

GERMINAÇÃO

PRINCÍPIOS, PROCESSOS E APLICAÇÕES

organizador
Fabian Borghetti



Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
(Câmara Brasileira do Livro, SP, Brasil)

Germinação : princípios, processos e aplicações /
organização Fabian Borghetti. -- 1. ed. --
Brasília, DF : Rede de Sementes do Cerrado,
2024.

Vários autores.

Bibliografia.

ISBN 978-85-99887-20-2

1. Sementes - Armazenamento 2. Sementes -
Germinação 3. Sementes - Morfologia 4. Sementes -
Produção I. Borghetti, Fabian.

24-233063

CDD-634.92

Índices para catálogo sistemático:

1. Sementes florestais : Guia para germinação de
espécies nativas : Engenharia florestal
634.92

Aline Grazielle Benitez – Bibliotecária – CRB-1/3129



Rede de Sementes do Cerrado

- 📍 Ed. Imperador, sl. 102, SEP/Norte, qd. 513,
bl. D, nº 38, Brasília/DF. CEP: 70769-900.
- ☎ (61) 98103-9038
- 🌐 www.rsc.org.br
- ✉ contato@rsc.org.br

GERMINAÇÃO E ESTABELECIMENTO DE ESPÉCIES ARBÓREAS EM FLORESTAS TROPICAIS ÚMIDAS

*Juliana Müller Freire¹, Lausanne Soraya de Almeida²,
Fatima Conceição Márquez Piña-Rodrigues³*

1. Introdução

As florestas tropicais representam o bioma mais rico em espécies da Terra, abrigando mais de 50% das espécies vegetais em apenas 7% da área terrestre (Hill e Hill, 2001). Em comparação com a maioria das plantas de florestas de zonas temperadas, as espécies arbóreas tropicais ocorrem frequentemente em densidade populacional mais baixa, apresentam maior frequência de dispersão de sementes e/ou polinização por animais (Araújo *et al.*, 2009; Ferraz *et al.*, 2004) e são propensas a ter mecanismos de exogamia, tais como dioécia ou autoincompatibilidade (Wright, 1996). Além disso, nos ecossistemas florestais tropicais, a diversidade e a complexidade dos padrões fenológicos são maiores do que nos temperados (Borchert, 1983). No Brasil, as grandes florestas tropicais úmidas são a Mata Atlântica e a Amazônia. O Manual Técnico da Vegetação Brasileira (IBGE, 2012) define diferentes tipologias florestais dentro de cada um destes biomas. Há as florestas sazonalmente secas (ver capítulo XV), também conhecidas como florestas estacionais, e as florestas úmidas, denominadas tecnicamente de florestas ombrófilas, palavra de origem grega que significa “amigo das chuvas”, que tem o mesmo significado de pluvial, de origem latina. As florestas ombrófilas são um tipo de vegetação que depende de regime de chuvas abundantes e constantes e podem ser classificadas como densa, aberta e mista, as quais apresentam respectivamente as seguintes características, de acordo com o Sistema Nacional de Informações Florestais (SNIF, 2020):

- **Floresta ombrófila densa:** Vegetação densa em todos os estratos (arbóreo, arbustivo, herbáceo e lianas); compreende a região amazônica e costeira da Mata Atlântica, onde há predomínio de ambiente úmido;
- **Floresta ombrófila aberta:** Vegetação menos densa, comum em regiões de transição da Amazônia com áreas adjacentes mais secas do que a floresta ombrófila densa;

1 Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Centro Nacional de Pesquisa de Agrobiologia, Embrapa Agrobiologia, Seropédica (RJ), Brasil.
2 Departamento de Engenharia Florestal, Laboratório de Análises de Sementes Florestais, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa (MG), Brasil.
3 Centro de Ciências e Tecnologias para Sustentabilidade, Curso de Engenharia Florestal, Universidade Federal de São Carlos, Campus Sorocaba (SP), Brasil.

- **Floresta ombrófila mista:** Vegetação conhecida como mata de araucária, de ocorrência no sul do Brasil; as chuvas são constantes no decorrer do ano, e as temperaturas são inferiores em relação às florestas ombrófilas densa e aberta.

A floresta ombrófila densa está associada a fatores climáticos tropicais como elevadas temperaturas (médias de 25°C) e alta precipitação, bem distribuída durante o ano (de 0 a 60 dias secos), o que determina uma situação bioecológica praticamente sem período seco (IBGE, 2012). Em florestas úmidas, de modo geral, ocorre uma grande variação de comportamentos reprodutivos, considerando que as plantas normalmente têm acesso durante todo o ano à água, luz solar e temperaturas quentes, sem a estação de repouso e regular em nível comunitário dos sistemas temperados (Morellato *et al.*, 2000). Assim, diferentes estratégias adaptativas permitem a coexistência de maior diversidade de espécies, cada uma se especializando em diferentes habitats e nichos ecológicos (Piña-Rodrigues *et al.*, 2015). Na Mata Atlântica mais úmida (ombrófila), a floração ocorre sincronizada principalmente na estação chuvosa (Morellato *et al.*, 2000), e as sementes grandes são dominantes, possuindo menor dormência (ver Volis e Bohrer, 2013), ou apresentando seleção para dormência física em algumas famílias, especialmente Fabaceae (Souza *et al.*, 2015).

Já nas florestas sazonais, caracterizadas por variações cíclicas de temperatura e/ou precipitação, como as florestas estacionais semidecíduas, a menor umidade é um fator limitante para o recrutamento de novos indivíduos durante a estação seca. Nestes casos, a germinação geralmente é sincronizada com as condições ambientais e coincide com o início da estação chuvosa (Baskin e Baskin, 2014a; Fenner e Thompson, 2005). Um mecanismo que permite o desenvolvimento de tal comportamento é a dormência das sementes, estratégia adaptativa que impede ou retarda a germinação durante períodos climaticamente desfavoráveis, considerados muito curtos para o estabelecimento das plântulas (ver capítulo VI).

Com foco nas florestas tropicais úmidas, este capítulo tem como objetivo apresentar estudos sobre ecologia da germinação, buscando associar as características das sementes às estratégias evolutivas de sobrevivência e adaptação ao ambiente, enfatizando a autoecologia de espécies florestais tropicais de zonas úmidas da Amazônia e da Mata Atlântica.

2. Ecologia da germinação na Mata Atlântica e Amazônica: conceitos básicos

As fases de dispersão de sementes, germinação e estabelecimento de plântulas são consideradas as mais críticas no ciclo de vida da planta. A transição de semente para plântula implica mudança de condição de indivíduos heterótrofos para autotróficos, de quiescentes para ativos, de protegidos dentro do tegumento para serem expostos a todos os elementos ambientais (Donohue *et al.*, 2010). Na maioria dos casos, apenas pequena proporção das sementes produzidas pela planta-mãe chega a se tornar novos indivíduos estabelecidos (Harper, 1977). Os mecanismos que minimizam o risco desta transição sofrem forte pressão de seleção (Meyer *et al.*, 1997) e muitas características físicas e funcionais das sementes são direcionadas pela evolução visando contribuir para o sucesso no estabelecimento de uma espécie. As espécies arbóreas tropicais ainda são pouco conhecidas em relação à sua ecologia da germinação, o que se deve, dentre outros fatores, à enorme riqueza desses ambientes. Diferentemente das agrícolas,

as espécies florestais tropicais têm características não melhoradas, expressando adaptações ao ambiente em sua germinação. O estudo das exigências de germinação de espécies florestais pode contribuir para um maior conhecimento da sua ecologia e para a definição de práticas adequadas ao seu manejo e plantio em áreas naturais (Piña-Rodrigues *et al.*, 1990).

A germinação de sementes pode ser representada em termos macroscópicos pela emissão da raiz primária no *sensu* botânico; já no *sensu* fisiológico, a germinação envolve ainda os processos de embebição e desenvolvimento do embrião (Labouriau, 1983). Essas definições se somam ao conceito tecnológico, em que a germinação é representada pela formação da plântula com suas estruturas completas (Baskin e Baskin, 2014a; Ranal e Santana, 2006), o que viabiliza o seu estabelecimento em condições de campo. Para os tecnologistas de sementes, a germinação é considerada como a formação de plântula normal, isto é, com todas as partes principais presentes e saudáveis, desenvolvida sob condições favoráveis (Brasil, 2009). As Regras para Análise de Sementes - RAS, documento oficial desenvolvido pelo Ministério da Agricultura e Pecuária - Mapa, consideram a germinação de um lote de sementes com base na formação de plântulas normais (Brasil, 2009). Por outro lado, o termo “emergência” é aplicado para expressar o vigor das sementes (*sensu* tecnológico) ou a emergência das plântulas em condições não controladas em campo. Germinabilidade é a proporção de sementes que germinam em uma amostra de tamanho conhecido, nas quais o processo de germinação alcança o fim por meio da protrusão (ou emergência) de um embrião transformado em plântula (Ranal e Santana, 2006). O processo de germinação (condições controladas, ex.: no germinador) ou emergência (condições não controladas, ex.: no campo) dependem do nível de vigor das sementes, e lotes de sementes menos vigorosos podem ter redução da velocidade de germinação e germinabilidade, e menor homogeneidade de formação das plântulas (Carvalho e Nakagawa, 2012). Apesar do termo germinação ser amplamente difundido para indicar o processo germinativo, é o vigor que exerce grande impacto na qualidade e quantidade de plantas geradas tanto em viveiro quanto em semeadura direta em campo (Almeida, 2021). No Brasil, esses conceitos são aplicados em estudos de germinação mais associados à tecnologia de sementes. A maioria dos trabalhos não aborda as pressões seletivas do ambiente que respondem por determinado comportamento físico ou fisiológico da semente, o que limita a discussão sobre a importância de tais características na trajetória das comunidades vegetais.

3. Estratégias adaptativas, filtros ambientais e nichos de germinação

O estabelecimento das espécies nas florestas é um processo limitado pela taxa de deposição de sementes e por processos baseados no nicho de germinação (Donohue *et al.*, 2010). Esses processos estão relacionados à especialização de habitat e características funcionais de cada espécie. Por isso, o conhecimento em relação à ecologia e estratégias de germinação de espécies em florestas tropicais úmidas, somado à sua alta diversidade biológica, é prioritário para a pesquisa científica e para ações de restauração e conservação (Lima *et al.*, 2024). O momento da germinação das sementes de cada espécie numa comunidade é determinado por uma multiplicidade de fatores seletivos bióticos e abióticos que atuam simultaneamente, muitas vezes em direções opostas (Dalling *et al.*, 2011). O sucesso no estabelecimento das plantas depende em grande parte da sua capacidade de dispersão e da disponibilidade de locais com condições adequadas para a sua germinação e estabelecimento (Howe e Miritti, 2004).

Estes locais são frequentemente referidos como "locais seguros" (*safe sites*, ver Harper, 1977), e as condições ambientais específicas que permitem que as sementes germinem e as plântulas se estabeleçam com sucesso compõem os "nichos de regeneração" de cada espécie (Grubb, 1977). Em alguns casos, um nicho de germinação mais amplo corresponde a um nicho ou área ecológica mais ampla (Donohue *et al.*, 2010). Espécie típica de florestas úmidas, a juçara (*Euterpe edulis* Martius), por exemplo, é uma palmeira tropical que floresce no início da estação chuvosa e frutifica por longo período tanto na estação chuvosa quanto seca. Apesar de possuir sementes grandes e recalcitrantes, sensíveis à dessecação (Andrade e Pereira, 1997), a juçara possui germinação expressiva tanto sob potenciais hídricos negativos ($\psi = -0,4$ e $-0,8$ MPa) como sob condições de alagamento ($\psi = 0$ MPa), apresentando sementes indiferentes à luz (Braz *et al.*, 2014). A capacidade das sementes germinarem em potenciais hídricos negativos permite a colonização de habitats onde plantas sensíveis à seca não podem habitar, o que pode explicar a ampla distribuição geográfica da espécie, incluindo a Mata Atlântica e o Cerrado. Em contraste, *Syagrus weddelliana* (H.Wendl.) Becc., palmeira de sub-bosque, apresenta nicho germinativo estreito, com germinação inexpressiva em potenciais hídricos negativos e em condições de inundação, provavelmente restringindo a sua ocorrência para habitats bem drenados da Mata Atlântica (Braz *et al.*, 2014). Por outro lado, estudo conduzido por Daibes *et al.* (2019) com dez espécies amazônicas mostrou que *Apuleia molans* Spruce ex Benth., considerada como tendo uma ampla faixa de distribuição, mostrou a faixa mais estreita de germinação ótima ($20-35^{\circ}\text{C}$), sugerindo que a amplitude do nicho de germinação nem sempre está ligada a uma faixa de distribuição mais ampla.

As plantas, como os demais seres vivos, "investem" em diferentes estratégias de reprodução. Espécies que exploram nichos ecológicos vazios e produzem elevado número de sementes a cada ciclo reprodutivo, são em grande parte representadas pelas espécies pioneiras e de estádios sucessionais iniciais, que produzem sementes pequenas, dormentes, e em grande quantidade (Han *et al.*, 2022; Piña-Rodriguez e Piratelli, 1993; Piña-Rodriguez *et al.*, 2015; Swaine e Whitmore, 1988). Em contraste, as espécies tipicamente competidoras, e que ocupam nichos já bem preenchidos, investem energia no crescimento, produzindo proles menos numerosas e com tamanho maior do que as de estádios sucessionais iniciais (Foster, 1986). Este grupo (i.e., espécies de sucessão tardia) possui sementes maiores, que tendem a possuir dormência complexa ou não possuir dormência, e se beneficiam da germinação precoce, maximizando seu crescimento antes do início de condições desfavoráveis (Venable e Brown, 1988). Um aumento de 10 vezes na massa de sementes está associado a uma diminuição de 10 vezes no número de sementes que uma planta pode produzir por unidade de copa por ano (Aarssen e Jordan, 2001; Henry e Westoby 2001).

Em florestas úmidas, em especial nas mais bem preservadas, as sementes grandes são dominantes e apresentam maior sucesso de estabelecimento em florestas de estádios sucessionais mais tardios (Werden *et al.*, 2020). Rubio de Casas *et al.* (2017) analisaram um grande conjunto de dados de Fabaceae ($n = 216.000$ observações de 532 espécies) e confirmaram a hipótese de que a dormência e o menor tamanho da semente prevaleceram em ambientes temperados e sazonais, enquanto as sementes maiores e não dormentes foram concentradas em ambientes úmidos e tropicais. Estudos sobre 60 espécies madeireiras de terra firme nativas da Amazônia evidenciaram a predominância de sementes de tamanho grande (69% das espécies estudadas), dispersão zoocórica (60%), e germinação em período de até três meses (69%), ou seja, sem dormência (Ferraz *et al.*, 2004). A redução da proporção de sementes grandes e da zoocoria em

florestas é indicador de perturbação em florestas tropicais úmidas (Piña-Rodrigues *et al.*, 2015). A dormência em sementes tende a diminuir, e o tamanho da semente tende a aumentar em direção ao equador (Baskin e Baskin, 2014a), havendo tendência biogeográfica na distribuição latitudinal global destas características (Moles *et al.*, 2007). Devido a sua ocorrência predominantemente no cinturão tropical, grande parte das espécies não possui dormência e tem comportamento recalcitrante nas florestas tropicais úmidas (Ferraz *et al.*, 2004; Lima Junior *et al.*, 2014; Rubio de Casas *et al.*, 2017; Tweddle *et al.*, 2003).

Sementes sensíveis à dessecação (recalcitrantes) têm maior probabilidade de serem dispersas na estação chuvosa, enquanto as sementes tolerantes à dessecação têm maior probabilidade de serem dispersas na estação seca (Marques *et al.*, 2018). Este padrão já foi relatado em florestas semiperenes do Panamá (Daws *et al.*, 2005), no México (Rodríguez *et al.*, 2000) e na Mata Atlântica (Piña-Rodrigues e Piratelli, 1993). Em alguns casos, como para a espécie *Swartzia langsdorffii* Raddi, apesar de a semente ser recalcitrante, sua dispersão inicia-se no mês com menor precipitação, o que pode levar à morte das sementes por dessecação. Entretanto, essa espécie apresenta adaptações do fruto, incluindo poros distribuídos por todo o tegumento, muitos estômatos na epiderme do eixo hipocótilo-radícula, um microclima criado pelo pericarpo, e um arilo que mantém o teor de umidade elevado, além da composição química e da morfologia das sementes. Isso possibilita que as sementes permaneçam viáveis no solo por até 7 meses após a dispersão, sem diminuição significativa no teor de água, aumentando as chances de sobrevivência na fase de plântula (Vaz *et al.*, 2016).

O valor adaptativo da dormência e do tamanho das sementes é associado a outras forças seletivas além do clima, como a variabilidade do ambiente (Rubio de Casas *et al.*, 2017) e as taxas de predação (Dalling *et al.*, 2011; Volis e Bohrer, 2013). Em ambientes cuja condição favorável à germinação é mais constante, como as florestas úmidas, as sementes grandes e não dormentes seriam selecionadas, enquanto em ambientes imprevisíveis, com alta variação interanual nas condições de precipitação, por exemplo, sementes com dormência seriam selecionadas (Volis e Bohrer, 2013). Entretanto, diferentes combinações de tamanho de sementes e dormência podem ser encontradas, e um certo grau de dormência das sementes é vantajoso não apenas em ambientes temporalmente imprevisíveis, mas também em ambientes temporalmente previsíveis e com alta competição (Volis e Bohrer, 2013). Algumas espécies de florestas úmidas podem apresentar mecanismos de dormência relacionados ao favorecimento de sua germinação e estabelecimento. Este é o caso de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. (Piña-Rodrigues e Mota, 2000) e de *Virola gardneri* (A.DC.) Warb. Suas sementes são recalcitrantes, grandes, variam de tamanho na sua região de ocorrência e apresentam combinação de dormência pela presença de inibidores e embrião imaturo. Sementes dispersas no início da estação chuvosa podem ser favorecidas pelo transporte através da água e podem se manter umedecidas sob a serapilheira; esses processos atuam na “lavagem” de inibidores da germinação e propiciam a manutenção da sua viabilidade até que ocorram condições apropriadas para sua germinação sob o dossel florestal.

Espécies com ampla distribuição geográfica e sujeitas a diferentes condições climáticas podem produzir sementes com diferentes tamanhos, formas, graus de dormência e de tolerância à dessecação (Freire *et al.*, 2015; Martins *et al.*, 2019; Tweddle *et al.*, 2003). Em muitos casos, a ecologia reprodutiva é moldada para que a germinação ocorra em período apropriado e coincidente com as melhores chances de estabelecimento e sobrevivência da plântula, ou mesmo para manter a grande riqueza de espécies nestas comunidades (Wright, 1996). Por exemplo, o comportamento germinativo de sementes de seis populações da

trepadeira neotropical *Dalechampia scandens* L. (Euphorbiaceae) originárias de ambientes de sazonalidade contrastante a precipitação foi estudada por Martins *et al.* (2019). Os autores observaram diferenças genéticas entre as populações no comportamento de germinação, com maior dormência nas sementes dos ambientes mais sazonais.

Ambientes menos sazonais, mas que apresentam razoável imprevisibilidade, também podem selecionar a dormência como estratégia adaptativa. Por exemplo, sementes de guapuruna (*Schizolobium parahyba* Vell. Blake), coletadas em duas regiões da Mata Atlântica, apresentaram maior dormência nas populações ocorrentes na região litorânea (Paraty), onde é maior o grau de imprevisibilidade na precipitação média mensal ($179,85 \pm 20,33$ mm), comparado com sementes de populações localizadas na região serrana (Miguel Pereira), cujo clima mais sazonal apresenta menor variação mensal na precipitação ($94,77$ mm \pm 6,76) (Freire *et al.*, 2015).

4. Fatores bióticos e germinação em florestas úmidas

Uma outra linha de pesquisa se refere à influência de fatores bióticos na seleção de características evolutivas que definem a trajetória de comunidades vegetais. A teoria de defesa das plantas proposta por Janzen (1970) e Connell (1971) representa uma das contribuições mais significativas para a ecologia nos últimos 50 anos, e ajuda a explicar a coexistência de uma alta diversidade de espécies na floresta úmida. De acordo com essa teoria, predadores de sementes, herbívoros e patógenos específicos do hospedeiro agem de maneira dependente da densidade e/ou distância em relação à planta-mãe, reduzindo a sobrevivência de sementes, plântulas e plantas juvenis em áreas de alta densidade da mesma espécie. Desde a sua publicação, inúmeros estudos foram realizados apoiando (e.g., Comita *et al.*, 2014; Terborgh *et al.*, 2012) ou refutando essa teoria (Hyatt *et al.*, 2003). Mas foram Dalling *et al.* (2011), baseados na teoria de defesa das plantas, que sugeriram que a incidência dos diferentes tipos de dormência entre os habitats tem relação direta com a forma como as sementes interagem com os inimigos naturais. Os autores sugerem, por exemplo, que a dormência física é particularmente comum em ambientes quentes e úmidos, pois funciona como estratégia de defesa que impede o acesso microbiano aos embriões ricos em nutrientes das sementes. Ter um tegumento impermeável está frequentemente associado ao fato de as sementes serem bastante grandes, tolerantes à dessecação e terem nutrientes armazenados no embrião em vez de no endosperma (ver capítulo VI).

Outra teoria para explicar a dormência física é a ocorrência da secagem climática (Eoceno), seguida pelo resfriamento climático (transição Eoceno-Oligoceno), proposta como uma força seletiva para evolução deste tipo de dormência (Baskin *et al.*, 2000). De acordo com estes autores, a secagem climática (Eoceno) resultou em habitats florestais sazonalmente secos nos trópicos/subtrópicos, e selecionou a ortodoxia nas sementes, ao invés da recalcitrância. Junto aos embriões ortodoxos, houve vantagem seletiva para retardar a germinação até a época mais favorável do ano para o estabelecimento das mudas e eventual reprodução das espécies. Esse modelo conceitual foi proposto por Baskin *et al.* (2000) para explicar as tendências evolutivas que levaram ao desenvolvimento da dormência física na família Anacardiaceae.

Já a dormência fisiológica é mais comum em desertos frios (presente em 90% das espécies), onde a pressão dos agentes patogênicos é relativamente baixa, e onde os sinais de germinação são maus preditores do sucesso do recrutamento pós-emergência (Dalling *et al.*, 2011). As dormências morfológica e morfofisiológica são consideradas mecanismos de dormência mais

antigos, e tendem a ocorrer em sementes com embriões pequenos e endosperma abundante. Esse tipo de dormência é comum na grande maioria das palmeiras (Baskin e Baskin, 2014b), que costumam começar a germinar 120 dias após o plantio (Orozco-Segovia *et al.*, 2003).

5. Resposta adaptativa x plasticidade

Embora numerosos estudos tenham mostrado variação aparentemente adaptativa nas respostas fisiológicas das sementes ao longo de gradientes ambientais ou sucessionais (Donohue *et al.*, 2005), uma hipótese válida é que a distribuição das espécies é determinada por fatores ecológicos como dispersão, predação, herbivoria e competição, enquanto as respostas fisiológicas podem ser plásticas (Larson *et al.*, 2020). Estudos mostram que o comportamento germinativo se altera quando a espécie muda seu ambiente ou sua área de distribuição, com fortes evidências de adaptação na germinação (Jaganathan e Biddick, 2020). As plantas conseguem perceber o ambiente, e produzem sementes em maior quantidade em anos favoráveis, ou sementes mais adaptadas a determinado microclima de acordo com o ambiente percebido pela planta-mãe (Sultan *et al.*, 2009).

O ambiente materno – o microclima onde a planta-mãe se desenvolve – pode influenciar uma variedade de características da semente, incluindo sua massa, grau de dormência, tempo de germinação e persistência no solo (Hay *et al.*, 2010). Esta influência pode ocorrer em função de um diferencial na alocação de recursos ou nas condições climáticas experimentadas durante a maturação das sementes (Baskin e Baskin 2014a). Jaganathan e Biddick (2020) observaram que o teor de umidade das sementes de uma leguminosa da Ásia (*Albizia julibrissin* Durazz) difere de acordo com a posição onde as sementes se desenvolvem na planta-mãe. Sementes coletadas de galhos expostos ao sol tiveram teor de água significativamente menor do que o das sementes amadurecidas sob a cobertura da copa, produzindo assim maior porcentagem de sementes impermeáveis. Os autores revelaram que as sementes amadurecidas em ramos expostos ao sol e subsequentemente dispersas num local aberto durante quatro meses tinham maior probabilidade de desenvolver impermeabilidade que sementes amadurecidas em ramos sombreados e posteriormente dispersas em local coberto por copa, que não desenvolveram impermeabilidade do tegumento. Observa-se, portanto, rápida evolução das características das sementes de acordo com as mudanças ambientais. Essas adaptações germinativas provavelmente são resultantes de efeitos maternos em resposta a eventos específicos e não de fatores genéticos, sendo poucos os estudos que distinguem o efeito genético do ambiental (Sultan *et al.*, 2009).

6. A luz e a germinação por grupos sucessionais

Nas florestas tropicais úmidas, a necessidade de luz para a germinação das sementes é geralmente mais determinante para espécies pioneiras e espécies com sementes pequenas (Vázquez-Yanes e Orozco-Segovia, 1993). Esse comportamento foi destacado com o estudo de Budowski (1965), no qual vinte e uma características das espécies foram empregadas para classificá-las em pioneiras, secundárias e clímax. Posteriormente, outros autores (Bazzaz e Picket 1980; Uhl e Clark 1983; Whitmore, 1984) deram ênfase às respostas das espécies ao ambiente para a definição dos grupos ecológicos, em especial em relação às respostas à luz,

baseada na presença ou ausência de clareiras. A classificação baseada em grupos sucessionais, porém, implica simplificação que reduz o grau de informações e, por vezes, descarta o conhecimento de histórias evolutivas e estratégias adaptativas das espécies que evoluíram para comportamentos associados a diferentes grupos ecológicos (Figura 1). Dentre essas, a mais frequente é a classificação das espécies em resposta à luz e às clareiras feita por Swaine e Whitmore (1988) separando-as em pioneiras (dependem da luz e da abertura de clareiras para germinar) e não-pioneiras (não dependem de luz e de clareiras para germinar). Por outro lado, Raich e Gong (1990) e Kyereh *et al.* (1999) observaram três grupos funcionais para espécies florestais: (a) aqueles com alta germinação e estabelecimento nas clareiras, (b) aqueles com alta germinação e estabelecimento sob o dossel florestal e (c) aqueles com alta germinação e estabelecimento tanto nas clareiras quanto sob o dossel florestal.

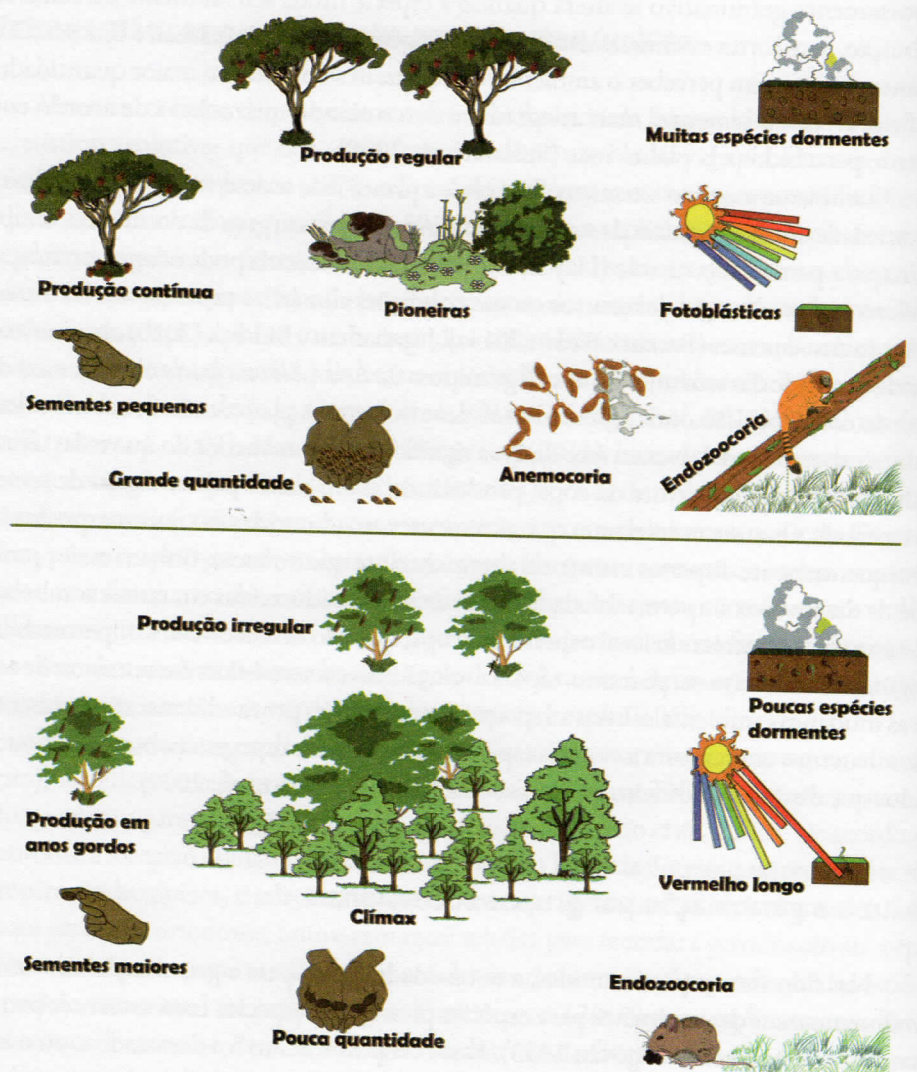


Figura 1. Representação esquemática a partir da compilação das principais características ecológicas referentes à germinação e produção de sementes mais associadas a espécies florestais dos grupos sucessionais de pioneiras e clímax. Adaptado de: Piña-Rodriguez *et al.* (1990); elaborado por Lucas Acácio.

Nas décadas de 1980-90, foram bastante abordadas as características ecológicas das espécies e as respostas germinativas das sementes em relação à luz em trabalhos realizados com espécies pioneiras (Orozco-Segovia *et al.*, 1987; Vázquez-Yanes e Orozco-Segovia 1990, 1993). Diferenças sutis na resposta da germinação aos sinais ambientais permitem a coexistência de espécies pioneiras em clareiras de dossel de florestas tropicais (Daws *et al.*, 2002). Foi observado que a germinação não estava apenas relacionada com a presença ou ausência de luz, mas também com a sua qualidade espectral (comprimento de onda) (Gualtieri e Fanti, 2015).

A percepção da qualidade de luz presente no ambiente é regulada por molécula fotorreceptora, o fitocromo, que ocorre sob duas formas: Fitocromo vermelho - Fv (com pico de absorção em 660nm) e Fitocromo vermelho-extremo - Fve (730nm) (ver capítulo IX). O controle da germinação das sementes pelo fitocromo foi denominada de fotoblastismo (Figuroa e Vázquez-Yanes, 2002). Os resultados obtidos mostram a importância da relação entre os comprimentos de onda vermelho e vermelho-extremo para estimular ou inibir a germinação de espécies arbóreas florestais. Para espécies pioneiras, adaptadas a germinar e se estabelecer em clareiras ou em áreas perturbadas, é observada maior resposta de germinação quando há maior incidência de luz vermelha em relação à vermelha-extrema, ou seja, sob condições de alta relação F_v/F_{ve} (Sanches e Valio, 2002; Vázquez-Yanes e Orozco-Segovia 1982, 1990, 1993).

A necessidade de luz na germinação tem sido relacionada ao tamanho das sementes, geralmente com as menores sendo mais dependentes e as maiores menos dependentes de luz para germinar (Aud e Ferraz, 2012; Milberg *et al.*, 2000). Estudos com espécies da Amazônia corroboram que a maioria das espécies florestais produzem sementes fotoblásticas neutras, ou seja, germinam tanto na presença como na ausência de luz (Ferraz *et al.*, 2004). Semelhante resultado foi encontrado para 60 espécies de florestas úmidas de transição Amazônia-Mata Atlântica em Linhares (ES), constatando que 41% das espécies arbóreas apresentaram fotoblastismo neutro, 29% fotoblastismo positivo e 29% fotoblastismo negativo. A área estudada apresentava dominância de espécies secundárias-clímax, mais associadas ao comportamento fotoblástico neutro (Jesus *et al.*, 2010).

7. Nitratos e temperatura no controle da germinação

Para as espécies pioneiras, além da luz, a flutuação da temperatura e a presença do nitrato no solo são também sinais ambientais que podem induzir a germinação de sementes em locais perturbados, oferecendo melhores condições ao seu estabelecimento e sua sobrevivência (Daws *et al.*, 2002). Os nitratos são indicadores importantes das perturbações nas florestas, e o seu aumento pode ser observado em clareiras geradas pela queda de árvores (Denslow *et al.*, 1998; Ritter *et al.*, 2005). Isso ocorre devido a vários processos, como a redução da absorção de nutrientes e aumento da taxa de nitrificação e mineralização associados ao ambiente alterado (Ritter *et al.*, 2005).

A temperatura é outro fator crítico para induzir a germinação de sementes e superar a dormência, dependendo da população e da espécie (Baskin e Baskin, 2014a). Estudos constataram que algumas espécies aumentam a produção de auxina, levando ao alongamento do hipocótilo das plântulas com o aumento das temperaturas (Nievola *et al.*, 2017; Santos *et al.*, 2017). Estudos conduzidos por Daibes *et al.* (2019), com dez espécies amazônicas, mostraram

que as sementes mantêm alto percentual de germinação e baixo tempo de germinação sob uma ampla faixa de temperaturas, geralmente entre 20 e 40°C. Em relação à tolerância à temperatura das copas florestais, a temperatura limite na qual as árvores tropicais mantêm suas estruturas fotossintéticas funcionais é em média 46,7°C (Doughty *et al.*, 2023), mas pode variar entre espécies de acordo com o grupo ecológico e a procedência. Em estudo na Amazônia, a espécie mais sensível às temperaturas mais altas foi a espécie clímax *Cedrela fissilis* Vell., para a qual a germinação foi reduzida a 35°C e atingiu quase zero a 37°C. No entanto, ainda faltam informações sobre como esse aumento de temperatura atua na dormência, germinação e estabelecimento das espécies de floresta úmida tropical, nas suas temperaturas limite de germinação e na sua distribuição geográfica, especialmente considerando os esforços em restauração por semeadura direta.

No que se refere à germinação, a temperatura em torno de 25°C é apontada como ótima para espécies florestais da Mata Atlântica (Brancalion *et al.*, 2010), sendo uma das mais empregadas em ensaios de germinação em laboratório (ver capítulo X). Para 60 espécies de floresta de transição Amazônia-Mata Atlântica, as temperaturas de 25 e 30°C responderam por 55% da variação obtida na germinação, enquanto os fatores relacionados à luz e disponibilidade hídrica do substrato representaram apenas 13,2% (Jesus *et al.*, 2010). Estudo recente de ecologia da germinação sobre as 10 espécies mais empregadas na restauração por semeadura direta na Mata Atlântica constatou a diminuição na germinação com o aumento da temperatura acima de 40°C e na faixa de 35 a 45°C para oito espécies, sendo que apenas *Senegalia polyphylla* mostrou-se indiferente a temperaturas de 25 até 50°C, enquanto *C. langsdorffii*, *J. cuspidifolia*, *Peltophorum dubium* e *Psidium cattleianum* foram menos sensíveis que as demais espécies na faixa de 35 até 50°C (Shiguehara, 2024). O risco de temperaturas mais altas favorecerem a germinação de poucas das espécies mais usadas na semeadura direta deve ser considerado, visto que as mudanças climáticas em curso poderão alterar a trajetória das ações de restauração; ademais, isso ressalta a importância de se aumentar a diversidade de espécies adaptadas a cenários futuros perante as mudanças climáticas.

A flutuação da temperatura (Vázquez-Yanes e Orozco-Segovia, 1982) e da umidade do solo (Kyereh *et al.*, 1999; Vázquez-Yanes e Orozco-Segovia, 1984) também têm sido associadas ao controle da germinação de sementes em clareiras e sob o dossel florestal. De acordo com os estudos realizados, em comparação a ambientes sombreados, as áreas de clareiras podem apresentar considerável flutuação de temperatura entre o dia e a noite, o que nas condições tropicais pode ser maior que 5-10°C, além da umidade do solo ser maior a noite e menor ao longo do dia. Por outro lado, sob o dossel florestal se observa menor flutuação na temperatura e umidade ambiental e do solo (de Souza e Válio, 2001).

A ampla variação de respostas germinativas em relação à temperatura pode estar associada às características de sua região de origem (Andrade *et al.*, 2000) ou às condições microclimáticas, como a presença ou não de clareiras (Kyereh *et al.*, 1999; Piña-Rodriguez *et al.*, 1990). De maneira geral, podem ser observadas espécies para as quais a germinação é favorecida por temperaturas constantes (Andrade e Pereira, 1994; Oliveira *et al.*, 2007), por alternância de temperaturas (Larcher, 2000; Vázquez-Yanes e Orozco-Segovia, 1982), além de espécies indiferentes ao regime de temperaturas utilizado (Albrecht *et al.*, 1986) ou que apresentam comportamento diferenciado em função das interações entre luz e temperatura (Amaro *et al.*, 2006; Oliveira *et al.*, 2005).

8. Disponibilidade hídrica, germinação e estabelecimento em florestas tropicais úmidas

A disponibilidade de água é fator essencial para que os processos de embebição e germinação ocorram (Bewley e Black, 1994; Borges e Rena, 1993). O teor de água do substrato deve ser suficiente para que os processos de embebição se iniciem, mas que não impeçam a respiração das sementes pelo excesso de umidade (capítulo VII). Uma grande heterogeneidade espacial na disponibilidade de água no solo pode ocorrer em florestas tropicais. Certas plantas são capazes de germinar sob baixos potenciais hídricos, sendo a faixa de tolerância ao estresse hídrico variável entre as diferentes espécies. Em uma floresta úmida, o potencial hídrico do solo pode variar de -0,05 MPa a -7,31 MPa, conforme observado em Bornéu por Gibbons e Newbery (2002). Espécies mais tolerantes à seca podem se adaptar a situações mais extremas de disponibilidade hídrica, como *Indigofera astragalina* (-1,5 MPa, Sy *et al.*, 2001), *Enterolobium contortisiliquum* (Veloze) Morong (-1,6 MPa, Hebling, 1997), *Prosopis juliflora* (Sw) DC. (-1,9 MPa, Perez e Moraes, 1991), *Enterolobium glaziovii* Bentham (-2,0 MPa, Ramos e Andrade, 2010). Espécies pouco tolerantes, como *Acacia tortilis*, não germinam em potencial osmótico abaixo de -0,6 MPa (Choinski e Tuohy, 1991).

Por outro lado, para colonizar habitats propensos a alagamentos, as plantas devem recorrer a mecanismos bioquímicos, fisiológicos e/ou morfoanatômicos para tolerar ou evitar os efeitos deletérios da privação de oxigênio (ver capítulo XVII). A germinação e a fase de estabelecimento em ambientes inundados é um grande desafio para as espécies arbóreas, pois as sementes normalmente afundam e perdem rapidamente a viabilidade, com algumas exceções. Diferentes estratégias de estabelecimento e sobrevivência por espécies arbóreas foram estudadas por Scarano (2006) em áreas alagadas da Mata Atlântica na Reserva Biológica de Poço das Antas, Silva Jardim, RJ. Indivíduos jovens de *Tovomitopsis paniculata* (Spreng.) Planch. & Triana foram observados em maior quantidade em manchas de solo livres de inundações, tendo a propagação vegetativa importante papel para a sua persistência. Sementes de *Tabebuia cassinoides* (Lam.) DC. e *Handroanthus umbellatus* Sond. Mattos, por sua vez, tiveram a germinação facilitada em tanques de bromélias, que desempenham fator chave para o sucesso da semente nesta vegetação (Scarano, 2006).

Outro exemplo é o guanandi, *Calophyllum brasiliense* Cambess, espécie típica e abundante em ambientes florestais inundados, que só se reproduz por via seminal. Essa espécie tem a capacidade de ocupar áreas inundadas periodicamente, e possui ampla ocorrência em áreas úmidas neotropicais (Scarano *et al.*, 1997). Para sobreviver, o guanandi desenvolveu uma série de características adaptativas que permitem a colonização de habitats propensos a inundações. A sua semente apresenta dormência física imposta pelo pericarpo do fruto, e possui uma síndrome de dispersão em duas fases, por quiropterocoria (morcegos) e hidrocoria (água). A dispersão de sementes por morcegos resulta em diferentes padrões de remoção do pericarpo e em distribuição agrupada na paisagem (Marques e Fisher, 2009). O tempo distinto de emergência das sementes dentro de uma população possibilita distribuir sua germinação e estabelecimento ao longo do tempo, adequando as chances de sobrevivência a variabilidade e incerteza de habitats inundáveis (Scarano *et al.*, 1997). A diversificação da forma de dispersão, a indiferença em relação à luz e a capacidade de sobreviver e crescer em solo inundado são características, portanto, que contribuem para a ampla distribuição geográfica da espécie, sempre associada a áreas alagáveis (Scarano *et al.*, 1997).

É comum, em espécies de várzea, encontrar germinação do tipo epígea (Parolin, 2003), provavelmente devido ao alto teor de nutrientes desses ecossistemas, não necessitando de grande quantidade de nutrientes nas reservas das sementes, como nas espécies hipógeas. Esse padrão foi encontrado por Santiago *et al.* (2021) para as espécies arbustivo-arbóreas *Cecropia latiloba* Miq. (Urticaceae), *Ficus insipida* Willd. (Moraceae) e *Allophylus amazonicus* (Mart.) Radlk. (Sapindaceae), típicas de estágio inicial de sucessão das áreas de várzea na Floresta Amazônica (capítulo XVII). Outro padrão foi observado para *Eugenia stipitata* McVaugh (Myrtaceae), que apresenta germinação do tipo hipógea. Esta espécie, que ocorre ao longo de rios na Amazônia Ocidental, foi estudada por Calvi *et al.* (2017) quanto à tolerância à submersão. A espécie demonstrou excepcional capacidade de sobrevivência após um ano de submersão em coluna d'água de 6 cm e 26 cm, com mais de 80% de germinação. Os autores observaram que a morfologia das plântulas foi alterada debaixo d'água, com aumento das concentrações do antioxidante glutathione, medido como marcador de estresse. As sementes desenvolveram raízes e brotos debaixo d'água e apresentaram alta concentração de dissulfeto de glutathione.

Os manguezais se destacam como ambientes tropicais sujeitos a inundações do solo, com a presença de outros filtros ambientais limitantes, que restringem a sua diversidade vegetal. Os estresses que limitam o estabelecimento das espécies são induzidos principalmente pela salinidade, frequência da maré, inundações do solo e limitação de nutrientes (Sereneski-Lima *et al.*, 2022). A salinidade exerce efeitos complexos nas plantas através de interações iônicas, osmóticas e nutricionais (Liu *et al.*, 2015; Zhu, 2010). *Sonneratia apetala*, espécie típica de manguezais em Bangladesh, apresenta respostas adaptativas ao gradiente de salinidade (Nasrin *et al.*, 2020). Estudos sobre as características morfológicas e fisiológicas foram realizados em três zonas salinas (menos, moderadas e altas) por Nasrin *et al.* (2020). Os autores observaram que os frutos da zona menos salina foram comparativamente mais pesados que as zonas de salinidade moderada e alta, sugerindo aclimatação das plantas às condições ambientais locais. Já as sementes das zonas com salinidade moderada e alta, por sua vez, germinaram em maior quantidade, mais rápido e vigorosamente. A regeneração natural de algumas espécies no mangue ocorre a partir da formação de propágulos (eixo embrionário), através da viviparidade, que é o processo de germinação precoce de sementes dentro do fruto, antes da dispersão no meio ambiente. Ye *et al.* (2005) compararam as respostas de três espécies de manguezais secretoras de sal comumente distribuídas ao longo da costa de Hong Kong: *Acanthus ilicifolius* L., *Aegiceras corniculatum* Blanco e *Avicennia marina* (Forsk) Vierh a diferentes salinidades em termos de germinação de propágulos, crescimento de plântulas, secreção de sal, teor de sal nos tecidos foliares e evapotranspiração. Os autores observaram que a iniciação radicular foi mais rápida nas espécies vivíparas (*A. corniculatum* e *A. marina*) do que na não vivípara (*A. ilicifolius*), sugerindo que propágulos de espécies vivíparas apresentam maior tolerância ao sal do que os de espécies não vivíparas. Também foram observadas diferenças significativas nas porcentagens de estabelecimento final entre as três espécies e na interação entre espécies e salinidade. A salinidade, mesmo em alta quantidade, não afetou os percentuais de estabelecimento final da *A. marina*, considerada a espécie mais adaptada às condições encontradas.

Muitas bromélias também ocorrem em habitats afetados pela salinidade. *Pitcairnia halophila* L. B. Sm. é um caso particularmente interessante neste contexto devido aos seus locais de crescimento na zona de pulverização das falésias costeiras da América Central e em florestas úmidas no sopé dos baixos Andes. Zotz e Rodriguez-Quiel (2022) realizaram estudo experimental/observacional, que explorou as bases fisiológicas e ecológicas da ocorrência

desta espécie naqueles ambientes. Os autores observaram que a germinação de *P. halophila* é inibida pelo aumento da salinidade assim como outras espécies congêneras, o que suscitou mais dúvidas quanto à sua ocorrência. Observações de campo, entretanto, mostraram que as sementes de *P. halophila* são liberadas no início da estação seca, porém a germinação só ocorre no início da estação chuvosa, quando a salinidade está relativamente baixa no solo, por conta das chuvas. Assim, apesar da germinação desta espécie ser bastante suscetível à salinidade, este comportamento pode não ser relevante ecologicamente. Os autores observaram ainda que o crescimento das plântulas também se concentrou na estação chuvosa, quando a precipitação frequente e substancial parece diluir qualquer contribuição da névoa salina, a tal ponto que as plantas aparentemente não têm de lidar com a elevada salinidade do solo *in situ*.

9. Mudanças climáticas

Um grande conjunto de evidências indica a ocorrência de rápidas alterações climáticas, cujo principal efeito é o aumento das temperaturas médias globais (IPCC, 2013). Muitos trabalhos têm abordado o efeito das mudanças climáticas sobre a germinação e dormência, mas em sua maioria são realizados em ecossistemas temperados como tundra ártica e alpina (Mondoni *et al.*, 2015). Embora as regiões tropicais úmidas tenham sido consideradas como mais estáveis em termos climáticos do que as temperadas (Feeley e Silman, 2010), as florestas tropicais úmidas têm perdido suas características originais e 28% delas transformaram-se em florestas secundárias – cujas condições abióticas se alteram, afetando diretamente a germinação das sementes, o recrutamento de plantas e a diversidade, podendo demorar de duas a seis décadas para se recuperar em condição similar à original (Poorter *et al.*, 2021). Além disso, essas mudanças de uso da terra são responsáveis por uma parte significativa das emissões antropogênicas de carbono, aumentando o aquecimento global. Espera-se que entre 2030 e 2052 haja o aumento de 1,5° a 2,0°C na temperatura global, com mais dias quentes e chuvas intensas, porém mais concentradas (IPCC, 2013).

Acredita-se que espécies tropicais sejam mais suscetíveis ao aquecimento climático do que espécies de latitudes mais altas. Essa previsão é amplamente baseada na suposição de que espécies tropicais podem tolerar uma faixa mais estreita de temperaturas, uma vez que suas espécies experimentam relativamente pouca variação sazonal de temperatura. Sentinella *et al.* (2020), porém, analisaram dados de 443 espécies em todo o mundo e não encontraram evidências de um gradiente latitudinal na amplitude de temperaturas nas quais espécies de plantas podem germinar. Os autores concordam que as plantas tropicais enfrentarão maior risco do aquecimento climático, porém defendem que essa maior vulnerabilidade tenha relação com o fato de as espécies experimentarem temperaturas mais próximas de seus limites superiores de germinação. Para espécies temperadas e árticas, por outro lado, que suportam temperaturas abaixo de seus ótimos fisiológicos, uma pequena quantidade de aquecimento pode melhorar a sua aptidão.

A pesquisa sobre os impactos dessas alterações na germinação, estabelecimento e na composição de espécies em florestas tropicais úmidas ainda não é suficiente para se ter padrões ou comportamentos identificados, com algumas exceções (Dalling *et al.*, 2022; Walck *et al.*, 2011). São poucos os estudos que investigam os efeitos do aquecimento global antes da dispersão das sementes, e a maioria dos estudos se concentram na fase pós-dispersão. Bernareggi *et al.* (2016),

porém, conduziram estudo sobre o efeito do aquecimento climático durante o desenvolvimento e maturação das sementes, avaliando os efeitos que um ambiente parental mais quente pode ter na germinação e na dormência da progênie das sementes. Os autores expuseram matrizes de três espécies (*Cerastium cerastoides* (L.) Britton - Caryophyllaceae; *Leucanthemopsis alpina* (L.) Heywood - Asteraceae; *Veronica alpina* L. - Scrophulariaceae) a um tratamento de aquecimento artificial em câmaras que aumentaram a temperatura média diária do ar. Foi observado que o aquecimento simulado aumentou a probabilidade de germinação das sementes tanto logo após a dispersão como durante a estação de inverno, interferindo na redução da dormência e na dispersão precoce das sementes. Entretanto, as consequências dessa mudança ainda precisam ser estudadas, e suspeita-se que a germinação precoce possa não ser tão vantajosa em função das restrições impostas às plântulas para lidarem com as duras condições do inverno. Gomes *et al.* (2023) avaliaram sementes de angico (*Anadenanthera colubrina* var. *cebil* (Griseb.) Altschu) de diferentes tamanhos, locais e anos de coleta, com o objetivo de prever impactos do clima futuro na germinação e tolerância a estresses ambientais na Caatinga. Os autores observaram que o aumento previsto da temperatura não prejudicará a germinação, porém, a indisponibilidade hídrica sim. A espécie de procedência do clima semiárido germinou em uma ampla gama de temperaturas (5 a 45°C), com alto percentual de germinação (70-80%) nas temperaturas de 20 a 35°C, enquanto nas temperaturas de 10, 15 e 40°C, a germinação permaneceu entre 70 e 30%. Essa alta capacidade germinativa em temperaturas mais amenas ou em estações mais quentes possibilita a ampla distribuição da espécie nas áreas áridas da América do Sul. Já em relação ao potencial hídrico, a espécie se mostrou mais sensível. A germinação foi $\geq 40\%$ nos potenciais osmóticos de 0 a -0,4 Mpa e $\leq 40\%$ nos potenciais osmóticos de -0,6 a -1,2 Mpa. Outra descoberta interessante feita no estudo foi que, ao contrário do esperado, as sementes pequenas apresentaram germinação igual ou superior sob condições favoráveis e estressantes, indicando uma característica funcional adaptativa em resposta a condições ambientais adversas. Logo, os autores concluíram que o aumento da quantidade de sementes pequenas produzidas em anos de seca é uma estratégia para lidar com ambientes hostis, visto que as sementes pequenas resistem mais ao estresse ambiental do que as sementes maiores.

10. Considerações finais

Ao longo do capítulo, foram apresentados aspectos da germinação e recrutamento em florestas úmidas da Amazônia e Mata Atlântica. Embora estes domínios de vegetação abranjam um mosaico de fisionomias, incluindo outras formações como florestas estacionais, restingas e mangues, o principal foco abordado foi nas florestas ombrófilas. Neste contexto, fica evidente que, apesar das florestas úmidas representarem parte considerável da diversidade de espécies vegetais, o conhecimento adquirido sobre a germinação e estabelecimento de espécies em florestas tropicais úmidas ainda é escasso. Apesar do avanço do desmatamento e da ameaça de diversos cenários de alterações do clima, ainda é preciso conhecer a autoecologia e a ecologia de populações e comunidades para saber como a fragmentação e as mudanças climáticas irão impactar a germinação, estabelecimento e a regeneração. Embora seja possível realizar inferências com base em estudos realizados em outros biomas, a diversidade de espécies e as adaptações a nichos específicos de germinação e estabelecimento exigem a realização de estudos *in situ* de larga escala, temporal e espacialmente distribuídos nas florestas tropicais

úmidas. Considerando que as florestas tropicais úmidas estão localizadas em zonas nas quais predominam países pouco desenvolvidos, isso requer o aumento de investimento em pesquisa nessas regiões, dentre outras ações conforme proposto por Silveira *et al.* (2023).

A presença dominante de espécies com sementes intolerantes à dessecação, com tamanho grande, com plântulas adaptadas às condições de sombreamento e competição apontam para a susceptibilidade das espécies para o aumento de períodos de déficit hídrico, elevação da temperatura e alteração na composição de espécies, com potencial perda da diversidade. É preciso evidenciar e conhecer a rede de interações bióticas nas florestas úmidas com polinizadores, dispersores e predadores que se refletem na germinação, estabelecimento e sobrevivência em função das suas adaptações e características funcionais das espécies. Isso impõe a necessidade de estudos autoecológicos na zona de ocorrência das espécies. Para os pesquisadores, recomenda-se que estudos de laboratório e viveiro não devam ser dissociados da autoecologia de cada espécie, em especial em florestas tropicais úmidas. É preciso agrupar e reconhecer padrões de respostas funcionais e associá-las às características das espécies, no que se refere à dormência, germinação das sementes, longevidade e sobrevivência do banco de sementes e de mudas, definindo limites letais e ótimos. Esses estudos são básicos para a elaboração de modelos que podem ser utilizados para previsão de suas respostas às diferentes tipologias florestais, ajustadas a grupos de espécies funcionalmente similares.

Referências bibliográficas

- Aarssen, L.W.; Jordan, C.Y. (2001) Between-species patterns of covariation in plant size, seed size and fecundity in monocarpic herbs. *Ecoscience*, 8, 471-477. <http://dx.doi.org/10.1080/11956860.2001.11682677>
- Albrecht, J.M.F.; Albuquerque, M.C.L.F.; Silva, F.S.M. (1986) Influência da temperatura e do substrato na germinação de sementes de cerejeira. *Revista Brasileira de Sementes*, Brasília, 8, p.49-55.
- Almeida, L.S. (2021) Insumos tecnológicos em sementes florestais para uso em restauração via semeadura direta. Tese de Doutorado, Universidade Federal de São Carlos, Sorocaba, SP.
- Amaro, M.S.; Medeiros Filho, S.; Guimarães, R.M.; Teófilo, E.M. (2006) Influência da temperatura e regime de luz na germinação de sementes de janaguba (*Himatantibus drasticus* (Mart.) Plumel.). *Ciência e Agrotecnologia*, 30, 450-457. <https://doi.org/10.1590/S1413-70542006000300010>
- Andrade, A.C.S.; Pereira, T.S. (1994) Efeito do substrato e da temperatura na germinação e no vigor de sementes de cedro - *Cedrela odorata* L. (Meliaceae). *Revista Brasileira de Sementes*, 16, 34-40.
- Andrade, A.C.S.; Pereira, T.S. (1997) Comportamento de armazenamento de sementes de palmito (*Euterpe edulis* Mart.). *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 32, 987-991.
- Andrade, A.C.S.; Souza, A.F.; Ramos, F.N.; Pereira, T.S. (2000) Germinação de sementes de jenipapo: temperatura, substrato e morfologia do desenvolvimento pós-seminal. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 35, 609-615. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2000000300017>
- Araújo, A.C.D.; Gadelha Neto, P.D.C.; Quirino, Z.G.M.; Araújo, J.D.L.O. (2009) Síndromes de polinização ocorrentes em uma área de Mata Atlântica, Paraíba, Brasil. *Biotemas*, 22, 83-94. <https://doi.org/10.5007/2175-7925.2009v22n4p83>

- Aud, F.F.; Ferraz, I.D. (2012) Seed size influence on germination responses to light and temperature of seven pioneer tree species from the Central Amazon. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 84, 759-766. <https://doi.org/10.1590/S0001-37652012000300018>
- Baskin, C.C.; Baskin, J.M. (2014a) Seeds: Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination. Second edition. San Diego, CA: Elsevier.
- Baskin, J.M.; Baskin, C.C. (2014b). What kind of seed dormancy might palms have? *Seed Science Research*, 24, 17-22. <http://dx.doi.org/10.1017/S0960258513000342>
- Baskin, J.M.; Baskin, C.C.; Li, X. (2000) Taxonomy, anatomy and evolution of physical dormancy in seeds. *Plant species biology*, 15, 139-152. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1442-1984.2000.00034.x>
- Bazzaz, E.A.; Pickett, S.T.A. (1980) Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11, 287-310.
- Bernareggi, G.; Carbognani, M.; Mondoni, A.; Petraglia, A. (2016) Seed dormancy and germination changes of snowbed species under climate warming: the role of pre-and post-dispersal temperatures. *Annals of botany*, 118, 529-539. <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcw125>
- Bewley, J.D.; Black, M. (1994) Seeds: physiology of development and germination. 2nd ed. Plenum Press, New York.
- Borchert, R. (1983) Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica*, 15, 81-89. <https://doi.org/10.2307/2387949>
- Borges, E.E.L.; Rena, A.B. (1993) Germinação de sementes. In: Aguiar, I.B.; Pinã-Rodrigues, F.C.M.; Figliolia, M.B. (Eds), *Sementes florestais tropicais*. Brasília: Abrates, pp. 83-135.
- Brancalion, P.H.S.; Novembre, A.D.D.L.C.; Rodrigues, R.R. (2010) Temperatura ótima de germinação de sementes de espécies arbóreas brasileiras. *Revista Brasileira de Sementes*, 32, 15-21. <https://doi.org/10.1590/S0101-31222010000400002>
- Brasil. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento (2009) Regras para análise de sementes. Secretaria de Defesa Agropecuária. Brasília, DF: MAPA/ACS. Disponível em https://www.gov.br/agricultura/pt-br/assuntos/insumos-agropecuarios/arquivos-publicacoes-insumos/2946_regras_analise_sementes.pdf [acessado em 23 de setembro de 2023].
- Braz, M.I.G.; Portela, R.D.C.Q.; Cosme, L.H.M.; Marques, V.G.C.; de Mattos, E.A. (2014) Germination niche breadth differs in two co-occurring palms of the Atlantic Rainforest. *Natureza & Conservação*, 12, 124-128. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ncon.2014.09.003>
- Budowski, G.N. (1965) Distribution of tropical American rain forest species in the light of succession processes. *Turrialba*, 15, 40-42.
- Calvi, G.P.; Anjos, A.M.; Kranner, I.; Pritchard, H.W.; Ferraz, I.D. (2017) Exceptional flooding tolerance in the totipotent recalcitrant seeds of *Eugenia stipitata*. *Seed Science Research*, 27, 121-130. <https://doi.org/10.1017/S0960258517000125>
- Carvalho, N.M.; Nakagawa, J. (2012) Sementes: ciência, tecnologia e produção. 4ª edição. FUNEP: Jaboticabal.

XVI. Germinação e estabelecimento de espécies arbóreas em florestas tropicais úmidas

- Choinski Jr, J.S.; Tuohy, J.M. (1991) Effect of water potential and temperature on the germination of four species of African savanna trees. *Annals of Botany*, 68, 227-233. <http://www.jstor.org/stable/42764400>
- Comita, L.S.; Queenborough, S.A.; Murphy, S.J.; Eck, J.L.; Xu, K.; Krishnadas, M.; Beckman, N.; Zhu, Y. (2014) Testing predictions of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis of experimental evidence for distance-and density-dependent seed and seedling survival. *Journal of Ecology*, 102, 845-856. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12232>
- Connell, J.H. (1971) On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: Den Boer, P.J.; Gradwell, G.R. (Eds), *Dynamics of Populations*, Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, The Netherlands, pp. 298-312.
- Daibes, L.F.; Amoêdo, S.C.; Moraes, J.N.; Feneilon, N.; Da Silva, D.R.; Lopes, M. J. M.; Vargas, L.A.; Monteiro, E.F.; Frigeri, R.B. (2019) Thermal requirements of seed germination of ten tree species occurring in the western Brazilian Amazon. *Seed Science Research*, 29, 115-123. <https://doi.org/10.1017/S0960258519000096>
- Dalling, J.; Cernusak, L.A.; Chen, Y.Y.; Slot, M.; Sarmiento, C.; Zalamea, P.C. (2022) Effect of climate change on regeneration of plants from seeds in tropical wet forests. *Plant Regeneration from Seeds*, 157-168. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-823731-1.00017-2>
- Dalling, J.W.; Davis, A.S.; Schutte, B.J.; Arnold, A.E. (2011) Seed survival in soil: interacting effects of predation, dormancy and the soil microbial community. *Journal of Ecology*, 99, 89-95. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01739.x>
- Daws, M.I.; Burslem, D.F.R.; Crabtree, L.M.; Kirkman, P.; Mullins, C.E.; Dalling, J.W. (2002) Differences in seed germination responses may promote coexistence of four sympatric Piper species. *Functional Ecology*, 16, 258-267. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00615.x>
- Daws, M.I.; Garwood, N.C.; Pritchard, H.W. (2005) Traits of recalcitrant seeds in a semi-deciduous tropical forest in Panama: some ecological implications. *Functional Ecology*, 19, 874-885. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.01034.x>
- Denslow, J.S.; Ellison, A.M.; Sanford, R.E. (1998). Treefall gap size effects on above-and below-ground processes in a tropical wet forest. *Journal of Ecology*, 86, 597-609. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00295.x>
- De Souza, R.P.; Válio, I.F.M. (2001) Seed size, seed germination, and seedling survival of Brazilian tropical tree species differing in successional status I. *Biotropica*, 33, 447-457.
- Donohue, K.; Dorn, L.; Griffith, C.; Kim, E.; Aguilera, A.; Polisetty, C.R.; Schmitt, J. (2005). The evolutionary ecology of seed germination of *Arabidopsis thaliana*: variable natural selection on germination timing. *Evolution*, 59, 758-770. <http://dx.doi.org/10.1554/04-418>
- Donohue, K.; Rubio de Casas, R.; Burghardt, L.; Kovach, K.; Willis, C.G. (2010). Germination, postgermination adaptation, and species ecological ranges. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 41, 293-319. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144715>
- Doughty, C.E.; Keany, J.M.; Wiebe, B.C.; Rey-Sanchez, C.; Carter, K.R.; Middleby, K.B.; ... Fisher, J.B. (2023) Tropical forests are approaching critical temperature thresholds. *Nature*, 621, 105-111. <http://dx.doi.org/10.1038/s41586-023-06391-z>

- Feeley, K.J.; Silman, M.R. (2010) Biotic attrition from tropical forests correcting for truncated temperature niches. *Global Change Biology*, 16, 1830-1836. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02085.x>
- Fenner, M.; Thompson, K. (2005) *The ecology of seeds*. Cambridge University Press, New York.
- Ferraz, I.D.K.; Leal Filho, N.; Imakawa, A.M.; Varela, V.P.; Piña-Rodrigues, F. (2004) Características básicas para um agrupamento ecológico preliminar de espécies madeireiras da floresta de terra firme da Amazônia Central. *Acta Amazônica*, 34, 621-633. <https://doi.org/10.1590/S0044-59672004000400014>
- Figueroa, J.A.; Vázquez-Yanes, C.A. (2002) Efecto de la calidad de la luz sobre la germinación de semillas en el árbol pionero tropical *Heliocarpus appendiculatus* (Tiliaceae). *Revista de Biología Tropical*, 50, 31-36.
- Foster, S.A. (1986). On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *The Botanical Review*, 52, 260-299.
- Freire, J.M.; Piña-Rodrigues, F.C.M.; Santos, A.L.F.D.; Pereira, M.B. (2015) Intra-and inter-population variation in seed size and dormancy in *Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake in the Atlantic Forest. *Ciência Florestal*, 25, 897-907. <https://doi.org/10.5902/1980509820592>
- Gibbons, J.M.; Newbery, D.M. (2003) Drought avoidance and the effect of local topography on trees in the understorey of Bornean lowland rain forest. *Plant ecology*, 164, 1-18. <https://doi.org/10.1023/A:1021210532510>
- Gomes, S.E.V.; Gomes, R.A.; Dantas, B.F. (2023) Climate and seed size of a dry forest species: influence on seed production, physiological quality, and tolerance to abiotic stresses. *Journal of Seed Science*, 45. <https://doi.org/10.1590/2317-1545v45264166>
- Grubb, P.J. (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, 52, 107-145. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1977.tb01347.x>
- Gualtieri, S.C.J.; Fanti, S. (2015) Ecofisiologia da germinação de sementes. In: Piña-Rodrigues, F.C.M.; Figliolia, M.B.; Silva, A. *Sementes Florestais: da ecologia a produção*. Londrina: ABRATES, pp 259-275.
- Han, X.; Xu, Y.; Huang, J.; Zang, R. (2022) Species diversity regulates ecological strategy spectra of forest vegetation across different climatic zones. *Frontier of Plant Science*, 13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.807369>
- Harper, J.L. (1977) *Population Biology of Plants*. Academic Press Inc., London.
- Hay, F.R.; Smith, R.D.; Ellis, R.H.; Butler L.H. (2010) Developmental changes in the germinability, desiccation tolerance, hardseededness, and longevity of individual seeds of *Trifolium ambiguum*. *Annals of Botany* 105, 1035-1052. <https://doi.org/10.1093/aob/afq037>
- Hebling, S.A. (1997) Aspectos ecofisiológicos da germinação de sementes de *Enterolobium contortisiliquum* (Vellozo) Morong. Tese de Doutorado, Universidade Federal de São Carlos, Sorocaba, SP.
- Henery, M.L.; Westoby, M. (2001) Seed mass and seed nutrient content as predictors of seed output variation between species. *Oikos*, 92, 479-490.

- Hill, J.L.; Hill, R.A. (2001) Why are tropical rain forests so species rich? Classifying, reviewing and evaluating theories. *Progress in Physical Geography*, 25, 326-354. <https://doi.org/10.1191/030913301680193805>
- Howe, H.F.; Miritti, M.N. (2004) When seed dispersal matters. *BioScience*, 54, 651-660.
- Hyatt, L.A.; Rosenberg, M.S.; Howard, T.G.; Bole, G.; Fang, W.; Anastasia, J.; Brown, K.; Grella, R.; Hinman, K.; Kurdziel, J.P.; Gurevitch, J. (2003) The distance dependence prediction of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis. *Oikos*, 103, 590-602.
- IBGE (2012) Manual técnico da vegetação brasileira. Coordenação de Recursos Naturais e Estudos Ambientais. – 2ª edição, Rio de Janeiro.
- IPCC (International Panel on Climate Change) (2013) Summary for policymakers. In: Stocker, T.F.; Qin, D.; Plattner, G-K. *et al.* (Eds), *Climate change 2013: the physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 3-29.
- Jaganathan, G.K.; Biddick, M. (2020) Critical role of air and soil temperature in the development of primary and secondary physical dormancy in *Albizia julibrissin* (Fabaceae). *Journal of Tropical Ecology*, 36, 251-257.
- Janzen, D.H. (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, 104, 501-528. <http://dx.doi.org/10.1086/282687>
- Jesus, R.M.; Piña-Rodrigues, F.C.M.; Rolim, S.G. (2010) Pesquisa em sementes florestais na Reserva Natural da Vale. Rio de Janeiro: Editora Movimento Artes Gráficas Ltda.
- Kyereh, B.; Swaine, M.D.; Thompson, J. (1999) Effect of light on the germination of forest trees in Ghana. *Journal of Ecology*, 87, 772-783. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2745.1999.00386.x>
- Labouriau, L.B. (1983) A germinação das sementes. Monografias Científicas, Washington, USA.
- Larcher, W. (2000) *Ecofisiologia vegetal*. São Carlos: Rima.
- Larson, J.E.; Anacker, B.L.; Wanous, S.; Funk, J.L. (2020) Ecological strategies begin at germination: Traits, plasticity and survival in the first 4 days of plant life. *Functional Ecology*, 34, 968-979. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13543>
- Lima Junior, M.; Hong, T.D.; Arruda, Y.M.B.C.; Mendes, A.M.S.; Ellis, R.H. (2014) Classification of seed storage behaviour of 67 Amazonian tree species. *Seed Science and Technology*, 42, 363-392. <http://dx.doi.org/10.15258/sst.2014.42.3.06>
- Lima, R.A.; Dauby, G.; Gasper, A.L.; Fernandez, E.P.; Vibrans, A.C.; Oliveira, A.A.D.; Prado, P.I.; Souza, V.C.; Siqueira, M.F.; ter Steege, H. (2024) Comprehensive conservation assessments reveal high extinction risks across Atlantic Forest trees. *Science*, 383, 219-225. <https://doi.org/10.1126/science.abq5099>
- Liu, Y.J.; Zhang, L.R.; Xu, X.L.; Niu, H.S. (2015) Understanding the wide geographic range of a clonal perennial grass: plasticity versus local adaptation. *AoB Plants*, 7. <http://dx.doi.org/10.1093/aobpla/plv141>
- Marques, A.; Buijs, G.; Ligterink, W.; Hilhorst, H. (2018) Evolutionary ecophysiology of seed desiccation sensitivity. *Functional Plant Biology*, 45, 1083-1095. <https://doi.org/10.1071/FP18022>

- Marques, M.C.; Fischer, E. (2009) Effect of bats on seed distribution and germination of *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae). *Ecotropica*, 15, 1-6. <http://dx.doi.org/10.11606/issn.1808-1150.v0i10-11p1-2>
- Martins, A.A.; Opedal, Ø.H.; Armbruster, W.S.; Pélabon, C. (2019) Rainfall seasonality predicts the germination behavior of a tropical dry-forest vine. *Ecology and Evolution*, 9, 5196-5205.
- Meyer, S.E.; Allen, P.S.; Beckstead, J. (1997) Seed germination in regulation *Bromus tectorum* (Poaceae) and its ecological significance. *Oikos*, 78, 475-485. <https://doi.org/10.2307/3545609>
- Milberg, P.; Anderson, L.; Thompson, K. (2000) Large-seeded species are less dependent on light for germination than small-seeded ones. *Seed Science Research*, 10, 99-104.
- Moles, A.T.; Ackerly, D.D.; Tweddle, J.C.; Dickie, J.B.; Smith, R.; Leishman, M. R.; Mayfield, M.M.; Pitman, A.; Wood, J.T.; Westoby, M. (2007) Global patterns in seed size. *Global ecology and biogeography*, 16, 109-116. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2006.00259.x>
- Mondoni, A.; Pedrini, S.; Bernareggi, G.; Rossi, G.; Abeli, T.; Probert, R.J.; Ghitti, M.; Bonomi, C.; Orsenigo, S. (2015) Climate warming could increase recruitment success in glacier foreland plants. *Annals of Botany*, 116, 907-916. <https://doi.org/10.1093/aob/mcv101>
- Morellato, L.P.C.; Talora, D.C.; Takahasi, A.; Bencke, C.C.; Romera, E.C.; Zipparro, V.B. (2000) Phenology of atlantic rain forest trees: a comparative study. *Biotropica*, 32, 811-823. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00620.x>
- Nasrin, S.; Mahmood, H.; Siddique, M.R.H.; Masudur, M.R. (2020) Adaptive responses to salinity: seed germination traits of *Sonneratia apetala* along salinity gradient in sundarbans, Bangladesh. *Journal of Tropical Forest Science*, 32, 179-186.
- Nievola, C.C.; Carvalho, C.P.; Carvalho, V.; Rodrigues, E. (2017) Rapid responses of plants to temperature changes. *Temperature*, 4, 371-405.
- Oliveira, I.V.M.; Costa, R.S.; Andrade, R.A. (2007) Influência da temperatura na germinação de sementes de *Dovyalis* (*D. abyssinica* Warb. X *D. bebecarpa* WARB.). *Caatinga*, 20, 71-74.
- Oliveira, L.M.; Carvalho, M.L.M.; Silva, T.T.A.; Borges, D.I. (2005) Temperatura e regime de luz na germinação de sementes de *Tabebuia impetiginosa* (Martius ex A. P. de Candolle) Standley e *T. serratifolia* Vahl Nich. – Bignoniaceae. *Ciência e Agrotecnologia*, 29, 642-648. <https://doi.org/10.1590/S1413-70542005000300020>
- Orozco-Segovia, A.; Batis, A.I.; Rojas-Aréchiga, M.; Mendoza, A. (2003) Seed biology of palms: a review. *Seed Biology*, 47, 79-94.
- Orozco-Segovia, A.; Vázquez-Yanes, C.A.; Coates-Estrada, R.; Pérez-Nasser, N. (1987) Ecophysiological characteristics of the seed of the tropical forest pioneer *Urera caracasana* (Urticaceae). *Tree Physiology*, 3, 375-386, 1987. <http://dx.doi.org/10.1093/treephys/3.4.375>
- Parolin, P. (2003) Fugitive and possessive establishment strategies in Amazonian floodplain pioneers. *Flora*, 198, 444-460. <https://doi.org/10.1078/0367-2530-00117>
- Perez, S.D.A.; Moraes, J.A.P.V. (1991) Effects of coumarin and its interaction with gibberelic acid on the germination of *Prosopis juliflora* (Sw) DC. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira*, 26, 1493-1501.

- Piña-Rodrigues, F.C.M.; Costa, L.G.S.; Reis, A. (1990) Estratégias de estabelecimento de espécies arbóreas e o manejo de florestas tropicais. *Silvicultura*, 6, 677-684.
- Piña-Rodrigues, F.C.M.; Figliolia, M.B.; Silva, A. (2015) Sementes Florestais Tropicais: da ecologia à produção, Londrina: ABRATES.
- Piña-Rodrigues, F.C.M.; Mota, C.G. (2000) Análise da Atividade extrativa de virola (*Virola surinamensis* (Rol.) Warb. no estuário Amazônico. *Floresta e Ambiente* 7, 40-53.
- Piña-Rodrigues F.C.M.; Piratelli, A.J. (1993) Aspectos ecológicos da produção de sementes. In: Aguiar, I.B.; Figliolia, M.B.; Piña-Rodrigues, F.M. Sementes florestais tropicais, pp. 47-82.
- Poorter, L.; Craven, D.; Jakovac, C.C.; Van Der Sande, M.T.; Amissah, L.; Bongers, F.; ... Hérault, B. (2021) Multidimensional tropical forest recovery. *Science*, 374, 1370-1376. <http://dx.doi.org/10.1126/science.abh3629>
- Raich, J.W.; Khoon, G.W. (1990) Effects of canopy openings on tree seed germination in a Malaysian dipterocarp forest. *Journal of Tropical Ecology*, 6, 203-217. <http://dx.doi.org/10.1017/S0266467400004326>
- Ramos, F.N.; Andrade, A.C.S.D. (2010) Germinação de sementes de uma árvore tropical rara dormência e efeito de fatores abióticos. *Revista Árvore*, 34, 443-449. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-67622010000300008>
- Ranal, M.A.; Santana D.G. (2006) How and why to measure the germination process? *Brazilian Journal of Botany*, 29, 1-11. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042006000100002>
- Ritter, E.; Starr, M.; Vesterdal, L. (2005) Losses of nitrate from gaps of different sizes in a managed beech (*Fagus sylvatica*) forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 35, 308-319. <https://doi.org/10.1139/X04-185>
- Rodriguez, M.C.; Orozco-Segovia, A.; Sanchez-Coronado, M.E.; VázquezYanes, C. (2000) Seed germination of six mature neotropical rain forest species in response to dehydration. *Tree Physiology*, 20, 693-699. <https://doi.org/10.1093/treephys/20.10.693>
- Rubio de Casas, R.; Willis, C.G.; Pearse, W.D.; Baskin, C.C.; Baskin, J.M.; Cavender-Bares, J. (2017) Global biogeography of seed dormancy is determined by seasonality and seed size: a case study in the legumes. *New Phytologist*, 214, 1527-1536. <https://doi.org/10.1111/nph.14498>
- Sanches, M.C.; Válio, I.F.M. (2002) Seed and seedling survival of some climber species in a southeast brazilian tropical forest. *Biotropica*, 34, 323-327. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7429.2002.tb00544.x>
- Santiago, I.N.; Piedade, M.T.F.; Weiss, B.; Demarchi, L.O.; Lopes, A. (2021) Germinação de sementes e morfologia de plântulas de espécies pioneiras da várzea amazônica. *Ciência Florestal*, 31, 271-289. <https://doi.org/10.5902/1980509840676>
- Santos, D.S.; Cardoso-Gustavson, P.; Nievola, C.C. (2017) Stem elongation of ornamental bromeliad in tissue culture depends on the temperature even in the presence of gibberellic acid. *Acta Physiologiae Plantarum*, 39, 1-8. <http://dx.doi.org/10.1007/s11738-017-2536-0>
- Scarano, F.R. (2006) Plant community structure and function in a swamp forest within the Atlantic rain forest complex: a synthesis. *Rodriguésia*, 57, 491-502. <https://doi.org/10.1590/2175-7860200657308>

- Scarano, F.R.; Ribeiro, K.T.; Moraes, L.F.; Lima, H.C. (1997) Plant establishment on flooded and unflooded patches of a freshwater swamp forest in southeastern Brazil. *Journal of Tropical ecology*, 13, 793-803. <http://dx.doi.org/10.1017/S0266467400011007>
- Sentinella, A.T.; Warton, D.I.; Sherwin, W.B.; Offord, C.A.; Moles, A.T. (2020) Tropical plants do not have narrower temperature tolerances, but are more at risk from warming because they are close to their upper thermal limits. *Global Ecology and Biogeography*, 29, 1387-1398. <https://doi.org/10.1111/geb.13117>
- Sereneski-Lima, C.; Boeger, M.R.; Carvalho, L.L. (2022) The influence of edaphic factors on the sclerophylly of mangrove tree species in southern Brazil. *Floresta*, 52, 252-260. <http://dx.doi.org/10.5380/RF.V52I2.73959>
- Shiguehara, A.P.P. (2024) Respostas germinativas de sementes empregadas na semeadura direta e seus impactos frente às mudanças climáticas. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de São Carlos, Sorocaba, SP.
- Silveira, F.A.; Fuzessy, L.; Phartyal, S.S.; Dayrell, R.L.; Vandellook, F.; Vázquez-Ramírez, J.; ... Saatkamp, A. (2023) Overcoming major barriers in seed ecology research in developing countries. *Seed Science Research*, 33, 172-181. <https://doi.org/10.1017/S0960258523000181>
- SNIF (Sistema Nacional de Informações Florestais) (2020) Tipologias florestais. Disponível em <https://snif.florestal.gov.br/pt-br/component/content/article/89-florestas-ew-recursos-florestais/conhecendo-sobre-florestas168/-tipologias-florestais?Itemid-> [acessado em 12 de setembro de 2023].
- Souza, T.V.; Torres, I.C.; Steiner, N.; Paulilo, M.T.S. (2015) Seed dormancy in tree species of the Tropical Brazilian Atlantic Forest and its relationships with seed traits and environmental conditions. *Brazilian Journal of Botany* 38, 243-264. <https://doi.org/10.1007/s40415-014-0129-3>
- Sultan, S.E.; Barton, K.; Wilczek, A.M. (2009) Contrasting patterns of transgenerational plasticity in ecologically distinct congeners. *Ecology*, 90, 1831-1839. <https://doi.org/10.1890/08-1064.1>
- Swaine, M.D.; Whitmore, T.C. (1988) On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetation*, 75, 81-86. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00044629>
- Sy, A.; Grouzis, M.; Danthu, P. (2001) Seed germination of seven Sahelian legume species. *Journal of Arid Environments*, 49, 875-882. <https://doi.org/10.1006/jare.2001.0818>
- Terborgh, J. (2012) Enemies maintain hyperdiverse tropical forests. *American Naturalist*, 179, 303-314. <https://doi.org/10.1086/664183>
- Tweddle, J.C.; Dickie, J.B.; Baskin, C.C.; Baskin, J.M. (2003) Ecological aspects of seed desiccation sensitivity. *Journal of ecology*, 91, 294-304. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00760.x>
- Uhl, C.; Clark, K. (1983) Seed ecology of selected Amazon Basin successional species. *Botanical gazette*, 144, 419-425. <https://doi.org/10.1086/337392>
- Vaz, T.A.; Davide, A.C.; Rodrigues-Junior, A.G.; Nakamura, A.T.; Tonetti, O.A.; Silva, E.A. (2016) *Swartzia langsdorffii* Raddi: morphophysiological traits of a recalcitrant seed dispersed during the dry season. *Seed Science Research*, 26, 47-56. <http://dx.doi.org/10.1017/S0960258515000380>

XVI. Germinação e estabelecimento de espécies arbóreas em florestas tropicais úmidas

- Vázquez-Yanes, C.; Orozco-Segovia, A. (1982) Seed germination of a tropical rain forest pioneer tree (*Heliocarpus donnell-smithii*) in response to diurnal fluctuation of temperature. *Physiologia plantarum*, 56, 295-298. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1982.tb00341.x>
- Vázquez-Yanes, C.; Orozco Segovia, A. (1984) Ecophysiology of seed germination in the tropical humid forests of the world: a review. In: Medina, E.; Mooney, H.A.; Vázquez-Yanes, C. *Physiological ecology of plants of the wet tropics: Proceedings of an International Symposium Held in Oxatepec and Los Tuxtlas, Mexico, June 29 to July 6, 1983*. Dr W. Junk Publishers, The Hague, pp. 37-50.
- Vázquez-Yanes, C.; Orozco-Segovia, A. (1990) Ecological significance of light controlled seed germination in two contrasting tropical habitats. *Oecologia*, 83, 171-175. <https://doi.org/10.1007/BF00317748>
- Vázquez-Yanes, C.; Orozco-Segovia, A. (1993) Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of ecology and Systematics*, 24, 69-87. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.000441>
- Venable, D.L.; Brown, J.S. (1988) The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *The American Naturalist*, 131, 360-384.
- Volis, S.; Bohrer, G. (2013) Joint evolution of seed traits along an aridity gradient: seed size and dormancy are not two substitutable evolutionary traits in temporally heterogeneous environment. *New Phytologist*, 197, 655-667. <https://doi.org/10.1111/nph.12024>
- Walck, J.L.; Hidayati, S.N.; Dixon, K.W.; Thompson, K.E.N.; Poschlod, P. (2011) Climate change and plant regeneration from seed. *Global change biology*, 17, 2145-2161. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-823731-1.00015-9>
- Werden, L.K.; Holl, K.; Rosales, J.A.; Sylvester, J.; Zahawi, R.A. (2020) Effects of dispersal- and niche-based factors on tree recruitment in tropical wet forest restoration. *Ecological Applications*, 30. <http://dx.doi.org/10.1002/eap.2139>
- Whitmore, T.C. (1984) *Tropical rain forests of the Far East*. Clarendon Press, Oxford.
- Wright, S.J. (1996) Phenological responses to seasonality in tropical forest plants. In: Mulkey, S.S.; Chazdon, R.L.; Smith, A.P. (Eds), *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Springer, Boston, MA, pp. 440-460.
- Ye, Y.; Tam, N.F.Y.; Lu, C.Y.; Wong, Y.S. (2005) Effects of salinity on germination, seedling growth and physiology of three salt-secreting mangrove species. *Aquatic Botany*, 83, 193-205. <http://dx.doi.org/10.1016/j.aquabot.2005.06.006>
- Zhu, J.K. (2010) Genetic analysis of plant salt tolerance using *Arabidopsis*. *Plant Physiology* 124, 941-948. <http://dx.doi.org/10.1104/pp.124.3.941>
- Zotz, G.; Rodriguez-Quiel, C. (2022) Is *Pitcairnia halophila* really a halophyte? Evidence from a germination and growth experiment. *Journal of Tropical Ecology*, 38, 233-240. <http://dx.doi.org/10.1017/S0266467422000116>