiônica total (T); percentual de saturação de bases (V); matéria orgânica (OM); carbono orgânico (OC); areia grossa (CS); areia fina (FS); areia grossa + areia fina (CSFS); silte (SILT); argila (CLAY); total de diásporos expostos (TED); total de pirênios expostos (TEP); número de orifícios causados por predação em diásporos expostos (NHED); diásporos expostos sem sementes (SLED); diásporos expostos com sementes inteiras (EDWS); diásporos expostos com sementes parcialmente consumidas (EDPCS); diásporos expostos com sementes contendo o inseto predador (EDSPI); diásporos expostos com sementes contendo fungos (EDSF); diásporos expostos com sementes necrosadas (EDNS); total de diásporos enterrados (TBD); total de pirênios enterrados (TBP); número de orifícios causados por predação em diásporos enterrados (NHBD); diásporos enterrados sem sementes (SLBD); diásporos enterrados com sementes inteiras (BDWS); diásporos enterrados com sementes parcialmente consumidas (BDPCS); diásporos enterrados com sementes contendo o inseto predador (BDSPI); diásporos enterrados com sementes contendo fungos (BDSF); diásporos enterrados com sementes necrosadas (BDNS); total de embriões encontrados em diásporos expostos (TEED); total de embriões viáveis encontrados em diásporos expostos (TVEED); total de embriões vigorosos encontrados em diásporos expostos (TVIEED); total de embriões encontrados em diásporos enterrados (TEBD); total de embriões viáveis encontrados em

diásporos enterrados (TVEBD); total de embriões vigorosos encontrados em diásporos enterrados (TVIEBD); número de plantas jovens (NYP); altura de plantas jovens (HYP).

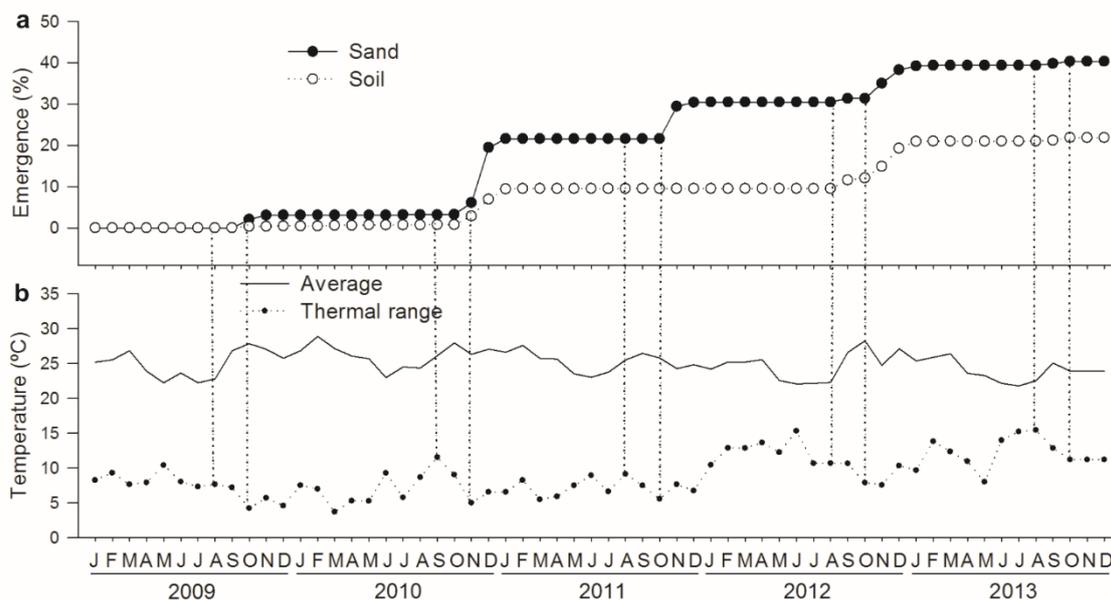


Fig. 8. Emergência de plântulas de *Acrocomia aculeata* provenientes em bancos de sementes simulados, em dois substratos (areia e solo argiloso), em casa de vegetação durante cinco anos (a). Temperaturas médias e amplitude térmica, ao longo do período de avaliação (b).

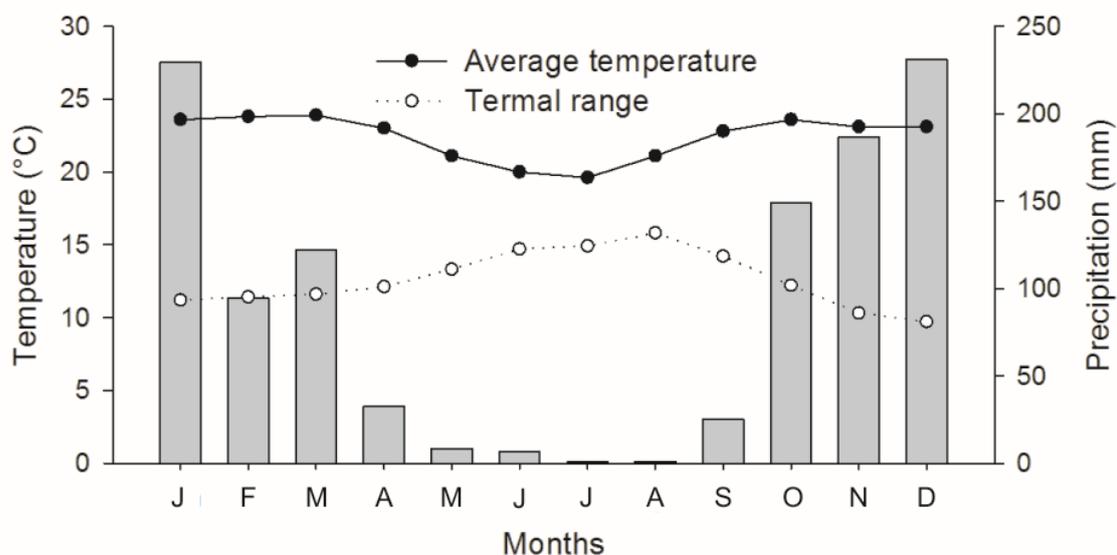


Fig. 9. Série histórica (1961-2013) de temperatura média, amplitude térmica e precipitação mensais para o município de Montes Claros, norte do estado de Minas Gerais, Brasil.

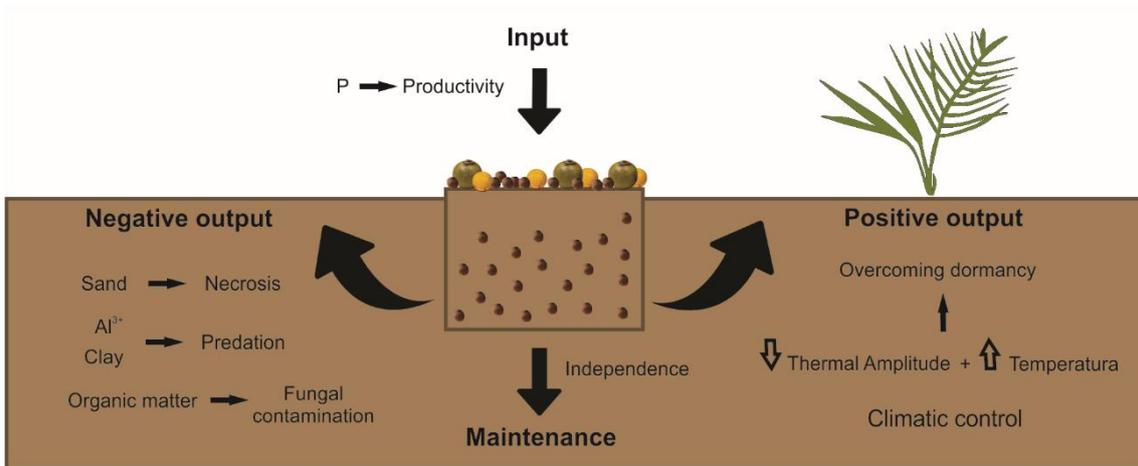


Fig. 10. Esquema ilustrando a influência de fatores edáficos e climáticos na dinâmica do BS de *Acrocomia aculeata*.

Artigo 2 – Sazonalidade e controle da longevidade e dormência em diásporos da palmeira macaúba

Este artigo foi elaborado conforme as normas da Revista Environmental and Experimental Botany.

1. Resumo

A persistência de diásporos em bancos de sementes no solo (BS) depende da capacidade de eles se manterem viáveis (longevidade) e sem germinar (dormência). As alterações na longevidade e na dormência são regidas pela interação entre fatores intrínsecos e ambientais, modulando a dinâmica dos BS. No entanto, os conhecimentos sobre esses temas ainda são incipientes. O objetivo deste trabalho foi avaliar indicadores morfológicos, biomecânicos, citológicos e fisiológicos associados à longevidade e à dormência em diásporos da palmeira neotropical macaúba (*Acrocomia aculeata*). Pirênios (sementes envolvidas pelo endocarpo) da espécie foram mantidos em BS simulado em condição de viveiro. A emergência das plântulas foi monitorada. Ao final de cada estação, durante dois anos, os pirênios foram desenterrados, uma parte foi destinada a análises morfológicas, citológicas e fisiológicas, e a outra parte foi mantida em condições de germinação em diferentes temperaturas, por 90 dias. A longevidade em pirênios de macaúba está relacionada à proteção estrutural do embrião, à tolerância ao déficit hídrico e ao controle do estresse oxidativo. A intensidade da dormência é reduzida por alterações na biomecânica da região micropilar: enfraquecimento gradual dos tecidos de resistência (opérculo e placa do poro germinativo) e aumento da força de crescimento do embrião. Os diásporos de macaúba se tornam gradativamente competentes à percepção de estímulos ambientais (especialmente altas temperaturas), o que favorece a alocação da germinação em janelas de oportunidades climáticas. A persistência dos diásporos em BS contribui para o sucesso reprodutivo, a ampla distribuição e a adaptação da macaúba à ambientes antropizados.

Palavras-chave: Arecaceae, bancos de sementes, embriões, germinação, pirênios.

2. Abstract

The persistence of diaspores in soil seed banks (SB) depends on their ability to remain viable (longevity) and without germination (dormancy). Changes in longevity and dormancy are ruled by the interaction between intrinsic and environmental factors modulating the dynamics of SB. However, knowledge on these topics is still incipient. The objective of this work was to evaluate morphological, biomechanical, cytological and physiological indicators associated with longevity and dormancy in diaspores of the neotropical macauba palm (*Acrocomia aculeata*). Pyrenes (seeds surrounded by the endocarp) of the species were maintained in simulated SB in nursery condition. The seedling emergence was monitored. At the end of each season, for two years, the pyrenes were dug up, one part was destined for morphological, cytological and physiological analyzes, and the other part was kept under germination conditions at different temperatures, for 90 days. Longevity in macauba pyrenes is related to structural protection of the embryo, tolerance to water deficit and control of oxidative stress. The intensity of numbness is reduced by changes in the biomechanics of the micropillary region: gradual weakening of the resistance tissues (operculum and germ pore) and increased embryo growth force. The diaspores of macaúba gradually become competent to perceive environmental stimuli (especially high temperatures), which favors the allocation of germination in windows of climatic opportunities. The persistence of diaspores in SB contributes to reproductive success, the wide distribution and adaptation of macaúba to anthropized environments.

Keywords: Arecaceae, germination, seed banks, embryos, pyrenes.

3. Introdução

Diversas espécies de palmeiras produzem sementes longevas e apresentam capacidade de formação de bancos de sementes (BS) persistentes (Orozco-Segovia et al., 2003; Ribeiro et al., 2011; Long et al., 2014). Essa condição é importante para conservação e manutenção das populações naturais ao longo do tempo e espaço (Pakeman et al., 2012; Long et al., 2014; Souza et al., 2019). As sementes, nesse caso, são adaptadas para persistirem no BS, mantendo-se viáveis e sem germinar, até que haja condições favoráveis à germinação e ao estabelecimento das plântulas. Estudos aprofundados sobre os mecanismos que atuam favorecendo a persistência das sementes no BS são incipientes para ambientes tropicais (Long et al., 2014; Souza et al., 2019).

A persistência em BS é associada às características específicas das sementes, como a longevidade e a dormência (Long et al., 2014). A longevidade é diretamente relacionada à capacidade das sementes tolerarem a dessecação e as baixas temperaturas (ortodoxia, segundo Hong e Ellis, 1996), o estresse oxidativo (Bewley et al., 2013), além da predação e da deterioração microbiana (Long et al., 2014). A dormência é o bloqueio da germinação por causas intrínsecas ao diásporo (Baskin e Baskin, 2014). A intensidade da dormência se altera ao longo do tempo, até a viabilização da germinação (Finch-Savage e Leubner-Metzger, 2006; Bewley et al., 2013). A interação entre longevidade, dormência e fatores ambientais modula a dinâmica dos bancos de sementes (Long et al., 2014). Estudos sobre o controle da persistência em BS são desafiadores devido à complexidade dos mecanismos envolvidos, sendo necessário relacionar características estruturais e fisiológicas dos diásporos com indicadores ambientais (Baskin e Baskin, 2014; Fich-Savage e Leubner-Metzger, 2006; Finch-Savage e Footitt, 2012; Schlindwein et al., 2019).

A macaúba (*Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart.) é uma palmeira oleaginosa de grande interesse econômico, amplamente distribuída na América tropical (Lorenzi, 2006; Lorenzi et al., 2010; Colombo et al., 2017). Os diásporos da espécie (pirênios: sementes envolvidas pelo endocarpo) apresentam grande complexidade estrutural e fisiológica e formam BS persistentes no solo (Ribeiro et al., 2011, 2012; Souza et al., 2019). Apesar dos avanços dos conhecimentos sobre a longevidade e dormência na espécie (Ribeiro et al., 2012, 2015; Mazzottini-dos-Santos et al., 2018), ainda permanecem dúvidas sobre os mecanismos de controle da persistência em BS. Nesse sentido, estudos envolvendo a integração de múltiplos indicadores poderão contribuir para a ampliação dos conhecimentos sobre a dinâmica dos BS em ambientes tropicais.

O objetivo deste trabalho foi avaliar o efeito da sazonalidade sobre indicadores morfológicos (biometria do embrião), biomecânicos (resistência do opérculo e do poro germinativo), citológicos (micromorfometria e citoquímica do embrião) e fisiológicos (germinabilidade, teor de água, viabilidade e estresse oxidativo no embrião) associados à longevidade e à dormência em pirênios de *A. aculeata*. Buscou-se responder às seguintes questões: i) Como a longevidade e o controle da germinação se alteram ao longo tempo? ii)

Como os fatores ambientais influenciam a dinâmica dos bancos de sementes no solo? Procurou-se também discutir os resultados no contexto das estratégias reprodutivas da espécie relacionadas à sua adaptação aos ambientes de ocorrência.

4. Material e métodos

4.1. Coleta e procedimentos preliminares

Frutos de *A. aculeata* foram coletados (após abscisão natural) em uma população natural, no município de São João da Lagoa (16°73'82" S; 44°18'17" W), no norte do estado de Minas Gerais, Brasil. Os frutos foram despoldados, com auxílio de uma despoldadeira mecânica, mantidos em local sombreado e arejado até a montagem do experimento. Cerca de 14.400 pirênios (frutos despoldados, Fig. 1) foram enterrados a 10 cm de profundidade, em uma mistura de solo e areia (2:1), em um canteiro a céu aberto, sem irrigação, localizado na Universidade Estadual de Montes Claros – UNIMONTES.

Para caracterização inicial do lote, frutos que não foram despoldados foram abertos com o auxílio de um torno manual de bancada e as sementes foram retiradas. Foi determinado o teor de água das sementes, calculado pela diferença entre as massas frescas e secas, após a desidratação em estufa, a 105°C, por 24 horas (Brasil, 2009), em cinco repetições de 10 sementes. Embriões foram extraídos das sementes (cinco repetições de 10 embriões), com o auxílio de um estilete, e foram inoculados (em ambiente asséptico, em câmara de fluxo laminar), em tubos de ensaio, contendo 2 ml do meio: Sais Murashige-Skoog (MS) 75% acrescido de substâncias orgânicas. Os embriões foram mantidos na ausência de luz e à temperatura de 30°C (Ribeiro et al., 2012). Após 30 dias de cultivo, embriões e plântulas foram avaliados quanto à viabilidade e ao vigor, considerando-se viável o embrião capaz de alongamento e vigoroso o embrião com capacidade de gerar plântula com bainha foliar e raiz (Ribeiro et al., 2011). Os embriões que, depois de cultivados, não apresentaram desenvolvimento foram submetidos à imersão em tubos de ensaio, contendo 10 ml de solução de 2,3,5-trifenil cloreto de tetrazólio, a 0,5%, com pH 7,1, por quatro horas, na ausência de luz e à temperatura de 35°C em estufa. Após esse período, os embriões foram lavados em água destilada e avaliados individualmente quanto à viabilidade, com o auxílio de um estereomicroscópio (Ribeiro et al., 2010).

4.2. Avaliação da germinação no canteiro

Foi avaliada semanalmente, durante dois anos consecutivos (2018 e 2019), a emissão da plântula na superfície do solo, em cinco repetições de 320 pirênios, enterrados aleatoriamente no canteiro.

4.3. Avaliações morfológicas, anatômicas e fisiológicas

Ao final de cada estação do ano (verão, outono, inverno e primavera), por um período de

dois anos consecutivos (2018 e 2019), cinco repetições de 200 pirênios foram desenterradas e abertas, utilizando-se um torno manual de bancada. As sementes foram retiradas e destinadas às análises morfológicas, anatômicas e fisiológicas.

4.3.1. Características biométricas e resistência do opérculo e do poro germinativo

Cinco repetições de 10 sementes foram retiradas de cada um dos tratamentos, e foram seccionadas transversalmente na região micropilar para manter o opérculo intacto (Fig. 1). Os embriões foram cuidadosamente removidos da cavidade seminal, e, com o auxílio de um paquímetro digital (502.150, King Tools, China), foi mensurado o comprimento do embrião e os diâmetros do pecíolo e do haustório. A força necessária para deslocar o poro germinativo e o opérculo intacto foi medida, utilizando um dinamômetro digital (IP-90DI, Impac, São Paulo, Brasil) acoplado a uma sonda cilíndrica, com 1,2 mm de diâmetro.

4.3.2. Cultivo in vitro

Embriões foram extraídos das sementes (cinco repetições de 10 embriões), com o auxílio de um estilete, e foram inoculados em um ambiente asséptico, em câmara de fluxo laminar, em tubos de ensaio, contendo 2 ml do meio: Sais Murashige-Skoog (MS) 100%. Os embriões foram mantidos na ausência de luz e à temperatura de 30°C (Ribeiro et al., 2012). Após 30 dias de cultivo, embriões e plântulas foram avaliados quanto à viabilidade e ao vigor (Ribeiro et al., 2011). Os embriões que, depois de cultivados, não apresentaram desenvolvimento foram submetidos ao teste de tetrazólio, para a confirmação da sua viabilidade (Ribeiro et al., 2010). Ambas metodologias foram realizadas como descritas anteriormente.

4.3.3. Anatomia e micromorfometria

Vinte sementes coletadas no início (verão do primeiro ano) e no final (primavera do segundo ano) do experimento foram destinadas às análises anatômicas. As sementes foram cuidadosamente abertas e fragmentas em amostras do pecíolo cotiledonar e haustório + endosperma adjacente. Essas estruturas foram fixadas em solução de Karnovsky (Karnovsky, 1965), desidratadas numa série de álcool etílico, e embebidas em 2-hidroxietil-metacrilato (Leica, Historresina, Wetzlar, Alemanha) (Paiva et al., 2011). Seções longitudinais (5 µm de espessura) foram obtidas em micrótomo rotativo (Atago, Tóquio, Japão) e, corados com 0,5% de azul de toluidina, pH 4,7 (O'Brien et al., 1964, modificado). As seções foram analisadas em um fotomicroscópio (Scope.AI/AxionCam 105 color, Zeiss, Oberkochen, Alemanha).

Dez pecíolos cotiledonares e haustórios + endosperma adjacente foram submetidos ao mesmo protocolo descrito anteriormente para a análise anatômica. Obtendo-se as seções, as imagens foram gravadas usando um fotomicroscópio (Lab. A1/AxionCam TPI 3, Zeiss, Jena, Alemanha) e foi utilizado o software de análise de imagem (AxioVision LE Rel. 4.8.2. Version

15.0 06-2010 Zeiss, Jena, Germany). Para a análise do pecíolo cotiledonar, determinaram-se os comprimentos e os diâmetros de dez células, escolhidas aleatoriamente, na protoderme, no meristema fundamental na região da lígula e no meristema fundamental na região mediana do pecíolo (abaixo do eixo hipocótilo-radícula). Para a análise do haustório + endosperma adjacente, determinaram-se os comprimentos e os diâmetros de dez células, escolhidas aleatoriamente, na protoderme, na subprotoderme e no meristema fundamental na região central do haustório. Também foi mensurado o comprimento da camada de células colapsadas no endosperma adjacente ao haustório (zona de digestão).

4.3.4. Quantificação de peróxido de hidrogênio (H₂O₂)

As sementes foram abertas com o auxílio de um estilete e foram retirados 20 embriões e amostras do endosperma adjacente de cada tratamento. Foram preparados dois extratos vegetais, macerando-se os embriões e as amostras do endosperma adjacente (quatro repetições de 30 mg) em nitrogênio líquido. Em tubos Eppendorf de 2 mL foram adicionadas 0,1% de TCA (m/v). O extrato vegetal foi homogeneizado em vortex por 1 minuto e centrifugado a 10000 x g durante 15 minutos, a 4°C. Uma alíquota de 250 µl do sobrenadante foi extraída e adicionada a 250 µl de tampão fosfato de potássio 100 mM (pH 7,5) e 1000 µl de iodeto de potássio 1 M. Os tubos com a solução foram colocados no gelo sob ausência de luz, por uma hora. As amostras permaneceram no escuro, sob temperatura ambiente, durante 20 min, para a estabilização da reação. As amostras foram analisadas em espectrofotômetro (UV-1800, Shimadzu, Tokyo, Japan) a 390 nm e a quantidade de H₂O₂ foi expressa em µmol g⁻¹ de massa seca, baseado em curva padrão de H₂O₂ pré-estabelecida (Alexieva et al., 2001).

4.3.5. Avaliação da atividade de enzimas do sistema antioxidante

As sementes foram abertas com o auxílio de um estilete e foram retirados 20 embriões e amostras do endosperma adjacente de cada tratamento. Foram preparados dois extratos vegetais, macerando-se os embriões e as amostras do endosperma adjacente (quatro repetições de 20 mg) em nitrogênio líquido. As amostras foram homogeneizadas em PVPP (10% m/v), 500 µL de tampão fosfato de sódio (50 mM, pH 6,8), 10 µL de EDTA (100 µM) e 490 µL de água deionizada, em vortex, por 1 minuto. Os extratos foram centrifugados a 10000 x g, a 4°C, por 15 minutos. As atividades CAT, APX e SOD foram determinadas em 100 µL do sobrenadante. A atividade SOD foi determinada adicionando-se o extrato a uma solução contendo metionina (13 mM), NBT (75 mM), 100 µM de EDTA de riboflavina (2 mM) e tampão fosfato de potássio (50 mM pH 7,8). Os tubos foram iluminados em câmaras compostas por tubos fluorescentes (15 W), a 25 °C. Decorridos 10 minutos de incubação, o término da atividade foi determinado pela interrupção da luz. Reações controle foram mantidas no escuro, por 10 minutos. O composto azul de formazana foi analisado em espectrofotômetro (UV-1800, Shimadzu, Tokyo, Japan) a 575 nm. Uma unidade de SOD foi definida como a quantidade de enzima necessária para inibir 50 % da fotoredução do NBT. Os resultados foram

demonstrados em $\text{U min}^{-1} \text{mg}^{-1}$ proteína (Giannopolitis e Ries, 1977). Para a determinação da atividade CAT, adicionou-se o extrato ao tampão fosfato de potássio (50 mM, pH 7,0), acrescido no momento da análise H_2O_2 recém preparado (12,5 mM). A análise foi realizada em espectrofotômetro (UV-1800, Shimadzu, Tokyo, Japan) a 240 nm, por 1 minutos. A atividade CAT foi estimada, usando-se o coeficiente de extinção molar (ϵ) igual a $39,4 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ (Cakmak e Horst, 1991) e os resultados foram expressos em $\text{mmol de H}_2\text{O}_2 \text{ minuto}^{-1} \text{ mg}^{-1}$ proteína. A atividade APX foi determinada pela adição do extrato ao tampão fosfato de potássio (50 mM, pH 6,8) e no momento da análise ascorbato (0,25 mM) e H_2O_2 (1,0 mM). A taxa de oxidação do ácido ascórbico foi acompanhada por 1 minuto, registrando-se os valores de absorbância a 290 nm a cada 10 segundos, em espectrofotômetro (UV-1800, Shimadzu, Tokyo, Japão). A atividade APX foi determinada utilizando-se ϵ igual a $2,8 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ e os resultados foram expressos em $\mu\text{mol de ascorbato minuto}^{-1} \text{ mg}^{-1}$ proteína (Nakano e Asada, 1981).

4.3.6. *Quantificação de malondialdeído (MDA)*

As sementes foram abertas com o auxílio de um estilete e foram retirados 20 embriões e amostras do endosperma adjacente de cada tratamento. Foram preparados dois extratos vegetais, macerando-se os embriões e as amostras do endosperma adjacente (quatro repetições de 30 mg) em nitrogênio líquido. Foi adicionado ácido tricloroacético (TCA) 0,1% (m/v). Após homogeneização em vortex por 1 minuto, as amostras foram centrifugadas a 12000 rpm durante 15 min. Retirou-se uma alíquota de 1 ml do sobrenadante, no qual adicionou-se uma alíquota de 3 mL de solução de ácido tio barbitúrico 0,5% (m/v) (preparado em TCA 20%). A solução permaneceu por 60 min a 95°C e, em seguida, foi resfriada no gelo por 10 min. As amostras foram analisadas em espectrofotômetro (UV-1800, Shimadzu, Tokyo, Japan), em comprimentos de onda de 532 e 660 nm. Interferentes foram eliminados pela subtração dos valores (532-660) e a quantidade de MDA foi expressa em nmol g^{-1} de massa seca (Health e Packer, 1968, adaptado).

4.4. *Respostas dos pirênios mantidos no BS a diferentes temperaturas*

Ao final de cada estação do ano (verão, outono, inverno e primavera), por um período de dois anos consecutivos (2018 e 2019), cinco repetições de 120 pirênios foram desenterradas. Todos os pirênios desenterrados foram misturados, desinfestados em cloro 6% por 30 minutos e dispostos em bandejas de polietileno (cinco repetições de 20 pirênios), contendo areia autoclavada e umedecida a 80% da sua capacidade de retenção. Os pirênios foram mantidos em temperaturas diferentes (15° , 20° , 25° , 30° , 35° e 40° C) por 90 dias, avaliando-se mensalmente a germinação.

Para os tratamentos referentes ao primeiro ano de avaliação, após esse período de 90 dias, os pirênios que não germinaram foram abertos, utilizando-se um torno manual de

bancada, e os embriões foram excisados das sementes e submetidos ao teste de tetrazólio, como descrito anteriormente, para verificação da viabilidade e do vigor dos embriões.

Para os tratamentos referentes ao segundo ano de avaliação, após esse período de 90 dias, os pirênios que não germinaram foram abertos, utilizando-se um torno manual de bancada. Metade das sementes foram destinadas ao cultivo *in vitro* de embriões, segundo metodologia descrita anteriormente. A outra metade das sementes teve o opérculo e o embrião cuidadosamente removidos da semente. Foi avaliada a biometria do embrião e quantificada a resistência do opérculo e da placa do poro germinativo. Todas essas metodologias citadas foram realizadas como já descrito anteriormente.

4.5. Análise estatística

Para os dados sobre os indicadores morfológicos (análises biométricas do embrião), biodinâmicos (resistência do opérculo e do poro germinativo) e fisiológicos (teor de água, viabilidade, indicadores de estresse oxidativo), utilizou-se a análise de variância (ANOVA) e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey, considerando-se o nível de 5% de significância, com o auxílio do pacote “ExpDes.pt” no software R. Foi realizada análise de distribuição de frequência, considerando-se sete intervalos para os dados referentes às resistências do opérculo e poro germinativo, nas condições iniciais e finais.

5. Resultados

As avaliações preliminares do lote de sementes, logo após a coleta, mostraram teores de água de 13,2% e 33,3% para a semente e para o embrião, respectivamente. O percentual de germinação *in vitro* foi de 100%.

5.1. Avaliações morfológicas

O teor de água das sementes e dos embriões variou ao longo das estações, em função da precipitação pluviométrica, a qual se concentrou na primavera/verão (Fig. 2, 3A). O teor de água das sementes foi igual ou superior à condição inicial no verão e na primavera do segundo ano, enquanto o teor de água dos embriões foi igual à condição inicial apenas no verão do segundo ano (Fig. 3A). A resistência dos tecidos adjacentes ao embrião, que restringem seu crescimento (opérculo e tecidos que preenchem o poro germinativo), não se alterou durante o primeiro ano e teve redução acentuada no segundo ano (Fig. 3B). A redução da força necessária à desobstrução do poro germinativo foi mais expressiva. Ao final do período de avaliação, no entanto, as resistências ainda eram 5,57 e 2,65 Nmm⁻² para o opérculo e poro germinativo, respectivamente. A avaliação das distribuições de frequência mostrou que, inicialmente, os valores da resistência do opérculo estavam distribuídos em seis classes, com maiores frequências para três classes com valores intermediários de resistência (Fig. 4A). Os valores da avaliação final estavam concentrados nas três classes com menores valores, sendo

que a classe de valores mínimos, em que 30% dos dados estavam distribuídos, não ocorria na condição inicial. Para a resistência do poro germinativo, os dados estavam distribuídos em sete classes, na condição inicial, com as classes de menores valores apresentando maiores frequências (Fig. 4B). Na condição final, todos os dados estavam concentrados na classe de menores valores de resistência.

A massa seca dos embriões não diferiu da condição inicial ao longo do período de avaliação, porém a mesma foi maior no outono do segundo ano, em relação ao inverno do primeiro ano (Fig. 3C). As características biométricas do embrião (comprimento, diâmetro do haustório e do pecíolo cotiledonar) variaram ao longo das estações, com as menores médias associadas às ocasiões em que os embriões apresentaram menores teores de água (Fig. 3A, D). Ao final do período de avaliação, as dimensões dos embriões não diferiram da condição inicial. A avaliação das distribuições de frequência para o comprimento do embrião mostrou, para a condição inicial, a distribuição dos dados em seis classes, com maiores frequências para classes intermediárias (Fig. 4C). Na condição final, os dados estavam distribuídos em sete classes, com o aparecimento de uma classe com valores superiores aos demais e que apresentavam frequência de 4%.

5.2. Avaliações anatômicas

Alterações micromorfométricas conspícuas foram evidenciadas na condição final (após a primavera do segundo ano de avaliação), em diferentes regiões do embrião e no endosperma de *A. aculeata* (Fig. 5A-N). No pecíolo cotiledonar (Fig. 5A), houve alongamento celular na região da lígula (Fig. 5C-E) e expansão das células do meristema fundamental na região mediana (Fig. 5F-H). No haustório (Fig. 5B), houve expansão celular na protoderme (Fig. 5I-K) e alongamento das células do meristema fundamental na região central (Fig. 5L-N). No endosperma adjacente ao haustório, foi detectado aumento da espessura da camada de células colapsadas, indicativo de início de mobilização de reservas (Fig. 5I-J).

5.3. Avaliações fisiológicas

A sazonalidade não afetou o percentual de alongamento in vitro dos embriões ($m=87\%$; $P=0.2658$), o qual se manteve acima de 75%, durante todo o período de avaliação. A germinação e a emergência de plântulas ocorreram em pequenos percentuais (inferiores a 3%). A germinação ocorreu a partir da primavera do primeiro ano, até o final do período de avaliação (Fig. 3E). A emergência de plântulas ocorreu apenas nas estações mais quentes e chuvosas do ano (primavera/verão).

Detectou-se presença de H_2O_2 durante os dois anos de avaliação, sendo as concentrações expressivamente maiores no embrião, em relação ao endosperma (Fig. 6A). As concentrações de H_2O_2 foram afetadas pela sazonalidade apenas nos embriões, com aumento das concentrações, em relação à condição inicial, no verão, no inverno e na primavera do segundo ano. Em relação às enzimas do sistema antioxidante, não foi possível evidenciar

atividade de APX e constatou-se atividade de CAT e SOD (Fig. 6B-C). O nível de atividade de CAT foi próximo entre embrião e endosperma, ao longo do período avaliado, e teve elevação no segundo ano (Fig. 6B). A atividade de SOD no embrião não diferiu da condição inicial em nenhuma das estações avaliadas, sendo, no entanto, menor na primavera do segundo ano, em relação ao observado no outono, inverno e primavera do primeiro ano e no verão do segundo ano (Fig. 6C). No endosperma, observou-se redução da atividade de SOD no segundo ano de avaliação. O indicador de peroxidação lipídica, MDA, foi afetado pela sazonalidade nos embriões, com aumento das concentrações nas estações mais secas (outono e inverno) dos dois anos de avaliação e, também, na primavera do segundo ano (Fig. 6D). Não houve diferenças significativas entre as concentrações de MDA no endosperma, em relação à condição inicial, ao longo do período avaliado, porém constatou-se tendência de elevação no segundo ano.

5.4. Respostas dos pirênios mantidos no BS a diferentes temperaturas

Os embriões dos pirênios retirados do BS e submetidos a diferentes temperaturas mantiveram a viabilidade acima de 80%, sendo que mais de 50% dos embriões se mostraram vigorosos, independentemente dos tratamentos (Fig. 7A-B). Houve redução da viabilidade dos embriões submetidos a 40°C, em relação às outras temperaturas, no outono e na primavera do primeiro ano (Fig. 7A). A redução da viabilidade, ao longo do tempo, dentro de cada temperatura, foi observada apenas no inverno (nas temperaturas de 25 e 40°C) e primavera (em todas as temperaturas, com exceção de 20°C) do segundo ano. O vigor dos embriões amostrados no segundo ano tendeu a diminuir, independentemente das temperaturas aplicadas, sendo esta redução mais intensa nos embriões submetidos às temperaturas mais elevadas, especialmente 40°C (Fig. 7B). A germinação ocorreu nos pirênios obtidos na primavera do primeiro ano, apenas na temperatura de 40°C (Fig. 7C). A partir daí, essa temperatura proporcionou maior germinação que as temperaturas iguais ou menores que 25°C em todos os tempos avaliados. Na primavera do segundo ano, ocorreu germinação em todas as temperaturas. A germinação a 40°C foi superior às proporcionadas pelos demais tratamentos, com exceção de 35°C, e a germinação a 35°C foi maior que a 20 e 15°C.

As resistências do opérculo e do poro germinativo reduziram-se significativamente, em relação à condição inicial, em pirênios submetidos a todas as temperaturas, ao longo das estações do segundo ano (Fig. 8A-B). Houve também redução nas resistências, ao longo das estações, em pirênios submetidos a todas as temperaturas. Não foi observado efeito pronunciado de temperaturas específicas na redução da resistência dos tecidos adjacentes ao embrião.

Houve redução na capacidade dos embriões germinarem *in vitro*, quando os mesmos foram retirados de pirênios coletados no verão e na primavera do segundo ano e submetidos à temperatura de 40°C (Fig. 9A-B). Apesar da tendência de redução, os percentuais de germinação *in vitro* se mantiveram acima de 60% em todos os tratamentos. O alongamento do

pecíolo cotiledonar in vitro, para todas as temperaturas avaliadas, não foi afetado pela sazonalidade ou pelas temperaturas ($m= 1,12$ mm; $P=0.1624$).

6. Discussão

Os mecanismos envolvidos na capacidade das sementes de diversas espécies de palmeiras de formar BS longevos no solo são complexos e ainda pouco compreendidos (Orozco-Segovia et al., 2003; Baskin e Baskin, 2014). Estudo recente evidenciou que a macaúba forma BS persistente no solo e os principais fatores associados à persistência dessas sementes no BS são a proteção estrutural ao embrião, a ortodoxia e a resistência à germinação (Souza et al., 2019). Neste trabalho, nós caracterizamos a evolução de indicadores de longevidade e do nível de dormência nos diásporos da espécie e sua interação com os fatores ambientais.

6.1. Alteração na longevidade ao longo do tempo

A longevidade das sementes no solo está relacionada, principalmente, à proteção estrutural do embrião, à tolerância ao déficit hídrico e ao controle do estresse oxidativo. As sementes da macaúba são protegidas por estruturas pericárpicas, sendo o pirênio (semente envolvida pelo endocarpo rígido) a unidade de dispersão secundária (Ribeiro et al., 2011; Mazzottini-dos-Santos et al., 2014; Rodrigues-Junior et al., 2016) (Fig. 1). O embrião da espécie é protegido pela placa do poro germinativo, pelo ariloide e pelo opérculo, que contribuem para o controle da germinação e, conseqüentemente, a longevidade das sementes no solo (Ribeiro et al., 2011; Mazzottini-dos-Santos et al., 2014; Carvalho et al., 2015). Nossos resultados mostraram que o poro germinativo oferece uma proteção inicial ao embrião (elevada resistência ao deslocamento), enfraquecendo-se significativamente ao longo do tempo (Fig. 3B, 11). Esse enfraquecimento é geral na população, o que sugere que a placa do poro germinativo tem um papel importante na dispersão inicial das sementes (da abscisão até o enterrio), favorecendo a distribuição espacial e temporal da germinação. O opérculo se mantém resistente a longo prazo, de um modo diferencial, dentro da população (Fig. 4A, 11), sendo um fator importante para o controle da germinação no BS. A influência da proteção estrutural do embrião nos padrões de distribuição das espécies já foi relatada para a macaúba, coquinho azedo (*Butia capitata*) e babassu (*Atallea vitrivir*) (Carvalho et al., 2015; Dias et al., 2017). Vários estudos com palmeiras de ambientes tropicais já demonstraram (geralmente, em experimentos por um curto período de tempo) que a retirada do opérculo aumentou consideravelmente o percentual de germinação de sementes (Ribeiro et al., 2013; Carvalho et al., 2015; Ribeiro et al., 2015; Dias et al., 2017; Mazzottini-dos-Santos et al., 2018). No entanto, este é o primeiro estudo que evidencia a relação da diminuição da resistência do opérculo e dos tecidos que preenchem o poro germinativo na intensidade da dormência em pirênios da macaúba, por um longo período de tempo (dois anos).

As relações hídricas das sementes e dos embriões com o ambiente têm papéis cruciais no controle da germinação (Bewley et al., 2013; Gonçalves et al., 2019). As sementes da macaúba são ortodoxas (tolerantes à dessecação e ao armazenamento em baixas temperaturas), o que favorece a longevidade das sementes no BS, mantendo a viabilidade dos embriões (Hong and Ellis, 1996; Ribeiro et al., 2012). Nossos resultados mostraram que os teores de água das sementes e dos embriões variaram ao longo das estações, em função da precipitação pluviométrica, a qual se concentrou na primavera/verão. Além disso, a redução drástica do teor de água, que ocorreu nas estações secas, não afetou a viabilidade dos embriões. A disponibilidade de água no solo é fator-chave para o início da germinação e para o estabelecimento inicial das plântulas (Long et al., 2011; 2014; Schlindwein et al., 2019). Em ambientes sazonais, é comum a ocorrência de períodos prolongados de seca e períodos curtos de hidratação rápida, como consequência de chuvas intensas (Ooi, 2012; Schlindwein et al., 2019). Nessas condições, as sementes podem passar por uma série de ciclos de hidratação (alternância entre estados de hidratação e desidratação), até que haja mudanças na sua capacidade de respostas fisiológicas (Bewley et al., 2013; Baskin e Baskin, 2014; Long et al., 2014; Gonçalves et al., 2019).

A hidratação das sementes, em condições naturais, pode não ser contínua, sendo insuficiente para promover a conclusão da germinação (Bewley et al., 2013). Esse estresse hídrico instalado durante a germinação pode causar a peroxidação de lipídios e iniciar o processo de deterioração das sementes (Bewley et al., 2013; Huang et al., 2013). Nossos resultados mostraram que, a curto prazo, os embriões de macaúba são tolerantes ao estresse oxidativo; porém, a longo prazo, essa tolerância é reduzida parcialmente (Fig. 6, 11). Além disso, a redução da atividade da SOD parece ser limitante para a eficiência do sistema antioxidante. As EROs, que funcionam como sinalizadores em diversos processos metabólicos (Bailly, 2004), podem ser moduladas por mecanismos enzimáticos (sistema antioxidante, ANTI-EROs) e não enzimáticos (vitamina E, flavonóides, entre outros), sendo fundamentais na aquisição de tolerância à dessecação de sementes, no armazenamento e no processo de germinação (Bailly, 2004; Gill e Tuteja, 2010; Oracz et al., 2012; Barreto et al., 2014; Bicalho et al., 2018; Dias et al., 2018;).

Mesmo que ocorra perda da viabilidade e do vigor em parte das sementes da população, o BS de macaúba demonstra considerável capacidade de persistência. Isso possivelmente se dá pela alta variabilidade genética da espécie, permitindo que os indivíduos respondam, de maneiras diferentes, às sinalizações ambientais nos ambientes de ocorrência (Graeber et al., 2012; Barreto et al., 2014; Baskin e Baskin, 2014 Bicalho et al., 2015; Ribeiro et al., 2015). Além disso, o aumento da concentração de H_2O_2 no embrião pode estar relacionado com o controle da germinação na espécie. As EROs são conhecidas por promoverem o alongamento do embrião, estimulando a germinação, por meio de estímulos de síntese ou inibição hormonais (Bailly, 2004; Barba-Espín et al., 2011; Linkies e Leubner-Metzger, 2012). A importância dessas moléculas para a germinação da macaúba e para a mobilização de reservas na palmeira coquinho azedo (*Butia capitata*) tem sido destacada em alguns estudos (Ribeiro et al., 2015; Dias et al., 2018).

Nossos resultados também mostraram que tanto o estresse oxidativo quanto o nível de dano no endosperma é menor quando comparado com o embrião, o que favorece a longevidade das sementes no solo e indica a qualidade das reservas disponíveis para o embrião. O óleo, componente majoritário do endosperma das sementes, é composto predominantemente por ácidos graxos saturados (principalmente o ácido láurico e oleico), sendo termodinamicamente mais estáveis e não se degradando com facilidade (Cavalcante-Oliveira et al., 2015).

6.2. Alteração no controle da germinação ao longo do tempo

A disponibilidade hídrica para o embrião tem papel central no controle da germinação dos diáporos de macaúba no BS. Devido à presença do endocarpo pétreo, a disponibilidade de água para o embrião nos diáporos das palmeiras é um dos principais fatores que controlam a germinação em BS (Neves et al., 2013; Carvalho et al., 2015; Gonçalves et al., 2019). Nossos resultados mostraram que os teores de água do embrião que possibilitam a germinação ocorreram apenas nas estações mais chuvosas (primavera/verão) (Fig. 3, 11). A embebição na macaúba ocorre lentamente, dificultada pela morfologia do diásporo e, também, pelo alto conteúdo de óleo no endosperma e no embrião (Ribeiro et al., 2011; Carvalho et al., 2015). Nas sementes em geral, apenas quando o teor de água do embrião atinge um valor crítico (a fase estacionária de embebição), ocorrerá germinação (Bewley et al., 2013). Estudos com as palmeiras macaúba, babassu (*Attalea vitrivir*) e coquinho azedo (*Butia capitata*) registraram valores críticos de teor de água dos embriões entre 20 a 30%, a partir dos quais a germinação pode ocorrer (Neves et al., 2013; Carvalho et al., 2015).

A intensidade da dormência nos diáporos de macaúba diminui paulatinamente com o enfraquecimento gradual dos tecidos de resistência (opérculo e poro germinativo), associado ao aumento da força de crescimento do embrião. A razão entre o comprimento do embrião e a força necessária para o deslocamento das estruturas de resistência, além do controle de crescimento celular, modulam a dormência e são os aspectos importantes para o controle da germinação em sementes de algumas espécies de palmeiras (Ribeiro et al., 2011, 2012; Magalhães et al., 2013; Neves et al., 2013; Oliveira et al., 2013; Carvalho et al., 2015; Dias et al., 2017). Nossos resultados mostraram que as características biométricas do embrião de macaúba variaram de acordo com o seu estado hídrico e, apesar disso, não diferiram da condição inicial. No entanto, a análise de distribuição de frequência dos dados mostrou que houve o surgimento de uma nova classe de embriões maiores ao final da avaliação (Fig 4, 11). Houve também, aumento celular registrado em regiões específicas do embrião, que sugere o alongamento do pecíolo cotiledonar. A combinação dessa classe de embriões maiores e uma menor resistência do opérculo pode estar associada ao processo germinativo ou sugerir dormência morfofisiológica na espécie. A germinação em palmeiras é concluída quando o embrião rompe os tecidos adjacentes, e isso é promovido por fatores que reduzem a resistência dessas estruturas e/ou aumentem a força de crescimento do embrião (Ribeiro et al., 2011, 2012; Magalhães et al., 2013; Neves et al., 2013; Oliveira et al., 2013; Carvalho et al.,

2015; Dias et al., 2017; Schlindwein et al., 2019). Baskin e Baskin (2014) consideram que a dormência morfofisiológica é predominante em diásporos de palmeiras, sendo necessário, para a superação dessa dormência, que o embrião cresça até um tamanho crítico (específico para cada espécie), e que a dormência fisiológica seja quebrada.

Nas palmeiras, a estrutura que primeiro emerge, indicando a conclusão da germinação, é o pecíolo cotiledonar (Neves et al., 2013; Oliveira et al., 2013; Carvalho et al., 2015). Essas peculiaridades tornam difícil avaliar a germinação e classificar dormência na família das palmeiras (Dias et al., 2017). Para ocorrer a superação da dormência em sementes de macaúba, é necessário que fatores ambientais (umidade e temperatura) e fisiológicos (estado hídrico do embrião, balanço hormonal e resposta ao estresse oxidativo) atuem para induzir o crescimento do embrião até que as estruturas adjacentes que restringem mecanicamente o seu crescimento sejam rompidas, concomitantemente ao enfraquecimento das mesmas. Esse crescimento do embrião é muito discreto e de difícil avaliação, necessitando-se de estudos mais aprofundados sobre o tema. Porém, com base em evidências nos nossos resultados aliados à literatura, acreditamos que a macaúba apresenta dormência morfofisiológica de um tipo particular, pois o crescimento do embrião é restrito e a dormência é superada por uma pequena parte da população, a cada janela de oportunidades climáticas. Esse resultado é similar ao proposto por Soares et al. (2021), para a palmeira *Butia capitata*.

As condições climáticas modulam a dormência e contribuem para a alocação da germinação em ocasiões favoráveis ao estabelecimento das plântulas (Finch-Savage e Leubner-Metzger, 2006; Finch-Savage e Footitt, 2017). Em condições naturais, as sementes se tornam competentes paulatinamente, ou seja, se habilitam a receber o estímulo ambiental que sinalizará o momento ideal para ocorrer a superação da dormência e, conseqüentemente, a germinação (Finch-Savage e Footitt, 2012, 2017; Oliveira et al., 2017). A diminuição do nível de dormência pode ocorrer de forma contínua (diminuição no nível de dormência, ao longo do tempo, até alcançar o estado não dormente) ou pode ser cíclica – transição entre os estados dormente e não dormente da semente e vice-versa – (Baskin e Baskin, 1985; Finch-Savage e Leubner-Metzger, 2006; Finch-Savage e Footitt, 2017; Schlindwein et al., 2019). Estudo recente evidenciou a ocorrência do padrão cíclico na dormência de sementes da palmeira *B. odorata* (Schlindwein et al., 2019). No entanto, acreditamos que, na macaúba, a dormência segue o padrão contínuo (acíclico), pois a intensidade da dormência é diminuída progressivamente ao longo do tempo. A superação da dormência na espécie ocorre apenas em uma pequena parcela da população e sempre no mesmo período do ano (nas estações quentes e chuvosas), favorecendo o estabelecimento das plântulas (Souza et al., 2019).

6.3. Influência dos fatores ambientais na dinâmica dos BS no solo

Os diásporos de macaúba se tornam gradativamente competentes à percepção de estímulos ambientais (especialmente, maior disponibilidade de água no solo e altas temperaturas), o que favorece a alocação da germinação em janelas de oportunidades climáticas. Nossos resultados mostraram que a germinação natural dos pirênios no canteiro

iniciou na primavera do primeiro ano aumentando, gradualmente, nas estações mais quentes e chuvosas do ano (primavera/verão) (Fig. 3, 11). Além disso, este trabalho também mostrou que altas temperaturas são requeridas para que ocorra a superação da dormência em sementes de macaúba. Os fatores ambientais influenciam no controle da germinação e atuam como estímulo ambiental, ativando, gradativamente, os mecanismos que levam à superação da dormência em diversas palmeiras que habitam ambientes sazonais (Benech-Arnold et al., 2000; Ooi, 2012; Schlindwein et al., 2019; Souza et al., 2019). Estudos recentes com palmeiras evidenciaram que as variações de temperatura, pluviosidade e amplitude térmica são os principais fatores que regulam as mudanças sazonais na intensidade da dormência nas sementes de palmeiras (Schlindwein et al., 2019; Souza et al. 2019). Para a macaúba, a associação entre a amplitude térmica no inverno, as altas temperaturas e a pluviosidade na primavera cria uma janela de oportunidade climática favorável à superação da dormência e o estabelecimento inicial da planta.

A temperatura é um dos principais fatores reguladores das mudanças sazonais no nível de dormência em sementes e, por isso, diretamente associado ao controle da germinação (Baskin e Baskin, 1998; Benech-Arnold et al., 2000; Probert, 2000). Alguns trabalhos já evidenciaram que altas temperaturas promovem a superação da dormência em sementes de diversas palmeiras (Neves et al., 2013; Carvalho et al., 2015; Rodrigues-Junior et al., 2016; Schlindwein et al., 2019), favorecendo a germinação e sincronizando a emergência das plântulas com o início da estação chuvosa (Ooi, 2012; Schlindwein et al., 2019; Souza et al., 2019).

6.4. Estratégias reprodutivas e adaptação aos ambientes de ocorrência

Acrocomia aculeata é uma espécie pioneira, amplamente distribuída na América tropical, estando presente em cinco grandes biomas brasileiros – Amazônia, Cerrado, Caatinga, Mata atlântica e Pantanal (Lorenzi, 2006; Lorenzi et al., 2010; Colombero et al., 2017). A proteção estrutural dos diásporos da macaúba (resistência do poro germinativo) favorece a dispersão da espécie e a possibilita alcançar ambientes mais longínquos, contribuindo para a sua ampla distribuição geográfica. A razão entre o potencial de crescimento do embrião e a força necessária para o deslocamento das estruturas de resistência está relacionada ao controle da germinação. Em diásporos de macaúba, a germinação ocorre, escalonadamente, ao longo de anos, apenas nas janelas de oportunidade climática para o estabelecimento das plântulas, o que favorece o sucesso reprodutivo, a ampla distribuição e a adaptação a ambientes antropizados.

7. Conclusões

A capacidade de manutenção do BS está relacionada à proteção estrutural do embrião, à tolerância ao déficit hídrico e ao controle do estresse oxidativo. O controle da germinação em sementes da macaúba se dá pelo enfraquecimento gradual dos tecidos de resistência

(opérculo e poro germinativo) associado ao aumento da força de crescimento do embrião. Os diásporos de macaúba se tornam gradativamente competentes à percepção de estímulos ambientais (especialmente, maior disponibilidade de água no solo e altas temperaturas), o que favorece a alocação da germinação em janelas de oportunidades climáticas, contribuindo para o sucesso reprodutivo, a ampla distribuição e a adaptação da espécie a ambientes antropizados.

8. Referências

- Alexieva, V., Sergiev, I., Mapelli, S., Karanov, E., 2001. The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat. *Plant, Cell & Environ.* 24, 1337–1344.
- Bailly, C., 2004. Active oxygen species and antioxidants in seed biology. *Seed Science Research*. 14, 2, 93-107.
- Barba-Espín, G., Hernández, J.A., Diaz-Vivancos, P., 2012. Role of H₂O₂ in pea seed germination. *Plant Signal. Behav.* 7, 193–195.
- Barreto, L.C., Garcia, Q.S., Morales, M., Müller, M., Munné-Bosch, S., 2014. Vitamin E and defense-related phytohormones are reliable markers of embryo growth in macaw palm fruits exposed to various storage conditions. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)* 118, 203–213.
- Baskin, J.M., Baskin, C.C., 1985. The annual dormancy cycle in buried weed seeds: a continuum. *BioScience*, 35, 492-498.
- Baskin, C.C., Baskin, J.M., 2014. *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*, Second edition. ed. Elsevier/AP, San Diego, CA.
- Benech-Arnold, R.L., Sánchez, R.A., Forcella, F., Kruk, B.C., Ghera, C.M., 2000. Environmental control of dormancy in weed seed banks in soil. *Field Crops Research* 67, 105–122.
- Bewley, J.D., Bradford, K.J., Hilhorst, H.W.M., Nonogaki, H., 2013. *Seeds: physiology of development, germination and dormancy*, 3rd ed. ed. Springer, New York, NY.
- Bicalho, E.M., Pintó-Marijuan, M., Morales, M., Müller, M., Munné-Bosch, S., Garcia, Q.S., 2015. Control of macaw palm seed germination by the gibberellin/abscisic acid balance. *Plant Biology* 17, 990–996.
- Bicalho, E.M., Santos, T.R., Garcia, Q.S., 2019. Abscisic acid and the antioxidant system are involved in germination of *Butia capitata* seeds. *Acta Botanica Brasílica*. 33, 1, 174-178.
- Brasil., 2009. Ministério da Agricultura e da Reforma Agrária. Regras para análises de semente. Brasília: SNDA, DNDV, CLAV, 365p.

- Cakmak, I., Horst, W.J., 1991. Effect of aluminium on lipid peroxidation, superoxide dismutase, catalase, and peroxidase activities in root tips of soybean (*Glycine max*). *Physiol. Plant.* 83, 463–468.
- Carvalho, V.S., Ribeiro, L.M., Lopes, P.S.N., Agostinho, C.O., Matias, L.J., Mercadante-Simões, M.O., Correia, L.N.F., 2015. Dormancy is modulated by seed structures in palms of the cerrado biome. *Australian Journal of Botany.* 63, 444.
- Cavalcanti-Oliveira, E.D., Silva, P.R., Rosa, T. S., Moura, N.M.L., Santos, B.C.P., Carvalho, D.B., Sousa, J.S., Carvalhinho, M.T.J.E., Castro, A.M., Freire, D.M.G., 2015. Methods to prevent acidification of Macaúba (*Acrocomia aculeata*) fruit pulp oil: A promising oil for producing biodiesel. *Industrial Crops and Products.* 77, 703-707.
- Colombo, C.A., Chorfi Berton, L.H., Diaz, B.G., Ferrari, R.A., 2017. Macauba: a promising tropical palm for the production of vegetable oil. *OCL* 25, D108.
- Dias, D.S., Ribeiro, L.M., Lopes, P.S.N., Munné-Bosch, S., Garcia, Q.S., 2017. Hormonal profile and the role of cell expansion in the germination control of Cerrado biome palm seeds. *Plant Physiology and Biochemistry*, v. 118, p. 168-177.
- Dias, D.S., Ribeiro, L.M., Lopes, P.S.N., Melo, G.A., Müller, M., Munné-Bosch, S., 2018. Haustorium–endosperm relationships and the integration between developmental pathways during reserve mobilization in *Butia capitata* (Arecaceae) seeds. *Annals of Botany.* 122, 2, 267-277.
- Finch-Savage, W.E., Leubner-Metzger, G., 2006. Seed dormancy and the control of germination. *New Phytol.* 171, 501-523.
- Finch-Savage W.E., Footitt, S., 2017. Seed dormancy cycling and the regulation of dormancy mechanisms to time germination in variable field environments. *Journal of Experimental Botany.* 68, 843-56.
- Giannopolitis, C.N., Ries, S.K., 1977. Superóxido dismutases. I. occurrence in higher plants. *Plant Phys.* 59, 309-314.
- Gill, S.S., Tuteja, N., 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry.* 48, 12, 909-930.
- Gonçalves, B.G., Ribeiro, L.M., Dias, D.S., Mazzottini-dos-Santos, H.C., Martins, C.P.S., Lopes, P.S.N., Mercadante, M.O., 2019. Embryo responses to extreme water events provide insights into the behavior of *Butia capitata* (Arecaceae) seed banks during hydration cycles. *Environmental and Experimental Botany.* 169, 103904.
- Graeber, K., Nakabayashi, K., Miatton, E., Leubner-Metzger, G., Soppe, W.J.J., 2012. Molecular mechanisms of seed dormancy. *Plant, Cell and Environment.* 35, 1769-1786.

- Heath, R.L., Packer, L., 1968. Photoperoxidation in Isolate Chloroplasts: I. Kinetics and Stoichiometry of Fatty Acid Peroxidation. *Arch. Biochem. Biophys.* 125, 189-198.
- Hong, T.D., Ellis, R.H., 1996. A protocol to determine seed storage behavior. IPGRI. Technical Bulletin No. 1. International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy.
- Huang, H., Song, 2013. Change in desiccation tolerance of maize embryos during development and germination at different water potential PEG-6000 in relation to oxidative process. *Plant Physiology and Biochemistry.* 68, 61-70.
- Karnovsky, M.J., 1965. A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. *J Cell Biol* 27:137–138.
- Long, R.L., Kranner, I., Panetta, F.D., Birtic, S., Adkins, S.W., Steadman, K.J., 2011. Wet-dry cycling extends seed persistence by re-instating antioxidant capacity. *Plant and Soil* 338, 511–519.
- Long, R.L., Gorecki, M.J., Renton, M., Scott, J.K., Colville, L., Goggin, D.E., Commander, L.E., Westcott, D.A., Cherry, H., Finch-Savage, W.E., 2014. The ecophysiology of seed persistence: a mechanistic view of the journey to germination or demise. *Biological Reviews* 90, 31–59.
- Lorenzi, G.M.A.C., 2006. *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart. – Arecaceae: bases para o extrativismo sustentável. Curitiba, PR: Universidade Federal do Paraná. 154f. Tese (Doutorado em Ciências) – Universidade Federal do Paraná.
- Lorenzi, H., Noblick, L., Kahn, F., Ferreira, E., 2010. Brazilian Flora: Arecaceae (Palms). Nova Odessa: Instituto Plantarum.
- Magalhães, H.M., Lopes, P.S.N., Ribeiro, L.M., Sant'Anna-Santos, B.F., Oliveira, D.M.T., 2013. Structure of the zygotic embryos and seedlings of *Butia capitata* (Arecaceae). *Trees*, v. 27, n. 1, p. 273-283.
- Mazzottini-dos-Santos, H.C., Ribeiro, L.M., Mercadante-Simões, M.O., Sant'Anna-Santos, B.F., 2014. Ontogenesis of the pseudomonomerous fruits of *Acrocomia aculeata* (Arecaceae): a new approach to the development of pyrenarium fruits. *Trees* 29, 199–214.
- Mazzottini-dos-Santos, H.C., Ribeiro, L.M., Oliveira, D.M.T., 2018. Structural changes in the micropylar region and overcoming dormancy in Cerrado palms seeds. *Trees* 32, 1415–1428.
- Nakano, Y., Asada, K., 1981. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant Cell Physiol.* 22, 867–880.
- Neves, S.C., Ribeiro, L.M., da Cunha, I.R.G., Pimenta, M.A.S., Mercadante-Simões, M.O., Lopes, P.S.N., 2013. Diaspore structure and germination ecophysiology of the babassu

- palm (*Attalea vitrivir*). *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 208, 68–78.
- Oliveira, T.G.S., Rodrigues Junior, A.G., Souza, P.P. de, Ribeiro, L.M., 2013. Use of phytohormones in overcoming macaw palm seed dormancy. *Acta Scientiarum. Agronomy* 35.
- Oliveira, T.G.S., Diamantino, I.P., Garcia, Q.S., 2017. Dormancy cycles in buried seeds of three perennial *Xyris* (Xyridaceae) species from the Brazilian campo rupestre. *Plant Biology* 19, 818–823.
- Ooi, M.K.J., 2012. Seed bank persistence and climate change. *Seed Science Research* 22, S53–S60.
- Oracz, K., Voegelé, A., Tarkowská, D., Jacquemoud, D., Turecková, V., Urbanová, T., Strnad, M., Sliwiska, E., Leuner-Metzger, G., 2012. Myrigralone A inhibits *Lepidium sativum* seed germination by interference with gibberellin metabolism and apoplastic superoxide production required for embryo extension growth and endosperm rupture. *Plant and Cell Physiology*. 53, 1, 81-95.
- Orozco-Segovia, A., Batis, A.I., Rojas-Aréchiga, M., Mendoza, A., 2003. Seed biology of palms: a review. *Palms* 47, 79–94.
- Paiva, E.A.S., Pinho, S.Z., Oliveira, D.M.T., 2011. Large plant samples: how to process for GMA embedding? In: Chiarini-Garcia H, Melo RCN (eds) *Light microscopy: methods and protocols*. Humana Press, Totowa, 37–49.
- Pakeman, R.J., Small, J.L., Torvell, L., 2012. Edaphic factors influence the longevity of seeds in the soil. *Plant Ecology* 213, 57–65.
- Probert, R.J., 2000. The role of temperature in the regulation of seed dormancy and germination. In: *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities* (ed. M. Fenner) CAB International, Wallingford. 261-92.
- Ribeiro, L.M., Garcia, Q.S., Oliveira, D.M.T., Neves, S.C., 2010. Critérios para o teste de tetrazólio na estimativa do potencial germinativo em macaúba. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 45, 361–368.
- Ribeiro, L.M., Souza, P.P., Rodrigues Jr., A.G., Oliveira, T.G.S., Garcia, Q.S., 2011. Overcoming dormancy in macaw palm diaspores, a tropical species with potential for use as bio-fuel. *Seed Science and Technology* 39, 303-317.
- Ribeiro, L.M., Oliveira, T.G.S., Carvalho, V.S., Silva, P.O., Neves, S.C., Garcia, Q.S., 2012a. The behaviour of macaw palm (*Acrocomia aculeata*) seeds during storage. *Seed Science and Technology* 40, 344–353.

- Ribeiro, L.M., Oliveira, D.M.T., Garcia, Q. de S., 2012b. Structural evaluations of zygotic embryos and seedlings of the macaw palm (*Acrocomia aculeata*, Arecaceae) during in vitro germination. *Trees* 26, 851–863.
- Ribeiro, L.M., Silva, P.O., Andrade, I.G., Garcia, Q.S., 2013. Interaction between embryo and adjacent tissues determines the dormancy in macaw palm seeds. *Seed Science and Technology* 41, 345–356.
- Ribeiro, L.M., Garcia, Q.S., Müller, M., Munné-Bosch, S., 2015. Tissue-specific hormonal profiling during dormancy release in macaw palm seeds. *Physiologia Plantarum* 153, 627–642.
- Rodrigues-Junior, A.G., Oliveira, T.G.S., de Souza, P.P., Ribeiro, L.M., 2016. Temperature effects on *Acrocomia aculeata* seeds provide insights into overcoming dormancy in neotropical savanna palms. *Flora* 223, 30–37.
- Schlindwein, G., Schlindwein, C.C.D., Dillenburg, L.R., 2019. Seasonal cycle of seed dormancy controls the recruitment of *Butia odorata* (Arecaceae) seedlings in savanna-like palm tree formations in southern Brazil. *Austral Ecology* 44, 1398-1409.
- Soares, J.R, Ribeiro, L. M, Mercadante-Simões, M.O, Lopes, P.S.N. 2021. Hydration cycles and overcoming dormancy in *Butia Capitata* (Arecaceae) diaspores. *Trees*.
- Souza, J.N, Agostinho, C.O, Ribeiro, L.M., Azevedo, A.M., Lopes, P.S.N. 2019. Edaphic and climatic control of macaúba palm seed bank dynamics. *Industrial Crops and Products* 141, 111802.

9. Figuras

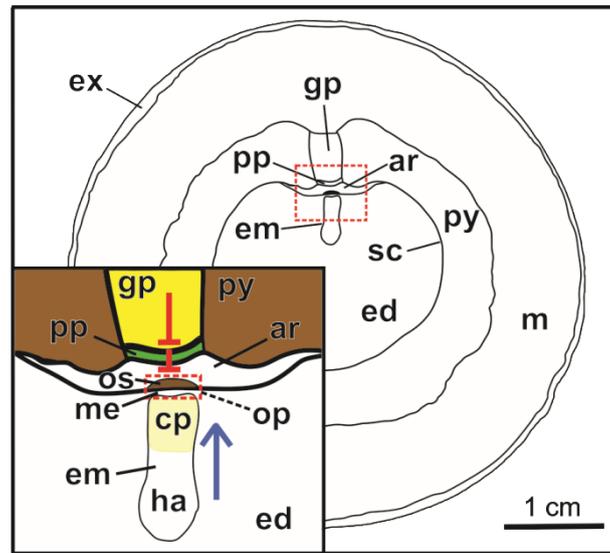


Fig. 1. Esquema das estruturas do fruto de *Acrocomia aculeata*, com detalhe da região micropilar (quadrado tracejado, no canto inferior esquerdo). A seta azul indica o sentido da força exercida pelo embrião para romper o opérculo e a placa do poro. As barras vermelhas indicam a resistência exercida pelo opérculo e pela placa do poro. ar, ariloide; cp, pecíolo cotiledonar; ed, endosperma; em, embrião; ex, exocarpo; gp, poro germinativo; ha, haustório; m, mesocarpo; me, endosperma micropilar; op, opérculo; os, tegumento opercular ; pp, placa do poro; py, pirênio; sc, tegumento.

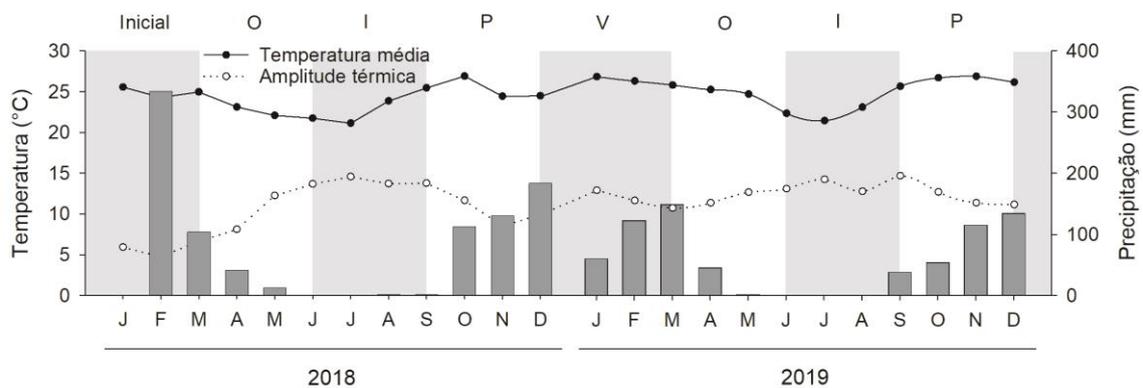


Fig. 2. Temperatura média, amplitude térmica e precipitação, mensais para o município de Montes Claros, norte do estado de Minas Gerais, Brasil, por dois anos consecutivos. V, Verão; O, Outono; I, Inverno; P, Primavera.

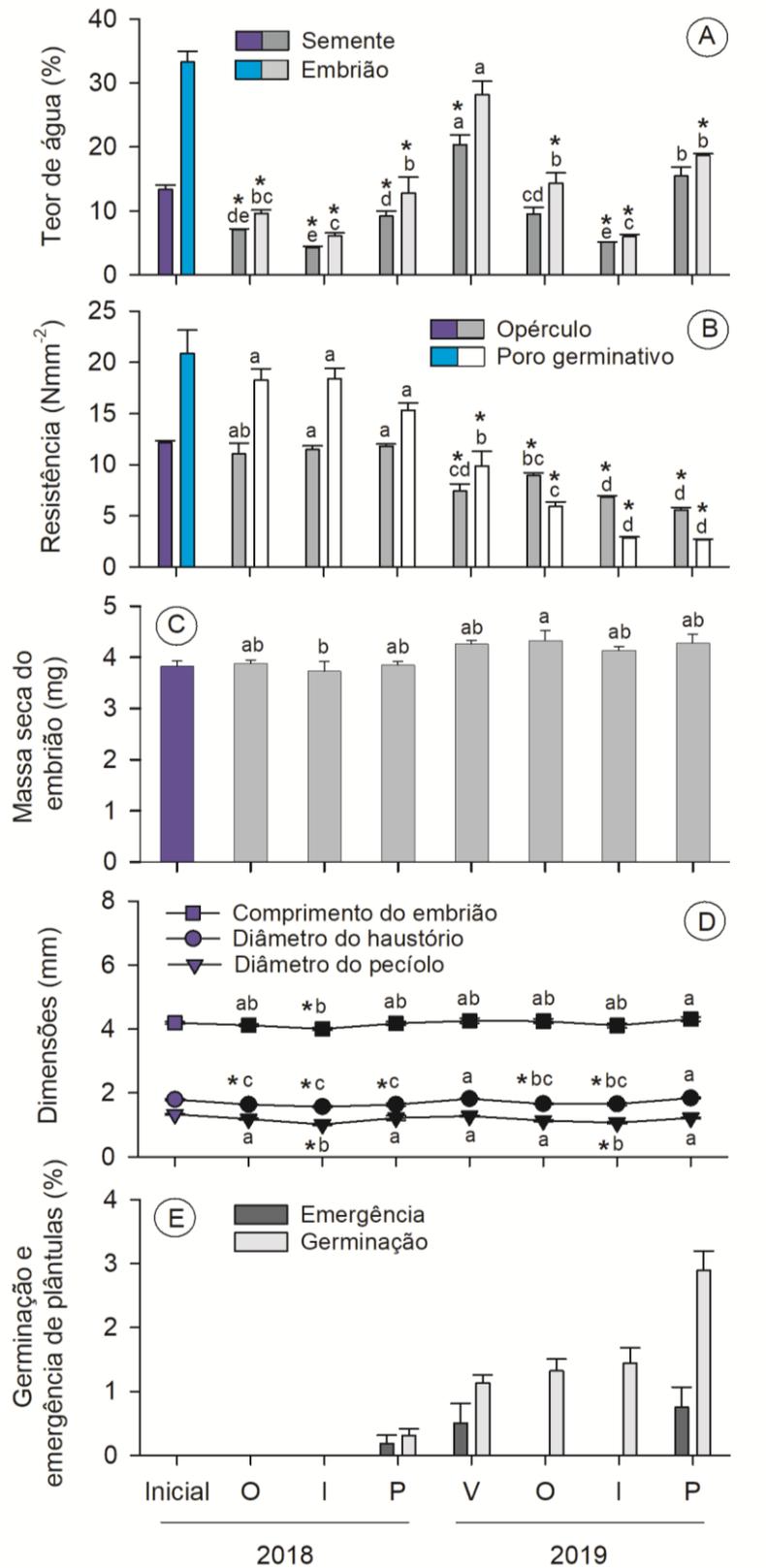


Fig. 3. Teor de água de sementes e embriões de *Acrocomia aculeata* (A), resistência do opérculo e do poro germinativo (B), massa seca de embriões (C), comprimento do embrião e diâmetro do pecíolo e do haustório (D), sementes e embriões obtidos de pirênios desenterrados de um canteiro, e a germinação e emergência de plântulas (E) avaliadas de

pirênios semeados em um canteiro, ao final de cada estação, durante dois anos. Letras diferentes indicam diferenças significativas pelo teste de Tukey, ao nível de 5% de significância. Barras verticais indicam os erros padrão das médias. Asterisco (*) indica diferença significativa, em relação às análises realizadas na condição inicial (verão 2018). V, Verão; O, Outono; I, Inverno; P, Primavera.

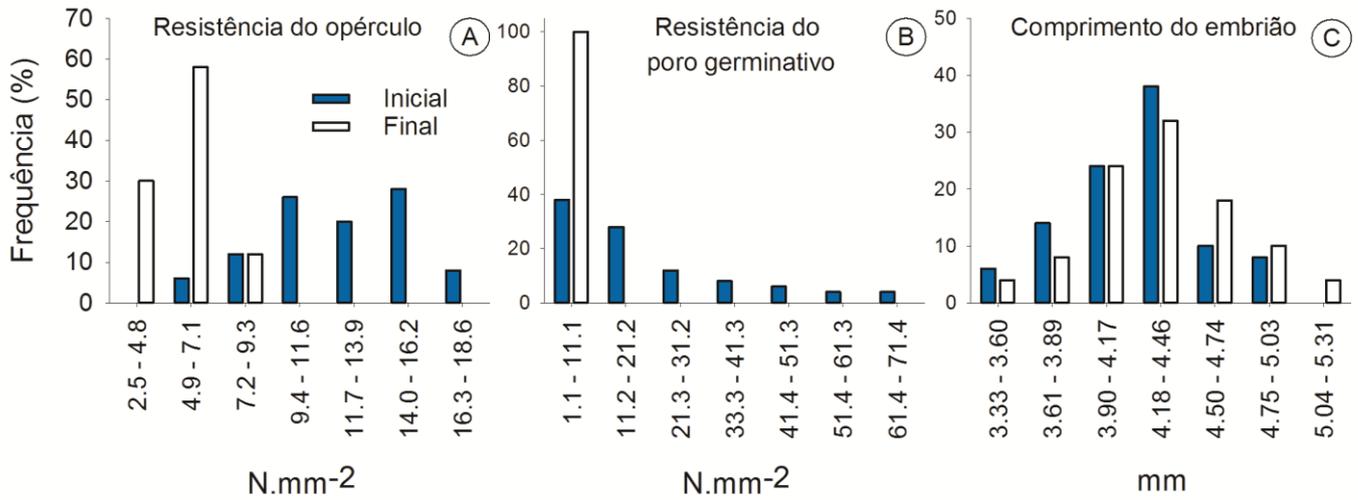


Fig. 4. Distribuição de frequências da resistência do opérculo (A), do poro germinativo (B) e do comprimento do embrião de pirênios de *Acrocomia aculeata* desenterrados de um canteiro, na avaliação inicial e final.

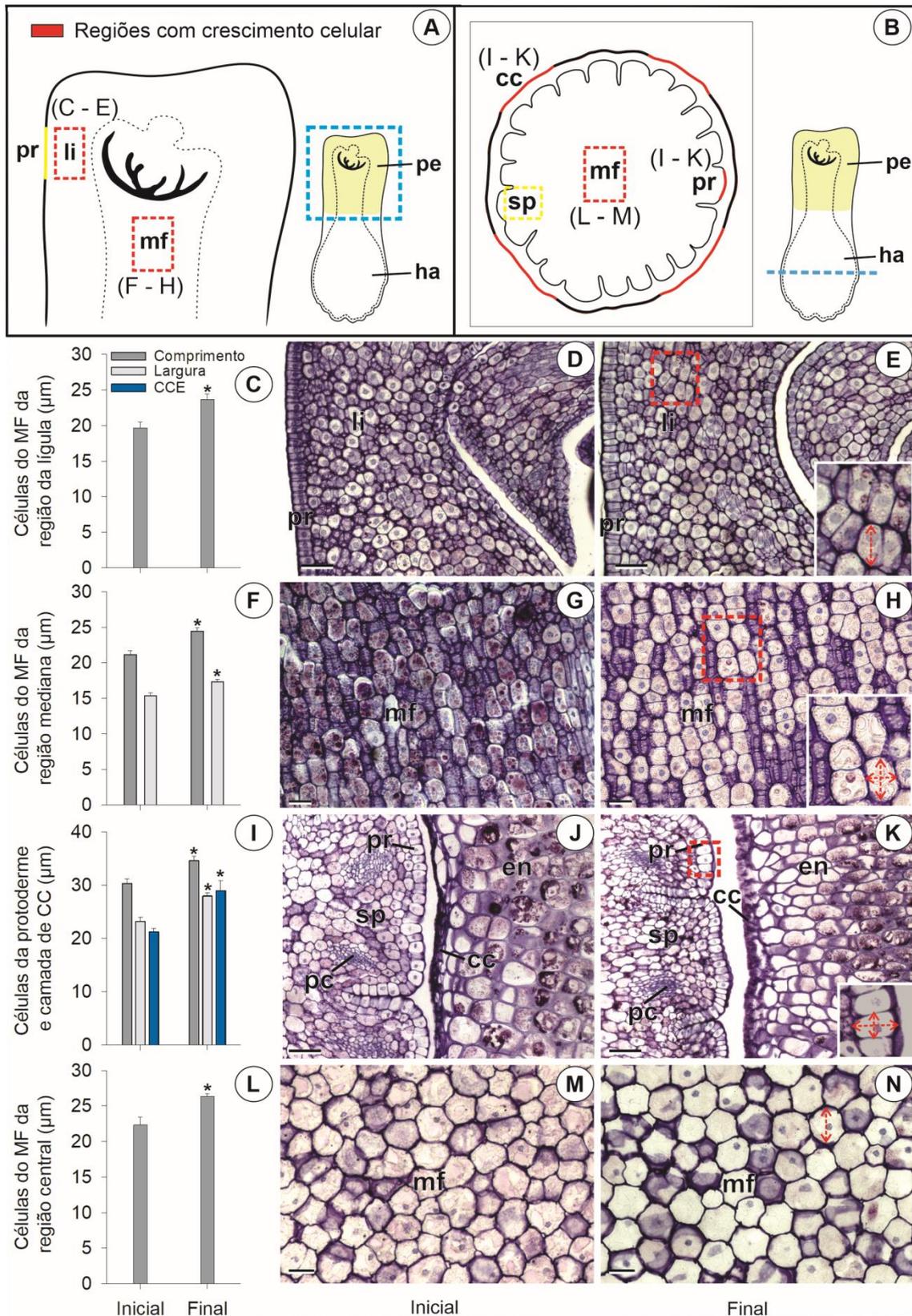


Fig. 5. Esquema do pecíolo cotiledonar de *Acrocomia aculeata* (corte longitudinal, quadrado pontilhado azul) (A) e do haustório (corte transversal, linha tracejada azul) (B) mostrando as regiões que foram realizadas as análises micromorfológicas. Comprimento das células do meristema fundamental da região da lígula (C) e imagens anatômicas dessa região na

condição inicial (D) e final (E). Comprimento e largura das células do meristema fundamental da região mediana do pecíolo (F) e imagens anatômicas dessa região na condição inicial (G) e final (H). Comprimento e largura das células da protoderme do haustório, camada de células colapsadas do endosperma adjacente (I) e imagens anatômicas dessas regiões na condição inicial (J) e final (K). Comprimento das células do meristema fundamental da região central do haustório (L) e imagens anatômicas dessa região na condição inicial (M) e final (N). Linhas amarelas indicam as regiões em que as células foram medidas e não apresentaram diferenças significativas pelo teste de Tukey, ao nível de 5% de significância. (*) indica diferença significativa, entre a condição inicial e final. cc, células colapsadas; en, endosperma; ha, haustório; li, lígula; mf, meristema fundamental; pc, procâmbio; pe, pecíolo cotiledonar; pr, protoderme; sp, subprotoderme.

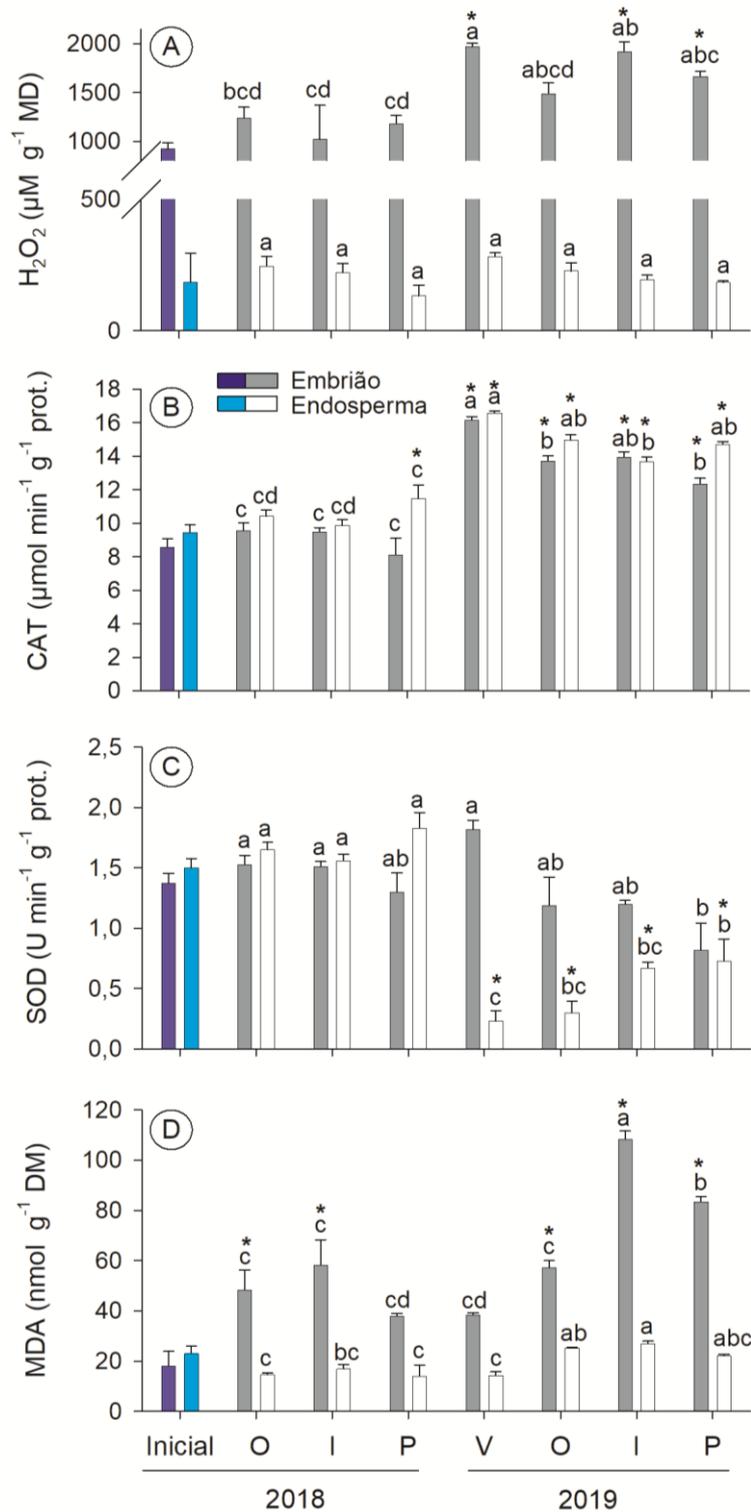


Fig. 6. Concentração de peróxido de hidrogênio – H₂O₂ (A), atividade da catalase – CAT (B), atividade de superóxido dismutase – SOD (C) e concentração de malondialdeído – MDA (D) de embriões e endospermas adjacentes ao embrião, obtidos de pirênios de *Acrocomia aculeata* desenterrados ao final de cada estação, durante dois anos consecutivos. Letras diferentes indicam diferenças significativas pelo teste de médias. Asterisco (*) indica diferença

significativa, em relação às análises realizadas na condição inicial (verão 2018). V, Verão; O, Outono; I, Inverno; P, Primavera.

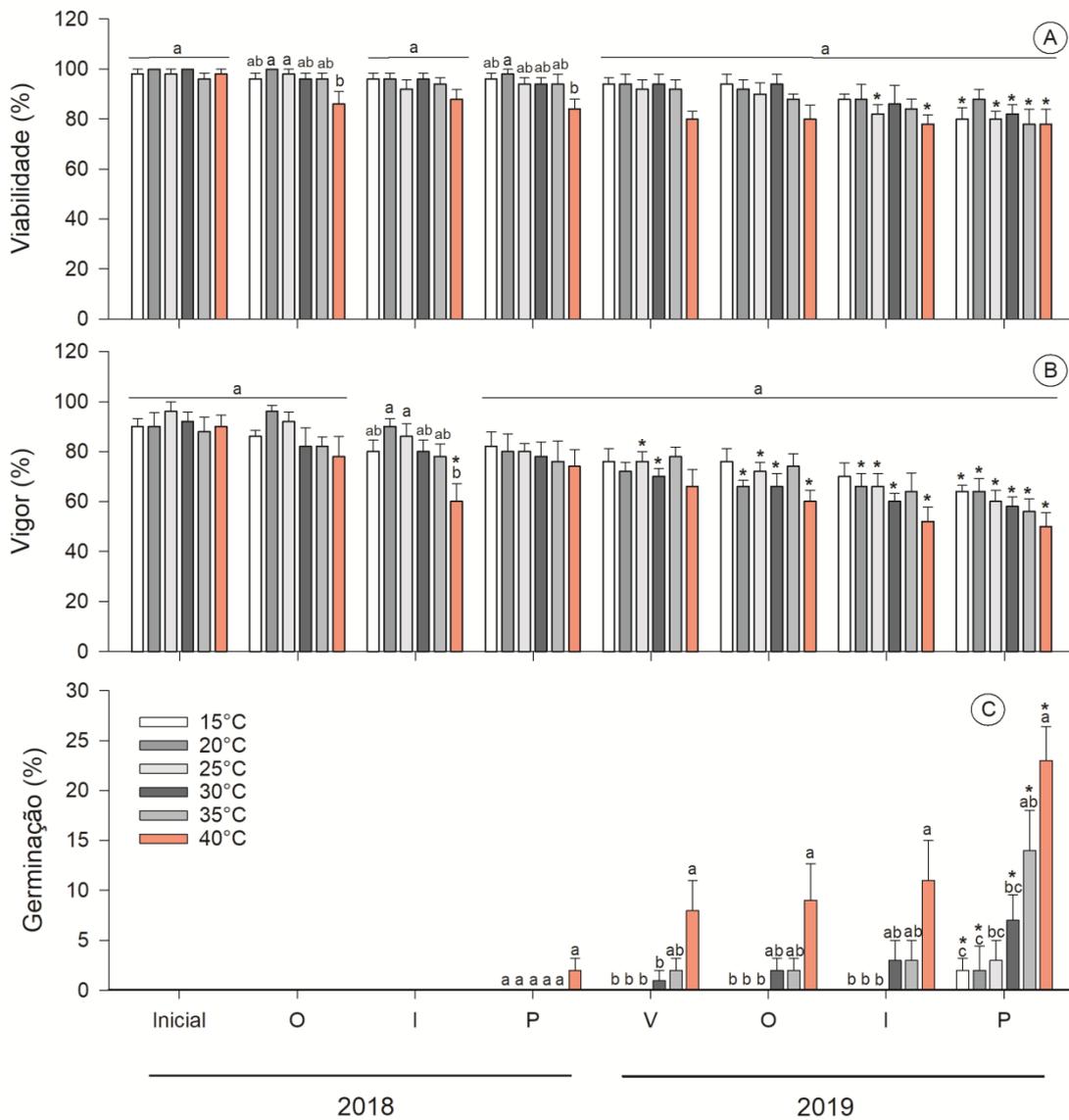


Fig. 7. Percentual de germinação de pirênios de *Acrocomia aculeata* (A), viabilidade (B) e vigor (C) de embriões obtidos de pirênios que foram submetidos a diferentes temperaturas, durante 90 dias. Letras diferentes indicam diferenças significativas pelo teste de Tukey, ao nível de 5% de significância. Barras verticais indicam os erros padrão das médias. V, Verão; O, Outono; I, Inverno; P, Primavera.

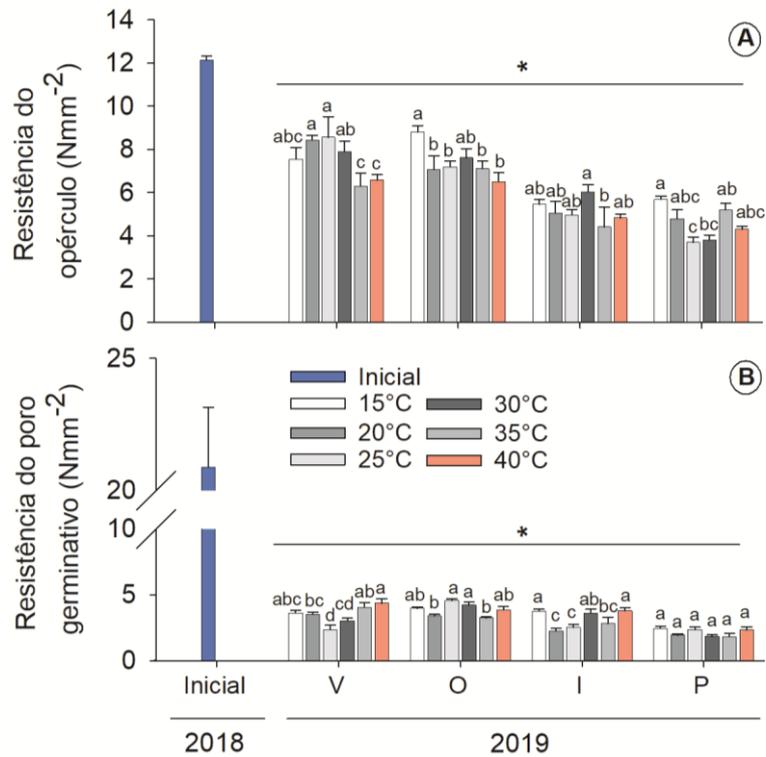


Fig. 8. Resistência do opérculo (A) e do poro germinativo (B) obtidos de pirênios de *Acrocomia aculeata* desenterrados de um canteiro, ao final de cada estação, durante dois anos. Letras iguais não indicam diferenças significativas pelo teste de Tukey, ao nível de 5% de significância. Barras verticais indicam os erros padrão das médias. Asterisco (*) indica diferença significativa, em relação às análises realizadas na condição inicial (verão 2018). V, Verão; O, Outono; I, Inverno; P, Primavera.

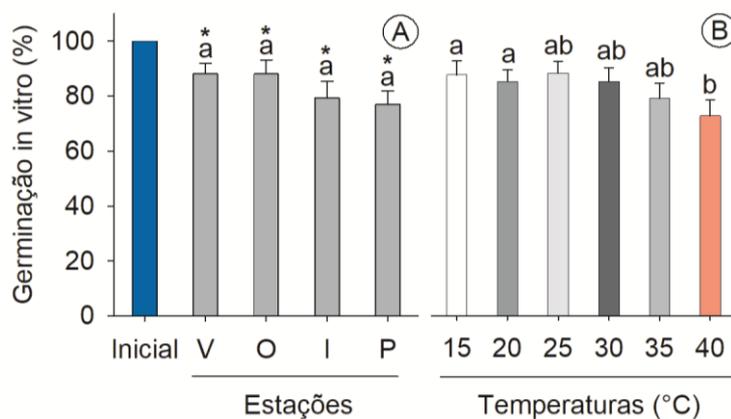


Fig. 9. Percentual de germinação de embriões in vitro, obtidos de pirênios de *Acrocomia aculeata* desenterrados de um canteiro, ao final de cada estação, durante dois anos. Comparações entre as estações (A) e entre temperaturas (B). Letras iguais não indicam

diferenças significativas pelo teste de Tukey, ao nível de 5% de significância. Barras verticais indicam os erros padrão das médias. Asterisco (*) indica diferença significativa, em relação às análises realizadas na condição inicial (verão 2018). V, Verão; O, Outono; I, Inverno; P, Primavera.

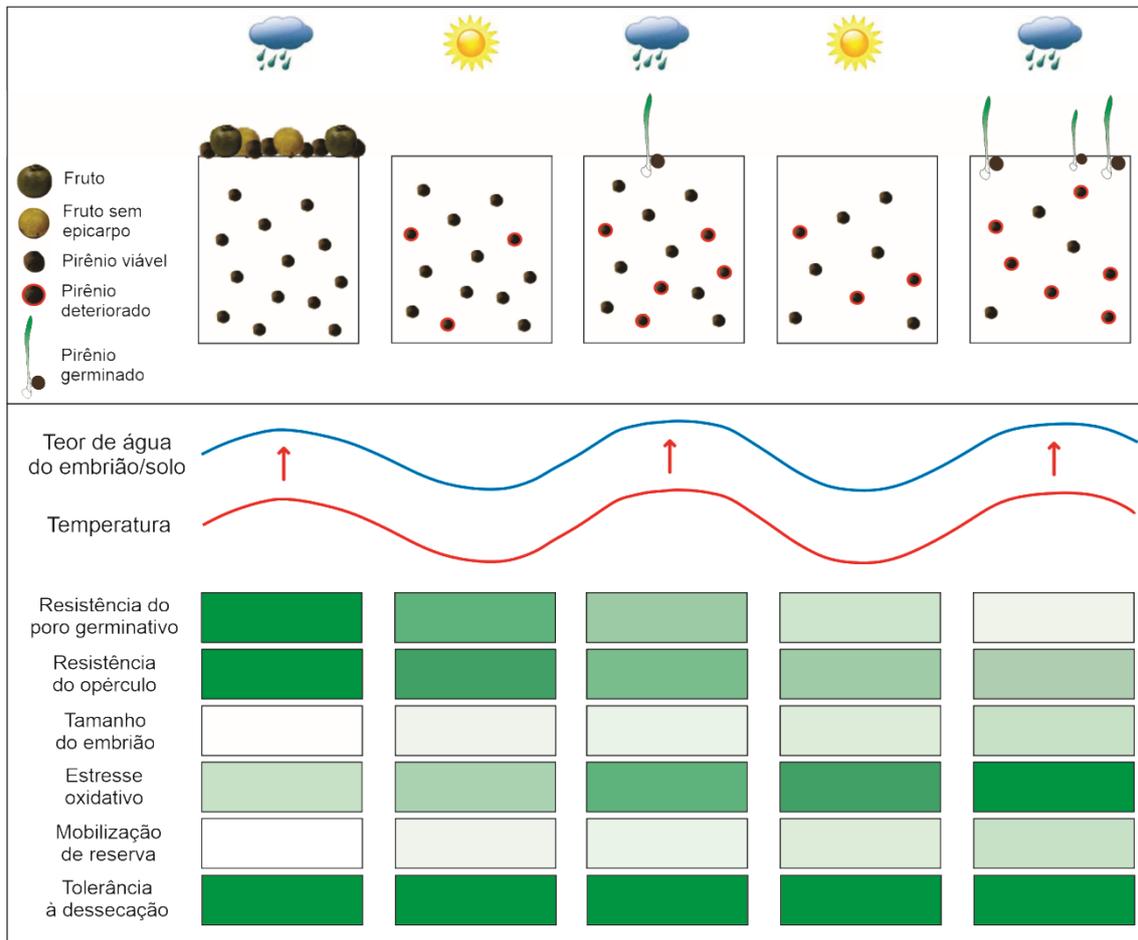


Fig. 10. Esquema ilustrando os fatores ligados à longevidade e ao controle da germinação em pirênios do BS de *Acrocomia aculeata*.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

A macaúba é uma das plantas oleaginosas mais produtivas, além de ser tolerante ao déficit hídrico, rústica e adaptada a ambientes antropizados, sendo considerada espécie de alto potencial para produção de óleo e biocombustíveis em vastas regiões da América do Sul. No entanto, a espécie ainda se encontra em estado selvagem ou semidomesticada e ainda é necessário um conjunto de conhecimentos básicos para a sustentação de um arcabouço tecnológico, visando sua incorporação ao sistema produtivo.

Os resultados obtidos neste estudo sobre a dinâmica do BS de *A. aculeata* contribuem para ampliação dos conhecimentos sobre a ecofisiologia das sementes em ambientes tropicais sazonais. Além disso, as informações são úteis para subsidiar iniciativas de utilização sustentável da macaúba, o que envolve o manejo do extrativismo e a conservação de populações naturais. Os resultados também poderão contribuir para esforços de domesticação de *A. aculeata*, uma vez que foram gerados novos conhecimentos sobre a biologia das sementes da espécie, que podem ser importantes para a conservação de material genético, para produção de mudas e manejo de plantios. Como sugestão de novos trabalhos sobre a reprodução dessa importante palmeira neotropical, podem-se citar estudos abordando o efeito de estresses ambientais sobre a germinação e o estabelecimento de plântulas e sobre o papel do fogo na dinâmica do banco de sementes.