

UNIDADE XIII
DORMÊNCIA E GERMINAÇÃO

DORMÊNCIA E GERMINAÇÃO

1. INTRODUÇÃO

No final da maturação da semente, o embrião entra numa fase quiescente em resposta à dessecação. A GERMINAÇÃO pode ser definida como o retorno do crescimento do embrião da semente madura. Ela depende das mesmas condições ambientais que são requeridas para o crescimento vegetativo. Água e oxigênio devem estar disponíveis e a temperatura e demais condições climáticas devem ser adequadas. No entanto, em muitos casos, uma semente viável poderá não germinar mesmo que todas as condições ambientais necessárias para o crescimento sejam adequadas. Este fenômeno é denominado de DORMÊNCIA DE SEMENTES.

A dormência da semente introduz um retardo temporal no processo de germinação que garante o tempo requerido para a dispersão da semente por uma maior distância geográfica. Ela também maximiza a possibilidade de sobrevivência da plântula, evitando a germinação sob condições desfavoráveis.

É interessante destacar que a dormência pode ocorrer também em gemas na parte aérea e em órgãos subterrâneos, sendo importante para sincronizar tanto o desenvolvimento como a floração dos indivíduos de uma mesma espécie.

2. ESTRUTURA DE SEMENTES, DE PLÂNTULAS E DE ÓRGÃOS DORMENTES

a) Sementes e plântulas

As sementes de angiospermas são estruturas simples, que se desenvolvem a partir do óvulo fecundado. Elas são, entretanto, fisiologicamente extraordinárias, pois o embrião pode sobreviver por longos períodos com um conteúdo de água de 10% (na base de peso total) ou menos, enquanto que os tecidos normais em crescimento precisam de um conteúdo de água em torno de 70%, para manter as suas funções metabólicas.

As sementes possuem um embrião (eixo embrionário mais um ou dois cotilédones) derivado da fusão dos gametas masculino e feminino, e podem conter ou não um endosperma. O endosperma, quando presente, consiste de um tecido triplóide derivado da fusão de dois núcleos polares femininos do óvulo com o segundo núcleo generativo do tubo polínico. As estruturas internas são protegidas por um tegumento originado pelo tecido materno, normalmente dos integumentos do óvulo. Esse tegumento é geralmente constituído de duas camadas, a testa mais externa e a tegma mais interna. O tegumento (principalmente a testa) mostra grande variação, podendo ser mole, gelatinoso ou piloso, mas o mais comum é ser duro como em Castanha do Pará.

O embrião é formado pelo eixo embrionário e por um ou dois cotilédones (Figura 1). Em sementes de dicotiledôneas se observa o eixo embrionário (formado pela radícula, hipocótilo e plúmula) e dois cotilédones. Em monocotiledôneas, particularmente em gramíneas, identificar estas partes é bem mais difícil. Nestas plantas, um único e pequeno cotilédone é modificado e constitui o escutelo (Figura 1). A parte basal do cotilédone é alongada para formar o coleótilo (película formada de folhas modificadas que cobrem as primeiras folhas) e, em algumas espécies (como o milho), o hipocótilo forma o mesocótilo.

As sementes possuem ainda reservas armazenadas, as quais são utilizadas pelo embrião durante o processo de germinação ou são utilizadas no consumo animal. Estas reservas podem ser encontradas no endosperma ou nos cotilédones (Figura 1). O endosperma pode ocupar grande parte da semente, como nos cereais (arroz, milho, trigo, cevada, sorgo), ser relativamente pequeno (Cruciferae), ou pode não existir (sementes não endospermicas – Orchidaceae). Ocorre também na forma de tecido acelular cenocítico, como o endosperma líquido de *Cocus nucifera*. Em sementes de cereais, o endosperma (tecido morto) é circundado por uma camada de células vivas, a camada de aleurona. Durante a germinação, a camada de aleurona fornece as enzimas hidrolíticas que digerem as reservas presentes no endosperma (rever giberelinas). O escutelo atua absorvendo os materiais degradados no endosperma, os quais podem ser parcialmente metabolizado e depois translocados para o eixo embrionário.

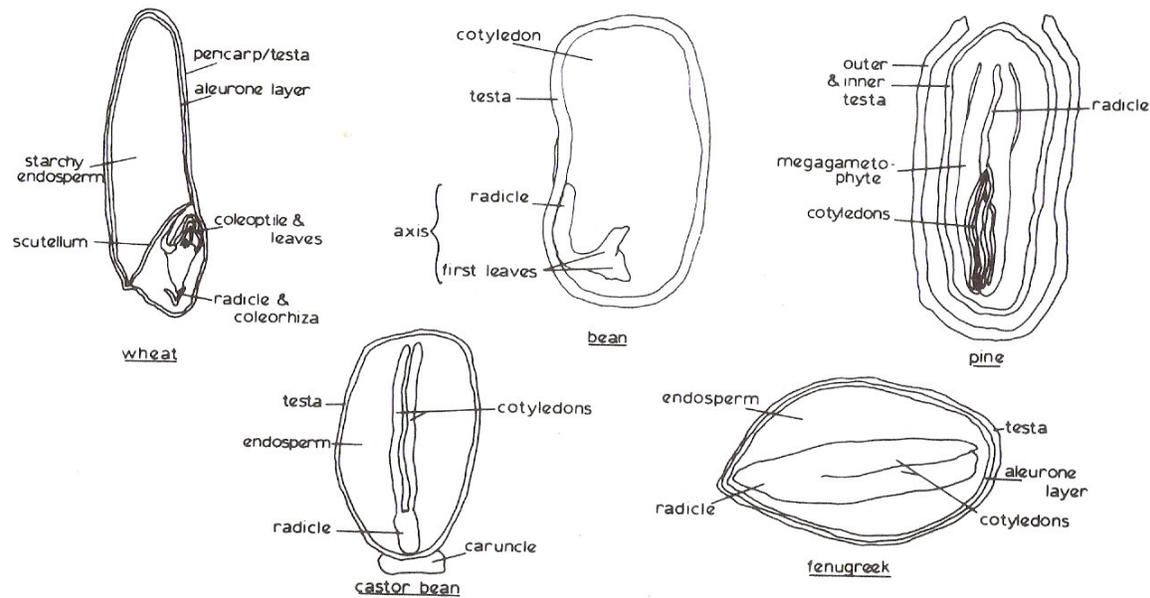


Figura 1 – Esquemas ilustrando a localização dos tecidos em sementes de monocotiledôneas, dicotiledôneas e gimnospermas (Bewley & Black, 1994)

OBS: Nas sementes de Gimnospermas não ocorre fusão de um núcleo generativo com os núcleos polares, a qual produz o endosperma triploide em Angiospermas. Nas gimnospermas o tecido de armazenamento de reservas é haploide, sendo um megagametófito modificado (Figura 1). No entanto, este tecido de reserva é funcionalmente similar ao endosperma.

Em muitas espécies, como em algumas leguminosas (feijão, ervilha, lentilha, soja, etc.), as reservas são armazenadas nos cotilédones, o qual, diferente do endosperma, é um tecido vivo que faz parte do embrião.

A germinação pode ser epigea (Figura 2A), em que os cotilédones ou o endosperma ficam acima do solo e podem se tornar verdes e fotossintetizantes (feijão, mamona, cebola, etc.), ou hipógea (Figura 2B), em que os cotilédones ou o grão permanecem sob o solo e não se tornam fotossintetizantes (milho, sorgo, seringueira, etc.).

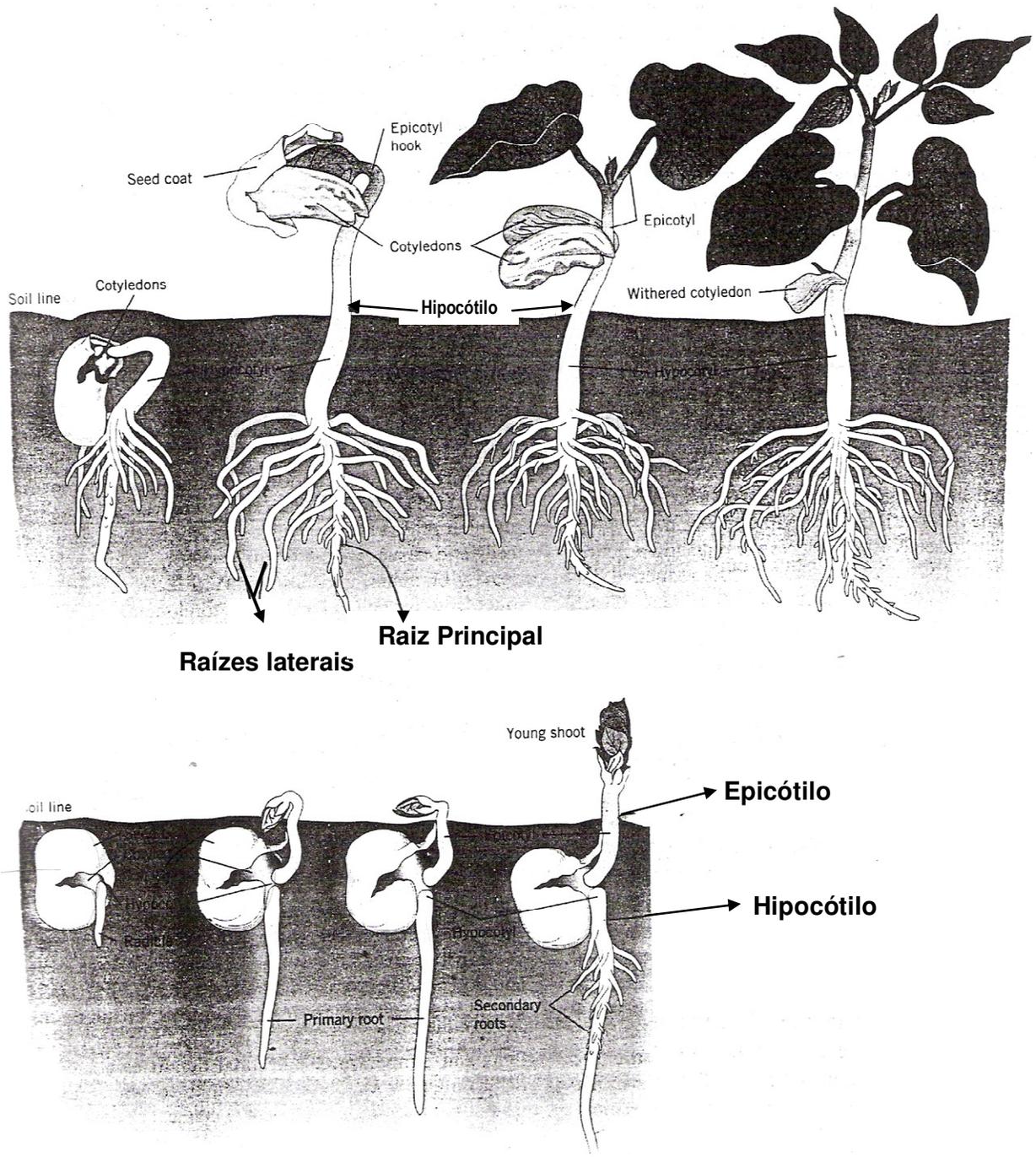


Figura 2 – Germinação e estabelecimento da plântula. (A) Estádios na germinação de feijão (*Phaseolus vulgaris*), um exemplo de germinação epígea; (B) Germinação hipógea de ervilha (*Pisum sativum*). Note as diversas partes da plântula (Hopkins, 2000).

Note na figura 2 que as plântulas de feijão e ervilha (dicotiledôneas) apresentam as seguintes partes, de baixo para cima: raízes (principal e laterais), hipocótilo, cotilédones, epicótilo e folhas. A estrutura acima (Figuras 2A e 2B) é diferente daquela observada em plântulas de milho (monocotiledônea), por exemplo, (Figura 3). Nesta espécie podemos encontrar as seguintes partes, de baixo para cima: raízes, grão, mesocótilo, raízes adventícias, coleóptilo e folhas.

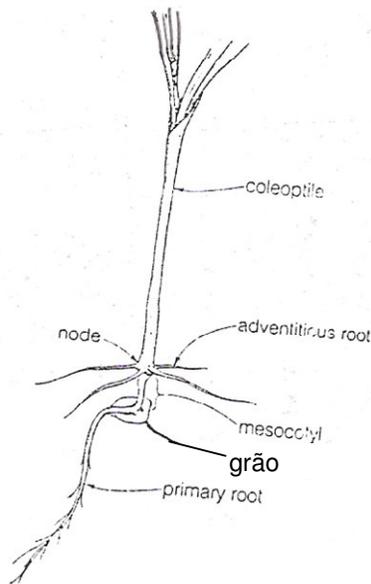


Figura 3 – Características morfológicas de plântulas de milho. Note que o grão fica abaixo do mesocótilo (Salisbury & Ross, 1992)

b) Gemas

O crescimento das plantas é restrito às frágeis regiões meristemáticas, localizadas, na maioria das vezes, nos ápices de ramos (principal e laterais) e de raízes. Os meristemas dos ramos originam os órgãos da parte aérea, como folhas e flores, e a morfogênese inicial destes órgãos ocorre, freqüentemente, enquanto eles estão compactados ao redor do meristema, em estruturas denominadas de GEMAS. As gemas mostram ciclos de atividade e de dormência, particularmente onde baixas temperaturas ou períodos secos podem danificar os tecidos vulneráveis. Estas mudanças na atividade das gemas têm a função de evitar condições ambientais desfavoráveis e também sincronizam tanto o crescimento como a floração entre os membros da população.

Nas espécies do Hemisfério Norte as gemas dormentes de inverno podem apresentar, uma estrutura caracterizada pela produção de escamas curtas, que permanecem fortemente compactadas (Figura 4). Anatomicamente, estas escamas podem derivar de estípulas ou de folhas modificadas. Após a produção do número necessário de escamas, ocorre a produção dos primórdios de folhas e ou de flores, os quais permanecem como órgãos em miniatura no interior da gema. Estes primórdios emergirão quando as condições forem adequadas para o crescimento. Algumas espécies do cerrado não produzem escamas, sendo as gemas protegidas por folhas jovens compactadas ao redor do ápice.

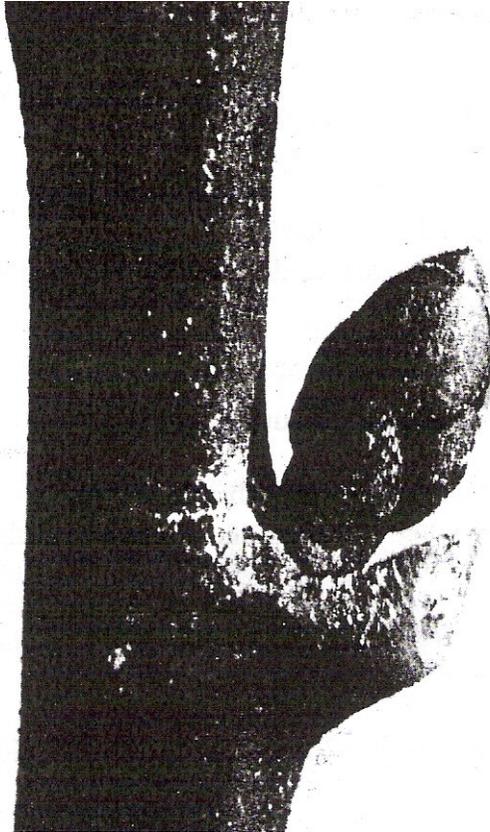


Figura 4 – Uma gema axilar da espécie *Laurus nobilis*. Note a proeminência das escamas que protegem os primórdios (Hopkins, 2000)

c) Rizomas, tubérculos bulbos e outros órgãos subterrâneos

Órgãos subterrâneos gemíferos são usualmente produzidos pelas plantas cujas partes aéreas morrem a cada ano, com a aproximação do inverno ou da estação seca e servem como local de armazenamento de reservas.

Um rizoma é um tipo de caule subterrâneo que apresenta gemas e escamas foliares. Os fotoassimilados são translocados das folhas senescentes para o rizoma, no final da estação de crescimento. Quando as condições se tornam desfavoráveis o rizoma entra no período de dormência. As reservas acumuladas serão utilizadas para o rápido rebrotamento no final do período de dormência. Os rizomas são encontrados em importantes espécies, como a bananeira, gengibre, bambu, etc.

Algumas estruturas geminíferas como bulbos, bulbos sólidos e xilapódios, são encontradas em espécies do cerrado e são típicas de comunidades de gramíneas. Nestes locais, a seca severa e o fogo podem ser fatores que controlam a vegetação. Enquanto as estruturas jovens acima do solo podem ser facilmente destruídas pela seca e pelo fogo, essas estruturas geminíferas contendo reservas armazenadas, se mantêm em estado de dormência, e podem rapidamente recolonizar a região quando as condições tornam-se favoráveis.

Em algumas espécies, raízes modificadas podem também servir como órgãos dormentes e fonte de alimentação, como em mandioca, batata-doce e os vários inhames das zonas tropicais.

3. TIPOS DE DORMÊNCIA EM SEMENTES

Existem dois tipos de dormência de sementes:

- A dormência imposta pela casca ou outros tecidos que circundam o embrião;
- A dormência inerente ao embrião (fisiológica).

a) Dormência imposta pelos tegumentos ou por outros tecidos

Esse é o tipo de dormência imposta sobre o embrião pelo tegumento da semente ou por outros tecidos que o circunda, tais como endosperma, pericarpo ou órgãos extraflorais. Essa dormência é também referida como dormência física ou tegumentar. O embrião de tais sementes germina prontamente na presença de água e oxigênio, desde que o tegumento ou outros tecidos que o circundam sejam removidos ou, de alguma forma, danificados (escarificação química com ácidos ou física com lixas).

A dormência imposta pela casca (tegumento) ou por outros tecidos, pode ocorrer por alguns mecanismos:

✓ Impedimento da absorção de água

É a causa mais comum de dormência em famílias de plantas encontradas em regiões áridas e semi-áridas (por exemplo, Leguminosas). A presença de cutículas cerosas, camadas suberizadas e esclereídeos lignificados são fatores que combinam para restringir a penetração de água na semente.

✓ Dureza mecânica

O primeiro sinal visível da germinação é, geralmente, a emergência da radícula através do tegumento da semente. Em alguns casos, no entanto, o tegumento da semente pode ser tão rígido que não permite a passagem da radícula. Cascas sólidas e lignificadas são fatores responsáveis pela dureza mecânica. Tais tecidos devem ser quebrados por forças bióticas ou ambientais para que a semente possa germinar.

Muitos tecidos não lignificados tais como os de endosperma de sementes de alface, podem suprimir a expansão do embrião. Nesse caso, para que ocorra a germinação, as paredes celulares do endosperma devem ser quebradas por enzimas degradantes da parede celular.

✓ Interferência nas trocas gasosas

O tegumento de algumas sementes são consideravelmente menos permeável para o oxigênio do que uma equivalente espessura de água. Essa baixa permeabilidade para o O₂ sugere que o tegumento da semente pode inibir a germinação limitando o suprimento desse gás para a respiração no embrião (isso parece ocorrer em *Xanthium pensylvanicum*).

✓ Retenção de inibidores

O tegumento da semente pode **evitar** a saída de inibidores do interior da semente. Por exemplo, quando embriões de *Xanthium* são isolados, os inibidores de crescimento difundem-se no meio e ocorre a germinação. Em sementes intactas, os inibidores permanecem no embrião e a semente não germina.

✓ Produção de inibidores

O tegumento da semente e os pericarpos de frutos podem conter altas concentrações de inibidores de crescimento que podem suprimir a germinação do embrião. O ABA é um inibidor de germinação que pode ser encontrado nesses tecidos maternos. Em certos casos, a repetida lavagem da semente promove a lixiviação de compostos inibidores e retira a semente do estado de dormência.

No caso de sementes que possuem arilo (película que fica em torno da semente, a qual contém inibidores de crescimento), como mamão e tomate, a retirada do arilo ou a lavagem podem eliminar os inibidores e promover a germinação.

b) Dormência do embrião (dormência fisiológica ou endógena)

O segundo tipo de dormência de sementes é a dormência do embrião, ou seja, ela é inerente ao embrião e não é devida a alguma influência do tegumento ou de outro tecido da semente. Este tipo de dormência é devido, provavelmente, à presença de inibidores, especialmente o ABA, bem como da ausência de promotores, tal como as giberelinas. A perda da dormência é frequentemente associada a uma nítida queda na relação ABA/GAs. O ABA parece inibir a síntese de enzimas hidrolíticas dependentes de GAs, como por exemplo, a enzima α -amilase.

OBS 1: Sementes com os dois tipos de dormência

A espécie *Stylosanthes humilis* é uma leguminosa forrageira anual de ocorrência natural no México, em vários países da América Central, na Venezuela, África do Sul e Nordeste e Região central do Brasil. Suas sementes apresentam dormência tegumentar e fisiológica (embrião), o que parece ser uma característica evolutiva e ecológica muito importante para a adaptação das espécies do gênero *Stylosanthes* a certas condições ambientais. Observa-se ampla variabilidade no grau de dormência nessas espécies.

Sementes recém-colhidas de *S. humilis* apresentam impedimento mecânico e dormência fisiológica (dormência do embrião). Esta última é reduzida gradualmente com o avanço da idade pós-colheita, permanecendo apenas a dormência física nas sementes velhas. A redução da dormência fisiológica com o tempo pode ser decorrente do aumento da disponibilidade de substâncias promotoras do crescimento (Etileno e citocininas parecem estar envolvidos nesse caso) e do aumento da sensibilidade dos tecidos a esses fitorreguladores, ou da redução do nível de inibidores no embrião.

OBS 2: Dormência Primária e Secundária

A dormência pode ser classificada, também, como PRIMÁRIA E SECUNDÁRIA. As sementes que são liberadas da planta no estado dormente exibem **dormência primária**. Em contraste, outras sementes são não dormentes quando inicialmente dispersas da planta mãe, mas elas podem ser induzidas à dormência se as condições para a germinação forem desfavoráveis. Tais sementes exibem a **dormência induzida ou secundária**.

4. FISILOGIA DA DORMÊNCIA EM SEMENTES E EM GEMAS

a) Dormência de sementes

Os estudos relacionados à dormência têm sido focalizados sobre três principais questões:

- Quais os sinais ambientais que estimulam o início da dormência e como eles são percebidos?
- Quais mudanças metabólicas são responsáveis pela redução na atividade?
- Quais os sinais que promovem a saída da dormência em um determinado momento?

Como vimos anteriormente, a dormência pode se originar da rigidez ou da impermeabilidade do tegumento da semente ou da inibição do desenvolvimento do embrião. Estes tipos de dormência podem estar associados a adaptações às condições ambientais adversas (seca, frio, etc.). No caso da dormência do embrião (dormência fisiológica), acredita-se que os hormônios possam agir na manutenção ou extinção da dormência.

Estudos com mutantes têm sido extremamente úteis na demonstração do papel de hormônios na dormência de sementes. Sementes de *Arabidopsis*, por exemplo, exibem um variado grau de dormência, dependendo do ecotipo. Mutantes de *Arabidopsis* deficientes em ABA (que não produzem o ácido abscísico) mostram-se não dormentes na maturidade. Quando cruzamentos recíprocos entre o mutante aba (deficiente em ABA) e o tipo selvagem (não mutante) foram feitos, a semente exibiu dormência somente quando o embrião produziu ABA.

Por outro lado, a dormência é grandemente reduzida em sementes de mutantes de *Arabidopsis* insensíveis ao ABA (mutantes *abi1* e *abi3* que não são afetados pelo ABA), embora estas sementes contenham maior concentração de ABA do que as do tipo selvagem durante o desenvolvimento. Similares conclusões a cerca do papel do ABA na regulação da dormência têm sido obtidos em trabalhos com mutantes de tomate, indicando que o fenômeno é, provavelmente, de caráter geral.

Embora o papel do ABA na iniciação e na manutenção da dormência de sementes pareça estar bem esclarecido, outros hormônios contribuem para o efeito geral. Por exemplo, em muitas plantas, o pico de produção de ABA na semente coincide com o declínio nos níveis de auxinas (AIA) e de giberelinas (GA).

Do ponto de vista metabólico, o ABA parece reprimir a síntese de enzimas hidrolíticas que são essenciais para a quebra das reservas da semente durante a germinação. As giberelinas têm efeito contrário. Assim, a relação ABA/GA pode estar envolvida na dormência ou germinação de sementes, o que tem sido confirmado em estudos com mutantes. Por exemplo, mutantes de *Arabidopsis* deficientes em GA (não sintetizam ou sintetizam muito pouco GA) não poderiam germinar, a menos que fosse feita aplicação de GA exógeno. Em outros mutantes em que a relação ABA/GA foi restaurada, ocorria germinação.

Em *Stylosanthes*, a quebra da dormência fisiológica parece estar associada com etileno e citocininas. Por exemplo, aplicação de etrel (fonte de etileno) e de benziladenina (citocinina sintética), combinados ou separadamente, induzem a quebra da dormência em sementes escarificadas de *Stylosanthes humilis*. Nesse experimento, a aplicação de etrel e de benziladenina (BA), em meio com pH 6,0, provocou, de forma marcante, a quebra da dormência fisiológica das sementes (Figura 5). A percentagem final de germinação foi superior a 80% nos tratamentos com esses reguladores de crescimento, isolados ou conjuntamente, enquanto que no controle (pH 6,0 sem reguladores) esse valor ficou em torno

de 10%. Esses resultados confirmam a importância desses fitohormônios no processo de quebra de dormência fisiológica de sementes de *Stylosanthes*, o que tem sido demonstrado por outros autores.

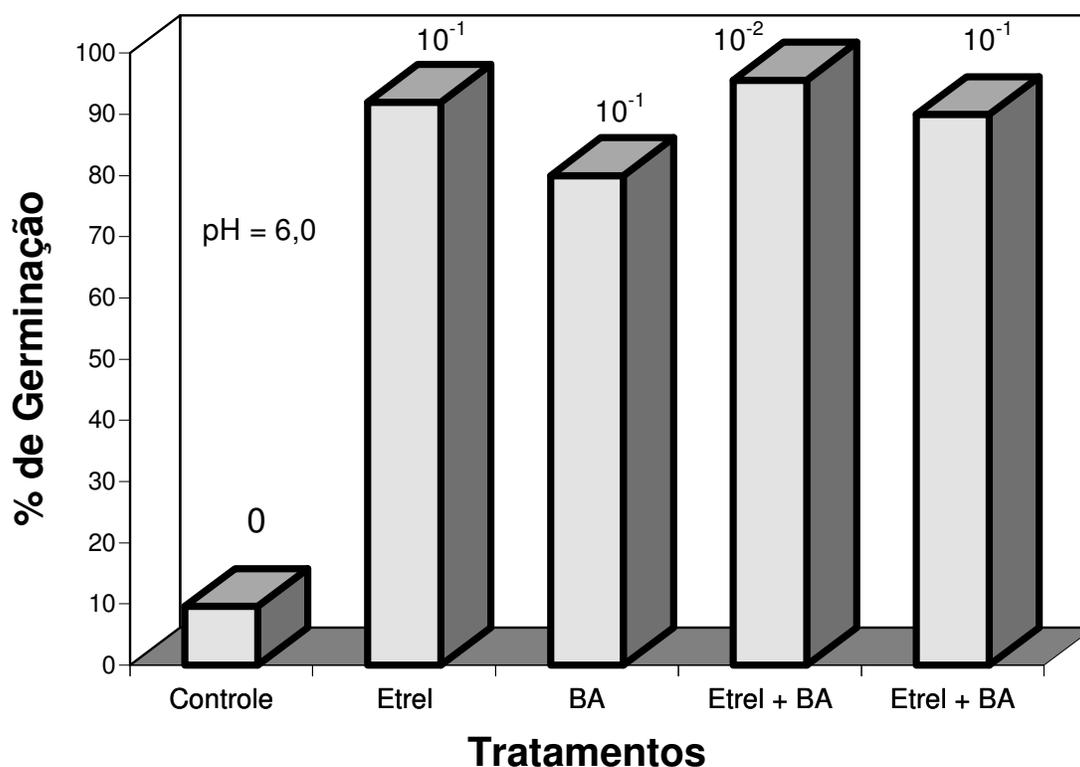


Figura 5 – Quebra da dormência fisiológica de sementes escarificadas de *Stylosanthes humilis*, pela aplicação de etrel e benziladenina.

Além da influência dos hormônios clássicos (auxinas, giberelinas, citocininas, etileno e ácido abscísico) na manutenção e extinção da dormência de sementes, um grande número de outros compostos têm sido identificados em sementes e em frutos, muitos deles atuando como inibidores: compostos fenólicos (ácido ferúlico, cumarina, etc.), compostos cianogênicos (liberam cianeto), etc.

b) Dormência de gemas

O início da dormência de gemas é coincidente com a queda de folhas, decréscimo na atividade cambial (meristema lateral) e aumento na severidade das condições ambientais (frio ou seca). Em plantas de clima temperado, a dormência de gemas parece ser uma típica resposta de dias curtos iniciada pelos dias curtos do outono (frio). Estas respostas, portanto, requerem um mecanismo sensorial que detecta a mudança ambiental. Nestes casos, o fitocromo está envolvido e a folha é o órgão que percebe o estímulo fotoperiódico.

Mudanças nos níveis de hormônios, coincidentes com a dormência de gemas, têm sido observadas. No entanto, nem sempre é claro se estas mudanças causam a dormência ou se

simplesmente resultam da redução no crescimento. Em algumas espécies, declínio nos níveis de auxinas e de giberelinas pode ser detectado antes da cessação do crescimento da gema e no início da fase de dormência. Também, boa correlação entre o nível de citocininas e o crescimento de gemas laterais tem sido verificada. De modo contrário, muitas outras observações indicam que o ABA causa a dormência de gemas, visto que ele se acumula nas gemas dormentes e diminui após a saída da dormência (o contrário do que se observa para citocininas, GAs e AIA). Acredita-se que, em muitos casos, as interações entre o ABA e outros hormônios, resultem em um processo, no qual a dormência e o crescimento da gema são regulados pelo balanço entre inibidores do crescimento da gema, como o ABA, e substâncias promotoras do crescimento, como citocininas, giberelinas e auxinas.

5. FATORES QUE AFETAM A GERMINAÇÃO

a) Longevidade das sementes

As sementes perdem a viabilidade com o tempo, entretanto a longevidade entre as espécies é bastante variável. Em laboratório, os fatores mais importantes na proteção de sementes estocadas parecem ser: baixas temperaturas, baixo conteúdo de água na semente e, em muitos casos, baixas concentrações de O_2 e altas concentrações de CO_2 . De modo geral, a umidade da semente parece ser o fator mais importante. Por exemplo, aumentando-se o conteúdo de água da semente de 5 para 10%, reduz-se a viabilidade muito mais do que aumentando-se a temperatura de 20 para 40°C.

OBS: Deve-se salientar que a técnica de estocar sementes a seco é artificial e, na natureza, excluindo-se circunstâncias especiais (mecanismos de dormência), a semente embebida germina dentro de pouco tempo.

b) Água

A entrada de água na semente é controlada pela permeabilidade do tegumento, pela disponibilidade de água e pela composição química das reservas da semente. Sob condições ótimas de suprimento de água, a absorção de água pela semente apresenta três fases distintas (Figura 6):

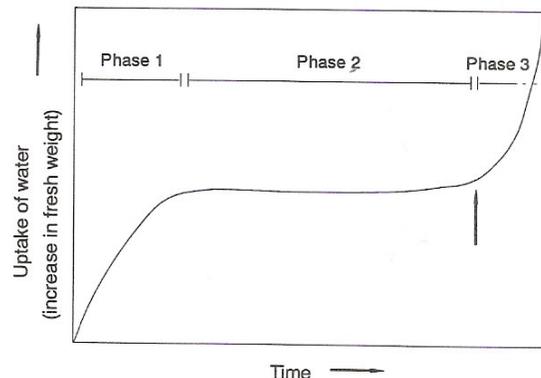


Figura 6 – Padrão trifásico de absorção de água em sementes germinando (Bewley & Black, 1994).

A primeira fase (fase I) da germinação de sementes quiescentes é a absorção de água, denominada de EMBEBIÇÃO. Durante a embebição, moléculas de água entram na semente, ocupando os espaços livres do tecido e os espaços intermicelares dos colóides, causando aumento de volume. O potencial hídrico de sementes maduras secas, devido às forças mátricas (rever potencial mátrico), é muito menor que o do substrato úmido e o gradiente pode chegar a 100 MPa ou maior. A fase I, ou embebição, é, portanto, um processo físico que ocorre em consequência das forças mátricas (forças coloidais). A absorção de água nessa fase pode ocorrer tanto em sementes viáveis como em sementes mortas (não viáveis).

Os tipos de macromoléculas coloidais encontradas em sementes são geralmente hidrofílicas, possuindo grande número de grupos iônicos, como as proteínas. Outros componentes também aumentam de volume, como a celulose, hemicelulose e as pectinas. Já o amido, comum nos cereais contribui pouco para a embebição, exceto em condições de alta temperatura e baixo pH (em valores que não ocorrem normalmente na natureza). Assim, espera-se que sementes com maior conteúdo de proteínas (exemplo, feijão) apresentem um maior aumento de volume do que sementes ricas em amido (exemplo, o milho), após a embebição.

Embora sementes dormentes (dormência do embrião) ou sementes não viáveis possam chegar à fase II (uma etapa onde praticamente não se observa absorção de água), somente as sementes que germinam entram na fase III, a qual coincide com o alongamento e emergência da radícula. Nessa fase III, ocorre grande incremento na absorção de água, influenciado pelo decréscimo no potencial osmótico, resultante da produção de substâncias osmoticamente ativas de baixa massa molecular (como glicose, sacarose, frutose, aminoácidos, ácidos orgânicos, etc.), a partir da hidrólise das macromoléculas (amido, proteínas, etc.).

c) Gases

A germinação (emergência da radícula) e o estabelecimento da plântula são processos que requerem energia e, ao contrário da embebição, ocorrem somente em sementes viáveis. A energia é fornecida pela respiração das reservas estocadas, um processo que depende da presença de oxigênio. A maioria das sementes germina numa atmosfera normal contendo 21% de O₂ e 0,03% de CO₂. Os resultados de alguns experimentos de laboratório indicam que a germinação de sementes de *Xanthium* é estimulada pelo aumento na concentração de O₂ (isso parece estar associado à baixa taxa de difusão desse gás através dos tegumentos da semente). Para a maioria das espécies, a diminuição da concentração de O₂ pode causar inibição da germinação (as concentrações que inibem a germinação dependem da espécie).

d) Temperatura

Diferentes espécies apresentam diferentes temperaturas ótimas para germinação. Estas diferenças podem estar associadas, em grande parte, com a própria evolução da espécie (clima da região de origem, etc.). Essa temperatura ótima para a germinação é definida como a temperatura em que a maior percentagem de germinação (100%) ocorre em um menor tempo. Acima ou abaixo deste ótimo, as sementes podem atingir 100% de germinação, mas o tempo gasto será maior. Em geral, temperaturas muito baixas ou muito altas, inibem a germinação.

Por outro lado, muitas sementes embebidas requerem um pré-tratamento com baixas temperaturas (0 a 10°C) para germinar, não havendo relação entre esta baixa temperatura e a temperatura ótima para germinação. Este tratamento com baixa temperatura é denominado

ESTRATIFICAÇÃO. Esse tratamento de frio é comum em climas temperados, sob condições naturais. Nesse caso, as sementes são submetidas ao frio do inverno e germinam na primavera.

e) Luz

As sementes podem ser classificadas em três categorias, dependendo de suas respostas à luz: as sementes em que a luz estimula o processo de germinação são conhecidas como fotoblásticas positivas. Aquelas cuja germinação é inibida pela luz são fotoblásticas negativas. Muitas outras, incluindo a maioria das espécies cultivadas, não são afetadas pela luz, ou seja, elas germinam na luz ou no escuro. Essas categorias não são absolutas, podendo ocorrer mudanças com o tempo ou quando as sementes entram em dormência secundária.

OBS: Em geral, sementes secas não apresentam sensibilidade à luz, sugerindo que mudanças bioquímicas podem estar envolvidas na resposta.

Em geral, as plantas cultivadas são fotoblásticas neutras. As respostas à luz são geralmente encontradas em espécies não cultivadas, as quais possuem sementes pequenas que podem ser facilmente sombreadas ou enterradas.

Sementes, como aquelas de algumas variedades de alface (fotoblástica positiva), podem requerer somente breve exposição à luz, medida em segundos ou minutos, enquanto outras podem requerer algumas horas ou mesmo dias de constante ou intermitente irradiância. Por exemplo, a supressão da germinação em sementes fotoblásticas negativas, tal como em aveia, requer geralmente longo tempo de exposição a luz de alta fluência. Neste caso, a luz vermelha distante e azul são mais efetivas. Em todos os casos, o pigmento responsável parece ser o fitocromo. No caso da alface, sabe-se que a luz vermelha converte a forma inativa da fitocromo (Fv) para a forma ativa (F_{VD}), a qual promove a germinação. Aplicação de luz vermelha extremo provoca inibição da germinação, pois ela converte a forma ativa (F_{VD}) para a forma inativa (Fv) do fitocromo (rever fotomorfogênese).

6. METABOLISMO DA SEMENTE DURANTE A GERMINAÇÃO

a) Respiração

A germinação é um processo **anfibólico**, envolvendo tanto reações catabólicas como anabólicas. A germinação envolve a reativação de organelas e macromoléculas preexistentes na semente, formadas durante a maturação, e a quebra de reservas, gerando ATP como fonte de energia e esqueletos de carbono para o crescimento da plântula (formação de novas proteínas, organelas, etc.). Antes da plântula se tornar autotrófica, o desenvolvimento do eixo embrionário é completamente dependente das reservas contidas no endosperma ou nos cotilédones, as quais precisam ser degradadas. Nesse aspecto, a respiração nas sementes em processo de germinação constitui um caso de particular interesse.

A respiração de sementes maduras, secas, é extremamente baixa comparada àquela de sementes germinando. Quando as sementes secas são colocadas em meio aquoso, se observa uma imediata liberação de gases, a qual não se deve à respiração e sim à liberação de gases presos nos espaços entre as macromoléculas coloidais. O consumo de O_2 ligado à respiração segue um padrão básico que envolve três fases, quando se avalia o embrião, ou quatro fases, quando se avalia o tecido de reserva (Figura 7).

→ Fase I – Nesta fase se observa inicialmente um nítido aumento no consumo de O_2 , o qual pode ser atribuído, em parte, à hidratação e à ativação de enzimas mitocondriais envolvidas no ciclo de Krebs e na cadeia de transporte de elétrons (CTE). Estas observações indicam que a fosforilação oxidativa mitocondrial é a principal fonte de ATP desde o início da embebição (absorção de água pela semente). A respiração durante esta fase aumenta linearmente com o aumento na hidratação dos tecidos.

→ Fase II – Esta fase é caracterizada por uma estabilização na respiração com o consumo de O_2 aumentando somente lentamente. Presumivelmente, existe pouco aumento nas enzimas envolvidas na respiração ou no número de mitocôndrias, durante esta fase.

Entre as fases II e III, a germinação é completada com a emergência da radícula.

→ Fase III - Nesta fase se observa um segundo aumento na taxa de respiração. No embrião, este aumento é atribuído às novas mitocôndrias sintetizadas nas células do eixo embrionário em crescimento. Nos tecidos de reserva, há também aumento no número de mitocôndrias, freqüentemente em associação com a degradação e mobilização de reservas.

→ Fase IV – Esta fase mostra uma queda na taxa de respiração e ocorrem somente nos tecidos de reserva, coincidindo com sua senescência pela exaustão das reservas estocadas.

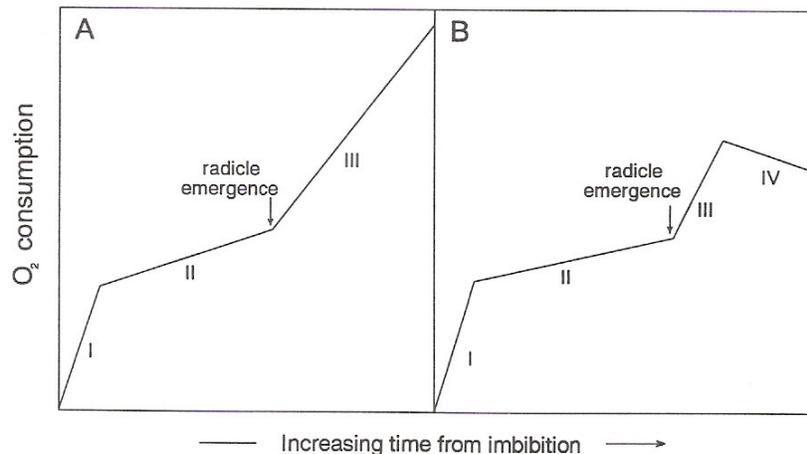


Figura 7 – Padrão de consumo de oxigênio pelo embrião (A) e pelos tecidos de reserva (B) de sementes durante o processo de germinação (Bewley & Black, 1994)

b) Degradação e mobilização de reservas

Durante a germinação, os órgãos de reserva (endosperma ou cotilédones) perdem massa rapidamente (ver o caso do feijão na Figura 2A), enquanto o material proveniente da degradação das reservas é translocado para o eixo embrionário e dividido entre as diversas partes da nova planta (raiz e parte aérea). Estas reservas consistem, principalmente, de carboidratos, proteínas e lipídios (Tabela 1).

Nas gramíneas o endosperma é um bloco de tecido morto, cercado por uma camada de células vivas, a camada de aleurona, a qual sintetiza as enzimas necessárias para a degradação das reservas. O escutelo (cotilédone modificado) também participa da degradação e transporte de reservas para o embrião. A principal reserva nestas sementes (milho, cevada, trigo, arroz, sorgo, etc.) é o amido (acima de 70%), com menores percentagens de proteínas (em torno de 10%) e de outros constituintes (Tabela 1). O amido é encontrado na forma de grânulos, os amiloplastos.

Tabela 1 – A composição das reservas (em percentagem) de sementes de algumas espécies (Bewley & Black, 1994).

Espécies	Proteínas	Lipídios	Carboidratos ²	Principal Tecido de Reserva
CEREIAS				
Cevada	12	3 ¹	76	Endosperma
Milho	10	5	80	Endosperma
Aveia	13	8	66	Endosperma
Centeio	12	2	76	Endosperma
Trigo	12	2	75	Endosperma
LEGUMES				
Feijão (broad bean)	23	1	56	Cotilédones
Soja	37	17	26	Cotilédones
Ervilha	25	6	52	Cotilédones
Amendoim	31	48	12	Cotilédones
OUTRAS				
Mamona	18	64	desprezível	Endosperma
Pinheiro	35	48	6	Megagametófito

¹ Em cereais, os lipídios se acumulam no escutelum, um tecido do embrião;

² Principalmente amido

Em certas espécies, como ervilha e feijão, os órgãos de reserva são os cotilédones, os quais possuem entre 25 e 40% de proteínas, sendo encontradas também altas percentagens de carboidratos, principalmente de amido (Tabela 1). Em sementes de oleaginosas (soja, algodão, mamona, amendoim, girassol, etc.) são encontradas elevadas percentagens de proteínas e, principalmente de lipídios (na forma de triacilglicerol). As proteínas são armazenadas nos corpos protéicos e os lipídios nos oleossomos.

Abaixo veremos como ocorre a degradação das principais reservas da semente e a mobilização dos produtos para o eixo embrionário de sementes germinando.

DEGRADAÇÃO DE AMIDO

O amido consiste de uma mistura de dois polissacarídeos, amilose e amilopectina, sendo depositado geralmente nos plastídios (cloroplastos ou amiloplastos). A **amilose** consiste de uma longa cadeia linear formada de unidades de glicose unidas por ligação $\alpha,1\rightarrow4$. A **amilopectina**, por outro lado, é uma molécula altamente ramificada, na qual cadeias relativamente curtas de glicose (unidas por ligação $\alpha,1\rightarrow4$) são conectadas por ligações $\alpha,1\rightarrow6$.

A degradação do amido pode ocorrer através de duas vias: uma hidrolítica e outra fosforolítica (Figura 8).

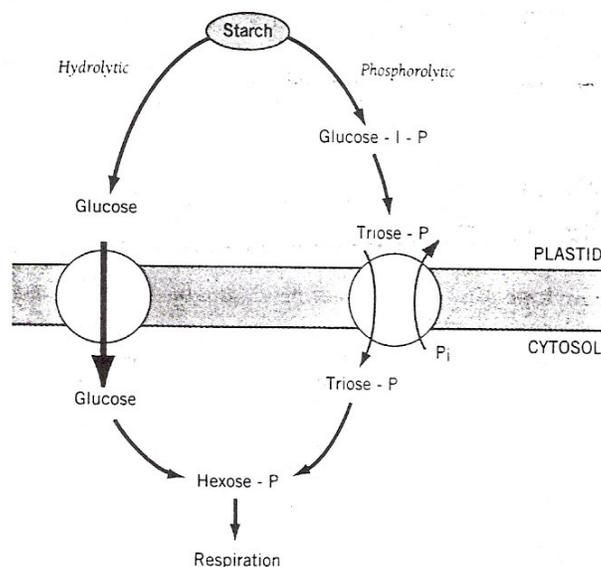


Figura 8 – Degradação do amido e mobilização dos produtos dos plastídios para o citossol (Hopkins, 2000)

Degradação Hidrolítica – Esta via de degradação de amido envolve a ação de quatro enzimas: α -amilase, β -amilase, Enzima desramificadora e α -glicosidase.

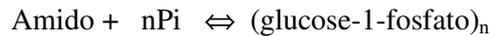
A enzima **α -amilase** cliva, ao acaso, as ligações $\alpha,1\rightarrow4$ da amilose e da amilopectina. A α -amilase, no entanto, não atua sobre a ligação $\alpha,1\rightarrow4$ terminal e, no caso da amilopectina, ela não cliva as ligações $\alpha,1\rightarrow6$ (pontos de ramificação) nem as ligações $\alpha,1\rightarrow4$ próximas dos pontos de ramificação. Consequentemente, cerca de 90% do açúcar liberado pela hidrólise do amido catalisada pela α -amilase, consiste de maltose (dissacarídeo formado por duas moléculas de glicose unidas por ligação $\alpha,1\rightarrow4$). O restante é encontrado na forma de pequenas “dextrinas limite” (pontos de ramificação consistindo de 4 a 10 resíduos de glicose).

A **β -amilase** degrada a molécula de amilose atacando especificamente a segunda ligação, começando do final não redutor da cadeia, produzindo exclusivamente maltose. A β -amilase poderá degradar a amilopectina. No entanto, diferente da α -amilase, ela não atua dentro da molécula. Assim, podem restar grandes cadeias ramificadas entre os pontos de ramificação (grandes dextrinas limite).

A enzima desramificadora, também chamada de dextrinase limite, atua clivando as ligações $\alpha,1\rightarrow6$ nos pontos de ramificação, permitindo que as amilases (α -amilase e β -amilase) continuem degradando o amido até maltose.

A α -glicosidase realiza a etapa final da hidrólise do amido, convertendo a maltose em duas moléculas de glicose.

Degradação Fosforolítica – Esta via está associada à atividade da enzima fosforilase do amido, a qual catalisa a seguinte reação:



As atividades relativas das duas amilases e da fosforilase variam entre as espécies: a β -amilase tende a ser mais ativa em sementes de arroz do que nos outros cereais, nos quais predomina a α -amilase. Embora a fosforilase tenha atividade desprezível em cereais, ela parece ter importante atuação em algumas leguminosas.

Em cereais, os produtos de digestão do amido (principalmente glicose e maltose) são absorvidos pelo escutelo e, então, convertidos para sacarose. A sacarose é transportada para o eixo embrionário, onde é utilizada para o crescimento da raiz e da parte aérea.

DEGRADAÇÃO DE PROTEÍNAS

Proteínas de sementes são divididas em quatro classes: albuminas, globulinas, prolaminas e glutelinas. As prolaminas representam o grupo característico de grãos de cereais, tendo nomes específicos de acordo com a espécie (exemplo, zeína de milho). Já na maioria das leguminosas, como feijão, lentilha, etc., a maior reserva protéica se encontra na forma de globulinas.

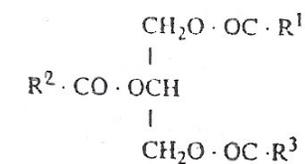
A hidrólise de proteínas produzindo aminoácidos e peptídeos requerem uma classe de enzimas conhecidas como **proteínases**. Algumas dessas proteínases hidrolisam totalmente a proteína, liberando os aminoácidos, enquanto outras produzem pequenos peptídeos, os quais devem ser degradados pelas **peptidases**. Os aminoácidos liberados podem ser reutilizados para síntese de novas proteínas ou podem ser desaminados (retirada do grupo amino) para fornecer esqueletos de carbono para a síntese de novos compostos utilizados no crescimento do eixo embrionário.

No caso de sementes de cereais, os principais locais de atividade proteolítica (degradação de proteínas) são: a camada de aleurona, o endosperma amiláceo e o escutelo. Nas dicotiledôneas, as proteínases atuam diretamente sobre os corpos protéicos encontrados nos cotilédones.

DEGRADAÇÃO DE LIPÍDIOS

Os lipídios são, também, importantes formas de estoque de carbono reduzido em muitas sementes, incluindo algumas de importância agrícola como soja, girassol, amendoim e algodão. Estes compostos representam uma forma mais reduzida de carbono do que os carboidratos. Assim, a completa oxidação de 1,0 grama de lipídio (gera em torno de 40,0 kJ de energia) pode produzir consideravelmente mais ATP do que a oxidação de 1,0 grama de amido (gera em torno de 15,9 kJ de energia).

Os lipídios que se acumulam nas sementes são principalmente os triacilgliceróis, muitos dos quais são líquidos à temperatura ambiente. Quimicamente, os triacilgliceróis são ésteres de glicerol com três moléculas de ácidos graxos (ver estrutura abaixo; R¹, R² e R³ representam as cadeias laterais dos ácidos graxos).



A composição de ácidos graxos nos lipídios de sementes varia de espécie para a espécie (Tabela 2). Note que as diferenças estão associadas ao grau de insaturação (número de duplas ligações). O ácido palmítico é um ácido graxo saturado, composto de 16 átomos de carbono e nenhuma dupla ligação (16:0). O ácido linoléico é insaturado, com 18 átomos de carbono e 2 duplas ligações (18:2).

Tabela 2 – Composição percentual de ácidos graxos de óleos obtidos de várias espécies (Bewley & Black, 1994).

Espécie	Palmítico (16:0)	Esteárico (18:0)	Oléico (18:1)	Linoléico (18:2)	Linolênico (18:3)
Girassol	6	4	26	64	0
Milho	12	2	24	61	<1
Soja	11	3	22	54	8
Canola	5	2	55	25	12
Algodão	27	3	17	52	0
Amendoim	12	2	50	31	0
Gordura Animal	29	13	43	10	0

As plantas não são capazes de transportar lipídios. Por exemplo, durante o processo de germinação de sementes oleaginosas, o lipídio contido no endosperma ou nos cotilédones precisa ser convertido para uma forma móvel de carbono no floema, a qual é geralmente a sacarose. Essa conversão de lipídio em sacarose ocorre através de algumas etapas que são localizadas em diferentes compartimentos celulares (Figura 9):

→ **Hidrólise do Triacilglicerol** – A etapa inicial na conversão de lipídio em carboidrato é a quebra do triacilglicerol estocado nos oleossomos, pela enzima lipase. A lipase

hidrolisa o triacilglicerol liberando as três moléculas de ácidos graxos e o glicerol. Esta enzima pode estar localizada na meia membrana do oleossomo, como ocorre em semente de mamona e de milho, ou na superfície do glioxissomo, como ocorre em semente de soja e de amendoim. É importante destacar que durante a degradação de lipídios os oleossomos e os glioxissomos estão geralmente próximos uns dos outros.

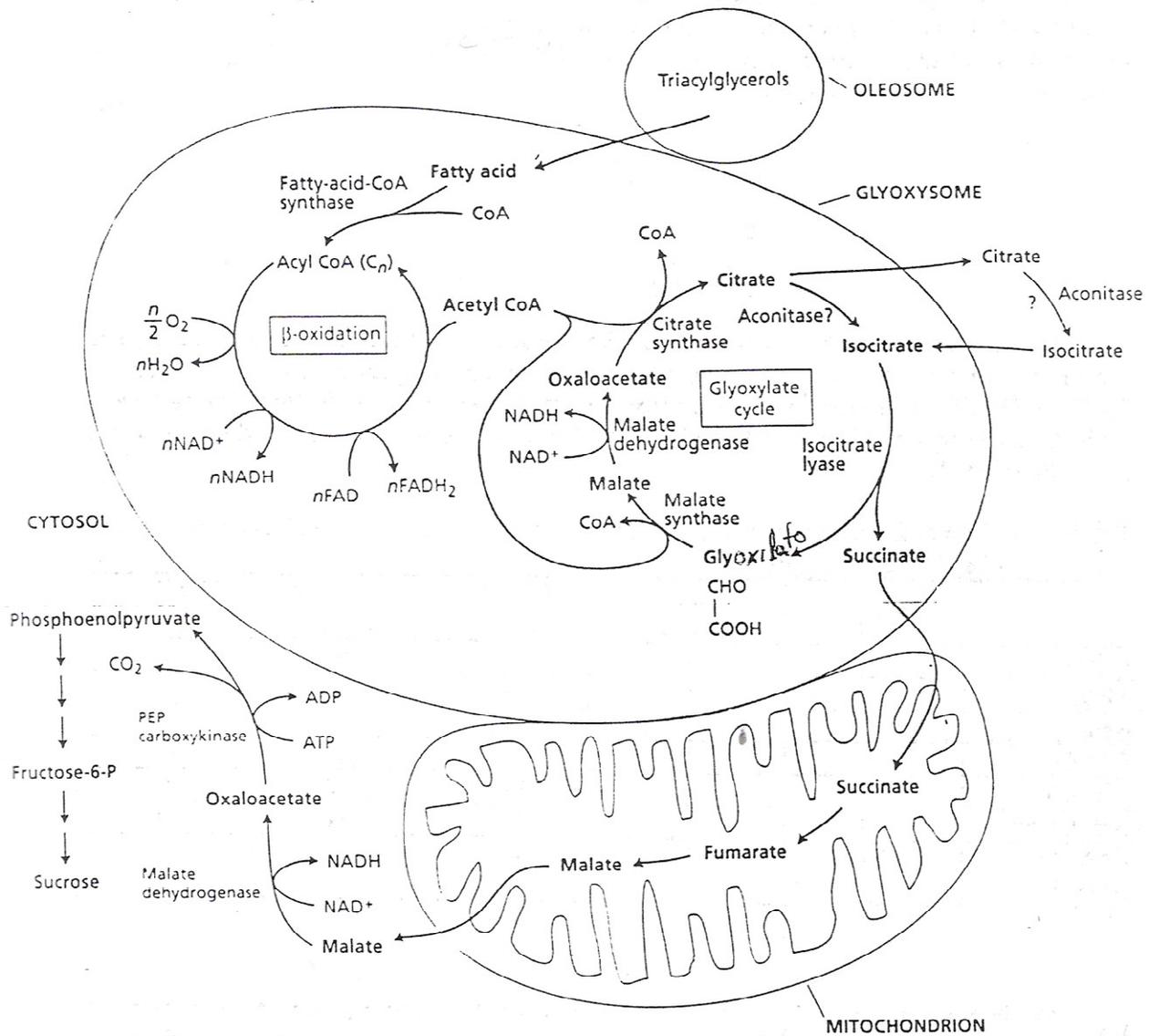


Figura 9 – Conversão de lipídios em açúcares durante a germinação em sementes oleaginosas. O processo inicia no oleossomo e termina no citosol (Taiz & Zeiger, 1998).

→ **β-Oxidação dos Ácidos Graxos** – Após a hidrólise do triacilglicerol, os ácidos graxos são sequencialmente quebrados formando moléculas de dois átomos de carbono associadas à coenzima-A, o acetil-CoA, mediante uma série de reações conhecida como β-Oxidação. Em tecidos animais, as enzimas associadas à β-Oxidação estão presentes na mitocôndria; Nas sementes, particularmente nos tecidos de armazenamento, elas estão localizadas exclusivamente nos glioxissomos; Nas folhas a β-Oxidação ocorre nos peroxissomos.

→ **O Ciclo do Glioxilato** – O acetil-CoA produzido pela β-oxidação é posteriormente metabolizado ainda no glioxissomo, através do ciclo do glioxilato. As duas primeiras reações do ciclo do glioxilato são semelhantes às duas primeiras reações do ciclo de Krebs (respiração mitocondrial). As enzimas citrato sintase e aconitase catalisam a formação do citrato (oxaloacetato + acetil-CoA → citrato) e do isocitrato (citrato → isocitrato), respectivamente. As duas próximas etapas são exclusivas do ciclo do glioxilato. A clivagem do isocitrato [isocitrato (6C) → succinato (4C) + glioxilato (2C)] é catalisada pela enzima isocitrato liase. Uma outra enzima, a malato sintase, combina uma segunda molécula acetil-CoA com glioxilato para formar malato. O malato é convertido para oxalacetato, o qual permite a continuação do ciclo do glioxilato.

Em resumo, para cada duas moléculas de acetil-CoA (2 x 2C) que entram no ciclo, uma molécula de succinato (4C) é produzida no glioxissomo.

→ **Gluconeogênese** – O succinato, produzido no glioxissomo, é transportado para a mitocôndria, onde é convertido para malato. O malato move-se para o citosol, onde é oxidado para oxaloacetato, pela malato desidrogenase. O oxaloacetato é então convertido para fosfoenolpiruvato (PEP) e CO₂, pela enzima PEP carboxiquinase, com gasto de um ATP. O PEP é, então, convertido para glicose (GLUCONEOGÊNESE).

→ **Translocação** - Finalmente, as hexoses (glucose e frutose) são convertidas para SACAROSE, que é translocada para o eixo embrionário em crescimento.

RESERVAS MINERAIS

Em adição às reservas orgânicas descritas acima, o embrião em crescimento requer nutrientes minerais como K⁺, Ca²⁺, Mg²⁺ e P, necessários para a síntese de ATP, Co-enzimas e ácidos nucléicos (dentre muitas outras funções). O problema é que a semente no início da germinação não possui raiz para retirar tais nutrientes do solo. Sementes de muitas espécies (aveia, cevada, milho, trigo, algodão, alface, etc.) acumulam ácido fítico, o qual é a principal reserva de P. Este ácido acumula-se formando uma mistura de sais, conhecida como FITINA, a qual é também a principal fonte de macronutrientes catiônicos (K⁺, Ca²⁺, Mg²⁺) em sementes (Tabela 3).

Tabela 3 – O conteúdo de nutrientes minerais na fitina de algumas sementes de plantas, expresso como percentagem do peso seco (Bewley & Black, 1994)

Espécie	Mg	Ca	K	P	Fe	Mn	Cu
Aveia	0,40	0,19	1,10	0,96	0,035	0,008	0,005
Soja	0,22	0,13	2,18	0,71	-	-	-
Algodão	0,40	0,13	2,18	0,79	0,059	0,003	0,005
Cevada	0,16	0,03	0,56	0,043	-	-	-
Girassol	0,40	0,20	1,00	1,01	-	-	-

A enzima fitase aumenta em atividade durante a germinação, liberando estes minerais (Figura 10). Esta enzima parece ser pré-existente na semente, numa forma inativa, concentrada, principalmente, na camada de aleurona (no caso dos cereais).

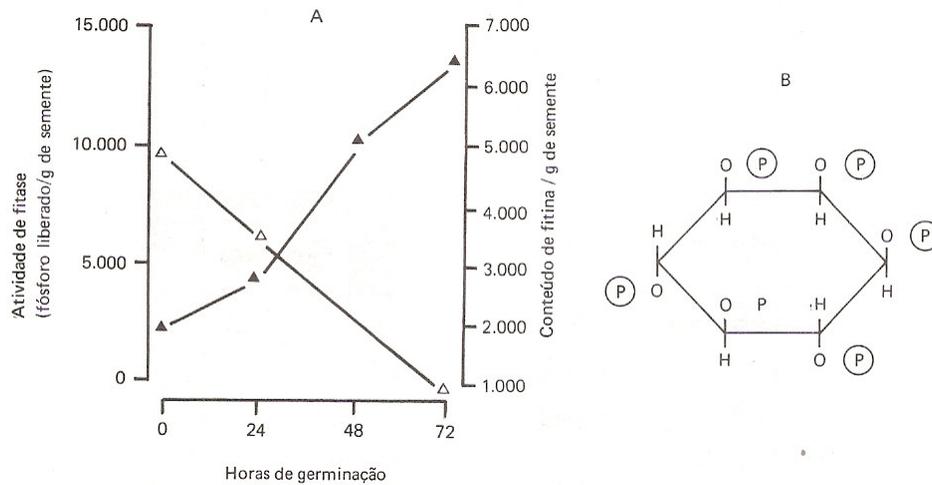


Figura 10 – (A) Mudanças nos níveis de fitina (triângulos vazios) e na atividade da fitase (triângulos cheios) durante a germinação de sementes de alfaca. (B) estrutura do ácido fítico (Ferri, 1985)

OBSERVAÇÃO FINAL: Quando a parte aérea fica verde e fotossintetizante e as raízes estão absorvendo normalmente os nutrientes do solo, a planta jovem entra na fase autotrófica e se torna independente das reservas da semente.

BIBLIOGRAFIA

- BEWLEY, J. D., BLACK, M. **SEEDS: Physiology of Development and Germination.** 2nd ed. New York, Plenum Press, 1994, 445p.
- FERRI, M. G. (Coord.) **Fisiologia Vegetal, v. 1.** 2nd ed. São Paulo: EPU, 1985, 361p.
- HOPKINS, W. G. **Introduction to Plant Physiology.** 2nd ed. New York: John Wiley & Sons, Inc., 2000, 512p.
- SALISBURY, F. B., ROSS, C. W. **Plant Physiology.** 4th ed. California: Wadsworth Publishing Company, Inc., 1991, 682p.
- TAIZ, L., ZEIGER, E. **Plant Physiology.** 2nd ed. Massachusetts: Sinauer Associates, 1998, 792p.

ESTUDO DIRIGIDO Nº 14

ASSUNTO: DORMÊNCIA E GERMINAÇÃO

- 1 – Defina dormência e cite as partes do vegetal em que ela se manifesta.
- 2 – Descreva de forma sucinta como as gemas vegetativas entram em dormência.
- 3 – Explique como, no cerrado, as gramíneas resistem à seca severa e ao fogo.
- 4 – Descreva e esquematize a estrutura de uma semente de monocotiledônea e de dicotiledônea.
- 5 – Descreva os dois tipos de dormência de sementes.
- 6 – Defina dormência primária e dormência secundária.
- 7 – Defina germinação e faça a distinção entre uma semente quiescente e uma semente dormente. Diga por que a maioria das plantas cultivadas não estão aptas a sobreviver na natureza?
- 8 – Conceitue e dê exemplos de germinação epígea e hipógea. Esquematize a estrutura de uma plântula de milho e uma de feijão.
- 9 – Qual a influência da temperatura, do oxigênio e da luz sobre a germinação de sementes?
- 10 – Construa uma curva de absorção de água em sementes germinando.
- 11 – Porque a germinação de sementes é considerada um processo anfibólico?
- 12 – Qual a principal reserva encontrada em sementes de soja, milho, amendoim e mamona?
- 13 – Quais as enzimas que participam da degradação do amido durante o processo de germinação?
- 14 – Qual a importância da oxidação de lipídios em sementes oleaginosas, durante o processo de germinação?
- 15 – Quais as etapas na conversão de lipídios para açúcares, durante a germinação de sementes oleaginosas?
- 16 – Qual a principal fonte de reserva mineral encontrada em muitas sementes?