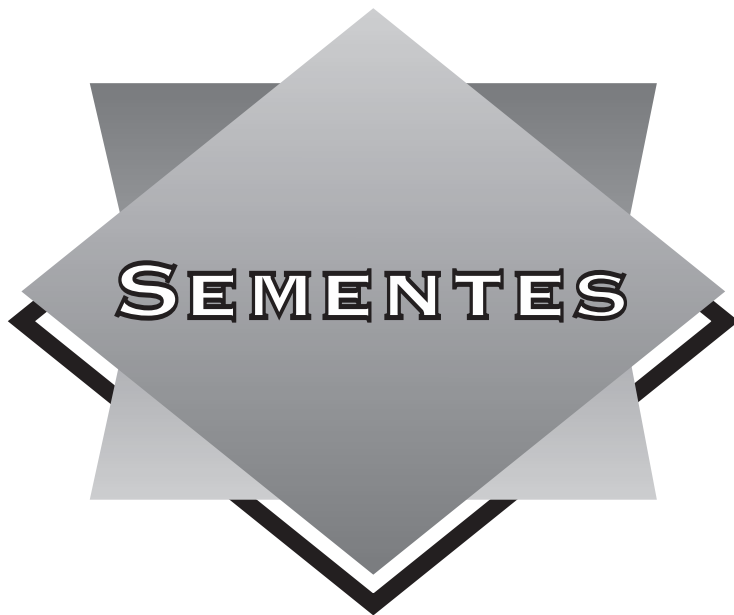


*Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária  
Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia  
Ministério da Agricultura e Pecuária*



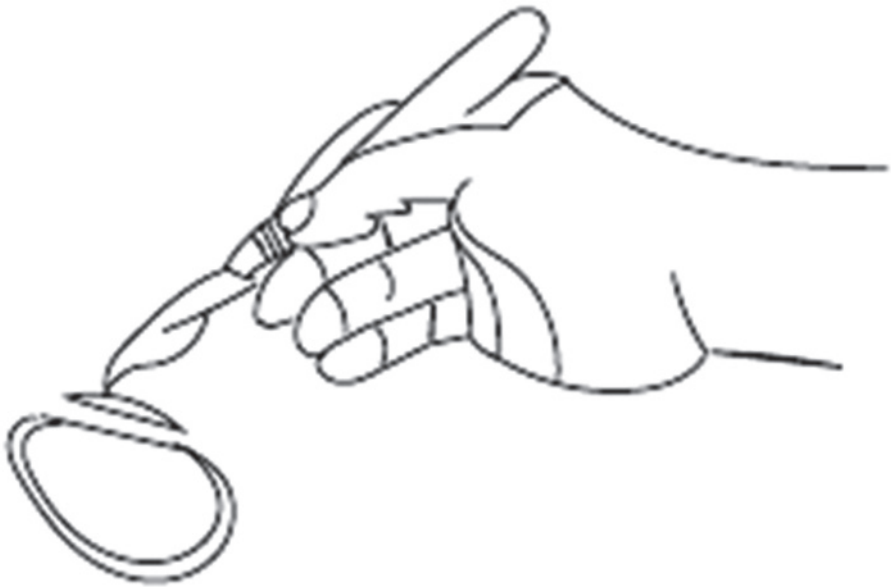
## ***O produtor pergunta, a Embrapa responde***

*Antonieta Nassif Salomão  
Izulmé Rita Imaculada Santos  
Marcos Aparecido Gimenes  
Denise Garcia de Santana  
Taciana Barbosa Cavalcanti*

Editores Técnicos

**Embrapa**  
*Brasília, DF  
2023*

# 3 Dormência



*Marcos Aparecido Gimenes  
Antonieta Nassif Salomão  
Alisson Ferreira Dantas  
Juliano Gomes Pádua  
Dulce Alves da Silva*

### **147 O que é dormência de sementes?**

Dormência é uma condição fisiológica que impede a germinação de sementes inteiras e viáveis ou de suas partes, mesmo em presença de todos os fatores ambientais favoráveis à germinação, por causa da atuação de fatores intrínsecos ou sistêmicos às sementes. A dormência instala-se durante o desenvolvimento da semente ou após sua dispersão em distintos tecidos e estruturas. Ecologicamente, a dormência é um mecanismo de sobrevivência e perpetuação da espécie.

### **148 O que é quiescência em sementes?**

A quiescência é a incapacidade de uma semente não dormente germinar em ausência ou em disponibilidade parcial dos fatores essenciais à germinação, como suprimento de água e oxigênio, temperatura adequada, qualidade e quantidade de luz, no meio ambiente, considerando-se os limites impostos pelo seu genótipo. Em presença de condições ambientais adequadas, a semente quiescente inicia o processo germinativo. No final da maturação de semente ortodoxa e intermediária, o embrião entra em fase de repouso ou quiescência, em resposta à dessecação.

### **149 Como é possível saber se uma semente tem dormência?**

Geralmente são recomendados os seguintes procedimentos:

- Observar se a parte externa das sementes (tegumento ou casca) tem resíduos da polpa do fruto; se a textura é fibrosa, pilosa ou dura; se apresenta uma camada de cera ou mucilagem; se possuem adornos, como estruturas espinhosas, arestas ou se estão predadas. Se as sementes atenderem a uma ou mais dessas observações, lavá-las em água corrente, friccionando-as entre as mãos ou em uma peneira ou raspá-las com o auxílio de um objeto cortante

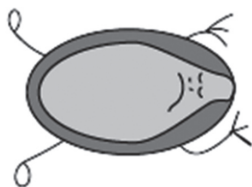
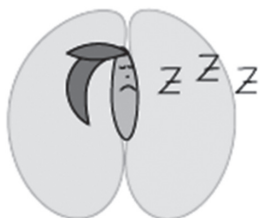
em presença de água. Em seguida, conduzir o teste de germinação.

- Se as sementes não se encaixarem em nenhum dos quesitos citados anteriormente, separar aleatoriamente algumas sementes da amostra e colocá-las em um recipiente contendo água, deixando-as imersas por 24 horas, à temperatura ambiente. Se, ao final das 24 horas, as sementes não apresentarem aumento de tamanho, possivelmente, elas têm dormência física, ou seja, são impermeáveis à absorção de água ou às trocas gasosas. Recomenda-se seguir os procedimentos que constam na Pergunta e Resposta nº 228.
- Se, ao final do tempo de exposição das sementes em água, conforme descrito anteriormente, não houver aumento de tamanho das sementes, mas a água apresentar coloração variando de amarela a marrom, é provável que as sementes tenham algum tipo de substância química inibidora da germinação. Recomenda-se deixar as sementes imersas em água por um período de 12 horas a 24 horas, à temperatura ambiente, realizando-se trocas de água até que essa se apresente incolor. Em seguida, conduzir o teste de germinação.
- Se as sementes não se enquadrarem em nenhuma das condições descritas anteriormente, recomenda-se conduzir o teste de germinação sob uma ampla gama de condições de temperatura e fotoperíodo. Se a maioria das sementes frescas germinarem entre uma e quatro semanas, considera-se que as sementes não estão dormentes. As sementes não germinadas devem ser submetidas a testes de viabilidade, como o teste de tetrazólio, bem como devem ser dessecadas, de forma a identificar embriões malformados, ou até mesmo inexistentes. Identificando-se sementes não viáveis, os percentuais de germinação devem ser calculados com base no número de sementes viáveis presentes no experimento. Se as sementes viáveis não germinarem em condições ideais, essas sementes são consideradas dormentes.

Além disso, existem informações disponíveis na literatura sobre o tipo de dormência e os procedimentos adequados para superá-la em sementes de muitas espécies, sobretudo para as produzidas comercialmente.

150

### Como é possível diferenciar uma semente morta de uma semente dormente?



Para diferenciar a semente morta de uma semente dormente, usualmente é feito o teste de tetrazólio ou de viabilidade. Caso as sementes façam parte de um teste de germinação, as sementes mortas serão aquelas que, ao final do teste, apresentam-se inconsistentes, com coloração alterada e contaminadas por microrganismos. Em contraste, as sementes dormentes, ao final do teste de germinação, apresentam-se duras e sem indício de germinação.

Essas sementes devem ser submetidas ao teste de tetrazólio para a confirmação de sua viabilidade.

151

### Qual é o papel evolutivo da dormência para as sementes?

A dormência é uma adaptação evolutiva que impossibilita a germinação da semente em condições que podem causar reduções consideráveis nas taxas de sobrevivência das plantas (seca, enchentes, herbívora transiente, competição por luz ou água), diminuindo as chances de perdas. Esse mecanismo adaptativo permite que as sementes se mantenham viáveis por períodos mais longos e que as espécies sejam capazes de colonizar novos habitat com sazonalidades diferentes, reduzindo, assim, o risco de extinção e fornecendo a

oportunidade para divergência adaptativa subsequente. Por sua vez, espécies com sementes não dormentes são capazes de explorar novos ambientes porque sua germinação é independente de sinais ambientais específicos, como ocorre com sementes dormentes. Isso, por sua vez, pode promover a divergência entre as populações de uma dada espécie e a consequente especiação alopátrica ou especiação geográfica (especiação que ocorre quando populações de uma espécie ficam isoladas geograficamente e desenvolvem isolamento reprodutivo).

### **152 Qual é o tipo de dormência considerado mais ancestral?**

Baseando-se em dados sobre a dormência em mais de 14.000 taxa de 318 famílias, Willis et al. (2014) sugerem que:

- A dormência morfofisiológica é o tipo mais ancestral, o que sugere que a dormência regulada fisiologicamente em resposta a mudanças ambientais estava presente desde a origem das plantas com sementes.
- A dormência fisiológica é considerada um “centro (*hub*) evolutivo”, a partir do qual as outras dormências evoluíram, incluindo a ausência de dormência. A diversificação nos tipos de dormência fisiológica foi associada a maiores taxas de especiação.

### **153 Qual é o tipo de dormência mais frequente?**

A dormência fisiológica é tida como a mais frequente, pois está presente em sementes de espécies de gimnospermas e angiospermas. Em sementes de espécies de clima temperado, a termodormência, ou a dormência em que as sementes não germinam em condições de baixas temperaturas, é mais expressiva. Em sementes de espécies de clima tropical, a dormência caracteriza-se pelo requerimento específico da combinação entre luz e temperatura. Entretanto, deve-se levar em consideração o bioma ou o grupo de espécies em

análise, sobretudo nos trópicos. Por exemplo, a dormência física é muito frequente em sementes de espécies nativas das famílias botânicas Anacardiaceae, Asteraceae, Convolvulaceae e Fabaceae.

## 154 Como os tipos de dormência podem ser classificados?

Há distintas classificações dos tipos de dormência em sementes que levam em consideração as características genéticas, morfoanatômicas, fisiológicas das sementes, bem como sua capacidade de captar os sinais ambientais que podem superar a dormência. De maneira geral, os tipos de dormência podem ser sistematizados das seguintes formas:

- Em função do momento do estabelecimento da dormência:
  - a) dormência primária – instala-se durante o desenvolvimento da semente;
  - b) dormência secundária – instala-se após a dispersão da semente.
- Em função da localização da restrição na semente:
  - a) dormência endógena – imposta pelo embrião imaturo;
  - b) dormência exógena – imposta pelo tegumento da semente.
- Em função do tipo de restrição na semente:
  - a) dormência química – determinada pela presença de inibidores químicos ou desbalanço hormonal;
  - b) dormência mecânica – estabelecida pela presença de envoltórios da semente que impedem a absorção de água e a difusão de gases.
- Em função do mecanismo de restrição na semente:
  - a) dormência física ou tegumentar – imposta pela impermeabilidade do tegumento à absorção de água, às trocas gasosas ou restrição à protrusão radicular;
  - b) dormência fisiológica – definida pela presença de substâncias inibidoras ou ausência de substâncias promotoras de germinação no embrião ou em tecidos intrasseminais, ou requerimento específico de luz (fotodormência) e temperatura (termo-dormência);
  - c) dormência morfológica – o embrião é fisiologicamente imaturo ou rudimentar, encontrando-

se nas fases globular, de coração ou torpedo, quando a semente é dispersa; d) dormência morfofisiológica – é a combinação das dormências fisiológica e morfológica; e) dormência combinada – é a combinação das dormências física e fisiológica.

155

### **Os tipos de dormência em função do mecanismo de restrição ocorrem somente em sementes de espécies não domesticadas?**

Não. Tanto sementes de espécies domesticadas quanto as de espécies não domesticadas podem apresentar algum tipo de dormência em função do mecanismo de restrição, como:

- Dormência física: jatobá (*Hymenaea martiana* Hayne), cajá-mirim (*Spondias mombin* L.), braquiarião [*Brachiaria brizantha* (A. Rich) Stapf.].
- Dormência fisiológica: mamão (*Carica papaya* L.); curitiba [*Curitiba prismática* (D. Legrand) Salywon & Landrum].
- Dormência morfológica: erva-mate (*Ilex paraguariensis* A.St.-Hil.), ameixa (*Prunus domestica* L.).
- Dormência morfofisiológica: araticum (*Annona crassiflora* Mart.), galangal [*Alpinia galangal* (L.) Willd.].
- Dormência combinada: estilosantes (*Stylosanthes humilis* Kunth), íris (*Iris germanica* L.).

156

### **Há variação na intensidade da dormência?**

Sim. A dormência pode variar em intensidade desde pouco pronunciada ou leve até profunda e entre sementes de um mesmo indivíduo ou entre sementes de indivíduos de uma mesma espécie. Essa intensidade pode ser revertida durante o armazenamento da semente em condições artificiais ou ao longo do tempo de sua permanência em bancos de sementes do solo.



## De que forma a dormência fisiológica pode se expressar?

- A dormência fisiológica pode se expressar das seguintes formas:
- Dormência fisiológica regular: quando a protrusão da radícula leva mais de quatro semanas para acontecer e a emergência da parte aérea acontece em poucos dias.
- Dormência fisiológica epicotiledonar: quando a emergência da radícula acontece depois de quatro semanas, porém a parte aérea tarda de 3 a 4 semanas ou mais para acontecer.
- Dormência fisiológica leve: sementes maduras com esse tipo de dormência não germinam em qualquer temperatura ou germinam em um intervalo pequeno de temperatura. A aplicação de tratamento químico (giberelinas, nitrato de potássio, etileno e outros) é capaz de superar este tipo de dormência.
- Dormência fisiológica intermediária: sementes com embrião desenvolvido, sem endosperma e com permeabilidade para água, porém apresentando estruturas que envolvem o embrião que reduzem a taxa de embebição ou a difusão de oxigênio. Nesse tipo de dormência, o embrião é capaz de crescer com a retirada da estrutura que o envolve. A dormência é superada por meio da aplicação de um prolongado tratamento de estratificação (temperaturas baixas). Alternativamente, para algumas espécies, o período pode ser encurtado aplicando-se altas temperaturas por um curto período, seguida de estratificação (temperatura baixa).
- Dormência fisiológica profunda: sementes com embrião desenvolvido, com permeabilidade a água, porém com estrutura que envolve o embrião limitando a taxa de absorção de água e/ou oxigênio. A retirada dessa estrutura não resulta no crescimento do embrião, ou o crescimento é anormal (similar ao nanismo). As sementes com esse tipo de dormência necessitam da aplicação de tratamento prolongado de estratificação (temperatura alta ou baixa).

O uso de ácido giberélico pode ser capaz de superar a dormência fisiológica leve ou intermediária, mas não é capaz de superar a dormência fisiológica profunda.

158

### **Qual é a diferença entre dormência primária e dormência secundária?**

A dormência primária é adquirida durante o desenvolvimento e a maturação de sementes. É uma característica inata da espécie, como ocorre, por exemplo, em sementes de flor de cardel [*Ipomoea indivisa* (Vell.) Hallier f.]. Sementes maduras recém-colhidas e permeáveis à água apresentam dormência primária, provavelmente, induzida pelo desbalanço hormonal envolvendo o ácido abscísico (ABA), durante a maturação da semente. Por sua vez, a dormência secundária é adquirida após a dispersão da semente, em resposta às alterações ambientais de temperatura, luminosidade, suprimento de água ou oxigênio, ou à presença de inibidores exógenos. A dormência secundária pode ser induzida em sementes com dormência fisiológica não profunda após a dispersão das sementes, e está frequentemente associada aos ciclos de dormência anuais no banco de sementes. Sementes de algumas cultivares de alface (*Lactuca sativa* L.), de arroz (*Oryza sativa* L.) e de cevada (*Hordeum vulgare* L.) podem apresentar sensibilidade às mudanças de temperaturas durante o processo de germinação ou no período pós-colheita, tornando-se dormentes.

159

### **Como a dormência secundária pode ser induzida?**

A dormência secundária pode ser induzida expondo-se as sementes a condições adversas. Por exemplo, sementes que não apresentam fotodormência podem desenvolver dormência secundária se forem expostas à luminosidade intensa com luz no comprimento de onda de 750 nm (vermelho extremo) ou à luz branca. Outros fatores indutores da dormência secundária são

as temperaturas abaixo do mínimo ou acima do máximo para germinação, bem como o estresse hídrico e concentrações de oxigênio inadequadas.

160

**Para promover e uniformizar o processo germinativo de sementes dormentes deve-se utilizar apenas pré-tratamentos?**

Não. Dependendo do tipo de dormência e da espécie, podem ser adotados tratamentos durante o processo germinativo ou mesmo a combinação entre tratamentos pré-germinativos e germinativos.

161

**Quais são os procedimentos utilizados para superar a dormência física ou tegumentar?**

- Escarificação mecânica: por meio de fricção ou atrito de semente/diásporo em material abrasivo como lixa d'água, lima, areia, cascalho de granulação grossa, corte/perfuração/desponte/raspagem de semente/diásporo com alicate, cortador "tipo de unha", estilete, faca, tesoura de poda. Esse tipo de escarificação deve ser feito cuidadosamente, para não danificar o embrião ou o eixo embrionário. Recomenda-se retirar apenas uma pequena porção do tegumento/pericarpo/mesocarpo/endocarpo. A escarificação mecânica é recomendada para sementes/diásporos grandes, como de amendoim-bravo (*Pterogyne nitens* Tul.), faveira-de-benguê (*Parkia multijuga* Benth.), mirindiba (*Buchenavia tomentosa* Eichler).
- Escarificação química: consiste na exposição de sementes a ácidos (sulfúrico, clorídrico ou nítrico), a solventes orgânicos (éter, álcool, acetona ou peróxido de hidrogênio) por períodos e concentrações que variam de acordo com a espécie. A escarificação química pode ser adotada para sementes de todos os tamanhos, como sementes de repolho

(*Brassica oleracea* L. var. *capitata*), de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.), de tento-preto [*Ormosia flava* (Ducke) Rudd].

- Imersão das sementes em água quente: as temperaturas utilizadas estão entre 50 °C e 100 °C. Os períodos de exposição e as temperaturas adotadas variam de acordo com a espécie. Esse pré-tratamento germinativo pode ser feito em sementes de todos os tamanhos, como as de monjoleiro [*Senegalia polyphylla* (DC.) Britton & Rose] e de pente-de-macaco (*Apeiba tibourbou* Aubl.).
- Imersão das sementes em água fria: utiliza-se água à temperatura ambiente por períodos que variam de acordo com a espécie. A imersão de sementes em água fria pode ser adotada para sementes de todos os tamanhos, como as de araribá (*Centrolobium tomentosum* Guill. ex Benth.) e de pau-roxo [*Peltogyne confertiflora* (Mart. ex Hayne) Benth.].
- Combinação de escarificação mecânica seguida de imersão em água fria: nesse caso, essa combinação de tratamentos pré-germinativos é mais eficiente. Os períodos de exposição à água variam de acordo com a espécie. Essa combinação de tratamentos é adotada para sementes grandes, como as de faveiro (*Parkia nitida* Miq.) e de guapuruvu (*Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake).
- Lixiviação: as sementes podem ser expostas à água corrente por períodos que variam de acordo com a espécie. A lixiviação pode ser adotada para sementes de todos os tamanhos, como as de beterraba (*Beta vulgaris* L.) e de pimentão (*Capsicum annuum* L.).
- Estratificação de sementes em baixas temperaturas (5 °C–10 °C) e ambiente úmido: os períodos de permanência



das sementes nessas condições variam de acordo com a espécie. Essa combinação de tratamentos é adotada para sementes grandes, como as de pêssego [*Prunus persica* (L.) Batsch] e de lavanda (*Lavandula angustifolia* Mill.).

- Armazenamento em ambiente seco: os períodos de permanência das sementes nessas condições variam de acordo com a espécie. O armazenamento em ambiente seco pode ser adotado para sementes de todos os tamanhos, como as de maracujá-suspiro (*Passiflora nitida* Kunth) e de maria-pretinha (*Solanum americanum* Mill.).

162

### Quais são os procedimentos utilizados para superar a dormência fisiológica?

- Estratificação de sementes em baixas temperaturas (5 °C–10 °C) e em ambiente úmido: deve ser conduzida conforme descrito na questão anterior.
- Secagem das sementes em temperaturas elevadas de até 40 °C por períodos que variam de acordo com a espécie. A secagem em temperaturas elevadas pode ser adotada para sementes de todos os tamanhos, como as das espécies do gênero *Manihot* Mill.
- Exposição das sementes a compostos químicos, como giberelinas (ácido giberélico (GA<sub>3</sub>, GA<sub>4+7</sub>), citocininas (benzilaminopurina – BAP, benziladenina – BA, zeatina), etileno, nitrato de potássio (KNO<sub>3</sub>), por períodos e concentrações que variam de acordo com a espécie. Esses compostos químicos podem ser utilizados em sementes de todos os tamanhos, como as de paineira [*Eriotheca gracilipes* (K. Schum.) A. Robyns], de hipérico (*Hypericum brasiliense* Choisy) e das espécies do gênero *Andropogon* L.
- Exposição das sementes às alternâncias de temperaturas e/ou de luz, à luz vermelha ou ao escuro. Esse tratamento germinativo pode ser adotado para sementes de todos os tamanhos, como as de estilosantes-mineirão [*Stylosanthes*

*guianensis* (Aubl.) Sw.], de tucumã (*Astrocaryum tucuma* Mart.) e as sementes de espécies forrageiras dos gêneros *Panicum* L. e *Paspalum* L.

163

### Quais são os procedimentos utilizados para superar a dormência morfológica?

- Estratificação de sementes em baixas temperaturas (5 °C–10 °C) e em ambiente úmido (conforme descrito anteriormente) ou estratificação em baixas temperaturas em ambiente seco, como é feito para sementes de erva-mate (*Ilex paraguariensis* A.St.-Hil.).
- Exposição das sementes às condições específicas de temperatura, luz e umidade.
- Exposição das sementes a fitormônios, como as giberelinas ( $GA_3$ ,  $GA_{4+7}$ ).

164

### Quais são os procedimentos utilizados para superar a dormência morfofisiológica?

- Estratificações térmicas, adotando-se a estratificação quente ou fria ou a combinação entre elas.
- Exposição das sementes a fitormônios, como as giberelinas ( $GA_3$ ,  $GA_{4+7}$ ) para sementes de algumas espécies de Alpinaceae Link.
- Osmocondicionamento com PEG 6.000 por períodos e potenciais hídricos que variam de acordo com a espécie, como em sementes de salsa (*Petroselinum sativum* L.).

165

### Quais são os procedimentos utilizados para superar a dormência combinada?

Para sementes que possuem a combinação de dormência física e fisiológica, recomenda-se adotar um dos pré-tratamentos

indicados para superar a dormência física, seguindo-se com pré-tratamentos ou tratamentos para superar a dormência fisiológica.

166

### **Quais são os procedimentos utilizados para superar a dormência primária e a secundária?**

A dormência primária é superada utilizando-se tratamentos artificiais de sementes embebidas que incluem resfriamento (estratificação a frio), estratificação quente, luz, giberelinas (GA) e outros hormônios, substâncias de fumaça, como butenolídeo, e compostos, como óxido nítrico. A superação da dormência secundária ocorre em resposta às variações dos fatores ambientais, como luminosidade revertida, alterações de temperatura, condições adequadas de suprimento de água e oxigênio.

167

### **Como os mecanismos de superação de dormência descritos anteriormente acontecem na natureza?**

Tegumentos rígidos podem ser decompostos ou escarificados por diversos agentes, e, provavelmente, acontecem de forma mais lenta. A passagem pelo trato digestivo de animais pode limpar a polpa dos frutos em sementes com dormência física, bem como pode funcionar também como escarificação química pela exposição ao ácido clorídrico presente no estômago. Já a passagem pelo trato digestivo de aves com moelas pode funcionar como escarificação mecânica, enfraquecendo tegumentos duros. A água pode proporcionar a lixiviação de compostos químicos inibidores ou levar sementes a se chocarem contra rochas, funcionando como escarificação mecânica. A variação de temperatura é um fator ambiental de superação de dormência em algumas espécies, indicando a existência de clareira, onde a competição por recursos naturais é menor. As queimadas também podem funcionar para a superação de dormência, dependendo tanto da temperatura como também do tempo que atuarem nas sementes.

168

**Quais são os fatores intrínsecos e extrínsecos às sementes que podem regular a dormência?**

Como fatores intrínsecos, destacam-se o balanço hormonal entre o ácido abscísico (ABA) e as giberelinas ( $GA_3$  e  $GA_{4+7}$ ), assim como as mudanças na estrutura da cromatina por meio de metilação, acetilação e ubiquitinação de histonas. Como fatores extrínsecos, têm-se temperatura, luz, suprimento de água e oxigênio, pressão osmótica e salinidade.

169

**Os fatores intrínsecos às sementes são mais importantes que os extrínsecos para regular a dormência?**

Não, pois a dormência é o resultado de uma complexa interação entre os fatores intrínsecos e extrínsecos. A dormência tem um componente genético quantitativo influenciado por vários genes, que se expressam durante a maturação da semente e após sua dispersão, podendo ser regulados epigeneticamente. Nenhum dos fatores se destaca em conferir dormência às sementes, pois há uma interdependência entre eles, sendo uns modelados por outros.

170

**Quais os envoltórios do embrião e da semente podem causar dormência?**

Alguns tipos de envoltórios do embrião e da semente podem interferir negativamente no processo germinativo. Tais estruturas formam barreiras física e mecânica nas diferentes etapas da germinação, restringindo ou impedindo a absorção de água, as trocas gasosas, a expansão e a protrusão da radícula. Por exemplo, o tegumento é uma dessas estruturas com camadas de células paliçádicas, camada suberizada, esclereides lignificados, camada cerosa ou presença de sarcotesta, que se constitui em barreira física às sementes, dificultando ou impedindo a absorção de água e as trocas gasosas, como em sementes de faveira-d'anta (*Dimorphandra*



*mollis* Benth.), e de sucupira-preta (*Bowdichia virgilioides* Kunth), algumas cultivares de feijão-mungo [*Vigna radiata* (L.) R. Wilczek], feijão-bravo-do-ceará (*Canavalia brasiliensis* Mart. ex Benth.). Frutos ou parte destes (endocarpo e mesocarpo) e restos florais envolvendo as sementes constituem-se igualmente em barreira mecânica à expansão e à protrusão da radícula, conforme observado em umbu (*Spondias tuberosa* Arruda), juazeiro [*Sarcomphalus joazeiro* (Mart.) Hauenschild] e araçá-d'água (*Terminalia kuhlmannii* Alwan & Stace).

171

### **A dormência é encontrada em todas as sementes de todas as espécies vegetais?**

Não. Algumas espécies produzem sementes sem dormência, como as espécies agrícolas dos gêneros trigo (*Triticum* L.) e aveia (*Avena* L.). Porém, a maioria das espécies de plantas possui sementes com algum tipo de dormência. Em populações silvestres, a característica dormência pode variar em frequência entre gerações e populações, indicando que alelos envolvidos na expressão do estado de dormência da semente ocorrem naturalmente dentro das espécies.

172

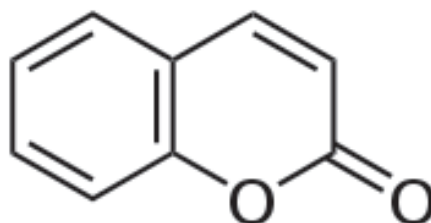
### **Por quanto tempo as sementes podem permanecer dormentes?**

As sementes podem permanecer em estado de dormência por dias, meses, anos ou séculos, dependendo da espécie e das condições ambientais a que estão expostas. Por exemplo, sementes viáveis de flor de lótus (*Nelumbo nucifera* Gaertn.), datadas por radiocarbono com aproximadamente 1.300 anos, foram encontradas em um leito de um antigo lago na China (Shen-Miller et al., 1995). Sementes viáveis de tamareira (*Phoenix dactylifera* L.) de 2.000 anos foram encontradas durante escavações realizadas entre 1963 a 1965 em uma fortaleza herodiana localizada próxima ao Mar Morto (Sallo et al., 2008). As mais antigas e viáveis já encontradas foram sementes

de silene (*Silene stenophylla* Ledeb.) de 31.800 anos (Yashina et al., 2012). Estas foram encontradas a 38 m de profundidade e à temperatura de  $-7^{\circ}\text{C}$ , no *permafrost* siberiano, e os pesquisadores conseguiram plantas férteis inteiras a partir delas.

**173** Quais compostos químicos das sementes que atuam como inibidores da germinação?

Os compostos que atuam como inibidores de germinação são as lactonas insaturadas (cumarinas, esculetina e anemonina), o ácido abscísico, os compostos aromáticos (caféina, ferulina e ácido salicílico), os alcaloides (cocaína e quinina), o isotiocianato de alila, o  $\alpha$ -amanitina e a cordicepina.



**174** Por que a dormência é mais comum em sementes de espécies nativas não domesticadas que em sementes de espécies exóticas cultivadas?

Porque as espécies exóticas cultivadas passaram por um processo de domesticação, no qual houve seleção para sementes não dormentes. Poucas espécies nativas são domesticadas, e, por isso, a característica dormência permanece em alta frequência. Portanto, o desenvolvimento de métodos de superação de dormência é fundamental para a conservação e o uso de sementes ortodoxas de espécies de plantas da biodiversidade brasileira.

**175** Ocorre a variação de dormência em sementes de parentes silvestres das espécies domesticadas?

Sim. A ausência de dormência pode evoluir rapidamente como um produto da domesticação, mas estudos mostram que,

em populações silvestres de algumas espécies cultivadas, essa característica pode variar em frequência entre gerações, indicando que alelos envolvidos na expressão do estado de dormência da semente ocorrem naturalmente dentro das espécies.

176

**Por que a dormência de sementes é considerada como uma estratégia favorável para as espécies vegetais?**

Por ser uma característica adaptativa evolutiva, a dormência permite a várias espécies de plantas garantir sua sobrevivência temporal e espacial. As sementes dormentes só germinarão quando houver maior probabilidade de estabelecimento e crescimento das espécies, ao longo do tempo em suas formações vegetais de origem.

177

**Há aspectos favoráveis da dormência para a agricultura?**

Sim. Em sementes dormentes não ocorre a viviparidade (germinação precoce dentro do fruto), não há germinação durante a colheita ou beneficiamento, sendo mais longevas e tendo, conseqüentemente, maior armazenabilidade. Isso favorece seu armazenamento por longos períodos, sua germinação em épocas propícias ao desenvolvimento e ao estabelecimento das plantas, bem como evita perdas econômicas e de produção. Um exemplo de prejuízo econômico decorrente da ausência de dormência é observado em sementes de amendoim (*Arachis hypogaea* L.). A maioria das variedades de amendoim cultivadas na Ásia é do tipo Spanish, que não possui dormência de semente, o que leva a perdas econômicas por causa da germinação de sementes no campo durante a colheita. As informações sobre os mecanismos de dormência podem ser utilizadas para desenvolver modelos de germinação de sementes das espécies de interesse, permitindo prever o período e a velocidade de emergência, facilitando, assim, o seu manejo.

Sim. Sementes dormentes têm o desempenho germinativo assincronizado, desuniforme, o que compromete a emergência das plântulas e o desenvolvimento das plantas, gerando perdas econômicas e de produção. Além disso, sementes dormentes requerem tratamentos pré-germinativos que podem onerar ainda mais a produção agrícola. As sementes de várias forrageiras apresentam dormência que resulta em perdas econômicas em decorrência da desuniformidade na formação da pastagem. A dormência em sementes de ervas daninhas dificulta sua erradicação, causando prejuízos à produção.

A dormência permite que a germinação aconteça de forma sincronizada, restringindo-a a situações que sejam adequadas para o desenvolvimento inicial de suas plântulas. Espécies pioneiras utilizam sinais ambientais para concentrar a germinação de suas sementes em locais em que a competição por luz e nutrientes seja reduzida, como no caso de clareiras. Portanto, sementes de espécies pioneiras somente são capazes de germinar após terem disponibilidade de água e detectarem a flutuação de temperatura, ou o aumento da concentração de nitrato no solo ou a presença de luz. Algumas espécies produzem sementes com impermeabilidade do tegumento, mecanismo de manutenção de baixos teores de água no interior da semente, evitando a ativação do metabolismo, reduzindo a respiração e diminuindo o consumo de reservas que devem ser utilizadas para a germinação e o estabelecimento da plântula. A impermeabilidade tegumentar dificulta o desenvolvimento de microrganismos, que causam a perda da viabilidade, e protege as sementes contra a predação de insetos e roedores.

180

**Por que a dormência pode ser considerada como uma condição temporária das sementes?**

Porque, em algum momento na natureza, ocorrerá um ou mais eventos específicos que promoverão o processo germinativo das sementes. Esses eventos podem ser alternâncias de temperaturas e de qualidade e quantidade de luminosidade; escarificação das sementes por insetos e/ou microrganismos; produção de substâncias voláteis por fungos que favorecem à germinação; maior suprimento de água e/ou oxigênio; maturação do embrião de sementes que compõem o banco de sementes do solo e/ou outros.

181

**Existe uma relação entre a característica dormência e condições edafoclimáticas?**

Sim. As condições edafoclimáticas às quais a planta-mãe foi submetida durante a maturação da semente influenciam nos níveis de dormência. He et al. (2014) demonstraram que baixas temperatura, intensidade da luz e doses de nitrato aumentam os níveis de dormência em *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Existem evidências de que a dormência é uma característica altamente herdável e, conseqüentemente, tem o potencial de evoluir rapidamente, o que seria importante na adaptação das espécies às mudanças climáticas.

182

**Por que sementes dormentes necessitam de condições aeróbicas para germinar?**

Baixos níveis de suprimento de oxigênio ou condições de anaerobiose restringem a respiração e inibem a síntese de etileno, que é um dos promotores da germinação. O oxigênio é necessário para que o 1-aminociclopropano 1-carboxílico (ACC), sob ação da ACC oxidase, seja convertido em etileno. Assim, a ausência de oxigênio é um fator limitante à síntese do etileno.

183

### **Por que em condições de alta salinidade não ocorre a germinação ou essa é inexpressiva?**

Em presença de altas concentrações de sais, os genes codificadores das enzimas biossintéticas de ácido giberélico não são ativados ou pode ocorrer a redução da biossíntese da giberelina. Dessa forma, o processo germinativo não ocorre porque não há reversão do efeito do ácido abscísico (ABA) nas sementes, pela ação do ácido giberélico.

184

### **Qual é o papel dos hormônios vegetais na dormência?**

Os hormônios vegetais são um dos fatores que influenciam a dormência das sementes. Fitormônios, como etileno, giberelinas (GA) e brassinosteroides, afetam negativamente a dormência promovendo a germinação, enquanto os hormônios, como o ácido abscísico (ABA), afetam positivamente a dormência inibindo a germinação (Miransari; Smith, 2014). Por exemplo, o ABA reprime a síntese de enzimas hidrolíticas, que são essenciais para a quebra das reservas da semente durante a germinação, enquanto as giberelinas têm efeito contrário e, portanto, a relação ABA/GA pode estar envolvida na dormência ou germinação de sementes. Estudos mostram que os mutantes de *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. deficientes em GA não têm capacidade de germinar, a menos que seja feita aplicação de GA exógeno, e que a germinação ocorre normalmente em mutantes com a relação ABA/GA restaurada (Rodríguez-Gacio et al., 2009). Já em estilosantes (*Stylosanthes humilis* Khunt), a superação da dormência fisiológica parece estar associada com etileno e citocininas, uma vez que a aplicação de etrel (fonte de etileno) e de benziladenina (citocinina sintética), combinados ou separadamente, induz a superação da dormência em sementes escarificadas (Vieira; Barros, 1994).

## As giberelinas atuam em quais eventos metabólicos para promover a germinação de sementes dormentes?

As giberelinas mais importantes são as  $GA_3$  e  $GA_{4+7}$ , que, por sua vez, estão relacionadas aos seguintes eventos metabólicos:

- Promoção da síntese *de-novo* de mRNA, da poliadenilação de mRNA pré-transcrito.
- Aumento da síntese de  $\alpha$ -amilase.
- Promoção da síntese de proteínas, tanto no embrião quanto nos tecidos de reserva.
- Estímulo da síntese de enzimas hidrolíticas responsáveis pela degradação de amidos existentes nos tecidos de reserva, em carboidratos e monossacarídeos.
- Superação dos efeitos inibidores do ABA e de compostos fenólicos.
- Estímulo da divisão celular e do alongamento celular do eixo hipocótilo radicular.
- Substituição da estratificação e do tratamento fotoblástico em sementes durante a germinação.

## Existe variação no tipo de fitormônio para superação de dormência em diferentes espécies?

Sim. Como exemplo, há sementes de amendoim (*Arachis hypogaea* L.), de maçã [*Malus domestica* (Suckow) Borkh.], de algumas cultivares de girassol (*Helianthus annuus* L.) e de algumas espécies do gênero *Manihot* Mill. que têm a germinação estimulada pelo etileno. O ácido giberélico ( $GA_3$ ) em diferentes concentrações, promove a germinação em sementes de alface (*Lactuca sativa* L.), de mamão (*Carica papaya* L.) e de paineira [*Eriotheca gracilipes* (K. Schum.) A. Robyns]. Em sementes de porta-enxertos de pêssigo [*Prunus persica* (L.) Batsch], o desempenho germinativo é extremamente favorecido pela combinação dos fitormônios benziladenina (BA) e giberelina ( $GA_{4+7}$ ).

187

### Quais os principais fatores que levam as sementes a permanecerem em estado de dormência?

Evidências genéticas e fisiológicas indicam fortemente que o ABA é a chave para estabelecer e manter a dormência das sementes e que as giberelinas são importantes para neutralizar os efeitos do ABA sobre a dormência das sementes. Em geral, o ABA retarda ou previne a germinação das sementes e determina o nível da dormência durante o desenvolvimento, enquanto as giberelinas superam a dormência e promovem a germinação após embebição em algumas sementes maduras (Matilla; Matilla-Vázquez, 2008).

188

### Como os fatores genéticos influenciam diretamente no estado de dormência?

Foram identificados alguns genes que regulam exclusivamente a dormência e a germinação. Esses reguladores têm um padrão de expressão específico para sementes e mostram fenótipos mutantes de dormência profunda (Née et al., 2017). Os principais genes representativos desse grupo são o *delay of germination 1 (DOG1)* (Bentsink et al., 2006) e o *reduced dormancy 5 (RDO5)* (Xiang et al., 2014), o *mother of ft and tfl1 (MFT)*, que regulam a germinação em *Arabidopsis* (Vaistij et al., 2013) e no trigo (*Triticum sativum* Lam.) (Nakamura et al., 2011). Reguladores de dormência adicionais específicos da semente, como os genes alanina aminotransferase (*AlaAT*) e *seed dormancy 4 (Sdr4)*, foram identificados em cevada (*Hordeum vulgare* L.) (Sato et al., 2016) e no arroz (*Oryza* spp.) (Sugimoto et al., 2010), respectivamente. Outro regulador mais amplamente expresso é o gene da proteína quinase ativada por mitógeno (*MKK3*), que foi identificado em cevada (Nakamura et al., 2016) e no trigo (Torada et al., 2016).



**Sementes de uma espécie procedentes da mesma planta ou de plantas diferentes podem exibir diferentes estádios de dormência?**

Sim. Quando as sementes são dispersas da planta-mãe apresentando desuniformidade de maturação, evento denominado polimorfismo ou heteromorfismo, pode haver variação da dormência, a qual é refletida morfológicamente nas sementes, que, por sua vez, podem apresentar variação na cor, no tamanho e na espessura do tegumento, entre outros. Em sementes polimórficas, a germinação pode ser errática, com novas plântulas emergindo em intervalos irregulares de tempo, reduzindo a competição, minimizando os riscos ambientais e aumentando, assim, a probabilidade de sobrevivência de alguns indivíduos. Essa distribuição temporal pode claramente ter vantagens no que diz respeito à continuação e disseminação das espécies (Bewley et al., 2013).

**A dormência é uma característica que deve ser considerada quando parentes silvestres são utilizados em programas de melhoramento de espécies cultivadas?**

Sim. As espécies silvestres geralmente têm sementes dormentes, por ser mais vantajoso distribuir a germinação ao longo do tempo. Portanto, no uso de espécies silvestres em programas de pré-melhoramento, deve-se levar em consideração a existência de dormência e a necessidade de métodos de superação dessa dormência, bem como a possível introgressão de dormência da espécie silvestre para a cultivada. Os parentes silvestres são um rico repositório de alelos que podem ser utilizados no melhoramento de características de importância agrônômica de espécies cultivadas, como aumento de tolerância a diferentes tipos de estresses.

191

### **Quais são as possibilidades do uso de biotecnologia para “manejo” da dormência?**

Algumas abordagens biotecnológicas permitem identificar os genes relacionados à dormência. Por exemplo, a superexpressão dos genes *SPL12* e *IPA1* aumentou a dormência em sementes de arroz e inibiu a germinação antes da colheita (Qin et al., 2020). Por meio da técnica de RNAi (RNA de interferência), poderá ser possível silenciar genes da dormência em culturas específicas, garantindo uniformidade de germinação e ganhos de produção.

192

### **Qual é a importância de se conhecer os mecanismos de dormência de sementes de ervas daninhas para a agricultura?**

Para as plantas daninhas (indesejáveis ou infestantes), a dormência possibilita que as suas sementes permaneçam viáveis por meses ou anos no solo, até que alguma condição ambiental atue nos mecanismos fisiológicos que desencadeiam a germinação. A dormência em sementes de plantas daninhas é bastante complexa e depende dos estímulos ambientais durante o processo de maturação das sementes, assim como dos fatores predominantes após o desprendimento das sementes da planta-mãe (Baskin; Baskin, 1998). Na maioria dos casos, é necessário um estímulo final (luz, flutuação de temperatura, nitrato de potássio) após a superação da dormência, para que ocorra a germinação, enquanto as sementes dormentes não respondem ou respondem parcialmente aos mesmos fatores. Em muitos casos, a própria espécie cultivada ou os sistemas de cultivo podem afetar a dinâmica e a intensidade de superação da dormência, afetando, portanto, a velocidade e intensidade de infestação de espécies de ervas daninhas (Ghersa et al., 1997).

### **Sementes que apresentam dormência também apresentam maior longevidade?**

Depende. Nguyen et al. (2012) demonstraram em sementes de *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. que longevidade e dormência apresentaram correlação negativa, o que contrasta com a noção comum em pesquisas de biologia de sementes. Alta capacidade de armazenamento de sementes de algumas espécies apresentou correlação com dormência leve daquelas sementes, e baixa capacidade de armazenamento apresentou correlação com dormência profunda das sementes. Os autores sugerem que esses resultados podem indicar que dormência e longevidade sejam mecanismos alternativos e complementares para aumentar a sobrevivência das plantas. Baixas temperaturas durante o desenvolvimento de sementes (ainda na planta-mãe) de *A. thaliana* acarretaram incremento na frequência de sementes dormentes, afetaram o catabolismo de ABA, sendo observada redução na longevidade destas sementes (He et al., 2014).

### **Há alguma correlação entre caracteres morfológicos da semente e a dormência?**

Em algumas espécies, as sementes dormentes apresentam variação de cor, tamanho e espessura da testa. Por exemplo, em carrapicho (*Bidens bipinnata* L.), as sementes com dormência mais profunda são pequenas, marrons e enrugadas, enquanto as com dormência menos profunda são maiores, pretas e lisas. Sementes não dormentes de barrilha-espinhosa (*Salsola volkensis* Schweinf. & Asch.) são de coloração esverdeada, enquanto as dormentes não apresentam tal coloração. A planta daninha conhecida como ançarinha-branca ou erva-formigueira-branca (*Chenopodium album* L.) produz sementes de coloração marrom ou preta, com testa lisa ou reticulada. Sementes dessa espécie que apresenta dormência profunda são aquelas de tegumento preto e liso.

## 195 Como se dá a influência da luz no processo de dormência?

Algumas espécies necessitam de luz para germinar, sendo esse processo relacionado a um sistema de pigmentos chamados fitocromos. O fitocromo encontra-se na forma inativa (Fv) que, ao absorver luz vermelha (660 nm), transforma-se na forma ativa (Fve), que, por sua vez, ao absorver luz na região vermelho-distante (730 nm), é convertido na forma inativa. Na sua forma ativa (Fve), o fitocromo migra para o núcleo, interage com fatores de transcrição e controla a expressão de genes cuja transcrição é regulada pela luz, elicitando, assim, distintas respostas nas células (Smith, 2000). Há relatos indicando que o fitocromo promove a germinação por meio da síntese de giberelinas (Peng; Harberd, 2002). A ação da luz sobre a germinação é denominada de fotoblastismo. Sementes fotoblásticas positivas germinam apenas na presença da luz, enquanto as fotoblásticas negativas só germinam no escuro. No caso das espécies fotoblásticas negativas, o vermelho distante pode estimular a germinação.

## 196 Qual é a relação entre viviparidade e dormência em sementes?

A viviparidade é um evento antagônico à dormência. Sementes com viviparidade têm alta atividade fisiológica, o que lhes permite germinar no fruto. A viviparidade é uma das estratégias de sobrevivência desenvolvida por algumas espécies, que impede sua predação. A viviparidade é comum em grandes colheitas com condições ambientais que levam à baixa dormência, como altas temperaturas e umidade (Penfield, 2017).

## 197 A organização da cromatina pode influenciar a dormência das sementes?

A organização da cromatina – estrutura filamentosa presente no núcleo celular e formada por DNA e proteínas – influencia a

expressão genica, mas não existem evidências de que a variação de sua organização influencie a indução de dormência. Por sua vez, alguns genes relacionados a modificações na cromatina, como o *histone monoubiquitination 1*, codificam uma enzima que interage com o fator de alongação da RNA polimerase II (PAF1C) e influenciam a dormência da semente, regulando a ampliação da transcrição durante a maturação da semente em um momento em que a eficiência transcricional provavelmente será reduzida por causa da dessecação (Liu et al., 2011).

198

### **Qual é o papel das espécies reativas de oxigênio na dormência das sementes?**

A importância do papel das espécies reativas de oxigênio na liberação da dormência também foi demonstrada em trigo (*Triticum* L.), na qual a via de defesa antioxidante está associada à manutenção da dormência (Bykova et al., 2011). De acordo com esses autores, a oxidação do mRNA é seletiva e esses transcritos correspondem a genes envolvidos na resposta ao estresse e sinalização celular. Também foi demonstrado em estudos com sementes de girassol (*Helianthus annuus* L.) que a atenuação da dormência durante o pós-amadurecimento está associada à oxidação do mRNA e que essa oxidação é evitada quando as sementes são mantidas dormentes. Cabe ressaltar que longos períodos de armazenamento de sementes e alto estresse oxidativo, especialmente sob condições desfavoráveis, levam a uma degradação gradual de proteínas e ácidos nucleicos, resultando em uma perda de viabilidade (Graeber et al., 2012). O radical superóxido ( $O_2^{\bullet-}$ ), o peróxido de hidrogênio ( $H_2O_2$ ), o dióxigênio singlete ( $^1O_2$ ) e o radical hidroxila ( $OH^{\bullet}$ ) são exemplos de espécies reativas de oxigênio.

199

### **Os mecanismos moleculares controladores da dormência estão relacionados à sazonalidade?**

Foi demonstrado em trabalhos com *Arabidopsis* sp. que a intensidade da dormência das sementes em campo e os padrões de

expressão gênica estão correlacionados às mudanças sazonais na temperatura do solo (Footitt et al., 2011). Esses autores observaram que:

- A sinalização de ácido abscísico (ABA) está associada à dormência profunda no inverno, sendo reprimida na primavera simultaneamente com a repressão aumentada do gene *della*, um gene regulador negativo de giberelinas (GA) (Yoshida et al., 2014), à medida que a dormência diminui.
- A dormência aumenta durante o inverno com o declínio da temperatura do solo e o aumento da expressão dos genes de síntese de ABA e de catabolismo de GA por causa de um aumento ao ABA endógeno, que se estabilizou, indicando que a sinalização e a sensibilidade ao ABA são mais prováveis reguladores da dormência do que o nível absoluto de ABA.
- A expressão de proteínas quinases relacionadas à *sucrose non-fermenting 1* (SNF1), um regulador positivo de sinalização ABA, também aumenta de acordo com o aumento da sinalização e sensibilidade ao ABA modulada pela temperatura sazonal do solo.
- A expressão do gene *delay of germination 1* (*DOG1*) é correlacionada negativamente à temperatura do solo e pode atuar como parte de um mecanismo de sensoriamento térmico para influenciar o nível de dormência, alterando a sensibilidade ao ABA.

## Referências

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

BASKIN, J. M.; BASKIN, C. C. A classification system for seed dormancy. **Seed Science Research**, v. 14, p. 1-16, Mar. 2004. DOI: 10.1079/SSR2003150.

BENTSINK, L.; JOWETT, J.; HANHART, C. J.; KOORNNEEF, M. Cloning of *DOG1*, a quantitative trait locus controlling seed dormancy in *Arabidopsis*.

**Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 103, n. 45, p. 17042-17047, Oct. 2006. DOI: 10.1073/pnas.0607877103.

BEWLEY, J. D.; BRADFORD, K. J.; HILHORST, H. W. M.; NONOGAKI, H. **Seeds: Physiological of development, germination and dormancy**. 3<sup>rd</sup> ed. New York: Springer, 2013. 392 p.

BYKOVA, N. V.; HOEHN, B.; RAMPITSCH, C.; JUNJIE, H.; STEBBING, J.; KNOX, R. Thiol redox-sensitive seed proteome in dormant and non-dormant genotypes of wheat. **Phytochemistry**, v. 72, p. 1162-1172, July 2011. DOI: 10.1016/j.phytochem.2010.12.021.

FOOTITT, S.; DOUTERELO-SOLER, I.; CLAY, H.; FINCH-SAVAGE, W. E. Dormancy cycling in *Arabidopsis* seeds is controlled by seasonally distinct hormone-signaling pathways. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 108, p. 20236-20241, July 2011. DOI: 10.1073/pnas.1116325108.

GHERSA, C. M.; MARTINEZ-GHERSA, M. A.; BENECH-ARNOLD, R. L. Using seed dormancy for crop and forage production. **Journal of Production Agriculture**, v. 10, n. 1, p. 111-117, 1997.

GRAEBER, K. A. I.; NAKABAYASHI, K.; MIATTON, E.; LEUBNER-METZGER, G.; SOPPE, W. J. . Molecular mechanisms of seed dormancy. **Plant, Cell & Environment**, v. 35, p. 1769-1786, May 2012. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2012.02542.x.

HE, H.; VIDIGAL, D. S.; SNOEK, L. B.; SCHABEL, S.; NIJVEEN, H.; HILHORST, H.; BENTSINK, L. Interaction between parental environment and genotype affects plant and seed performance in *Arabidopsis*. **Journal of Experimental Botany**, v. 65, p. 6603-6615, Dec. 2014. DOI: 10.1093/jxb/eru378.

LIU, Y.; GEYER, R.; ZANTEN, M. Van; CARLES, A.; LI, Y.; HÖROLD, A.; NOCKER, S. Van; SOPPE, W. J. J. Identification of the *Arabidopsis* REDUCED DORMANCY 2 gene uncovers a role for the polymerase associated factor 1 complex in seed dormancy. **PLOS One**, v. 6, p. e22241, 2011. DOI: 10.1371/journal.pone.0022241.

MATILLA, A. J.; MATILLA-VÁZQUEZ, M. A. Involvement of ethylene in seed physiology. **Plant Science**, v. 175, p. 87-97, July-Ago. 2008. DOI: 10.1016/j.plantsci.2008.01.014

MIRANSARI, M.; SMITH, D. L. Plant hormones and seed germination. **Environmental and Experimental Botany**, v. 99, p. 110-121, Mar. 2014. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2013.11.005.

NAKAMURA, S.; ABE, F.; KAWAHIGASHI, H.; NAKAZONO, K.; TAGIRI, A.; MATSUMOTO, T.; UTSUGI, S.; OGAWA, T.; HANDA, H.; ISHIDA, H.; MORI, M.; KAWAURA, K.; OGIHARA, Y.; MIURA, H. A wheat homolog of MOTHER OF FT AND TFL1 acts in the regulation of germination. **Plant Cell**, v. 23, n. 6, p. 3215-3229, Sept. 2011. DOI: 10.1105/tpc.111.088492.

NAKAMURA, S.; POURKHEIRANDISH, M.; MORISHIGE, H.; KUBO, Y.; NAKAMURA, M.; ICHIMURA, K.; SEO, S.; KANAMORI, H.; WU, J. Z.; ANDO, T.; HENSEL, G.; SAMERI, M.; STEIN, N.; SATO, K.; MATSUMOTO, T.; YANO, M.; KOMATSUDA, T. Mitogen-Activated Protein Kinase Kinase 3 regulates seed dormancy in barley. **Current Biology**, v. 26, n. 6, p. 775-781, Mar. 2016. DOI: 10.1016/j.cub.2016.01.024

NÉE, G.; XIANG, Y.; SOPPE, W. J. J. The release of dormancy, a wake-up call for seeds to germinate. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 35, p. 8-14, Feb. 2017. DOI: 10.1016/j.pbi.2016.09.002.

NGUYEN, T. P.; KEIZER, P.; EEUWIJK, F. van; SMEEKENS, S.; BENTSINK, L. Natural variation for seed longevity and seed dormancy are negatively correlated in *Arabidopsis*. **Plant Physiology**, v. 160, n. 4, p. 2083-2092, Dec. 2012. DOI: 10.1104/pp.112.206649.

PENFIELD, S. Seed dormancy and germination. **Current Biology**, v. 27, p. 874-878, 2017. DOI: 10.1016/j.cub.2017.05.050.

PENG, J.; HARBERD, N. P. The role of GA-mediated signalling in the control of seed germination. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 5, p. 376-381, 2002. DOI 10.1016/S1369-5266(02)00279-0

QIN, M.; ZHANG, Y.; YANG, Y.; MIAO, C.; LIU, S. Seed-specific overexpression of *SPL12* and *IPA1* improves seed dormancy and grain size in rice. **Frontiers in Plant Science**, v. 11, Sept. 2020. DOI: 10.3389/fpls.2020.532771.

RODRÍGUEZ-GACIO, M. C.; MATILLA-VÁZQUEZ, M. A.; MATILLA, A. J. Seed dormancy and ABA signaling. **Plant Signaling & Behavior**, v. 4, n. 11, p. 1035-1048, 2009. DOI: 10.4161/psb.4.11.9902



SALLON, S.; SOLOWEY, E.; COHEN, Y.; KORCHINSKY, R.; EGLI, M.; WOODHATCH, I.; SIMCHONI, O.; KISLEV, M. Germination, genetics, and growth of an ancient date seed. **Science**, v. 320, n. 5882, p. 1464-1464, June 2008. DOI: 10.1126/science.1153600

SATO, K.; YAMANE, M.; YAMAJI, N.; KANAMORI, H.; TAGIRI, A.; SCHWERDT, J. G.; FINCHER, G. B.; MATSUMOTO, T.; TAKEDA, K.; KOMATSUDA, T. Alanine aminotransferase controls seed dormancy in barley. **Nature Communications**, v. 7, Article number 11625, May 2016. DOI: 10.1038/ncomms11625.

SHEN-MILLER, J.; MUDGETT, M. B.; SCHOPF, J. W.; CLARKE, S.; BERGER, R. Exceptional seed longevity and robust growth: ancient sacred lotus from China. **American Journal of Botany**, v. 82, n. 11, p. 1367-1380, Nov, 1995. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1995.tb12673.x.

SMITH, H. Phytochromes and light signal perception by plants – an emerging synthesis. **Nature**, v. 407, p. 585-591, Oct. 2000. DOI: 10.1038/35036500.

SUGIMOTO, K.; TAKEUCHI, Y.; EBANA, K.; MIYAO, A.; HIROCHIKA, H.; HARA, N.; ISHIYAMA, K.; KOBAYASHI, M.; BAN, Y.; HATTORI, T.; YANO, M. Molecular cloning of Sdr4, a regulator involved in seed dormancy and domestication of rice. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 107, n. 13, p. 5792-5797, Mar. 2010. DOI: 10.1073/pnas.0911965107.

TORADA, A.; KOIKE, M.; OGAWA, T.; TAKENOUCHE, Y.; TADAMURA, K.; WU, J. Z.; MATSUMOTO, T.; KAWAURA, K.; OGIHARA, Y. A causal gene for seed dormancy on wheat chromosome 4A encodes a MAP kinase kinase. **Current Biology**, v. 26, n. 6, p. 782-787, Mar. 2016. DOI: 10.1016/j.cub.2016.01.063.

VAISTIJ, F. E.; GAN, Y.; PENFIELD, S.; GILDAY, A. D.; DAVE, A.; HE, Z.; JOSSE, E. M.; CHOI, G.; HALLIDAY, K. J.; GRAHAM, I. A. Differential control of seed primary dormancy in *Arabidopsis* ecotypes by the transcription factor SPATULA. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 110, n. 26, p. 10866-10871, June 2013. DOI: 10.1073/pnas.1301647110.

VIEIRA, H. D.; BARROS, R. S. Responses of seed of *Stylosanthes humilis* to germination regulators. **Physiologia Plantarum**, v. 92, p. 17-20, Sept. 1994. DOI: 10.1111/j.1399-3054.1994.tb06649.x.

WILLIS, C. G.; BASKIN, C. C.; BASKIN, J. M.; AULD, J. R.; VENABLE, D. L.; CAVENDERBARES, J.; DONOHUE, K.; RUBIO DE CASAS, R. The evolution of seed dormancy: environmental cues, evolutionary hubs, and diversification of the seed plants. **New Phytologist**, v. 203, p. 300-309, 2014. DOI: 10.1111/nph.12782.

XIANG, Y.; NAKABAYASHI, K.; DING, J.; HE, F.; BENTSINK, L.; SOPPE, W. J. J. Reduced dormancy 5 encodes a protein phosphatase 2C that is required for seed dormancy in *Arabidopsis*. **Plant Cell**, v. 26, n. 11, Nov. p. 4362-4375, 2014. DOI: 10.1105/tpc.114.132811.

YASHINA, S.; GUBIN, S.; MAKSIMOVICH, S.; YASHINA, A.; GAKHOVA, E., GILICHINSKY, D. Regeneration of whole fertile plants from 30,000-y-old fruit tissue buried in Siberian permafrost. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 109, n. 10, p. 4008-4013, Nov. 2012. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1118386109>

YOSHIDA, H.; HIRANO, K.; SATO, T.; MITSUDA, N.; NOMOTO, M.; MAEO, K.; KOKETSU, E.; MITANI, R.; KAWAMURA, M.; ISHIGURO, S.; TADA, Y.; OHME-TAKAGI, M.; MATSUOKA, M.; UEGUCHI-TANAKA, M. DELLA protein functions as a transcriptional activator through the DNA binding of the INDETERMINATE DOMAIN family proteins. **Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 111, n. 21, p. 7861-7866, May 2014. DOI: 10.1073/pnas.1321669111.