



## Memória hídrica em sementes: uma revisão de literatura

Gabriel Victor Vieira Barbosa <sup>1,\*</sup>, Teresa Aparecida Soares de Freitas <sup>1</sup>, Dráuzio Correia Gama <sup>1</sup> e Yuri Caires Ramos <sup>1</sup>

<sup>1</sup> Universidade Federal do Recôncavo da Bahia-UFRB

\* Autor Correspondente: gvvbarbosa@gmail.com

Recebido: 28/07/2023; Aceito: 18/12/2023.

**Resumo:** Um dos principais componentes abióticos responsáveis para o sucesso da germinação e desenvolvimento da plântula é a água. Entretanto, quando a disponibilidade de água no solo é baixa, ocorre a hidratação descontínua, o que provoca uma interrupção no processo de hidratação das sementes na fase germinativa, e em alguns casos, com perda de água por parte da semente para o ambiente. Uma estratégia das plantas para superar essa irregularidade, é o mecanismo da memória hídrica. Nesse contexto, o presente trabalho visa examinar os aspectos relevantes desse evento com foco em sua importância tecnológica para as sementes. O estudo compreende uma revisão narrativa de literatura em que se utilizou dos conhecimentos científicos consolidados e disponíveis na literatura especializada, adequadamente relacionada a proposta de estudo, fazendo análises de conteúdo dos registros científicos selecionados por meio de periódicos nacionais e internacionais a partir de consulta realizada em plataformas e indexadores eletrônicos. O processo de memória hídrica em sementes é decorrente do estresse hídrico provocado por ciclos de hidratação descontínua, resultando em alterações moleculares e genéticas. As principais vantagens são o aumento da taxa de germinação, a maior tolerância a seca e a dessecação, a redução do tempo de germinação das sementes e o maior vigor das plântulas.

**Palavras-chave:** Hidratação descontínua; alterações moleculares; tolerância a seca.

## Water memory in seeds: a literature review

**Abstract:** One of the main abiotic components responsible for the success of seed germination and seedling development is water. However, when soil water availability is low, discontinuous hydration occurs, even in rainy periods, which causes an interruption in the seed hydration process in the germ phase and, in some cases, water loss by the seed to the environment. A plant strategy to overcome this irregularity is the memorization of water by the plant. In this context, the present study aims to examine the relevant aspects of this event, focusing on its technological importance for seeds. The study comprises a literature review in which the specialized scientific knowledge is adequately related to the theme proposal and an analysis of the scientific information selected through national and international journals on platforms and electronic indexers. The process of water memory in seeds is due to water stress caused by discontinuous hydration cycles, resulting in molecular and genetic changes. The main advantages are an increased germination rate, higher drought and desiccation tolerance, a reduction in seed germination time, and greater maintenance vigor.

**Key-words:** Discontinuous hydration; molecular changes; drought tolerance.

---

### 1. INTRODUÇÃO

O desenvolvimento das sementes como mecanismos de propagação das plantas foi um grande avanço das espécies vegetais, pois elas garantem a perpetuação das espécies e por consequência a sobrevivência destas (RUSSEL & MUSIL, 1969; TISSOT-SQUALLI, 2006). Devido a esse fator, as plantas fanerógamas (angiospermas e gimnospermas) se perpetuaram com maior sucesso, pois estas pertencem ao grupo de plantas com sementes, sendo as angiospermas as que possuem as sementes envoltas no fruto; e dessa maneira são a de maior porcentagem no ambiente terrestre (TISSOT-SQUALLI, 2006).

A semente é formada a partir da dupla fecundação resultante de duas células com destinos diferentes: o zigoto, célula diplóide resultante da fecundação da oosfera, dando origem ao embrião e o endosperma, célula triplóide resultante da fecundação da célula central do saco embrionário (COCUCCI & MARIATH, 2004; MOREIRA, 2014a).

Todo investimento da planta-mãe na formação da semente está condicionado ao seu desenvolvimento em uma nova planta a partir do eixo-embrionário. A semente, portanto, é o conjunto de estruturas que possibilita o revestimento e proteção do embrião (tegumento) e substância de reserva (endosperma) destinada ao seu desenvolvimento inicial (TISSOT-SQUALLI, 2006; MOREIRA, 2014a).

O eixo-embrionário constitui o cotilédone (substâncias de reserva que possibilita o desenvolvimento do embrião), a radícula (vai dar origem à raiz principal), a plúmula (zona terminal do embrião constituída de células embrionárias de folhas) e o caulículo formado pelo hipocótilo (zona intermediária entre radícula e cotilédones) e pelo epicótilo (zona entre cotilédones e a plúmula) (MOREIRA, 2014a).

Vários processos fisiológicos como a ativação de enzimas, respiração celular e reações bioquímicas das substâncias de reserva são desencadeados na semente quanto é ativado o processo de germinação (CARVALHO & NAKAGAWA, 2000; CASTRO et al., 2013; SILVA et al., 2018).

O sucesso ou fracasso no processo de germinação das sementes irá depender de fatores tanto ambientais (temperatura, luminosidade, disponibilidade de água e oxigênio) quanto de fatores biológicos relacionados diretamente à própria semente (dormência e vigor, por exemplo) bem como externos a ela, como pragas e/ou patógenos (fungos, bactérias, vírus, por exemplo) que podem causar danos ao embrião e assim interromper o processo de germinativo (CARVALHO & NAKAGAWA, 2000; CASTRO et al., 2013; PARISI et al., 2019; SILVA et al., 2020a; SILVA et al., 2020b).

Um dos principais componentes abióticos responsáveis para o sucesso da germinação e desenvolvimento da nova planta é a água. Esta, em contato com o tecido endospermico, interfere no funcionamento das enzimas das sementes, possibilitando ativação destas, bem como contribuindo na mobilização das substâncias de reserva, que serão utilizadas (CASTRO et al., 2004; SILVA et al., 2018). Portanto, é importante que a água, na medida adequada, seja disponibilizada para a semente, evitando dessa maneira o déficit hídrico na fase germinativa, já que a falta de água interfere o processo de germinação, seja na velocidade ou mesmo na porcentagem de sementes germinadas. Por outro lado, o excesso de água também traz resultados igualmente danosos, uma vez que limita a quantidade de oxigênio disponível a semente (MARCOS FILHO, 2015; TAIZ & ZEIGER et al., 2017).

Dessa forma, quando a água do solo está em baixa disponibilidade, pode ocorrer uma interrupção no processo de hidratação das sementes na fase germinativa, e em alguns casos, ocorre até mesmo a perda de água por parte da semente para o ambiente. Esse fenômeno é denominado de hidratação descontínua, o qual ocorre na maioria das vezes nos ecossistemas áridos, devido à baixa disponibilidade hídrica mesmo em períodos chuvosos (FENNER & THOMPSON, 2005; MEIADO et al., 2012; MEIADO, 2013; LIMA & MEIADO, 2018).

O processo de embebição em ambientes áridos e semiáridos, com ciclos de hidratação e desidratação, tem sido benéfica para algumas sementes, mostrando-se capazes de manterem elevado o índice de sobrevivência, tornando-se viáveis mesmo após a dessecação. Logo, fica evidente que as sementes possuem mecanismos de adaptação ao estresse, que nesse caso é denominado de memória hídrica, o qual é um mecanismo em que elas preservam as alterações bioquímicas ocasionadas no período de hidratação (DUBROVSKY, 1996; MEIADO, 2013).

Visando entender melhor os mecanismos, as possíveis causas e quais os principais pontos que necessitam de esclarecimentos sobre a memória hídrica de sementes, o presente trabalho tem como objetivo examinar os aspectos mais relevantes desse evento com foco em sua importância tecnológica para as sementes.

## 2. METODOLOGIA

O estudo compreende uma revisão sistemática, a fim de integrar e atualizar os conhecimentos mais relevantes ao tema proposto. Possibilitando que o evento examinado possa ser compreendido do ponto de vista contextual de suas peculiaridades e condicionantes (SEVERINO, 2013; BRIZONA & FANTIN, 2016; CASARIN et al. 2020). Foi feita a análise de conteúdo, a partir dos embasamentos teóricos, viabilizando a compreensão do discurso científico, fornecendo meio conclusivo ou comparativo (PÁDUA, 2002).

Utilizou-se dos conhecimentos científicos consolidados e disponíveis na literatura especializada, adequadamente relacionada a proposta de estudo, fazendo análises de conteúdo sem distinção das formas de publicação (artigos científicos, capítulos de livros, notas técnicas, livros, resenhas, etc.). Considerou-se como critério

de triagem, os textos científicos de âmbito reflexivo-teórico, de inferências estatísticas, de estudos analíticos e de caracterizações descritivas (SEVERINO, 2013).

As bases de consulta das informações científicas utilizadas, foram periódicos nacionais e internacionais a partir das plataformas e dos indexadores eletrônicos (Google Acadêmico, periódicos Capes, Springer, ScienceDirect, Latindex e SciELO) e em repositórios acadêmicos.

E empregou-se recurso visual de imagens adaptadas de terceiros devidamente referenciadas e ilustração hipotética autoexplicativa, como forma de ilustrar determinadas informações, baseado em Severino (2013) e Rampazzo (2015).

### 3. DESENVOLVIMENTO

#### 3.1. Processos bioquímicos da germinação

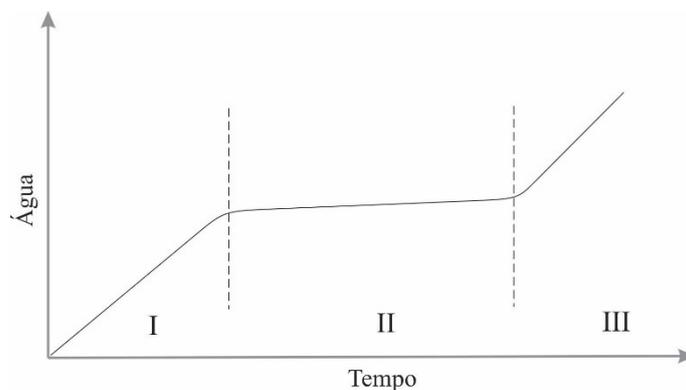
No momento em que a semente entra em contato com a água, ocorre a reidratação dos tecidos e dessa maneira há o aumento da taxa respiratória e, conseqüentemente, o aumento significativo do tamanho da semente resultando assim no rompimento do tegumento desta, marcado pela protrusão da radícula, encerrando o processo germinativo (BEWLEY, 2013).

Além das transformações físicas, ocorrem também alterações bioquímicas e enzimáticas (BEWLEY, 2013), tais como a mobilização intensa das reservas provenientes dos endospermas, tanto carboidratos como lipídeos e proteínas que estão contidas em organelas específicas, como, por exemplo, no caso dos amidos os quais ficam armazenados nos amiloplastos que são degradados pela atuação das enzimas  $\alpha$ -amilase e  $\beta$ -amilase, resultando no desenvolvimento do embrião (CARVALHO & NAKAGAWA, 2012; TAIZ et al., 2017).

O primeiro passo no processo de transformação do embrião em uma planta é a absorção de água por parte da semente, fundamental para desencadear os processos bioquímicos inerentes a fase germinativa. Ocorrem basicamente três fases nesse evento: na fase I (F<sub>1</sub>) onde ocorre rápida passagem de água do substrato (solo, por exemplo) elevando-se as taxas respiratórias, proporcionalmente ao aumento da absorção de água pelas células dos tecidos da semente por osmose, devido ao potencial mátrico da semente em razão de estar seca e o potencial hídrico entre o substrato (solo, por exemplo) e a semente. Por consequência disso, ocorre ativação das atividades celulares basais e dentre elas a ativação de enzimas e a respiração celular. Esta fase ocorre independentemente de a semente estar viável ou não (BEWLEY & BLACK, 1994; GUIMARÃES, 1999; BEWLEY et al., 2013; TAIZ et al., 2017).

Na fase II (F<sub>2</sub>) a velocidade de hidratação é reduzida e se estabiliza os níveis respiratórios dando início a emergência da radícula após o rompimento da testa da semente, precedido pelo amolecimento do endosperma, a partir do fim da F<sub>1</sub> e até o início da F<sub>3</sub> (fase III). Por fim, na F<sub>3</sub>, a respiração é novamente elevada em conjunto com o aumento da absorção hídrica resultante da flexibilização das paredes celulares, bem como a sua expansão, além do acúmulo de solutos, promovendo absorção de água por osmose. Dessa maneira, tem-se por consequência a maior disponibilização de oxigênio, e a ruptura da testa pela radícula marcando o crescimento visível da plântula, a partir do desenvolvimento pós-seminal do embrião (BEWLEY & BLACK, 1994; GUIMARÃES, 1999; BEWLEY et al., 2013; TAIZ et al., 2017).

Isso se observa na ilustração do esquema bastante genérico da Figura 1, retratando esse comportamento da semente em contato com a água ao longo do tempo, explicado anteriormente.



**Figura 1** – Padrão trifásico da absorção de água pelas sementes durante a germinação, proposto por Bewley & Black (1994).

A ocorrência da curva de absorção pode se dar de horas até dias para cada fase. Essas diferenciações de tempo estão relacionadas a características morfológicas e da composição bioquímica (proteínas, lipídios e carboidratos) contidas nas sementes em diferentes concentrações.

Essa diferença de tempo entre espécies de sementes pode ser vista em vários trabalhos, a exemplo do comportamento da curva de absorção no processo germinativo em sementes estudado por Oliveira et al. (2019) onde, considerando apenas a  $F_1$ , enquanto em *Tecoma stans* (L.) Kunth ocorreu grande absorção de água e de maneira rápida na  $F_1$  (1 a 2 horas), em sementes de *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit., na mesma fase, o processo se deu em 35 horas e em 277 horas em sementes de *Bondichia virgilioides* Kunth., bem como em sementes de *Cenostigma pyramidale* (Tul.) Gagnon & G.P.Lewis que perdurou por 24h até iniciar a  $F_2$  (DANTAS et al., 2008).

Em relação as  $F_2$  e  $F_3$  é comum o processo perdurar por mais tempo, devido, segundo Bewley & Black (1994), à ativação de processos metabólicos pré-germinativos, além de que, somente sementes vivas entram nessa fase. Portanto, mesmo na fase inicial, em que a absorção se dá sem grandes restrições, ainda assim as diferenças são acentuadas, mesmo que sejam realizados tratamentos pré-germinativos com superação de dormência.

Em relação às diferentes quantidades de água necessária para germinação de sementes, Leão et al. (2019) confirmaram que em *Cenostigma tocantinum* Ducke. a quantidade de água no substrato que melhor proporcionou resultados na germinação foi a de 2,5 vezes o peso do papel germitest (tratamento compreendido entre os de 2 e 3 vezes), além de proporcionar o maior número de plântulas normais. Já Silva et al. (2013) avaliando a influência de diferentes lâminas de água na germinação de feijão-caupi (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.), verificaram que os melhores resultados foram alcançados com lâminas de maior teor, com 100% de germinação em lâminas de 8,0 mm e 10 mm e tiveram 0% em lâminas de 2 mm.

Nesse contexto, fica evidente a importância da água para a fase germinativa e como a mesma contribui para as reações bioquímicas nesta fase, na ativação do metabolismo. Uma vez que a redução de água pode provocar grandes distúrbios à semente, complicando a qualidade de sua germinação ou até a interrompendo por completo.

Nesse aspecto em relação a escassez, o decréscimo na taxa de germinação proporcional ao decréscimo da disponibilidade de água, foi visto em sementes de *Cenostigma pluviosum* var. *peltophoroides* (Benth.) Gagnon & G.P.Lewis, conforme Ferraz-Grande & Takaki (2006), além da redução na velocidade de germinação sob estresse hídrico.

Além do mais, outras condições ambientais podem afetar a germinação, como nas sementes de *Oryza sativa* L. que, em condições de estresse hídrico, Takaki (1990) verificou que elas germinaram de forma inibida sob a irradiação de luz branca. Para o autor, o sistema de fitocromo tem a função de realizar o monitoramento do potencial hídrico no solo o que também tem influência na indução da germinação.

Ainda nesse sentido, Silva et al. (2016) avaliando o efeito do estresse hídrico na germinação de sementes de *Ceiba glaziovii* (Kuntze) K.Schum., embora aqui em diferentes temperaturas, os autores constataram que a semente teve o potencial osmótico reduzido, dificultando assim a absorção de água e não havendo germinação. Sendo afetadas, portanto, pelo potencial de osmose.

Logo, é patente que a disponibilidade de água de forma adequada é essencial para que as sementes germinem (LABOURIAU, 1982), ativando o metabolismo e demais etapas envolvidas na germinação (MARCOS FILHO, 2015), mesmo que ainda elas apresentem variações de comportamento durante o processo.

E pelo fato de o déficit hídrico afetar várias fases do desenvolvimento da planta, sendo que a mais vulnerável a essa condição é a germinação (MARCOS FILHO, 2015), o organismo necessita desenvolver meios que possa superar esses eventos de déficit hídrico, sendo que um desses mecanismos é a memória hídrica das sementes.

### 3.2. Memória ao estresse hídrico em sementes

As plantas superiores possuem mecanismos que lhes permitem apresentar uma resposta em face das alterações ambientais. Devido ao fato de que as adversidades por elas enfrentadas são constantes, é preciso que as plantas tenham capacidade de resposta e de adaptação frente aos estresses bióticos ou abióticos. E é perceptível que tais adaptações ocorrem a nível molecular, com alterações em múltiplos genes (IGRAM & BARTELS, 1996; WALLING, 2000; KREPS et al., 2002; SHAO et al., 2006; WU et al., 2007; TARDIF et al., 2007).

Esses processos de alterações e respostas ao padrão de desenvolvimento são regulados por diversos tipos de substâncias químicas que atuam como hormônios vegetais (os ácidos jasmônicos, os brassinosteróides, o ácido salicílico, o etileno, as poliaminas, o florígeno, o ácido abscísico, o ácido giberélico, o óxido nítrico, as citocininas e as auxinas), desempenhando papel relevante neste cenário (CORREIA, 2014; ALCANTARA-CORTES et al., 2019). Nesse sentido, fica evidente que ocorre o fenômeno do priming (memória ao estresse), no qual o enfrentamento de um estresse anterior permite que a planta se torne resistente a um estresse posterior (WU et al.,

2007; SMITH & BOYKO, 2007; SHARAFIZAD et al., 2013). À frente serão destacados os possíveis mecanismos envolvidos nesse evento.

Para Bruce et al. (2007), existe um mecanismo no qual a planta guarda informações de eventos anteriores e que partes da resposta emitida são mais complexas que simples cascatas de sinais iniciadas por um evento de estresse. Para os mesmos autores, a base para tal afirmação está no fato de que a planta possui a capacidade de desenvolver impressões de estresse, também comumente chamada de memória, sendo esta expressão, uma analogia à capacidade cognitiva humana.

Dessa forma, a passagem pelo estresse é definida como modificações a nível genético ou bioquímico que ocorrem na planta após ela ser submetida ao estresse e, em consequência, futuras respostas ao mesmo evento são diferentes das primeiras (BRUCE et al., 2007).

Segundo Goh et al. (2003), com a ocorrência de uma ou mais perturbações ambientais ou biológicas, as plantas irão detectar o tipo de evento e a partir desse momento, irá acontecer a transdução de sinal que ativarão respostas fisiológicas e metabólicas com base no estresse. Sendo assim, é ratificado o fato de que diante da atuação de agentes bióticos ou abióticos agressivos à planta, o causador do estresse será reconhecido e respondido da maneira devida pela planta com o sinal de alarme apropriado.

Portanto, pode-se dizer que a resposta aos estímulos externos é feita mediante alterações no padrão de desenvolvimento ou no metabolismo, baseando-se em processo de aprendizado e de memória por sinais elétricos e químicos das interações planta-ambiente (CORREIA, 2014; TREWAVAS, 2017). Comparando-se a capacidade cognitiva do homem, as plantas desse modo captam as informações do ambiente, integram ao seu organismo com a finalidade de oferecer uma resposta visando o seu bem-estar (TREWAVAS, 2017).

Há registros na literatura a respeito do *priming* em sementes, no qual os efeitos permanecem até mesmo no pós-germinação. Nesse contexto, Iqbal & Asharf (2007) realizando trabalho com trigo, observaram que as sementes tratadas em solução salina após germinarem demonstraram maior resistência durante a estação de crescimento. Por outro lado, Cayuela et al. (1996) no trabalho feito com a cultura do tomate observaram que o efeito do *priming* de sementes se dá de maneira mais acentuada nos estágios mais avançados de crescimento.

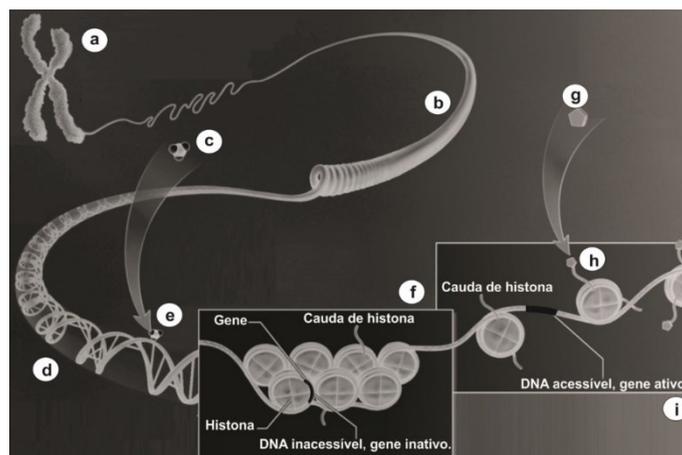
E efeitos decorrentes do *priming* são transmitidos para a progênie. No estudo realizado por Molinier et al. (2006), os autores notaram que ao ser utilizado radiação ultravioleta e flagelina como elementos estressantes, a modificação genômica de hiper-recombinação como resposta da planta a estas modificações também foram observadas nas plantas descendentes. Da mesma forma, estresses como danos causados por herbívoros e tratamento de ácido jasmônico em rabanete selvagem (*Raphanus raphanistrum* L.), foi observado por Agrawal (2002) onde ocorreu a transmissão das modificações genéticas, demonstrando assim efeito da memória ao estresse.

Alguns mecanismos podem ser apontados como os métodos utilizados pela planta visando superar eventos danosos à sua sobrevivência. O primeiro deles é o acúmulo de proteínas sinalizadoras, no qual ocorre o agrupamento de várias proteínas que só são ativadas mediante a exposição ao estresse (BRUCE et al., 2007), podendo acontecer pelo desencadeamento da proteína quinase frente às alterações dos níveis de cálcio (BRUCE et al., 2007). Dentre elas, o aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase com função antioxidante e que tem relação com a síntese do etileno, como foi visto por Reis (2009) em identificação de proteínas que expresse resposta ao estresse hídrico na palma forrageira *Opuntia cochenillifera* (L.) Mill. Para os autores, essa proteína tem relação com a síntese do etileno, fitormônio que age na ativação de genes de repostas ao estresse abiótico.

Também é descrito como uma possível ferramenta utilizada para o efeito de *priming*, o fator epigenético. Epigenética é o modo pelo qual os genes, em interação com fatores do meio ambiente, causam mudanças fenotípicas ao longo do tempo nos organismos (WADDINGTON, 1968; MULLER & PRADO, 2008).

O mecanismo consiste em um processo de alteração na atividade do DNA (ácido desoxirribonucleico) por metilação que é a adição de um grupo metil (CH<sub>3</sub>) no carbono 5 da citosina por uma enzima metiltransferase (YI & WU, 2017), atuando de certa forma como enzimas de restrição por cortar local específico do DNA (MOREIRA, 2014b).

A partir da descompactação e remodelação da cromatina, que pode ser causada pela acetilação (adição de um radical acetil - C<sub>2</sub>H<sub>3</sub>O) na estrutura da histona em resíduos da lisina ou pela própria metilação das histonas, que em alguns casos provoca a desativação de genes, sem alteração da molécula (MALDLUNG & COMAI, 2004; COSTA & PACHECO, 2013; JOH et al., 2014), sendo que o fluxo de informação pode ser realizado da cromatina para o DNA e vice-versa, ocorrendo dessa forma como mecanismo de auto-reforço para a manutenção da informação epigenética (MULLER & PRADO, 2008), como ilustrado na Figura 2.



**Figura 2** – Mecanismo de metilação no processo epigenético do DNA: (a) cromossomo; (b) rede de cromatina; (c) grupo metil; (d) DNA; (e) metilação de DNA podendo marcar o DNA e ativar ou reprimir genes; (f) histonas protegidas em torno das quais o DNA pode enrolar para compactação e regulação de genes; (g) fator epigenético; (h) ligação de fator epigenético na cauda de histona; (i) ligação de fatores epigenéticos nas caudas de histonas que altera a extensão em que o DNA é enrolado, bem como altera a disponibilidade de genes no DNA a ser ativado. Imagem: adaptado de NIH (2018).

A herança epigenética, segundo Fazzari & Grealley (2004), envolve, portanto, a transmissão de informações não codificadas em sequências de DNA de células a células novas ou de geração em geração. E que são as modificações covalentes do DNA ou de suas histonas responsáveis por transmitir informações epigenéticas.

Dessa forma, as alterações atuantes na formatação da molécula de DNA regulando genes, ficarão ativos e influentes na fisiologia envolvendo diversos fenômenos biológicos como no metabolismo, na variabilidade fenotípica e na herdabilidade (FRAGA et al., 2005).

As expressões alteradas dos genes e herdáveis, podem ser fixadas ao longo de várias gerações, devido à pressão de fatores ambientais seletivos, tornando-se adaptações permanentes da espécie (TAIZ et al., 2017). Segundo Cauly et al. (1996), os eventos epigenéticos devem ser vistos como modificações das estruturas cromossômicas, que irão registrar, sinalizar ou perpetuar as alterações realizadas.

Entretanto, vale ressaltar que para cada evento de estresse a possibilidade do efeito de priming ser considerado oriundo do processo epigenético, deve haver uma confirmação. Para tanto, é necessário que este fenômeno seja estável e hereditário pelo processo de divisão celular, mas sem nenhuma alteração na sequência do DNA e dessa forma, torna-se algo reversível. Portanto, quando as alterações têm caráter transgeracional há uma grande possibilidade de ser o efeito epigenético (LÄMKE & BÄURLE, 2017).

Ao realizarem pesquisas com *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., Sung e Amassino (2004) observaram que as plantas dessa espécie expostas ao frio de inverno, “memorizaram” o evento, possibilitando-as, após passarem por todo esse processo, florescimento na próxima primavera.

A modificação molecular que permite isso acontecer é a alteração na estrutura da cromatina do gene FLOWERING LOCUS C (FLC) do estado ativo para uma heterocromatina repressiva mitoticamente estável (YU & MICHAELS, 2010; JÉGU et al., 2014). A FLC impede a mudança da planta para o estado de floração quando ela é transcrita e a regulação epigenética do gene é o alvo principal da via de vernalização. Dessa forma, como código de memória epigenética necessário para a expressão FLC na prevenção do florescimento precoce (ZHAO et al. 2005; HEPWORTH & DEAN, 2015). A epigenética é uma ferramenta de fundamental importância para o processo de vernalização (SUNG & AMASSINO, 2004).

Outros estudos com *A. thaliana*, indicaram sinais da seca percebidos no processo de tradução da expressão do gene (YAMAGUCHI-SHINOZAKI & SHINOZAKI, 2005). Foi observado que as alterações que ocorreram se deram na região da cauda das histonas, especificamente na cromatina em torno dos genes responsáveis em dar resposta frente ao estresse hídrico. Dessa forma, quando a planta se apresenta sob condições de estresse hídrico ocorre o acúmulo dos genes RD29A, RD20 e AtGOLS2 de maneira transcrita; por outro lado, quando ocorre a reidratação o número da transcrição desses genes é reduzido a níveis basais.

Foi observado que à medida que houve a mudança nos níveis de descrição, o processo de acetilação da lisina 9 da histona H3 (H3K9<sub>ac</sub>), que está relacionado com o estado ativo da expressão genética, assim como, à presença

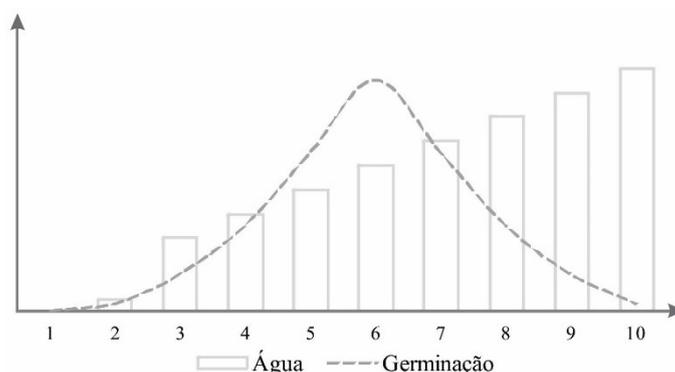
da RNA polimerase II nessas regiões de interesse, aumentou de maneira temporária em condições de estresse hídrico e diminuiu no período de reidratação (CAMPOS & REINBERG 2009; KIM et al., 2008, KIM et al., 2012).

Os estudos relacionados a este tema da memória hídrica são incipientes, sendo que em um primeiro momento as pesquisas desenvolvidas para elucidar melhor o evento do priming eram levadas em consideração alguns fatores abióticos como temperatura, porém, não era abordado o efeito da hidratação descontínua (DUBROVSKY, 1996). Contudo, foi observado que ao ocorrer este processo de ciclos de hidratação e desidratação, em algumas espécies, causou um aumento significativo da taxa de germinação assim como um melhor desenvolvimento das plantas.

Nesse contexto, Dubrovsky (1996) em estudo para entender melhor a resposta de sementes cactáceas ao processo da memória hídrica, notou que as mudanças, as quais ocorrem durante vários ciclos de hidratação descontínua, são mantidas durante o período de desidratação. E constatou que em resposta a estes ciclos, acontecem modificações no embrião da semente podendo ser acumuladas, conservadas ou memorizadas durante um período prolongado de desidratação. Além do mais, o processo é inerente ao desenvolvimento fisiológico das plantas com implicações ecológicas.

### 3.3. Efeitos positivos do processo da hidratação descontínua (HD)

O fenômeno do estresse hídrico, seja por excesso ou por escassez e ainda mesmo variando entre diferentes espécies de sementes, tende a ocasionar distúrbios, extenuação e morte ao embrião durante o processo germinativo. A ilustração da Figura 3, baseada na literatura, traz um esquema convencional sobre diferentes tipos de comportamentos germinativos de sementes ortodoxas submetidas à diferentes teores de água. Ver-se, portanto, o efeito dos extremos, escassez (1) e excesso (10) de água, tendendo ao efeito de baixa taxa de germinação.



**Figura 3.** Modelo hipotético sobre o efeito germinativo de sementes submetidas em diferentes teores de água.

Por outro lado, isso visto em uma hidratação de forma descontínua, os ciclos de hidratação de sementes podem trazer além de alterações maléficas, como em todo processo bioquímico, também resultados benéficos a semente. Alguns desses resultados foram vistos em diversos estudos.

Nascimento (2016), em estudo relacionando o efeito dos ciclos de hidratação descontínua em sementes de quatro espécies arbóreas nativas da Caatinga [*Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan var. *cebil* (Griseb.) Altschul., *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong., *Pityrocarpa moniliformis* (Benth.) Luckow & R.W. Jobson e *Pterogyne nitens* Tul.], foi constatado pelo autor que a influência foi benéfica em taxas e tempo médio de germinação. Da mesma forma, maior taxa e menor tempo de germinação ocorreram em sementes de *Medicago sativa* L. em resposta aos ciclos de hidratação/desidratação, em estudo realizado por Li et al. (2007). E em sementes de *Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poir., Lima (2019) também observou menor tempo de germinação.

Os ciclos de hidratação descontínua também possibilitaram maior influência na etapa da germinação de sementes de *Myracrodruon urundeuva* Allemão, estudadas por Hora & Meiado (2016) e maior velocidade de germinação em sementes de *Pilosocereus cattingicola* (Gürke) Byles & Rowley subsp. *salvadorensis* (Werderm.) estudadas por Lima & Meiado (2017).

Com a hipótese de que a memória hídrica nas sementes cactáceas tem relação com o clima do local de origem das espécies, Contreras-quiroz et al. (2016) verificaram que, de sete espécies estudadas da região montanhosa de Córdoba na Argentina, apenas uma (*Gymnocalycium mostii* (Gürke) Britton & Rose) demonstrou aumento na germinação e duas mexicanas estudadas [*Echinocactus platyacanthus* Link & Otto. e *Ferocactus pilosu* (Galeotti ex Salm-Dyck) Werdermann 1933] mostraram respostas positivas à hidratação descontínua. Rocio et al. (2016) também encontraram melhores taxas e velocidade de germinação para espécies mexicanas estudadas, inclusive *E. platyacanthus*

e *F. pilosus*. Para Contreras-quiroy et al. (2016), a memória da hidratação é mais comum em ambientes secos (áridos e semiáridos). O que pode explicar também as sementes de *Cereus jamacaru* Hort. Vindob. estudadas por Rito et al. (2009), com boa taxa e velocidade de germinação.

Entretanto, Silva et al. (2018) avaliando três espécies nativas da caatinga (*Cenostigma pyramidale* (Tul.) Gagnon & amp. GP Lewis, *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong e *Libidibia ferrea* (Mart. Ex Tul), LP Queiroz), não constataram efeito oriundo da hidratação e desidratação, embora também não tenha causado nenhum dano à germinação.

Além dos efeitos sobre a germinação, é possível observar consequências deste fenômeno sobre as fases iniciais de desenvolvimento da planta. No estudo com sementes de feijão desenvolvido por Aragão et al. (2002), os autores relataram maior vigor das plântulas após germinação. Em plântulas de *Antirrhium* spp. e *Dahlia* spp., originárias de sementes que passaram pela hidratação descontínua, Ozden et al. (2017) observaram que elas conseguiram acumular maior biomassa nas plântulas formadas. Da mesma forma, Hora & Meiado (2016) apontaram melhor desempenho na fase inicial de plântulas após germinação da espécie estudada.

Em plântulas de *Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poir. desenvolvidas após germinação, submetidas a ciclos de hidratação descontínua, Lima (2019) obteve maior comprimento da parte aérea, diâmetro do coleto mais espesso e maiores valores de massa seca de raízes e parte área.

Um maior crescimento em diâmetro também foi encontrado em plântulas de *Eugenia uniflora* L., após submetidas a ciclos sucessivos de alagamento, conforme estudo realizado por Artusi et al. (2018), os quais concluíram se tratar de memória hídrica da espécie em resposta ao estresse hídrico.

Também foi visto por Rodrigues (2018) que as plântulas de *Copaifera langsdorffii* Desf, submetidas à hidratação descontínua, apresentaram maior comprimento do folíolo, maior espessura do parênquima paliádico e área do lume dos elementos de vaso facilitando assim a captação de luz e translocação de água.

E embora as sementes de *Aspidosperma pyrifolium* Mart. estudadas por Santos & Dantas (2021), não tenham mostrado altas taxas de germinação, com aumento na quantidade dos ciclos de hidratação descontínua, o crescimento da parte aérea e da raiz durante os estágios iniciais da plântula foram bastante significativos. Santos (2019) analisando a relação estabelecida entre a hidratação descontínua e a resistência à dessecação em sementes de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore, constatou baixos níveis de tolerância à dessecação, porém foi possível visualizar níveis maiores de proteínas.

Desse modo, essas circunstâncias podem ser explicadas, conforme Conrath et al. (2006) e Bruce et al. (2007), pelo fato de que as plantas apresentam capacidade de memória quando elas são submetidas a um estresse anterior tendo uma resposta mais rápida e mais forte.

Outro aspecto positivo da hidratação descontínua, é a maior tolerância ao estresse abiótico adquirida pelas plantas quanto submetidas a esse fenômeno. Isso foi observado por vários autores como nas sementes de sorgo [*Sorghum bicolor* (L.) Moench], estudadas por Sarmiento et al. (2020), onde verificaram tolerância ao déficit hídrico durante o período germinativo. Com sementes de *Senna spectabilis* (DC.) H.S. Irwin e de *Barneby* var. *excelsa* (Schrad.) H.S. Irwin & Barneby, Lima et al. (2018) conseguiram evidenciá-las mais tolerante ao estresse hídrico.

As sementes das espécies estudadas por Lima & Meiado (2017), também apresentaram maiores resistências aos estresses hídrico e salino, assim como as espécies estudadas Li et al. (2007) superando os estresses hídrico e salino e por Nascimento (2016) com as sementes superando o estresse salino.

Em plantas de cana-de-açúcar, Zilliani (2019) concluiu que ao primeiro ciclo de estresse as plantas apresentaram melhor resposta a nível fisiológico, como assimilação líquida de CO<sub>2</sub>, transpiração foliar e condutância estomática. E durante o segundo ciclo, concentração interna foliar de CO<sub>2</sub>, além de maior biomassa adquirida.

Em algumas situações, a hidratação descontínua garante, segundo Dubrovsky (1996; 1998), elevado índice de sobrevivência quando estas passam pela dessecação. Visto na espécie estudada por Rito et al. (2009) que demonstraram um elevado índice de sobrevivência frente à ocorrência de dessecação.

Em relação a variações térmicas, Castro et al. (2019) constataram que sementes de *Leucaena leucocephala* (Lam.) promovem maior resistência quando as sementes são colocadas em temperaturas elevadas (40°C), com ciclos benéficos da hidratação e desidratação.

Outro fator analisado é que as sementes submetidas a estes ciclos apresentaram maior vigor e maior resistências aos déficits hídricos. Isso foi notado por Lima (2019), quando observou maior vigor e resistências aos déficits hídricos de sementes de *Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poir. submetidas a ciclos de hidratação descontínua.

Santos et al. (2018) ao avaliarem os ciclos de hidratação e desidratação em sementes de *Cereus jamacaru* DC, constataram que as sementes demonstraram alta resistência à dessecação mesmo antes de passar pelos ciclos de hidratação descontínua e tal circunstância possibilitou que não houvesse um acréscimo significativo nos níveis de tolerância ao estresse hídrico após o processo de hidratação descontínua. Já Araújo (2019), avaliando benefícios dos

ciclos de hidratação descontínua em sementes de feijão mungo (*Vigna radiata* L.) observou que, hidratação e desidratação em sucessivos ciclos proporcionam o decréscimo na germinação e no vigor das sementes, porém quando se tratou apenas de um único ciclo, houve o aumento na velocidade de germinação e crescimento da parte aérea.

O que também pode estar associado ao acúmulo de proteínas LEA (*late embryogenesis accumulated*), considerada parte do mecanismo de tolerância a dessecação à semente e suas características bioquímicas e estruturais no revestimento e proteção da membrana mitocondrial interna após a dessecação, permitindo a alternância entre reservatório do polipeptídeo altamente solúvel e desdobrado nativamente, sem prejudicar o funcionamento da membrana e reforçar a membrana em baixa hidratação (CUMING, 1999, TOLLETER et al., 2007; SHIH et al., 2008).

#### 4. CONSIDERAÇÕES FINAIS

O estresse hídrico em sementes provocado por ciclos de hidratação descontínua causa alterações moleculares e genéticas marcando o processo de memória hídrica.

As alterações genéticas relacionadas à memória hídrica podem estar associadas a processos epigenéticos que alteram atividades do DNA.

O fenômeno da memória hídrica também pode estar associado ao acúmulo de proteínas sinalizadoras, embora não se saiba quais e como atuam especificamente.

As principais vantagens da memória hídrica nas sementes são o aumento da taxa de germinação, a maior tolerância a seca e a dessecação, a redução do tempo de germinação das sementes e o maior vigor das plântulas.

#### REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGRAWAL, A.A. Herbivory and maternal effects: mechanisms and consequences of transgenerational induced plant resistance. **Ecology**, v.83, n.12, p.3408-3415, 2002. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[3408:HAMEMA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[3408:HAMEMA]2.0.CO;2)
- ALCANTARA-CORTES, J.S.; ACERO GODOY, J.; ALCÁNTARA CORTÉS, J.D.; SÁNCHEZ MORA, R.M. Principales reguladores hormonales y sus interacciones en el crecimiento vegetal. **Nova**, v.17, n.32, p.109-129, 2019.
- ARAÚJO, I.S.D. **Germinação e vigor de sementes de feijão mungo condicionadas em distintos ciclos de hidratação-desidratação**, 2019, 40f. Monografia (Graduação em Agronomia), Universidade Federal do Ceará, Fortaleza-CE, 2019.
- BEWLEY, J.D.; BLACK, M. **SEEDS: Physiology of Development and Germination**. 2nd ed. New York, Plenum Press, 1994, 445p.
- BEWLEY, J.D.; BRADFORD, K.J.; HILHORST, H.W.M.; NONOGAKI, H. Germination. In.: **Seeds: physiology of development, germination and dormancy**, 3rd Edition. Springer, New York: NY, p. 133-181, 2013. [https://doi.org/10.1007/978-1-4614-4693-4\\_4](https://doi.org/10.1007/978-1-4614-4693-4_4)
- BRIZOLA, J.; FANTIN, N. Revisão da literatura e revisão sistemática da literatura. **Revista de Educação do Vale do Arinos**, v.3, n.2, p.23-39, 2016. <https://doi.org/10.30681/relva.v3i2.1738>
- BRUCE, T.J.A.; METTHES, M.C.; NAPIER, J.A.; PICKETT, J.A. Stressful “memories” of plants: Evidence and possible mechanisms. **Plant Science**, v.173, p.603-608, 2007. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2007.09.002>
- CARVALHO, N.M.; NAKAGAWA, J. **Sementes: ciência, tecnologia e produção**. 5 ed. Jaboticabal: Funep, 2012. 588p.
- CASARIN, S.T.; PORTO, A.R.; GABATZ, R.I.B.; BONOW, C.A.; RIBEIRO, J.P.; MOTA, M.S. Tipos de revisão de literatura: considerações das editoras do Journal of Nursing and Health. **Journal of Nursing and Health**, v.10, n.esp., p. e20104031, 2020.
- CASTRO, R.A.de.; DANTAS, B.F.; MEIADO, M.V. Efeito da hidratação descontínua de sementes da invasora *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit em diferentes temperaturas, p. 310, 2019. In: **Anais...** Simpósio do Bioma Caatinga. Embrapa Semiárido-Resumo em anais de congresso (ALICE). Petrolina-PE, 2019.
- CASTRO, R.D.de.; BRADFORD, K.J.; HILHORST, H.W. Desenvolvimento de sementes e conteúdo de água, p. 51-68. In: FERREIRA, A. G; BORGHETTI, F. (eds.). **Germinação: do básico ao aplicado**. Artmed, Porto Alegre: RS, 2004, 324p.
- COCUCCI, A.E.; MARIATH, J.E.A. Gametogênese, fecundação, seleção do gametófilo mais apto, embriogênese e diásporo maduro. p. 15-30. FERREIRA, A. G; BORGHETTI, F. (eds.). **Germinação: do básico ao aplicado**. Artmed, Porto Alegre: RS, 2004, 324p.
- CONTRERAS-QUIROZ, M.R.; PANDO-MORENO, M.; FLORES, J.; JURADO, E. Effects of wetting and drying cycles on the germination of nine species of the *Chihuahuan Desert*. **Botanical Sciences**, v.94, n.2, p.221-228, 2016. <https://doi.org/10.17129/botsci.457>

- CONTRERAS-QUIROZ, M.R.; PANDO-MORENO, M.; JURADO, E.; FLORES, J.; BAUK, K.; GURVICH, D. E. Is seed hydration memory dependent on climate? Testing this hypothesis with Mexican and Argentinian cacti species. **Journal of Arid Environments**, v.130, p.94-97, 2016. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2016.03.001>
- CORREIA, S. Fito-hormona. **Revista de Ciência Elementar**, v.2, p.34, 2014. <http://doi.org/doi.org/10.24927/rce2014.034>
- COSTA, E.D.B.O.; PACHECO, C. Epigenética: regulação da expressão gênica em nível transcricional e suas implicações. **Semina: Ciências Biológicas e da Saúde**, v.34, n.2, p.125-136, 2013. <https://doi.org/10.5433/1679-0367.2013v34n2p125>
- CUMING, A.C. LEA Proteins, p.753-780. In.: SHEWRY, P. R; CASEY, R. (Eds). **Seed Proteins**. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 1999.
- DORONE, Y.; BOEYNAEMS, S.; FLORES, E.; JIN, B.; HATELEY, S.; BOSSI, F.; LÁZARO, E.; PENNINGTON, J.G.; MICHELIS, E.; DECKER, M.D.; VINTS, K.; BAATSEN, P.; BASSEL, G.W.; OTEGUI, M.S.; HOLEHOUSE, A.S.; EXPOSITO-ALONSO, M.; SUKENIK, S.; AARON D.; GITLER, A.D.; RHEE, S.Y. A prion-like protein regulator of seed germination undergoes hydration-dependent phase separation. **Cell**, v.184, n.16, p.4284-4298, 2021. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2021.06.009>
- DUBROVSKY, J.G. Discontinuous hydration as a facultative requirement for seed germination in two cactus species of the Sonoran Desert. **Journal of the Torrey Botanical Society**, v.125, p.33-39, 1998. <https://doi.org/10.2307/2997229>
- FAZZARI, M.J.; GREALLY, J.M. Epigenomics: beyond CpG islands. **Nature Reviews Genetics**, v.5, n.6, p.446-455, 2004. <https://doi.org/10.1038/nrg1349>
- FENNER, M.; THOMPSON, K. **The ecology of seeds**. Cambridge University Press, 2005, 260p. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511614101>
- FERRAZ-GRANDE, F.G.A.; TAKAKI, M. Efeitos da luz, temperatura e estresse de água na germinação de sementes de *Caesalpinia peltophoroides* Benth. (Caesalpinioideae). **Bragantia**, v.65, n.1, p.37-42, 2006. <https://doi.org/10.1590/S0006-87052006000100006>
- FRAGA, M.F.; BALLESTAR, E.; PAZ, M.F.; ROPERO, S.; SETIEN, F.; BALLESTAR, M. L.; HEINE-SUNER, D.; CIGUDOSA, J.C.; URIOSTE, M.; BENITEZ, J.; BOIX-CHORNET, M.; SANCHEZ-AGUILERA, A.; LING, C.; CARLSSON, E.; POULSEN, P.; VAAG, A.; STEPHAN, Z.; SPECTOR, T.D.; WU, Y.Z.; PLASS, C.; ESTELLE, M. Epigenetic differences arise during the lifetime of monozygotic twins. **Proceedings of National Academy of Sciences**, v.102, n.30, p.10604-10609, 2005. <https://doi.org/10.1073/pnas.0500398102>
- GUIMARÃES, R.M. **Fisiologia de sementes – produção e tecnologia de sementes**. Lavras: UFLA/FAEPE, 1999. 129p.
- HAURY, J.; THIÉBAUT, G.; COUDREUSE, J.; MULLER, S. Les lichens, briófitas, ptéridophytes et phanérogames aquatiques. **Sciences Eaux & Territoires**, (spécial ingénieries-eat-25), p.23-36, 2008.
- HEPWORTH, J.; DEAN, C. Flowering Locus C's lessons: conserved chromatin switches underpinning developmental timing and adaptation. **Plant Physiology**, v.168, n.4, p.1237-1245, 2015. <https://doi.org/10.1104/pp.15.00496>
- HORA, I.; MEIADO, M. A hidratação descontínua em sementes favorece a produção de mudas de *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Anacardiaceae). **Agroforestalis News**, v.1, n.1, p.20-24, 2016.
- JÉGU, T.; LATRASSE, D.; DELARUE, M.; HIRT, H.; DOMENICHINI, S.; ARIEL, F.; CRESPI, M.; BERGOUNIOUX, C.; RAYNAUD, C.; BENHAMED, M. The BAF60 subunit of the SWI/SNF chromatin-remodeling complex directly controls the formation of a gene loop at flowering locus C in *Arabidopsis*. **The Plant Cell**, v.26, n.2, p.538-551, 2014. <https://doi.org/10.1105/tpc.113.114454>
- JISHA, K.C.; VIJAYAKUMARI, K.; PUTHUR, J.T. Seed priming for abiotic stress tolerance: an overview. **Acta Physiologiae Plantarum**, v.35, p.1381-1396, 2013. <https://doi.org/10.1007/s11738-012-1186-5>
- JOH, R.I.; PALMIERI, C.M.; HILL, I.T.; MOTAMEDI, M. Regulation of histone methylation by noncoding RNAs. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Gene Regulatory Mechanisms**, v.1839, n.12, p.1385-1394, 2014. <https://doi.org/10.1016/j.bbagr.2014.06.006>
- KIM, J.M.T.K.; ISHIDA, J.; MATSUI, A.; KIMURA, H.; SEKI, M. Transition of chromatin status during the process of recovery from drought stress in *Arabidopsis thaliana*. **Plant and Cell Physiology**, v.53, n.5, p.847-856, 2012. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcs053>
- LÄMKE, J.; BÄURLE, I. Epigenetic and chromatin-based mechanisms in environmental stress adaptation and stress memory in plants. **Genome Biology**, v.18, n.1, p.1-11, 2017. <https://doi.org/10.1186/s13059-017-1263-6>
- LEÃO, N.V.N.; CAMPOS, M.V.A.; FELIPE, S.H.S.; SHIMIZU, E.S.C. Influência da quantidade de água no substrato sobre a germinação de sementes de pau-preto (*Cenostigma tocaninum* Ducke). **Enciclopédia Biosfera**, v.16, n.29, p.970-980, 2019. [https://doi.org/10.18677/EnciBio\\_2019A77](https://doi.org/10.18677/EnciBio_2019A77)
- LI, R.; MIN, D.; CHEN, L.; CHEN, C.; HU, X. Hydropriming accelerates seed germination of *Medicago sativa* under stressful conditions: A thermal and hydrotime model approach. **Legume Research**, v.40, n.4, p.741-747, 2017. <https://doi.org/10.18805/lr.v0i0.8404>

- LIMA, A.T.; CUNHA, P.H.J.; DANTAS, B.F.; MEIADO, M.V. Does discontinuous hydration of *Senna spectabilis* (DC.) HS Irwin & Barneby var. *excelsa* (Schrud.) HS Irwin & Barneby (Fabaceae) seeds confer tolerance to water stress during seed germination? **Journal of Seed Science**, v.40, n.1, p.36-43, 2018. <https://doi.org/10.1590/2317-1545v40n1182838>
- LIMA, A.T.; MEIADO, M.V. Discontinuous hydration alters seed germination under stress of two populations of cactus that occur in different ecosystems in Northeast Brazil. **Seed Science Research**, v.27, n.4, p.292-302, 2017. <https://doi.org/10.1017/S0960258517000241>
- MADLUNG, A.; COMAI, L. The effect of stress on genome regulation and structure. **Annals of Botany**, v.94, n.4, p.481-495, 2004. <https://doi.org/10.1093/aob/mch172>
- MARCOS FILHO, J. **Fisiologia de sementes de plantas cultivadas**. Piracicaba: Fealq, 2015. 665p.
- MEIADO, M.V. Evidências de memória hídrica em sementes da Caatinga. In: STELMANN, J.R.; ISAIAS, R.M.S.; MODOLO, L.V.; VALE, F.H.A.; SALINO, A. (Orgs.). **Anais... 64º Congresso Nacional de Botânica: botânica sempre viva**. Belo Horizonte, Sociedade Botânica do Brasil, 2013, p. 89-94.
- MEIADO, M.V.; SILVA, F.F.S.; BARBOSA, D.C.A.; SIQUEIRA-FILHO, J. A. **Diaspore of the caatinga: a review. Flora of the Caatingas of the São Francisco River: Natural History and Conservation**. Rio de Janeiro: Andrea Jakobsson Estúdio Editorial, p. 306-365, 2012.
- MOREIRA, C. Desenvolvimento Embrionário das Angiospérmicas. **Revista Ciência Elementar**, v.2, n.4, p.246, 2014a. <http://doi.org/10.24927/rce2014.246>
- MOREIRA, C. Enzima de restrição. **Revista Ciência Elementar**, v.2, n.2, p.33, 2014b. <http://doi.org/doi.org/10.24927/rce2014.033>
- MULLER, H.R.; PRADO, K.B. Epigenética: um novo campo da genética. **Rubs**, v.1, n.3, p.61-69, 2008.
- NASCIMENTO, J.P.B. **Hidratação descontínua de sementes como nova alternativa para a produção de mudas destinadas à recuperação de ambientes degradados na caatinga**, 76 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação), Universidade Federal de Sergipe, São Cristóvão-SE, 2016.
- NIH - National Institutes of Health. **A scientific illustration of how epigenetic mechanisms can affect health**, 2018. Disponível em: <https://commonfund.nih.gov/epigenomics/figure>. Acesso: 15 de março de 2023.
- OZDEN, E.; ERMIS, S.; DEMIR, I. Seed priming increases germination and seedling quality in *Antirrhinum*, *Dahlia*, *Impatiens*, *Salvia* and *Zinnia* seeds. **Journal of Ornamental Plants**, v.7, n.3, p.171-176, 2017.
- PÁDUA, E.M.M.D. Análise de conteúdo, análise de discurso: questões teórico-metodológicas. **Revista de Educação Puc-Campinas**, v.13, p.21-30, 2002.
- PAPARELLA, S.; ARAÚJO, S.S.; ROSSI, G.; WIJAYASINGHE, M.; CARBONERA, D.; BALESTRAZZI, A. Seed priming: state of the art and new perspectives. **Plant Cell Reports**, v.34, p.1281-1293, 2015. <https://doi.org/10.1007/s00299-015-1784-y>
- PAREJO-FARNÉS, C.; APARICIO, A.; ALBALADEJO, R.G. Una aproximación a la ecología epigenética en plantas. **Ecosistemas**, v.28, n.1, p.69-74, 2019. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1605>
- PARISI, J.J.D.; SANTOS, A.F.D.; BARBEDO, C.J.; MEDINA, P.F. Patologia de sementes florestais: danos, detecção e controle, uma revisão. **Summa Phytopathologica**, v.45, n.2, p.129-133, 2019. <https://doi.org/10.1590/0100-5405/188545>
- RAMPAZZO, L. **Metodologia científica: para alunos dos cursos de graduação e pós-graduação**. 8 ed. São Paulo: Edições Loyola, 2015. 154p.
- RITO, K.F.; ROCHA, E.A.; LEAL, I.R.; MEIADO, M.V. As sementes de mandacaru têm memória hídrica. **Boletín de la Sociedad Latinoamericana y del Caribe de Cactáceas y otras Suculentas**, v.6, n.1, p.26-31, 2009.
- RODRIGUES, A.L. **Respostas fisiológicas e estruturais em plantas submetidas a estresse hídrico recorrente em diferentes condições de luz**. 2018, 114f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas - Botânica), Instituto de Biociências, Universidade do Estadual Paulista, Botucatu-SP, 2018.
- RUSSEL, P.G.; MUSIL, A.F. Las plantas deben dispersar sus semillas. In: USDA. **Semillas**. México: Continental, 1969. p.155-170.
- SANTOS, C.S. **Mecanismos envolvidos na tolerância à dessecação em sementes e plântulas de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook. f. ex S. Moore (Bignoniaceae)**, 2019. 85 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação), Universidade Federal de Sergipe, São Cristóvão-SE, 2019.
- SANTOS, K.C.dos.; DANTAS, B.F. Influência da hidratação descontínua em sementes armazenadas de *Aspidosperma pyrifolium* Mart. Zucc. **Revista Agronomia Brasileira**, v.5, p.1-7, 2021. <https://doi.org/10.29372/rab202110>
- SARMENTO, E.C.S.; OLIVEIRA, S.F.de.; CABRAL, F.S.A.; OLIVEIRA, F.D.; DUTRA, A.S. Physiological potential of sorghum seeds under discontinuous hydration and water deficiency conditions. **Revista Ciência Agronômica**, v.51, v.4, p. e20207200, 2020. <https://doi.org/10.5935/1806-6690.20200069>
- SEVERINO, A.J. **Metodologia do trabalho científico** [Livro Eletrônico]. 1 Ed. São Paulo: Cortez, 2013, 274p.

- SHARAFIZAD, M.; NADERI, A.; SIADAT, S.A.; SAKINEJAD, T.; LAK, S. Effect of salicylic acid pretreatment on germination of wheat under drought stress. **Journal of Agricultural Science**, v.5, n.3, p.179-199, 2013. <https://doi.org/10.5539/jas.v5n3p179>
- SHIH, M.D.; HOEKSTRA, A.H.; HSING, Y.I.C. Late Embryogenesis Abundant Proteins. **Advances in Botanical Research**, v.48, p.211-255, 2008. [https://doi.org/10.1016/S0065-2296\(08\)00404-7](https://doi.org/10.1016/S0065-2296(08)00404-7)
- SILVA, B.C.; COSTA, E.C.; SALDANHA, M.A.; PROCKNOW, D.; SOUZA, P.D.de.; CRODA, J.P.; CAPITANI, L.C. Métodos de controle e prevenção de insetos-praga em povoamentos florestais. **Brazilian Journal of Development**, v.6, n.7, p.48477-48496, 2020b. <https://doi.org/10.34117/bjdv6n7-480>
- SILVA, E.A.A.; OLIVEIRA, J.M.; PEREIRA. Fisiologia de sementes. p. 15-40. In.: BARBEDO, C.J.; SANTOS JÚNIOR, N.A. (eds) **Sementes do Brasil - produção e tecnologia para espécies da flora brasileira**. Instituto de Botânica, São Paulo: SP, 2018.
- SILVA, G.A. da.; PACHECO, M.V.; LUZ, M.N. da.; NONATO, E.R.L.; DELFINO, R.D.C.H.; PEREIRA, C.T. Fatores ambientais na germinação de sementes e mecanismos de defesa para garantir sua perpetuação. **Research, Society and Development**, v.9, n.11, p. e93491110524-e93491110524, 2020a. <http://dx.doi.org/10.33448/rsd-v9i11.10524>
- TISSOT-SQUALLI, M.L. **Introdução à botânica sistemática**. Ijuí-RS: Ed. Unijuí, 2006, 144p.
- TOLLETER, D.; JAQUINOD, M.; MANGAVEL, C.; PASSIRANI, C.; SAULNIER, P.; MANON, S.; TEYSSIER, E.; PAYET, N.; MACHEREL, M. H.A.; MACHEREL, D. Structure and function of a mitochondrial late embryogenesis abundant protein are revealed by desiccation. **The Plant Cell**, v.19, n.5, p.1580–1589, 2007. <https://doi.org/10.1105/tpc.107.050104>
- YU, X.; MICHAELS, S.D. The *Arabidopsis* Paf1c complex component CDC73 participates in the modification of flowering locus C chromatin. **Plant Physiology**, v.153, n.3, p.1074-1084, 2010. <https://doi.org/10.1104/pp.110.158386>
- ZHAO, Z.; YU, Y.; MEYER, D.; WU, C.; SHEN, W.H. Prevention of early flowering by expression of FLOWERING LOCUS C requires methylation of histone H3K36. **Nature cell biology**, v.7, n.12, p.1256-1260, 2005. <https://doi.org/10.1038/ncb1329>
- ZILLIANI, R.R. **Análise fisiológica de variantes somaclonais e da memória transgeracional em plantas de cana-de-açúcar submetidas deficiência hídrica**. 2019. 91f. Tese (Doutorando em Produção Vegetal), Universidade do Oeste Paulista, Presidente Prudente-SP, 2019.