

MARCOS VINICIUS MEIADO

GERMINAÇÃO DE CACTOS DO NORDESTE DO BRASIL

RECIFE

2012

MARCOS VINICIUS MEIADO

GERMINAÇÃO DE CACTOS DO NORDESTE DO BRASIL

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em
Biologia Vegetal da Universidade Federal de
Pernambuco como parte dos requisitos necessários para
a obtenção do título de Doutor em Biologia Vegetal.

Orientadora: Profa. Dra. Inara Roberta Leal.

Co-Orientador: Prof. Dr. José Alves de Siqueira Filho.

RECIFE

2012

Meiado, Marcos Vinicius

Germinação de cactos do Nordeste do Brasil/ Marcos Vinicius Meiado – Recife: O Autor, 2012.

142 folhas : il., fig., tab.

Orientadora: Inara Roberta Leal

Co-orientador: José Alves de Siqueira Filho

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Ciências Biológicas. Biologia Vegetal, 2012.

Inclui bibliografia e anexos

- 1. Cacto 2. Germinação 3. Caatinga I. Leal, Inara Roberta II. Siqueira Filho, José Alves III. Título.**

583.56

CDD (22.ed.)

UFPE/CCB-2012-093

MARCOS VINICIUS MEIADO

“GERMINAÇÃO DE CACTOS DO NORDESTE DO
BRASIL”.

BANCA EXAMINADORA:



Dra. Inara Roberta Leal (Orientadora) – UFPE



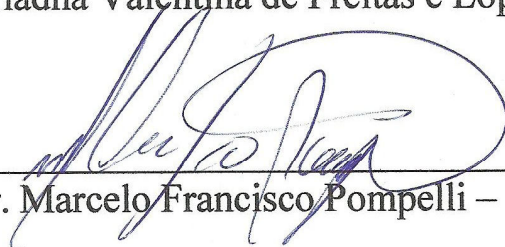
Dra. Queila de Souza Garcia – UFMG



Dra. Dilosa Carvalho de Alencar Barbosa - UFPE



Dra. Ariadna Valentina de Freitas e Lopes - UFPE



Dr. Marcelo Francisco Pompelli – UFPE

Recife- PE
2012

“Minha vida agora é cool,

Meu passado é que foi trash”

Samba do Approach – Zeca Baleiro

*“Dedicada a la investigadora que me ha enseñado
a ver la magia de las semillas de los cactus,*

Mariana Rojas-Aréchiga”

Agradecimentos

Há quatro anos, uma das certezas que eu tinha quando comecei a fazer o doutorado era que a minha vida ia mudar. Eu só não tinha noção do tamanho da mudança! Durante esses anos de doutorado, muitas foram as pessoas que passaram pela minha vida e contribuíram de maneira direta ou indireta para a realização desta tese e, mesmo sabendo que é praticamente impossível, eu gostaria muito de não esquecê-los nos meus agradecimentos, pois todos foram fundamentais para que ela ocorresse. Assim sendo, começo agradecendo a todos. Obrigado!

Aos meus pais, Marcia Malaman e Ouvidio Meiado, por sempre me incentivarem e ficarem felizes e orgulhosos com o meu crescimento profissional.

A minha irmã Vanessa Meiado, por sempre estar ao meu lado mesmo morando tão longe. Por dividir comigo muitas aventuras pelo Brasil a fora, pelos momentos de alegria e diversão e por me ajudar a superar os momentos de dificuldade.

A minha irmãzinha Ana Carolina Meiado, por ter me ensinado as vogais recentemente e mais algumas letras que foram muito úteis na escrita da tese.

Aos meus tios Kátia Malaman e Luis Malaman por gostarem tanto de mim e sempre estarem me apoiando em tudo que eu preciso.

A minha amiga e orientadora, Inara Roberta Leal, por acreditar no meu trabalho, por permitir que eu me afastasse e fosse buscar novos caminhos para a minha formação profissional e, principalmente, por ser meu maior exemplo de pesquisador, quem eu busco sempre ser quando crescer!

Ao meu amigo e co-orientador, José Alves de Siqueira Filho, por todo apoio físico e psicológico dado nos momentos de finalização da tese e por ter proporcionado uma das maiores mudanças na minha vida, por sempre acreditar no meu potencial, me incentivar a

crescer cada vez mais como pessoa e pesquisador e por tornar realidade o sonho do Laboratório de Sementes do Centro de Referência para Recuperação de Áreas Degradadas.

A Mariana Rojas-Aréchiga, a quem eu dedico esta tese, por ter despertado em mim, mesmo sem saber durante uma conversa de poucos minutos em um congresso, o interesse e o amor pelas sementes dos cactos. Por ser tão atenciosa comigo por e-mail e me ajudar e orientar nas discussões dos meus achados. *¡Muchas gracias!*

Ao meu amigo cactólogo Emerson Antonio Rocha, por ser o responsável pela minha entrada no mundo das espinhentas e por sempre se alegrar com as minhas conquistas e estudos com a família Cactaceae.

Ao “Dr. e Dra. Cacto”, digo, Nigel Paul Taylor e Daniela Cristina Zappi, por toda simpatia e atenção dada a mim durante esses últimos anos. Por aceitarem embarcar no projeto dos “Cactos do São Francisco” e por me incentivar nos estudos com a família Cactaceae.

A minha amiga e eterna orientadora Luciana Iannuzzi, por sempre me incentivar, vibrar com as minhas conquistas e acreditar no meu potencial. Pelo exemplo de pessoa e de profissional e pela atenção e carinho dedicado.

Aos membros da banca, Ariadna Valentina Lopes, Dilosa Carvalho de Alencar Barbosa, Kleber Andrade da Silva, Marcelo Francisco Pompelli, Mauro Guida dos Santos e Queila de Souza Garcia, por todas as sugestões para melhorar o meu trabalho.

Aos amigos que sempre estiveram comigo, Carolina Nunes Liberal, Fábio Viana, Gláucia Lorena Guedes, Kelnner França, Keyla Roberta Menezes Silva de Souza, Lais Angélica de Andrade Pinheiro Borges, Mellissa Sousa Sobrinho, Patricia Fernandes Neres, Paulo Barros, Priscila Porchat de Assis Murolo, Sheila Milena Neves Araújo Soares, Virág Venekey, Viviane Fontoura da Silva, Viviane Freire Lira, por serem tão especiais na minha vida, pela amizade e carinho dedicados e por compartilharem momentos importantes durante nossos anos de amizades.

A todos os atuais e ex “inarianos” do LIPA (Laboratório de Interação Planta Animal da Universidade Federal de Pernambuco), Elaine Maria Santos Ribeiro, Fernanda Maria Pereira de Oliveira, Gabriela Burle Arcoverde, José Domingos Ribeiro Neto, Kátia Fernanda Rito, Talita Câmara dos Santos Bezerra, Veralucia dos Santos Barbosa e Walkiria Rejane de Almeida, por toda amizade e pelos momentos de descontração no laboratório, em especial a Laura Carolina Leal que sempre esteve comigo nas coletas e montagens dos experimentos.

Aos amigos do LEV (Laboratório de Ecofisiologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco), Adaíses Simone Maciel da Silva, Bruna Dias Silveira de Souza, Bruno Rafael Monteiro Rodrigues, Eliana Akie Simabukuro, Flávia Carolina Lins da Silva, Marcelo Francisco Pompelli, Marciel Teixeira Oliveira, Mauro Guida dos Santos, Paulo Roberto de Moura Souza Filho, Rafaela Carvalho Tigre e Renata Azambuja Gomes, que dividiram comigo, desde os primórdios, momentos importantes de descobrimentos, angústias e alegrias.

Aos amigos do LEAF (Laboratório de Ecologia Aplicada e Fitoquímica da Universidade Federal de Pernambuco), Antônio Fernando Moraes de Oliveira, José Ricardo Barbosa da Silva e Mariana Oliveira Barbosa, pelos momentos de descontração durante a busca sem fim dos compostos secundários, em especial aos amigos Karla Viviane de Figueiredo e Mário Correia Lima Neto, por toda amizade, paciência e dedicação.

A todos os professores, alunos e funcionários do PPGBV/UFPE (Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco), pelo companheirismo nos seis anos em que eu estive no programa (Mestrado e Doutorado), disciplinas, apresentações de projetos, seminários integrados e momentos de café, em especial a Kelaine de Miranda Demétrio pela companhia nas viagens de campo.

A toda família CRAD (Centro de Referência para Recuperação de Áreas Degradadas da Universidade Federal do Vale do São Francisco), em especial as minhas filha científica, Andrea Amorim Reis, Elaine Maiara Bonfim Nunes, Isabela Affonso Brito e Joana Paula

Bispo Nascimento, por sonhar comigo o sonho das sementes da Caatinga e a Aretha Bezerra Tenório, por estar diariamente ao meu lado, me salvando dos apuros e me incentivando e dando forças para que eu consiga executar todas as minhas atividades.

Aos amigos atuais ou ex “brióigos”, “brióligus” ou “briólogos” do CRAD e do CEMA Fauna (Centro de Manejo de Fauna da Universidade Federal do Vale do São Francisco), Aline Lopes, André Paviotti Fontana, Carolina Esteves, Diogo Amorim de Araújo, Erivania Virtuoso Rodrigues Ferreira, Jânia Vieira, Marcondes Albuquerque de Oliveira, Mellissa Sousa Sobrinho, Natan Messias de Almeida e Vinícius Messas Cotarelli pelos momentos de descontração no campo e nas reuniões e festas extra universidade, em especial a Fabiana de Arantes Basso e ao Fabricio Francisco Santos da Silva, pela amizade sincera.

A FACEPE (Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco) pela bolsa concedida e pelo financiamento do projeto “Redes de interações e ecologia da dispersão de sementes na Caatinga (APQ-0140- 2.05/08)” que custeou grande parte dos experimentos dessa tese.

Ao CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) pelo financiamento do projeto “Influência de perturbações antrópicas na rede de interações e ecologia da dispersão de sementes na Caatinga (MCT/CNPq Nº 014/2009 - Universal)” que também custeou uma parte dos experimentos dessa tese.

Ao MI (Ministério da Integração Nacional) pelo financiamento do projeto “Projeto de Integração do Rio São Francisco com Bacias Hidrográficas do Nordeste Setentrional Projeto Básico Ambiental 23 (2255-00-PBA-RL-0001-01)” que proporcionou a coleta das sementes e a infraestrutura para a montagem dos experimentos de germinação.

Sumário

	Página
LISTA DE TABELAS.....	11
LISTA DE FIGURAS.....	13
APRESENTAÇÃO.....	15
FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	
<i>a. Fisiologia do desenvolvimento das sementes.....</i>	17
<i>b. Fatores que afetam a germinação de sementes.....</i>	20
<i>c. Atributos biológicos e morfofisiologia de sementes de cactos.....</i>	27
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	31
CAPÍTULO 1 (<i>Efeito da luz e da temperatura na germinação de sementes de cactos do Nordeste do Brasil</i>).....	39
CAPÍTULO 2 [<i>Respostas da germinação de sementes de <u>Cereus jamacaru</u> DC. ssp. <u>jamacaru</u> (Cactaceae) aos fatores ambientais</i>].....	73
CAPÍTULO 3 (<i>Os cactos da Caatinga formam banco de sementes no solo?</i>).....	102
RESUMO.....	129
ABSTRACT.....	131
ANEXO.....	133

Lista de Tabelas

	CAPÍTULO 1	Página
Tabela 1.	Tamanho da semente (comprimento x largura em milímetros), ecossistema e coordenadas geográficas dos locais de coleta das sementes dos 30 táxons de Cactaceae que ocorrem na região Nordeste do Brasil.....	64
Tabela 2.	Germinabilidade (%) de sementes de 30 táxons de Cactaceae coletadas na região Nordeste do Brasil e submetidas aos tratamentos de temperatura constante e alternadas, sob fotoperíodo de 12 horas (L) e escuro contínuo (E). Valores obtidos após 60 dias de avaliação. Letras diferentes indicam diferenças significativas ($p \leq 0,05$).....	65
Tabela 3.	Tempo médio de germinação (dias) de sementes de 30 táxons de Cactaceae coletadas na região Nordeste do Brasil e submetidas aos tratamentos de temperatura constante e alternadas, sob fotoperíodo de 12 horas (L) e escuro contínuo (E). Valores obtidos após 60 dias de avaliação. Letras diferentes indicam diferenças significativas ($p \leq 0,05$).....	67
Tabela 4.	Faixa de temperatura (10 a 45°C) e temperaturas alternadas (30/20 e 35/25°C) para germinação de sementes submetidas a fotoperíodo de 12 horas e temperatura ótima de germinação de 30 táxons de Cactaceae coletadas na região Nordeste do Brasil.....	69
Tabela 5	Espécies de cactos brasileiros que foram avaliadas em relação ao fotoblastismo e/ou a influência da temperatura na germinação. Em negrito estão representadas as temperaturas ideais de germinação. NI = dado não informado.....	70

Lista de Tabelas

	CAPÍTULO 2	Página
Tabela 1.	Tempo médio de germinação (dias) e índice de sincronização de sementes de <i>Cereus jamacaru</i> DC. ssp. <i>jamacaru</i> (Cactaceae) submetidas a diferentes tratamentos de temperaturas constantes e fotoperíodo de 12 horas. Valores obtidos após 50 dias de avaliação. Letras diferentes indicam diferenças significativas ($p \leq 0,05$).....	95
Tabela 2.	Tempo médio de germinação (dias) e índice de sincronização de sementes de <i>Cereus jamacaru</i> DC. ssp. <i>jamacaru</i> (Cactaceae) submetidas a diferentes tratamentos de intensidade e qualidade de luz sob temperatura constante de 30°C e fotoperíodo de 12 horas. Valores obtidos após 50 dias de avaliação. Letras diferentes indicam diferenças significativas ($p \leq 0,05$).....	96
Tabela 3.	Tempo médio de germinação (dias) e índice de sincronização de sementes de <i>Cereus jamacaru</i> DC. ssp. <i>jamacaru</i> (Cactaceae) submetidas a diferentes concentrações de soluções de PEG 6000 e NaCl sob temperatura constante de 30°C e fotoperíodo de 12 horas. Valores obtidos após 50 dias de avaliação. Letras diferentes indicam diferenças significativas ($p \leq 0,05$).....	97
	CAPÍTULO 3	
Tabela 1.	Tempo médio de germinação (dias) das sementes de oito espécies de cactos em que a polpa funicular foi removida experimentalmente (SP) e de sementes intactas (CP), as quais foram enterradas sob a vegetação e em locais abertos, em áreas de Caatinga do estado de Pernambuco, Nordeste do Brasil.....	123
Tabela 2.	Índice de sincronização da germinação de sementes de oito espécies de cactos em que a polpa funicular foi removida experimentalmente (SP) e de sementes intactas (CP), as quais foram enterradas sob a vegetação e em locais abertos, , em áreas de Caatinga do estado de Pernambuco, Nordeste do Brasil.....	124

Lista de Figuras

	CAPÍTULO 1	Página
Figura 1.	Locais de coleta das sementes dos 30 táxons de Cactaceae utilizados nesse estudo para determinar o fotoblastismo e as temperaturas cardiais dos cactos que ocorrem nos ecossistemas da região Nordeste do Brasil.....	72
	CAPÍTULO 2	
Figura 1.	Germinabilidade (média $\pm$ erro padrão) de sementes de <i>Cereus jamacaru</i> DC. ssp. <i>jamacaru</i> (Cactaceae) submetidas a diferentes tratamentos de temperaturas constantes e fotoperíodo de 12 horas. Valores obtidos após 50 dias de avaliação. Letras diferentes indicam diferenças significativas ($p \leq 0,05$).....	99
Figura 2.	Germinabilidade (média $\pm$ erro padrão) de sementes de <i>Cereus jamacaru</i> DC. ssp. <i>jamacaru</i> (Cactaceae) submetidas a diferentes tratamentos de intensidade e qualidade de luz. (a) intensidade de luz branca e (b) qualidade de luz (LB = luz branca, LV = luz vermelha, LVE = luz vermelho-extremo, LA = luz azul). Nenhuma diferença foi encontrada entre os tratamentos de intensidade e qualidade de luz ($p \leq 0,05$). Valores obtidos após 50 dias de avaliação.....	100
Figura 3.	Germinabilidade (média $\pm$ erro padrão) de sementes de <i>Cereus jamacaru</i> DC. ssp. <i>jamacaru</i> (Cactaceae) submetidas a dois tratamentos de estresse. (a) Estresse hídrico e (b) estresse salino. Valores obtidos após 50 dias de avaliação. Letras diferentes indicam diferenças significativas ($p \leq 0,05$).....	101

Lista de Figuras

	CAPÍTULO 3	Página
Figura 1.	Germinabilidade (%) de sementes de <i>Arrojadoa rhodantha</i> (Gürke) Britton & Rose (A e B), <i>Cereus jamacaru</i> DC. subsp. <i>jamacaru</i> (C e D), <i>Harrisia adscendens</i> (Gürke) Britton & Rose (E e F) e <i>Melocactus zehntneri</i> (Britton & Rose) Luetzelb. (G e H) (Cactaceae) em que a polpa funicular foi removida experimentalmente (SEM) e de sementes intactas (COM) enterradas em áreas de Caatinga sob a vegetação e em locais abertos.....	126
Figura 2.	Germinabilidade (%) de sementes de <i>Pilosocereus gounellei</i> (F.A.C. Weber) Byles & G.D. Rowley subsp. <i>gounellei</i> (A e B) e <i>Pilosocereus pachycladus</i> F. Ritter subsp. <i>pernambucoensis</i> (Ritter) Zappi (C e D) (Cactaceae) em que a polpa funicular foi removida experimentalmente (SEM) e de sementes intactas (COM) enterradas em áreas de Caatinga sob a vegetação e em locais abertos.....	127
Figura 3.	Germinabilidade (%) de sementes de <i>Tacinga inamoena</i> (K. Schum.) N.P. Taylor & Stuppy subsp. <i>inamoena</i> (A e B) e <i>Tacinga palmadora</i> (Britton & Rose) N.P. Taylor & Stuppy (C e D) (Cactaceae) em que a polpa funicular foi removida experimentalmente (SEM) e de sementes intactas (COM) enterradas em áreas de Caatinga sob a vegetação e em locais abertos.....	128

Apresentação

Nos capítulos que se seguem, serão abordadas as influências de fatores bióticos e abióticos na germinação de sementes de espécies nativas de Cactaceae que ocorrem nos ecossistemas da região Nordeste do Brasil (*i.e.*, Caatinga, Cerrado, Floresta Atlântica e Restinga), os quais podem afetar o estabelecimento de novos indivíduos e alterar a estrutura e a composição das comunidades. Nessa região, a família Cactaceae está representada por cerca de 100 espécies com diferentes formas de vida, as quais estão agrupadas em três subfamílias com ampla distribuição: Cactoideae, Opuntioideae e Pereskioideae.

Os dois primeiros capítulos da tese abordam os efeitos de fatores abióticos na germinação de sementes de cactos e todos os experimentos foram realizados em laboratório. No primeiro capítulo, foram investigadas as respostas fotoblásticas e as temperaturas cardeais de sementes de 30 táxons da família Cactaceae, os quais representam as principais espécies das três subfamílias que ocorrem em diferentes ecossistemas da região Nordeste do Brasil. Com esse capítulo, buscou-se encontrar padrões de respostas germinativas e correlacioná-los a atributos biológicos das espécies, tais como o tamanho da semente, a forma de vida dos adultos, a origem filogenética e o ecossistema onde as sementes foram coletadas.

Por sua vez, no segundo capítulo, foi selecionada uma espécie de cacto com ampla distribuição geográfica (*Cereus jamacaru* DC. subsp. *jamacaru*) para avaliar a plasticidade das respostas germinativas das sementes submetidas a diferentes fatores ambientais como, por exemplo, a intensidade e a qualidade de luz, temperaturas extremas, disponibilidade hídrica e estresse salino, os quais afetam a germinação das sementes e, conseqüentemente, o estabelecimento das plântulas e o sucesso reprodutivo da espécie.

No terceiro capítulo foi avaliada a dinâmica de formação de banco de sementes de oito espécies de cactos com ampla distribuição em áreas de Caatinga e a influência de fatores bióticos (estruturas anexas às sementes) e abióticos (sítio de deposição das sementes) na manutenção da viabilidade e no comportamento germinativo das espécies estudadas.

Todos os capítulos desta tese foram escritos em formato de artigo e, os que ainda não foram publicados, deverão ser submetidos a periódicos internacionais relacionados aos temas específicos investigados em cada artigo. Antes de iniciar os capítulos, alguns conceitos sobre a fisiologia do desenvolvimento das sementes e sobre os fatores que afetam a germinação foram abordados no tópico “*Fundamentação Teórica*”. Além desses conceitos, foram apresentadas também algumas informações biológicas sobre a família estudada, bem como características morfofisiológicas das sementes de cactos, as quais foram correlacionadas às respostas germinativas observadas nos estudos realizados com sementes de Cactaceae.

Fundamentação Teórica

a. Fisiologia do desenvolvimento da semente

Uma das estratégias que garantiu a grande diversidade das angiospermas e a ocupação de vários habitats no ambiente terrestre foi a formação de sementes (Baskin & Baskin, 1998; Karasawa, 2009). A semente é uma unidade dispersiva formada por um embrião, tecidos de reservas e um tegumento protetor (Perez, 2004), a qual representa um novo indivíduo que poderá se estabelecer distante da planta parental, caso ocorra um deslocamento, ou próximo do local onde ela foi formada, sendo responsável, nesse segundo caso, pela manutenção da comunidade local (Baskin & Baskin, 1998; Almeida-Cortez, 2004).

Com exceção das sementes agamospérmicas que não possuem embrião e não dependem da fecundação, a produção da semente tem início com a fecundação da oosfera presente dentro do saco embrionário, no interior dos ovários de flores femininas ou hermafroditas (Castro *et al.*, 2004; Cocucci & Mariath, 2004). A oosfera é fecundada por um gameta masculino formado após a germinação do grão de pólen sobre o estigma receptivo compatível e posterior desenvolvimento do tubo polínico através do estilete, o qual alcança o ginósporo e proporciona a singamia, caracterizada pela fusão dos citoplasmas (plasmogamia) e dos núcleos (cariogamia) (Cocucci & Mariath, 2004).

Além da fecundação da oosfera, o micrósporo também é responsável pela formação de outra estrutura, o endosperma, que também é chamado de xenófito e representa um dos principais tipos de tecido de reserva (Baskin & Baskin, 1998; Aquila, 2004; Cocucci & Mariath, 2004). Além do endosperma, outros tecidos de reserva, como o perisperma e cotilédone, podem ser produzidos durante a formação da semente e vão responder pela

nutrição do embrião e da plântula em desenvolvimento, respectivamente (Aqüila, 2004; Cocucci & Mariath, 2004). A principal diferença entre os três tipos de tecido de reserva é a origem (Aqüila, 2004; Buckeridge *et al.*, 2004). Como visto, o endosperma é formado após a fusão dos núcleos polares da célula central diploide do saco embrionário com o segundo gameta masculino haploide, originando um tecido de reserva triploide, o qual está presente em inúmeras espécies de angiospermas (Aqüila, 2004; Buckeridge *et al.*, 2004). Por outro lado, a formação do perisperma não envolve a fusão de materiais genéticos e a sua origem está diretamente relacionada à diferenciação de um tecido pré-existente no saco embrionário. O perisperma é um tecido de reserva que se forma quando a nucela do óvulo não é totalmente digerida durante o desenvolvimento da semente, evento comum nas famílias Caryophyllaceae, Chenopodiaceae, Phytolaccaceae e Polygonaceae. Nas sementes em que ambos, perisperma e endosperma estão presentes, o perisperma serve de tecido de reserva acessório, suplementando o endosperma que funciona como um tecido intermediário, transferindo as reservas do perisperma para o embrião. Finalmente, durante a formação do embrião, um terceiro tipo de tecido de reserva é formado na semente e esse é chamado de cotilédone e tem origem embrionária (Barroso *et al.*, 1999; Aqüila, 2004; Vidal & Vidal, 2006).

Os três tipos de tecido de reserva podem armazenar diferentes substâncias de reserva como, por exemplo, carboidratos, ácidos graxos e proteínas, as quais são utilizadas em diferentes fases da germinação e do desenvolvimento inicial (Buckeridge *et al.*, 2004). Independente da origem, ploidia e tipo de reserva armazenada nos tecidos, a principal função dessas estruturas é a nutrição do embrião durante sua curta fase heterotrófica, até o momento que a plântula se estabelece e assume sua função autotrófica (Buckeridge *et al.*, 2004).

O embrião e seus tecidos de reserva encontram-se protegidos por envoltórios que o permite sobreviver durante o período compreendido entre a maturação da semente e o estabelecimento da plântula (Perez, 2004). Esses envoltórios podem ser constituídos apenas

pelo tegumento, como também pelo pericarpo (Figliolia *et al.*, 1993; Perez, 2004). Além disso, o tegumento pode incluir estrutura de cobertura como glumas, lemas e páleas (Figliolia *et al.*, 1993). De acordo com Perez (2004), as principais funções desses envoltórios estão relacionadas à proteção de partes internas contra abrasão e choques, além de atuar como barreiras contra a entrada de microrganismos, regular a velocidade de embebição e controlar as trocas gasosas, podendo, ainda, impedir o processo germinativo caso seja impermeável.

Como mencionado anteriormente, toda diferenciação morfológica responsável pela formação da semente inicia-se com a fecundação. Didaticamente, a fisiologia do desenvolvimento da semente é dividida em três fases confluentes, a saber: (1) embriogênese ou histodiferenciação, (2) maturação e (3) dessecação (Bewley & Black, 1994; Castro *et al.*, 2004). Nem todas as espécies passam por todas essas fases e passar ou não por essas etapas pode estar relacionado com características das sementes que afetam diretamente seu comportamento germinativo (Bewley & Black, 1994; Castro *et al.*, 2004).

Após a singamia que forma o zigoto, tem-se uma intensa fase de divisão celular para a origem e diferenciação dos vários tecidos que vão compor a semente. Dessa forma, durante a embriogênese da semente ocorre uma intensa atividade mitótica, a qual é responsável pela produção de organelas e formação das novas células e tecidos. Com todos os tecidos formados, a semente entra na segunda fase de desenvolvimento denominada maturação, a qual é caracterizada pelo aumento do tamanho da semente devido, principalmente, a expansão das células ocasionada pela entrada de água e a deposição de reservas que proporcionam o enchimento das sementes (Castro *et al.*, 2004). É no fim dessa segunda fase que a semente completa seu desenvolvimento, adquire sua capacidade germinativa e já está apta para germinar. Porém, mesmo estando conectada com a planta mãe e recebendo água para manter seus tecidos hidratados e seu metabolismo ativo, a germinação é inibida nessa fase devido à

produção do hormônio ácido abscísico que impede as reações necessárias para a ocorrência da germinação (Bewley & Black, 1994; Castro *et al.*, 2004).

Após completar a formação de todas as suas estruturas e adquirir a capacidade germinativa, a semente entra na terceira fase do desenvolvimento que é chamada de dessecação (Bewley & Black, 1994; Castro *et al.*, 2004). Essa fase é caracterizada pela interrupção das conexões vasculares entre a semente e a planta mãe. Essa redução do conteúdo hídrico traz alguns benefícios para a semente como, por exemplo, a redução do metabolismo celular que favorece a manutenção da viabilidade da semente por um período maior. Porém, nem todas as espécies passam pela terceira fase de desenvolvimento, pois suas sementes não toleram o dessecação e são liberadas na natureza com um elevado teor de umidade (Bewley & Black, 1994). Consequentemente, as sementes dessas espécies, conhecidas como recalcitrantes, mantêm o metabolismo elevado e permanecem viáveis no solo por um curto período, ao contrário das sementes ortodoxas que são liberadas com baixo conteúdo hídrico e metabolismo reduzido, podendo permanecer viáveis no solo por vários anos (Bewley & Black, 1994; Castro *et al.*, 2004).

b. Fatores que afetam a germinação de sementes

De acordo com o critério botânico, o termo germinação está relacionado à protrusão radicular, porém, essa fase indica o final da germinação e vários processos físicos e bioquímicos ocorrem antes que a radícula rompa o tegumento e o embrião possa continuar o seu desenvolvimento (Bewley & Black, 1994; Baskin & Baskin, 1998). Fatores abióticos como disponibilidade hídrica, salinidade, luz, oxigênio e temperatura influenciam os fenômenos físicos como a reidratação dos tecidos embrionários (embebição) e bioquímicos,

como a degradação de reservas e reparo nas membranas celulares que precedem a germinação das sementes (Labouriau, 1983; Bewley & Black, 1994).

Para iniciar o processo germinativo, as sementes precisam absorver água, reidratar os tecidos e reativar o metabolismo celular (Barbosa, 2003; Araújo *et al.*, 2006). Em algumas espécies da Caatinga, a entrada de água é dificultada pela presença de um tegumento seminal espesso e impermeável, o qual protege o embrião dos ataques de inimigos naturais e das condições ambientais extremas do ecossistema (Barbosa, 2003; Araújo *et al.*, 2006; Meiado *et al.*, 2012). O tegumento das sementes que serve para proteção contra abrasões e choques, funciona como uma barreira para entrada de microrganismos (Bewley & Black, 1994; Baskin & Baskin, 1998). Também pode regular a velocidade de embebição, controlar as trocas gasosas e em alguns casos promover a dormência tegumentar (Perez, 2004). Dentre todos os fatores bióticos que podem impedir o processo germinativo de sementes da Caatinga, a dormência física é sem dúvida o mais estudado. A maioria desses estudos foi desenvolvida com sementes de Fabaceae, indicando que esse tipo de dormência é comum nos representantes desta família (Barbosa, 2003; Araújo *et al.*, 2006; Meiado *et al.*, 2012). A dormência física já tinha sido apontada por Araújo *et al.* (2006) como o principal fator que inibe a germinação de sementes da Caatinga, possibilitando maior sincronização biológica dos eventos germinativos com as condições ambientais favoráveis ao desenvolvimento das plântulas. Diversos métodos (*i.e.*, escarificação física, química e térmica) foram avaliados em laboratório com a finalidade de romper essa barreira que impede a embebição e a reativação do metabolismo celular (vide revisão em Araújo *et al.*, 2006). Como esse tipo de dormência está relacionado ao tegumento seminal que pode apresentar espessura e constituição química variadas entre as espécies (Neiva 1997; Melo-Pinna *et al.*, 1999), o tratamento ideal para superação da dormência também pode variar em função dessas características interespecíficas. Entretanto, para ser eficiente, um tratamento precisa proporcionar a entrada de água na

semente, ser de fácil execução e apresentar um baixo custo, geralmente, obtido com a utilização de ácidos ou pela remoção de parte do tegumento com superfícies abrasivas, por meio da utilização de lixas com diferentes especificações e graduações. Antes da escolha do método de quebra de dormência, deve-se identificar a sua causa. Os métodos mais utilizados são escarificação mecânica, escarificação ácida, tratamento com água quente, lavagem em água corrente, estratificação, embebição em nitrato de potássio, excisão do embrião, entre outros (Popinigis, 1977, Zaidan & Barbedo, 2004). Em função da dormência tegumentar, a eficiência da escarificação mecânica é comum em espécies arbóreas da Caatinga como em *Bauhinia cheilantha* (Bong.) Steud., *Bromelia laciniosa* Mart. ex Schult. & Schult.f., *Chloroleucon foliolosum* (Benth.) G.P.Lewis, *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong, *Erythrina velutina* Willd., *Libidibia ferrea* (Mart. ex Tul.) L.P.Queiroz, *Mimosa acutistipula* (Mart.) Benth., *Parkinsonia aculeata* L., *Piptadenia stipulacea* (Benth.) Ducke, *Poecilanthe ulei* (Harms) Arroyo & Rudd, *Senna martiana* (Benth.) H.S.Irwin & Barneby, *Senna spectabilis* (DC.) H.S.Irwin & Barneby var. *excelsa* (Schrad) H.S.Irwin & Barneby e *Vachellia farnesiana* (L.) Wight & Arn. (Meiado *et al.*, 2012). Outra técnica de escarificação bastante utilizada, porém apresentando desvantagens em relação ao custo, é o uso de substâncias químicas como ácido sulfúrico, acetona, álcool etílico e hidróxido de potássio (Perez, 2004). A vantagem está na ação homogênea em grandes lotes de sementes. O agente químico mais utilizado é o ácido sulfúrico e o intervalo de imersão pode variar entre as espécies, desde 2 minutos em *Stryphnodendron pulcherrimum* (Willd.) Hochr. até mais de 2 horas em *Senna macranthera* (DC. ex Collad.) H.S.Irwin & Barneby (Perez, 2004).

Após superar a barreira imposta pela impermeabilidade do tegumento ou quando essa barreira não é evidenciada, a semente passa para a primeira fase da germinação que é a embebição (Bewley & Black, 1994). Esse processo físico garante a reidratação dos tecidos embrionários e a reativação do metabolismo que tinha se reduzido durante a fase de

dessecação da semente no seu desenvolvimento (Bewley & Black, 1994; Castro & Hilhorst, 2004). Durante a embebição, alterações bioquímicas podem ser observadas no interior das sementes (Dantas *et al.*, 2008a; 2008b), devido ao consumo do tecido de reserva que fornece energia para o desenvolvimento da plântula, como observado em sementes de *Schinopsis brasiliensis* Engl. (Dantas *et al.*, 2008b). A germinação das sementes dessa espécie apresenta três fases de embebição, ocorrendo um aumento no teor de açúcares solúveis simultâneo à diminuição do teor de amido nas sementes, indicando que esta é uma importante reserva para o desenvolvimento do embrião (Dantas *et al.*, 2008b). Além disso, as globulinas são as proteínas mais abundantes nas sementes dessa espécie e as albuminas e prolaminas são mobilizadas de forma mais ativa após a protrusão radicular (Dantas *et al.*, 2008b).

A disponibilidade hídrica do solo é o principal fator abiótico que influencia a germinação das sementes e o estabelecimento das plântulas na Caatinga (Barbosa, 2003; Araújo *et al.*, 2006). A água está disponível no solo durante um curto período, pois, mesmo nos locais onde são observadas as maiores médias de precipitação pluvial, esses eventos são intensos e concentrados em um curto período do ano (Sampaio, 1995). Assim, como era de se esperar, os eventos que envolvem a germinação das sementes e o estabelecimento das plântulas na Caatinga estão relacionados aos meses de maior disponibilidade hídrica (Barbosa, 2003; Araújo *et al.*, 2006). Muitas espécies, como vários representantes da família Fabaceae, germinam mesmo em condições de baixa disponibilidade de água (Barbosa, 2003; Meiado, 2005; Meiado *et al.*, 2012), as quais podem ser observadas entre os eventos de precipitação pluvial e no final da estação chuvosa. Tal característica demonstra uma alta tolerância ao déficit hídrico durante as fases iniciais de desenvolvimento, o que pode aumentar o sucesso reprodutivo dessas espécies e favorecer a ocupação de novas áreas, pois essas espécies conseguem germinar e se estabelecer em períodos pouco favoráveis, não tolerados por outras plantas (Barbosa, 2003). Além disso, os vários eventos de chuvas em pequenas quantidades,

incapazes de promover a efetiva germinação, podem ocasionar ciclos de hidratação e desidratação das sementes que se encontram no solo. Essa hidratação descontínua favorece a germinação e o estabelecimento das plântulas, como observado em sementes de *Cereus jamacaru* DC. subsp. *jamacaru* (Cactaceae) (Rito, 2009; Rito *et al.*, 2009). Na maioria dos casos, esse favorecimento está relacionado a uma maior porcentagem de sementes germinadas e a uma maior velocidade de germinação que, por sua vez, estão associados à produção de plântulas mais vigorosas (Rito, 2009; Rito *et al.*, 2009).

Outro fator abiótico que também afeta amplamente a germinação das sementes é a luminosidade. Segundo Takaki (2001), todas as sementes possuem fitocromo e a sensibilidade à luz está relacionada com a sua forma. Uma diferença estatística na germinabilidade das sementes entre os tratamentos de luz e escuro podem indicar a participação do fitocromo no controle da germinação. Ferreira *et al.* (2001) dividem as espécies em quatro grupos em relação à influência da luz na germinação: afotoblásticas ou fotoblásticas neutras, fotoblásticas positivas relativas (com germinação mais alta na presença de luz, porém sem atingir o dobro do escuro), fotoblásticas positivas (germinação na luz ultrapassa o dobro do escuro) e fotoblástica negativa (germinação maior no escuro). O fotoblastismo positivo é encontrado em sementes de *Paepalanthus giganteus* Sano e *Bidens gardneri* Baker (Carvalho & Ribeiro, 1994; Rondon *et al.*, 2001). Outras espécies como *Zeyheria montana* Mart. e *Cucumis anguria* L. apresentam fotoblastismo negativo (Joly & Felipe, 1979; Cardoso, 1995). Em *Senna aversiflora* (Herb.) H.S.Irwin & Barneby, espécie afotoblástica, a alta germinabilidade permanece independente da intensidade e da qualidade de luz (Melo, 2003). Quando espécies que são consideradas fotoblásticas neutras são submetidas às condições de estresse hídrico e salino, a luz parece favorecer a germinação das sementes como observado por Socolowski & Takaki (2004) em sementes de *Jacaranda mimosifolia* D.Don. Embora a maioria das espécies da Caatinga seja classificada como insensível à luz e esse fator abiótico

não esteja limitado na grande maioria das áreas da Caatinga (Barbosa, 2003), sementes pequenas e fotoblásticas positivas, como as sementes de várias espécies da família Cactaceae que precisam de luz para germinar, podem ter sua germinação reduzida quando se encontram enterradas formando banco de sementes ou quando são depositadas em sítios desfavoráveis para a germinação por não receberem quantidades suficientes de luz para ativar o processo germinativo (Meiado *et al.*, 2008; 2010).

A temperatura também é um fator importante e que pode restringir a ocorrência de muitas espécies em determinados ecossistemas, impedindo a germinação e o estabelecimento da plântula em condições desfavoráveis. Os estudos da influência da temperatura na germinação das sementes são essenciais para o entendimento de aspectos ecológicos e fisiológicos e a ocorrência das espécies nos ambientes naturais (Labouriau, 1983; Bewley & Black, 1994). A faixa de temperatura favorável pode estar relacionada com o local de ocorrência, período de dispersão e estratégias de germinação das sementes. Várias espécies florestais apresentam uma faixa de temperatura favorável para a germinação entre 20 e 30°C (Borges & Rena, 1993), e em temperaturas extremas, a germinação será inibida por perda da viabilidade ou entrada da dormência (Labouriau, 1983; Bewley & Black, 1994). Sementes de espécies tropicais como *E. contortisiliquum*, *J. mimosifolia* e *Maquira sclerophylla* (Ducke) C.C.Berg germinam numa faixa mais ampla, que vai de 10°C, ultrapassando os 40°C (Lima *et al.*, 1997; Miranda & Ferraz, 1999; Socolowski & Takaki, 2004). Em geral, a germinação sob baixa temperatura é lenta e não sincronizada e o aumento da temperatura promove o aumento da velocidade. Próximos dos valores mínimos e máximos ocorre formação de plântulas anormais com raiz primária pouco desenvolvida e extremidades necrosadas, pouca ou nenhuma raiz secundária, epicótilo atrofiado e eófilos reduzidos e/ou necrosados (Miranda & Ferraz, 1999). Alternância de temperaturas e choque térmico, como a passagem natural de fogo, são considerados promotores de germinação ao quebrar a dormência, antecipar,

sincronizar ou aumentar a germinabilidade das sementes (Barbosa *et al.*, 1999; Núñez & Calvo, 2000; Godoi & Takaki, 2004). A temperatura também é um fator abiótico importante no controle dos eventos germinativos de sementes da Caatinga (Barbosa, 2003). Espécies de diversas famílias, como *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan (Fabaceae) (Barbosa, 1980), *Cereus jamacaru* DC. subsp. *jamacaru* (Cactaceae) (Meiado *et al.*, 2010), *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Anacardiaceae) (Prazeres, 1982) e *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook. f. ex S.Moore (Bignoniaceae) (Cabral *et al.*, 2003) possuem temperatura ótima de germinação entre 30 e 35°C, indicando que essas espécies germinam bem em temperaturas que não seriam muito toleradas por espécies de florestas úmidas. Segundo Barbosa (2003), informações sobre respostas germinativas de sementes submetidas a diferentes fatores abióticos como, por exemplo, a disponibilidade hídrica do solo, luminosidade e temperatura podem ser úteis para a compreensão dos padrões de distribuição geográfica das espécies em escala de populações e comunidades naturais.

Outro fator abiótico que frequentemente exerce influência na germinação das sementes é a salinidade. Em ecossistemas semiáridos onde a evaporação da água presente no solo é intensificada, o solo pode se apresentar mais salino. Mesmo estando presente, a água pode ser restringida pela alta concentração de solutos, não permitindo que a semente consiga embeber. Essa característica pode ser observada em plantas que ocorrem em estuários e a tolerância à salinidade envolve processos que ocorrem em muitas partes da planta (Tester & Davenport, 2003). Para as sementes de *Prosopis juliflora* (Sw.) DC., a germinação não é inibida pela presença de sais até a concentração de -0,3 MPa e o sulfato de sódio é o sal que mais interfere no crescimento dessa espécie (Perez & Tambelini, 1995).

Interações positivas entre plantas – evento denominado facilitação – também podem representar um fator biótico que influencia o sucesso reprodutivo de diversas espécies nativas da Caatinga, estruturando, assim, a comunidade vegetal nesse ecossistema semiárido (Meiado,

2008; Paterno, 2010). Espécies lenhosas típicas da Caatinga como, por exemplo, *Cnidoscolus quercifolius* Pohl (Euphorbiaceae), *Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poir. e *Poincianella microphylla* (Mart. ex G.Don) L.P.Queiroz (Fabaceae), favorecem a germinação e o estabelecimento de plântulas que ocorrem sob suas copas (Paterno, 2010). Entretanto, a magnitude do favorecimento pode variar dependendo da planta facilitadora e das espécies que ocorrem sob as copas (Paterno, 2010). Além disso, outra Fabaceae lenhosa, *Trischidium molle* (Benth.) H.E.Ireland, se estabelece em locais abertos da Caatinga sem o favorecimento de outras plantas e, após o seu desenvolvimento, pode ser considerada uma planta nucleadora, pois agrega uma maior diversidade de plantas sob sua copa que, nesse local, tem seu desenvolvimento inicial favorecido pela maior disponibilidade de água e nutrientes no solo e pela redução da intensidade luminosa e temperatura do ar (Meiado, 2008). Outro fator biótico que pode influenciar a germinação das sementes de espécies nativas da Caatinga é a alelopatia, interação entre plantas em que uma espécie produz substâncias químicas denominadas aleloquímicos que favorecem ou prejudicam a germinação e o desenvolvimento inicial das plântulas (Barbosa, 2003).

c. Atributos biológicos e morfofisiologia de sementes de cactos

Os cactos estão entre as espécies mais conspícuas e típicas dos ambientes áridos e semiáridos do Novo Mundo e são agrupados em quatro subfamílias: Cactoideae, Maihuenioideae, Opuntioideae e Pereskioideae (Edwards *et al.*, 2005; Hernández-Hernández *et al.*, 2011). Sua distribuição abrange desde o Sudeste da Patagônia, na Argentina, até o Sul do Canadá. As espécies ocorrem em habitats variados, incluindo desertos quentes, áreas bem próximas aos oceanos, florestas secas e florestas tropicais úmidas (Anderson, 2001). Os centros de diversidade e distribuição dos cactos localizam-se nas regiões áridas do Norte e Sul do continente americano, principalmente nos Estados Unidos, México e Leste do Brasil

(Taylor & Zappi, 2004). Apenas o gênero *Rhipsalis* Gaertn. possui uma distribuição que se estende desde os neotrópicos até o Sudeste da África e Sul do continente asiático (Barthlott & Hunt, 1993; Anderson, 2001). Essas plantas se caracterizam por uma grande diversidade de formas de crescimento e algumas espécies são árvores ou arbustos com folhas conspícuas e persistentes, como observado no gênero *Pereskia* Mill. (Taylor & Zappi, 2004). Os cactos são dotados de ramos suculentos globosos, colunares ou complanados, podendo apresentar ramificações (Salgado & Mauseth, 2002; Taylor & Zappi, 2004). São escandentes, epifíticos ou ocorrem sobre solos e/ou rochas (Taylor & Zappi, 2004). Sua morfologia vegetativa incomum é o resultado de modificações de estruturas como, por exemplo, redução ou perda de folhas, conversão de folhas em espinhos para diminuir a perda d'água, ramos com a função fotossinteticamente ativa e parênquima aquífero com células volumosas e grandes vacúolos que armazenam água (Nobel & Bobich, 2002). Essas peculiaridades ecofisiológicas permitem que os representantes da família Cactaceae sejam perenes e sempre verdes, mesmo em condições de seca do ambiente (Nobel & Bobich, 2002).

A família Cactaceae é representada no Brasil pela ocorrência de 233 espécies agrupadas em 37 gêneros e três subfamílias, as quais estão distribuídas em todos os domínios fitogeográficos do país (Zappi *et al.*, 2012). Na região Nordeste, ocorrem cerca de 100 espécies e mais de 90% desses cactos são encontrados na Bahia, o estado que apresenta o maior número de espécies endêmicas da região. No Nordeste, um dos ecossistemas que abriga a maior diversidade de cactos é a Caatinga, um ecossistema semiárido no qual ocorrem cerca de 80 espécies (Zappi *et al.*, 2012). Além da Caatinga, outros ecossistemas também são observados na região Nordeste do Brasil, tais como o Cerrado, o Campo Rupestre, a Floresta Atlântica e a Restinga e em todos esses ecossistemas são encontrados diversos representantes da família Cactaceae (Taylor & Zappi, 2004; Zappi *et al.*, 2012).

De acordo com Godínez-Álvarez *et al.* (2003), o período e a intensidade dos eventos reprodutivos na família Cactaceae está relacionado com fatores ambientais como, por exemplo, o início do período chuvoso e a quantidade de precipitação anual. O número de frutos produzidos por planta e de sementes produzidas por fruto varia de acordo com a espécie e a forma de vida (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). Frutos produzidos por cactos colunares, como as espécies do gênero *Cereus* Mill. e *Pilosocereus* Byles & Rowley podem conter mais de 1000 sementes, enquanto que em cactos globosos como os do gênero *Melocactus* Link & Otto, esse número é inferior a 100. Para os cactos em forma de barril, como os representantes dos gêneros *Cylindropuntia* (Engelm.) F.M. Knuth e *Platyopuntia* (Engelm.) Ritter, o número de sementes por fruto é mais variado que as espécies colunares e globosas, sendo observado entre 10 e 200 sementes por fruto (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Taylor & Zappi, 2004). O número mais reduzido de sementes por fruto é observado em plantas do gênero *Pereskia* Mill., os quais podem apresentar frutos com até cinco sementes. Além disso, a variação no número de sementes por fruto pode ser observada também entre os frutos da mesma espécie e esta variação está relacionada à eficiência dos polinizadores, pois muitas espécies de cactos são auto incompatíveis e precisam de vetores bióticos para a produção das sementes (Rojas-Aréchiga & Vázquez-Yanes, 2000). A biomassa das sementes dos cactos também é muito variável, podendo der observados exemplos extremos de sementes de *Blosfeldia liliputana* que pesam 0,037 mg e sementes de *Pachycereus marginatus* (DC.) Britton & Rose que pesam 7,67 mg (Barthlott & Hunt, 2000).

Dentre os principais fatores ambientais que afetam a germinação de sementes dos cactos, pode ser citada a luz e a temperatura, além da disponibilidade hídrica (Rojas-Aréchiga & Vázquez-Yanes, 2000). Todos os estudos que avaliaram os efeitos da luz na germinação de sementes de cactos demonstraram duas respostas fotoblásticas: positiva ou neutra (Rojas-Aréchiga & Mandujano, 2008). Segundo Rojas-Aréchiga *et al.* (1997), cactos globosos e em

formato de barril são fotoblásticos positivos e cactos colunares podem ser fotoblásticos positivos ou neutros. Isto se deve às condições climáticas que prevalecem durante o desenvolvimento das sementes e promovem um efeito materno que gera diferentes requerimentos à luz (Rojas-Aréchiga *et al.*, 1997). Em relação à temperatura, a maioria das espécies de cactos responde positivamente a um amplo intervalo de temperatura (Rojas-Aréchiga & Vázquez-Yanes, 2000). Para a germinação das sementes de cactos, o intervalo de temperatura favorável está entre 17-34°C, com valores de temperatura ótima frequentemente em torno de 25°C. Esses resultados foram observados em cactos colunares que ocorrem no México, como *Pachycereus hollianus* (Weber) Buxbaum, *Cephalocereus chrysacanthus* (Weber) Britton & Rose, *Neobuxbaumia tetetzo* var. *tetetzo* (Coul.) Backeb. (Rojas-Aréchiga *et al.*, 1998), *Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum (De la Barrera & Nobel, 2003) e *Trichocereus terscheckii* (Pfeiff.) Britton & Rose (Ortega-Baes & Rojas-Aréchiga, 2007), os quais germinam sob uma ampla faixa de temperatura.

Embora o Brasil represente o país com a terceira maior diversidade de cactos do mundo (Taylor & Zappi, 2004), os estudos realizados sobre germinação de sementes de espécies brasileiras representam pouco mais de 5% de todas as espécies avaliadas (Flores *et al.*, 2011). Diante do exposto, o objetivo geral desta tese é avaliar a influência de fatores bióticos e abióticos na germinação de sementes de espécies de cactos que ocorrem no Nordeste do Brasil e descrever padrões de respostas germinativas relacionadas aos atributos biológicos das espécies estudadas.

Referências Bibliográficas

- Almeida-Cortez, J.S. (2004). Dispersão e banco de sementes. Pp. 225-235. *In*: Ferreira, A.G. & Borghetti, F. (Orgs.). **Germinação: do básico ao aplicado**. Porto Alegre: Artmed.
- Anderson, E.F. (2001). **The cactus family**. Portland, Timber Press, Inc.
- Aqüila, M.E.A. (2004). Tipos de diásporos e suas origens. Pp. 69-92. *In*: Ferreira, A.G. & Borghetti, F. (Orgs.). **Germinação: do básico ao aplicado**. Porto Alegre: Artmed.
- Araújo, E.L.; Canuto, V.T.B.; Leite, F.V.A.; Lima, V.C. & Canuto, N.N. (2006). Germinação e protocolos de dormência de plantas do semi-árido nordestino. Pp. 73-110. *In*: Giuliatti, A.M. & Queiroz, L.P. (Eds.). **Recursos genéticos do semi-árido nordestino**. Vol. V. Recife, Instituto de Milênio do Semi-Árido.
- Barbosa, A.R.; Yamamoto, K. & Válio, I.F.M. (1999). Effect of light and temperature on germination and early growth of *Vochysia tucanorum* Mart., Vochysiaceae, in Cerrado and forest soil under different radiation levels. **Revista brasileira de Botânica** 22: 275-280.
- Barbosa, D.C.A. (1980). **Estudos ecofisiológicos em *Anadenanthera macrocarpa* (Benth.) Brenan – aspectos da germinação e crescimento**. Tese de Doutorado. São Paulo, Universidade de São Paulo.
- Barbosa, D.C.A. (2003). Estratégias de germinação e crescimento de espécies lenhosas da Caatinga com germinação rápida. Pp. 625-656. *In*: Leal, I.R.; Tabarelli, M. & Silva, J.M.C. (Eds.). **Ecologia e conservação da Caatinga**. Recife, Editora Universitária da UFPE.

- Barroso, G.M.; Morin, M.P.; Peixoto, A.L. & Ichaso, C.L.F. (1999). **Frutos e sementes – morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas**. 1ª Edição. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa.
- Barthlott, W. & Hunt, D.R. (1993). Cactaceae. Pp. 161-197. *In*: Kubitsky, K. (Ed.). **The family and genera of vascular plants**. Berlin, Springer Verlag.
- Barthlott, W. & Hunt, D. (2000). **Seed diversity in the Cactaceae: subfamily Cactoideae**. London, Sherborne.
- Baskin J.M. & Baskin C.C. (1998). **Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination**. San Diego: Academic Press.
- Bewley, J.D. & Black, M. (1994). **Seed: physiology of development and germination**. Edition. New York: Plenum.
- Borges, E.E.L. & Rena, A.B. (1993). Germinação de sementes. *In*: AGUIAR, I.B.; Pina-Rodrigues, F.C.M. & Figliolia, M.B. (Eds). **Sementes Florestais Tropicais**. Brasília: Associação Brasileira de Tecnologia de Sementes – ABRATES.
- Buckeridge, M.S.; Aida, M.P.M.; Santos, H.P. & Tiné, M.A.S. (2004). Acúmulo de reservas. Pp. 31-50. *In*: Ferreira, A.G. & Borghetti, F. (Orgs.). **Germinação: do básico ao aplicado**. Porto Alegre: Artmed.
- Cabral, E.L.; Barbosa, D.C.A. & Simabukuro, E.A. (2003). Armazenamento e germinação de sementes de *Tabebuia aurea* (Manso) Benth. & Hook. f. ex S. Moore. **Acta Botanica Brasilica** 17: 609-617.
- Cardoso, V.J.M. (1995). Germinação e fotoblastismo de sementes de *Cucumis anguria*: influência da qualidade da luz durante a maturação e secagem. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal** 7: 75-80.

- Carvalho, G.G.S.S. & Ribeiro, M.C. (1994). Efeito do armazenamento e de reguladores de crescimento na germinação de *Paepalanthus speciosus*, Eriocaulaceae. **Revista Brasileira de Botânica 17**: 61-65.
- Castro, R.D.; Bradford, K.J.; Hilhorst, H.W.M. (2004). Desenvolvimento de sementes e conteúdo de água. Pp. 69-92. *In*: Ferreira, A.G. & Borghetti, F. (Orgs.). **Germinação: do básico ao aplicado**. Porto Alegre: Artmed.
- Castro, R.D. & Hilhorst, H.W.M. (2004). Embebição e reativação do metabolismo. Pp.149-162. *In*: Ferreira, A.G. & Borghetti, F. (Eds.). **Germinação: do básico ao aplicado**. Porto Alegre, Artmed.
- Cocucci, A.E. & Mariath, J.E.A. (2004). Gametogênese, fecundação, seleção do gametófito mais apto, embriogênese e diásporo maduro. *In*: Ferreira, A.G. & Borghetti, F. (Orgs.). **Germinação: do básico ao aplicado**. Porto Alegre: Artmed.
- Dantas, B.F.; Correia, J.S.; Marinho, L.B. & Aragão, C.A. (2008a). Alterações bioquímicas durante a embebição de sementes de catingueira (*Caesalpinia pyramidalis* Tul.). **Revista Brasileira de Sementes 30**: 221-227.
- Dantas, B.F.; Soares, F.S.J.; Lúcio, A.A. & Aragão, C.A. (2008b). Alterações bioquímicas durante a embebição de sementes de baraúna (*Schinopsis brasiliensis* Engl.). **Revista Brasileira de Sementes 30**: 214-219.
- De la Barrera, E. & Nobel, P.S. (2003). Physiological ecology of seed germination for the columnar cactus *Stenocereus queretaroensis*. **Journal of Arid Environments 53**: 297-306.
- Edwards, E.J.; Nyffeler, R. & Donoghue, M.J. (2005). Basal cactus phylogeny: implications of *Pereskia* (Cactaceae) paraphyly for the transition to the cactus life form. **American Journal of Botany 92**: 1177-1188.

- Ferreira, A.G.; Cassol, B.; Rosa, S.G.T.; Silveira, T.S.; Stival, A.L. & Silva, A.A. (2001). Germinação de sementes de Asteraceae nativas do Rio Grande do Sul, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** **15**: 231-242.
- Figliolia, M.B.; Oliveira, E.C. & Piña-Rodrigues, F.C.M. (1993). Análise de sementes. Pp. 137-174. *In*: Aguiar, I.B.; Piña-Rodrigues, F.C.M. & Figliolia, M.B. (Coord.). **Sementes Florestais Tropicais**. Brasília: ABRATES.
- Flores, J.; Jurado, E.; Chapa-Vargas, L.; Ceroni-Stuva, A.; Dávila-Aranda, P.; Galíndez, G.; Gurvich, D.; León-Lobos, P.; Ordóñez, C.; Ortega-Baes, P.; Ramírez-Bullón, N.; Sandoval, A.; Seal, C.E.; Ullian, T. & Pritchard, H.W. (2011). Seeds photoblastism and its relationship with some plant traits in 136 cacti taxa. **Environmental and Experimental Botany** **71**: 79-88.
- Godínez-Álvarez, H.; Valverde, T. & Ortega-Baes, P. (2003). Demographic trends in the Cactaceae. **The Botanical Review** **69**: 173-203.
- Godoi, S. & Takaki, M. (2004). Effect of light and temperature on seed germination in *Cecropia hololeuca* Miq. (Cecropiaceae). **Brazilian Archives of Biology and Technology** **47**: 185-191.
- Hernández- Hernández, T.; Hernández, H.M.; De-Nova, J.A.; Puente, R.; Eguiarte, L.E. & Magallón, S. (2011). Phylogenetic relationship and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledoneae). **American Journal of Botany** **98**: 44-61.
- Joly, C.A. & Felipe, G.M. (1979). Dormência das sementes de *Rapanea guianensis* Aubl. **Revista Brasileira de Botânica** **2**: 1-6.
- Karasawa, M.M.G. (2009). **Diversidade reprodutiva de plantas: uma perspectiva evolutiva e bases genéticas**. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética.

- Laborouriau, L.G. (1983). **A Germinação das sementes**. Washington, Secretaria Geral da Organização dos Estados Americanos.
- Lima, C.M.R.; Borghetti, F. & Sousa, M.V. (1997). Temperature and germination of the Leguminosae *Enterolobium contortisiliquum*. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal** **9**: 97-102.
- Meiado, M.V. (2005). **Ecofisiologia de *Enterolobium* Mart. e suas relações com os insetos**. Monografia. Recife, Universidade Federal de Pernambuco.
- Meiado, M.V. (2008). **A planta facilitadora *Trischidium molle* (Benth.) H.E. Ireland (Leguminosae) e sua relação com a comunidade de plantas em ambiente semi-árido no Nordeste do Brasil**. Dissertação de Mestrado. Recife, Universidade Federal de Pernambuco.
- Meiado, M.V.; Albuquerque, L.S.C.; Rocha, E.A. & Leal, I.R. (2008). Efeito da luz e da temperatura na germinação de sementes de *Pilosocereus catingicola* subsp. *salvadorensis* (Werderm.) Zappi (Cactaceae). **Boletín de la Sociedad Latinoamericana y del Caribe de Cactáceas y otras Suculentas** **5**: 9-12.
- Meiado, M.V.; Albuquerque, L.S.C.; Rocha, E.A.; Rojas-Aréchiga, M. & Leal, I.R. (2010). Seed germination responses of *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* (Cactaceae) to environmental factors. **Plant Species Biology** **25**: 120-128.
- Meiado, M.V.; Silva, F.F.S.; Barbosa, D.C.A. & Siqueira Filho, J.A. (2012). Diásporos da Caatinga: uma revisão. In: Siqueira Filho, J.A. & Leme, E.M.C. (Org.). **Flora das Caatingas do Rio São Francisco**. Rio do Janeiro: Andrea Jakobsson Estúdio Editorial Ltda.
- Melo, F.P. (2003). **Germinação de sementes de *Senna aversiflora* (Herb.) Irwin & Barneby, ocorrentes na Serra de Ororubá, Pesqueira (PE)**. Monografia. Recife, Universidade Federal de Pernambuco.

- Melo-Pinna, G.F.; Neiva, M.S.M. & Barbosa, D.C.A. (1999). Estrutura do tegumento seminal de quatro espécies de Leguminosae (Caesalpinioideae), ocorrentes numa área de Caatinga (PE – Brasil). **Revista Brasileira de Botânica 22**: 375-379.
- Miranda, P.R.M. & Ferraz, I.D.K. (1999). Efeito da temperatura na germinação de sementes e morfologia da plântula de *Maquira sclerophylla* (Ducke) C. C. Berg. **Revista Brasileira de Botânica 22**: 303-307.
- Neiva, M.S.M. (1997). **Estrutura dos tegumentos, germinação e aspectos bioquímicos das sementes de quatro espécies de Leguminosae (Caesalpinioideae), ocorrentes numa área de Caatinga**. Dissertação de Mestrado. Recife, Universidade Federal de Pernambuco.
- Nobel, P.S. & Bobich, E.G. (2002). Environmental biology. Pp. 57-74. *In*: Nobel, P.S. (Ed.). **Cacti: biology and uses**. Los Angeles, University of California Press, Ltd.
- Núñez, M.R. & Calvo, L. (2000). Effect of high temperature on seed germination of *Pinus sylvestris* and *Pinus halepensis*. **Forest Ecology and Management 131**: 183-190.
- Ortega-Baes, P. & Rojas-Aréchiga, M. (2007). Seed germination of *Trichocereus terscheckii* (Cactaceae): light, temperature and gibberellic acid effects. **Journal of Arid Environments 69**: 169-176.
- Paterno, G.B.C. (2010). **O papel da facilitação na regeneração de áreas de Caatinga degradada no Nordeste brasileiro**. Monografia. Natal, Universidade Federal do Rio Grande do Norte.
- Perez, S.C.J.G.A. (2004). Envoltórios. Pp. 125-134. *In*: Ferreira, A.G. & Borghetti, F. (Orgs.). **Germinação: do básico ao aplicado**. Porto Alegre: Artmed.
- Perez, S.C.J.G.A. & Tambelini, M. (1995). Efeito de estresse salino e hídrico e do envelhecimento precoce na germinação de algarobeira. **Pesquisa Agropecuária Brasileira 30**: 1289-1295.

- Popinigis, F. (1977). **Fisiologia da germinação**. Brasília, Ministério da Agricultura.
- Prazeres, S.M. (1982). **Morfologia e germinação de sementes e unidades de dispersão de espécies das caatingas**. Dissertação de Mestrado. Recife, Universidade Federal Rural de Pernambuco.
- Rito, K.F. (2009). **As sementes de mandacaru têm memória hídrica?** Monografia. Recife, Universidade Federal de Pernambuco.
- Rito, K.F.; Rocha, E.A.; Leal, I.R. & Meiado, M.V. (2009). As sementes de mandacaru têm memória hídrica? **Boletín de la Sociedad Latinoamericana y del Caribe de Cactáceas y otras Suculentas 6**: 26-31.
- Rojas-Aréchiga, M. & Mandujano, M.C. (2008). Avances en los estudios sobre la germinación de cactáceas mexicanas. Pp. 460-462. *In*: Loiola, M.I.B.; Baseis, I.G. & Lichston, J.E. (Orgs.). **Atualidades, desafios e perspectivas da Botânica no Brasil**. Natal, Imagem Gráfica.
- Rojas-Aréchiga, M.; Orozco-Segovia, A. & Vázquez-Yanes, C. (1997). Effect of light on germination of seven species of cacti from Zapotitlán Valley in Puebla, México. **Journal of Arid Environments 36**: 571-578.
- Rojas-Aréchiga, M. & Vázquez-Yanes, C. (2000). Cactus seed germination: a review. **Journal of Arid Environments 44**: 85-104.
- Rojas-Aréchiga, M.; Vázquez-Yanes, C. & Orozco-Segovia, A. (1998). Seed response to temperature of Mexican cacti species from two life forms: an ecophysiological interpretation. **Plant Ecology 135**: 207-214.
- Rondon, J.N.; Sasaki, R.M.; Zaidan, L.B.P. & Felipe, G.M. (2001). Effects of moisture content and temperature during storage on germination of the achenes of *Bidens gardneri* Baker. **Revista brasileira de Botânica 24**: 35-41.

- Salgado, T.T. & Mauseth, J.D. (2002). Shoot anatomy and morphology. Pp. 23-40. *In*: Nobel, P.S. (Ed.). **Cacti: biology and uses**. Los Angeles, University of California Press, Ltd.
- Sampaio, E.V.S.B. (1995). Overview of the Brazilian Caatinga. Pp. 35-63. *In*: Bullock, S.H.; Mooney, H.A. & Medina, E. (Eds.). **Seasonal Dry Tropical Forests**. Cambridge, Cambridge University Press.
- Socolowski, F. & Takaki, M. (2004). Germination of *Jacaranda mimosifolia* (D. Don – Bignoniaceae) seeds: effects of light, temperature and water stress. **Brazilian Archives of Biology and Technology** **47**: 785-792.
- Takaki, M. (2001). New proposal of classification of seeds based on forms of phytochrome instead of photoblastism. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal** **13**: 104-108.
- Taylor, N.P. & Zappi, D.C. (2004). **Cacti of Eastern Brazil**. Kew, Royal Botanic Gardens.
- Tester, M. & Davenport, R. (2003). Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. **Annals of Botany** **91**: 503-527.
- Vidal, W.N. & Vidal, M.R.R. (2006). **Botânica – Organografia: quadros sinóticos ilustrados de fanerógamos**. 4ª Edição. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa.
- Zaidan, L.B.P. & Barbedo, C.J. (2004) Quebra de dormência em sementes. Pp. 135-146. *In*: Ferreira, A.G. & Borghetti, F. (Orgs.). **Germinação: do básico ao aplicado**. Porto Alegre: Artmed.
- Zappi, D.; Taylor, N. & Machado, M. 2012. Cactaceae. *In*: Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Data do acesso: 02/01/2012. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/FB000070>

Capítulo 1

Artigo a ser submetido ao periódico Seed Science Research.

EFEITO DA LUZ E DA TEMPERATURA NA GERMINAÇÃO DE SEMENTES DE CACTOS DO NORDESTE DO BRASIL

Marcos Vinicius Meiado^{1,2}, Mariana Rojas-Aréchiga³, José Alves de Siqueira Filho¹ e Inara Roberta Leal²

¹ Centro de Referência para Recuperação de Áreas Degradadas da Caatinga, Campus de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Vale do São Francisco, Petrolina, Brasil

² Departamento de Botânica, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Brasil

³ Departamento de Ecología de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México

Autor de Correspondência: Marcos Vinicius Meiado

Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Centro de Ciências Biológicas, Av. Professor Moraes Rego s/n, Cidade Universitária, 50670-901, Recife, Pernambuco, Brasil
(marcos_meiado@yahoo.com.br) Tel.: 55 81 21267814; fax: 55 81 21268348.

Título abreviado: Germinação de sementes de cactos do Nordeste do Brasil.

Resumo

Fatores ambientais são utilizados pelas plantas como sinalizadores espaço-temporais de condições favoráveis para a germinação. Assim, o objetivo deste estudo foi determinar o efeito da luz e da temperatura na germinação de sementes de 30 táxons de cactos que ocorrem na região Nordeste do Brasil e avaliar se as flutuações de temperatura são capazes de alterar a sensibilidade à luz. As sementes foram colocadas para germinar sob duas condições de luz (fotoperíodo de 12 horas e escuro contínuo) e 10 tratamentos de temperatura, sendo oito temperaturas constantes (10, 15, 20, 25, 30, 35, 40 e 45°C) e duas temperaturas alternadas (30-20° e 35-25°C). Para cada tratamento foram calculados a germinabilidade (%) e o tempo médio de germinação (dias) e as diferenças nesses parâmetros foram testadas através de ANOVA Dois Fatores (luz e temperatura). As espécies estudadas apresentaram dois tipos distintos de fotoblastismo. Todos os cactos da subfamília Cactoideae (22 táxons) foram classificados como fotoblásticos positivos, pois, independente do tratamento de temperatura, não foi observada germinação das sementes no escuro. A flutuação da temperatura também não alterou a sensibilidade das sementes dessas espécies à luz. Já as espécies das subfamílias Opuntioideae (cinco táxons) e Pereskioideae (três táxons) são afotoblásticas e germinam na presença e ausência da luz. Os cactos coletados em Caatinga e no Cerrado apresentaram temperatura ideal de germinação de 30°C e as espécies de Floresta Atlântica e Restinga apresentaram temperatura ótima de germinação de 25°C. Subespécies coletadas no mesmo ecossistema apresentaram comportamento germinativo diferenciado quando as suas sementes foram submetidas a tratamentos de temperaturas extremas, indicando que a resposta positiva a uma maior amplitude térmica durante a germinação não tem relação com o grupo taxonômico que o cacto pertence.

Palavras chave: Caatinga, Cactaceae, germinabilidade, luz, semiárido.

1. Introdução

O sucesso no estabelecimento de espécies vegetais muitas vezes está relacionado ao tempo necessário para a ocorrência da germinação de sementes, a qual pode ser influenciada por diversos estímulos ambientais (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1996). Na maioria dos casos, as sementes presentes no solo respondem a combinações específicas de luz, umidade e temperaturas favoráveis à germinação e ao estabelecimento das plântulas, maximizando seu sucesso reprodutivo (Baskin & Baskin, 1998). Assim, fatores ambientais como luz e temperatura são utilizados simultaneamente pelas plantas como sinalizadores de locais e épocas favoráveis ao estabelecimento das plântulas, pois, uma vez germinada, a semente perde a sua tolerância ao dessecamento e precisa permanecer constantemente hidratada e em condições favoráveis ao desenvolvimento (Castro *et al.*, 2004).

Durante o ciclo de vida das plantas, a fotossíntese não é o único processo para o qual a luz é essencial. Várias respostas fisiológicas que conferem diversas vantagens para o estabelecimento e sobrevivência das plantas como, por exemplo, a germinação de sementes, a síntese de clorofilas e a expansão foliar estão diretamente envolvidas com a qualidade e a intensidade luminosa (Neff *et al.*, 2000; Sullivan & Deng, 2003). A maioria dos processos biológicos influenciados pela luz ocorre na faixa do espectro denominado luz visível. Essa faixa do espectro situa-se entre a radiação infravermelha e a ultravioleta e os comprimentos de onda estão compreendidos entre 400 e 700 nanômetros (Neff *et al.*, 2000). Para serem capazes de perceber toda essa variação na intensidade, qualidade e periodicidade da luz, existem pelo menos três classes de fotorreceptores nas plantas, tais como fitocromos, criptocromos e fotorreceptores que absorvem luz ultravioleta, que traduzem a informação da luz em sinais bioquímicos, utilizando processos ainda pouco compreendidos (Gyula *et al.*, 2003; Ryu *et al.*, 2005). Um desses fotorreceptores é o fitocromo, um pigmento constituído por um polipeptídeo ligado a uma fitocromobilina que funciona como um cromóforo e está presente nas sementes

de várias espécies de angiospermas, controlando o processo germinativo de sementes fotossensíveis (Neff *et al.*, 2000; Takaki, 2001; Sullivan & Deng, 2003; Ryu *et al.*, 2005).

Além de ajudar a determinar a estrutura e a composição de uma comunidade, a exigência de luz para promover a interrupção da fase de quiescência das sementes traz vantagens competitivas para muitas espécies de plantas, pois determina a ordem dos eventos germinativos (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1996; Baskin & Baskin, 1998). Por essa razão, há muitos anos, pesquisadores tentam interpretar padrões de respostas germinativas de sementes submetidas a diferentes intensidades e qualidades de luz. Inicialmente, acreditava-se que a sensibilidade à luz estaria relacionada apenas ao tamanho das sementes, pois sementes grandes e com muitas reservas seriam capazes de germinar no escuro, simulando a baixa intensidade luminosa observada em camadas mais profundas do solo. Por outro lado, sementes pequenas e com pouca reserva armazenada em seus tecidos precisariam germinar na presença da luz, em camadas mais superficiais do solo, estabelecendo-se e produzindo folhas rapidamente para assumir a sua função autotrófica (Baskin & Baskin, 1998; Milberg *et al.*, 2000). Na última década, diversos estudos vêm tentando relacionar a sensibilidade à luz a outros atributos das plantas como, por exemplo, o hábito (Flores & Briones, 2001; Ortega-Baes *et al.*, 2010), a altura da planta (Flores *et al.*, 2011), a perenialidade (De Villiers *et al.*, 2002) e a origem filogenética (Wang *et al.*, 2009). Entretanto, como esses estudos são incipientes, padrões de respostas fotoblásticas de muitas famílias ainda estão indeterminados.

Alguns fatores ambientais como, por exemplo, temperaturas extremas e/ou alternadas podem substituir a necessidade de luz para a germinação das sementes de muitas espécies de plantas que ocorrem em ambientes áridos e semiáridos, pois temperaturas extremas e flutuações de temperatura interferem na produção da forma ativa do fitocromo (F_{ve}) e pode induzir a germinação no escuro (Pons, 2000; Probert, 2000). Alterações nos padrões de respostas à luz associados a outros fatores ambientais vêm sendo determinados para várias

famílias ao longo dos últimos anos como, por exemplo, os representantes da família Cactaceae, onde o efeito da luz na germinação de sementes já é relativamente bem conhecido para as espécies nativas da América do Norte e Central (Flores *et al.*, 2011). De acordo com Rojas-Aréchiga *et al.* (1997), o requerimento de luz para a germinação de sementes da família Cactaceae pode estar relacionado à forma de vida dos cactos, devido aos efeitos maternos induzidos pela temperatura durante o período de produção de sementes. Cactos globosos e em formato de barril são fotoblásticos positivos e cactos colunares podem ser fotoblásticos positivos ou neutros (Rojas-Aréchiga *et al.*, 1997). Vários estudos corroboraram esses padrões de respostas germinativas de cactos globosos e em formato de barril (Benítez-Rodríguez *et al.*, 2004; Flores *et al.*, 2006; Rebouças & Santos, 2007; Gurvich *et al.*, 2008), bem como de cactos colunares (Rojas-Aréchiga *et al.*, 2001; De la Barrera & Nobel, 2003; Ortega-Baes & Rojas-Aréchiga, 2007; Meiado *et al.*, 2008; Meiado *et al.*, 2010) propostos por Rojas-Aréchiga *et al.* (1997). Entretanto, cactos globosos também podem germinar quando submetidos ao escuro contínuo (Flores-Martínez *et al.*, 2002; Jiménez-Aguilar & Flores, 2010) e cactos colunares apresentam respostas variadas à luz, estando esse fato relacionado à distribuição geográfica da espécie ou a sua origem filogenética (Flores *et al.*, 2011).

Sendo assim, o objetivo deste estudo foi determinar o efeito da luz e da temperatura na germinação de sementes de 30 táxons de cactos que ocorrem em diferentes ecossistemas do Nordeste do Brasil e avaliar se as flutuações de temperatura são capazes de alterar a sensibilidade à luz das sementes dessas espécies. Além disso, este estudo teve como propósito realizar uma revisão dos trabalhos publicados nos últimos 50 anos que investigaram a influência da luz e da temperatura na germinação de cactos nativos de todos os ecossistemas brasileiros para avaliar se o comportamento germinativo encontrado neste estudo condiz com o observado nas demais espécies de cactos do Brasil.

2. Materiais e Métodos

2.1. Táxons estudados e locais de coleta das sementes

Para este estudo foram selecionados 30 táxons da família Cactaceae agrupados em 28 espécies e 10 gêneros que representam as três subfamílias com ampla distribuição nos vários ecossistemas do Nordeste do Brasil. A família Cactaceae é representada no Brasil pela ocorrência de 233 espécies agrupadas em 37 gêneros e três subfamílias, as quais estão distribuídas em todos os domínios fitogeográficos do país (Zappi *et al.*, 2012). No Nordeste ocorrem 98 espécies e mais de 90% desses cactos é encontrado na Bahia, o estado considerado um dos centros de origem e diversidade da família Cactaceae no Brasil. No Nordeste, um dos ecossistemas que abriga a maior diversidade de cactos é a Caatinga, um ecossistema semiárido no qual ocorrem 81 espécies de cactos (Zappi *et al.*, 2012). Além da Caatinga, outros ecossistemas são observados na região Nordeste do Brasil, tais como o Cerrado, o Campo Rupestre, a Floresta Atlântica e a Restinga e em todos esses ecossistemas são encontrados diversos representantes da família Cactaceae (Zappi *et al.*, 2012).

Para a realização dos experimentos, as sementes foram obtidas no Laboratório de Sementes (LAS) do Centro de Referência para Recuperação de Áreas Degradadas da Caatinga (CRAD), da Universidade Federal do Vale do São Francisco (UNIVASF). Todas as sementes utilizadas nos experimentos foram armazenadas em sacos de papel e em câmara fria ($7 \pm 2^{\circ}\text{C}$), por períodos inferiores a 30 dias até o início do experimento. As coletas que foram realizadas para a composição da coleção de sementes de cactos do LAS/CRAD/UNIVASF foram realizadas em diversos estados do Nordeste do Brasil (Figura 1), no período compreendido entre abril de 2007 a setembro de 2011, sendo esses acessos disponíveis para as ações de conservação *ex situ* do Plano de Ação Nacional para a Conservação das Cactáceas – PAN Cactáceas (Assis *et al.*, 2011).

2.2. Fotoblastismo e temperaturas cardeais

Para determinar o fotoblastismo e avaliar o efeito das temperaturas na germinação dos táxons selecionados, as sementes foram colocadas para germinar sob duas condições de luz (fotoperíodo de 12 horas e escuro contínuo) e em dez tratamentos de temperatura, sendo oito tratamentos de temperatura constante (10, 15, 20, 25, 30, 35, 40 e 45°C) e dois tratamentos de temperaturas alternadas (30-20° e 35-25°C). Em cada tratamento de temperatura, as sementes foram semeadas nos dois tratamentos: luz (luz branca, fotoperíodo 12 h e intensidade luminosa de 20 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) e escuro contínuo (simulado com o uso de um plástico preto de polietileno). Nos tratamentos de temperaturas alternadas em que as placas foram submetidas ao fotoperíodo de 12 horas, as maiores temperaturas corresponderam ao período de exposição à luz. Para cada tratamento foram utilizadas 100 sementes de cada espécie distribuídas em quatro repetições de 25 sementes.

As sementes foram colocadas para germinar em placas de Petri de 9 cm de diâmetro, contendo papel filtro umedecido com 5 mL de água destilada. Foram usadas quatro placas por tratamento, as quais foram seladas com plástico parafilme e nenhuma solução foi adicionada às placas de Petri durante o período de avaliação. A protrusão da radícula foi o critério utilizado para considerar sementes germinadas e a avaliação foi feita diariamente por um período de 60 dias. No presente estudo, a germinação é definida como o momento em que a ponta da radícula emergiu ≥ 2 mm do tegumento.

2.3. Parâmetros de germinação e análise estatística

Para cada tratamento de germinação foram calculados a germinabilidade (%) e o tempo médio de germinação [$t = \sum ni \cdot ti / \sum ni$, onde t é o tempo médio de germinação, ti é o período desde o início do experimento até a i -ésima observação (dias) e ni é o número de sementes germinadas no tempo i (não o número acumulado, mas o número correspondente a

enésima observação]] de acordo com Ranal e Santana (2006). O tratamento de temperatura que proporcionou a maior porcentagem final de germinação em um menor tempo foi escolhido como a temperatura ótima de germinação da espécie (Meiado *et al.*, 2010). A germinabilidade foi transformada para $\arcsen\sqrt{\%}$ e as diferenças observadas na germinabilidade e no tempo médio de germinação entre os tratamentos avaliados foram testadas através da ANOVA Dois Fatores (luz e temperatura), seguidas pelo teste de Tukey *a posteriori* (Ranal & Santana, 2006). Os dados foram expressos nas tabelas pela média $\pm$ desvio padrão (DP) e a normalidade dos dados e a homogeneidade das variâncias foram verificadas com os testes Shapiro-Wilk e Levene, respectivamente (Zar, 1999).

Para cada tratamento de temperatura ótima de germinação também foi determinada a germinação relativa de luz (GRL) através da fórmula $GRL = G_L / (G_E + G_L)$, onde G_L corresponde à porcentagem de germinação na luz e G_E à porcentagem de germinação no escuro (Milberg *et al.*, 2000). O GRL foi considerado como variável resposta e os dados foram analisados através da ANCOVA de três fatores, usando como variáveis explicativas os atributos biológicos das espécies: a forma de vida [*i.e.*, arbustivo com folhas verdadeiras, articulados, colunar e globoso, segundo Anderson (2001)], a origem filogenética, isto é, espécies agrupadas nas subfamílias Cactoideae, Opuntioideae e Pereskioideae (Taylor & Zappi, 2004); e os ecossistemas brasileiros onde as sementes foram coletadas (Caatinga, Cerrado, Floresta Atlântica e Restinga). O tamanho da semente foi determinado em uma amostra de 30 sementes e utilizado como co-variável do modelo (Flores *et al.*, 2011). Todas as análises estatísticas foram feitas no programa STATISTICA 10.0 com índice de significância de 0,05 (StatSoft, 2012).

2.4. *Comparações do comportamento germinativo de cactos previamente estudados*

Para verificar se o comportamento germinativo encontrado neste estudo condiz com as demais espécies de Cactaceae que ocorrem nos ecossistemas brasileiros, foram consultados os artigos publicados nas últimas cinco décadas que avaliaram o efeito da luz e da temperatura na germinação de sementes de cactos nativos do Brasil. Esses artigos foram obtidos por meio de consultas em bases de dados nacionais e internacionais, tais como “ISI Web of Knowledge”, “SciELO”, “Bireme” e “Periódicos Capes”. Todas as buscas foram realizadas utilizando-se as palavras “Cactaceae”, “germinação de sementes” e “Brasil” (em inglês – “Cactaceae”, “*seed germination*” e “*Brazil*”, em espanhol – “Cactaceae”, “*germinación de semillas*” e “*Brasil*”). As informações consultadas nesses artigos foram a espécie, o fotoblastismo, os tratamentos de temperatura avaliados, a temperatura ótima de germinação e se tratamentos de temperaturas extremas ou alternadas interferiam na fotossensibilidade das espécies estudadas.

3. Resultados

As espécies de Cactaceae estudadas que ocorrem nos ecossistemas do Nordeste do Brasil apresentaram uma ampla variação no tamanho de sementes e dois comportamentos distintos em resposta à luz (Tabela 1). Todas as espécies estudadas da subfamília Cactoideae foram classificadas como fotoblásticas positivas, pois não foi observada germinação das sementes no escuro contínuo, independente do tratamento de temperatura constante que as sementes foram submetidas (Tabela 2 e 3). Além disso, a flutuação da temperatura não alterou a sensibilidade das sementes à luz, pois também não foi observada germinação das sementes na ausência de luz em nenhum dos tratamentos de temperaturas alternadas (Tabela 2 e 3). Todas as espécies desta subfamília apresentaram alta porcentagem de germinação ($\geq 70\%$) quando as sementes foram expostas à luz e colocadas para germinar em temperaturas

favoráveis à germinação, indicando a ausência de dormência. *Pilosocereus gounellei* subsp. *gounellei* apresentou a porcentagem máxima de germinação (100,0%) e o menor tempo médio de germinação ($4,2 \pm 0,2$ dias) entre todas as espécies estudadas quando suas sementes foram submetidas à temperatura de 30°C e fotoperíodo de 12 horas (Tabela 2 e 3). Por outro lado, a germinação das sementes de todos os representantes estudados da subfamília Opuntioideae e Pereskioideae não foi afetada pela ausência da luz, sendo observado um comportamento germinativo similar quando as sementes foram submetidas a ambos os tratamentos (fotoperíodo de 12 horas e escuro contínuo) (Tabela 2). Além disso, o tempo médio de germinação das espécies destas subfamílias tão pouco foi afetado pela ausência da luz, confirmando a insensibilidade das sementes ao fator abiótico avaliado (Tabela 3).

Independente do ecossistema que as sementes foram coletadas, as três espécies do gênero *Pereskia* Mill. que representaram a subfamília Pereskioideae neste estudo apresentaram alta porcentagem final de germinação ($\geq 90\%$) em ambos os tratamentos de luz, sendo classificadas como fotoblásticas neutras ou afotoblásticas (Tabela 2). Entretanto, as sementes dos representantes da subfamília Opuntioideae que também foram insensíveis à luz e classificadas como afotoblásticas apresentaram uma baixa germinabilidade ($\leq 40\%$), independente dos tratamentos de luz ou temperatura que as sementes foram submetidas (Tabela 2), sugerindo algum tipo de dormência.

Os resultados da análise de covariância indicaram que o efeito global combinado da co-variável tamanho da semente e das variáveis explanatórias forma de vida, origem filogenética e ecossistema de coleta sobre a GRL não foi significativo ($r^2 = 0,1116$; $F = 3,1568$; $p = 0,6511$). Analisados separadamente, dentre todos os atributos biológicos avaliados, apenas a origem filogenética afetou a GRL ($p = 0,0021$). Esses resultados em conjunto sugerem que a forma de vida e o local de coleta não influenciaram o tipo de resposta

fotoblásticas de sementes submetidas a diferentes tratamentos de luz, porém sua origem filogenética sim.

Nenhum tratamento de temperatura alternada foi mais favorável à germinação que os tratamentos de temperaturas constantes (Tabela 2 e 3) e as temperaturas ótimas de germinação das sementes dos cactos estudados estiveram entre 20 e 35°C (Tabela 4). Além disso, não foi observada a germinação das sementes de nenhuma espécie estudada nas temperaturas extremas de 10 e 45°C e, embora tenha sido observada uma alta germinabilidade (> 80%) em ambos os tratamentos de luz nas temperaturas entre 15 e 35°C, as três espécies estudadas do gênero *Pereskia* foram as únicas que não germinaram na temperatura de 40°C.

Ainda em relação ao efeito da temperatura, as sementes das espécies estudadas também apresentaram dois comportamentos germinativos distintos. Um grupo de espécies germinou em uma maior amplitude térmica (germinabilidade $\geq 50\%$) e sua temperatura ótima de germinação encontrou-se entre 30 e 35°C. Este grupo foi representado por cactos das três subfamílias avaliadas e que são endêmicos da Caatinga e/ou que apresentam ampla distribuição no ecossistema, como *Arrojadoa rhodantha*, *Cereus jamacaru* subsp. *jamacaru*, *Discocactus zehntneri* subsp. *zehntneri*, *Melocactus zehntneri*, *Pereskia bahiensis*, *Pilosocereus gounellei* subsp. *gounellei* e *Tacinga inamoena* subsp. *inamoena* (Tabela 4). Por outro lado, algumas espécies coletadas na Floresta Atlântica e Restinga como, por exemplo, *Cereus fernambucensis* subsp. *fernambucensis*, *Melocactus violaceus* subsp. *violaceus*, *Pilosocereus catingicola* subsp. *salvadorensis*, *Pilosocereus pentaedrophorus* subsp. *pentaedrophorus*, *Pilosocereus pentaedrophorus* subsp. *robustus* e *Pereskia grandifolia* subsp. *grandifolia* mostraram-se mais sensíveis às temperaturas extremas, bem como à variação de temperatura e a germinação das sementes dessas espécies ocorreu em uma faixa mais estreita de temperatura. Neste segundo grupo de espécies, a temperatura ótima de germinação foi menor e esteve entre as temperaturas de 20 e 25°C (Tabela 4).

Após a revisão bibliográfica realizada nas bases de dados nacionais e internacionais, foi possível consultar 19 trabalhos (18 artigos e uma dissertação de mestrado) publicados nos últimos 50 anos sobre a influência da luz e da temperatura na germinação de sementes de cactos que ocorrem nos ecossistemas brasileiros. Esses estudos descreveram o padrão germinativo de 20 táxons da família Cactaceae agrupados em 18 espécies, as quais demonstraram o mesmo comportamento germinativo observado nas espécies do presente estudo (Tabela 5). Todos os representantes da subfamília Cactoideae previamente estudados são fotoblásticos positivos, independente da forma de vida e do local de coleta. Porém, os cactos das subfamílias Opuntioideae e Pereskioideae germinaram na luz e no escuro contínuo, indicando um fotoblastismo neutro, tal como observado no presente estudo.

4. Discussão

Os resultados obtidos neste estudo indicaram a ocorrência de dois comportamentos bem distintos em relação à resposta à luz durante a germinação: sementes que germinaram apenas na presença da luz e foram consideradas fotoblásticas positivas (todas as espécies estudadas da subfamília Cactoideae) e sementes que também foram capazes de germinar no escuro contínuo, sendo classificadas como fotoblásticas neutras ou afotoblásticas (todas as espécies estudadas das subfamílias Opuntioideae e Pereskioideae). A luz é um dos sinais ambientais mais importantes que atuam no controle de diversas fases do ciclo de vida das plantas como, por exemplo, a germinação (Baskin & Baskin, 1998). A sensibilidade à luz durante a germinação de sementes é uma estratégia importante para prevenir a ocorrência de eventos germinativos em locais e épocas desfavoráveis ao estabelecimento das plântulas (Flores *et al.*, 2011). O efeito da luz na germinação de sementes de representantes da família Cactaceae já foi avaliado em muitas espécies e comportamentos similares ao encontrado no presente estudo foram documentados em cactos que ocorrem em outros ecossistemas da

América Central e América do Norte (Rojas-Aréchiga & Vázquez-Yanes, 2000; Flores *et al.*, 2006; Flores *et al.*, 2011).

Os primeiros estudos que avaliaram o fotoblastismo das sementes de Cactaceae foram desenvolvidos por Alcorn & Kurtz Jr. no final da década de 1950, os quais indicaram a sensibilidade à luz do cacto colunar *Carnegiea gigantea* (Engelm.) Britton & Rose (Alcorn & Kurtz, 1959). Respostas semelhantes foram observadas em todos os cactos colunares avaliados no presente estudo, como os representantes dos gêneros *Cereus* Mill., *Facheiroa* Britton & Rose e *Pilosocereus* Byles & Rowley, os quais germinaram apenas na presença da luz. Após essa publicação, alguns estudos foram desenvolvidos para caracterizar a resposta fotoblásticas de outras espécies de cactos e o requerimento da luz para a germinação de sementes também foi relacionado a atributos biológicos das espécies, tais como o tamanho das sementes e a perenialidade das plantas (veja revisão em Rojas-Aréchiga & Vázquez-Yanes, 2000). Então, em 1997, Rojas-Aréchiga *et al.* testaram a hipótese de que o fotoblastismo dos cactos estaria relacionado à forma de vida da espécie. De acordo com os autores, cactos globosos e em formato de barril sempre são fotoblásticos positivos e cactos colunares podem ser fotoblásticos positivos ou neutros. Esse padrão de resposta fotoblástica proposto por Rojas-Aréchiga *et al.* (1997) se deve às condições microclimáticas que prevalecem durante o desenvolvimento das sementes e promovem um efeito materno que gera diferentes requerimentos à luz (Rojas-Aréchiga *et al.*, 1997). Cactos globosos e em formato de barril produzem seus frutos mais próximos ao solo, onde a temperatura é relativamente maior. Por outro lado, a produção de frutos em cactos colunares ocorre nas extremidades dos cladódios, o que proporciona temperaturas mais amenas durante a produção das sementes (Rojas-Aréchiga *et al.*, 1997). Assim, as diferenças de temperatura que as sementes são submetidas durante a produção de sementes determinaria, segundo os autores, o fotoblastismo das diferentes espécies de cactos.

Embora esse padrão de resposta fotoblástica proposto por Rojas-Aréchiga *et al.* (1997) tenha sido observado nos cactos brasileiros (todos os cactos globosos e colunares avaliados no presente estudo foram fotoblásticos positivos) e em diversos estudos com cactos nativos de outros países (veja Benítez-Rodríguez *et al.*, 2004; Flores *et al.*, 2006; Rebouças & Santos, 2007; Gurvich *et al.*, 2008; Rojas-Aréchiga *et al.*, 2008 para cactos globosos e Rojas-Aréchiga *et al.*, 2001; De la Barrera & Nobel, 2003; Ramírez-Padilla & Valverde, 2005; Ortega-Baes & Rojas-Aréchiga, 2007 para espécies colunares), os resultados das análises de co-variância do presente estudo realizadas com os atributos biológicos selecionados mostraram que a GRL foi influenciada apenas pela origem filogenética, indicando que o fotoblastismo dos cactos estudados não está relacionado aos demais atributos biológicos avaliados. Estes resultados não corroboram a hipótese proposta por Rojas-Aréchiga *et al.* (1997) que relaciona a fotossensibilidade das sementes à forma de vida das espécies e sugerem que as respostas à luz dos cactos que ocorrem nos ecossistemas brasileiros não depende da sua forma de vida. Por outro lado, os resultados indicaram que essas respostas podem estar relacionadas à origem filogenética, pois todas as espécies de uma mesma subfamília apresentaram o mesmo comportamento germinativo quando as sementes foram submetidas à luz ou ao escuro contínuo. Tais resultados conflitantes sugerem que os padrões de respostas fotoblásticas propostos por Rojas-Aréchiga *et al.* (1997) possuem algumas limitações, as quais podem estar relacionadas ao fato de que estes foram propostos com base em dados de poucas espécies (3 cactos colunares e 4 cactos globosos) e nem todas as formas de vida que ocorrem na família Cactaceae foram avaliadas no referido estudo [*i.e.*, articulados, cilíndricos, colunar, globoso, em forma de roseta, arbustos com folhas verdadeiras, segundo Anderson (2001)].

A fotossensibilidade das sementes dos cactos vem sendo avaliada há muitos anos, porém, a maioria dos táxons estudados até então (> 50% das espécies) ocorre exclusivamente

no México (Flores *et al.*, 2011). Embora o Brasil represente o país com a terceira maior diversidade de cactos do mundo, depois do México e do Chile (Taylor & Zappi, 2004), os trabalhos realizados com espécies brasileiras representavam, antes do desenvolvimento do presente estudo, pouco mais de 5% de todas as espécies avaliadas (Flores *et al.*, 2011). Todos os estudos realizados até o momento confirmaram o comportamento observado neste estudo, onde as espécies da subfamília Cactoideae, as quais representaram 94,4% das espécies estudadas, apresentaram fotoblastismo positivo independente da forma de vida, do tamanho da semente, ou do ecossistema onde a espécie ocorre (Prisco, 1966; Zimmer & Büttner, 1982; Sales, 1987; Martins, 2007; Rebouças & Santos, 2007; Simão *et al.*, 2007; Meiado *et al.*, 2008; 2010; Abud *et al.*, 2010; Socolowski *et al.*, 2010; Veiga-Barbosa *et al.*, 2010; Cheib & Garcia, 2012). Nenhuma espécie de Opuntioideae foi avaliada anteriormente ao presente estudo e a subfamília Pereskioideae foi representada apenas por *Pereskia aculeata* (Dau & Labouriau, 1974). Esta Cactaceae apresentou fotoblastismo neutro e um comportamento germinativo similar às demais espécies do gênero que foram avaliadas no presente estudo, como *Pereskia bahiensis* e *Pereskia grandifolia* subsp. *grandifolia*, as quais também germinaram nos dois tratamentos de luz avaliados.

De acordo com Nobel & Bobich (2002), a maioria das espécies de cactos responde positivamente a um amplo intervalo de temperatura (entre 17 e 34°C) e a temperatura ótima de germinação encontra-se, frequentemente, em torno de 25°C (Rojas-Aréchiga & Vázquez-Yanes, 2000). Muitas espécies de cactos que ocorrem nos ecossistemas do Nordeste do Brasil, como *Cereus jamacaru* subsp. *jamacaru*, apresentam porcentagem final de germinação similar entre os tratamentos de 25 e 30°C (Meiado *et al.*, 2010). Porém, o tempo médio de germinação da referida espécie indicou que a germinação de suas sementes foi favorecida quando submetidas ao tratamento de 30°C (Meiado *et al.*, 2010). Esse comportamento foi semelhante na maioria das espécies avaliadas no presente estudo (germinação mais rápida em

temperaturas elevadas) e pode ser favorável para a germinação das espécies de cactos brasileiros, uma vez que, mesmo durante a estação chuvosa, a temperatura da interface do solo pode ser elevada ao longo do dia em vários ecossistemas da região Nordeste do Brasil.

A temperatura também proporcionou comportamentos germinativos diferenciados nas espécies de cactos estudadas, porém, a resposta positiva a uma maior amplitude térmica durante a germinação não tem relação com a origem filogenética e, consequentemente, com o grupo taxonômico que o cacto pertence. Independente da origem filogenética, espécies cuja germinabilidade foi superior a 50% e ocorreu em uma maior amplitude térmica foram coletadas em áreas de Caatinga e Cerrado, locais onde a temperatura média anual é alta e pode ultrapassar os 40°C durante as estações mais quentes do ano (Marengo, 2008). Por outro lado, sementes coletadas em áreas de Floresta Atlântica e Restinga, cujas temperaturas médias anuais são mais amenas, mostraram-se mais sensíveis às temperaturas extremas e à variação de temperatura. A diminuição da germinação de sementes das espécies estudadas nas temperaturas extremas pode ter um significado ecológico, pois a sobrevivência das plântulas de cactos pode diminuir nessas temperaturas, impedindo o estabelecimento de plântulas em períodos do ano desfavoráveis (Meiado *et al.*, 2010).

Outro resultado observado neste estudo que também sugere que o comportamento germinativo das sementes submetidas a diferentes temperaturas não está relacionado ao grupo taxonômico que a espécie pertence é a resposta germinativa diferencial entre subespécies. Embora tenha sido observada a mesma sensibilidade à luz, subespécies coletadas no mesmo ecossistema (*Pilosocereus pentaedrophorus* subsp. *pentaedrophorus* e *Pilosocereus pentaedrophorus* subsp. *robustus* – Mata Atlântica e *Pilosocereus pachycladus* subsp. *pachycladus* e *Pilosocereus pachycladus* subsp. *pernambucoensis* – Caatinga) apresentaram comportamento germinativo diferenciado quando as suas sementes foram submetidas a tratamentos de temperaturas extremas. Esse comportamento diferencial de resposta

germinativa entre subespécies não é uma característica exclusiva das subespécies do gênero *Pilosocereus*. Resultados semelhantes também foram observados em subespécies do gênero *Arthrocereus* A. Berger [*Arthrocereus melanurus* (K.Schum.) Diers, P.J.Braun & Esteves subsp. *magnus* N.P.Taylor & Zappi, *Arthrocereus melanurus* (K.Schum.) Diers, P.J.Braun & Esteves subsp. *melanurus*, *Arthrocereus melanurus* (K.Schum.) Diers, P.J.Braun & Esteves subsp. *odorus* (Ritter) N.P.Taylor & Zappi] estudadas em áreas de Campo Rupestre, em Minas Gerais (Cheib & Garcia, 2012). De acordo com Cheib & Garcia (2012), embora as subespécies de *Arthrocereus melanurus* tenham apresentado o mesmo comportamento germinativo nas temperaturas ótimas de germinação, a germinabilidade das sementes submetidas às temperaturas extremas foi significativamente diferente entre as subespécies avaliadas e *Arthrocereus melanurus* subsp. *melanurus* apresentou a maior germinabilidade e o menor tempo médio de germinação nos tratamentos de 15 e 35°C.

Além de trazer a informação do comportamento germinativo de sementes de novos táxons da família Cactaceae que ocorrem exclusivamente no Brasil, bem como ter realizado uma revisão bibliográfica sobre a influência da luz e da temperatura na germinação de sementes de cactos nativos dos ecossistemas brasileiros, este estudo mostrou que o comportamento germinativo pode ser determinado com base em atributos biológicos simples, os quais podem auxiliar a interpretação do comportamento fisiológico de sementes nativas. Além disso, como visto nos resultados, estes comportamentos germinativos não são imutáveis e podem ser alterados de acordo com o fator ambiental que as sementes estão submetidas. Por fim, embora estes comportamentos não possam ser considerados caracteres taxonômicos, a diferença observada entre subespécies coletadas nos mesmos ecossistemas (Caatinga, Campo Rupestre e Floresta Atlântica) indicam mudanças no comportamento fisiológico que podem promover o surgimento de indivíduos morfofisiologicamente distintos no futuro, os quais

poderão habitar o mesmo ambiente, necessitando de requerimentos diferenciados para a germinação e o estabelecimento de suas plântulas no ecossistema.

5. Agradecimentos

À Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco pela bolsa concedida ao primeiro autor e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico pelo financiamento do projeto “Influência de perturbações antrópicas na rede de interações e ecologia da dispersão de sementes na Caatinga (MCT/CNPq N° 014/2009 - Universal)” que custeou uma parte dos experimentos. Ao Centro de Referência para Recuperação de Áreas Degradadas da Universidade Federal do Vale do São Francisco que proporcionou a coleta das sementes e a infraestrutura para a montagem e avaliação dos experimentos de germinação.

6. Referências Bibliográficas

Abud, H.F.; Gonçalves, N.R.; Reis, R.G.E.; Pereira, D.S. & Bezerra, M.E. (2010).

Germinação e expressão morfológica de frutos, sementes e plântulas de *Pilosocereus pachycladus* Ritter. **Revista Ciência Agronômica** **41**: 468-474.

Alcorn, S.M. & Kurtz Jr., E.B. (1959). Some factors affecting the germination on the saguaro cactus (*Carnegiea gigantea*). **American Journal of Botany** **46**: 526-529.

Almeida, T.M.H.; Andrade, A.C.S. & Lopes, H.M. (2009). Brazilian cacti seed germination under different temperature and substrate conditions. **Seed Science and Technology** **37**: 474-479.

Anderson, E.F. (2001). **The cactus family**. Timber Press, Inc., Portland.

- Assis, J.G.A.; Resende, S.V.; Bellintani, M.C.; Coelho, P.J.A.; Correia, D.; Marchi, M.N.G.; Cruz, B.M.; Nahoum, P.I.V.; Menezes, M.O.T. & Meiado, M.V. (2011). Conservação *ex situ*. Pp. 44-54. *In*: Ribeiro-Silva, S.; Zappi, D.C.; Taylor, N.P. & Machado, M.C. (Orgs.). **Plano de Ação Nacional para a Conservação das Cactáceas - Série Espécies Ameaçadas n 24**. Brasília, Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade.
- Baskin J.M. & Baskin C.C. (1998). **Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination**. San Diego, Academic Press.
- Benítez-Rodríguez, J.L.; Orozco-Segovia, A. & Rojas-Aréchiga, M. (2004). Light effect on seed germination of four *Mammillaria* species from the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Central Mexico. **The Southwestern Naturalist** **49**: 11-17.
- Castro, R.D.; Bradford, K.J.; Hilhorst, H.W.M. (2004). Desenvolvimento de sementes e conteúdo de água. Pp. 69-92. *In*: Ferreira, A.G. & Borghetti, F. (Orgs.). **Germinação: do básico ao aplicado**. Porto Alegre, Artmed.
- Cheib, A.L. & Garcia, Q.S. (2012). Longevity and germination ecology of seeds of endemic Cactaceae species from high-altitude sites in south-eastern Brazil. **Seed Science Research** **22**: 45-53.
- Dau, L. & Labouriau, L.G. (1974). Temperature control of seed germination in *Pereskia aculeata* Mill. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** **46**: 311-322.
- De la Barrera, E. & Nobel, P.S. (2003). Physiological ecology of seed germination for the columnar cactus *Stenocereus queretaroensis*. **Journal of Arid Environments** **53**: 297-306.
- De Villiers, A.J.; Van Rooyen, M.W. & Theron, G.K. (2002). Germination strategies of Strandveld Succulent Karoo plant species for revegetation purposes: I. Temperature and light requirements. **Seed Science and Technology** **30**: 17-33.

- Fabricante, J.R.; Bezerra, F.T.C.; Souza, V.C.; Feitosa, S.S.; Andrade, L.A. & Alves, E.U. (2010). Influência de temperatura e substrato na germinação e desenvolvimento inicial de mandacaru (*Cereus jamacaru* DC.). **Agropecuária Técnica** **31**: 96-101.
- Flores, J. & Briones, O. (2001). Plant life-form and germination in a Mexican inter-tropical desert: effects of soil water potential and temperature. **Journal of Arid Environments** **47**: 485-497.
- Flores, J.; Jurado, E. & Arredondo, A. (2006). Effect of light on germination of seeds of Cactaceae from the Chihuahuan Desert, Mexico. **Seed Science Research** **16**: 149-155.
- Flores, J.; Jurado, E.; Chapa-Vargas, L.; Ceroni-Stuva, A.; Dávila-Aranda, P.; Galíndez, G.; Gurvich, D.; León-Lobos, P.; Ordóñez, C.; Ortega-Baes, P.; Ramírez-Bullón, N.; Sandoval, A.; Seal, C.E.; Ullian, T. & Pritchard, H.W. (2011). Seeds photoblastism and its relationship with some plant traits in 136 cacti taxa. **Environmental and Experimental Botany** **71**: 79-88.
- Flores-Martínez, A.; Manzanero-Medina, G.I.; Martínez-Hernández, G.C. & Pacheco-Vásquez, G.S. (2002). Aspectos sobre la ecología y reproducción de *Mammillaria kraehenbuehlii* (Krainz) Krainz en la Mixteca de Oaxaca México. **Cactáceas y Suculentas Mexicanas** **47**: 57-68.
- Guedes, R.S.; Alves, E.U.; Gonçalves, E.P.; Bruno, R.L.A.; Braga Jr., J.M. & Medeiros, M.S. (2009). Germinação de sementes de *Cereus jamacaru* em diferentes substratos e temperaturas. **Acta Scientiarum. Biological Science** **31**: 159-164.
- Gurvich, D.E.; Funes, G.; Giorgis, M.A. & Demaio, P. (2008). Germination characteristics of four Argentinean endemic *Gymnocalycium* (Cactaceae) species with different flowering phenologies. **Natural Areas Journal** **28**: 104-108.
- Gyula, P.; Schäfer, E. & Nagy, F. (2003). Light perception and signaling in higher plants. **Current Opinion in Plant Biology** **6**: 446-452.

- Jiménez-Aguilar, A. & Flores, J. (2010). Effect of light on seed germination of succulent species from the southern Chihuahuan Desert: comparing germinability and relative light germination. **Journal of the Professional Association for Cactus Development** **12**: 12-19.
- Marengo, J.A. (2008). Vulnerabilidade, impactos e adaptação à mudança do clima no semi-árido do Brasil. **Parcerias Estratégicas** **13**: 149-176.
- Martins, L.S.T. (2007). **Germinação de sementes de *Pilosocereus arrabidae* (Lem.) Byl. & Row (Cactaceae) de Arraial do Cabo, Rio de Janeiro**. Dissertação de Mestrado. Rio de Janeiro, Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro.
- Meiado, M.V.; Albuquerque, L.S.C.; Rocha, E.A. & Leal, I.R. (2008). Efeito da luz e da temperatura na germinação de sementes de *Pilosocereus cattingicola* subsp. *salvadorensis* (Werderm.) Zappi (Cactaceae). **Boletín de la Sociedad Latinoamericana y del Caribe de Cactáceas y otras Suculentas** **5**: 9-12.
- Meiado, M.V.; Albuquerque, L.S.C.; Rocha, E.A.; Rojas-Aréchiga, M. & Leal, I.R. (2010). Seed germination responses of *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* (Cactaceae) to environmental factors. **Plant Species Biology** **25**: 120-128.
- Milberg, P.; Andersson, L. & Thompson, K. (2000). Large-seeded species are less dependent on light for germination than small-seed ones. **Seed Science Research** **10**: 99-104.
- Neff, M.M.; Fankhauser, C. & Chory, J. (2000). Light: an indicator of time and place. **Genes & Development** **14**: 257-271.
- Nobel, P.S. & Bobich, E.G. (2002). Environmental biology. Pp. 57-74. *In*: Nobel, P.S. (Ed.). **Cacti: biology and uses**. Los Angeles, University of California Press, Ltd.
- Ortega-Baes, P.; Aparicio-González, M.; Galíndez, G.; del Fuego, P.; Sühring, S. & Rojas-Aréchiga, M. (2010). Are cactus growth forms related to germination responses to light? A test using *Echinopsis* species. **Acta Oecologica** **36**: 339-342.

- Ortega-Baes, P. & Rojas-Aréchiga, M. (2007). Seed germination of *Trichocereus terscheckii* (Cactaceae): light, temperature and gibberellic acid effects. **Journal of Arid Environments** **69**: 169-176.
- Pons, T.L. (2000). Seed responses to light. Pp. 237-260. *In*: Fenner, M. (Ed.). **Seeds: the ecology of regeneration in plant communities**. London, CABI.
- Prisco, J.T. (1966). Action of light on mandacaru-seed germination. **Revista Brasileira de Biologia** **26**: 261-262.
- Probert, R.J. (2000). The role of temperature in the regulation of seed dormancy and germination. Pp. 261-292. *In*: Fenner, M. (Ed.). **Seeds: the ecology of regeneration in plant communities**. London, CABI.
- Ramírez-Padilla, C.A. & Valverde, T. (2005). Germination responses of three congeneric cactus species (*Neobuxbaumia*) with differing degrees of rarity. **Journal of Arid Environments** **61**: 333-343.
- Ranal, M.A. & Santana, D.G. (2006). How and why to measure the germination process? **Revista Brasileira de Botânica** **29**: 1-11.
- Rebouças, A.C.M.N. & Santos, D.L. (2007). Influência do fotoperíodo e qualidade de luz na germinação de sementes de *Melocactus conoideus* (Cactaceae). **Revista Brasileira de Biociências** **5**: 900-902.
- Rojas-Aréchiga, M.; Casas, A. & Vázquez-Yanes, C. (2001). Seed germination of wild and cultivated *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) from the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Central Mexico. **Journal of Arid Environments** **49**: 279-287.
- Rojas-Aréchiga, M.; Golubov, J.; Romero, O. & Mandujano, M.C. (2008). Efecto de la luz y la temperatura en la germinación de dos cactáceas en CITES I. **Cactáceas y Suculentas Mexicanas** **53**: 51-57.

- Rojas-Aréchiga, M.; Orozco-Segovia, A. & Vázquez-Yanes, C. (1997). Effect of light on germination of seven species of cacti from Zapotitlán Valley in Puebla, México. **Journal of Arid Environments** **36**: 571-578.
- Rojas-Aréchiga, M. & Vázquez-Yanes, C. (2000). Cactus seed germination: a review. **Journal of Arid Environments** **44**: 85-104.
- Ryu, J.S.; Kim, J.; Kunkel, T.; Kim, B.C.; Cho, D.S.; Hong, S.H.; Kim, S.; Fernández, A.P.; Kim, Y.; Alonso, J.M.; Ecker, J.R.; Nagy, F.; Lim, P.O.; Song, P.; Schäfer, E. & Nam, H.G. (2005). Phytochrome-specific type 5 phosphatase controls light signal flux by enhancing phytochrome stability and affinity for a signal transducer. **Cell** **120**: 395-406.
- Salles, H.G. (1987). Expressão morfológica de sementes e plântulas. I *Cephalocereus fluminensis* (Miq) Britton & Rose (Cactaceae). **Revista Brasileira de Sementes** **9**: 73-81.
- Simão, E.; Socolowski, F. & Takaki, M. (2007). The epiphytic Cactaceae *Hylocereus setaceus* (Salm-Dick ex DC.) Ralf Bauer germination is controlled by light and temperature. **Brazilian Archives of Biology and Technology** **50**: 655-662.
- Socolowski, F.; Vieira, D.C.M.; Simão, E. & Takaki, M. (2010). Influence of light and temperature on seed germination of *Cereus perambucensis* Lemaire (Cactaceae). **Biota Neotropica** **10**: 53-56.
- StatSoft (2012). STATISTICA 10.0. Acesso dia 02/01/2012. Disponível em: <http://www.statsoft.com.br>
- Sullivan, J.A. & Deng, X.W. (2003). From seed to seed: the role of photoreceptors in *Arabidopsis* development. **Developmental Biology** **260**: 289-297.
- Takaki, M. (2001). New proposal of classification of seeds based on forms of phytochrome instead of photoblastism. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal** **13**: 104-108.
- Taylor, N.P. & Zappi, D.C. (2004). **Cacti of Eastern Brazil**. Kew, Royal Botanic Gardens.

- Vázquez-Yanes, C. & Orozco-Segovia, A. (1996). Comparative storage of achenes of five tropical rain forest woody species stored under different moisture conditions. **Canadian Journal of Botany** **74**: 1635-1639.
- Veiga-Barbosa, L.; González-Benito, M.E.; Assis, J.G.A. & Pérez-García, F. (2010). Germination and cryopreservation of several cactus species from NE Brazil. **Seed Science and Technology** **38**: 218-224.
- Wang, J.H.; Baskin, C.C.; Cui, X.L. & Du, G.Z. (2009). Effect of phylogeny, life history and habitat correlates on seed germination of 69 arid and semi-arid zone species from northwest China. **Evolutionary Ecology** **23**: 827-846.
- Zappi, D.; Taylor, N. & Machado, M. 2012. Cactaceae. *In*: Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Data do acesso: 02/01/2012. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/FB000070>
- Zar, J.H. (1999). **Biostatistical analysis**. New Jersey, Prentice Hall Inc.
- Zimmer, K. & Büttner, P. (1982). Ersatz des lichtbedürfnisses bei der keimung von kakteensamen durch gibberellinsäure. **Gartenbauwissenschaft** **47**: 97-101.

Tabela 1. Tamanho da semente (comprimento x largura em milímetros), ecossistema e coordenadas geográficas dos locais de coleta das sementes dos 30 táxons de Cactaceae que ocorrem na região Nordeste do Brasil.

SUBFAMÍLIA Espécie		Semente	Ecossistema	Coordenadas Geográficas
CACTOIDEAE				
01	<i>Arrojadoa rhodantha</i> (Gürke) Britton & Rose	1,2 x 0,7	Caatinga	09°19'44,20"S, 040°33'30,10"W
02	<i>Cereus albicaulis</i> (Britton & Rose) Luetzelb.	2,0 x 1,4	Caatinga	07°23'97,20"S, 040°12'31,40"W
03	<i>Cereus fernambucensis</i> Lem. subsp. <i>fernambucensis</i>	2,0 x 1,5	Restinga	11°01'30,80"S, 037°04'37,80"W
04	<i>Cereus jamacaru</i> DC. subsp. <i>jamacaru</i>	3,2 x 1,8	Caatinga	08°12'37,70"S, 038°32'06,60"W
05	<i>Discocactus bahiensis</i> Britton & Rose	1,8 x 1,5	Caatinga	09°48'26,20"S, 040°41'19,30"W
06	<i>Discocactus zehntneri</i> Britton & Rose subsp. <i>zehntneri</i>	1,7 x 1,5	Caatinga	09°54'05,48"S, 041°03'49,26"W
07	<i>Facheiroa squamosa</i> (Gürke) P.J.Braun & E.Esteves Pereira	1,2 x 0,6	Caatinga	09°24'70,60"S, 040°48'90,70"W
08	<i>Harrisia adscendens</i> (Gürke) Britton & Rose	3,8 x 1,8	Caatinga	08°16'37,10"S, 037°44'50,10"W
09	<i>Melocactus bahiensis</i> (Britton & Rose) Luetzelb. subsp. <i>bahiensis</i>	1,2 x 0,8	Caatinga	12°52'12,00"S, 039°51'32,00"W
10	<i>Melocactus ernestii</i> Vaupel subsp. <i>ernestii</i>	1,3 x 0,8	Caatinga	08°33'55,10"S, 037°14'37,90"W
11	<i>Melocactus oreas</i> Miq. subsp. <i>cremnophilus</i> (Buining & Brederoo) P.J.Braun	1,2 x 1,0	Caatinga	12°35'92,30"S, 038°59'91,50"W
12	<i>Melocactus violaceus</i> Pfeiff. subsp. <i>violaceus</i>	1,5 x 1,2	Restinga	05°54'57,00"S, 035°09'35,80"W
13	<i>Melocactus zehntneri</i> (Britton & Rose) Luetzelb.	1,4 x 1,2	Caatinga	08°04'38,80"S, 039°10'22,00"W
14	<i>Pilosocereus cattingicola</i> (Gürke) Byles & G.D.Rowley subsp. <i>salvadorensis</i> (Werderm.) Zappi	2,0 x 1,4	Restinga	06°58'51,00"S, 034°50'02,00"W
15	<i>Pilosocereus chrysostele</i> (Vaupel) Byles & G.D.Rowley	1,7 x 1,2	Caatinga	07°50'42,10"S, 038°06'42,70"W
16	<i>Pilosocereus gounellei</i> (F.A.C.Weber) Byles & G.D.Rowley subsp. <i>gounellei</i>	1,8 x 1,4	Caatinga	08°08'44,00"S, 039°40'80,80"W
17	<i>Pilosocereus pentaedrophorus</i> (J.F.Cels) Byles & G.D.Rowley subsp. <i>pentaedrophorus</i>	1,7 x 1,1	Floresta Atlântica	12°35'92,30"S, 038°59'91,50"W
18	<i>Pilosocereus pentaedrophorus</i> (J.F.Cels) Byles & G.D.Rowley subsp. <i>robustus</i> Zappi	1,8 x 1,3	Floresta Atlântica	13°55'15,00"S, 040°00'54,20"W
19	<i>Pilosocereus pachycladus</i> F.Ritter subsp. <i>pachycladus</i>	2,0 x 1,2	Caatinga	11°57'86,10"S, 039°08'66,00"W
20	<i>Pilosocereus pachycladus</i> F.Ritter subsp. <i>pernambucoensis</i> (F.Ritter) Zappi	1,6 x 1,0	Caatinga	07°31'90,20"S, 040°29'79,00"W
21	<i>Pilosocereus piauihyensis</i> (Gürke) Byles & G.D.Rowley	1,5 x 1,0	Caatinga	08°57'59,40"S, 042°42'56,20"W
22	<i>Pilosocereus tuberculatus</i> (Werderm.) Byles & G.D.Rowley	1,4 x 0,8	Caatinga	08°26'30,60"S, 037°38'20,70"W
OPUNTIOIDEAE				
23	<i>Brasiliopuntia brasiliensis</i> (Willd.) A.Berger	6,0 x 4,8	Floresta Atlântica	10°24'21,10"S, 036°26'05,20"W
24	<i>Tacinga inamoena</i> (K. Schum.) N.P. Taylor & Stuppy subsp. <i>inamoena</i>	4,0 x 3,5	Caatinga	07°55'46,60"S, 040°06'37,30"W
25	<i>Tacinga funalis</i> Britton & Rose	4,2 x 3,8	Caatinga	08°27'09,40"S, 040°55'09,40"W
26	<i>Tacinga palmadora</i> (Britton & Rose) N.P. Taylor & Stuppy	5,5 x 4,5	Caatinga	12°21'46,10"S, 044°58'22,80"W
27	<i>Tacinga saxatilis</i> (F. Ritter) N.P. Taylor & Stuppy subsp. <i>saxatilis</i>	4,5 x 3,5	Caatinga	08°16'47,50"S, 040°20'13,00"W
PERESKIOIDEAE				
28	<i>Pereskia grandifolia</i> Haw. subsp. <i>grandifolia</i>	7,0 x 5,0	Floresta Atlântica	08°28'12,10"S, 035°43'44,00"W
29	<i>Pereskia bahiensis</i> Gürke	5,5 x 3,8	Caatinga	10°43'40,80"S, 041°18'41,00"W
30	<i>Pereskia aculeata</i> Mill.	4,5 x 3,2	Caatinga	12°31'44,10"S, 041°33'32,30"W

Tabela 2. Germinabilidade (%) de sementes de 30 táxons de Cactaceae coletadas na região Nordeste do Brasil e submetidas aos tratamentos de temperatura constante e alternadas, sob fotoperíodo de 12 horas (L) e escuro contínuo (E). Valores obtidos após 60 dias de avaliação. Letras diferentes indicam diferenças significativas ($p \leq 0,05$).

Sp.	15°C		20°C		25°C		30°C		35°C		40°C		30 / 20°C		35 / 25°C	
	L	E	L	E	L	E	L	E	L	E	L	E	L	E	L	E
01	10,5 ±	-	60,0 ±	-	95,0 ±	-	100,0 ±	-	90,5 ±	-	15,5 ±	-	90,0 ±	-	98,0 ±	-
	5,5 c		5,0 b		3,5 a		0,0 a		2,5 a		3,5 c		8,5 a		2,0	
02	40,0 ±	-	84,0 ±	-	95,5 ±	-	98,0 ±	-	95,0 ±	-	22,5 ±	-	95,0 ±	-	94,0 ±	-
	5,0 c		4,5 b		1,5 a		2,5 a		2,5 a		1,5 d		3,5 a		2,0 a	
03	45,0 ±	-	84,0 ±	-	98,5 ±	-	97,5 ±	-	43,0 ±	-	10,0 ±	-	96,5 ±	-	48,0 ±	-
	3,5 c		2,5 b		2,5 a		1,5 a		4,5 c		2,0 d		2,0 a		2,0 c	
04	20,5 ±	-	78,5 ±	-	94,0 ±	-	95,8 ±	-	85,8 ±	-	1,8 ±	-	90,0 ±	-	98,2 ±	-
	2,6 c		5,2 b		1,6 a		2,7 a		2,6 ab		0,8 d		3,5 a		2,5	
05	25,5 ±	-	80,0 ±	-	93,0 ±	-	95,5 ±	-	93,5 ±	-	15,0 ±	-	85,5 ±	-	90,0 ±	-
	2,5 c		5,0 b		1,0 a		1,5 a		1,5 a		3,5 d		5,0 b		2,0 ab	
06	10,0 ±	-	65,0 ±	-	90,0 ±	-	98,0 ±	-	99,5 ±	-	55,5 ±	-	85,5 ±	-	90,0 ±	-
	5,0 e		2,0 c		3,5 b		1,0 a		0,5 a		5,0 d		5,0 b		2,0 b	
07	38,0 ±	-	80,0 ±	-	86,0 ±	-	93,0 ±	-	88,0 ±	-	25,5 ±	-	87,0 ±	-	88,0 ±	-
	2,0 c		5,0 b		4,0 ab		3,0 a		2,0 ab		2,5 d		0,2 ab		2,0 ab	
08	35,0 ±	-	75,0 ±	-	87,0 ±	-	90,0 ±	-	84,0 ±	-	15,0 ±	-	83,0 ±	-	85,0 ±	-
	5,0 c		5,0 b		2,0 a		5,0 a		2,0 a		5,0 d		5,0 ab		5,0 ab	
09	28,5 ±	-	85,0 ±	-	95,0 ±	-	95,5 ±	-	93,5 ±	-	20,0 ±	-	85,5 ±	-	90,0 ±	-
	2,5 c		4,0 b		1,0 a		1,5 a		1,5 a		3,5 d		4,0 b		2,0 ab	
10	15,0 ±	-	65,0 ±	-	95,0 ±	-	98,0 ±	-	95,0 ±	-	30,0 ±	-	90,0 ±	-	95,0 ±	-
	5,5 c		5,0 b		3,5 a		2,0 a		2,5 a		3,5 c		3,5 a		3,5 a	
11	25,0 ±	-	53,0 ±	-	82,0 ±	-	85,0 ±	-	83,0 ±	-	40,0 ±	-	80,0 ±	-	82,0 ±	-
	5,5 c		2,0 b		2,5 a		2,0 a		2,5 a		5,0 c		3,5 a		2,5 a	
12	45,5 ±	-	92,0 ±	-	90,0 ±	-	70,0 ±	-	40,0 ±	-	5,0 ±	-	80,0 ±	-	40,0 ±	-
	5,0 c		2,0 a		5,0 a		5,0 b		5,0 c		2,0 d		5,0 ab		5,0 c	
13	10,5 ±	-	65,0 ±	-	95,0 ±	-	100,0 ±	-	90,5 ±	-	35,5 ±	-	90,0 ±	-	98,0 ±	-
	5,5 c		5,0 b		3,5 a		0,0 a		2,5 a		3,5 c		8,5 a		2,0	
14	40,0 ±	-	85,0 ±	-	92,0 ±	-	80,0 ±	-	45,0 ±	-	10,0 ±	-	85,0 ±	-	45,0 ±	-
	2,0 c		5,0 ab		2,0 a		5,0 b		5,0 c		5,0 d		5,0 ab		5,0 c	
15	20,0 ±	-	84,0 ±	-	96,0 ±	-	98,0 ±	-	90,0 ±	-	40,0 ±	-	95,0 ±	-	94,0 ±	-
	5,0 c		4,5 b		2,0 a		2,0 a		5,0 ab		1,5 d		3,5 a		2,0 a	

Tabela 2. Continuação.

Sp.	15°C		20°C		25°C		30°C		35°C		40°C		30 / 20°C		35 / 25°C	
	L	E	L	E	L	E	L	E	L	E	L	E	L	E	L	E
16	40,0 ± 5,0 e	-	83,0 ± 3,0 c	-	92,0 ± 2,0 b	-	100,0 ± 0,0 a	-	98,0 ± 2,0 a	-	55,0 ± 5,0 d	-	95,0 ± 5,0 ab	-	97,0 ± 2,0 a	-
17	65,0 ± 5,0 b	-	85,5 ± 2,5 a	-	83,5 ± 3,5 a	-	45,0 ± 2,0 c	-	35,5 ± 3,5 d	-	5,0 ± 2,0 e	-	60,0 ± 5,0 b	-	42,0 ± 2,0 c	-
18	62,0 ± 2,0 b	-	81,5 ± 1,5 a	-	80,0 ± 3,5 a	-	65,0 ± 2,0 c	-	40,0 ± 3,0 d	-	15,0 ± 8,0 e	-	70,0 ± 5,0 b	-	72,0 ± 2,0 b	-
19	48,0 ± 3,0 d	-	90,0 ± 2,0 b	-	100,0 ± 0,0 a	-	98,0 ± 2,0 a	-	82,0 ± 4,0 c	-	25,0 ± 5,0 e	-	94,0 ± 3,0 b	-	90,0 ± 2,0 b	-
20	20,0 ± 5,0 e	-	80,0 ± 5,0 c	-	93,0 ± 1,0 b	-	98,0 ± 2,0 a	-	96,0 ± 4,0 ab	-	52,0 ± 2,0 d	-	88,0 ± 4,0 b	-	90,0 ± 2,0 b	-
21	38,0 ± 2,0 e	-	90,0 ± 4,0 b	-	90,0 ± 4,0 c	-	99,0 ± 1,0 a	-	90,0 ± 2,0 c	-	45,0 ± 1,0 d	-	95,0 ± 2,0 b	-	90,0 ± 2,0 c	-
22	25,0 ± 5,0 c	-	85,0 ± 4,0 b	-	96,0 ± 4,0 a	-	96,0 ± 2,0 a	-	90,0 ± 2,0 ab	-	40,0 ± 1,5 d	-	95,0 ± 3,5 a	-	94,0 ± 2,0 a	-
23	8,0 ± 2,0 Ab	10,0 ± 5,0 Ab	20,0 ± 2,0 Aa	20,0 ± 5,0 Aa	20,0 ± 5,0 Aa	18,0 ± 2,0 Aa	13,0 ± 2,0 Aab	15,0 ± 5,0 Aab	8,0 ± 2,0 Ab	8,0 ± 2,0 Ab	5,0 ± 2,0 Ab	6,0 ± 2,0 Ab	18,0 ± 2,0 Aa	15,0 ± 5,0 Aab	15,0 ± 5,0 Aab	15,0 ± 5,0 Aab
24	10,0 ± 2,0 Ac	8,0 ± 4,0 Ac	15,0 ± 2,0 Ab	12,0 ± 2,0 Ac	20,0 ± 3,0 Aab	22,0 ± 2,0 Aab	28,5 ± 2,5 Aa	25,0 ± 3,0 Aa	25,0 ± 3,0 Aa	25,0 ± 5,0 Aa	5,0 ± 1,5 Ad	8,0 ± 2,0 Ac	15,0 ± 3,0 Ab	18,0 ± 2,0 Ab	20,0 ± 5,0 Aab	20,0 ± 5,0 Aab
25	12,0 ± 2,0 Ac	10,0 ± 4,0 Ac	17,0 ± 2,0 Ab	15,0 ± 2,0 Ac	22,0 ± 3,0 Aab	24,0 ± 2,0 Aab	29,0 ± 2,0 Aa	27,0 ± 3,0 Aa	27,0 ± 3,0 Aa	25,0 ± 5,0 Aa	10,0 ± 1,5 Ad	10,0 ± 2,0 Ac	15,0 ± 3,0 Ab	18,0 ± 2,0 Ab	22,0 ± 5,0 Aab	20,0 ± 5,0 Aab
26	10,0 ± 5,0 Ac	8,0 ± 4,0 Ac	15,0 ± 5,0 Ab	12,0 ± 2,0 Ac	20,0 ± 3,0 Aab	22,0 ± 2,0 Aab	28,5 ± 2,5 Aa	25,0 ± 3,0 Aa	25,0 ± 3,0 Aa	25,0 ± 5,0 Aa	5,0 ± 1,5 Ad	8,0 ± 2,0 Ac	15,0 ± 3,0 Ab	18,0 ± 2,0 Ab	20,0 ± 5,0 Aab	20,0 ± 5,0 Aab
27	12,0 ± 2,0 Ac	10,0 ± 3,0 Ac	17,0 ± 2,0 Ab	15,0 ± 2,0 Ac	20,0 ± 3,0 Aab	20,0 ± 2,0 Aab	25,5 ± 2,5 Aa	25,0 ± 3,0 Aa	20,0 ± 3,0 Aa	20,0 ± 5,0 Aa	10,0 ± 2,0 Ad	8,0 ± 2,0 Ac	20,0 ± 4,0 Ab	18,0 ± 2,0 Ab	22,0 ± 4,0 Aab	22,0 ± 4,0 Aab
28	95,0 ± 2,5 Aa	98,2 ± 2,3 Aa	96,5 ± 2,0 Aa	96,0 ± 2,0 Aa	97,0 ± 1,5 Aa	95,2 ± 1,5 Aa	99,0 ± 0,5 Aa	98,5 ± 2,0 Aa	95,0 ± 2,5 Aa	95,0 ± 2,0 Aa	-	-	94,0 ± 2,0 Aa	95,0 ± 2,0 Aa	98,0 ± 2,0 Aa	96,5 ± 2,5 Aa
29	85,0 ± 3,5 Aa	87,0 ± 2,5 Aa	84,5 ± 5,0 Aa	86,0 ± 5,0 Aa	88,0 ± 2,5 Aa	85,2 ± 5,5 Aa	88,0 ± 4,5 Aa	90,5 ± 2,0 Aa	90,0 ± 2,0 Aa	90,0 ± 3,5 Aa	-	-	84,0 ± 5,0 Aa	85,0 ± 3,0 Aa	88,5 ± 2,0 Aa	86,5 ± 3,5 Aa
30	90,5 ± 2,5 Aa	91,2 ± 2,2 Aa	91,5 ± 2,0 Aa	90,0 ± 2,0 Aa	88,0 ± 5,5 Aa	90,2 ± 4,5 Aa	90,0 ± 1,5 Aa	90,5 ± 2,5 Aa	92,0 ± 2,0 Aa	90,0 ± 2,5 Aa	-	-	90,0 ± 2,0 Aa	95,0 ± 3,0 Aa	94,5 ± 2,5 Aa	92,5 ± 3,5 Aa

Tabela 3. Tempo médio de germinação (dias) de sementes de 30 táxons de Cactaceae coletadas na região Nordeste do Brasil e submetidas aos tratamentos de temperatura constante e alternadas, sob fotoperíodo de 12 horas (L) e escuro contínuo (E). Valores obtidos após 60 dias de avaliação. Letras diferentes indicam diferenças significativas ($p \leq 0,05$).

Sp.	15°C		20°C		25°C		30°C		35°C		40°C		30 / 20°C		35 / 25°C	
	L	E	L	E	L	E	L	E	L	E	L	E	L	E	L	E
01	8,9 ± 0,3 a	-	7,7 ± 0,5 b	-	7,2 ± 0,2 b	-	6,5 ± 0,2 c	-	7,5 ± 0,5 b	-	8,5 ± 0,4 ab	-	7,4 ± 0,2 b	-	7,5 ± 0,5 b	-
02	9,2 ± 0,4 a	-	8,2 ± 0,4 b	-	7,5 ± 0,2 b	-	6,8 ± 0,3 c	-	7,8 ± 0,5 b	-	8,8 ± 0,4 ab	-	7,7 ± 0,3 b	-	7,7 ± 0,3 b	-
03	8,3 ± 0,3 a	-	7,3 ± 0,4 b	-	6,4 ± 0,4 c	-	7,2 ± 0,3 b	-	7,5 ± 0,4 b	-	8,2 ± 0,4 ab	-	7,5 ± 0,3 b	-	7,6 ± 0,4 b	-
04	18,2 ± 0,6 a	-	10,0 ± 0,4 b	-	6,6 ± 0,6 c	-	5,5 ± 0,1 d	-	6,4 ± 0,2 c	-	9,4 ± 2,1 b	-	5,4 ± 0,2 d	-	6,5 ± 0,2 c	-
05	9,5 ± 0,5 a	-	7,5 ± 0,3 b	-	5,8 ± 0,2 c	-	5,2 ± 0,3 d	-	6,0 ± 0,3 c	-	7,8 ± 0,5 b	-	7,7 ± 0,3 b	-	7,3 ± 0,3 b	-
06	6,7 ± 0,3 a	-	6,5 ± 0,5 a	-	5,5 ± 0,3 b	-	5,2 ± 0,3 bc	-	4,9 ± 0,2 c	-	5,6 ± 0,2 b	-	6,8 ± 0,3 a	-	5,8 ± 0,5 ab	-
07	8,5 ± 0,2 a	-	8,2 ± 0,2 ab	-	7,8 ± 0,3 b	-	7,1 ± 0,2 c	-	7,7 ± 0,2 b	-	8,4 ± 0,2 a	-	8,2 ± 0,2 ab	-	7,8 ± 0,2 b	-
08	9,6 ± 0,2 a	-	9,3 ± 0,2 ab	-	8,9 ± 0,3 b	-	8,2 ± 0,2 c	-	8,8 ± 0,2 b	-	9,5 ± 0,2 a	-	9,3 ± 0,2 ab	-	8,9 ± 0,2 b	-
09	9,4 ± 0,5 a	-	7,4 ± 0,3 b	-	5,7 ± 0,2 c	-	5,1 ± 0,3 d	-	6,0 ± 0,3 c	-	7,7 ± 0,5 b	-	7,6 ± 0,3 b	-	7,3 ± 0,3 b	-
10	8,4 ± 0,3 a	-	7,2 ± 0,5 b	-	6,7 ± 0,2 b	-	6,0 ± 0,2 c	-	7,0 ± 0,5 b	-	8,0 ± 0,4 a	-	6,9 ± 0,2 b	-	7,0 ± 0,5 b	-
11	8,0 ± 0,3 a	-	6,8 ± 0,5 b	-	6,3 ± 0,2 b	-	5,3 ± 0,2 c	-	6,6 ± 0,5 b	-	7,6 ± 0,4 a	-	6,5 ± 0,2 b	-	6,6 ± 0,5 b	-
12	12,5 ± 0,5 a	-	9,0 ± 0,5 bc	-	8,8 ± 0,2 c	-	9,7 ± 0,3 b	-	12,0 ± 0,2 a	-	11,8 ± 0,5 a	-	9,5 ± 0,5 b	-	10,2 ± 0,2 b	-
13	8,7 ± 0,3 a	-	7,5 ± 0,5 b	-	7,0 ± 0,2 b	-	6,3 ± 0,2 c	-	7,3 ± 0,5 b	-	8,3 ± 0,4 a	-	7,2 ± 0,2 b	-	7,5 ± 0,5 b	-
14	9,5 ± 0,8 ab	-	8,5 ± 0,5 b	-	7,5 ± 0,2 c	-	10,8 ± 1,2 a	-	10,5 ± 1,0 a	-	11,5 ± 1,5 a	-	9,5 ± 1,0 ab	-	9,0 ± 0,2 ab	-
15	9,0 ± 0,4 a	-	8,0 ± 0,4 b	-	7,3 ± 0,2 b	-	6,6 ± 0,3 c	-	7,6 ± 0,5 b	-	8,6 ± 0,4 ab	-	7,5 ± 0,3 b	-	7,5 ± 0,3 b	-

Tabela 3. Continuação.

	15°C		20°C		25°C		30°C		35°C		40°C		30 / 20°C		35 / 25°C	
	L	E	L	E	L	E	L	E	L	E	L	E	L	E	L	E
16	7,0 ± 0,5 a	-	6,5 ± 0,8 a	-	5,5 ± 0,5 ab	-	4,2 ± 0,2 c	-	4,5 ± 0,3 c	-	6,8 ± 0,5 a	-	5,1 ± 0,2 b	-	5,0 ± 0,2 b	-
17	9,5 ± 0,5 bc	-	8,8 ± 0,2 c	-	9,5 ± 0,5 bc	-	10,0 ± 0,5 b	-	12,5 ± 1,5 a	-	13,5 ± 2,5 a	-	9,4 ± 0,4 bc	-	9,5 ± 0,5 bc	-
18	11,2 ± 0,2 b	-	9,0 ± 0,2 c	-	9,1 ± 0,2 c	-	11,5 ± 0,5 b	-	13,5 ± 0,5 a	-	15,0 ± 1,0 a	-	10,0 ± 1,0 bc	-	11,5 ± 0,5 b	-
19	9,4 ± 0,2 a	-	9,6 ± 0,4 a	-	7,2 ± 0,2 c	-	7,0 ± 2,0 c	-	8,5 ± 0,2 b	-	9,5 ± 0,5 a	-	9,0 ± 0,2 a	-	8,8 ± 0,4 ab	-
20	9,5 ± 0,5 a	-	8,5 ± 0,6 a	-	7,0 ± 0,5 ab	-	5,7 ± 0,2 c	-	6,0 ± 0,3 c	-	8,2 ± 0,5 a	-	6,6 ± 0,2 b	-	6,5 ± 0,2 b	-
21	9,5 ± 0,5 bc	-	8,8 ± 0,2 c	-	9,5 ± 0,5 bc	-	10,0 ± 0,5 b	-	12,5 ± 1,5 a	-	13,5 ± 2,5 a	-	9,4 ± 0,4 bc	-	9,5 ± 0,5 bc	-
22	9,5 ± 0,5 bc	-	8,8 ± 0,2 c	-	9,5 ± 0,5 bc	-	10,0 ± 0,5 b	-	12,5 ± 1,5 a	-	13,5 ± 2,5 a	-	9,4 ± 0,4 bc	-	9,5 ± 0,5 bc	-
23	35,0 ± 3,0 Aa	34,0 ± 2,0 Aa	32,0 ± 2,0 Aa	33,5 ± 3,5 Aa	30,0 ± 2,0 Aa	30,0 ± 5,0 Aa	22,0 ± 5,0 Ab	20,0 ± 5,0 Ab	23,5 ± 3,5 Ab	24,0 ± 4,0 Aab	36,0 ± 2,0 Aa	36,0 ± 3,0 Aa	25,0 ± 3,0 Aab	25,0 ± 2,0 Aab	26,5 ± 2,5 Aab	28,0 ± 5,0 Aa
24	35,0 ± 3,0 Aa	34,0 ± 2,0 Aa	32,0 ± 2,0 Aa	33,5 ± 3,5 Aa	30,0 ± 2,0 Aa	30,0 ± 5,0 Aa	22,0 ± 5,0 Ab	20,0 ± 5,0 Ab	23,5 ± 3,5 Ab	24,0 ± 4,0 Aab	36,0 ± 2,0 Aa	36,0 ± 3,0 Aa	25,0 ± 3,0 Aab	25,0 ± 2,0 Aab	26,5 ± 2,5 Aab	28,0 ± 5,0 Aa
25	35,0 ± 3,0 Aa	34,0 ± 2,0 Aa	32,0 ± 2,0 Aa	33,5 ± 3,5 Aa	30,0 ± 2,0 Aa	30,0 ± 5,0 Aa	22,0 ± 5,0 Ab	20,0 ± 5,0 Ab	23,5 ± 3,5 Ab	24,0 ± 4,0 Aab	36,0 ± 2,0 Aa	36,0 ± 3,0 Aa	25,0 ± 3,0 Aab	25,0 ± 2,0 Aab	26,5 ± 2,5 Aab	28,0 ± 5,0 Aa
26	35,0 ± 3,0 Aa	34,0 ± 2,0 Aa	32,0 ± 2,0 Aa	33,5 ± 3,5 Aa	30,0 ± 2,0 Aa	30,0 ± 5,0 Aa	22,0 ± 5,0 Ab	20,0 ± 5,0 Ab	23,5 ± 3,5 Ab	24,0 ± 4,0 Aab	36,0 ± 2,0 Aa	36,0 ± 3,0 Aa	25,0 ± 3,0 Aab	25,0 ± 2,0 Aab	26,5 ± 2,5 Aab	28,0 ± 5,0 Aa
27	35,0 ± 3,0 Aa	34,0 ± 2,0 Aa	32,0 ± 2,0 Aa	33,5 ± 3,5 Aa	30,0 ± 2,0 Aa	30,0 ± 5,0 Aa	22,0 ± 5,0 Ab	20,0 ± 5,0 Ab	23,5 ± 3,5 Ab	24,0 ± 4,0 Aab	36,0 ± 2,0 Aa	36,0 ± 3,0 Aa	25,0 ± 3,0 Aab	25,0 ± 2,0 Aab	26,5 ± 2,5 Aab	28,0 ± 5,0 Aa
28	20,0 ± 5,0 Aa	22,0 ± 2,0 Aa	7,2 ± 1,5 Ab	7,0 ± 1,5 Ab	5,5 ± 2,5 Ab	6,0 ± 2,5 Ab	5,0 ± 2,5 Ab	5,0 ± 2,5 Ab	5,5 ± 2,0 Ab	5,0 ± 2,5 Ab	- -	- -	6,0 ± 2,0 Ab	6,0 ± 2,5 Ab	5,5 ± 2,0 Ab	5,5 ± 2,5 Ab
29	25,5 ± 3,0 Aa	28,0 ± 4,0 Aa	10,2 ± 3,5 Ab	9,0 ± 3,5 Ab	8,0 ± 2,5 Ab	8,5 ± 2,0 Ab	7,0 ± 4,5 Ab	7,5 ± 2,5 Ab	8,5 ± 2,0 Ab	8,0 ± 5,5 Ab	- -	- -	9,0 ± 2,5 Ab	9,5 ± 2,0 Ab	9,5 ± 2,0 Ab	9,0 ± 2,0 Ab
30	18,0 ± 2,5 Aa	17,0 ± 2,5 Aa	8,2 ± 2,5 Ab	8,0 ± 2,5 Ab	8,5 ± 2,5 Ab	8,0 ± 2,5 Ab	9,0 ± 2,5 Ab	9,0 ± 2,5 Ab	8,5 ± 2,5 Ab	9,0 ± 3,5 Ab	- -	- -	8,0 ± 2,5 Ab	8,0 ± 2,0 Ab	8,5 ± 2,5 Ab	8,5 ± 3,0 Ab

Tabela 4. Faixa de temperatura (10 a 45°C) e temperaturas alternadas (30/20 e 35/25°C) para germinação de sementes submetidas a fotoperíodo de 12 horas e temperatura ótima de germinação de 30 táxons de Cactaceae coletadas na região Nordeste do Brasil.

SUBFAMÍLIA	10	15	20	25	30	35	40	45	30/ 20	35/ 25
Espécie										
CACTOIDEAE										
<i>Arrojadoa rhodantha</i>										
<i>Cereus albicaulis</i>										
<i>Cereus fernambucensis</i> subsp. <i>fernambucensis</i>										
<i>Cereus jamacaru</i> subsp. <i>jamacaru</i>										
<i>Discocactus bahiensis</i>										
<i>Discocactus zehntneri</i> subsp. <i>zehntneri</i>										
<i>Facheiroa squamosa</i>										
<i>Harrisia adscendens</i>										
<i>Melocactus bahiensis</i> subsp. <i>bahiensis</i>										
<i>Melocactus ernestii</i> subsp. <i>ernestii</i>										
<i>Melocactus oreas</i> subsp. <i>cremnophilus</i>										
<i>Melocactus violaceus</i> subsp. <i>violaceus</i>										
<i>Melocactus zehntneri</i>										
<i>Pilosocereus catingicola</i> subsp. <i>salvadorensis</i>										
<i>Pilosocereus chrysostele</i>										
<i>Pilosocereus gounellei</i> subsp. <i>gounellei</i>										
<i>Pilosocereus pentaedrophorus</i> subsp. <i>pentaedrophorus</i>										
<i>Pilosocereus pentaedrophorus</i> subsp. <i>robustus</i>										
<i>Pilosocereus pachycladus</i> subsp. <i>pachycladus</i>										
<i>Pilosocereus pachycladus</i> subsp. <i>pernambucoensis</i>										
<i>Pilosocereus piauhyensis</i>										
<i>Pilosocereus tuberculatus</i>										
OPUNTIOIDEAE										
<i>Brasiliopuntia brasiliensis</i>										
<i>Tacinga inamoena</i> subsp. <i>inamoena</i>										
<i>Tacinga funalis</i>										
<i>Tacinga palmadora</i>										
<i>Tacinga saxatilis</i> subsp. <i>saxatilis</i>										
PERESKIOIDEAE										
<i>Pereskia aculeata</i>										
<i>Pereskia bahiensis</i>										
<i>Pereskia grandifolia</i> subsp. <i>grandifolia</i>										
Germinabilidade nula										
Germinabilidade $\geq 1e < 50\%$										
Germinabilidade $\geq 50\%$										
Temperatura ótima de germinação										

Tabela 5. Espécies de cactos brasileiros que foram avaliadas em relação ao fotoblastismo e/ou a influência da temperatura na germinação. Em **negrito** estão representadas as temperaturas ideais de germinação. NI = dado não informado.

Espécie	Fotoblastismo	Temperaturas (°C)	Referência Bibliográfica
<i>Arthrocereus glaziovii</i> (K.Schum.) N.P.Taylor & Zappi	Positivo	15, 20, 25, 30 , 35	Cheib & Garcia (2012)
<i>Arthrocereus melanurus</i> (K.Schum.) Diers <i>et al.</i> subsp. <i>magnus</i> N.P.Taylor & Zappi	Positivo	15, 20, 25 , 30, 35	Cheib & Garcia (2012)
<i>Arthrocereus melanurus</i> (K.Schum.) Diers <i>et al.</i> subsp. <i>melanurus</i>	Positivo	15, 20, 25, 30 , 35	Cheib & Garcia (2012)
<i>Arthrocereus melanurus</i> (K.Schum.) Diers <i>et al.</i> subsp. <i>odorus</i> (Ritter) N.P.Taylor & Zappi	Positivo	15, 20, 25 , 30, 35	Cheib & Garcia (2012)
<i>Cereus fernambucensis</i> Lem. subsp. <i>fernambucensis</i>	NI	20, 25 , 20-30	Almeida <i>et al.</i> (2009)
	Positivo	5, 10, 15, 20, 25, 30 , 35, 40, 45, 15-20, 15-30, 20-25, 20-30, 20-25, 25-30, 25-35, 30-35	Socolowski <i>et al.</i> (2010)
<i>Cereus jamacaru</i> DC. subsp. <i>jamacaru</i>	Positivo	NI	Prisco (1966)
	NI	25, 30 , 20-30	Guedes <i>et al.</i> (2009)
	NI	15, 20, 25 , 35	Fabricante <i>et al.</i> (2010)
	Positivo	15, 20, 25, 30 , 35, 40	Meiado <i>et al.</i> (2010)
	Positivo	10, 15, 20, 25, 30 , 25-15	Veiga-Barbosa <i>et al.</i> (2010)
<i>Coleocephalocereus fluminensis</i> (Miq.) Backeb. subsp. <i>fluminensis</i>	Positivo	33	Salles (1987)
	NI	20, 25, 20-30	Almeida <i>et al.</i> (2009)
<i>Discocactus zehntneri</i> Britton & Rose subsp. <i>zehntneri</i>	Positivo	10, 15, 20, 25, 30 , 25-15	Veiga-Barbosa <i>et al.</i> (2010)
<i>Hylocereus setaceus</i> (Salm-Dick) R.Bauer	Positivo	5, 10, 15, 20, 25, 30 , 35, 40, 45	Simão <i>et al.</i> (2007)
	NI	11, 14, 17, 20, 25, 30 , 34, 37, 40	Simão <i>et al.</i> (2010)
<i>Melocactus bahiensis</i> (Britton & Rose) Luetzelb. subsp. <i>bahiensis</i>	NI	20, 25 , 30, 20-30	Lone <i>et al.</i> (2007)
<i>Melocactus conoideus</i> Buining & Brederoo	Positivo	NI	Rebouças & Santos (2007)
<i>Micranthocereus flaviflorus</i> Buining & Brederoo	Positivo	10, 15, 20, 25, 30 , 25-15	Veiga-Barbosa <i>et al.</i> (2010)
<i>Parodia leninghausii</i> (K.Schum.) F.H.Brandt	Positivo	NI	Zimmer & Büttner (1982)
<i>Pereskia aculeata</i> Mill.	Neutro	6, 8, 10, 12, 15, 17, 19, 21, 23, 24, 25, 27, 29, 31, 32, 33 , 34, 35, 36, 37, 38, 39	Dau & Labouriau (1974)
<i>Pilosocereus arrabidae</i> (Lem.) Byles & Rowley	Positivo	10, 15, 20, 25 , 30, 35, 40, 25-20 , 30-20, 35-20, 40-20	Martins (2007)
	NI	20, 25 , 20-30	Almeida <i>et al.</i> (2009)
<i>Pilosocereus catingicola</i> (Gürke) Byles & Rowley subsp. <i>salvadorensis</i> (Werderm.) Zappi	Positivo	25,30	Meiado <i>et al.</i> (2008)
<i>Pilosocereus gounellei</i> (F.A.C. Weber) Byles & G.D.Rowley subsp. <i>gounellei</i>	Positivo	10, 15, 20, 25, 30 , 25-15	Veiga-Barbosa <i>et al.</i> (2010)
<i>Pilosocereus pachycladus</i> F.Ritter subsp. <i>pernambucoensis</i> (F.Ritter) Zappi	Positivo	25,30 , 20-30	Abud <i>et al.</i> (2010)
<i>Pilosocereus ulei</i> (K.Schum.) Byles & G.D. Rowley	NI	20, 25 , 20-30	Almeida <i>et al.</i> (2009)
<i>Schlumbergera truncata</i> (Haw.) Moran	NI	20, 25 , 30	Lone <i>et al.</i> (2010)

Legenda de Figuras

Figura 1. Locais de coleta das sementes dos 30 táxons de Cactaceae utilizados nesse estudo para determinar o fotoblastismo e as temperaturas cardiais dos cactos que ocorrem nos ecossistemas da região Nordeste do Brasil.

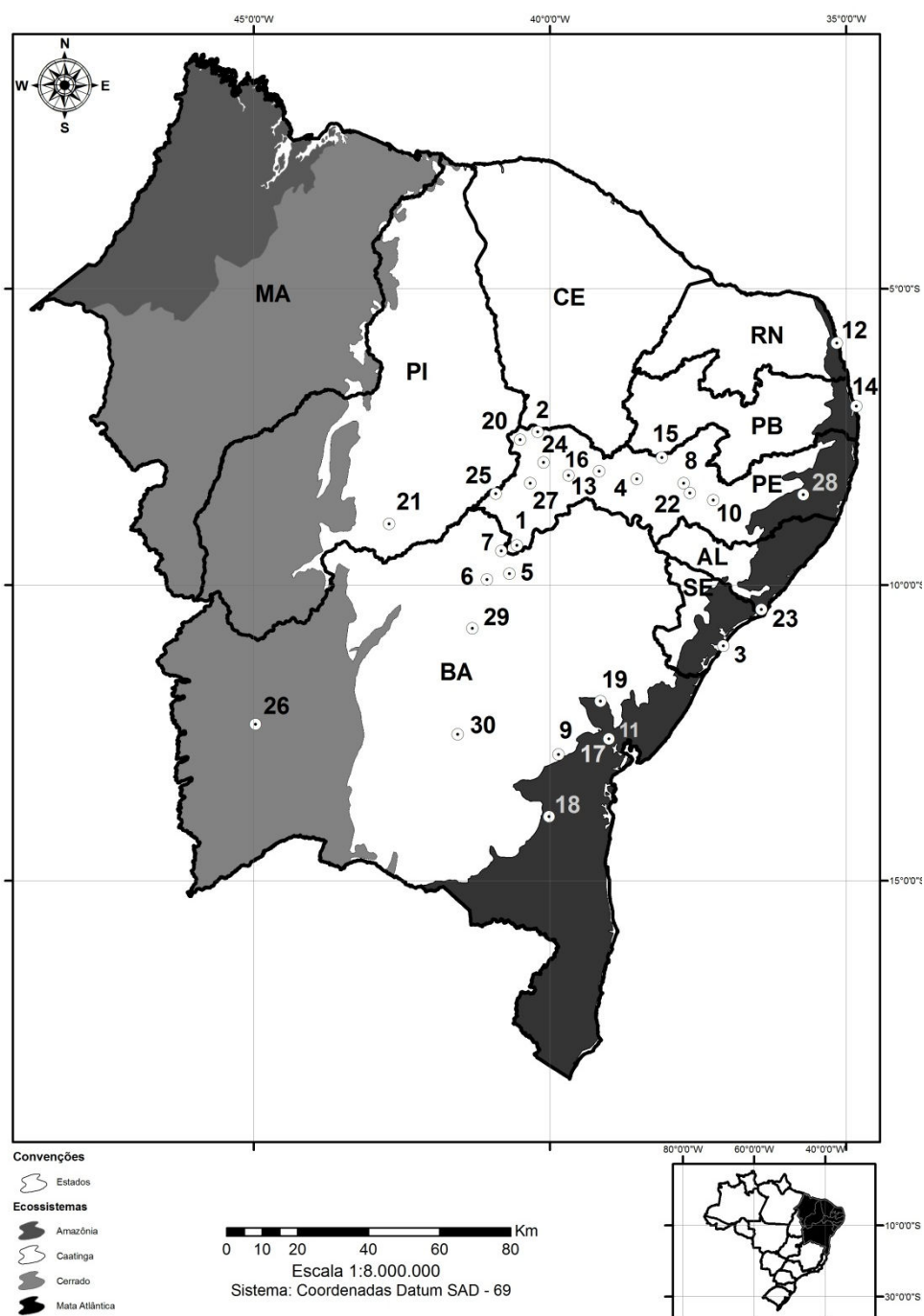


Figura 1.

Capítulo 2

Artigo publicado no periódico Plant Species Biology 25: 120-128 (2010).

**RESPOSTAS DA GERMINAÇÃO DE SEMENTES DE *CEREUS JAMACARU* DC. SSP.
JAMACARU (CACTACEAE) AOS FATORES AMBIENTAIS**

Marcos Vinicius Meiado*, Larissa Simões Corrêa de Albuquerque†, Emerson Antonio Rocha‡, Mariana Rojas-Aréchiga§ e Inara Roberta Leal¶

* Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Centro de Ciências Biológicas, Av. Professor Moraes Rego s/n, Cidade Universitária, Recife, Pernambuco, Brasil

† Departamento de Zoologia, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Pernambuco, Av. Professor Moraes Rego s/n, Cidade Universitária, Recife, Pernambuco, Brasil

‡ Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Santa Cruz, Rodovia Ilhéus-Itabuna, Km 16, Salobrinho, Ilhéus, Bahia, Brasil

§ Departamento de Ecología de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, 04510, México, D.F.

¶ Departamento de Botânica, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Pernambuco, Av. Professor Moraes Rego s/n, Cidade Universitária, Recife, Pernambuco, Brasil

Autor de Correspondência: Marcos Vinicius Meiado

Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Centro de Ciências Biológicas, Av. Professor Moraes Rego s/n, Cidade Universitária, 50670-901, Recife, Pernambuco, Brasil
(marcos_meiado@yahoo.com.br) Tel.: 55 81 21267814; fax: 55 81 21268348.

Título abreviado: Germinação de sementes de *Cereus jamacaru*

Resumo

A germinação de sementes é a fase mais crítica do ciclo de vida das plantas, pois pode ser influenciada por diversos fatores ambientais que controlam os eventos germinativos. No presente estudo, foram avaliadas as respostas da germinação de sementes de *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* (Cactaceae) aos fatores ambientais. As sementes foram coletadas em áreas de Caatinga, uma vegetação semiárida localizada no Nordeste do Brasil. Foi determinada a temperatura ótima de germinação das sementes de *C. jamacaru* e avaliados os efeitos da temperatura, intensidade luminosa, qualidade de luz, estresse hídrico e salino na germinação das sementes. *Cereus jamacaru* foi classificada como uma espécie fotoblástica positiva. A porcentagem máxima de germinação ($95,8 \pm 2,6\%$) foi observada sob luz branca e não foi observada germinação de sementes no escuro em nenhum dos tratamentos de temperatura, estresse hídrico ou salino. A temperatura ótima para a germinação das sementes foi 30°C, pois essa temperatura favoreceu a maioria dos parâmetros avaliados. A germinabilidade das sementes respondeu positivamente a uma ampla faixa de temperatura, mas não foi afetada pela intensidade luminosa nem pela qualidade de luz. A redução da disponibilidade hídrica e o aumento da concentração salina afetaram a germinabilidade e promoveram uma germinação mais lenta e irregular. A resposta positiva da germinação de sementes de *C. jamacaru* ssp. *jamacaru* aos fatores ambientais investigados pode ser responsável pela abundante ocorrência e ampla distribuição da espécie em áreas de Caatinga.

Palavras chave: estresse hídrico, estresse salino, fatores abióticos, fotoblastismo, temperatura.

1. Introdução

A habilidade das sementes de germinar sob a influência de diferentes fatores abióticos é de extrema importância para a sobrevivência e perpetuação das espécies vegetais e para a regeneração da floresta (Ceccon *et al.*, 2006). A luz, a disponibilidade hídrica e a temperatura são fatores abióticos importantes que determinam a germinação das sementes dispersadas (Baskin & Baskin, 1998). Esses fatores podem ser extremos e seus efeitos podem ser cruciais na germinação e estabelecimento de plantas que habitam ambientes áridos e semiáridos (Kigel, 1995). Assim, o papel dos fatores abióticos é essencial para o entendimento das respostas da germinação de sementes e o estabelecimento das plântulas é importante para a manutenção da diversidade genética das populações naturais (Harper, 1977).

Em ambientes áridos e semiáridos, muitos estudos que avaliaram o efeito de fatores abióticos na germinação de sementes foram desenvolvidos com espécies anuais, as quais possuem um padrão de germinação consideravelmente diferente das espécies perenes (Kigel, 1995). Entre as famílias das plantas perenes que ocorrem em ambientes semiáridos da América, podemos destacar a família Cactaceae (Anderson, 2001). Ao longo das últimas décadas, foram conduzidos muitos estudos que avaliaram a influência de fatores abióticos na germinação de sementes de Cactaceae (*e.g.*, Nolasco *et al.*, 1996; 1997; Rojas-Aréchiga *et al.*, 1997; 1998; 2001; De la Barrera & Nobel, 2003; Benítez-Rodríguez *et al.*, 2004; Ramírez-Padilla & Valverde, 2005; Flores *et al.*, 2006; Ortega-Baes & Rojas-Aréchiga, 2007; Gurvich *et al.*, 2008). Para mais exemplos e outras informações, veja a revisão feita por Rojas-Aréchiga e Vázquez-Yanes (2000). De acordo com esses estudos, as influências dos fatores abióticos são determinantes para as sementes de Cactaceae porque o recrutamento das plântulas depende de vários fatores, incluindo o requerimento de luz para a germinação e, conseqüentemente, para o estabelecimento da plântula (Rojas-Aréchiga & Mandujano, 2008).

Embora o Brasil constitua o terceiro maior centro de diversidade da família (Taylor & Zappi, 2004), poucos estudos foram conduzidos com cactos que ocorrem em vegetações de Caatinga, um ecossistema semiárido que caracteriza o Nordeste do Brasil (Meiado *et al.*, 2008a). Além disso, os cactos constituem um dos mais importantes recursos para a fauna da Caatinga (Rocha & Agra, 2002; Rocha *et al.*, 2007) e estudos que determinem a habilidade das sementes para germinar sob a influência de diferentes fatores abióticos podem ser importantes. Sendo assim, o objetivo deste estudo foi avaliar as respostas da germinação de sementes de *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* (Cactaceae) aos fatores ambientais, bem como contribuir para o conhecimento da ecofisiologia de uma espécie que é amplamente distribuída nos ecossistemas brasileiros.

2. Materiais e Métodos

2.1. Espécie estudada e local de coleta

O gênero *Cereus* (Hermann) Miller pertence à tribo Cereeae e compreende 35 espécies distribuídas em quatro subgêneros: *Cereus*, *Ebneria*, *Mirabella* e *Oblongicarpi* (Anderson, 2001). Além disso, duas subespécies de *Cereus jamacaru* DC. são reconhecidas. A subespécie *jamacaru* é amplamente distribuída nos ecossistemas brasileiros naturalmente e devido às atividades humanas; a subespécie *calcirupicola* ocorre apenas no estado de Minas Gerais, Brasil (Anderson, 2001). Foram avaliadas as respostas da germinação das sementes de *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru*, um cacto colunar popularmente conhecido no Brasil como mandacaru, a alguns fatores ambientais. Essa espécie é usada como forrageira, como planta ornamental e na medicina popular (Andrade *et al.*, 2006). As plantas são arbóreas com muitos ramos eretos, formando densas copas com até 10 m de altura e com troncos distintos de até 60 cm de diâmetro. Os ramos são cilíndricos, segmentados e azul esverdeado com até 15 cm de diâmetro e com 4-6 costelas. As flores são solitárias, noturnas e brancas. Os frutos são

elipsoidais, entre 5 a 12 cm de comprimento e 7-12 cm de diâmetro, vermelhos e com polpa branca (Anderson, 2001). As sementes são primariamente dispersas por aves e morcegos (M.V. Meiado, observação pessoal) e secundariamente por formigas (Leal *et al.*, 2007). A espécie foi escolhida porque é amplamente distribuída e ocorre em muitos ecossistemas brasileiros, os quais asseguram que as sementes são expostas a diferentes fatores abióticos nos ambientes onde elas seriam capazes de germinar. Segundo Prisco (1966) e Guedes *et al.* (2009), as sementes de mandacaru são sensíveis à luz para a germinação e a temperatura de 25°C não é adequada para os testes de germinação e vigor. Além disso, a hidratação descontínua pode favorecer a germinação das sementes de mandacaru (Rito *et al.*, 2009).

Frutos maduros de mandacaru foram coletados em abril de 2007, no final da estação chuvosa, em 20 plantas adultas que ocorriam em áreas de Caatinga no município de Serra Talhada, Pernambuco, Nordeste do Brasil (7°59'S, 38°19'W). Essa região é constituída por fragmentos de floresta sazonalmente seca e vegetação esclerofila (*sensu* Mooney *et al.*, 1995; Pennington *et al.*, 2000) abrangendo 730000 km² de região semi-árida (Sampaio, 1995). A variação da estrutura da vegetação é condicionada pela topografia, perturbação humana e, sobretudo, por uma combinação da precipitação média anual e atributos do solo (Sampaio, 1995; Prado, 2003). A precipitação varia de 240-900 mm por ano em toda a Caatinga e os solos variam de moderadamente fértil, salino e raso a solos arenosos, pobres e profundos, tanto em escala de paisagem quanto regional (Sampaio, 1995). A vegetação é predominantemente formada por espécies lenhosas de pequeno porte, herbáceas decíduas, plantas caducifólias e por espécies espinhosas como os representantes da família Cactaceae, uma das famílias de plantas mais importantes representadas nesse ecossistema (Taylor & Zappi, 2004).

2.2. Testes de germinação

Foram avaliados os efeitos da temperatura, intensidade luminosa, qualidade de luz, estresse hídrico e salino na germinação de sementes de *C. jamacaru* ssp. *jamacaru*. Primeiramente, as sementes foram extraídas dos frutos e imediatamente utilizadas nos experimentos de germinação. Para todos os tratamentos, 100 sementes foram colocadas em placas de Petri contendo papel filtro umedecido com as soluções testes (5 mL). Foram usadas cinco placas por tratamento, as quais foram seladas com plástico parafilm e nenhuma solução foi adicionada às placas de Petri durante o período de avaliação. A protrusão da radícula foi o critério utilizado para considerar sementes germinadas e a avaliação foi feita diariamente por um período de 50 dias. No presente estudo, a germinação é definida como o momento em que a ponta da radícula emergiu ≥ 1 mm do tegumento.

2.3. Tratamentos de temperatura

Inicialmente, para verificar a temperatura ótima para a germinação das sementes de *C. jamacaru* ssp. *jamacaru*, foi avaliado o efeito da temperatura sob seis tratamentos de temperaturas constantes: 15, 20, 25, 30, 35 e 40°C. Em cada tratamento, as sementes foram colocadas para germinar sob luz branca (12 h de fotoperíodo com intensidade luminosa de 20 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) e em escuro contínuo (simulado com o uso de um plástico preto de polietileno) para determinar o fotoblastismo das sementes em cada tratamento de temperatura. A germinação foi avaliada diariamente por 50 dias e as sementes mantidas em escuro contínuo foram avaliadas apenas no 50º dia. Após essa análise, todas as avaliações (*i.e.*, intensidade luminosa, qualidade de luz, estresse hídrico e salino) foram conduzidas na temperatura ótima para germinação, a qual foi determinada nesse experimento.

2.4. *Tratamentos de luz*

Os diferentes níveis de intensidade luminosa (0, 30, 50, 70 e 100%, onde 100% representou o tratamento de luz total com uma intensidade luminosa de 20 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$, mensurado com um luxímetro; LX1010B Digital Lux Meter, Mastech, Kowloon, Hong Kong) foram simulados com o uso de um saco preto de polietileno (0%) e de malha de sombrite com diferentes aberturas (30, 50 e 70%). A luz foi obtida a partir de lâmpadas fluorescentes frias e incandescentes. A intensidade luminosa de 20 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ foi considerada 100% porque essa era a intensidade luminosa máxima alcançada no interior da câmara de germinação. A germinação foi investigada diariamente por 50 dias e as sementes mantidas em escuro contínuo foram avaliadas apenas no 50º dia após o início do experimento.

A influência da qualidade de luz foi avaliada submetendo as sementes à luz branca, vermelha, vermelho-extremo e azul. A luz vermelha, vermelho-extremo e azul foi obtida a partir de lâmpadas fluorescentes frias e incandescentes cobertas com duas camadas de papel celofane nas cores vermelho + vermelho, vermelho + azul e azul + azul, respectivamente. Todos os tratamentos de qualidade de luz tiveram a mesma intensidade luminosa (20 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) e as sementes foram avaliadas por um período de 50 dias, utilizando, durante a avaliação, a mesma qualidade de luz do respectivo tratamento.

2.5. *Tratamentos de estresse hídrico e salino*

Para simular o estresse hídrico e salino, foram utilizadas as soluções comerciais de polietileno glicol (PEG) 6000 (Villela *et al.*, 1991) e de cloreto de sódio PA (Braccini *et al.*, 1996), respectivamente. Em ambos os experimentos, foram avaliados os potenciais osmóticos 0,0 (água destilada), -0,2; -0,4; -0,6; -0,8 e -1,0 MPa e as placas foram mantidas sob luz branca (fotoperíodo de 12 h e intensidade luminosa de 20 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) e escuro contínuo (simulado com o uso de um saco preto de polietileno). Os potenciais osmóticos foram

calculados de acordo com Villela *et al.* (1991) e Braccini *et al.* (1996) e mensurados com um osmômetro (Mark 3 – Osmometer, Fiske Associates, Norwood, USA) no início do experimento. Nenhuma solução foi adicionada às placas de Petri durante a avaliação. A germinação foi avaliada diariamente por um período de 50 dias e as sementes mantidas no escuro foram avaliadas apenas no 50º dias após o início do experimento.

2.6. Análise estatística

Para cada tratamento de germinação foram calculados a germinabilidade (%), o tempo médio de germinação [$t = \sum ni.ti / \sum ni$, onde ti é o período desde o início do experimento até a enésima observação (dias) e ni é o número de sementes germinadas no tempo i (não o número acumulado, mas o número correspondente a enésima observação)] e o índice de sincronização [$E = - \sum fi.\log_2 fi$, onde fi é a frequência relativa da germinação (*i.e.*, a proporção de sementes germinadas em um intervalo)] de acordo com Ranal e Santana (2006). Os dados de germinabilidade foram transformados para $\arcseno\sqrt{\%}$ (Ranal & Santana, 2006). As diferenças nos parâmetros de germinação entre os tratamentos foram testadas através da ANOVA, seguidas pelo teste de Tukey *a posteriori*. Os dados foram expressos com valores de média $\pm$ erro padrão (EP) e a normalidade dos dados e a homogeneidade das variâncias foram verificadas com os testes Shapiro-Wilk e Levene, respectivamente (Zar, 1999). Todas as análises estatísticas foram feitas no programa STATISTICA 7.0 ($P < 0,05$).

3. Resultados

3.1. Tratamentos de temperatura

Foram observadas diferenças significativas na germinabilidade das sementes entre os tratamentos de temperatura ($F_{(5,18)} = 17,52$; $P < 0,0001$; Fig. 1). A temperatura influenciou o tempo médio de germinação ($F_{(5,18)} = 91,74$; $P < 0,0001$) e o índice de sincronização da

germinação ($F_{(5,18)} = 9,519$; $P = 0,0002$; Tabela 1). As maiores porcentagens de germinação de sementes foram obtidas sob 25°C ($94,0 \pm 1,6\%$) e 30°C ($95,8 \pm 2,7\%$), sem diferença significativa entre essas temperaturas ($P = 0,8838$). Contudo, a temperatura de 30°C foi escolhida como a temperatura ideal de germinação da espécie estudada porque a maioria dos parâmetros avaliados no presente estudo foi favorecida por esse tratamento, resultando na maior germinabilidade ($95,8 \pm 2,7\%$) e menor tempo médio de germinação ($5,5 \pm 0,1$ dias), sendo este último parâmetro significativamente diferente do tratamento de 25°C ($P = 0,0349$).

3.2. Tratamentos de luz

Cereus jamacaru DC. ssp. *jamacaru* foi classificada como uma espécie fotoblástica positiva. A máxima porcentagem de germinação ($95,8 \pm 2,7\%$) foi observada sob a luz branca e não foi observada a germinação no escuro contínuo (Fig. 2). A intensidade luminosa afetou todos os parâmetros avaliados, exceto a germinabilidade. Não foi observada a germinação no escuro e a germinabilidade de *C. jamacaru* ssp. *jamacaru* em todos os demais tratamentos de luz ($F_{(3,12)} = 0,89$; $P = 0,4697$; Fig. 2a). Nos tratamentos de intensidade luminosa, foi observado um aumento no tempo médio de germinação ($F_{(3,12)} = 4,19$; $P = 0,0302$), bem como um aumento nos valores do índice de sincronização ($F_{(3,12)} = 6,03$; $P = 0,0096$; Tabela 2) com a redução da intensidade luminosa. Esses resultados indicaram que a redução da intensidade luminosa promove uma germinação mais lenta e menos sincronizada, o que significa que as sementes germinaram mais irregularmente dentro de um intervalo de tempo.

A qualidade de luz não afetou a germinabilidade das sementes de *C. jamacaru* ssp. *jamacaru* ($F_{(3,12)} = 2,49$; $P = 0,1101$; Fig. 2b), porém, todos os demais parâmetros avaliados foram afetados pela qualidade de luz (tempo médio de germinação: $F_{(3,12)} = 8,41$; $P = 0,0009$ e índice de sincronização: $F_{(3,12)} = 5,61$; $P = 0,0058$; Tabela 2). A luz branca promoveu a

germinação mais rápida e sincronizada quando comparada com os outros tratamentos de qualidade de luz.

3.3. Tratamentos de estresse hídrico e salino

Com relação aos experimentos realizados com diferentes soluções de PEG 6000, observou-se ausência de germinação no escuro contínuo. Além disso, foi observada a germinação de sementes em soluções de concentrações -0,8 MPa sob luz branca (Fig. 3a). Entretanto, também foi observado um decréscimo na germinabilidade das sementes de *C. jamacaru* spp. *jamacaru* com a redução da disponibilidade hídrica ($F_{(5,18)} = 48,92$; $P < 0,0001$; Fig. 3a), a qual afetou o tempo médio de germinação ($F_{(5,18)} = 35,91$; $P < 0,0001$) e o índice de sincronização ($F_{(5,18)} = 15,82$; $P = 0,0011$; Tabela 3). Os tratamentos -0,6 e -0,8 MPa foram removidos da análise do índice de sincronização porque a alta sincronia observada nesses tratamentos foi influenciada pelo baixo número de sementes que germinaram no mesmo dia (germinabilidade $< 5\%$).

As sementes submetidas aos tratamentos de estresse salino também mostraram uma redução significativa na germinabilidade com o aumento da concentração salina ($F_{(5,18)} = 11,18$; $P = 0,0001$; Fig. 3b) e também não foi observada a germinação das sementes da espécie estudada no escuro contínuo em nenhum dos tratamentos de estresse salino. Entretanto, não houve diferença significativa na germinabilidade das sementes submetidas aos tratamentos de -0,2; -0,4 e -0,6 MPa quando comparados com o tratamento 0,0 MPa ($P = 0,9998$; $P = 0,9998$ e $P = 0,7236$, respectivamente). A salinidade também afetou os outros parâmetros avaliados (tempo médio de germinação: $F_{(5,18)} = 83,35$; $P < 0,0001$ e índice de sincronização: $F_{(5,18)} = 5,61$; $P = 0,0058$; Tabela 3) e o aumento da concentração salina promoveu uma germinação mais lenta e menos sincronizada.

4. Discussão

No presente estudo, foi demonstrado que as sementes de mandacaru são capazes de germinar sob uma ampla faixa de condições ambientais, caracterizando um comportamento germinativo de espécies que ocorrem em ecossistemas semiáridos. Além da germinabilidade, outros parâmetros (*e.g.*, tempo médio de germinação e índice de sincronização da germinação) devem ser considerados na avaliação das respostas da germinação de sementes aos fatores ambientais. Esses parâmetros podem contribuir substancialmente com o entendimento dos processos de germinação de sementes e recrutamento das plântulas no campo, os quais são influenciados por muitos fatores abióticos.

Em relação à temperatura, a maioria das espécies de cactos responde positivamente a um amplo intervalo de temperatura (Rojas-Aréchiga & Vázquez-Yanes, 2000). Para a germinação das sementes de cactos, o intervalo de temperatura favorável está entre 17-34°C, com valores de temperatura ótima freqüentemente em torno de 25°C. Quando foi avaliado o efeito da temperatura na germinabilidade das sementes de *C. jamacaru* ssp. *jamacau* os resultados indicaram uma temperatura ideal para a germinação variando entre 25 e 30°C. Porém, o tempo médio de germinação mostrou que a germinação da espécie estudada foi mais rápida quando as sementes foram submetidas a 30°C. Esta resposta pode ser favorável para a germinação da espécie, uma vez que, mesmo durante a estação chuvosa, a temperatura da interface do solo pode ser elevada ao longo do dia na Caatinga. Outros cactos colunares, tais como *Pachycereus hollianus* (Weber) Buxbaum, *Cephalocereus chrysacanthus* (Weber) Britton & Rose, *Neobuxbaumia tetetzo* var. *tetetzo* (Coult.) Backeb. (Rojas-Aréchiga *et al.*, 1998), *Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum (De la Barrera & Nobel, 2003) e *Trichocereus terscheckii* (Pfeiff.) Britton & Rose (Ortega-Baes & Rojas-Aréchiga, 2007) também germinam sob uma ampla faixa de temperatura. De acordo com Rojas-Aréchiga *et al.* (1998), a resposta da germinação de sementes à temperatura pode ser afetada pela forma de

vida dos cactos, embora isto ainda não tenha sido demonstrado. Semelhante a outros cactos colunares, a espécie estudada é capaz de germinar em uma faixa de temperatura mais alta do que os cactos globosos e em forma de barril (Rojas-Aréchiga *et al.*, 1998). A diminuição da germinação de sementes de *C. jamacaru* ssp. *jamacaru* em temperaturas extremas pode ter um significado ecológico, pois a sobrevivência das plântulas de cactos pode diminuir nessas temperaturas.

Outra resposta da germinação de sementes de cactos que pode estar relacionada à forma de vida é a exigência de luz para a germinação (Rojas-Aréchiga *et al.*, 1997). Todos os estudos que avaliaram os efeitos da luz na germinação de sementes de cactos demonstraram duas respostas fotoblásticas: positiva ou neutra (Rojas-Aréchiga & Mandujano, 2008). As sementes de *C. jamacaru* ssp. *jamacaru* tem se demonstrado sensíveis à luz para germinação (Prisco, 1966). Em seu estudo, Prisco (1966) usou areia como substrato para a germinação e semeou as sementes a uma profundidade de 0,5 cm. Este método, apesar de amplamente utilizado para avaliar a germinação de sementes de muitas espécies, não garante a ausência total da luz, a qual promoveu uma porcentagem final de germinação de 13% após 12 dias de avaliação. Em um segundo experimento, Prisco (1966) manteve as sementes de *C. jamacaru* ssp. *jamacaru* em placas de Petri no escuro e a porcentagem final de germinação foi de 2%. Por outro lado, no presente estudo, todos os experimentos realizados para testar o efeito dos fatores abióticos (temperatura, estresse hídrico e salino) também foram avaliados no escuro contínuo e não foi observada a germinação de sementes em nenhum dos tratamentos após 50 dias de avaliação. Assim, depois de avaliar a germinação de 9000 sementes submetidas ao escuro contínuo, é possível concluir com os resultados deste estudo que o cacto colunar aqui estudado apresenta um fotoblastismo positivo, estando de acordo com o padrão geral observado na família Cactaceae. Segundo Rojas-Aréchiga *et al.* (1997), cactos globosos e em formato de barril são fotoblásticos positivos e cactos colunares podem ser fotoblásticos

positivos ou neutros. Isto se deve às condições climáticas que prevalecem durante o desenvolvimento das sementes e promovem um efeito materno que gera diferentes requerimentos à luz (Rojas-Aréchiga *et al.*, 1997). Outros estudos corroboram estes padrões (para cactos globosos e em formato de barril: Benítez-Rodríguez *et al.*, 2004; Flores *et al.*, 2006; Rebouças & Santos, 2007; Gurvich *et al.*, 2008; Rojas-Aréchiga *et al.*, 2008 e para cactos colunares: Rojas-Aréchiga *et al.*, 2001; De la Barrera & Nobel, 2003; Ramírez-Padilla & Valverde, 2005; Ortega-Baes & Rojas-Aréchiga, 2007; Meiado *et al.*, 2008a). Além disso, outros estudos relacionam o requerimento da luz com a permanência das sementes em um banco de sementes do solo. Se as sementes de algumas espécies de cactos estão em locais com pouca luz, essas sementes podem permanecer viáveis no solo por vários meses, pois estas precisam de luz para germinar (Bowers, 2000; Rojas-Aréchiga & Batis, 2001).

Por outro lado, a resposta da germinação das sementes de cactos à qualidade de luz aparentemente não está relacionada à forma de vida ou ao táxon que a espécie pertence, pois sementes de ambas as formas de vida podem ser influenciadas pela qualidade de luz (Alcorn & Kurtz, 1959; Nolasco *et al.*, 1996; Rojas-Aréchiga *et al.*, 1997; Benítez-Rodríguez *et al.*, 2004; Ortega-Baes & Rojas-Aréchiga, 2007; Rebouças & Santos, 2007) e espécies de um mesmo gênero podem apresentar diferentes respostas (Benítez-Rodríguez *et al.*, 2004). A resposta à qualidade de luz parece estar mais relacionada ao fotoblastismo do que à forma de vida e ao táxon, pois espécies fotoblásticas positivas são mais influenciadas pela qualidade de luz que espécies fotoblásticas neutras (Rojas-Aréchiga *et al.*, 1997). Por exemplo, uma influência da qualidade da luz sobre a germinação de sementes de espécies fotoblásticas positivas foi encontrado em cactos de formas de vida diferentes, tais como *T. terscheckii* (Ortega-Baes & Rojas-Aréchiga, 2007) e *Melocactus conoideus* Buining & Brederoo (Rebouças & Santos, 2007), cactos colunares e globosos, respectivamente. No presente estudo, alguns parâmetros de germinação (*i.e.*, tempo médio de germinação e índice de

sincronização da germinação) das sementes fotoblásticas positivas de *C. jamacaru* ssp. *jamacaru* foram afetados pela qualidade de luz. Entretanto, a germinação de algumas espécies fotoblásticas positivas de *Mammillaria* não é influenciada pela qualidade de luz (Benítez-Rodríguez *et al.*, 2004). Dessa forma, a germinação de cactos sensível à luz pode ou não pode ser influenciada pela qualidade da luz e uma conclusão geral sobre tal influência ainda não pode ser obtida. Finalmente, para espécies fotoblásticas neutras, tais como *Pachycereus pringlei* (S. Wats.) Britton & Rose (Nolasco *et al.*, 1996), *P. hollianus*, *C. chrysacanthus* e *N. tetetzo* (Rojas-Aréchiga *et al.*, 1997), a germinação não foi influenciada pela qualidade de luz.

Além da luz e da temperatura, outros fatores ambientais, tais como a disponibilidade hídrica, pode afetar a germinação de sementes em ambientes áridos e semiáridos (Kigel, 1995). De acordo com Kigel (1995), várias espécies do deserto são capazes de germinar em potencial relativamente baixo de água no solo, no entanto, a germinação diminui com a redução na disponibilidade hídrica. De fato, apesar de não ter sido observada germinação no tratamento -1,0 MPa, foram observadas germinação de sementes em baixos potenciais hídricos, bem como uma redução significativa na germinabilidade das sementes com a redução da disponibilidade hídrica. Resultados semelhantes foram encontrados por Ramírez-Padilla e Valverde (2005), onde o tratamento -0,4 MPa causou uma redução significativa na germinação de sementes em três espécies do gênero *Neobuxbaumia*. No entanto, a germinação do cacto colunar *S. queretaroensis* ocorre em potenciais mais negativos (-1,0 MPa) quando comparado com a germinação da espécie estudada (De la Barrera & Nobel, 2003). Essa característica pode estar relacionada com o alto nível de chuva na Caatinga que, apesar de ser restrito a um curto período ao longo do ano (poucos dias), pode atingir valores de até 900 milímetros em algumas áreas do ecossistema (Sampaio, 1995) e manter a umidade do solo por tempo suficiente para completar o processo germinativo. Assim, espécies como o mandacaru, que exibem uma germinação mais rápida e sincronizada, podem ser favorecidas

nessas áreas. Em contraste, a germinabilidade de algumas espécies de cactos, como *N. tetetzo* var. *tetetzo* e *P. hollianus*, aumenta com a redução na disponibilidade de água no solo (Flores & Briones, 2001). De acordo com Flores e Briones (2001), a relação entre os padrões de germinação e a disponibilidade hídrica evidenciam uma importante adaptação das espécies que germinam em ecossistemas áridos e semiáridos e essas espécies teriam vantagens nesses ambientes.

Além disso, o local de estudo apresenta alta salinidade do solo causada pela alta taxa de evaporação da água e drenagem ruim, resultando em um acúmulo de sal no solo (Fassbender & Bornemisza, 1987; Mascarenhas *et al.*, 2005). Não existem estudos detalhando os valores de salinidade do solo no local do estudo, porém, é possível que a salinidade possa chegar a níveis próximos a -0,8 MPa. No entanto, o alto percentual de sementes que germinaram sob a influência do estresse salino ($54,5 \pm 15,4\%$ em -0,8 MPa) pode indicar que *C. jamacaru* é capaz de germinar em solos com alta salinidade, podendo ser considerada uma espécie halotolerante. O estabelecimento das plântulas e a halotolerância dos adultos da espécie estudada ainda precisam ser determinados. A halotolerância também tem sido observada em outros cactos colunares, como *P. pringlei* (Nolasco *et al.*, 1996). Em contraste, a germinação de sementes de *Ferocactus peninsulæ* (F.A.C. Weber) Britton & Rose, um cacto barril, foi inibida em concentrações abaixo de -0,2 MPa (Romero-Schmidt *et al.*, 1992).

Em conclusão, as respostas da germinação das sementes podem ter um impacto direto sobre a distribuição e a abundância de espécies de plantas (Valverde *et al.*, 2004). Assim, a ocorrência abundante e a ampla distribuição de *C. jamacaru* na Caatinga podem estar relacionadas às respostas positivas da germinação de sementes sob uma ampla faixa de fatores ambientais. No entanto, as plântulas dessa espécie não são frequentemente encontradas nesse ecossistema (Meiado *et al.*, 2008b) e essa ausência pode estar relacionada a um ou mais requisitos específicos para a sobrevivência das plântulas e o recrutamento de novos indivíduos

na população, bem como à alta predação das plântulas, fatores esses que devem ser investigados. Assim, a alta produção de frutos por indivíduo, a alta produção de sementes por fruto e a alta capacidade germinativa de sementes sob a influência de diferentes fatores ambientais devem compensar o baixo nível de recrutamento, favorecendo, com isso, a ocorrência e a ampla distribuição da espécie no local de estudo.

5. Agradecimentos

A Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE), pela concessão da bolsa de doutorado do primeiro autor (PBPG-0132-2.05/08) e pelo financiamento da pesquisa (Processo APQ-0140- 2.05/08 - Redes de interações e ecologia da dispersão de sementes na Caatinga).

6. Referências Bibliográficas

- Alcorn, S.M. & Kurtz Jr., E.B. (1959). Some factors affecting the germination of the saguaro cactus (*Carnegiea gigantea*). **American Journal of Botany** **46**: 526-529.
- Anderson, E.F. (2001). **The cactus family**. Portland, Timber Press, Inc.
- Andrade, C.T.S.; Marques, J.G.W. & Zappi, D.C. (2006). Utilização medicinal de cactáceas por sertanejos baianos. **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais** **8**: 36-42.
- Baskin, J.M. & Baskin, C.C. (1998). **Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination**. San Diego, Academic Press.
- Benítez-Rodríguez, J.L.; Orozco-Segovia, A. & Rojas-Aréchiga, M. (2004). Light effect on seed germination of four *Mammillaria* species from the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Central Mexico. **The Southwestern Naturalist** **49**: 11-17.
- Bowers, J.E. (2000). Does *Ferocactus wislizeni* (Cactaceae) have a between-year seed bank? **Journal of Arid Environments** **45**: 197-205.

- Braccini, A.L.; Ruiz, H.A.; Braccini, M.C.L. & Reis, M.S. (1996). Germinação e vigor de sementes de soja sob estresse hídrico induzido por soluções de cloreto de sódio, manitol e polietileno glicol. **Revista Brasileira de Sementes** **18**: 10-16.
- Ceccon, E.; Huante, P. & Rincón, E. (2006). Abiotic factors influencing Tropical Dry Forests regeneration. **Brazilian Archives of Biology and Technology** **49**: 305-312.
- De la Barrera, E. & Nobel, P.S. (2003). Physiological ecology of seed germination for the columnar cactus *Stenocereus queretaroensis*. **Journal of Arid Environments** **53**: 297-306.
- Fassbender, H.W. & Bornemisza, E. (1987). **Química de suelos con énfasis en suelos de América Latina**. San José, Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura.
- Flores, J. & Briones, O. (2001). Plant life-form and germination in a Mexican inter-tropical desert: effects of soil water potential and temperature. **Journal of Arid Environments** **47**: 485-497.
- Flores, J.; Jurado, E. & Arredondo, A. (2006). Effect of light on germination of seeds of Cactaceae from the Chihuahuan Desert, Mexico. **Seed Science Research** **16**: 149-155.
- Guedes, R.S.; Alves, E.U.; Gonçalves, E.P.; Bruno, R.L.A.; Braga Jr., J.M. & Medeiros, M.S. (2009). Germinação de sementes de *Cereus jamacaru* DC. em diferentes substratos e temperaturas. **Acta Scientiarum. Biological Sciences** **31**: 159-164.
- Gurvich, D.E.; Funes, G.; Giorgis, M.A. & Demaio, P. (2008). Germination characteristics of four Argentinean endemic *Gymnocalycium* (Cactaceae) species with different flowering phenologies. **Natural Areas Journal** **28**: 104-108.
- Harper, J.L. (1977). **Population biology of plants**. London, Academic Press.
- Kigel, J. (1995). Seed germination in arid and semiarid regions. Pp. 645-699. *In*: Kigel, J. & Galili, G. (Eds). **Seed development and germination**. New York, Marcel Dekker, Inc.

- Leal, I.R.; Wirth, R. & Tabarelli, M. (2007). Seed dispersal by ants in semi-arid Caatinga of North-east Brazil. **Annals of Botany** **99**: 885-894.
- Mascarenhas, J.C.; Beltrão, B.A.; Souza Junior, L.C.; Galvão, M.J.T.G.; Pereira, S.N. & Miranda, J.L.F. (2005). **Projeto cadastro de fontes de abastecimento por água subterrânea. Diagnóstico do município de Serra Talhada, estado de Pernambuco.** Recife, CPRM - Serviço Geológico do Brasil.
- Meiado, M.V.; Albuquerque, L.S.C.; Rocha, E.A. & Leal, I.R. (2008a). Efeito da luz e da temperatura na germinação de sementes de *Pilosocereus catingicola* subsp. *salvadorensis* (Werderm.) Zappi (Cactaceae). **Boletín de la Sociedad Latinoamericana y del Caribe de Cactáceas y otras Suculentas** **5**: 9-12.
- Meiado, M.V.; Rocha, E.A.; Rojas-Aréchiga, M. & Leal, I.R. (2008b). Comunidad de cactus en la Caatinga: ¿qué influencia la dinámica de semillas en el ambiente semiárido? **Boletín de la Sociedad Latinoamericana y del Caribe de Cactáceas y otras Suculentas** **5**: 4-6.
- Mooney, H.A.; Bullock, S.H. & Medina, E. (1995). Introduction. Pp. 1-8. *In*: Bullock, S.H.; Mooney, H.A. & Medina, E. (Eds). **Seasonally dry tropical forests**. Cambridge, Cambridge University Press.
- Nolasco, H.; Vega-Villasante, F. & Diaz-Rondero, A. (1997). Seed germination of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae) under different solar irradiation levels. **Journal of Arid Environments** **36**: 123-132.
- Nolasco, H.; Vega-Villasante, F.; Romero-Schmidt, H.L. & Diaz-Rondero, A. (1996). The effects of salinity, acidity, light and temperature on the germination of seeds of cardón (*Pachycereus pringlei* (S. Wats.) Britton & Rose, Cactaceae). **Journal of Arid Environments** **33**: 87-94.

- Ortega-Baes, P. & Rojas-Aréchiga, M. (2007). Seed germination of *Trichocereus terscheckii* (Cactaceae): light, temperature and gibberellic acid effects. **Journal of Arid Environments** **69**: 169-176.
- Pennington, R.T.; Prado, D.E. & Pendry, C.A. (2000). Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. **Journal of Biogeography** **27**: 261-273.
- Prado, D.E. (2003). As Caatingas da América do Sul. Pp. 3-74. *In*: Leal, I.R.; Tabarelli, M. & Silva, J.M.C. (Eds.). **Ecologia e conservação da Caatinga**. Recife, Editora Universitária da UFPE.
- Prisco, J.T. (1966). Action of light on mandacaru-seed germination. **Revista Brasileira de Biologia** **26**: 261-262.
- Ramírez-Padilla, C.A. & Valverde, T. (2005). Germination responses of three congeneric cactus species (*Neobuxbaumia*) with differing degrees of rarity. **Journal of Arid Environments** **61**: 333-343.
- Ranal, M.A. & Santana, D.G. (2006). How and why to measure the germination process? **Revista Brasileira de Botânica** **29**: 1-11.
- Rebouças, A.C.M.N. & Santos, D.L. (2007). Influência do fotoperíodo e qualidade de luz na germinação de sementes de *Melocactus conoideus* (Cactaceae). **Revista Brasileira de Biociências** **5**: 900-902.
- Rito, K.F.; Rocha, E.A.; Leal, I.R. & Meiado, M.V. (2009). As sementes de mandacaru têm memória hídrica? **Boletín de la Sociedad Latinoamericana y del Caribe de Cactáceas y otras Suculentas** **6**: 26-31.
- Rocha, E.A. & Agra, M.F. (2002). Flora do Pico do Jabre, Paraíba, Brasil: Cactaceae Juss. **Acta Botanica Brasilica** **16**: 15-21.

- Rocha, E.A.; Machado, I.C. & Zappi, D.C. (2007). Floral biology of *Pilosocereus tuberculatus* (Werderm.) Byles & Rowley: a bat pollinated cactus endemic from the “Caatinga” in Northeastern Brazil. **Bradleya** **25**: 129-144.
- Rojas-Aréchiga, M. & Batis, A.I. (2001). Las semillas de cactáceas... ¿forman bancos en el suelo? **Cactáceas y Suculentas Mexicanas** **46**: 76-82.
- Rojas-Aréchiga, M.; Casas, A. & Vázquez-Yanes, C. (2001). Seed germination of wild and cultivated *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) from the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Central Mexico. **Journal of Arid Environments** **49**: 279-287.
- Rojas-Aréchiga, M.; Golubov, J.; Romero, O. & Mandujano, M.C. (2008). Efecto de la luz y la temperatura en la germinación de dos cactáceas en CITES I. **Cactáceas y Suculentas Mexicanas** **53**: 51-57.
- Rojas-Aréchiga, M. & Mandujano, M.C. (2008). Avances en los estudios sobre la germinación de cactáceas mexicanas. Pp. 460-462. *In*: Loiola, M.I.B.; Baseis, I.G. & Lichston, J.E. (Orgs.). **Atualidades, desafios e perspectivas da Botânica no Brasil**. Natal, Imagem Gráfica.
- Rojas-Aréchiga, M.; Orozco-Segovia, A. & Vázquez-Yanes, C. (1997). Effect of light on germination of seven species of cacti from Zapotitlán Valley in Puebla, México. **Journal of Arid Environments** **36**: 571-578.
- Rojas-Aréchiga, M. & Vázquez-Yanes, C. (2000). Cactus seed germination: a review. **Journal of Arid Environments** **44**: 85-104.
- Rojas-Aréchiga, M.; Vázquez-Yanes, C. & Orozco-Segovia, A. (1998). Seed response to temperature of Mexican cacti species from two life forms: an ecophysiological interpretation. **Plant Ecology** **135**: 207-214.

- Romero-Schmidt, H.L., Vega-Villasante, F.; Nolasco, H. & Montaña, C. (1992). The effect of darkness, freezing, acidity and salinity on seed germination of *Ferocactus peninsulae* (Cactaceae). **Journal of Arid Environments** **23**: 384-395.
- Sampaio, E.V.S.B. (1995). Overview of the Brazilian Caatinga. Pp. 35-63. *In*: Bullock, S.H., Mooney, H.A. & Medina, E. (Eds.). **Seasonal dry tropical forests**. Cambridge, Cambridge University Press.
- Taylor, N.P. & Zappi D.C. (2004). **Cacti of Eastern Brazil**. Kew, Royal Botanic Gardens.
- Valverde, T.; Quijas, S.; López-Villavicencio, M. & Castillo, S. (2004). Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth (Cactaceae) in a lava-field in central México. **Plant Ecology** **170**: 167-184.
- Villela, F.A.; Doni Filho, L. & Sequeira, E.L. (1991). Tabela de potencial osmótico em função da concentração de Polietileno Glicol 6.000 e da temperatura. **Pesquisa Agropecuária Brasileira** **26**: 1957-1968.
- Zar, J.H. (1999). **Biostatistical analysis**. New Jersey, Prentice Hall Inc.

Tabela 1. Tempo médio de germinação (dias) e índice de sincronização de sementes de *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* (Cactaceae) submetidas a diferentes tratamentos de temperaturas constantes e fotoperíodo de 12 horas. Valores obtidos após 50 dias de avaliação. Letras diferentes indicam diferenças significativas ($p \leq 0,05$).

Temperatura Constante (°C)	Tempo Médio de Germinação (dias)	Índice de Sincronização
15	18,2 ± 0,3 a	1,6 ± 0,2 c
20	10,0 ± 0,4 b	1,9 ± 0,1 b
25	6,6 ± 0,3 c	2,2 ± 0,2 ab
30	5,5 ± 0,1 d	2,4 ± 0,1 a
35	6,4 ± 0,1 c	2,2 ± 0,2 ab
40	9,4 ± 1,0 b	1,5 ± 0,1 c

Tabela 2. Tempo médio de germinação (dias) e índice de sincronização de sementes de *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* (Cactaceae) submetidas a diferentes tratamentos de intensidade e qualidade de luz sob temperatura constante de 30°C e fotoperíodo de 12 horas. Valores obtidos após 50 dias de avaliação. Letras diferentes indicam diferenças significativas ($p \leq 0,05$).

Intensidade	Tempo Médio de	Índice de
Luminosa (%)	Germinação (dias)	Sincronização
0	-	-
30	9,0 ± 1,0 a	3,0 ± 0,2 a
50	7,4 ± 0,8 ab	3,0 ± 0,1 a
70	7,2 ± 0,4 ab	2,7 ± 0,1 ab
100	5,5 ± 0,1 b	2,4 ± 0,1 b
Qualidade de Luz	Tempo Médio de	Índice de
	Germinação (dias)	Sincronização
Branca	5,5 ± 0,1 c	2,4 ± 0,1 b
Vermelha	7,2 ± 0,9 bc	2,9 ± 0,1 ab
Vermelho-Extremo	9,0 ± 0,7 ab	3,1 ± 0,2 a
Azul	10,8 ± 0,7 a	3,4 ± 0,3 a

- Germinação não observada

Tabela 3. Tempo médio de germinação (dias) e índice de sincronização de sementes de *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* (Cactaceae) submetidas a diferentes concentrações de soluções de PEG 6000 e NaCl sob temperatura constante de 30°C e fotoperíodo de 12 horas. Valores obtidos após 50 dias de avaliação. Letras diferentes indicam diferenças significativas ($p \leq 0,05$).

Solução de PEG	Tempo Médio de	Índice de
6000 (MPa)	Germinação (dias)	Sincronização
0,0	5,5 ± 0,1 d	2,4 ± 0,1 b
-0,2	14,6 ± 1,3 c	4,0 ± 0,1 a
-0,4	17,8 ± 1,6 bc	4,7 ± 0,1 a
-0,6	20,5 ± 1,8 ab	†
-0,8	26,0 ± 0,6 a	†
-1,0	-	-
Solução de NaCl	Tempo Médio de	Índice de
(MPa)	Germinação (dias)	Sincronização
0,0	5,5 ± 0,1 d	2,4 ± 0,1 c
-0,2	7,4 ± 1,1 d	3,9 ± 0,1 b
-0,4	15,3 ± 1,1 c	4,5 ± 0,1 b
-0,6	20,3 ± 1,4 b	4,7 ± 0,1 b
-0,8	26,7 ± 1,2 a	4,6 ± 0,1 b
-1,0	29,1 ± 1,0 a	5,5 ± 0,2 a

† Germinabilidade < 5%

- Germinação não observada

Legenda das Figuras

Figura 1. Germinabilidade (média $\pm$ erro padrão) de sementes de *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* (Cactaceae) submetidas a diferentes tratamentos de temperaturas constantes e fotoperíodo de 12 horas. Valores obtidos após 50 dias de avaliação. Letras diferentes indicam diferenças significativas ($p \leq 0,05$).

Figura 2. Germinabilidade (média $\pm$ erro padrão) de sementes de *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* (Cactaceae) submetidas a diferentes tratamentos de intensidade e qualidade de luz. (a) intensidade de luz branca e (b) qualidade de luz (LB = luz branca, LV = luz vermelha, LVE = luz vermelho-extremo, LA = luz azul). Nenhuma diferença foi encontrada entre os tratamentos de intensidade e qualidade de luz ($p \leq 0,05$). Valores obtidos após 50 dias de avaliação.

Figura 3. Germinabilidade (média $\pm$ erro padrão) de sementes de *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* (Cactaceae) submetidas a dois tratamentos de estresse. (a) Estresse hídrico e (b) estresse salino. Valores obtidos após 50 dias de avaliação. Letras diferentes indicam diferenças significativas ($p \leq 0,05$).

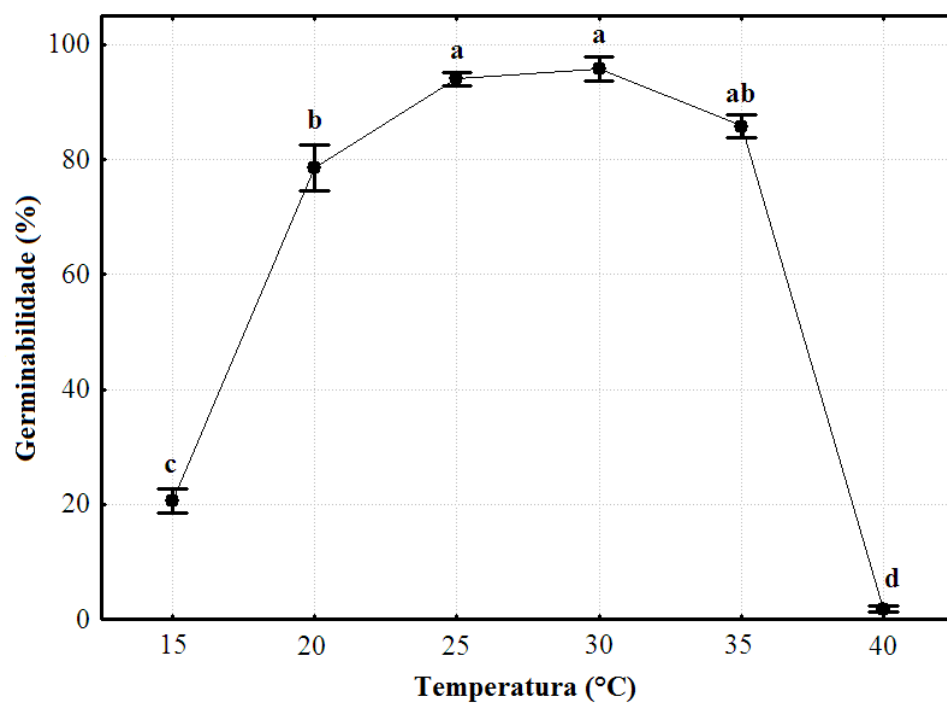


Figura 1.

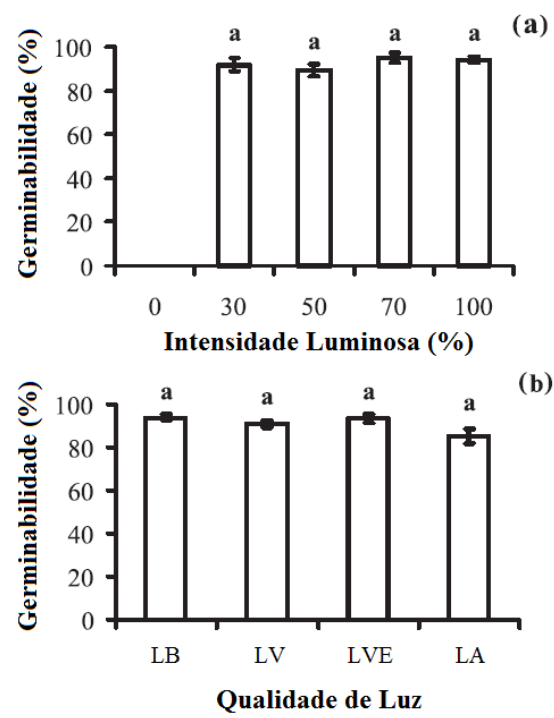


Figura 2.

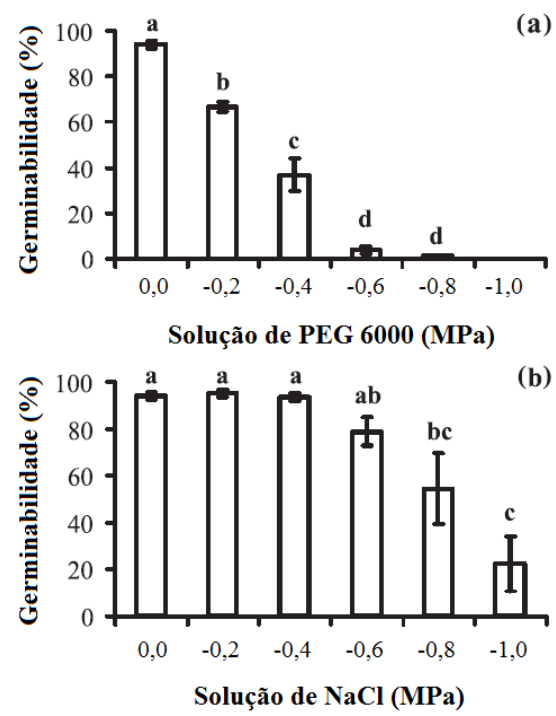


Figura 3.

Capítulo 3

Artigo a ser submetido ao periódico Journal of Arid Environments.

OS CACTOS DA CAATINGA FORMAM BANCO DE SEMENTES NO SOLO?

Marcos Vinicius Meiado^{1,2}, Mariana Rojas-Aréchiga³, José Alves de Siqueira Filho¹ e Inara Roberta Leal²

¹ Centro de Referência para Recuperação de Áreas Degradadas da Caatinga, Campus de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Vale do São Francisco, Petrolina, Brasil

² Departamento de Botânica, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Brasil

³ Departamento de Ecología de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México

Autor de Correspondência: Marcos Vinicius Meiado

Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Centro de Ciências Biológicas, Av. Professor Moraes Rego s/n, Cidade Universitária, 50670-901, Recife, Pernambuco, Brasil (marcos_meiado@yahoo.com.br) Tel.: 55 81 21267814; fax: 55 81 21268348.

Título abreviado: Banco de sementes de cactos da Caatinga.

Resumo

Os cactos da Caatinga produzem frutos carnosos com numerosas sementes envolvidas por uma estrutura anexa denominada polpa funicular, as quais são dispersas por animais que utilizam essa polpa como recurso alimentar e liberam as sementes no ambiente. O objetivo deste estudo foi investigar se esses cactos formam bancos de sementes, bem como avaliar se a permanência das estruturas anexas e o local onde elas são depositadas afetam a manutenção da viabilidade. O estudo foi desenvolvido em áreas de Caatinga do município de Parnamirim (PE), Nordeste do Brasil. Na área a família Cactaceae está representada por oito espécies agrupadas em duas subfamílias. Para avaliar se as espécies formam banco, sementes com e sem polpa foram enterradas a uma profundidade de cinco centímetros da superfície do solo, em locais abertos e sob a copa da espécie perene *Ziziphus joazeiro*. O potencial germinativo do banco foi avaliado em intervalos de 0, 6, 12 e 24 meses. Foi possível observar três padrões distintos em relação à manutenção da viabilidade. Os representantes da subfamília Cactoideae, exceto *Pilosocereus*, apresentaram uma redução significativa na germinação ao longo do tempo e em locais abertos, mas não houve influência da presença da polpa funicular. Para as duas espécies de *Pilosocereus*, que também apresentaram uma redução significativa na germinabilidade ao decorrer do tempo e em locais abertos, houve redução na germinabilidade quando as sementes foram enterradas com a polpa. Por fim, para as espécies de *Tacinga*, a germinação aumentou ao longo do tempo e não foi influenciada pela presença da polpa. Sementes de *Tacinga inamoena* subsp. *inamoena* apresentaram maior germinabilidade quando enterradas nos locais abertos, enquanto sementes de *Tacinga palmadora* não foram influenciadas por essa variável. Os resultados indicam que os cactos da Caatinga são capazes de formar banco de sementes e a presença dos dispersores torna-se essencial para espécies cuja viabilidade é prejudicada pela permanência da polpa funicular.

Palavras-chave: Caatinga, polpa funicular, sitio de deposição de sementes, viabilidade.

1. Introdução

Ao completar seu desenvolvimento, as sementes são liberadas para o ambiente e a dispersão exerce uma grande influência no sucesso reprodutivo das espécies, pois determina o local onde as sementes irão germinar e as plântulas se estabelecer (Wenny, 2001). Dependendo das suas características morfofisiológicas, essas sementes podem germinar após a dispersão, quando encontram condições favoráveis para a germinação (Cardoso, 2004), ou acumular seus diásporos abaixo da copa da planta mãe (Fenner, 1995; Thompson, 2000). Quando as sementes não são dispersas e se acumulam no solo, estas podem formar uma reserva de sementes que permanecem viáveis por muitos anos, caso sejam capazes de manter a viabilidade e possuam algum tipo de dormência (Thompson, 2000). Segundo Fenner (1995), a reserva de sementes dormentes presentes no solo é frequentemente referida como “banco de semente do solo” e está presente em vários habitats onde as plantas se estabelecem.

A entrada das sementes no banco ocorre durante a dispersão, com a chuva de sementes. Se as condições ambientais não são favoráveis para a germinação ou estabelecimento das plântulas no momento da dispersão, as sementes tendem a formar bancos transitórios condicionados à sazonalidade do ambiente (Thompson & Grime, 1979; Bradbeer, 1994; Fenner, 1995). Caso as sementes possuam algum tipo de dormência primária ou as condições ambientais estabeleçam uma dormência secundária, as sementes tendem a ser incorporadas a um banco persistente que mantém sua viabilidade por um longo período (Bekker *et al.*, 1998). A semente sairá do banco quando ocorrer a superação da dormência e a semente germinar, quando a semente for deteriorada pela ação de patógenos ou predada por animais ou ainda quando ocorrer a morte natural das sementes, com a perda da sua capacidade germinativa (Bradbeer, 1994; Fenner, 1995; Almeida-Cortez, 2004).

Bancos de sementes transitórios são frequentemente encontrados em ambientes áridos e semiáridos, como, por exemplo, na Caatinga, onde muitas espécies produzem sementes

durante a estação chuvosa e dispersam-nas na estação seca, germinando na estação chuvosa subsequente (Pake & Venable, 1996). Nesses ambientes, os bancos de sementes são importantes elementos da comunidade onde as plantas anuais representam uma grande parte da flora e suas sementes podem permanecer viáveis por muitos anos (Meiado *et al.*, 2012). Esses bancos de sementes transitórios são caracterizados pela alta variabilidade espacial e temporal, sendo particularmente afetados pelo padrão espacial da vegetação (Guo *et al.*, 1998). Segundo Pugnaire & Lázaro (2000), interações positivas entre plantas podem influenciar diretamente a dinâmica de formação de banco de sementes em ambientes semiáridos e a ocorrência de plantas facilitadoras nesses ambientes é uma peça chave para a estruturação da comunidade. Por outro lado, os bancos de sementes persistentes são representados por espécies que mantêm a sua capacidade germinativa por vários anos e, em ambientes semiáridos, essa característica geralmente está associada a um tipo de dormência primária e pode não ter qualquer relação com plantas facilitadoras (Pugnaire & Lázaro, 2000). Além da dormência, outras características são reportadas às espécies que formam bancos persistentes, como o tamanho e o formato das sementes que facilitam a penetração no solo, garantindo maior proteção contra o ataque de predadores (Bekker *et al.*, 1998; Thompson *et al.*, 2003).

A permanência de sementes na superfície do solo, sem germinar, por um determinado período, também pode ser a chave para uma dispersão secundária eficiente quando o dispersor está presente no ambiente e as sementes apresentam algum atrativo (*i.e.*, arilo, arilóide, sarcotesta; Howe & Smallwood, 1982; Dirzo & Domínguez, 1986). Essa dispersão secundária garante a ocupação de habitats diferentes daqueles onde os indivíduos parentais se encontram, favorecendo, com isso, o recrutamento em locais com maiores chances de sobrevivência (Almeida-Cortez, 2004; Leal *et al.*, 2007). Entretanto, se a dispersão secundária também não ocorre, o acúmulo de sementes abaixo da copa da planta mãe pode atrair um maior número de predadores e aumentar o ataque de patógenos (Janzen, 1970). Além disso, quando as sementes

não são consumidas ou manipuladas pelos dispersores primários ou secundários, a permanência de estruturas anexas aderidas à semente pode representar um impedimento para o início do processo germinativo (Leal *et al.*, 2007). Esse impedimento pode ser provocado pela barreira física que as estruturas anexas representam em algumas espécies como, por exemplo, em representantes da família Euphorbiaceae, os quais possuem uma carúncula que cobre a micrópila e impede a entrada de água na semente (Leal *et al.*, 2007). Tais estruturas também podem representar uma barreira química pela presença de substâncias que inibem a germinação. Esses inibidores, denominados aleloquímicos, são representados por várias classes de compostos secundários, como os terpenóides, policetonas, policetilenos, fenilpropanóides, flavonóides, alcalóides, entre outros (Alves & Santos, 2002). Quando os aleloquímicos estão presentes, a remoção dessas estruturas torna-se indispensável para a ocorrência da germinação e a ausência dos animais que as removem pode representar um declínio no sucesso reprodutivo da espécie, pois a sua permanência pode impedir a germinação e alterar o comportamento fisiológico das sementes (Alves & Santos, 2002).

Os cactos representam uma família amplamente distribuída na Caatinga que apresenta estruturas anexas às sementes (Taylor & Zappi, 2004). A maioria dessas espécies de cactos produz frutos carnosos com numerosas sementes envoltas em uma estrutura anexa denominada polpa funicular (Taylor & Zappi, 2004). As sementes dessas espécies são dispersas primariamente por vertebrados e secundariamente por invertebrados (Taylor & Zappi, 2004; Leal *et al.*, 2007), os quais utilizam essa estrutura como recurso alimentar e liberam a semente limpa no ambiente. Assim, o objetivo desse estudo foi investigar se os cactos da Caatinga formam bancos de sementes viáveis quando as sementes estão presentes no solo, bem como avaliar se a permanência das estruturas anexas e o local onde elas são depositadas após a dispersão afetam a manutenção da viabilidade e o comportamento germinativo das sementes.

2. Materiais e Métodos

2.1. Área de estudo e espécies estudadas

O estudo foi desenvolvido em áreas de Caatinga do município de Parnamirim, (08°04'21''S 039°34'00''W e 412 m de altitude), localizadas no sertão do Estado de Pernambuco, na microrregião de Salgueiro, a 570 quilômetros de Recife. Os meses chuvosos na região vão de janeiro a abril e o clima da área de estudo é considerado Tropical Semiárido (BSwh'), com temperatura e precipitação médias anuais de 26°C e 431,8 mm, respectivamente (CPRM, 2005). O município de Parnamirim está inserido nas bacias hidrográficas dos Rios Brígida e Terra Nova, na unidade de relevo da Depressão Sertaneja e os principais tipos de solo encontrados na região são os bruno não cálcicos, regossolos, podzólicos amarelos e planossolos (EMBRAPA, 2001; CPRM, 2005). A vegetação do local é representada por uma Caatinga hiperxerófila, com trechos de floresta caducifólia e apresenta uma fisionomia predominantemente arbustiva arbórea, com a presença mais representativa das herbáceas na estação chuvosa (CPRM, 2005).

Na área de estudo, a família Cactaceae está representada pela ocorrência de oito espécies com diferentes hábitos, agrupadas em seis gêneros e duas subfamílias, Cactoideae e Opuntioideae (Meiado *et al.*, 2008). A subfamília Cactoideae é representada pelas espécies *Arrojadoa rhodantha* (Gürke) Britton & Rose, *Cereus jamacaru* DC. subsp. *jamacaru*, *Harrisia adscendens* (Gürke) Britton & Rose, *Melocactus zehntneri* (Britton & Rose) Luetzelb., *Pilosocereus gounellei* (F.A.C. Weber) Byles & G.D Rowley subsp. *gounellei* e *Pilosocereus pachycladus* (F. Ritter) subsp. *pernambucoensis* (F. Ritter) Zappi, enquanto a subfamília Opuntioideae é representada pelas espécies *Tacinga inamoena* (K. Schum.) N.P. Taylor & Stuppy subsp. *inamoena* e *Tacinga palmadora* (Britton & Rose) N.P. Taylor & Stuppy (Meiado *et al.*, 2008). Todas as espécies produzem sementes que são dispersas por diferentes grupos de animais como, por exemplo, aves, insetos, répteis e mamíferos (roedores

e morcegos), os quais podem manipular e/ou ingerir as sementes e remover a polpa funicular presente nessas unidades dispersivas, favorecendo a germinação em locais distantes da planta mãe (Taylor & Zappi, 2004; Leal *et al.*, 2007).

2.2. Viabilidade das sementes no solo

Para avaliar se as sementes dos cactos que ocorrem na área de estudo formam banco de sementes e mantêm a viabilidade ao longo dos anos, frutos de 30 indivíduos de cada espécie foram coletados e levados para o laboratório. As sementes foram lavadas e a polpa funicular removida manualmente para simular a manipulação e remoção da polpa pelos dispersores. Após esse procedimento, as sementes (n = 50 sementes por repetição) foram armazenadas em sacos de nylon (20 sacos de 10 cm x 10 cm por tratamento) contendo solo do local de coleta (Cheib & Garcia, 2012). Sementes com polpa também foram armazenadas em sacos de nylon na mesma quantidade para simular as sementes que não passaram por interações com os dispersores. Os sacos de sementes com e sem polpa foram enterrados a uma profundidade de cinco centímetros da superfície do solo em locais abertos (sem a influência da vegetação) e sob a copa da espécie *Ziziphus joazeiro* Mart. (Rhamnaceae), conhecida popularmente como juazeiro. Essa espécie foi escolhida por ser observada a ocorrência de cactos sob suas copas na área de estudo, por ser a planta lenhosa e perene mais frequente na área, bem como por servir de puleiro e refúgio para animais que dispersam sementes de cactos na área estudada (Meiado, M.V. observação pessoal).

O potencial germinativo do banco artificial foi avaliado em 0, 6, 12 e 24 meses após a coleta das sementes. Para cada avaliação, 20 sacos contendo 50 sementes de cada tratamento foram desenterrados e levados novamente para o laboratório, onde as sementes foram lavadas em água corrente, desinfetadas com solução comercial de hipoclorito de sódio a 10% durante 2 minutos e colocadas para germinar em placas de Petri plásticas de nove centímetros de

diâmetro, contendo solo do local de coleta como substrato. As sementes foram semeadas na superfície do solo e as placas foram mantidas em casa de vegetação com suprimento hídrico diário e submetidas à temperatura ambiente. A avaliação da germinação ocorreu diariamente por um período de 60 dias e a emergência da plântula foi utilizada como critério para considerar sementes germinadas.

2.3. *Análise dos dados*

Ao final de cada avaliação, foi calculada a germinabilidade (%), o tempo médio de germinação [$t = \sum ni \cdot ti / \sum ni$, onde ti é o período desde o início do experimento até a enésima observação (dias) e ni é o número de sementes germinadas no tempo i (não o número acumulado, mas o número correspondente a enésima observação)] e o índice de sincronização [$E = - \sum fi \cdot \log_2 fi$, onde fi é a frequência relativa da germinação (*i.e.*, a proporção de sementes germinadas em um intervalo)] de acordo com Ranal e Santana (2006). A germinabilidade foi transformada em arcoseno $\sqrt{\%}$ antes das análises (Ranal & Santana, 2006) e os dados de todos os parâmetros calculados para cada espécie foram submetidos ao teste ANOVA Três Fatores (presença de polpa, local e tempo de avaliação). A normalidade dos dados e a homogeneidade das variâncias foram verificadas através dos testes Shapiro-Wilk e Levene, respectivamente (Zar, 1999). Todas as análises foram realizadas no programa STATISTICA 10.0 com índice de significância igual a 0,05 (StatSoft, 2012).

3. Resultados

Foi possível observar três tipos distintos em relação à manutenção da viabilidade das sementes dos cactos presentes no solo da Caatinga. O primeiro tipo foi observado para os representantes da subfamília Cactoideae (exceto as espécies de *Pilosocereus* Byles & Rowley) que apresentaram uma redução significativa na germinação das sementes ao longo do tempo e

em locais abertos, mas não houve influência da presença da polpa funicular (Figura 1 e Tabelas 1 e 2). Para as duas espécies de *Pilosocereus*, que também apresentaram uma redução significativa na germinabilidade ao decorrer do tempo e em locais abertos, houve redução na germinabilidade quando as sementes foram enterradas com a polpa funicular, formando o segundo tipo (Figura 2 e Tabelas 1 e 2). Por fim, o terceiro tipo foi descrito para as duas espécies de *Tacinga* Britton & Rose, em que a germinabilidade aumentou ao longo do tempo e não foi influenciada pela presença da polpa funicular (Figura 3 e Tabelas 1 e 2). Quanto ao local, sementes de *Tacinga inamoena* subsp. *inamoena* apresentaram maior germinabilidade quando enterradas nos locais abertos, enquanto sementes de *Tacinga palmadora* não foram influenciadas por essa variável.

Quanto ao tempo ao longo do qual o experimento foi conduzido, ao final dos dois anos de avaliação, todos os representantes estudados da subfamília Cactoideae (*Arrojadora rhodantha*, *Cereus jamacaru* subsp. *jamacaru*, *Harrisia adscendens*, *Melocactus zehntneri*, *Pilosocereus gounellei* subsp. *gounellei* e *Pilosocereus pachycladus* subsp. *pernambucoensis*) apresentaram uma redução significativa na germinação das sementes ao decorrer do tempo (Figuras 1 e 2 e Tabelas 1 e 2). No início dos experimentos, todas as espécies dessa subfamília apresentaram germinabilidade média superior a 90%, indicando a ausência de dormência (Figuras 1 e 2) e, ao término dos 24 meses de avaliação, a germinabilidade das espécies dessa subfamília esteve entre 20 e 70% (Figuras 1 e 2). Já as sementes das espécies da subfamília Opuntioideae, *Tacinga inamoena* subsp. *inamoena* e *Tacinga palmadora*, apresentaram uma baixa porcentagem final de germinação na primeira avaliação ($\leq 10\%$), indicando a presença de algum tipo de dormência (Figura 3). Esse impedimento da germinação das sementes das duas espécies do gênero *Tacinga* foi superado ao longo dos meses que as sementes permaneceram enterradas, pois foi observado um aumento significativo da germinabilidade após 12 e 24 meses de coleta, o qual não ultrapassou 50% em nenhuma das espécies ou

tratamentos avaliados. (Figura 3). Além disso, com o aumento do período que as sementes permaneceram enterradas, também foi observada uma redução no tempo médio de germinação e um aumento no índice de sincronização, os quais indicaram que a germinação das sementes de todas as espécies estudadas foi mais rápida e sincronizada após o período que as sementes permaneceram formando os bancos artificiais (Tabelas 1 e 2).

A permanência da polpa funicular aderida à semente não exerceu nenhuma influência na manutenção da viabilidade e no comportamento germinativo da maioria das espécies estudadas, exceto nas sementes de *Pilosocereus gounellei* subsp. *gounellei* e *Pilosocereus pachycladus* subsp. *pernambucoensis*. No caso da primeira espécie citada, além da redução da viabilidade causada pelo tempo que as sementes permaneceram enterradas, também foi observada no 12º mês uma redução adicional de 15,4 e 23,2% na germinabilidade das sementes que foram enterradas com polpa funicular (Figura 2). Além disso, embora não tenha sido observada uma redução significativa na germinabilidade das sementes de *Pilosocereus pachycladus* subsp. *pernambucoensis* causada pela presença da polpa funicular (Figura 2), foi possível constatar, já na primeira análise do banco artificial de sementes (seis meses), uma diferença significativa nos demais parâmetros de germinação avaliados, sendo observada uma germinação mais lenta e irregular quando as sementes permaneceram com a polpa funicular durante o período em que as sementes estavam compondo o banco de sementes (Figura 2 e Tabelas 1 e 2).

Em relação ao local onde as sementes foram enterradas, foi observado que a viabilidade das sementes de todas as espécies estudadas foi favorecida pela presença da vegetação (Figuras 1 e 2), com exceção das espécies do gênero *Tacinga*, as quais apresentaram um comportamento germinativo diferenciado quando as sementes foram enterradas em locais abertos (Figura 3). As sementes das seis espécies estudadas da subfamília Cactoideae que foram enterradas sob a copa do juazeiro apresentaram uma

germinabilidade maior em todas as análises (6, 12 e 24 meses) quando comparadas com as sementes enterradas em locais abertos (Figuras 1 e 2). Por outro lado, a manutenção da viabilidade das sementes de *Tacinga palmadora* ao longo dos dois anos de estudo não foi influenciada pela presença da vegetação e a espécie apresentou a menor germinabilidade média ($\leq 20\%$) entre todas as espécies avaliadas (Figura 3). Já as sementes de *Tacinga inamoena* subsp. *inamoena* mostraram um comportamento distinto em relação ao local onde foram enterradas, apresentando maior germinabilidade ($\leq 50\%$ após 24 meses de análise) quando as sementes foram enterradas nos locais abertos e sem a influência da vegetação (Figura 3).

4. Discussão

As características de sementes que formam bancos persistentes [(i.e., sementes pequenas que penetram facilmente no solo, produzidas em grande quantidade e que podem apresentar dormência; Bekker *et al.* (1998) e Thompson *et al.* (2003)] estão presentes em algumas espécies de cactos estudadas que ocorrem na Caatinga, principalmente os representantes da subfamília Opuntioideae. Porém, de acordo com Rojas-Aréchiga & Vázquez-Yanes (2000), não há informações suficientes disponíveis na literatura para caracterizar padrões de dinâmica de formação de bancos de sementes de Cactaceae nos diversos ecossistemas que a família ocorre. Inicialmente, esse fato dificulta a interpretação dos resultados obtidos, porém, impulsiona novas comparações com atributos biológicos das espécies estudadas, como tamanho da semente, forma de crescimento da planta ou origem filogenética, estratégias de reprodução, sucessão vegetal, organização e estrutura da comunidade, comparações feitas com outros temas que envolvem a germinação de sementes de cactos, tais como a resposta fotoblásticas (Flores *et al.*, 2011).

Em ambientes semiáridos, a formação do banco de sementes de cactos é diretamente influenciada pela zoocoria, pois, nessas áreas, a maioria dos representantes da família Cactaceae tem suas sementes dispersas primariamente por vertebrados (Godínez-Álvarez & Valiente-Banuet, 1998; Montiel & Montana, 2003; Taylor & Zappi, 2004). Alguns estudos mostraram que sementes de *Stenocereus griseus* (Haw.) Buxb., uma espécie da subfamília Cactoideae que ocorre em ambientes áridos da Venezuela, permanecem viáveis no solo por um período de quatro meses após serem consumidas por animais e terem sua polpa funicular completamente removida pela ação do dispersor (Silvius, 1995). Resultados similares foram observados no presente estudo, onde todas as espécies da subfamília Cactoideae mantiveram sua viabilidade nos seis primeiros meses de avaliação, sugerindo a capacidade de formação de bancos transitórios. Além disso, a remoção manual da polpa funicular, que simula a ação dos animais dispersores, também favoreceu a manutenção da viabilidade das sementes das duas espécies estudadas do gênero *Pilosocereus* que ocorrem na Caatinga, sugerindo a possível presença de aleloquímicos que afetam seu comportamento germinativo e a manutenção da viabilidade.

A avaliação continuada das amostras do banco artificial mostrou que a maioria das espécies estudadas mantém sua viabilidade por um período superior a 12 meses, indicando que essas espécies são capazes de formar banco de sementes persistentes na Caatinga. Além disso, esse tipo de formação de banco de sementes de cactos não é exclusivo das espécies que ocorrem na Caatinga, pois sementes de quatro táxons do gênero *Arthrocereus* A. Berger [*Arthrocereus melanurus* (K.Schum.) Diers, P.J.Braun & Esteves subsp. *magnus* N.P.Taylor & Zappi, *Arthrocereus melanurus* (K.Schum.) Diers, P.J.Braun & Esteves subsp. *melanurus*, *Arthrocereus melanurus* (K.Schum.) Diers, P.J.Braun & Esteves subsp. *odorus* (Ritter) N.P.Taylor & Zappi] coletadas em áreas de Campo Rupestre também são capazes de formar

banco de sementes persistentes, mantendo a viabilidade das sementes por um período superior a 12 meses (Cheib & Garcia, 2012).

Independente do ecossistema estudado, após a dispersão, as sementes permanecem no solo até encontrarem condições favoráveis para a germinação (Almeida-Cortez, 2004). Na Caatinga, dependendo da época de produção das sementes, esse período pode representar algumas semanas para as sementes produzidas no início da estação chuvosa ou vários meses para aquelas produzidas no início da estação seca. Dessa forma, a capacidade de se manter viável no solo, mesmo por um curto período de tempo, pode representar uma estratégia adaptativa para as sementes da Caatinga que vão germinar apenas na estação chuvosa, quando encontram condições favoráveis para a germinação (Meiado *et al.*, 2012). Ainda que existam poucos estudos realizados na Caatinga sobre banco de sementes (12 publicações) e que nenhum desses estudos tenha sido realizado com espécies da família Cactaceae (Meiado *et al.*, 2012), sabe-se que a maioria das Fabaceae da Caatinga produz sementes ortodoxas que permanecem viáveis no solo por muitos anos (Barbosa, 2003) e que os bancos de semente desse ecossistema garantem a regeneração natural das comunidades (Meiado *et al.*, 2012).

Diferentemente da maioria das grandes sementes ortodoxas produzidas pelas Fabaceae da Caatinga (Barbosa, 2003; Meiado *et al.*, 2012), as Cactaceae avaliadas no presente estudo produzem sementes pequenas (< 5 mm) que podem apresentar uma redução significativa na germinabilidade após a permanência no solo por dois anos. O principal fator limitante para a germinação da maioria das espécies de cactos que ocorre na Caatinga é a presença da luz (Meiado *et al.*, 2008; 2010). Outros estudos relacionaram o requerimento da luz com a permanência das sementes no solo. De acordo com Bowers (2000) e Rojas-Aréchiga & Batis (2001), as sementes de algumas espécies de cactos que estão em locais com pouca luz podem permanecer viáveis no solo por vários meses sem germinar, pois estas precisam de luz para iniciar o processo germinativo. Porém, esse comportamento fotoblástico não é um padrão

observado em todas as espécies da família Cactaceae que ocorrem na Caatinga, pois representantes da subfamília Opuntioideae que apresentam ampla distribuição no ecossistema [i.e., *Tacinga inamoena* (K. Schum.) N.P. Taylor & Stuppy subsp. *inamoena* e *Tacinga palmadora* (Britton & Rose) N.P. Taylor & Stuppy] produzem sementes afotoblásticas (veja o capítulo 1 dessa tese) com baixa porcentagem de germinação logo após a dispersão, a qual é significativamente aumentada após o período que as sementes permanecem no solo formando banco de sementes. Esse comportamento germinativo e de formação de banco de sementes observado nas espécies do gênero *Tacinga* avaliadas nesse estudo parece ser um padrão da subfamília Opuntioideae, pois sementes de *Opuntia rastrera* F.A.C. Weber possuem dormência primária e formam bancos de sementes (Mandujano *et al.*, 1997) e sementes armazenadas de *Opuntia lindheimeri* Engelm. apresentaram maior porcentagem final de germinação do que sementes recém coletadas (Potter *et al.*, 1984).

Segundo Olvera-Carrillo *et al.* (2009), sementes de *Opuntia tomentosa* Salm-Dyck apresentam o mesmo tipo de formação de banco de sementes observado nas espécies de *Tacinga* avaliadas no presente estudo (i.e., aumento progressivo na porcentagem final de germinação das sementes enterradas relacionado ao tempo que as sementes permanecem no solo). Para os autores, esse tipo de resposta germinativa é ocasionado pela dormência fisiológica presente nas sementes recém coletadas, bem como pela impermeabilidade proporcionada pela presença da polpa funicular, o que dificulta a absorção de água durante a embebição e retarda ainda mais a germinação das sementes dessa espécie (Olvera-Carrillo *et al.*, 2003; 2009). Então, para que ocorra a germinação das sementes de *Opuntia tomentosa* em condições naturais, é preciso que as sementes passem um tempo em contato com os fungos presente no solo, os quais proporcionam a germinação devido ao enfraquecimento e posterior degradação da polpa funicular que envolve as sementes dormentes (Sánchez-Coronaro *et al.*, 2011). Dessa forma, embora não tenha sido avaliada a interação entre as sementes enterradas

e os fungos presente no solo da Caatinga, acredita-se que as sementes de *Tacinga inamoena* subsp. *inamoena* e *Tacinga palmadora* apresentem a mesma interação, pois o comportamento germinativo dessas espécies se mostrou similar ao observado em sementes de *Opuntia tomentosa* (Olvera-Carrillo *et al.*, 2003; 2009; Sánchez-Coronaro *et al.*, 2011).

Como visto neste estudo, o período em que as sementes permanecem viáveis no solo pode ser influenciado por fatores bióticos como a permanência da polpa funicular aderida à semente, bem como pelas condições ambientais do local onde o banco está sendo formado. Além disso, a dinâmica de formação de banco de sementes pode ser influenciada pela origem filogenética das espécies, pois as subfamílias estudadas apresentaram comportamentos bem diferenciados quando as sementes permaneceram enterradas compondo o banco de sementes artificial. Por fim, a capacidade de formar banco de sementes na Caatinga é interpretada neste estudo como uma adaptação às condições de aridez impostas pela sazonalidade do ecossistema, pois a existência do banco de sementes em ambientes semiáridos representa uma chance de recolonização em períodos favoráveis que pode se estender durante anos, dependendo do tipo do banco e das espécies de cactos que produzem as sementes presentes no solo da Caatinga.

5. Agradecimentos

A Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE), pela concessão da bolsa de doutorado a MVM (PBPG-0132-2.05/08) e pelo financiamento da pesquisa (Processo APQ-0140- 2.05/08 - Redes de interações e ecologia da dispersão de sementes na Caatinga). IRL também agradece ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de produtividade (302574/2010-7).

6. Referências Bibliográficas

- Almeida-Cortez, J.S. (2004). Dispersão e banco de sementes. Pp. 225-235. *In*: A.G. Ferreira & F. Borghetti (orgs.). **Germinação: do básico ao aplicado**. Porto Alegre, Artmed.
- Alves, S.M. & Santos, L.S. (2002). Natureza química dos agentes aleloquímicos. Pp. 25-47. *In*: Souza-Filho, A.P.S. & Alves, S.M. (Eds.). **Alelopatia: princípios básicos e aspectos gerais**. Belém, Embrapa Amazônia Oriental.
- Barbosa, D.C.A. (2003). Estratégia de germinação e crescimento de espécies lenhosas da Caatinga com germinação rápida. Pp. 625-656. *In*: Leal, I.R.; Tabarelli, M. & Silva, J.M.C. (Orgs.). **Ecologia e Conservação da Caatinga**. Recife, Editora Universitária da UFPE.
- Bekker, R.M.; Bakker, J.P.; Grandin, U.; Kalamees, R.; Milberg, P.; Poschlod, P.; Thompson, K. & Willems, J.H. (1998). Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity. **Functional Ecology** **12**: 834-842.
- Bowers, J.E. (2000). Does *Ferocactus wislizeni* (Cactaceae) have a between-year seed bank? **Journal of Arid Environments** **45**: 197-205.
- Bradbeer, J.W. (1994). **Seed dormancy and germination**. London, Blackie Academic & Professional.
- Cardoso, V.J.M. (2004). Dormência: estabelecimento do processo. Pp. 95-108. *In*: A.G. Ferreira & F. Borghetti (Orgs.). **Germinação: do básico ao aplicado**. Porto Alegre, Artmed.
- Cheib, A.L. & Garcia, Q.S. (2012). Longevity and germination ecology of seeds of endemic Cactaceae species from high-altitude sites in south-eastern Brazil. **Seed Science Research** **22**: 45-53.

- CPRM – Serviço Geológico do Brasil (2005). **Projeto cadastro de fontes de abastecimento por água subterrânea. Diagnóstico do município de Parnamirim, Estado de Pernambuco.** Recife, CPRM/PRODEEM.
- Dirzo, R. & Domínguez, C.A. (1986). Seed shadow, seed predation and the advantages of dispersal. Pp. 237-249. *In*: Estrada, A. & Fleming, T.H. (Eds.). **Frugivores and seed dispersal.** Dordrecht, Junk Publishers.
- Fenner, M. (1995). Ecology of seed banks. Pp. 507-528. *In*: Kigel, J. & Galili, G. (Eds.). **Seed development and germination.** New York, Dekker.
- Flores, J.; Jurado, E.; Chapa-Vargas, L.; Ceroni-Stuva, A.; Dávila-Aranda, P.; Galíndez, G.; Gurvich, D.; León-Lobos, P.; Ordóñez, C.; Ortega-Baes, P.; Ramírez-Bullón, N.; Sandoval, A.; Seal, C.E.; Ullian, T. & Pritchard, H.W. (2011). Seeds photoblastism and its relationship with some plant traits in 136 cacti taxa. **Environmental and Experimental Botany 71**: 79-88.
- Godínez-Álvarez, H. & Valiente-Banuet, A. (1998). Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. **Journal of Arid Environments 39**: 21-31.
- Guo, Q.; Rundel, P.W. & Goodall, D.W. (1998). Horizontal and vertical distribution of desert seed bank: Patterns, causes, and implications. **Journal of Arid Environment 38**: 465-478.
- Howe, H.F. & Smallwood, J. (1982). Ecology of seed dispersal. **Annual Review of Ecology and Systematics 13**: 201-228.
- Janzen, D.H. (1970). Herbivores and the number of tree species in Tropical Forest. **The American Naturalist 104**: 504-528.
- Leal, I.R.; Wirth, R. & Tabarelli, M. (2007). Seed dispersal by ants in the semi-arid Caatinga of North-east Brazil. **Annals of Botany 99**: 885-894.

- Mandujano, M.C.; Golubov, J.; Montaña, C. (1997). Dormancy and endozoochorous dispersal of *Opuntia rastrera* seeds in the southern Chihuahuan Desert. **Journal of Arid Environments** **36**: 259-266.
- Meiado, M.V.; Albuquerque, L.S.C.; Rocha, E.A.; Rojas-Aréchiga, M. & Leal, I.R. (2010). Seed germination responses of *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* (Cactaceae) to environmental factors. **Plant Species Biology** **25**: 120-128.
- Meiado, M.V.; Silva, F.F.S.; Barbosa, D.C.A. & Siqueira Filho, J.A. (2012). Diásporos da Caatinga: uma revisão. *In*: Siqueira Filho, J.A. & Leme, E.M.C. (Org.). **Flora das Caatingas do Rio São Francisco**. Rio do Janeiro, Andrea Jakobsson Estúdio Editorial Ltda.
- Meiado M. V., Rocha E. A., Rojas-Aréchiga M. & Leal I. R. (2008) Comunidad de cactus en la Caatinga: ¿qué influencia la dinámica de semillas en el ambiente semiárido? **Boletín de la Sociedad Latinoamericana y del Caribe de Cactáceas y otras Suculentas** **5**: 4-6.
- Montiel, S. & Montaña, C. (2003). Seed bank dynamics of the desert cactus *Opuntia rastrera* in two habitats from the Chihuahuan Desert. **Plant Ecology** **166**: 241-248.
- Olvera-Carrillo, Y.; Márquez-Guzmán, J.; Barradas, V.L.; Sánchez-Coronaro, M.E. & Orozco Segovia A. (2003). Germination of the hard seed of *Opuntia tomentosa* S.D., a cacti from the México Valley. **Journal of Arid Environments** **55**: 29-42.
- Olvera-Carrillo, Y.; Márquez-Guzmán, J.; Sánchez-Coronaro, M.E.; Barradas, V.L.; Rincón, E. & Orozco Segovia, A. (2009). Effect of burial on the germination of *Opuntia tomentosa*'s (Cactaceae, Opuntioideae) seeds. **Journal of Arid Environments** **73**: 421-427.
- Pake, C.E. & Venable, D.L. (1996). Seed bank in desert annuals: Implications for persistence and coexistence in variable environments. **Ecology** **77**: 1427-1435.

- Potter, R.L.; Petersen, J.L. & Ueckert, D.N. (1984). Germination responses of *Opuntia* spp. to temperature, scarification and other seed treatments. **Weed Science** **32**: 106-110.
- Pugnaire, F.I. & Lázaro, R. (2000). Seed bank and understorey species composition in a semi-arid environment: the effect of shrub age and rainfall. **Annals of Botany** **86**: 807-813.
- Ranal, M.A. & Santana, D.G. (2006). How and why to measure the germination process? **Revista Brasileira de Botânica** **29**: 1-11.
- Rojas-Aréchiga, M. & Batis, A.I. (2001). Las semillas de cactáceas... ¿forman bancos en el suelo? **Cactáceas y Suculentas Mexicanas** **46**: 76-82.
- Rojas-Aréchiga, M. & Vázquez-Yanes, C. (2000). Cactus seed germination: a review. **Journal of Arid Environment** **44**: 85-104.
- Sánchez-Coronaro, M.E.; Márquez-Guzmán, J.; Rosas-Moreno, J.; Vidal-Gaona, G.; Villegas, M.; Epinosa-Matias, S.; Olvera-Carrillo, Y. & Orozco Segovia A. (2011). Mycoflora in exhumed seeds of *Opuntia tomentosa* and its possible role in seed germination. **Applied and Environmental Soil Science** **2011**: 1-8.
- Silvius, K.M. (1995). Avian consumers of cardón fruits (*Stenocereus griseus*: Cactaceae) on Margarita Island, Venezuela. **Biotropica** **27**: 96-105.
- StatSoft (2012). STATISTICA 10.0. Acesso dia 02/01/2012. Disponível em: <http://www.statsoft.com.br>
- Taylor, N.P. & Zappi, D.C. (2004). **Cacti of Eastern Brazil**. Kew: Royal Botanic Gardens.
- Thompson, K. (2000). The functional ecology of soil seed bank. Pp. 215-235. In: M. Fenner (Ed.). **Seed: the ecology of regeneration in plant communities**. Oxon, CABI Publishing.
- Thompson, K.; Ceriani, R.M.; Bakker, J.P. & Bekker, R.M. (2003). Are seed dormancy and persistence in soil related? **Seed Science Research** **13**: 97-100.

- Thompson, K. & Grime, J.P. (1979). Seasonal variation in seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. **Journal of Ecology** **67**: 893-921.
- Wenny, D. (2001). Advantages of seed dispersal: a re-evaluation of directed dispersal. **Evolutionary Ecology Research** **3**: 51-74.
- Zar, J.H., 1999. Biostatistical analysis, fourth ed. Prentice Hall Inc., New Jersey.

Tabela 1. Tempo médio de germinação (dias) das sementes de oito espécies de cactos em que a polpa funicular foi removida experimentalmente (SP) e de sementes intactas (CP), as quais foram enterradas sob a vegetação e em locais abertos, em áreas de Caatinga do estado de Pernambuco, Nordeste do Brasil.

Espécie	Sob a vegetação						
	0	6	12	24			
	SP	CP	SP	CP	SP	CP	SP
<i>Arrojadoa rhodantha</i>	7,9 ± 0,3 A	7,6 ± 0,5 Aa	7,3 ± 0,2 Ba	7,4 ± 0,2 Aa	7,0 ± 0,3 Ba	7,2 ± 0,3 Aa	6,8 ± 0,2 Ba
<i>Cereus jamacaru</i> subsp. <i>jamacaru</i>	6,5 ± 0,2 A	6,2 ± 0,2 Aa	5,9 ± 0,1 Ba	6,0 ± 0,3 Aa	5,6 ± 0,3 Ba	5,8 ± 0,2 Aa	6,0 ± 0,2 Ba
<i>Harrisia adscendens</i>	9,2 ± 0,1 A	8,9 ± 0,4 Aa	8,6 ± 0,2 Ba	8,7 ± 0,2 Aa	8,3 ± 0,2 Ba	8,5 ± 0,2 Aa	8,1 ± 0,1 Ba
<i>Melocactus zehntneri</i>	6,3 ± 0,2 A	6,0 ± 0,2 Aa	5,7 ± 0,1 Ba	5,8 ± 0,3 Aa	5,4 ± 0,3 Ba	5,6 ± 0,2 Aa	5,8 ± 0,2 Ba
<i>Pilosocereus gounellei</i> subsp. <i>gounellei</i>	5,5 ± 0,2 A	5,8 ± 0,3 Aa	4,9 ± 0,2 Ba	5,5 ± 0,2 Aa	4,5 ± 0,2 Bb	5,6 ± 0,1 Aa	4,8 ± 0,1 Ba
<i>Pilosocereus pachycladus</i> subsp. <i>pernambucoensis</i>	6,7 ± 0,1 A	6,5 ± 0,1 Aa	6,0 ± 0,1 Bb	6,4 ± 0,1 Aa	5,8 ± 0,1 Bb	6,4 ± 0,2 Aa	6,0 ± 0,1 Bb
<i>Tacinga inamoena</i> subsp. <i>inamoena</i>	22,0 ± 3,0 A	20,5 ± 2,5 Aa	22,0 ± 2,0 Aa	18,0 ± 3,0 Aa	17,5 ± 3,5 Aa	18,5 ± 2,5 Aa	18,0 ± 2,0 Aa
<i>Tacinga palmadora</i>	26,0 ± 4,0 A	24,5 ± 3,5 Aa	26,0 ± 3,0 Aa	22,0 ± 5,0 Aa	21,5 ± 4,5 Aa	22,5 ± 3,5 Aa	22,0 ± 2,0 Aa
Espécie	Local aberto						
	0	6	12	24			
	SP	CP	SP	CP	SP	CP	SP
<i>Arrojadoa rhodantha</i>	7,9 ± 0,3 A	7,8 ± 0,2 Aa	7,5 ± 0,2 Ba	7,6 ± 0,2 Aa	7,2 ± 0,3 Ba	7,4 ± 0,3 Aa	7,0 ± 0,2 Ba
<i>Cereus jamacaru</i> subsp. <i>jamacaru</i>	6,5 ± 0,2 A	6,4 ± 0,2 Aa	6,1 ± 0,1 Ba	6,2 ± 0,3 Aa	5,8 ± 0,3 Ba	6,0 ± 0,2 Aa	6,2 ± 0,2 Ba
<i>Harrisia adscendens</i>	9,2 ± 0,1 A	9,2 ± 0,4 Aa	8,9 ± 0,2 Ba	9,0 ± 0,2 Aa	8,6 ± 0,2 Ba	8,8 ± 0,2 Aa	8,4 ± 0,1 Ba
<i>Melocactus zehntneri</i>	6,3 ± 0,2 A	6,3 ± 0,2 Aa	6,0 ± 0,1 Ba	6,1 ± 0,3 Aa	5,7 ± 0,3 Ba	5,9 ± 0,2 Aa	6,1 ± 0,2 Ba
<i>Pilosocereus gounellei</i> subsp. <i>gounellei</i>	5,5 ± 0,2 A	5,3 ± 0,3 Aa	5,0 ± 0,2 Ba	5,1 ± 0,2 Aa	4,8 ± 0,2 Ba	4,9 ± 0,1 Aa	5,1 ± 0,1 Ba
<i>Pilosocereus pachycladus</i> subsp. <i>pernambucoensis</i>	6,7 ± 0,1 A	6,6 ± 0,2 Aa	6,3 ± 0,2 Ba	6,5 ± 0,1 Aa	6,1 ± 0,1 Ba	6,2 ± 0,2 Aa	6,4 ± 0,1 Ba
<i>Tacinga inamoena</i> subsp. <i>inamoena</i>	22,0 ± 3,0 A	18,5 ± 2,5 Aa	18,0 ± 2,0 Aa	17,0 ± 3,0 Aa	15,5 ± 3,5 Aa	16,5 ± 2,5 Aa	16,0 ± 2,0 Aa
<i>Tacinga palmadora</i>	26,0 ± 4,0 A	21,5 ± 3,5 Aa	22,0 ± 5,0 Aa	20,0 ± 5,0 Aa	20,5 ± 1,5 Aa	19,5 ± 2,5 Aa	22,0 ± 2,0 Aa

Tabela 2. Índice de sincronização da germinação de sementes de oito espécies de cactos em que a polpa funicular foi removida experimentalmente (SP) e de sementes intactas (CP), as quais foram enterradas sob a vegetação e em locais abertos, , em áreas de Caatinga do estado de Pernambuco, Nordeste do Brasil.

Espécie	Sob a vegetação						
	0		6		12		24
	SP	CP	SP	CP	SP	CP	SP
<i>Arrojadoa rhodantha</i>	2,2 ± 0,1 A	3,4 ± 0,1 Aa	2,6 ± 0,1 Ab	3,3 ± 0,3 Aa	2,8 ± 0,2 Ab	3,0 ± 0,2 Aa	2,7 ± 0,2 Aa
<i>Cereus jamacaru</i> subsp. <i>jamacaru</i>	2,4 ± 0,1 A	3,2 ± 0,1 Aa	2,4 ± 0,1 Ab	3,1 ± 0,3 Aa	2,6 ± 0,2 Ab	2,8 ± 0,2 Aa	2,5 ± 0,2 Aa
<i>Harrisia adscendens</i>	4,4 ± 0,1 A	4,2 ± 0,1 Aa	3,4 ± 0,1 Ab	4,1 ± 0,3 Aa	3,6 ± 0,2 Ab	3,8 ± 0,2 Aa	3,5 ± 0,2 Aa
<i>Melocactus zehntneri</i>	2,9 ± 0,1 A	3,7 ± 0,1 Aa	2,9 ± 0,1 Ab	3,6 ± 0,3 Aa	3,1 ± 0,2 Ab	3,3 ± 0,2 Aa	3,0 ± 0,2 Aa
<i>Pilosocereus gounellei</i> subsp. <i>gounellei</i>	2,0 ± 0,1 A	2,8 ± 0,1 Aa	2,0 ± 0,1 Ab	2,7 ± 0,3 Aa	2,2 ± 0,2 Ab	2,4 ± 0,2 Aa	2,1 ± 0,2 Aa
<i>Pilosocereus pachycladus</i> subsp. <i>pernambucoensis</i>	2,2 ± 0,1 A	3,0 ± 0,1 Aa	2,2 ± 0,1 Ab	2,9 ± 0,3 Aa	2,4 ± 0,2 Ab	2,6 ± 0,2 Aa	2,1 ± 0,2 Aa
<i>Tacinga inamoena</i> subsp. <i>inamoena</i>	5,4 ± 0,1 A	5,2 ± 0,1 Aa	4,4 ± 0,1 Ab	5,1 ± 0,3 Aa	4,6 ± 0,2 Ab	4,8 ± 0,2 Aa	4,5 ± 0,2 Aa
<i>Tacinga palmadora</i>	5,7 ± 0,1 A	5,5 ± 0,1 Aa	4,7 ± 0,1 Ab	5,4 ± 0,3 Aa	4,9 ± 0,2 Ab	5,1 ± 0,2 Aa	4,8 ± 0,2 Aa
Espécie	Local aberto						
	0		6		12		24
	SP	CP	SP	CP	SP	CP	SP
<i>Arrojadoa rhodantha</i>	2,2 ± 0,1 A	3,5 ± 0,1 Aa	2,7 ± 0,1 Ab	3,4 ± 0,3 Aa	2,9 ± 0,2 Ab	3,1 ± 0,2 Aa	2,8 ± 0,2 Aa
<i>Cereus jamacaru</i> subsp. <i>jamacaru</i>	2,4 ± 0,1 A	3,1 ± 0,1 Aa	2,5 ± 0,2 Ab	3,0 ± 0,3 Aa	2,5 ± 0,2 Ab	2,8 ± 0,2 Aa	2,5 ± 0,2 Aa
<i>Harrisia adscendens</i>	4,4 ± 0,1 A	4,4 ± 0,1 Aa	3,6 ± 0,1 Ab	4,3 ± 0,3 Aa	3,8 ± 0,2 Ab	4,0 ± 0,2 Aa	3,7 ± 0,2 Aa
<i>Melocactus zehntneri</i>	2,9 ± 0,1 A	3,9 ± 0,1 Aa	3,1 ± 0,1 Ab	3,8 ± 0,3 Aa	3,3 ± 0,2 Ab	3,5 ± 0,2 Aa	3,2 ± 0,2 Aa
<i>Pilosocereus gounellei</i> subsp. <i>gounellei</i>	2,0 ± 0,1 A	2,9 ± 0,1 Aa	2,1 ± 0,1 Ab	2,8 ± 0,3 Aa	2,3 ± 0,2 Ab	2,5 ± 0,2 Aa	2,2 ± 0,2 Aa
<i>Pilosocereus pachycladus</i> subsp. <i>pernambucoensis</i>	2,2 ± 0,1 A	3,2 ± 0,1 Aa	2,4 ± 0,1 Ab	3,1 ± 0,3 Aa	2,6 ± 0,2 Ab	2,8 ± 0,2 Aa	2,2 ± 0,2 Aa
<i>Tacinga inamoena</i> subsp. <i>inamoena</i>	5,4 ± 0,1 A	4,8 ± 0,1 Aa	4,0 ± 0,1 Ab	4,7 ± 0,3 Aa	4,2 ± 0,2 Ab	4,4 ± 0,2 Aa	4,1 ± 0,2 Aa
<i>Tacinga palmadora</i>	5,7 ± 0,1 A	5,6 ± 0,2 Aa	4,8 ± 0,1 Ab	5,5 ± 0,1 Aa	5,0 ± 0,2 Ab	5,2 ± 0,2 Aa	4,9 ± 0,2 Aa

Legenda das Figuras

Figura 1. Germinabilidade (%) de sementes de *Arrojadoa rhodantha* (Gürke) Britton & Rose (A e B), *Cereus jamacaru* DC. subsp. *jamacaru* (C e D), *Harrisia adscendens* (Gürke) Britton & Rose (E e F) e *Melocactus zehntneri* (Britton & Rose) Luetzelb. (G e H) (Cactaceae) em que a polpa funicular foi removida experimentalmente (SEM) e de sementes intactas (COM) enterradas em áreas de Caatinga sob a vegetação e em locais abertos.

Figura 2. Germinabilidade (%) de sementes de *Pilosocereus gounellei* (F.A.C. Weber) Byles & G.D. Rowley subsp. *gounellei* (A e B) e *Pilosocereus pachycladus* F. Ritter subsp. *pernambucoensis* (Ritter) Zappi (C e D) (Cactaceae) em que a polpa funicular foi removida experimentalmente (SEM) e de sementes intactas (COM) enterradas em áreas de Caatinga sob a vegetação e em locais abertos.

Figura 3. Germinabilidade (%) de sementes de *Tacinga inamoena* (K. Schum.) N.P. Taylor & Stuppy subsp. *inamoena* (A e B) e *Tacinga palmadora* (Britton & Rose) N.P. Taylor & Stuppy (C e D) (Cactaceae) em que a polpa funicular foi removida experimentalmente (SEM) e de sementes intactas (COM) enterradas em áreas de Caatinga sob a vegetação e em locais abertos.

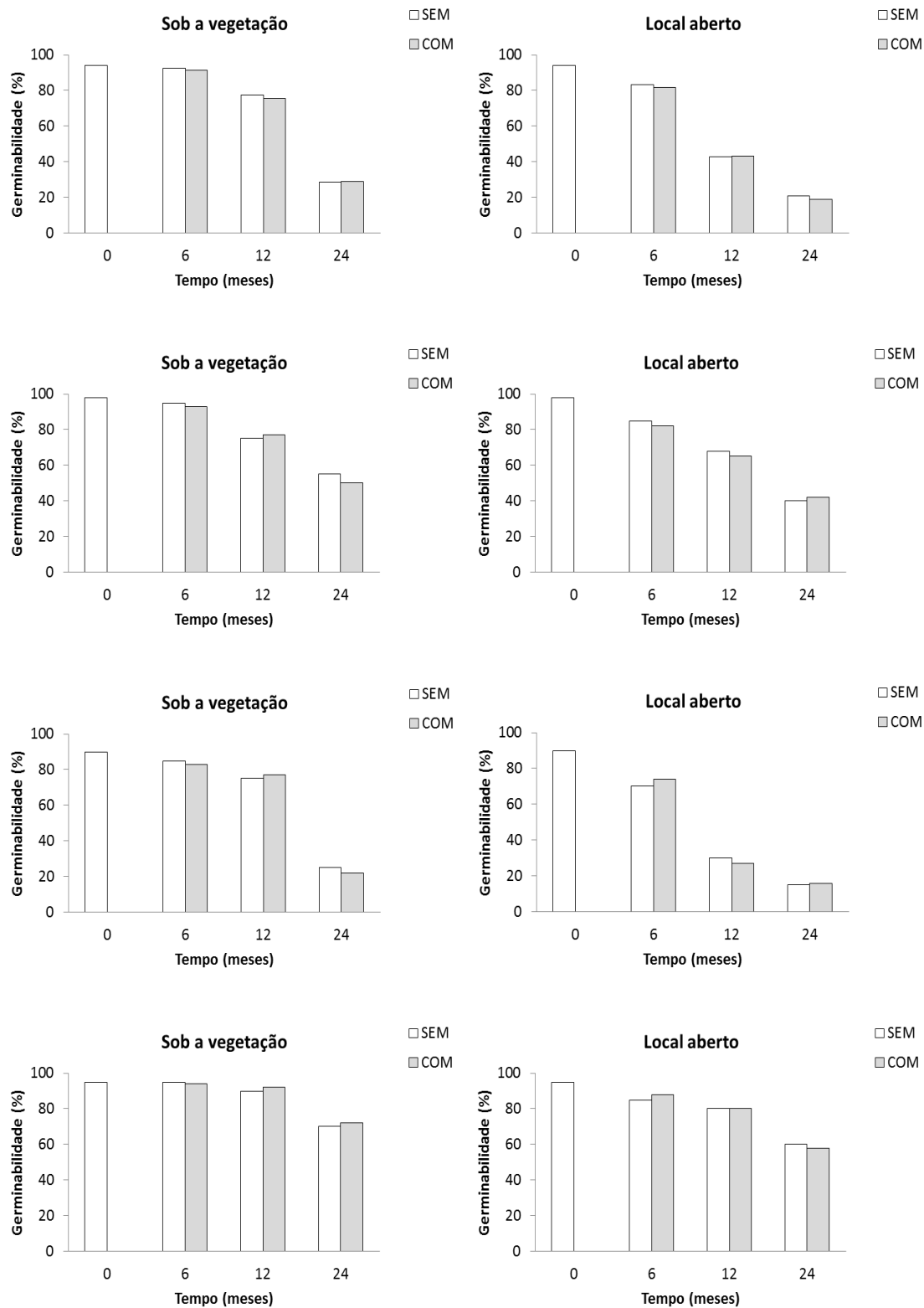


Figura 1.

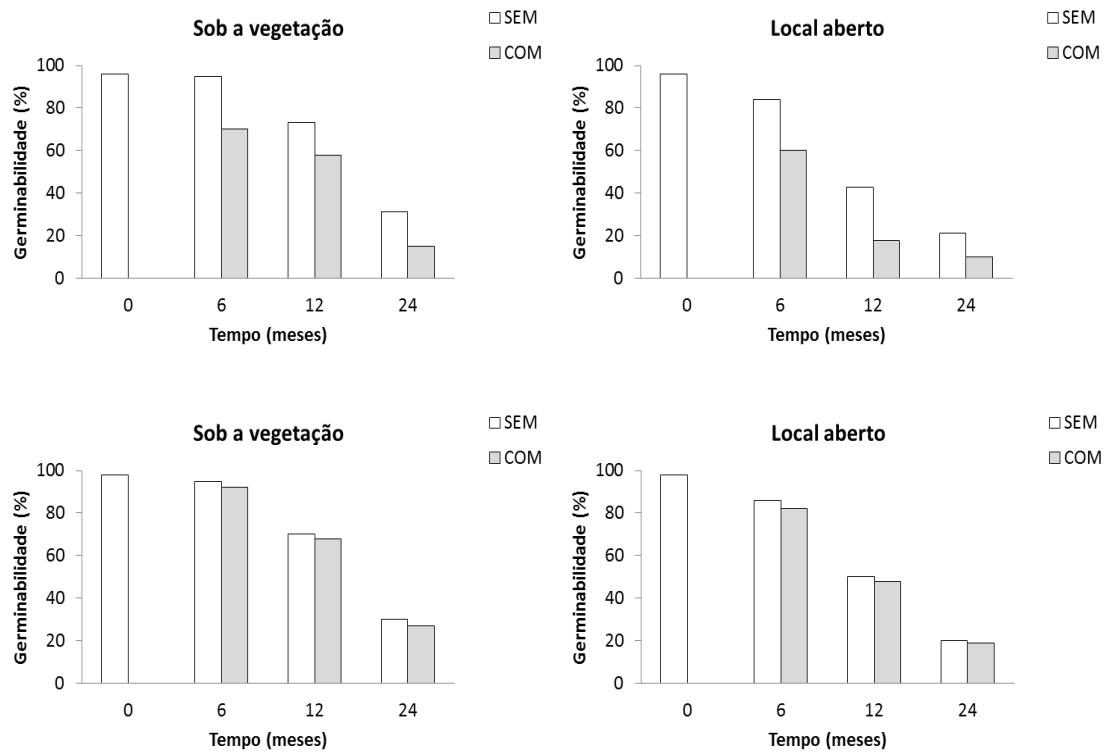


Figura 2.

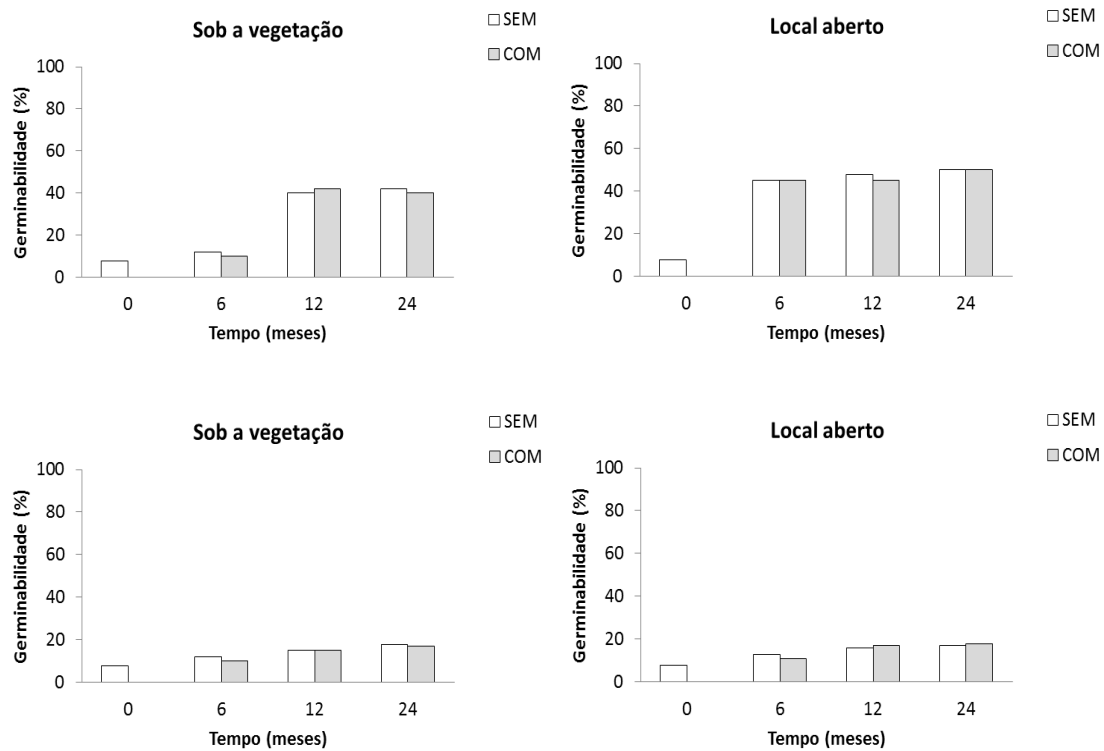


Figura 3.

Resumo

Nesta tese foram abordadas as influências de fatores bióticos e abióticos na germinação de sementes de Cactaceae nativas que ocorrem no Nordeste do Brasil, os quais podem afetar o estabelecimento de novos indivíduos e alterar a estrutura e a composição das comunidades. Fatores ambientais são utilizados pelas plantas como sinalizadores espaço-temporais de condições favoráveis para a germinação. Assim, o objetivo do primeiro capítulo foi determinar o efeito da luz e da temperatura na germinação de sementes de 30 táxons de cactos e avaliar se as flutuações de temperatura são capazes de alterar a sensibilidade à luz. As sementes foram colocadas para germinar sob duas condições de luz (fotoperíodo de 12 horas e escuro contínuo) e em dez tratamentos de temperatura, sendo oito tratamentos de temperatura constantes (10, 15, 20, 25, 30, 35, 40 e 45°C) e dois tratamentos de temperaturas alternadas (30-20° e 35-25°C). Para cada tratamento foram calculados a germinabilidade (%) e o tempo médio de germinação (dias) e as diferenças nesses parâmetros foram testadas através de ANOVA Dois Fatores (luz e temperatura). As espécies apresentam dois padrões distintos de fotoblastismo. Todos os cactos da subfamília Cactoideae foram classificados como fotoblásticos positivos, pois, independente do tratamento de temperatura, não foi observada germinação das sementes no escuro. A flutuação da temperatura também não alterou a sensibilidade das sementes dessas espécies à luz. Já as espécies das subfamílias Opuntioideae e Pereskioideae são afotoblásticas e germinam na presença e ausência da luz. Os cactos coletados em Caatinga e no Cerrado apresentaram temperatura ideal de germinação de 30°C e as espécies de Floresta Atlântica e Restinga apresentaram temperatura ideal de germinação de 25°C. No segundo capítulo foram avaliadas as respostas da germinação de sementes de *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* aos fatores ambientais. Foi determinada a temperatura ótima de germinação da espécie e avaliados os efeitos da temperatura, intensidade luminosa,

qualidade de luz, estresse hídrico e salino na germinação das sementes. *Cereus jamacaru* foi classificada como uma espécie fotoblástica positiva. A porcentagem máxima de germinação ($95,8 \pm 2,6\%$) foi observada sob luz branca e não foi observada germinação de sementes no escuro em nenhum dos tratamentos de temperatura, estresse hídrico ou salino. A temperatura ótima para a germinação das sementes foi 30°C e a germinabilidade das sementes respondeu positivamente a uma ampla faixa de temperatura. A redução da disponibilidade hídrica e o aumento da concentração salina afetaram a germinabilidade e promoveram uma germinação mais lenta e irregular. Já no terceiro capítulo foi investigado se os cactos da Caatinga formam bancos de sementes e avaliado se a permanência das estruturas anexas e o local onde elas são depositadas após a dispersão afetam a manutenção da viabilidade. Para avaliar se as espécies formam banco de sementes no solo, sementes de oito espécies foram enterradas com e sem a polpa funicular a uma profundidade de cinco centímetros da superfície do solo, em locais abertos (sem a influência da vegetação) e sob a copa da espécie *Ziziphus joazeiro*. O potencial germinativo do banco foi avaliado em intervalos de 0, 6, 12 e 24 meses. Os representantes da subfamília Cactoideae apresentaram uma redução significativa na germinação das sementes ao longo do tempo. A permanência da polpa funicular aderida à semente não exerceu nenhuma influência na manutenção da viabilidade dos cactos estudados, exceto nas sementes das duas espécies de *Pilosocereus*. Foi observado que a viabilidade das sementes de todos os cactos estudados foi favorecida pela presença da vegetação, com exceção das espécies de *Tacinga*, as quais apresentaram maior germinabilidade quando enterradas em locais abertos. Conclui-se que a resposta positiva da germinação de sementes dos cactos estudados aos fatores ambientais investigados pode ser responsável pela abundante ocorrência e ampla distribuição das espécies. Além disso, os cactos da Caatinga são capazes de formar banco de sementes e a presença dos dispersores torna-se essencial para espécies cuja viabilidade das sementes é prejudicada pela permanência da polpa funicular.

Abstract

This thesis addresses the influences of biotic and abiotic factors on the seed germination of native species of Cactaceae which occur in the Northeast of Brazil and which may affect the establishment of new individuals and alter the structure and composition of communities. Environmental factors are used by the plants as spatial-temporal indicators of favourable conditions for germination. Thus, the objective of the first chapter was to determine the effects of light and temperature on the seed germination of 30 taxa of cacti and to evaluate if the fluctuating temperatures are capable of altering the sensitivity to light. The seeds were put to germinate under two conditions of light (photoperiod of 12 hours and continuous darkness) and with ten temperature treatments, eight of these being constant (10, 15, 20, 25, 30, 35, 40 e 45°C) and two alternate (30-20° e 35-25°C). For each treatment, we calculated the germinability (%) and the mean germination time (days), and the differences within these parameters were tested through Two Factors ANOVA (light and temperature). Species present two distinct photoblastism. All cacti in the subfamily Cactoideae were classified as positive photoblastic, since, regardless of the temperature treatment, we did not observe germination of the seeds in the darkness. Likewise, the fluctuation of temperature did not alter the sensitivity of the seeds of this species to light. On the other hand, the species of the subfamilies Opuntioideae and Pereskioideae are aphotoblastic and germinate both in the presence and absence of light. The cacti collected in the areas of “Caatinga” and “Cerrado” presented an ideal temperature of germination of 30°C and the species of “Floresta Atlântica” and “Restinga” presented an ideal temperature of germination of 25°C. In the second chapter, we evaluated the germination responses of seeds of *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* to environmental factors. We determined the optimal temperature for germination and evaluated the effects of temperature, light intensity, light quality, water and saline stress on the seed

germination. *Cereus jamacaru* ssp. *jamacaru* was classified as a positive photoblastic species. The maximum percentage of germination ($95.8 \pm 2.6\%$) was observed under white light, and there was no observation of germination of seeds in the darkness in any of the temperature treatments, water or saline stress. The optimal temperature for seeds germination was 30°C and the germinability of the seeds responded positively to a wide temperature range. The reduction of the water availability and the increase in saline concentration affected germinability and promoted a slower, more irregular germination. In the third chapter, we investigated whether the Caatinga cacti form soil seeds banks and evaluated if the permanence of annex structures and the place where they are deposited after dispersion affect the maintenance of viability. To evaluate if the species form a soil seed bank, seeds of eight species were buried with and without the funicular pulp to a depth of five centimeters from the surface, in open sites (without influence of vegetation) and under the crown of the perennial species *Ziziphus joazeiro*. The germinative potential of the soil seed bank was evaluated in intervals of 0, 6, 12 and 24 months. Species of the subfamily Cactoideae presented a significant reduction in the seed germination throughout time. The permanence of the funicular pulp adhered to the seed did not have any influence on the maintenance of the viability of the cacti studied, except by the seeds of two species of *Pilosocereus*. We observed that the viability of the seeds of all cacti studied was favoured by the presence of vegetation, with the exception of the species of *Tacinga*, which presented higher germinability when buried in open sites. We concluded that the positive response of the germination of seeds in the cactuses studied to the environmental factors investigated might be responsible for the abundant occurrence and wide distribution of the species. In addition, the Caatinga cacti are able to form a seed bank and the presence of dispersers becomes essential for species whose seeds viability is damaged by the permanence of the funicular pulp.

Anexos

Seed germination responses of *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* (Cactaceae) to environmental factors

MARCOS VINICIUS MEIADO,* LARISSA SIMÕES CORRÊA DE ALBUQUERQUE,†

EMERSON ANTÔNIO ROCHA,‡ MARIANA ROJAS-ARÉCHIGA§ and INARA ROBERTA LEAL¶

*Post-Graduate Program in Plant Biology, †Department of Zoology and ¶Department of Botany, Federal University of Pernambuco, Av. Professor Moraes Rego, Cidade Universitária, Recife, Pernambuco, Brazil, ‡Department of Biological Science, State University of Santa Cruz, Rodovia Ilheus-Ibatuba, Km 16, Salobrinho, Ilheus, Bahia, Brazil; and §Department of Biodiversity Ecology, Ecology Institute, National Autonomous University of Mexico, Ciudad Universitaria, DF 04510 Mexico

Abstract

In the present study, we assessed the seed germination responses of *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* (Cactaceae) to environmental factors. The seeds were collected from an area within Caatinga, a semiarid vegetation area located in north-eastern Brazil. We determined the optimal temperature for germination of *C. jamacaru* seeds and evaluated the effect of temperature, light intensity, light quality, water and saline stress on seed germination. *Cereus jamacaru* was classified as a positive photoblastic species. Maximum germination ($95.8 \pm 2.6\%$) was found under white light, and seed germination was not observed in darkness in any of the temperature, water or saline stress treatments. The optimum temperature for seed germination was 30°C because this temperature favored most of the parameters evaluated. Seed germinability responded positively to a wide range of temperatures, but was affected neither by light intensity nor by light quality. A reduction in water availability and an increase in saline concentration affected germinability and promoted slower, unsynchronized germination. The positive response of *C. jamacaru* seed germination to the environmental factors investigated may account for the abundant occurrence and wide distribution of the species in the Caatinga area.

Keywords: abiotic factors, photoblastism, saline stress, temperature, water stress.

Received 29 July 2009; accepted 27 January 2010

Introduction

The ability of seeds to germinate under different abiotic factors is of crucial importance for both the survival and perpetuation of plant species and forest regeneration (Ceccon *et al.* 2006). Light, water availability and temperature are important abiotic factors that determine the germination of dispersed seeds (Baskin & Baskin 1998). These factors may be extreme, so their effects can be crucial in the germination and establishment of plants inhabiting arid and semiarid environments (Kigel 1995). Thus, the role of abiotic factors are essential to understand seed germination responses, and seedling establishment is

important for the maintenance of the genetic diversity of natural populations (Harper 1977).

In arid and semiarid environments, many studies that have examined the effect of abiotic factors on seed germination have used annual species, which possess a germination pattern considerably different from perennial species (Kigel 1995). Among the families of perennial plants that occur in semiarid environments in America, we can highlight the Cactaceae (Anderson 2001). Over the past few decades, many studies examining the influence of abiotic factors on seed germination of Cactaceae have been conducted (e.g. Nolasco *et al.* 1996, 1997; Rojas-Aréchiga *et al.* 1997, 1998, 2001; De la Barrera & Nobel 2003; Benítez-Rodríguez *et al.* 2004; Ramírez-Padilla & Valverde 2005; Flores *et al.* 2006; Ortega-Baes & Rojas-Aréchiga 2007; Gurvich *et al.* 2008). For more examples and further information, see the review by Rojas-Aréchiga

Correspondence: Marcos Vinicius Meiado
Email: marcos_meiado@yahoo.com.br

and Vázquez-Yanes (2000). According to these studies, the influences of abiotic factors are crucial in Cactaceae because seedling recruitment depends on several factors, including the requirements for seed germination and seedling establishment (Rojas-Aréchiga & Mandujano 2008).

Although the third highest diversity of species in the Cactaceae family is found in Brazil (Taylor & Zappi 2004), few studies have been conducted with cacti inhabiting the Caatinga vegetation, a semiarid ecosystem that characterizes north-eastern Brazil (Meiado *et al.* 2008a). Cactaceae constitutes one of the most important resources for Caatinga fauna (Rocha & Agra 2002; Rocha *et al.* 2007). Thus, studies that determine the ability of seeds to germinate under the influence of different abiotic factors may be important. The aim of our study was to evaluate the seed germination responses of *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* (Cactaceae) to some environmental factors, as well as to contribute to the knowledge of the ecophysiology of a species that is widely distributed in Brazilian ecosystems.

Materials and methods

Species studied and seed collection

The genus *Cereus* (Hermann) Miller belongs to the tribe Cereeae and comprises approximately 35 species, distributed into four subgenus: *Cereus*, *Ebneria*, *Mirabella* and *Oblongicarpus* (Anderson 2001). In addition, two subspecies of *Cereus jamacaru* DC. are recognized. The subspecies *jamacaru* is widely distributed, both naturally and through human activity, and the subspecies *calcirupicola* occurs only in the State of Minas Gerais, Brazil (Anderson 2001). We assessed the seed germination responses of *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru*, a columnar cactus popularly known in Brazil as 'mandacaru', to some environmental factors. This species is used as forage, as an ornamental plant and in popular medicine (Andrade *et al.* 2006). Plants are treelike with many erect branches, forming dense crowns up to 10 m high, with distinct trunks of up to 60 cm in diameter. Stems are cylindrical, segmented and greenish blue, up to 15 cm in diameter, with 4–6 ribs. The flowers are solitary, nocturnal and white. The fruits are ellipsoidal, between 5 and 12 cm in length, and 7–12 cm in diameter, red, with white pulp (Anderson 2001). Seeds are primarily dispersed by birds and bats (M. V. Meiado 2007) and secondarily by ants (Leal *et al.* 2007). We chose this species because it is widely distributed and occurs in many Brazilian ecosystems, which ensures that seeds are exposed to different abiotic factors in environments where they would be able to germinate. According to Prisco (1966) and Guedes *et al.* (2009), 'mandacaru' seeds are light sensitive for germination and a

temperature of 25°C is not adequate for germination and vigor tests. Moreover, discontinuous hydration of 'mandacaru' seeds can promote seed germination (Rito *et al.* 2009).

Ripe fruits of 'mandacaru' were collected in April 2007, at the end of the rainy season, from 20 adult plants growing within an area of Caatinga, Serra Talhada municipality, Pernambuco, north-eastern Brazil (7°59'S, 38°19'W). This region consists of patches of seasonally dry forest and sclerophyll vegetation (*sensu* Mooney *et al.* 1995; Pennington *et al.* 2000) covering a 730 000 km² semiarid region (Sampaio 1995). Variation in the vegetation structure is conditioned by topography, human disturbance and, most importantly, by a combination of the average annual rainfall and soil attributes (Sampaio 1995; Prado 2003). Rainfall ranges from 240 to 900 mm per year throughout the Caatinga, and soils range from moderately fertile, saline and shallow to impoverished deep sandy soils, at both landscape and regional levels (Sampaio 1995). The vegetation is predominantly formed by small, woody and herbaceous deciduous, caducifolious and spiny species, and the Cactaceae are one of the most important plant families represented in this ecosystem (Taylor & Zappi 2004).

Germination tests

We tested the effects of temperature, light intensity, light quality, water and saline stress on the seed germination of *C. jamacaru* ssp. *jamacaru*. First, seeds were extracted from the fruits and immediately used for the experiments. For all treatments, 100 seeds were placed on Petri dishes with filter paper humidified with the test solutions (5 mL). There were five dishes per treatment. The dishes were sealed with transparent masking tape. No solution was added into the Petri dishes during the assessment period. Radicle protrusion was considered to be the criteria for germinated seeds, and was assessed daily over a 50-day period. In the present study, germination is defined as the time when the radicle tip emerged ≥ 1 mm from the seed coat.

Temperature treatments

Initially, to verify the optimal temperature for seed germination of *C. jamacaru*, we evaluated the effect of temperature under six constant treatments: 15, 20, 25, 30, 35 and 40°C. In each treatment, the seeds were placed for germination under white light (12 h photoperiod with a light intensity of 200 $\mu\text{mol}/\text{cm}^2/\text{s}$) and in continuous darkness (simulated with the use of a black polypropylene plastic) to determine the seed's photoblastism under each temperature treatment. Germination was investigated every day for 50 days. Seeds kept in continuous darkness were counted 50 days after sowing. After this analysis, all the

other experiments (i.e. light intensity, light quality, water and saline stress) were conducted at the optimal temperature for germination, which was determined in this experiment.

Light treatments

The different levels of light intensity (0, 30, 50, 70 and 100%, where 100% represented the full light treatment with a light intensity of $200 \mu\text{mol}/\text{cm}^2/\text{s}$ measured with a lux meter; LX1010B Digital Lux Meter, Mastech, Kowloon, Hong Kong) were simulated with the use of a black polypropylene plastic (0%) and black polypropylene shade cloth with different mesh sizes (other light intensities). Light was obtained from cool, daylight fluorescent and incandescent tubes. We considered $200 \mu\text{mol}/\text{cm}^2/\text{s}$ to be 100% of light intensity because that was the maximum light intensity achieved inside the germination chamber. Germination was investigated every day over a 50-day period. Seeds kept in continuous darkness were counted 50 days after sowing.

The influence of light quality was evaluated by submitting the seeds to white, red, far-red and blue light. Red, far-red and blue lights were obtained from cool, daylight fluorescent and incandescent tubes with double layers of red, red-blue and blue cellophane as filters, respectively. All light quality treatments had the same light intensity ($200 \mu\text{mol}/\text{cm}^2/\text{s}$). Seeds were counted every day over a 50-day period, and under the same light quality.

Water stress and saline stress treatments

We used commercial solutions of polyethylene glycol (PEG) 6000 (Villela *et al.* 1991) and sodium chloride (Braccini *et al.* 1996) to simulate water and saline stress, respectively. In both experiments, we evaluated the osmotic potentials 0.0 (distilled water), -0.2, -0.4, -0.6, -0.8 and -1.0 MPa, and the dishes were maintained under light (12 h photoperiod with a light intensity of $200 \mu\text{mol}/\text{cm}^2/\text{s}$) and continuous darkness (simulated with the use of a black polypropylene plastic). The osmotic potential was calculated according to Villela *et al.* (1991) and Braccini *et al.* (1996), and measured with an osmometer (Mark 3—Osmometer, Fiske Associates, Norwood, USA) at the beginning of the treatment. No solution was added to the Petri dishes during the experiment. Germination was investigated every day over a 50-day period. Seeds kept in continuous darkness were counted 50 days after sowing.

Statistical analysis

For each seed germination treatment, we calculated germinability (%), mean germination time ($t = \sum ni.ti / \sum ni$, where ti is the period from the start of the experiment to

the i^{th} observation (day) and ni is the number of seeds germinated in the time i [not the accumulated number, but the number corresponding to the i^{th} observation]) and the synchronization index ($E = -\sum fi.\log_2 fi$, where fi is the relative frequency of germination [i.e. the proportion of germinated seeds in an interval]) according to Ranal and Santana (2006). The germinability data were transformed to arcsine✓% (Ranal & Santana 2006). Differences in germination parameters among treatments were tested for statistical significance using a one-way ANOVA followed by a Tukey's honestly significant difference test. Data were expressed as mean $\pm$ standard error (SE) values. We tested the normal distribution of the data and homogeneity of the variances using Shapiro–Wilk and Levene tests, respectively (Zar 1999). All statistical analyses were carried out using the program STATISTICA 7.0 ($P < 0.05$).

Results

Temperature treatments

We found significant differences in seed germinability among the temperature treatments ($F_{(5,18)} = 17.52$, $P < 0.0001$; Fig. 1). Temperature influenced mean germination time ($F_{(5,18)} = 91.74$, $P < 0.0001$) and the index of seed germination synchronization ($F_{(5,18)} = 9.519$, $P = 0.0002$; Table 1). The highest percentages of seed germination were obtained under 25°C ($94.0 \pm 1.6\%$) and 30°C ($95.8 \pm 2.7\%$), with no significant difference between these temperatures ($P = 0.8838$). Nevertheless, we chose 30°C as the optimal germination temperature for the species studied because most of the parameters evaluated in the present study were favored by this treatment, resulting in the highest germinability ($95.8 \pm 2.7\%$) and the lowest mean germination

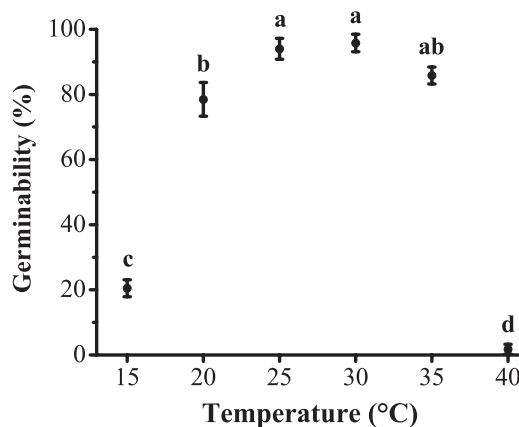


Fig. 1 Germinability (mean $\pm$ standard error) of *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* seeds under six different treatments of constant temperature ($^\circ\text{C}$) with a 12-h photoperiod. Different letters indicate significant differences at $P \leq 0.05$ (Tukey's honestly significant difference test). Values are the results 50 days after sowing.

Table 1 Mean germination time (days) and synchronization index of *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* seeds submitted to different treatments of constant temperature with a 12-h photoperiod

Constant temperature (°C)	Mean germination time (days)	Synchronization index
15	18.2 ± 0.3 a	1.6 ± 0.2 c
20	10.0 ± 0.4 b	1.9 ± 0.1 b
25	6.6 ± 0.3 c	2.2 ± 0.2 ab
30	5.5 ± 0.1 d	2.4 ± 0.1 a
35	6.4 ± 0.1 c	2.2 ± 0.2 ab
40	9.4 ± 1.0 b	1.5 ± 0.1 c

Values are the results 50 days after sowing. Different letters indicate significant differences at $P \leq 0.05$ (Tukey's honestly significant difference test).

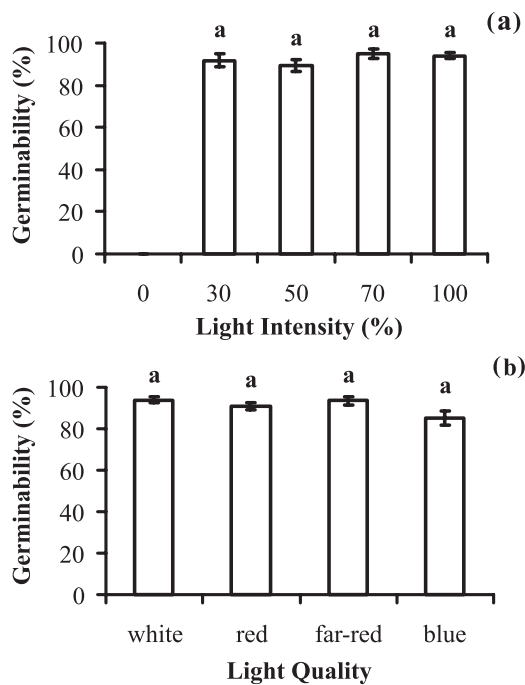


Fig. 2 Germinability (mean ± standard error) of *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* seeds at different light treatments under 30°C with a 12-h photoperiod. (a) White light intensity and (b) light quality. No significant differences were found in any light treatment at $P \leq 0.05$ (Tukey's honestly significant difference test). Values are the results 50 days after sowing.

time (5.5 ± 0.1 days); this last parameter was significantly different from 25°C ($P = 0.0349$ and $P = 0.0426$).

Light treatments

Cereus jamacaru DC. ssp. *jamacaru* was classified as a positive photoblastic species. The maximum germination percentage ($95.8 \pm 2.7\%$) was recorded under white light (Fig. 2b), and we found no germination under darkness (Fig. 2a). Light intensity affected all of the parameters evaluated, except for germinability. We did not observe seed germination in darkness, and the germinability

of *C. jamacaru* was similar in all other light treatments ($F_{(3,12)} = 0.89$, $P = 0.4697$; Fig. 2a). In the light intensity treatments, we found an increase in the mean germination time ($F_{(3,12)} = 4.19$, $P = 0.0302$) and an increase in the values of the synchronization index ($F_{(3,12)} = 6.03$, $P = 0.0096$; Table 2) as the light intensity was reduced. These results indicated that a reduction in light intensity promoted a slower, more unsynchronized germination, meaning that the seeds germinated more irregularly within a time interval.

Light quality did not affect *C. jamacaru* germinability ($F_{(3,12)} = 2.49$, $P = 0.1101$; Fig. 2b), but all other parameters were influenced by light quality (mean germination time: $F_{(3,12)} = 8.41$, $P = 0.0009$ and synchronization index: $F_{(3,12)} = 5.61$, $P = 0.0058$; Table 2). White light promoted a faster and more synchronized germination when compared with the other light quality treatments.

Water stress and saline stress treatments

With respect to the experiments carried out under different solutions of PEG 6000, we found no germination under darkness. In addition, we observed low seed germination at a solution concentration of -0.8 MPa under white light (Fig. 3a). However, we observed a decrease in *C. jamacaru* seed germinability with a reduction in water availability ($F_{(5,18)} = 48.92$, $P < 0.0001$; Fig. 3a), which affected the mean germination time ($F_{(5,18)} = 35.91$, $P < 0.0001$) and the synchronization index ($F_{(2,9)} = 15.82$, $P = 0.0011$; Table 3). The -0.6 and -0.8 MPa treatments were removed from the analyses to obtain synchronization index data because the high synchrony found in these treatments was influenced by the low number of seeds that germinated on the same day (germinability $< 5\%$).

Seeds submitted to saline stress treatments also showed a significant reduction in germinability as the saline solution concentration increased ($F_{(5,18)} = 11.18$, $P = 0.0001$; Fig. 3b), and we found no germinated seeds under darkness. However, there was no significant difference in the germinability of the seeds submitted to the treatments

Light intensity (%)	Mean germination time (days)	Synchronization index
0	–	–
30	9.0 ± 1.0 a	3.0 ± 0.2 a
50	7.4 ± 0.8 ab	3.0 ± 0.1 a
70	7.2 ± 0.4 ab	2.7 ± 0.1 ab
100	5.5 ± 0.1 b	2.4 ± 0.1 b

Light quality	Mean germination time (days)	Synchronization index
White	5.5 ± 0.1 c	2.4 ± 0.1 b
Red	7.2 ± 0.9 bc	2.9 ± 0.1 ab
Far-red	9.0 ± 0.7 ab	3.1 ± 0.2 a
Blue	10.8 ± 0.7 a	3.4 ± 0.3 a

Table 2 Mean germination time (days) and synchronization index of *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* seeds submitted to different treatments of light intensity and light quality at 30°C with a 12-h photoperiod

Values are the results 50 days after sowing. Different letters indicate significant differences at $P \leq 0.05$ (Tukey's honestly significant difference test). –, no seed germination.

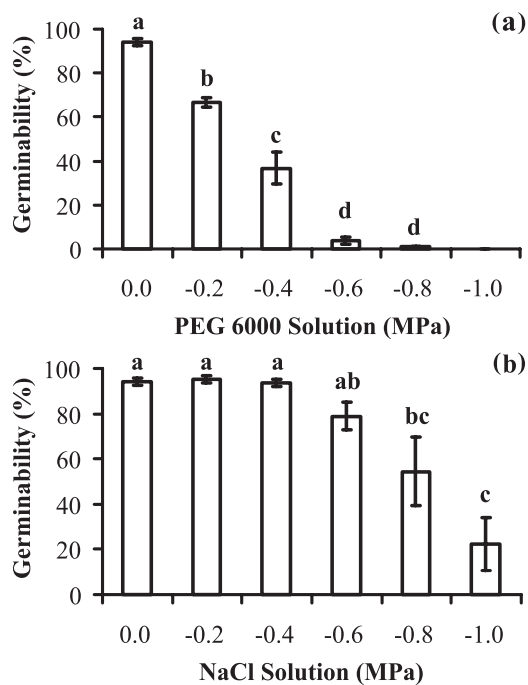


Fig. 3 Germinability (mean ± standard error) of *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* seeds under two stress treatments. (a) Water stress and (b) saline stress. Different letters indicate significant differences at $P \leq 0.05$ (Tukey's honestly significant difference test). Values are the results 50 days after sowing.

–0.2, –0.4 and –0.6 MPa when compared with 0.0 MPa ($P = 0.9998$, $P = 0.9998$, and $P = 0.7236$, respectively). Salinity also affected the other parameters evaluated (mean germination time: $F_{(5,18)} = 83.35$, $P < 0.0001$ and synchronization index: $F_{(5,18)} = 5.61$, $P = 0.0058$; Table 3), and an increase in the saline concentration promoted slower, more unsynchronized germination.

Discussion

In the present study, we demonstrated that 'mandacaru' seeds are able to germinate under a wide range of environmental conditions, characterizing the germination behavior of species occurring in semiarid ecosystems. Beyond germinability, other parameters (e.g. mean germination time and synchronization index of seed germination) must be considered in the seed germination responses to environmental factors. These parameters can contribute substantially to our understanding of seed germination processes and seedling recruitment in the field, which are influenced by many abiotic factors.

With respect to temperature, most cacti species respond positively over a wide temperature interval (Rojas-Aréchiga and Vázquez-Yanes 2000). For cacti seed germination, the favorable temperature range is 17–34°C, with optimal values frequently around 25°C. When we assessed the effect of temperature on *C. jamacaru* seed germinability, the results indicated an optimal temperature for germination ranging from 25 to 30°C. However, the mean germination time showed that germination of the studied species was faster when the seeds were at 30°C. This response might be favorable for germination of the species, given that even during the rainy season in Caatinga the temperature of the soil interface may be high throughout the day. Other columnar cacti, such as *Pachycereus hollianus* (Weber) Buxbaum, *Cephalocereus chrysacanthus* (Weber) Britton & Rose, *Neobuxbaumia tetetzo* var. *tetetzo* (Coul.) Backeb. (Rojas-Aréchiga *et al.* 1998), *Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum (De la Barrera & Nobel 2003) and *Trichocereus terscheckii* (Pfeiff.) Britton & Rose (Ortega-Baes & Rojas-Aréchiga 2007) also germinate over a wide range of temperatures. According to Rojas-Aréchiga *et al.* (1998), the seed germination response to temperature may be affected by the life form of the cacti,

Table 3 Mean germination time (days) and synchronization index of *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* seeds under different concentrations of PEG 6000 and NaCl solutions at 30°C with a 12-h photoperiod

PEG 6000 solution (MPa)	Mean germination time (days)	Synchronization index
0.0	5.5 ± 0.1 d	2.4 ± 0.1 b
-0.2	14.6 ± 1.3 c	4.0 ± 0.1 a
-0.4	17.8 ± 1.6 bc	4.7 ± 0.1 a
-0.6	20.5 ± 1.8 ab	< 5%
-0.8	26.0 ± 0.6 a	< 5%
-1.0	—	—
NaCl solution (MPa)	Mean germination time (days)	Synchronization index
0.0	5.5 ± 0.1 d	2.4 ± 0.1 c
-0.2	7.4 ± 1.1 d	3.9 ± 0.1 b
-0.4	15.3 ± 1.1 c	4.5 ± 0.1 b
-0.6	20.3 ± 1.4 b	4.7 ± 0.1 b
-0.8	26.7 ± 1.2 a	4.6 ± 0.1 b
-1.0	29.1 ± 1.0 a	5.5 ± 0.2 a

Values are the results 50 days after sowing. Different letters indicate significant differences at $P \leq 0.05$ (Tukey's honestly significant difference test). < 5%, germinability < 5%; —, no seed germination.

although this has not been shown yet. Our studied species, similar to other columnar cacti, is able to germinate at a higher temperature range than barrel and globose cacti (Rojas-Aréchiga *et al.* 1998). The decrease in germination of *C. jamacaru* seeds at extreme temperatures may have an ecological significance because cacti seedling survival could decrease at these temperatures.

Another response of cacti seed germination that might be related to cacti life form is the light requirement for germination (Rojas-Aréchiga *et al.* 1997). All studies examining the effects of light on the germination of cacti seeds have shown two photoblastic responses: positive or light indifferent (Rojas-Aréchiga & Mandujano 2008). *Cereus jamacaru* seeds have been shown to be light sensitive for germination (Prisco 1966). In that study, Prisco (1966) used sand as the substrate for germination, sowing the seeds to a depth of 0.5 cm. This method, although widely used to evaluate the germination of many species, does not guarantee the total absence of light, which promoted a final germination percentage of 13% after 12 days of evaluation. In this same study, in a second experiment, seeds of *C. jamacaru* were kept in Petri dishes in darkness and the final percentage of germination was 2%. In our study, all experiments carried out to test the effect of abiotic factors (temperature, water and saline stress) were also assessed in darkness and there was no germination of any seed after 50 days. Thus, after evaluating the germination of 9000 seeds in darkness under different abiotic factors, our results allow us to conclude that the columnar cactus studied here presents a positive photoblastism in accordance with the general pattern found within Cactaceae. According to Rojas-Aréchiga *et al.* (1997), barrel and

globose cacti are positive photoblastic, and columnar cacti can be positive photoblastic or light indifferent, owing to a maternal effect induced by temperature; the climatic conditions that prevail during seed development may influence different light requirements (Rojas-Aréchiga *et al.* 1997). Other studies support this results (e.g. barrel and globose cacti: Benítez-Rodríguez *et al.* 2004; Flores *et al.* 2006; Rebouças & Santos 2007; Gurvich *et al.* 2008; Rojas-Aréchiga *et al.* 2008; and for columnar cacti: Rojas-Aréchiga *et al.* 2001; De la Barrera & Nobel 2003; Ramírez-Padilla & Valverde 2005; Ortega-Baes & Rojas-Aréchiga 2007; Meiado *et al.* 2008a). Moreover, other studies relate the requirement for light to the permanence of seeds in a soil seed bank. If seeds of some cacti species are in places with low light, these ungerminated seeds may remain viable in the soil for several months because they require light to germinate (Bowers 2000; Rojas-Aréchiga & Batis 2001).

In contrast, the response of cacti seed germination to light quality is apparently not related to the life form or to the taxon to which the species belongs because seeds of both life forms might be influenced by light quality (Alcorn & Kurtz 1959; Nolasco *et al.* 1996; Rojas-Aréchiga *et al.* 1997; Benítez-Rodríguez *et al.* 2004; Ortega-Baes & Rojas-Aréchiga 2007; Rebouças & Santos 2007) and species within the same genus might display different responses (Benítez-Rodríguez *et al.* 2004). Light-quality response appears to be more related to photoblastism than to life form and taxon because positive photoblastic species are more influenced by light quality than light-indifferent species (Rojas-Aréchiga *et al.* 1997). For example, an influence of light quality on the seed germi-

nation of positive photoblastic species was found in cacti of different life forms, such as *T. terscheckii* (Ortega-Baes & Rojas-Aréchiga 2007) and *Melocactus conoideus* Buining & Brederoo (Rebouças & Santos 2007), columnar and globose cacti, respectively. In the present study, some germination parameters (i.e. mean germination time and synchronization index of germination) of the photoblastic seeds of *C. jamacaru* ssp. *jamacaru* were affected by light quality. However, the germination of some positive photoblastic species of *Mammillaria* was not influenced by light quality (Benítez-Rodríguez *et al.* 2004). Thus, the germination of light-sensitive cacti might or might not be influenced by light quality, so a general conclusion cannot be drawn yet. Finally, for light-indifferent species, such as *Pachycereus pringlei* (S. Wats.) Britton & Rose (Nolasco *et al.* 1996), *P. hollianus*, *C. chrysacanthus* and *N. tetetzo* (Rojas-Aréchiga *et al.* 1997) seed germination was not influenced by light quality.

Aside from light and temperature, other environmental factors, such as water availability, can affect seed germination in arid and semiarid ecosystems (Kigel 1995). According to Kigel (1995), several desert species are able to germinate at relatively low soil water potential; however, germinability decreases with a reduction in water availability. Indeed, even though germination was not observed in the -1.0 MPa treatment, we did observe seed germination at low water potential, as well as a significant reduction in seed germinability with a decrease in water availability. Similar results were found by Ramírez-Padilla and Valverde (2005), where a -0.4 MPa treatment caused a significant reduction in seed germinability in three *Neobuxbaumia* species. Nevertheless, germination of the columnar cactus *S. queretaroensis* occurs at more negative potentials (-1.0 MPa) when compared with germination of the studied species (De la Barrera & Nobel 2003). This trait might be related to the high level of rain in Caatinga, which, despite being restricted to a short period over the year (only a few days), it might reach values of up to 900 mm in some areas of the ecosystem (Sampaio 1995) and keep the soil humidity for long enough to complete the germination process. Thus, species such as 'mandacaru' that exhibit a faster and more synchronized germination may be favored in these areas. In contrast, the germinability of some cacti species, such as *N. tetetzo* var. *tetetzo* and *P. hollianus*, increases with a reduction in water availability in the soil (Flores & Briones 2001). According to Flores and Briones (2001), the relationship among germination patterns and water availability highlights an important adaptation of species that germinate in arid and semiarid ecosystems, and these species would have an advantage in those environments.

Moreover, the study site presents high soil salinity caused by the high evaporation of soil water and bad soil

drainage, resulting in an accumulation of salt in the soil (Fassbender & Bornemisza 1987; Mascarenhas *et al.* 2005). However, there are no studies detailing soil salinity values at the study site; it is possible that soil salinity could reach levels below -0.8 MPa. Yet, the high percentage of seeds that germinated under the saline stress treatments ($54.5 \pm 15.4\%$ at -0.8 MPa) may indicate that *C. jamacaru* is able to germinate in soils with high salinity, and may be considered to be a halotolerant species. Seedling establishment and adult halotolerance have yet to be determined. Halotolerance has also been observed in other columnar cacti, such as *P. pringlei* (Nolasco *et al.* 1996). In contrast, seed germination of *Ferocactus peninsulæ* (F.A.C. Weber) Britton & Rose, a barrel cactus, was inhibited in saline concentrations below -0.2 MPa (Romero-Schmidt *et al.* 1992).

In conclusion, seed germination responses may have a direct impact on the distribution and abundance of plant species (Valverde *et al.* 2004). Thus, the abundant occurrence and wide distribution of *C. jamacaru* in the Caatinga might be related to positive seed germination responses under a wide range of environmental factors. Nevertheless, seedlings of this species are not often found in this ecosystem (Meiado *et al.* 2008b). This absence might be related to one or more specific requirements for seedling survival and recruitment of new individuals in the population or to high seedling predation that must be further investigated.

Hence, the high fruit production per individual, the high seed production per fruit, and the high seed germination capacity under the influence of different environmental factors should compensate for the low level of recruitment and should favor the occurrence and the wide distribution of the species in the study site.

References

- Alcorn S. M. & Kurtz E.B. Jr (1959) Some factors affecting the germination of the saguaro cactus (*Carnegiea gigantea*). *American Journal of Botany* **46**: 526–529.
- Anderson E. F. (2001) *The Cactus Family*. Timber Press, Portland.
- Andrade C. T. S., Marques J. G. W. & Zappi D. C. (2006) Utilização medicinal de cactáceas por sertanejos baianos. *Revista Brasileira De Plantas Mediciniais* **8**: 36–42.
- Baskin J. M. & Baskin C. C. (1998) *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press, San Diego.
- Benítez-Rodríguez J. L., Orozco-Segovia A. & Rojas-Aréchiga M. (2004) Light effect on seed germination of four *Mammillaria* species from the Tehuacán-Cuicatlan Valley, Central Mexico. *The Southwestern Naturalist* **49**: 11–17.
- Bowers J. E. (2000) Does *Ferocactus wislizeni* (Cactaceae) have a between-year seed bank? *Journal of Arid Environments* **45**: 197–205.
- Braccini A. L., Ruiz H. A., Braccini M. C. L. & Reis M. S. (1996) Germinação e vigor de sementes de soja sob estresse hídrico

- induzido por soluções de cloreto de sódio, manitol e polietileno glicol. *Revista Brasileira De Sementes* **18**: 10–16.
- Ceccon E., Huante P. & Rincón E. (2006) Abiotic factors influencing Tropical Dry Forests regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology* **49**: 305–312.
- De la Barrera E. & Nobel P. S. (2003) Physiological ecology of seed germination for the columnar cactus *Stenocereus queretaroensis*. *Journal of Arid Environments* **53**: 297–306.
- Fassbender H. W. & Bornemisza E. (1987) *Química De Suelos Con Énfasis En Suelos De América Latina*. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura, San José.
- Flores J. & Briones O. (2001) Plant life-form and germination in a Mexican inter-tropical desert: effects of soil water potential and temperature. *Journal of Arid Environments* **47**: 485–497.
- Flores J., Jurado E. & Arredondo A. (2006) Effect of light on germination of seeds of Cactaceae from the Chihuahuan Desert, Mexico. *Seed Science Research* **16**: 149–155.
- Guedes R. S., Alves E. U., Gonçalves E. P., Bruno R. L. A., Braga Jr. J. M. & Medeiros M. S. (2009) Germinação de sementes de *Cereus jamacaru* DC. em diferentes substratos e temperaturas. *Acta Scientiarum, Biological Sciences* **31**: 159–164.
- Gurvich D. E., Funes G., Giorgis M. A. & Demaio P. (2008) Germination characteristics of four Argentinean endemic *Gymnocalycium* (Cactaceae) species with different flowering phenologies. *Natural Areas Journal* **28**: 104–108.
- Harper J. L. (1977) *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Kigel J. (1995) Seed germination in arid and semiarid regions. In: Kigel J. & Galili G. (eds). *Seed Development and Germination*. Marcel Dekker, New York, pp. 645–699.
- Leal I. R., Wirth R. & Tabarelli M. (2007) Seed dispersal by ants in semi-arid Caatinga of North-east Brazil. *Annals of Botany* **99**: 885–894.
- Mascarenhas J. C., Beltrão B. A., Souza Junior L. C., Galvão M. J. T. G., Pereira S. N. & Miranda J. L. F. (2005) *Projeto Cadastro De Fontes De Abastecimento Por Água Subterrânea. Diagnóstico Do Município De Serra Talhada, Estado De Pernambuco*. CPRM—Serviço Geológico do Brasil, Recife.
- Meiado M. V., Albuquerque L. S. C., Rocha E. A. & Leal I. R. (2008a) Efeito da luz e da temperatura na germinação de sementes de *Pilosocereus cattingicola* ssp. *salvadorensis* (Werderm.) Zappi (Cactaceae). *Boletín De La Sociedad Latinoamericana Y Del Caribe De Cactáceas Y Otras Suculentas* **5**: 9–12.
- Meiado M. V., Rocha E. A., Rojas-Aréchiga M. & Leal I. R. (2008b) Comunidad de cactus en la Caatinga: ¿qué influencia la dinámica de semillas en el ambiente semiárido? *Boletín De La Sociedad Latinoamericana Y Del Caribe De Cactáceas Y Otras Suculentas* **5**: 4–6.
- Mooney H. A., Bullock S. H. & Medina E. (1995) Introduction. In: Bullock S. H., Mooney H. A. & Medina E. (eds). *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1–8.
- Nolasco H., Vega-Villasante F. & Diaz-Rondero A. (1997) Seed germination of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae) under different solar irradiation levels. *Journal of Arid Environments* **36**: 123–132.
- Nolasco H., Vega-Villasante F., Romero-Schmidt H. L. & Diaz-Rondero A. (1996) The effects of salinity, acidity, light and temperature on the germination of seeds of cardón (*Pachycereus pringlei* (S. Wats.) Britton & Rose, Cactaceae). *Journal of Arid Environments* **33**: 87–94.
- Ortega-Baes P. & Rojas-Aréchiga M. (2007) Seed germination of *Trichocereus terscheckii* (Cactaceae): light, temperature and gibberellic acid effects. *Journal of Arid Environments* **69**: 169–176.
- Pennington R. T., Prado D. E. & Pendry C. A. (2000) Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* **27**: 261–273.
- Prado D. E. (2003) As Caatingas da América do Sul. In: Leal I. R., Tabarelli M. & Silva J. M. C. (eds). *Ecologia E Conservação Da Caatinga*. Editora Universitária da UFPE, Recife, 3–74.
- Prisco J. T. (1966) Action of light on mandacaru-seed germination. *Revista Brasileira De Biologia* **26**: 261–262.
- Ramírez-Padilla C. A. & Valverde T. (2005) Germination responses of three congeneric cactus species (*Neobuxbaumia*) with differing degrees of rarity. *Journal of Arid Environments* **61**: 333–343.
- Ranal M. A. & Santana D. G. (2006) How and why to measure the germination process? *Revista Brasileira De Botânica* **29**: 1–11.
- Rebouças A. C. M. N. & Santos D. L. (2007) Influência do fotoperíodo e qualidade de luz na germinação de sementes de *Melocactus conoideus* (Cactaceae). *Revista Brasileira De Biociências* **5**: 900–902.
- Rito K. F., Rocha E. A., Leal I. R. & Meiado M. V. (2009) As sementes de mandacaru têm memória hídrica? *Boletín De La Sociedad Latinoamericana Y Del Caribe De Cactáceas Y Otras Suculentas* **6**: 26–31.
- Rocha E. A. & Agra M. F. (2002) Flora do Pico do Jabre, Paraíba, Brazil: Cactaceae Juss. *Acta Botanica Brazilica* **16**: 15–21.
- Rocha E. A., Machado I. C. & Zappi D. C. (2007) Floral biology of *Pilosocereus tuberculatus* (Werderm.) Byles & Rowley: a bat pollinated cactus endemic from the ‘Caatinga’ in Northeastern Brazil. *Bradleya* **25**: 129–144.
- Rojas-Aréchiga M. & Batis A. I. (2001) Las semillas de cactáceas... ¿forman bancos en el suelo? *Cactáceas Y Suculentas Mexicanas* **46**: 76–82.
- Rojas-Aréchiga M., Casas A. & Vázquez-Yanes C. (2001) Seed germination of wild and cultivated *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) from the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Central Mexico. *Journal of Arid Environments* **49**: 279–287.
- Rojas-Aréchiga M., Golubov J., Romero O. & Mandujano M. C. (2008) Efecto de la luz y la temperatura en la germinación de dos cactáceas en CITES I. *Cactáceas Y Suculentas Mexicanas* **53**: 51–57.
- Rojas-Aréchiga M. & Mandujano M. C. (2008) Avances en los estudios sobre la germinación de cactáceas mexicanas. In: Loiola M. I. B., Baseis I. G. & Lichston J. E. (eds). *Atualidades, Desafios E Perspectivas Da Botânica No Brasil*. Imagem Gráfica, Natal, pp. 460–462.
- Rojas-Aréchiga M., Orozco-Segovia A. & Vázquez-Yanes C. (1997) Effect of light on germination of seven species of cacti from Zapotitlán Valley in Puebla, México. *Journal of Arid Environments* **36**: 571–578.
- Rojas-Aréchiga M. & Vázquez-Yanes C. (2000) Cactus seed germination: a review. *Journal of Arid Environments* **44**: 85–104.
- Rojas-Aréchiga M., Vázquez-Yanes C. & Orozco-Segovia A. (1998) Seed response to temperature of Mexican cacti species from two life forms: an ecophysiological interpretation. *Plant Ecology* **135**: 207–214.

- Romero-Schmidt H. L., Vega-Villasante F., Nolasco H. & Montaña C. (1992) The effect of darkness, freezing, acidity and salinity on seed germination of *Ferocactus peninsulæ* (Cactaceae). *Journal of Arid Environments* **23**: 384–395.
- Sampaio E. V. S. B. (1995) Overview of the Brazilian Caatinga. In: Bullock S. H., Mooney H. A. & Medina E. (eds). *Seasonal Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 35–63.
- Taylor N. P. & Zappi D. C. (2004) *Cacti of Eastern Brazil*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Valverde T., Quijas S., López-Villavicencio M. & Castillo S. (2004) Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth (Cactaceae) in a lava-field in central México. *Plant Ecology* **170**: 167–184.
- Villela F. A., Doni Filho L. & Sequeira E. L. (1991) Tabela de potencial osmótico em função da concentração de Polietileno Glicol 6.000 e da temperatura. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* **26**: 1957–1968.
- Zar J. H. (1999) *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, New Jersey.