

UNIVERSIDADE DE PASSO FUNDO  
FACULDADE DE AGRONOMIA E MEDICINA VETERINÁRIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA

**Modelagem da germinação e do alongamento de plântula de espécies  
de plantas daninhas poáceas**

Andrea Ferreira Hoffmann

Passo Fundo

2017

Andrea Ferreira Hoffmann

Modelagem da germinação e do alongamento de plântula de espécies de plantas daninhas poáceas

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia da Faculdade de Agronomia e Medicina Veterinária da Universidade de Passo Fundo, como requisito parcial para obtenção de título de doutora em Agronomia.

Orientador:

Professor Doutor Mauro Rizzardi

Coorientador:

Professor Doutor Leandro Vargas

Passo Fundo

2017

CIP – Catalogação na Publicação

---

H711m Hoffmann, Andrea Ferreira

Modelagem da germinação e do alongamento de plântula de espécies de plantas daninhas poáceas / Andrea Ferreira Hoffmann. – 2017.  
197 f.; 30 cm.

Orientador: Prof. Dr. Mauro Rizzardi.

Coorientador: Prof. Dr. Leandro Vargas.

Tese (Doutorado em Agronomia) – Universidade de Passo Fundo, 2017.

1. Germinação – Modelagem. 2. Efeito da temperatura. 3. Efeito da umidade. 4. Gramínea. 5. Ervas daninhas. I. Rizzardi, Mauro, orientador. II. Vargas, Leandro, coorientador. III. Título.

CDU: 632.51

## ATA DE DEFESA DE TESE



A Comissão Examinadora, abaixo assinada, aprova a tese

**“Modelagem da germinação e do alongamento de plântula de espécies de plantas daninhas  
poáceas”**

Elaborada por

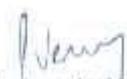
Andrea Ferreira Hoffmann

Como requisito parcial para a obtenção do grau de  
“Doutora em Agronomia – Área de Produção Vegetal”

Aprovada em: 28/04/2017  
Pela Comissão Examinadora

  
**Dr. Mauro Antonio Rizzardi**  
Presidente da Comissão Examinadora  
Orientador

  
**Dr. Anderson Nunes**  
IFRS

  
**Dr. Leandro Vargas**  
Embrapa Trigo  
Coorientador

  
**Dra. Eunice Oliveira Calvete**  
Coordenadora PPGAgro

  
**Dra. Nadia Canali Langaro**  
UPF

  
**Dr. Hélio Carlos Rocha**  
Diretor FAMV

  
**Dr. José Mauricio Fernandes**  
Embrapa Trigo

## **DEDICATÓRIA**

Ao meu amado pai Marco Antônio Hoffmann (*in memoriam*).

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço imensamente por todo apoio, atenção e ajuda que recebi ao longo dessa jornada. Me parece impossível colocar em palavras toda a minha gratidão, assim como mensurar como cada pessoa impactou a minha vida. Todavia, segue meu carinho e gratidão a todas as pessoas que me acompanharam, que cruzaram ou até que fizeram essa importante fase da minha vida. Por isso, segue meu agradecimento especial:

À Universidade de Passo Fundo, ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia, às professoras Simone (coordenadora do PPGAgro durante meu doutorado) e Eunice (atual coordenadora do PPGAgro), pela oportunidade e concessão da bolsa de gratuidade.

À CAPES, pelo apoio financeiro e concessão de bolsa de manutenção durante o período de realização do meu doutorado.

Ao CNPq, pelo apoio financeiro e concessão de bolsa de doutorado sanduíche na Dinamarca, pelo período de 12 meses, por meio do programa Ciência sem Fronteiras.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Mauro Rizzardi por ter me proporcionado o maior desafio e maior o período de maior crescimento profissional e pessoal da minha vida. Gratidão por ter aceitado me orientar, ter me dado liberdade e autonomia para trabalhar, e me mostrado o caminho nos momentos decisivos. Gratidão por ter sido meu mestre.

À amiga e colega Greice Mattei, que me incentivou fervorosamente a iniciar o doutorado na UPF, sem você nada disso teria acontecido, e me ajudou e apoiou nos momentos mais difíceis dessa jornada.

À amiga e parceira de laboratório, Katia Trevizan, que foi o grande presente que ganhei durante o doutorado, pela parceria sem fim, por me salvar todas as vezes e

momentos, por não medir esforços para me ajudar, por fazer comidinhas e bebidinhas gostosas, pelas conversas, pela amizade, por tudo, pois sem você eu não teria conseguido.

Às meninas da coordenação do PPGAgro, Mari, Dani e Pati, por todo o suporte e dedicação, pela eficiência em responder e resolver as minhas milhares e constantes questões, muito obrigada.

À amiga e colega de Embrapa da Embrapa Trigo, Patrícia Frizon, pela doçura, ajuda e apoio constantes, pelos cafés, almoços, conversas, auxílio nos experimentos.

Ao meu coorientador professor e pesquisador da Embrapa Trigo, Dr. Leandro Vargas, que me orientou em todos os momentos, me incentivou, me alertou, me apoiou. Sem sua sabedoria não teria sequer começado, sendo que ao seu lado, pude ir mais longe. Não há palavras, só gratidão eterna.

Ao professor e pesquisador da Embrapa Trigo, Dr. José Maurício Fernandes, por todo suporte estatístico, auxílio, atenção e dedicação. Agradeço imensamente por ter me orientado diversas vezes, ter participado da minha banca de qualificação e defesa da tese, ter realizado e me ensinando análises no R. Sem sua ajuda professor, eu não teria terminado a tese.

Aos colegas e amigos do Laboratório de Plantas daninhas da Embrapa Trigo, Everson e Odirlei, que moram no meu coração, pela parceria, ajuda e apoio na pesquisa, foi muito mais agradável e divertido enfrentar todas as dificuldades da pesquisa e da vida com a companhia de vocês.

Ao amigo e colega do Laboratório de Plantas Daninhas da Embrapa Trigo, Egídio, sem o qual eu não teria terminado meus experimentos, também não teria como ir ou voltar da Embrapa, muito obrigada pelo carinho, respeito, atenção e dedicação, o mundo é melhor com pessoas como você.

Ao coordenador do Laboratório de Fisiologia da Embrapa Trigo, Dr. Osmar Rodrigues por ter disponibilizado a estrutura e os equipamentos do laboratório para minha pesquisa.

Ao analista do Laboratório de Fisiologia da Embrapa Trigo, Dr. Edson Costenaro, que gentilmente me recebeu em seu laboratório, me auxiliou e ajudou em todos os momentos. Muito obrigada pela gentileza, apoio e atenção, sem você não teria conseguido realizar todos os meus experimentos dentro do curto espaço de tempo disponível.

Ao amigo e pesquisador da Embrapa Trigo, Dr. José Eloir Denardin, que há anos me ajuda e me apoia, me ensina e inspira. Muito obrigada pelo carinho e atenção constantes e verdadeiros.

Ao professor da Universidade Federal de Pelotas, Dr. Luis Ávila, por ter me apresentado e me proporcionado realizar meu doutorado sanduíche na Dinamarca, além de me ajudar em todos os momentos. Obrigada pela gentileza e atenção.

À Universidade de Aarhus (AU), ao Centro de pesquisa de Flakkebjerg, aos funcionários do Departamento de Agroecologia, pela oportunidade de realizar a minha pesquisa em uma universidade de excelência. Muito obrigada por toda ajuda e suporte.

Ao professor e coordenador do Departamento de Agroecologia da AU, Dr. Per Kudsk, por se disponibilizar a ser meu orientador estrangeiro e me receber com tamanha hospitalidade, me proporcionando toda estrutura técnica para trabalhar.

Ao meu supervisor e cientista senior da AU, Dr. Peter Kryger, que se dedicou a me ajudar a desenvolver a modelagem estatística da minha tese, buscou entender e auxiliar de todas as formas. Muito obrigada pela dedicação e atenção, sem sua supervisão eu não teria aprendido tanto. Agradeço também ao professor Dr. Bo Melander, pela orientação e ajuda desde o meu primeiro dia em Flakkebjerg.

Ao professor e coordenador do grupo de pesquisa de estatística aplicada de AU, Dr. Rodrigo Labouriau, que realizou todo o trabalho de modelagem dos dados de germinação, me deu horas de consultoria, me ensinou e explicou diversas vezes cada passo do desenvolvimento do modelo. Além disso, me apresentou um mundo novo de estatística e também de fisiologia vegetal por meio da termodinâmica. Rodrigo, você mudou a minha vida para sempre, muita gratidão a você e a todo o seu grupo de pesquisa, em especial a Shima que auxiliou diretamente na modelagem dos dados.

À Ananda Scherner, que me apresentou tudo e todos na Dinamarca, me ajudou com a tese, com a vida, com tudo. Sem seu apoio e suporte, minha experiência não teria sido tão maravilhosa e transformadora. Muito obrigada pelo carinho, atenção e dedicação.

Às colegas e amigas que fiz na Dinamarca, Antje, Marielle e Mariola, que me acolheram de coração aberto, me ajudaram em todos os sentidos. Muito obrigada por todo carinho e atenção, aprendi e cresci muito com vocês.

Às minhas amigas, Clarissa e Gabi, que me ajudaram a contar semente, a montar experimento, seguraram a barra quando mais precisei, e me ajudaram a ser feliz, a sorrir mesmo com o coração em pedaços. Amizade verdadeira que ultrapassa a barreira do tempo e distância. Gratidão minhas lindas, sem vocês não teria conseguido seguir em frente.

Ao meu GV lindo e a nossa Santa Beatriz poderosa, que foram minha fonte de fé, força e coragem, obrigada por me colherem e me apoiarem ao longo dessa jornada, amo cada uma de vocês, minhas meninas lindas: Chai, Cla, Dani, Inda, Kari, Mari, Nessa, Nine e Vero.

À minha linda Mãe Jane, que foi a minha base forte, meu porto seguro, durante toda essa jornada, sem suas comidinhas, mimos e sua coragem, não teria sequer me levantado, mas com sua força, as quedas só me fortaleceram ainda mais. Aos amandos manos Ale, Mathias e Pam (cunhada), e suas filhas e minhas afilhadas lindas, Laurinha e Pepe, todos vocês são minha fortaleza e fonte de inspiração eterna.

Ao meu companheiro de vida Germano, que voltou à minha vida no momento mais decisivo, me dando todo apoio técnico e suporte emocional que precisava. Sem você não teria conseguido ter a experiência mais transformadora da minha vida. Muito obrigada por tornar tudo mais fácil e melhor.

## **EPIGRAFE**

“Insanity is doing the same thing over and over again and expecting different results”  
(Albert Einstein).

## RESUMO

Hoffmann, Andrea Ferreira. **Modelagem da germinação e do alongamento de plântula de espécies de plantas daninhas poáceas**. 171 f. Tese (Doutorado em agronomia) – Universidade de Passo Fundo, Passo Fundo, 2017.

Plantas daninhas são prejudiciais às culturas agrícolas e modelos de predição da emergência de plântulas representam uma ferramenta poderosa para o manejo dessas plantas. Dado que os processos de germinação de sementes e alongamento de raiz primária e parte aérea compõem a emergência de plântulas, a modelagem desses processos mostra-se necessária ao desenvolvimento de modelos de simulação de emergência. Portanto, o objetivo da presente pesquisa foi realizar a modelagem da germinação e do alongamento de raiz primária e parte aérea das espécies de plantas daninhas poáceas *Eleusine indica* (L.) Gaertn., *Digitaria insularis* (L.) Fedde. e *Digitaria horizontalis* Willd., para fornecer informações sobre a biologia da emergência dessas espécies que auxiliem a incorporação dos modelos de predição da emergência no manejo de plantas daninhas em cultivos agrícolas. Essa pesquisa constituiu-se de dois capítulos, nos quais buscou-se: (1) analisar a relação de água e temperatura na germinação de sementes, verificando se esses fatores agem separadamente ou combinados na germinação e como esse efeito afeta a biologia da germinação de diferentes espécies de plantas daninhas poáceas; (2) avaliar o efeito da temperatura no processo de alongamento de raiz primária e parte aérea das espécies *E. indica*, *D. insularis* e *D. horizontalis*. No primeiro capítulo realizou-se a modelagem da taxa de germinação combinando-se nove regimes de temperatura e oito potenciais hídricos, utilizando uma variação do modelo proporcional de Cox para tempo discreto. Em relação à faixa de temperatura para a germinação: *E. indica* apresentou variação de 40 °C (12,5 a 42,5 °C), *D. insularis* de 10 °C (27,5 a 37,5 °C) e *D. horizontalis* de 35 °C (17,5 a 42,5 °C). A taxa de germinação apresentou diferentes respostas a temperatura em diferentes potenciais hídricos para as três espécies. Verificou-se que o comportamento da germinação varia com a espécie e com a combinação de potencial hídrico e temperatura. A utilização do modelo de Cox proporcionou uma nova maneira de analisar a relação de água e temperatura na germinação de plantas daninhas. No segundo capítulo realizou-se a modelagem do alongamento de raiz primária e parte aérea com nove regimes de temperatura, sendo que os dados foram ajustados a um modelo logístico de três parâmetros. Os processos de alongamento de raiz primária e parte aérea ocorreram na faixa de temperatura de 12,5 a 42,5 °C nas três espécies avaliadas. No entanto, a temperatura afetou de forma específica o processo de alongamento de raiz primária e parte aérea das espécies, apresentando efeitos diferentes na velocidade e na extensão do alongamento em cada processo e espécie estudados. Mostrou-se que ao se analisar o comportamento geral da germinação de sementes e do alongamento de plântulas das espécies estudadas é possível derivar estratégias de manejo. Isso porque as informações geradas pela modelagem desses processos não são prontamente aplicáveis, primeiro é preciso entender o processo com um todo, para então transformá-las em conhecimento aplicado e ferramentas para auxiliar no manejo de plantas daninhas de difícil controle, como *D. insularis* e *E. indica*, evitando que espécies de fácil controle como *D. horizontalis* se tornem um problema.

Palavras-chave: 1. Temperatura. 2. Potencial hídrico. 3. *Eleusine indica*. 4. *Digitaria insularis*. 5. *Digitaria horizontalis*.

## ABSTRACT

Hoffmann, Andrea Ferreira. **Modelling germination and seedling elongation of grass weed species**. 171 f. Thesis (PhD in Agronomy) – University of Passo Fundo, Passo Fundo, 2017.

Weeds are harmful to crops and seedling emergence prediction models represent a potentially powerful tool for weed management. Considering that seedling emergence comprises the processes of seed germination and radicle and shoot elongation, both processes need to be modelling to create models for predicting seedlings emergence. Consequently, we aimed to model the seed germination and seedling radicle and shoot elongation of the grass weed species *Eleusine indica* (L.) Gaertn., *Digitaria insularis* (L.) Fedde. e *Digitaria horizontalis* Willd., to provide information on seedlings emergence biology of these three species to help incorporate emergence prediction models into weed management in crops. The research held two chapter, in which we attempted: (1) to analyse the water and temperature relation on seed germination by verifying whether these factors act separately or combined on seed germination, and how this effect affects the germination biology of different species of weeds; (2) to evaluate the temperature effect on radicle-shoot elongation process of *E. indica*, *D. insularis* e *D. horizontalis*. In the first chapter, the seed germination rate was modelled by combining nine temperature regimes and eight water potentials with the variant of the Cox proportional model with discrete time. Regarding the temperature range for seed germination: *E. indica* displayed a variation of 40 °C (from 12,5 to 42,5 °C), *D. insularis* of 10 °C (from 27,5 to 37,5 °C), and *D. horizontalis* of 35 °C (from 17,5 to 42,5 °C). The seed germination rate showed different temperature responses to different water potentials for the three species studied. We found that the germination behaviour varies with the species and with the combination of water potential and temperature. The Cox model application provided a new approach to analyse the water and temperature relation on weed seed germination. In the second chapter, the radicle-shoot elongation was modelled with nine temperature regimes by fitting a three-parameter logistic model. Radicle and shoot elongation processes occurred in the temperature range from 12,5 to 42,5 °C for all three species evaluated. However, the temperature specifically affected the radicle and shoot elongation process of the species, presenting different effects on elongation velocity and extension in each process and species studied. We showed to be possible to derive weed management strategies by analysing the general behaviour of seed germination and seedling elongation of the species studied. Actually, the information produced by modelling these processes are not readily applicable, first it seems mandatory to understand the process as a whole, and then to transform them into applied knowledge and tools to strengthen the weeds management of difficult control species, such as *D. insularis* and *E. indica*, preventing that easy control species like *D. horizontalis* become a problem.

Key words: 1. Temperature. 2. Water potential. 3. *Digitaria horizontalis*. 4. *Digitaria insularis*. 5. *Eleusine indica*.

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO</b>	<b>15</b>
<b>2</b>	<b>REVISÃO DA LITERATURA</b>	<b>18</b>
2.1	<i>Sobre a relação de água e temperatura na germinação de sementes</i>	18
2.2	<i>Uma visão termodinâmica da geminação de sementes</i>	26
2.3	<i>Sobre a dormência de sementes</i>	32
2.4	<i>Análise de sobrevivência</i>	36
2.4.1	Análise de sobrevivência na germinação de sementes	39
2.5	<i>Modelagem do crescimento pré-emergente de plântulas</i>	41
2.6	<i>Sobre o efeito da temperatura e da umidade do solo na emergência de plantas daninhas</i>	42
2.7	<i>Biologia das espécies de plantas daninhas estudadas</i>	45
<b>3</b>	<b>CAPÍTULO I - MODELAGEM DA GERMINAÇÃO DE SEMENTES DE PLANTAS DANINHAS POÁCEAS</b>	<b>49</b>
3.1	<i>Resumo</i>	49
3.2	<i>Introdução</i>	50
3.3	<i>Material e Métodos</i>	52
3.3.1	Espécies estudadas	52
3.3.2	Coleta e preparação das sementes	53
3.3.3	Experimentos de germinação	54
3.3.4	Modelagem da taxa de germinação	55
3.4	<i>Resultados</i>	59
3.4.1	<i>Baseline</i> e taxa de germinação relativa	59
3.5	<i>Discussão</i>	74
3.5.1	Modelagem da taxa de germinação das sementes das espécies avaliadas	74
3.5.2	Biologia e padrão de germinação de sementes de <i>Eleusine indica</i>	85
3.5.3	Biologia e padrão de germinação de sementes de <i>Digitaria insularis</i>	93
3.5.4	Biologia e padrão de germinação de sementes de <i>Digitaria horizontalis</i>	105
3.5.5	Sobre a relação de água e temperatura na taxa de germinação das sementes	111
3.6	<i>Conclusões</i>	125
<b>4</b>	<b>CAPÍTULO II – MODELAGEM DO ALONGAMENTO DA RAIZ PRIMÁRIA E DA PARTE AÉREA DE PLÂNTULAS DE PLANTAS DANINHAS POÁCEAS</b>	<b>127</b>

4.1	<i>Resumo</i>	127
4.2	<i>Introdução</i>	128
4.3	<i>Material e Métodos</i>	129
4.4	<i>Resultados e Discussão</i>	131
4.5	<i>Conclusões</i>	168
<b>5</b>	<b>CONCLUSÃO GERAL</b>	<b>170</b>
	<b>REFERÊNCIAS</b>	<b>172</b>
	<b>APÊNDICES</b>	<b>198</b>
<i>Apêndice I</i>	<i>Tabela 8 - Probabilidade de germinação (<math>\lambda d_{t_{\psi r k}}</math>) de <i>E. indica</i></i>	199
<i>Apêndice II</i>	<i>Tabela 9 - Probabilidade de germinação (<math>\lambda d_{t_{\psi r k}}</math>) de <i>D. insularis</i></i>	202
<i>Apêndice III</i>	<i>Tabela 10 - Probabilidade de germinação (<math>\lambda d_{t_{\psi r k}}</math>) de <i>D. horizontalis</i></i>	203
<i>Apêndice IV</i>	<i>Tabela 11 - Teste de viabilidade das sementes da espécie <i>D. insularis</i></i>	205
<i>Apêndice V</i>	<i>Tabela 12 - Teste de viabilidade das sementes da espécie <i>D. horizontalis</i></i>	206
<i>Apêndice VI</i>	<i>Tabela 13 - Teste de viabilidade das sementes da espécie <i>E. indica</i></i>	207

## 1 INTRODUÇÃO

Plantas daninhas são prejudiciais às culturas agrícolas, pois sua interferência no crescimento e no desenvolvimento de espécies vegetais acarreta significativas reduções no rendimento das culturas (LEGUIZAMÓN; VERDELLI; ACCIARESI, 2012). Na cultura da soja, por exemplo, espécies da família poaceae destacam-se como plantas daninhas de alto potencial competitivo (BARROSO et al., 2010). No Brasil, espécies poáceas causam maiores danos à soja se comparadas a dicotiledôneas, sendo que espécies como a *Brachiaria plantaginea* (Link) Hitchc. são capazes de reduzir em até 82% o rendimento de grãos (FLECK; CANDEMIL, 1995). Enquanto na cultura do milho a presença da planta daninha *Digitaria insularis* (L.) provocou redução de aproximadamente 30% na produtividade dessa cultura (GEMELLI et al., 2013).

O uso de herbicida é o método de controle de plantas daninhas mais utilizado no mundo (YAMASHITA et al., 2008). Dentro desse contexto, a tecnologia de soja tolerante ao glifosato revolucionou o manejo de plantas daninhas ao possibilitar a aplicação do herbicida em pós-emergência. Contudo, dada à flexibilidade que o herbicida glifosato associado à soja RR (*Roundup Ready*) oferece para o controle de diferentes espécies de plantas daninhas, independente do estágio de desenvolvimento, tem se dado pouca atenção ao manejo dessas plantas (SPADER; MAKUCH, 2010). Devido a tal displicência, hoje as principais discussões a respeito do manejo de plantas daninhas nas culturas agrícolas se voltam aos novos casos de resistência a herbicidas (LÓPEZ-OVEJERO et al., 2006). Apesar das melhorias condicionadas pela tecnologia, o avanço da resistência a herbicidas evidencia que o controle químico isolado não é mais capaz de propiciar o manejo eficiente de plantas daninhas. Isso porque essas plantas se adaptam facilmente ao manejo cultural e aos herbicidas, sendo que a alta produção de sementes e a dormência garantem às daninhas a perpetuação da espécie e conferem capacidade competitiva.

Contudo, as informações sobre a biologia e a tecnologia de sementes de plantas daninhas ainda se mostram insuficientes na literatura. Esse tipo de conhecimento é muito importante para a agricultura, pois o sucesso do uso de herbicidas pós-emergentes depende da habilidade do produtor em determinar o momento correto de controlar as plantas daninhas (FLECK et al., 2002). Portanto, o conhecimento dos aspectos relacionados à germinação e à emergência, como temperatura, causas de dormência e a profundidade máxima que possibilita a germinação e emergência das plantas daninhas pode ser utilizado para determinar o momento ótimo para a aplicação de herbicidas em pós-emergência (GUO; AL-KHATIB, 2003).

Nesse sentido, há abordagens mecanicistas e empíricas para prever a emergência de plântulas de plantas daninhas. Os modelos mecanicistas são baseados em processos biofísicos e exigem um profundo conhecimento da biologia e ecologia das espécies (COLBACH et al., 2006). Por isso, acredita-se que tais modelos podem proporcionar uma abordagem robusta para prever a emergência das plântulas e podem ter uma ampla gama de aplicações (IZQUIERDO et al., 2013). Contudo, independente da abordagem ser mecanística ou empírica, a utilização de parâmetros biológicos e condições ambientais é essencial para o desenvolvimento de um modelo que prevê a emergência de plântulas de plantas daninhas em condições de campo. A capacidade de prever a fenologia de emergência de plantas daninhas em função de sistema de semeadura direta, rotação de culturas, tipo de solo e condições climáticas prevalentes é fundamental para a compreensão da interferência das plantas daninhas na cultura (ROMAN et al., 1999).

Aponta-se então que informações referentes às taxas de emergência de espécies de um banco de sementes no solo podem auxiliar na elaboração de estratégias de manejos com uso racional de herbicidas. Isso porque, dada a complexidade dos sistemas de manejo agrícola e os riscos ambientais envolvidos na utilização de herbicidas, a predição da germinação de plantas daninhas é uma ferramenta potencialmente valiosa (VOLL et al., 1997). Por fim, destaca-se que os modelos que descrevem a germinação de sementes e o alongamento de raiz primária e parte aérea de plântulas de espécies daninhas podem também ser úteis em outros processos de crescimento e desenvolvimento em que a interação de potencial hídrico e temperatura desempenham um papel crucial. Isso porque

a descrição das taxas do alongamento de raiz primária e parte aérea dessas plântulas em função da temperatura é importante para a integração de germinação das sementes e do crescimento pré-emergente das plântulas de espécies daninhas em modelos que predizem a sua emergência em condições de campo, ou seja, onde os fatores ambientais variam de forma dinâmica e imprevisível (ROMAN et al., 1999).

Com isso, é imperativo conhecer e prever padrões de emergência de plântulas de espécies daninhas sazonais para programas de manejo (BRADFORD, 2002) baseados na fenologia da emergência. Para tanto, a modelagem da germinação e do alongamento de raiz primária e parte aérea de plântulas de plantas daninhas é necessária à construção de um modelo de simulação de emergência, uma vez que fornecem os parâmetros necessários para modelar tais processos (CARBERRY; CAMPBELL, 1989). Portanto a presente pesquisa teve por objetivo realizar a modelagem da germinação de sementes e do alongamento de parte aérea e raiz primária de plântulas das espécies de plantas daninhas poáceas *Eleusine indica* (L.) Gaertn., *Digitaria insularis* (L.) Fedde. e *Digitaria horizontalis* Willd., a fim de gerar conhecimento sobre a biologia das fases iniciais de desenvolvimento dessas espécies que possam auxiliar a aperfeiçoar e incorporar modelos de predição de emergência dessas plântulas ao manejo de plantas daninha em cultivos agrícolas.

A presente tese foi estruturada em dois capítulos, nos quais as pesquisas foram desenvolvidas de forma independente. O primeiro capítulo apresentou a modelagem da taxa de germinação de sementes, analisando-se a relação de água e temperatura na germinação de sementes e o efeito desses fatores na distribuição e na velocidade da germinação de diferentes espécies. No segundo capítulo foi realizada a modelagem dos processos de alongamento de raiz primária e parte aérea de plântulas, avaliando-se o efeito da temperatura em cada um desses processos, bem como na velocidade e na extensão do alongamento de plântulas das espécies *E. indica*, *D. insularis* e *D. horizontalis*.

## 2 REVISÃO DA LITERATURA

### 2.1 Sobre a relação de água e temperatura na germinação de sementes

O processo de germinação de sementes é usualmente estudado a partir da curva de hidratação da semente, classificada como curva trifásica de absorção de água: rápida absorção inicial de água (fase I), período lag com pouca mudança no conteúdo de água (fase II), outra absorção de água de forma rápida, marcada pela protrusão da raiz primária (germinação - fase III) (BEWLEY; BLACK, 1982, p. 276). A embebição (fase I) é considerada um processo físico conduzido pelas forças mátricas da semente e da água disponível no meio circundante (por exemplo, solo), a qual é descrita pelas leis da difusão (gradiente de água) e dos fluxos hidráulicos (potencial hídrico). De acordo com a visão puramente física, a água se move de uma concentração elevada ou de um potencial hídrico elevado para uma baixa concentração ou baixo potencial, logo a entrada de água na semente durante embebição se daria pela existência da diferença entre o teor de água da semente e do meio circundante (VERTUCCI, 1989, p. 94).

No entanto, o processo de embebição não é tão simples assim para ser descrito apenas pelo viés das leis da física, tornando-se necessário considerar a interação com a biologia da semente e as condições ambientais. Isso porque, de forma geral, a entrada de água na semente somente ocorre se houver o gradiente de água entre o meio e a semente, porém a velocidade em que a água entra na semente é função da biologia da semente e das condições ambientais. Lembrando-se que a velocidade com que a água entra na semente está diretamente relacionada ao vigor da semente. Isso porque se a embebição for muito rápida pode causar danos de embebição que podem diminuir a germinação e se for muito lenta pode inviabilizar a germinação. Com relação ao dano de embebição, há uma relação direta entre quantidade de água disponível e temperatura (VERTUCCI, 1989, p. 93). À medida que a semente se hidrata, torna-se particularmente sensível a temperaturas baixas e rápida embebição, o que pode levar a maiores perdas de solutos e macromoléculas, ou a reiniciar o metabolismo de forma defeituosa (DUKE; KAKEFUDA, 1981; VERTUCCI; LEOPOLD, 1984). Isso acontece porque as membranas de sementes secas estão em um estado desorganizado, possivelmente não

lamelar e, como tal, são barreiras ineficientes para o movimento de água e solutos. As condições durante a fase inicial de embebição de sementes são críticas para a sobrevivência e germinação bem-sucedida, pois, ao serem hidratadas, as membranas estão se reorganizando em uma configuração bicamada contínua exibindo propriedades semipermeáveis eficientes. Taxas excessivas de absorção de água antes da reorganização podem levar ao deslocamento de componentes da membrana, mistura prejudicial de compostos celulares e perda de componentes celulares pelo vazamento em meio aquoso (SIMON, 1978, p. 208).

A sensibilidade das sementes ao estresse por embebição é controlada por três fatores: o teor de água inicial da semente, a temperatura do meio e a taxa na qual a água é tomada (POLLOCK, 1969, p. 910). A interação da umidade inicial da semente, temperatura e taxa de embebição tem um efeito dramático no vigor das plântulas. Em sementes de *Urochloa ruziziensis* com teores de água de 11,3 e 14,6% apresentaram maior germinação e crescimento de plântulas em condições de diminuição de disponibilidade hídrica do que sementes com 9,5% (MASETTO; RIBEIRO; REZENDE, 2013). A combinação de rápida embebição, baixa umidade da semente e baixa temperatura (5 °C) diminui fortemente o vigor das plântulas. Por outro lado, tanto na embebição rápida com temperatura de 25 °C, como na embebição lenta e temperatura baixa, o dano é muito pequeno ou inexistente (VERTUCCI, 1989, p. 93).

Os danos da membrana são particularmente altos quando a baixa temperatura está associada à expansão do tecido. Dois fatores que podem contribuir para o dano às membranas que se expandem a baixas temperaturas são a ocorrência de uma transição de fase nos lipídios da membrana no frio e a menor elasticidade das membranas no frio, levando a uma maior vulnerabilidade à expansão. Isso porque baixas temperaturas interferem com a expansão da membrana, possivelmente reduzindo a elasticidade e dificultando a incorporação de material lipídico durante a expansão da membrana. A expansão de tecidos a baixas temperaturas pode causar lesões nas membranas celulares, que contribui para a ocorrência de danos pelo frio (WILLING; LEOPOLD, 1983). Um estudo recente sobre mudanças nos lipídios da membrana durante a embebição em temperaturas normais e baixas em sementes de soja indicou que a composição lipídica da

membrana foi reorganizada especificamente durante a germinação e o dano por frio foi causada pela formação de PA (ácido fosfatídico) mediada por PLD (fosfolipase D) (YU; LI; LI, 2015).

He et al. (2017) revelaram o mecanismo subjacente de danos por frio em nível molecular utilizando o sequenciamento de RNA para investigar expressões genéticas no embrião de milho exposto a baixas temperaturas na embebição. Os autores identificaram 327 genes diferencialmente expressos (DEGs) entre sementes secas (CK0) e sementes embebidas por duas horas a 5 °C (LT2), foram caracterizados 15 genes específicos com funções de membrana plasmática (PM) pertencentes ao metabolismo lipídico, estresse, sinalização e transporte e a maioria apresentou padrão de regulação negativa (inibição) sob estresse por frio. Sementes transferidas para temperatura de 25 °C para recuperação (LT3), demonstraram mudanças notáveis no embrião de milho. Foram encontrados 873 DEGs, incluindo muitos genes relacionados à PM entre LT2 e LT3, alguns dos quais apresentaram aumento significativo após uma hora de recuperação. Além disso, 15 genes que codificam o tráfico vesicular intracelular de proteínas foram diferencialmente expressos apenas no estágio de recuperação. Os autores sugeriram que o tráfico de vesículas intracelulares pode ser essencial à recuperação da PM por meio do movimento de rotação da PM. Além disso, a partir de análises do transcriptoma em embriões embebidos em condições normais (25 °C) foram identificados 651 DEGs, principalmente envolvidos no metabolismo de proteínas, regulação transcricional, sinalização e produção de energia (HE et al., 2017).

O estágio inicial de embebição mostra-se crítico, pois embebição em temperatura de 25 °C seguida de exposição a baixa temperatura, não causa lesões nos tecidos e membranas das sementes. O revestimento da semente, ao impedir a absorção de água, pode permitir que a semente evite lesões (POLLOCK; TOOLE, 1966, p. 226). A remoção do tegumento de sementes secas de soja antes da embebição, provoca danos severos nos cotilédones durante as primeiras cinco horas de absorção de água. Isso porque o tegumento não regula a incorporação de água em si, mas sim a taxa em que a água encontrou o hipocótilo, a raiz primária e os cotilédones através da camada interna do tegumento da semente e, assim, impede a destruição dos tecidos da semente no início de

embebição (KOIZUMI et al., 2008). Este mecanismo de proteção é mais eficaz em baixa temperatura e alto estresse hídrico. Imediatamente após a embebição em baixa temperatura, eixos danificados perdem materiais orgânicos, provavelmente nucleotídeos. Essa perda de materiais orgânicos é uma potencial influência sobre os microrganismos do solo e, em conjunto com a sensibilidade à temperatura, o vigor e o efeito do revestimento de sementes apresentam indubitavelmente importância no controle da variabilidade potencial da germinação em uma população de sementes. O revestimento de semente intacto proporciona um mecanismo de proteção que previne ou minimiza o dano pelo frio. Em muitas sementes de leguminosas, inclusive em *Phaseolus lunatus* L., o tegumento de sementes tende a ser impermeável à água, e a semente é considerada dura (POLLOCK; TOOLE, 1966, p. 228).

Meyer, Steudle e Peterson (2007), estudando sementes de soja (*Glycine max* L. Merr.), confirmaram que o atributo de semente dura é uma característica do tegumento da semente, uma vez que embriões isolados de sementes duras e permeáveis absorveram água na mesma velocidade. Em sementes normais, a absorção de água ocorre pelas áreas da micrópila, rafe ou hilo (KYLE; RANDALL, 1963, p. 474). Sementes armazenadas a baixas umidades relativas, essas áreas de absorção de água tendem a fechar-se firmemente quando a água se torna novamente disponível, atuando assim como uma válvula para limitar a absorção de água (HYDE, 1954, p. 241). A baixa temperatura e o aumento do potencial hídrico provocam o aumento do número de sementes duras e/ou do tempo até o início da absorção de água, mantendo assim as sementes secas e insensíveis à lesão de resfriamento. Observações sugerem que muitas sementes intactas evitam lesões por temperatura ao não absorverem água, e que este mecanismo de proteção é, por si só, sensível à temperatura (POLLOCK; TOOLE, 1966, p. 228). Além disso, Miano e Augusto (2015) verificaram que o comportamento de hidratação de feijões Adzuki (*Vigna angularis*) muda em função do seu teor inicial de umidade. A cinética de hidratação em diferentes teores iniciais de umidade demonstrou que o tegumento da semente é impermeável quando o teor de umidade do grão é baixo, de modo que a entrada de água ocorre apenas pelo hilo. No entanto, quando o revestimento da semente está com a

umidade acima de ~20% d.b. (base de sólidos secos), a água entra também pelo tegumento da semente (MIANO; AUGUSTO, 2015).

Além disso, destaca-se que uma rápida embebição em sementes com baixo teor de água pode desencadear alterações transitórias ou permanentes na conformação e na estrutura do sistema de membranas celulares, dependendo da intensidade dos danos (HOEKSTRA et al., 1999). Costa et al. (2008) verificaram que o efeito da pré-hidratação de sementes de ervilha (*Pisum sativum* L.) em atmosfera saturada ou substrato umedecido afetou de maneira diferente o processo de reestruturação do sistema de membranas celulares, refletindo-se em alterações no padrão de lixiviação de eletrólitos. Com isso, os autores destacam que a pré-hidratação das sementes para o teste de condutividade elétrica deve ser lenta em genótipos suscetíveis ao dano por embebição, possibilitando ao sistema de membranas tempo de reparação a danos pré-existentes. Assim o sistema de membrana pode restabelecer sua integridade e funcionalidade, capacitando a semente para a retomada do crescimento após ganhos adicionais de água ao longo do processo germinativo (COSTA et al., 2008). Tratamentos de pré-hidratação em atmosfera saturada e substrato umedecido por quatro e seis horas diminuíram danos causados às sementes de soja com baixo teor de água. Nesse caso, a pré-hidratação das sementes proporcionou menor quantidade de solutos lixiviados, reduziu o valor de condutividade elétrica e promoveu um melhor desempenho das sementes de soja nos testes de germinação e de emergência de plântulas em campo (SILVA; VILLELA, 2011).

As mudanças na difusividade da semente, ou seja, da permeabilidade a água, com o conteúdo de água na semente, sugerem que existem duas fases de absorção de água durante a embebição: uma fase inicial para umedecer e uma fase subsequente de fluxo hidráulico. Mudanças no volume associado à absorção de água indicam que há uma abertura de biopolímeros com a absorção inicial de água. Esse desdobramento (abertura) dos polímeros pode razoavelmente explicar o aumento na difusividade com o aumento inicial do teor de umidade. Conseqüentemente, mudanças na difusividade podem refletir mudanças na estrutura que ocorrem com a hidratação da semente. A mudança de estrutura que ocorre nas fases iniciais de hidratação pode igualmente contribuir para o dano por embebição (VERTUCCI, 1989, p. 112). Em sementes de soja o processo de embebição

também ocorre em duas fases, sendo a primeira controlada pela hidratação do tegumento da semente e a segunda pela hidratação dos cotilédones, com a taxa limitada pelo tegumento (MEYER; STEUDLE; PETERSON, 2007). As isotermas de hidratação de sementes de cevada (*Hordeum vulgare* L.) também revelaram duas fases: 1) compreende as primeiras 8 horas, com alta taxa de hidratação e; 2) o teor de umidade aumenta lentamente até atingir o teor de umidade de equilíbrio (MONTANUCI; JORGE; JORGE, 2015).

Na fase inicial de embebição, a taxa de aumento de volume relativo é maior do que a taxa de absorção de água. É possível que a razão da taxa de aumento de volume relativo ser maior do que a taxa de entrada de água e que a diferença entre a taxa de aumento do volume e a taxa de entrada de água aumente com o tempo durante a fase de umedecimento, seja que os biopolímeros abertos permitem mais locais para adsorção. Além de uma certa quantidade de umidade, durante a fase de fluxo hidráulico, os polímeros estão completamente abertos e o aumento do volume é devido ao volume de água que entra na semente. O desdobramento dos biopolímeros (proteínas) durante a absorção de água parece ser afetado pela temperatura, dependendo também da espécie e do tipo de tecido de reserva da semente (VERTUCCI; LEOPOLD, 1987). A esse respeito, Montanuci, Jorge e Jorge (2015) verificaram que na primeira hora do processo de hidratação de sementes de cevada a perda de sólidos em 35 °C foi 3,95% maior do que em 10 °C, sendo que os coeficientes efetivos de difusão variaram de 5,14 a  $10,8 \times 10^{-12}$  m<sup>2</sup>/s.

Evidencia-se que o dobramento (fechamento) da paisagem de energia de proteínas na presença de baixa hidratação releva que há numerosas barreiras à estrutura de energia mínima preferida em sua via de dobramento. Existem muitos locais de energia mínima que podem capturar a proteína em uma conformação molecular tridimensional inativa. Esse processo ocorre devido ao fato das proteínas dobrarem-se rapidamente em formas tridimensionais bem definidas, a qual depende da sequência primária dos seus aminoácidos. Para que isso aconteça, a paisagem de energia de dobramento das proteínas deve consistir de um funil multidimensional com apenas pequenas barreiras de energia que podem ser facilmente superadas pela energia térmica disponível. Isto requer um

mecanismo que envolva ligações flexíveis, permutáveis e extensíveis, e a ligação de hidrogênio mediada pela água mostra-se adequada para esta finalidade. Quando uma proteína está suficientemente hidratada, uma paisagem de energia potencial suavizada é evidente, permitindo que as proteínas atinjam a sua conformação de energia mínima ativa de uma forma direta e rápida (CHAPLIN, 2006).

Portanto, a difusividade da água de uma semente (isto é, a permeabilidade do sistema da semente ao fluxo de água) não é valor constante, embora tenha sido frequentemente tratada como tal. A difusividade é uma função do teor de umidade da semente, estrutura e molhabilidade (umedecimento), bem como a tensão superficial média e viscosidade da água. Na verdade, espera-se que a maioria das variáveis da semente mudem de acordo com cada semente, cada parte da semente, ou com o tempo de embebição para uma parte específica da semente. Em particular, a difusividade da semente mudará à medida que a embebição progride a partir da fase de umedecimento para a de fluxo hidráulico. Difusividade da semente, então, é fortemente dependente da microestrutura da semente, que é uma complicada função da sua morfologia composição, conteúdo de água e temperatura ambiental (VERTUCCI, 1989, p. 112).

A microestrutura da semente é suscetível de ser alterada pela temperatura e pelo teor de água da semente (VERTUCCI; LEOPOLD, 1987). Miano, García e Augusto (2015) demonstraram que o comportamento sigmoidal da cinética de hidratação foi explicado pela morfologia do grão, sendo o revestimento da semente o responsável por tal comportamento devido à lenta absorção de água inicial. A água entrou no grão por difusão através do tegumento da semente e por capilaridade pelo hilo. Além disso, o aumento na temperatura do processo de hidratação da semente resultou em maior taxa de absorção de água, menor tempo de hidratação e maior teor de umidade final, otimizando o processo (MIANO; GARCÍA; AUGUSTO, 2015). A difusividade da água na semente é, portanto, um parâmetro muito complexo e extremamente importante para o entendimento de como a semente absorve água (VERTUCCI, 1989, p. 112).

Mudanças no potencial hídrico do meio alteram as propriedades do tegumento das sementes e o baixo potencial hídrico induz baixo teor de água do tegumento e,

---

consequentemente, baixa difusão de água para o interior das sementes (HADAS, 1976, p. 480). Assim, ocorre baixa absorção de água pelas sementes, diminuindo as atividades enzimáticas, que culmina no atraso dos processos de desenvolvimento. A redução da absorção de água pelas sementes em condições de estresse parece ser o principal fator responsável pela diminuição da taxa de germinação, respiração e crescimento radicular (ASHRAF; ABU-SHAKRA, 1978, p. 135). Masetto, Ribeiro e Rezende (2013) verificaram ainda que a porcentagem e a primeira contagem de germinação das sementes, comprimento de raiz primária e parte aérea e a massa fresca das plântulas foram influenciadas negativamente pela redução nos potenciais hídricos, sendo que a intensidade do prejuízo aos processos depende do teor de água das sementes e do nível de restrição hídrica.

Ao se examinar a cinética de absorção de água em sementes, fica evidente que a embebição é afetada pelas propriedades das sementes, bem como pelo ambiente em que germinam. Um gradiente de água entre a semente e o ambiente é a força motriz (*driving force*) para a absorção de água, mas a permeabilidade da semente ao meio é mais importante na determinação da taxa. A taxa de absorção de água é fundamental para o sucesso da germinação, sendo a permeabilidade da semente uma função complexa da morfologia, estrutura, composição, umidade e temperatura da semente (VERTUCCI, 1989, p. 112).

Kornarzyński e Gładyszewska (2017) verificaram que a velocidade de absorção de água através das sementes de 11 culturas resultou da estrutura do tegumento, do tamanho e da composição química da semente. Nesse sentido, parece que há uma variedade de características das próprias sementes que interferem nos efeitos da temperatura sobre o processo de embebição de sementes, tais como: tegumentos de sementes parcialmente impermeáveis, tecidos volumosos de armazenamento e composição química (por exemplo, teor de amido) e heterogeneidade de partes individuais de sementes (MURPHY; NOLAND, 1982; SHARANAGAT; KANSAL; KUMAR, 2016). Portanto, destaca-se que a física é tão importante com a biologia para entender a absorção de água. Ao se olhar além da visão da física e pensar sobre o papel

da biologia nesse processo, é possível entender melhor o processo de embebição e seus impactos na germinação de sementes.

## 2.2 Uma visão termodinâmica da germinação de sementes

A organização de uma semente viável inclui sempre um efector de crescimento, ao qual é normalmente associado um conjunto de barreiras de difusão e uma fonte de energia potencial e de precursores metabólicos. O processo de germinação é então uma interação dessas unidades levando a uma retomada do crescimento do embrião. O fato do processo global ser fortemente afetado pela temperatura, viabiliza uma análise termobiológica dos mecanismos da germinação, sendo que a germinação de sementes em si pode auxiliar na investigação de fenômenos termobiológicos mais gerais (LABOURIAU, 1978, p. 346). Os efeitos da temperatura na germinação de sementes são complexos, pois cada estágio do processo germinativo é afetado de diferentes formas, os quais se relacionam também aos processos bioquímicos que ocorrem nas sementes (CARVALHO; NAKAGAWA, 2012, p. 151). Isso porque, a temperatura é um fator primário que afeta a taxa de desenvolvimento da planta. Na verdade, as respostas à temperatura diferem entre as espécies ao longo do seu ciclo de vida e estão relacionadas principalmente a respostas fenológicas, ou seja, aos estádios de desenvolvimento da planta. Assim, um intervalo definido de temperaturas máximas e mínimas forma os limites do crescimento observável para cada espécie. Conseqüentemente, as taxas de crescimento e desenvolvimento das plantas dependem da temperatura do meio em que estão inseridas e cada espécie tem uma faixa de temperatura específica representada por um mínimo, máximo e ótimo (HATFIELD; PRUEGER, 2015).

A noção que a porcentagem final de sementes germinadas (germinabilidade) varia com a temperatura de incubação é bem estabelecida, desdobrando-se tal dependência em três temperaturas cardeais: a) temperatura mínima ( $T_b$ ); b) temperatura máxima ( $T_{max}$ ) e; temperatura ótima ( $T_o$ ), que representa o intervalo térmico em que a germinação é máxima e uniforme. A partir dos limites extremos de temperatura emerge a questão do porquê as sementes germinam somente dentro de determinada faixa de temperatura

(LABOURIAU, 1978, p. 346). Contudo, a taxa de germinação, que é medida pela média e variância do recíproco do tempo de germinação isotérmica, muitas vezes apresenta maior dependência da temperatura do que a germinabilidade (LABOURIAU; PACHECO, 1978, p. 511). Destaca-se que normalmente as variações da taxa de germinação mostram-se heterogêneas em diferentes tratamentos de temperatura e/ou repetições do mesmo tratamento térmico (LABOURIAU, 1978, p. 346).

A germinação é um processo que consome energia, o que a torna um processo endergônico, ou seja, que absorve energia. O caráter endergônico do desenvolvimento do embrião da semente implica na existência de um processo parcial exergônico que forneça energia, demandando ainda um acoplamento energético entre os processos ender e exergônico. O acoplamento dos processos propicia a superação da barreira de energia potencial ( $E_a$  = energia livre de ativação), desencadeando assim o processo global de germinação (CARDOSO, 2009). Os efeitos térmicos na germinação são considerados nas alterações provocadas pela temperatura na capacidade germinativa, na taxa de germinação e na distribuição da frequência relativa de germinação ao longo do tempo de incubação. O principal interesse fisiológico do estudo da dependência da temperatura das taxas de germinação isotérmica encontra-se na busca de fatores limitantes e processos parciais de germinação de sementes (LABOURIAU, 1978, p. 346).

Ao aplicar leis da termodinâmica na germinação de sementes, Labouriau (1978, p. 345) propôs uma abordagem diferente, na qual as características de temperatura da germinação (LABOURIAU, 1970, p. 256) seriam estimadas como a energia de ativação desse processo (MENEHINI; VICENTE; NOROHN, 1968, p. 37; EYRING, 1935, p. 67). De acordo com Labouriau (1978, p. 348), o conhecimento que suporta tal análise se deriva da teoria da colisão de taxas de reação de processos fisiológicos, a partir da qual pressupõe-se: 1) que o processo não acontece a menos que o sistema fisiológico ultrapasse um limiar de energia ( $\Delta H^\ddagger$ , sua energia de ativação em cal/mol); 2) que a distribuição de energia dentro do sistema ocorre apenas por meio de colisões elásticas de moléculas. Contudo, a insuficiência da abordagem de energia de ativação para a cinética de processos regidos por temperatura ótima, dado que a fração de moléculas ativadas deve diminuir com o aumento da temperatura acima da ótima, demandando a existência de outro mecanismo

de distribuição de energia sobreposto a colisões moleculares no sistema. Logo, a teoria da colisão não é suficiente para explicar a cinética dos processos com temperatura ótima, como acontece na germinação de sementes da maioria das espécies. Também é evidente que as taxas de germinação das sementes devem ser analisadas por uma abordagem enfatizando a partição de energia dentro do sistema de semente.

A análise quântica de colisões moleculares em reações químicas (GLASTONE; LAIDLER; EYRING, 1941, p. 15) pressupõe que a energia é dividida entre os graus de liberdade do sistema e que a demanda energética de ativação se deve à formação de uma estrutura com potencial de energia maior que a dos reagentes e produtos, sendo que essa estrutura se encontra em equilíbrio com reagentes e produtos e instável em relação a um de seus graus de liberdade. Essa formulação, no entanto, demanda que tanto o sistema como o processo obedeçam três postulados: 1) o sistema deve ter vários graus de liberdade, entre os quais sua energia é dividida; 2) o sistema deve estar sempre em equilíbrio com o seu ambiente; 3) o processo não pode ocorrer a menos que o sistema tenha superado uma certa barreira de energia potencial ( $\Delta H_{\neq}$ ). Obviamente que a extensão dessa formulação ao processo de germinação de sementes isotérmica, demanda que tais postulados sejam atendidos (LABOURIAU, 1978, p. 350).

Nesse caso, o primeiro postulado é obedecido porque as enzimas que catalisam as reações químicas nas sementes são distribuídas entre um conjunto de conformações (KOSHLAND; KIRTLEY, 1967, p. 134) que diferem quanto à sua especificidade catalítica (BRANDTS, 1967, p. 25), representando assim os graus de liberdade do sistema fisiológico. A partição de energia entre os graus de liberdade do sistema pode então ser visualizada como eventualmente ativando um número de reações diferentes, à medida que os respectivos limiares de  $\Delta H_{\neq}$  são atingidos. O segundo postulado se apoia na variação da conformação de proteínas com a temperatura (BRANDTS, 1967, p. 55) que implica a dependência da velocidade da taxa a temperatura, expressando o equilíbrio entre a semente e o ambiente em que está inserida durante a germinação. Já o terceiro postulado se refere ao caráter endergônico de todo o processo de germinação (KOLLER et al., 1962, p. 453), no qual a germinação somente prossegue se determinado limiar de energia,  $\Delta H_{\neq}$ , é superado pela drenagem de energia das ligações químicas das reservas das sementes,

acoplando o metabolismo das sementes ao crescimento do embrião (LABOURIAU, 1978, p. 351).

Nesse contexto, destaca-se que os valores negativos de  $\Delta H_{\neq n}$  fornecem informações interessantes e consideráveis, pois sua ocorrência denuncia a existência de processos parciais não acoplados ao crescimento de embriões. A ativação térmica desses processos desvia energia, causando uma partição de energia desfavorável à germinação. Essas considerações levam a um conceito de germinação como uma cadeia altamente ramificada de processos parciais. Assim, na faixa em que a germinação é limitada apenas por processos de difusão, a porcentagem de germinação é afetada apenas por variações térmicas. Em temperaturas supra-ótimas, em que  $\Delta H_{\neq n}$  (variação líquida da energia de ativação) é maior do que 12 kcal/mol, à medida que a temperatura de incubação isotérmica aumenta, a partição de energia se torna cada vez menos favorável aos processos parciais acoplados ao crescimento do embrião, até que a  $T_{max}$  seja atingida, na qual toda a energia é dissipada. Neste ponto, a germinação é limitada por processos como fusão ou evaporação de substâncias e desnaturação de proteínas. Consequentemente, todos os processos mediados por enzimas ficam prejudicados (LABOURIAU, 1978, p. 355). No caso de sementes de *Lotus subbiflorus* a germinação pode ser limitada por processos de difusão entre 5 e 30 °C, uma vez que este fenômeno somente limita a velocidade de um processo quando os valores de  $\Delta H_{\neq n}$  (variação líquida da energia de ativação) são inferiores a 12 K kcal/mol (LOPES; FRANKE, 2011).

Souza Filho, Tozzi e Takaki (2011) utilizaram o modelo de entalpia de ativação para obter o melhor intervalo de temperatura para germinação de sementes escarificadas de *Canna indica* L. A espécie mostrou germinabilidade de sementes em uma ampla faixa de temperatura (10-40 °C) sendo a faixa de temperatura ideal entre 13,84 e 34,41 °C, determinada pela entalpia de ativação. Sousa et al. (2015) determinaram as propriedades termodinâmicas do processo de sorção de água em sementes de nabo forrageiro (*Raphanus sativus* L.). Os autores observaram que com o incremento do teor de água ocorre o aumento da energia necessária para a evaporação da água nas sementes de nabo forrageiro, sendo que os valores do calor isostérico integral de dessorção, na faixa de teor de água de 3,33 a 11,30 (% b.d.), variam de 4.222,70 a 2.870,34 kJ/kg. Com a elevação

do teor de umidade de equilíbrio há um aumento da entropia diferencial e da energia livre de Gibbs que apresenta valores positivos demonstrando não-espontaneidade no processo de dessecagem nas sementes. Portanto, a teoria de compensação entalpia-entropia pode ser satisfatoriamente aplicada ao fenômeno de dessecagem, uma vez que o processo de dessecagem da água das sementes de nabo forrageiro é controlado pela entalpia (SOUSA et al., 2015). Resultados semelhantes foram encontrados para sementes de pimenta (*Capsicum chinense* L.) (SILVA et al., 2016) e de mamona (*Ricinus communis* L.) (GONELI et al., 2016). Oliveira et al. (2014) ao analisar a secagem de sementes de soja verificaram que o coeficiente de difusão efetivo da semente aumentou com a temperatura do ar e foi descrito pela equação de Arrhenius. Uma energia de ativação de 22,77 kJ/mol foi relatada para difusão líquida na secagem da soja. A entalpia e a entropia diminuíram com o aumento da temperatura, enquanto a energia livre de Gibbs aumentou com o aumento da temperatura de secagem (OLIVEIRA et al., 2014).

De fato, na germinação das sementes, como em qualquer processo com uma temperatura ótima, as variações de energia de ativação ( $\Delta H^\ddagger$ ), são negativas a temperaturas supra-ótimas. Isto implica tanto a natureza composta do processo global como a ocorrência de passos parciais antagônicos (LABOURIAU, 1978, p. 357). Para cada passo da reação enzimática a reação lateral de transconformação da enzima proporciona uma ramificação potencial da sequência, que afeta a taxa global por meio de alterações no catalisador (e conseqüentemente na velocidade) de um dos passos. Por outro lado, o intervalo de temperatura abaixo de 10-15 °C define claramente uma faixa de estresse para a germinação de várias sementes de origem tropical (VALLEJOS, 1981, p. 485). O tratamento a baixa temperatura também proporciona um meio de discriminação dos processos parciais de germinação, pois seus efeitos diferem de acordo com o tempo em que são aplicados (POLLOCK; TOOLE, 1966, p. 228). Há evidências que o efeito do dano pelo frio ocorre no início da germinação (CHRISTIANSEN, 1968, p. 744; HE et al., 2017), sugerindo a interpretação de que temperaturas abaixo de 10 °C agem principalmente em citomembranas. Resumidamente, essa visão da germinação considera a limitação de sua taxa próximo a ambos os pontos cardeais extremos, como resultante de

dois efeitos opostos da transconformação das proteínas (LABOURIAU; OSBORN, 1984, p. 292).

Assim, no caso da germinação, a  $\Delta H \neq$  deve variar com a temperatura, sendo que a análise de sua distribuição ao longo de todo o intervalo térmico sugere que em temperaturas sub-ótimas a variação de  $\Delta H \neq$  é positiva, significando que a velocidade de germinação é limitada por processos parciais voltados ao crescimento do embrião. Na faixa supra-ótima  $\Delta H \neq$  é negativo, indicando a predominância de processos antagônicos à germinação. Em temperaturas ótimas, a velocidade deve ser limitada principalmente por processos de difusão, como a embebição. Nas temperaturas extremas  $\Delta H \neq$  é alta, sendo que o processo de germinação cessaria devido a uma demanda de energia acima da capacidade de suprimento energético pelas reações metabólicas exergônicas. Além disso, valores elevados de  $\Delta H \neq$  indicam a existência de processos de termodenaturação de proteínas, que podem afetar a percepção e a capacidade de transdução do sinal térmico na semente. Dado que a distribuição das frequências de germinação isotérmica pode variar com a temperatura, a análise dessas distribuições sugere hipóteses sobre como o sinal térmico é percebido pela semente (CARDOSO, 2009).

Nesse sentido, já que o controle ambiental (ou qualquer outro) supõe a transferência de informações que, por conseguinte, gera um custo de energia (WIENER, 1954, p. 39), pela visão termodinâmica, um processo tem sempre uma contrapartida de comunicação. Há indícios que isso acontece na germinação de sementes. De fato, a transmissão de energia térmica do ambiente para o efector de crescimento de sementes (por colisões moleculares ou via sinal térmico sobreposto) remete à abordagem de energia de ativação da germinação de sementes. Nesse caso, a taxa de germinação é sempre consideravelmente menor que a taxa de ativação, enquanto na teoria da comunicação a frequência se mensura em “ruído quântico, um limite superior da taxa de transmissão de informação através de qualquer canal. O papel da desnaturação de proteínas na germinação das sementes analisado com esse conhecimento, sugere que a temperatura ambiente pode ser transduzida ao efector de crescimento da semente como um código de conformação de proteína. No entanto, como tal conformação depende de um grande número de ligações químicas por molécula, essa codificação fisiológica teria flexibilidade

suficiente para atuar como um mecanismo de controle. Nesse caso, qualquer agente que interfira com o equilíbrio de desnaturação deve modificar o sinal de temperatura de acordo (LABOURIAU, 1978, p. 363).

### 2.3 Sobre a dormência de sementes

Nesse trabalho adota-se a definição de dormência proposta por Vleeshouwers, Bouwmeester e Karssen (1995), na qual dormência é característica da semente, sendo o grau que define quais condições devem ser cumpridas para que a semente germine. A dormência é, na verdade, o mecanismo que impede que a semente germine quando as demandas de germinação são plenamente atendidas. Isso porque, quando as condições forem desfavoráveis, a ausência de fatores estimuladores de germinação impedirá a germinação e a semente sobreviverá não germinada no solo, independentemente do seu estado de dormência. Portanto, a dormência não seria um mecanismo de sobrevivência a longos períodos (anos) de condições desfavoráveis, mas sim para curtos períodos (meses) de condições favoráveis. Esse mecanismo de atraso da germinação é importante para garantir que a semente germine na estação do ano mais adequada ao seu desenvolvimento, ou seja, quando é possível terminar seu ciclo de desenvolvimento, se reproduzir e gerar descendentes.

Dentro desse contexto, Vegis (1964, p. 475) observou a existência de diferentes níveis de dormência, nos quais a liberação da dormência levava a um aumento gradual da faixa de temperatura permissiva para germinação até atingir a máxima faixa possível, enquanto na indução da dormência a faixa diminui até inviabilizar a germinação em todas temperaturas e assim, atingir a dormência total. De acordo com esse conceito, quanto mais ampla a faixa de condições em que a semente é capaz de germinar, menor é o grau de dormência (HILHORST, 2007, p. 63). Com isso, pode-se considerar a dormência como o excesso de cuidado (*fastidiousness*) da semente sobre as condições necessárias à germinação, enquanto a germinação é a resposta da semente à sobreposição de condições ambientais e requisitos de germinação, definidos pelo grau de dormência (VLEESHOUWERS; BOUWMEESTER; KARSSSEN, 1995). Ou seja, dormência e

germinação são fenômenos diretamente relacionados, uma vez que o nível de dormência define a faixa de condições nas quais a germinação pode ocorrer, porém os processos de mudança de dormência e germinação são regulados por fatores ambientais de diferentes maneiras.

Um fator de complicação é que a temperatura tem um papel duplo, pois regula as mudanças sazonais na dormência, mas também a germinação (BOUWMEESTER; KARSSSEN, 1992). A temperatura determina a velocidade de germinação em sementes não dormentes, enquanto, por outro lado, regula as mudanças nos níveis de dormência de sementes, estabelecendo a fração de uma população de sementes que será capaz de germinar sob certas condições ambientais em um período de tempo específico (BATLLA; BENECH-ARNOLD, 2015). Em sementes de espécies selvagens, como as de plantas daninhas, as mudanças na dormência são extremamente reativas e dependentes da temperatura, assim a temperatura pode afetar o nível de dormência das sementes durante os testes de germinação (BATLLA et al., 2009; WINDAUER et al., 2012). Entre as espécies anuais de verão (estivais) que demandam estratificação para liberação de dormência, podem existir competição entre as “forças” de germinação, libertação ou indução de dormência durante o teste de germinação, sendo que a dinâmica da germinação vai depender da intensidade de cada uma dessas “forças” (BATLLA; BENECH-ARNOLD, 2010). Portanto, exceto para as populações de sementes (ou uma fração de uma população de sementes) que exibem dormência absoluta e, conseqüentemente, não germinam sob nenhuma condição, a dormência é um fenômeno relativo que, dependendo do nível de dormência da população de sementes, pode ser expresso sob certas temperaturas de incubação, mas não em outros (HILHORST, 2007, p. 69).

Nas espécies anuais de verão, mudanças na faixa de temperatura para germinação de sementes durante a liberação e indução de dormência se devem principalmente ao aumento ou diminuição, respectivamente, na capacidade de sementes germinarem a baixas temperaturas, enquanto pequenas alterações na germinação são verificadas em temperaturas altas (BASKIN; BASKIN, 2014, p. 80). Essa noção remete aos conceitos de limite inferior de temperatura ( $T_i$ ) e limite superior de temperatura ( $T_s$ ) para a

expressão de dormência introduzidos por Washitani em 1987. Segundo esses conceitos, os diferentes níveis de dormência existentes entre as sementes se manifestariam como uma temperatura diferente na qual a dormência começa a ser expressada, revelando então diferentes  $T_i$  e/ou  $T_s$ . Assim, quando uma população de sementes exibe expressão de dormência dependente da temperatura, a porcentagem final de germinação dessas sementes diminui gradualmente à medida que a temperatura de incubação se afasta daquela em que a dormência é pouco ou não expressada, ou seja, quando se aproxima dos limites inferior e superior de temperatura.

Nesse sentido, tem-se que os fatores que liberam da dormência provocam o alargamento da faixa de condições que permitem a germinação, enquanto os fatores de indução de dormência conduzem o estreitamento desta faixa. Já os fatores que não modificam o excesso de cuidado (*fastidiousness*) das sementes quanto às condições de germinação, mas são indispensáveis para obter uma resposta de germinação, são fatores indutores germinação (VLEESHOUWERS; BOUWMEESTER; KARSSSEN, 1995). Isso porque sementes viáveis podem estar dormentes quando sua germinação é inibida por um bloqueio fisiológico interno, impedindo sua germinação em um ambiente favorável (BEWLEY; BLACK, 1982, p. 63). Todavia, a dormência parcial reduz a faixa de condições ambientais em que a germinação é possível, mas não bloqueia completamente a germinação (VLEESHOUWERS; BOUWMEESTER, 2001).

Com isso, sementes que são gradualmente libertadas da dormência por temperaturas baixas (espécies de verão) ou altas (espécies de inverno), as alterações na dormência também compreendem modificações na sensibilidade ao efeito de fatores que promovem a germinação, como luz e / ou temperaturas alternadas (BENECH-ARNOLD et al., 2000; VLEESHOUWERS; BOUWMEESTER; KARSSSEN, 1995). Implicando então que uma população de sementes recentemente dispersada da planta mãe com dormência elevada, além de possuir uma faixa extremamente estreita (ou inexistente) de condições (térmicas) à germinação, também precisará de uma dose extremamente alta (ou infinita) de luz ou de temperaturas alternadas para superar tal dormência e germinar. Contudo, à medida que as sementes são libertadas da dormência, serão necessárias doses mais baixas, ou seja, menos ciclos de uma composição menos específica desses fatores.

Conseqüentemente, incrementos maiores de germinação serão obtido como resultado da incubação em temperaturas alternadas e luz, até o momento que essa população de sementes estará com a dormência tão baixa que esses estímulos não serão mais necessários para promover a germinação (BATLLA; BENECH-ARNOLD, 2015).

Destaca-se que é importante separar os fatores que liberam a dormência, dos fatores que promovem a germinação, assim como os fatores que induzem a dormência dos que inibem a germinação. A luz e temperatura alternada são fatores extras para garantir que a germinação ocorra na época mais favorável. Como por exemplo, amplitude das temperaturas alternadas, tempo para cada temperatura, número de ciclos, que correspondem com a melhor estação do ano para germinação da espécie, assim como a quantidade e qualidade de luz. Porque se a semente tem um nível mais alto de dormência, logo a faixa de condições de temperatura e disponibilidade de água para a germinação será menor. Com isso, os requerimentos para a germinação serão maiores, justamente para que somente em condições realmente favoráveis ao desenvolvimento da planta haja germinação e não em uma oscilação do clima (como um veranico no inverno) ou no final da estação adequada (final do verão ou meio do outono). Além disso, também depende da localização da semente no perfil do solo, pois quanto mais próxima da superfície do solo a semente estiver, maior será sua exposição a alternância de temperaturas. Contudo em solos cobertos por palhada e/ou restos vegetais, a temperatura mostra-se mais estável mesmo nas primeiras camadas de solo.

De acordo com a definição ecológica, plantas daninhas são as plantas pioneiras no processo de sucessão ecológica secundária da vegetação (BUNTING, 1960, p. 11), sendo responsáveis pelo restabelecimento da vegetação em locais que sofreram perturbações ou em que a vegetação foi retirada. Nessa lógica, plantas pioneiras precisam estar disponíveis para germinar durante todo o ano, em diferentes condições ambientais, pois desastre ecológicos podem ocorrer a qualquer momento e sua germinação será estimulada. Logo, é necessário que haja sempre sementes disponíveis para germinar em certo número, pois se todas germinarem na mesma época, não haverá reservas de sementes no solo para outros momentos casos como, por exemplo, a morte das plantas antes de gerar descendentes devido a condições adversas ao desenvolvimento e/ou pragas e doenças, até

mesmo pela aplicação de produtos químicos como herbicida. Por isso então é necessário um mecanismo que possibilite a manutenção de sementes disponíveis para germinar em diferentes épocas do ano, e assim distribuir a germinação ao longo de todo ano. Contudo, a semente só vai germinar quando todas suas demandas para a germinação forem atendidas, logo quem protege a semente de condições adversas para a germinação é o conjunto de demandas de cada semente (VLEESHOUWERS; BOUWMEESTER; KARSSSEN, 1995). A função da dormência seria então distribuir a germinação ao longo do tempo, sendo que o número de sementes que são liberadas da dormência varia de acordo com a temperatura (WINDAUER et al. 2012). Assim, o maior número de sementes liberadas da dormência será na época mais adequada ao desenvolvimento da planta, contudo, ao longo de todo ano terá sementes livres para germinar dependendo somente das demandas para a germinação sejam atendidas.

Pode-se concluir então que a não consideração da dormência como um fenômeno relativo que pode ser expresso diferencialmente, dependendo da temperatura de incubação, pode levar a erros importantes na interpretação e na quantificação dos efeitos da temperatura sobre a germinação. Em relação aos procedimentos experimentais na pesquisa de dormência, este fato destaca a importância de testar a germinação em várias temperaturas ao comparar os níveis de dormência entre os lotes de sementes, ou após a aplicação de tratamentos para superação de dormência ou tratamentos indutivos da germinação (BATLLA; BENECH-ARNOLD, 2015).

## **2.4 Análise de sobrevivência**

A análise de sobrevivência, também chamada de análise do tempo para o evento, é um conjunto de métodos estatísticos para analisar dados em que a variável de interesse é o tempo, seja o tempo até a ocorrência de um evento ou o risco de ocorrência de um evento por unidade de tempo. A resposta é frequentemente referida como o tempo de falha, tempo de sobrevivência ou tempo para o evento. Em análise de sobrevivência, os sujeitos/indivíduos são observados por um período específico de tempo, sendo que o

tempo para o evento ou o tempo de sobrevivência pode ser medido em dias, semanas, anos, etc. (KLEINBAUM; KLEIN, 2012, p. 4).

Tipicamente, os dados de sobrevivência não são totalmente observados, porque são censurados. Dados censurados são aqueles em que a resposta não é completamente observada, seja devido ao evento ter ocorrido antes do início do experimento (censura à esquerda) ou à não ocorrência do evento até o fim do experimento (censura à direita). A censura à esquerda ocorre quando há informações sobre a ocorrência do evento de um indivíduo, mas o tempo exato em que o evento ocorreu é desconhecido. Já a censura à direita é geralmente associada a três causas: 1) o evento não ocorre no período de observação do experimento; 2) o indivíduo é perdido durante o experimento; 3) o indivíduo é retirado ou descartado do estudo (KLEIN; MOESCHBERGER, 2003, p. 64).

Uma das grandes vantagens de utilizar os métodos de sobrevivência é que todas as informações de observações, tanto censuradas como as não censuradas, são incorporadas de forma correta quando parâmetros importantes do modelo são estimados. A variável dependente na análise de sobrevivência é composta por duas partes: uma é o tempo do evento e a outra é o *status* do evento, ou seja, se o evento de interesse ocorreu ou não. A partir dessas duas informações se estima os dois termos quantitativos chave usados na análise de sobrevivência: função de sobrevivência e função de risco. A função de sobrevivência fornece, para todos os tempos, a probabilidade de sobrevivência ou de não ocorrência do evento até determinado tempo. Além disso, a função de sobrevivência é fundamental para a análise de sobrevivência, porque as probabilidades de sobrevivência para diferentes valores de tempo ( $t$ ) resumem informações cruciais do conjunto de dados de sobrevivência. Em teoria, as funções de sobrevivência são funções suaves (*smooth functions*), mas as funções empíricas de sobrevivência são funções escalonadas (*step functions*) (KLEINBAUM; KLEIN, 2012, p. 35).

A função de risco, por outro lado, representa o potencial instantâneo de um evento ocorrer por unidade de tempo, uma vez que o indivíduo tenha sobrevivido até o tempo especificado. Uma boa analogia para se entender a dinâmica de uma função de risco seria o velocímetro. Isso porque, qualquer velocidade marcada no velocímetro mostra o

potencial no momento em que se olhou para ele, revelando quantos quilômetros serão percorridos na próxima hora. Na função de risco a lógica é a mesma, pois fornece a probabilidade de o evento ocorrer no instante seguinte, dado que o sujeito sobreviva até esse instante. A função de risco também é chamada de taxa de falha condicional. A função de risco possui duas características que a definem, primeiramente a função é sempre não negativa e não apresenta limite superior. A função de risco da distribuição exponencial é constante, na Weibull é monotonicamente crescente ou decrescente, na log-normal tem forma de U invertida, sendo que não existe distribuição paramétrica conhecida que possa gerar uma função de risco em forma de U. O modelo de risco é de interesse principalmente porque: 1) É uma medida de potencial instantâneo enquanto curva de sobrevivência é uma medida cumulativa ao longo do tempo; 2) pode ser usado para identificar uma forma paramétrica específica; 3) é o veículo pelo qual a modelagem matemática dos dados de sobrevivência é realizada. Destaca-se que além da função de sobrevivência e de risco, muitas outras variáveis de interesse como, por exemplo, a sobrevivência mediana, podem ser estimadas posteriormente a partir da função de sobrevivência da função de risco (KLEINBAUM; KLEIN, 2012, p. 36).

Há ainda a possibilidade da utilização de modelos para analisar a relação entre um conjunto de variáveis de previsão com o tempo de sobrevivência. Nesse caso os métodos incluem abordagens paramétricas, não paramétricas e semi-paramétricas. Os métodos paramétricos assumem que a distribuição subjacente aos tempos de sobrevivência segue determinadas distribuições de probabilidade, tal como a exponencial, a *Weibull* e a log-normal. O método de Kaplan Meier, por sua vez, é o estimador não paramétrico da função de sobrevivência, sendo o mais utilizado para estimar e representar graficamente as probabilidades de sobrevivência em função do tempo. Já a abordagem semi-paramétrico é representada pelo modelo de regressão mais popular para analisar dados de sobrevivência: modelo de riscos proporcionais de Cox (COX, 1972, p. 190). O modelo de Cox possibilita testar diferenças nos tempos de sobrevivência entre dois ou mais grupos de interesse, permitindo, ao mesmo tempo, o ajuste a covariáveis de interesse (KLEIN; MOESCHBERGER, 2003, p. 48).

### 2.4.1 Análise de sobrevivência na germinação de sementes

Experimentos de germinação são tipicamente conduzidos colocando grupos de sementes em substrato úmido dentro de recipientes (por exemplo, papel filtro ou areia em placas de Petri), os quais são colocados aleatoriamente em uma incubadora em condições controladas de luz e temperatura. Em cada dia de observação, as sementes germinadas desde a observação anterior são contadas e removidas, produzindo uma sequência temporal de números de germinação (McNAIR; SUNKARA; FROBISH, 2012). Percebe-se que na avaliação da germinação os dados são resultantes de contagens, quantas sementes germinaram em determinado espaço de tempo, logo a variável é intervalar e os dados são discretos.

Métodos utilizados com frequência para análise de dados de germinação de sementes incluem: 1) tempo até 50% de germinação; 2) índice de germinação e; 3) porcentagem cumulativa de germinação. Estas estatísticas não descrevem satisfatoriamente respostas de germinação tampouco fornecem comparações detalhadas. O tempo até 50% de germinação ignora as taxas de germinação e a porcentagem final de germinação. O índice de germinação não distingue entre os efeitos das taxas de germinação e a porcentagem de germinação, não fornecendo também informações sobre a distribuição das taxas de germinação ao longo do tempo ou a porcentagem final de germinação. A curva cumulativa de germinação, por sua vez, não permite comparações estatísticas robustas de tratamentos (RANAL; SANTANA, 2006).

Além disso, em muitas aplicações que empregam experimentos de germinação, não basta apenas determinar a porcentagem de sementes que germinam até ao final da experiência. No mínimo, necessita-se de métodos estatísticos rigorosos para testar hipóteses sobre possíveis diferenças nos padrões temporais de germinação entre os grupos de tratamento. Da mesma forma que métodos para testar hipóteses sobre efeitos potenciais de covariáveis quantitativos como duração de armazenamento e temperatura de incubação também seriam altamente desejáveis. Contudo, a seleção de métodos estatísticos para testar tais hipóteses é complicada, pois os dados de germinação diferem de maneiras importantes dos tipos de dados geralmente encontrados na biologia. Por exemplo, os

dados normalmente são coletados em grupos (*coortes*) de sementes, de modo que a porcentagem cumulativa de sementes que germinaram (ou não germinaram) em dias sucessivos de observação exibe autocorrelação serial. Além disso, normalmente após o final de experimento de germinação há sementes que não germinaram, e não é possível ter certeza quando essas sementes germinariam se o experimento continuasse indefinidamente. Para tais sementes, a única certeza é que o tempo para sua germinação é maior do que a duração do experimento. A presença de tais observações corretamente censuradas viola suposições de muitos métodos estatísticos clássicos. Uma exceção importante é uma classe relativamente nova de métodos estatísticos chamados de análise do tempo para o evento, análise de sobrevivência, análise de tempo de falha e análise de confiabilidade. Estes métodos são poderosos, flexíveis e estatisticamente sólidos, mas raramente têm sido aplicados aos dados de germinação e estão mal documentados na literatura biológica (McNAIR; SUNKARA; FROBISH, 2012).

A análise de sobrevivência tem aplicabilidade geral para análise de respostas de desenvolvimento que ocorrem ao longo do tempo com as seguintes condições: 1) deve ocorrer um evento de partida (por exemplo, embebição), 2) o evento terminal (por exemplo, germinação) não pode ocorrer antes do evento inicial, e 3) o evento terminal não precisa ocorrer em todos os casos, mas não pode ocorrer mais de uma vez. Aplicando-se a análise de sobrevivência, as respostas de germinação podem ser registradas como normal, anormal ou não-germinada. Sementes perdidas por acidente ou contaminação por fungos também podem ser consideradas na análise de sobrevivência como observações censuradas. Baixa porcentagem de germinação anormal pode ser considerada como censurada, já a porcentagem elevada pode ser tratada como um risco concorrente para a germinação normal. A análise de sobrevivência calcula várias estatísticas que descrevem a distribuição das respostas de germinação ao longo do tempo (SCOTT; JONES, 1982).

Destaca-se, por fim, que os objetivos básicos da análise de sobrevivência são estimar e interpretar as funções de sobrevivência e/ou risco a partir dos dados de sobrevivência, comparar as funções de sobrevivência e/ou risco e avaliar a relação das variáveis explicativas com o tempo de sobrevivência (KLEINBAUM; KLEIN, 2012, p. 16). A partir disso, acredita-se que a análise de sobrevivência fornece o mais apropriado e

robusto conjunto de métodos para análise de dados de germinação. Isso porque, as análises de sobrevivência se baseiam mais na distribuição do tempo de germinação de sementes individuais do que na germinação cumulativa da população (McNAIR; SUNKARA; FROBISH, 2012). Destacando-se que para a modelagem da germinação, a análise das diferenças no padrão temporal da germinação fornece mais informações do que o número total de sementes germinadas ou a germinação cumulativa.

## 2.5 Modelagem do crescimento pré-emergente de plântulas

A emergência das plântulas é composta por dois processos biológicos diferentes (WHEELER; ELLIS, 1991). Isso porque a plântula apresenta um crescimento antes de alcançar a superfície do solo, este período entre a semeadura e a emergência das plântulas compreende duas fases distintas: germinação das sementes e pré-emergente das plântulas (TRIGO et al., 1999). O crescimento pré-emergente de plântulas compreende o alongamento da raiz primária e da parte aérea, sendo impulsionado apenas pela temperatura. Portanto, logo que os requisitos de umidade e temperatura para a germinação das sementes são atendidos, a emergência das plântulas possui uma única força motriz (*driving force*): a temperatura (FINCH-SAVAGE; PHELPS, 1993; WHEELER; ELLIS, 1991). A maior tolerância a estresse hídrico durante o período de alongamento das plântulas foi verificada por Calado, Basch e Carvalho (2009), que ao simularem um período de chuva seguido de seca, observaram que algumas plântulas de plantas daninhas tinham a capacidade de sobreviver por mais de 20 dias. Além disso, o tempo de emergência também é dependente da profundidade da semente no perfil do solo, pois a emergência só é atingida quando o comprimento da parte aérea se torna igual à profundidade da semente (CARBERRY; CAMPBELL, 1989). Em resumo, a população máxima de plantas daninhas é obtida, para a maior parte das espécies, a partir das primeiras camadas de solo, entre 2-3 cm (CALADO; BASCH; CARVALHO, 2009).

Considerando-se então que o ciclo de vida da população de plantas daninhas anuais se inicia a partir da germinação e que características como tamanho da semente, tamanho da plântula, tempo de emergência e tamanho da planta podem determinar a

habilidade competitiva dessa planta, definindo, por exemplo, a habilidade competitiva da espécie em capturar recursos do meio (VISMARA; OLIVEIRA; KARAM, 2007). O longo período de florescimento e a grande capacidade de produção de unidades de dispersão viáveis potencializam o potencial de agressividade de espécies daninhas (BARBOSA et al., 1989). Com isso, atribui-se elevada relevância ao estudo do comportamento biológico/ecológico das espécies daninhas, uma vez que vários fatores influenciam a probabilidade de infestação de uma área, como adaptabilidade ecológica e prolificidade de indivíduos, longevidade e dormência das sementes e de outros propágulos, frequência na utilização de herbicidas de único mecanismo de ação e sua persistência, eficácia do herbicida e métodos adicionais empregados no controle das espécies daninhas (GRESSEL; SEGEL, 1990).

A deficiência de conhecimento sobre a biologia das plantas daninhas afeta diretamente o manejo e controle dessas plantas nos cultivos agrícolas. Isso porque a alta produção de sementes é um dos principais mecanismos de sobrevivência das plantas daninhas que aliada a outros mecanismos, como dormência, longevidade, capacidade de sobreviver em condições adversas e em baixa atividade metabólica, asseguram grandes reservas de sementes de plantas daninhas no solo (LORENZI, 2014, p. 12). Nesse contexto, a capacidade de prever o início e o período de tempo de emergência das plântulas é uma ferramenta poderosa para otimizar a programação para as operações de pulverização de herbicida. Do ponto de vista das interações de plantas daninhas e cultura, a duração do período de emergência pode ter consequências importantes para a duração do período competitivo. Utilizar tal conhecimento para aperfeiçoar táticas de controle de plantas daninhas é de grande importância para evitar o reabastecimento do banco de sementes de plantas daninhas (LEGUIZAMÓN; VERDELLI; ACCIARESI, 2012).

## **2.6 Sobre o efeito da temperatura e da umidade do solo na emergência de plantas daninhas**

Os principais fatores ambientais que afetam a temperatura do solo são a radiação solar direta e difusa, a duração diária do brilho solar e a cobertura do solo, enquanto os fatores do solo são: o albedo, a condutância térmica, a atividade biótica, a estrutura e a

umidade do solo, dentre outros (AMADO; MATOS; TORRES, 1990). No ambiente natural, é difícil isolar os efeitos de fatores sobre a germinação de sementes e emergência de plântulas. Isso porque a umidade e a temperatura do solo estão intimamente relacionadas entre si, pois a radiação recebida pelo solo não começará o aquecimento do solo substancialmente até que a demanda evaporativa seja satisfeita (ROMAN et al., 1999). De forma geral, os valores de umidade do solo relacionaram-se com a disponibilidade de água, enquanto os valores de temperatura do solo relacionam-se com a disponibilidade de radiação solar global (CORTEZ et al., 2015).

O fator térmico resulta do efeito combinado do aquecimento do ar e do solo, cuja intensidade depende do balanço radiativo local. Em relação à temperatura do solo, a textura e a estrutura do solo condicionam a maior ou menor absorção da energia radiante, limitada aos primeiros centímetros da superfície, sendo propagada no perfil do solo, interagindo com o sistema radicular da planta e estimulando as trocas iônicas entre raízes e solo. A temperatura é muito variável à superfície e, tende a se estabilizar com a profundidade. Isto significa que as raízes de uma planta estão em um ambiente muito variável, no tempo (horas) e no espaço (profundidade) A temperatura do solo, seu valor em dado momento e a maneira como varia no tempo e no espaço são fatores determinantes nas taxas de transferência de energia e massa com a atmosfera, incluindo a evaporação e a aeração (OMETTO, 1981, p. 109).

No processo de germinação das sementes, a temperatura influencia a taxa de embebição, sendo que em temperaturas baixas esta é lenta, diminuindo assim as taxas de germinação das sementes. Água e temperatura interagem de uma maneira tal que o potencial hídrico limiar de uma semente depende em grande parte da temperatura, sendo menor na temperatura ótima da semente (FYFIELD; GREGORY, 1989). Quando a temperatura se desvia da ótima, a capacidade da semente germinar com o estresse de umidade diminui. Da mesma forma, quando os potenciais hídricos diminuem, a temperatura base para a germinação aumenta, indicando a incapacidade das sementes para germinarem a baixas temperaturas em condições de estresse hídrico (DAHALL; BRADFORD, 1994).

Os padrões de temperatura do solo e os perfis de umidade mudam rapidamente durante o dia. A umidade se move no solo em resposta ao potencial hídrico e a gradientes de temperatura. Assim, o perfil de temperatura no solo influencia o padrão de distribuição da umidade e a sua disponibilidade (ROSENBERG; BLAD; VERMA, 1983, p. 190). Cortez et al. (2015) registraram os maiores valores de umidade do solo no período da manhã, enquanto as maiores temperaturas do solo ocorreram predominantemente às 12 horas. A cobertura do solo e os níveis de irrigação influenciam na temperatura máxima do solo, que aumenta com a diminuição do potencial hídrico do solo (PIRES et al., 2004).

A natureza da cobertura e o nível de sombreamento influenciam diretamente as flutuações de temperatura e umidade do solo, apresentando oscilações mais expressivas quando não há cobertura e a direção de semeadura da cultura facilita a exposição à insolação (OLIVEIRA et al., 2005). Ribas et al. (2015) verificaram que o efeito da irrigação em solo sem cobertura reduz a temperatura média do solo, indicando que a irrigação suplementar fornece água para maior consumo de calor latente e, assim, resulta em menor quantidade de energia térmica no solo. De fato, a diferença entre a temperatura do solo descoberto e com cobertura morta se deve ao conteúdo de água no solo, sendo maior quanto maior for a diferença de umidade entre os solos, alcançando-se redução de temperatura de 8,5 °C em solo coberto com 7,5 Mg/ha de resíduos vegetais e aumento de 10% na retenção de água (BRAGAGNOLO; MIELNICZUK, 1990). Isso porque, solo descoberto apresenta maior amplitude de variação da temperatura do ar acima da superfície, apresentando, com isso, menores valores de umidade e os maiores de temperatura. Todavia, tais variações de umidade e temperatura tendem a diminuir com o aumento da profundidade de amostragem (OLIVEIRA et al., 2005). Da mesma forma que a emergência de plântulas de plantas daninhas é progressivamente reduzida com o aumento da profundidade de semeadura (HUARTE et al., 2016).

Destaca-se ainda que a umidade do solo varia em função da cobertura vegetal (LOPES et al., 2011). Nesse sentido, Coelho et al. (2013) verificaram menor densidade populacional e acúmulo de matéria seca de plantas daninhas em sistema de semeadura direta em relação ao sistema de semeadura convencional, devido ao não revolvimento do solo e aos efeitos físicos e/ou químicos da palhada que dificulta a germinação e a

emergência das plantas daninhas. O que decorre do fato que tanto a tensão de água no solo como o período de absorção de água pelas sementes, entre outros fatores, determinam os respectivos níveis e velocidade de emergência de plântulas de plantas daninhas (POPINIGIS, 1985, p. 50). Taxas de emergência a campo podem decrescer em função da menor temperatura presente em profundidade maior de semeadura, enquanto aumentos de temperatura podem compensar o menor potencial de água no solo (LINDSTROM; PAPENDICK; KOELLER, 1976, p. 140). O nível de umidade do solo próximo à capacidade de campo mostra-se especialmente importante para a emergência de monocotiledôneas, sendo que a população máxima de plantas de plantas daninhas ocorre a partir dos primeiros 3 cm de solo, sendo necessário teor de umidade do solo próximo à capacidade de campo (CALADO; BASCH; CARVALHO, 2009).

Portanto, a emergência de plântulas de plantas daninhas depende das condições ambientais do solo, principalmente temperatura e umidade. Considerando-se que a emergência pode ser definida como o aparecimento observável da plântula acima da superfície do solo (FORCELLA et al., 2000), é difícil determinar esse estágio para as espécies de plantas daninhas, pois para algumas populações 50% das plântulas podem aparecer durante um período prolongado de tempo (CALADO; BASCH; CARVALHO, 2009). Contudo, evidencia-se que temperatura e umidade estão diretamente relacionadas no processo de germinação e emergência de plantas daninhas no campo, uma vez que a temperatura condiciona o padrão de distribuição e a disponibilidade da umidade no solo que por sua vez descreve as taxas de emergência de plântulas.

## **2.7 Biologia das espécies de plantas daninhas estudadas**

Nas últimas décadas, principalmente após o advento do sistema de semeadura direta, as espécies de plantas daninhas da família poaceae vêm apresentando maior relevância em áreas agrícolas. Isso porque, de forma geral, plantas daninhas poáceas assumem maior importância em sistemas de semeadura direta (LEGUIZAMÓN; VERDELLI; ACCIARESI, 2012). Dentro desse contexto, as plantas daninhas das espécies *Eleusine indica* (L.) Gaertn., *Digitaria insularis* (L.) Fedde e *Digitaria*

*horizontalis* Willd. têm aumentado sua frequência em comunidades de plantas daninhas que dominam as áreas de culturas de verão em semeadura direta no Brasil.

O capim pé de galinha, *Eleusine indica*, está entre as plantas daninhas que apresentam difícil controle e tem apresentado aumento na sua frequência nas últimas safras agrícolas em lavouras estivais (DAL MAGRO et al., 2010). É uma planta daninha herbácea, entouceirada, 30-50cm de altura, ereta com caule compacto e que variam de 5-20 cm de altura. O ciclo médio de vida é de 120 dias e o período principal de florescimento está entre outubro e abril (ISMAIL et al., 2002), sendo que a duração do ciclo depende de condições ambientais como temperatura e umidade (KISSMANN, 2007, p. 555). O capim pé de galinha encontra-se disseminado em quase todo o território brasileiro, é uma espécie de ciclo anual, pertence a família Poaceae, autógama, reproduz-se por semente (aquênio e sementes livres) (KISSMANN, 2007, p. 556). Análises descritivas da anatomia foliar mostraram que não existem diferenças anatômicas nas folhas entre biótipos de *E. indica* (ULGUIM et al., 2017). Takano et al. (2016) verificaram que essa espécie possui uma rápida emissão de novos perfilhos, acúmulo exponencial de massa seca total e aumento substancial da taxa de crescimento absoluto entre 38 e 43 dias após a emergência, encerrando seu ciclo aos 120 dias e produzindo mais de 120 mil sementes por planta. Essa espécie possui baixa exigência em relação ao tipo de solo, aceitando uma ampla faixa de pH, com isso, em solos pobres, apresenta vantagem competitiva sobre muitas espécies (KISSMANN, 2007, p. 555). As sementes de *E. indica* apresentam variação cíclica de germinação com a estação, sendo que a germinação ótima ocorre em temperaturas alternadas. Além disso, profundidades mais rasas (0-2 cm) propiciam índices de emergência mais elevados em comparação a sementes mais profundas (ISMAIL et al., 2002). *E. indica* é uma planta daninha grave tanto nos trópicos como nas zonas temperadas (WIECKO, 2000), pois a longevidade e alta produção de sementes contribuem para a reinfestação da espécie agravando ainda mais o problema (MASIN et al., 2006).

Em áreas onde não há o estabelecimento de culturas de cobertura na entressafra, tem se observado o aumento na infestação de capim-amargoso, *Digitaria insularis* (CORREIA; LEITE; GARCIA, 2010). O capim-amargoso tem origem em regiões

tropicais e subtropicais do continente americano, sendo que no território brasileiro ocorre com grande intensidade nas regiões do Sudeste, Centro-Oeste e Nordeste. *D. insularis* é uma espécie perene, herbácea, entouceirada, ereta, rizomatosa, de colmos estriados, com 50 a 100 cm de altura. Apresenta inflorescência paniculada e espiguetas lanuginosas, sendo que as panículas formando bandeiras sedosas são muito típicas e facilitam o reconhecimento, bem como as cariopses inclusas nas glumas e os longos pelos auxiliam no transporte pelo vento. É uma espécie heliófita encontrada com maior frequência em pastagens e culturas abandonadas, ocorrendo sempre de forma esparsa (BARBOSA et al., 1989; KISSMANN, 2007, p. 510). O aumento na ocorrência de *D. insularis* está relacionado às suas características de agressividade, entre as quais destacam-se a capacidade de formação de rizomas, que apesar de curtos são bem evidentes, formando notáveis touceiras. Devido à formação de numerosos rizomas, essa espécie se torna muito rústica, sendo que após o processo de perenização, é capaz de florescer e disseminar suas sementes durante todo o ano (GEMELLI et al., 2012). As sementes dessa espécie são revestidas por muitos pelos, os quais auxiliam sua dispersão a longas distâncias, que juntamente com o grande percentual germinativo, proporcionam grande facilidade de disseminação (KISSMANN, 2007, p. 511). Observações a campo mostraram que em áreas onde há uso contínuo do herbicida glifosato, plantas jovens de *D. insularis* quando originárias de sementes, são controladas pelo herbicida. Contudo, quando se desenvolvem e formam rizomas, seu controle é ineficiente. Justamente pelo fato de ser uma espécie perene que se reproduz por sementes e rizomas, sendo de difícil controle após a primeira floração. Além disso, populações de *D. insularis* com diferentes níveis de sensibilidade ao herbicida glifosato apresentam as mesmas características morfológicas, diferiram nas anatômicas e na quantidade de cera, sendo que dentro de cada grupo (suscetíveis, moderadamente suscetíveis ou tolerantes) as características semelhantes justificam sua resposta ao glifosato (GOMES et al., 2017).

Capim-colchão ou milhã, *Digitaria horizontalis*, é nativa das regiões tropicais da América, sendo a espécie mais frequente do gênero *Digitaria* na costa ocidental. No Brasil é muito comum, sendo predominante na região Sudeste (KISSMANN, 2007, p. 507), é considerada uma das espécies mais agressivas da agricultura moderna (LÓPEZ

OVEJERO et al., 2006). Isso porque, a espécie é uma importante infestante em culturas cultivadas durante a primavera e verão quanto no outono e inverno (JAKELAITIS et al., 2010), sendo uma das plantas daninhas de maior dificuldade de controle nas culturas do sorgo (ABIT et al., 2009) e do milheto na região dos cerrados (DAN et al., 2010). O milhã é uma planta anual de folhas alternadas dísticas, lanceoladas e paralelinérveas, com reprodução via semente e fruto (cariopse) com grande potencial de dispersão. Apesar do crescimento inicial lento apresenta elevado potencial competitivo, uma vez que se alastra por enraizamento a partir de nós dos colmos sem contato com o solo. Além disso, é uma das primeiras infestantes a aparecer após o preparo do solo, na primavera, encerrando o ciclo antes de culturas como soja e milho (KISSMANN, 2007, p. 507). Com relação às condições ambientais, *D. horizontalis* aprecia solos férteis, sendo pouco agressiva em solos pobres. Quando a espécie se encontra isolada ou em espaço aberto há a tendência de estender os ramos sobre o solo, em todos os sentidos a partir da base, elevando apenas a parte terminal com a inflorescência, com a altura variando entre 30 e 60 cm (DIAS et al., 2007).

### 3 CAPÍTULO I - MODELAGEM DA GERMINAÇÃO DE SEMENTES DE PLANTAS DANINHAS POÁCEAS

#### 3.1 Resumo

Dada a importância de água e temperatura para a germinação de sementes, combinou-se esses dois fatores para descrever e quantificar seus efeitos na germinação de três espécies de plantas daninhas poáceas: *Eleusine indica* (L.) Gaertn., *Digitaria insularis* (L.) Fedde. e *Digitaria horizontalis* Willd. Na presente pesquisa buscou-se entender a relação de água e temperatura na germinação de sementes a fim de verificar se o efeito desses fatores pode ser separado ou combinado e como esse efeito afeta a germinação de diferentes espécies. Para tanto, realizou-se teste de germinação em laboratório com oito potenciais hídricos (0 -0,03, -0,06, -0,1, -0,2, -0,4, -0,6 e -0,9 MPa) e nove regimes de temperatura (7,5, 12,5, 17,5, 22,5, 27,5, 32,5, 37,5, 42,5 e 47,5 °C), em delineamento casualizado, com quatro repetições de 100 sementes. Realizou-se a modelagem da taxa de germinação a partir de uma variação do modelo proporcional de Cox para tempo discreto. Em relação à faixa de temperatura para a germinação, a espécie *E. indica* revelou a faixa de temperatura mais ampla com variação de 40 °C, compreendendo temperaturas de 12,5 a 42,5 °C. Enquanto *D. insularis* obteve a faixa de temperatura mais estreita, variando apenas 10 °C entre as temperaturas de 27,5 e 37,5 °C. *D. horizontalis*, por sua vez, apresentou 35 °C de variação de temperatura, abrangendo a faixa de temperatura de 17,5 a 42,5 °C. No geral, o comportamento da germinação foi muito similar nos primeiros cinco potenciais hídricos (0 a -0,2 MPa) nas três espécies avaliadas, sendo a taxa de germinação drasticamente reduzida no potencial hídrico -0,4 MPa e inibida abaixo de -0,6 MPa. No entanto, cada espécie demonstrou um padrão de germinação específico, da mesma forma que a taxa de germinação apresentou diferentes respostas a temperatura em diferentes potenciais hídricos. Portanto, o comportamento da germinação varia de acordo com a espécie e a combinação dos tratamentos, não sendo possível separar o efeito da água do efeito da temperatura na germinação de sementes. Logo, água e temperatura interagem de tal forma que a germinação de sementes resulta do efeito combinado desses dois fatores. Por fim, destaca-se que a utilização do modelo de Cox para tempo discreto na modelagem da taxa de germinação proporcionou uma nova maneira de analisar a relação de água e temperatura na germinação de plantas daninhas, possibilitando uma melhor compreensão do comportamento da germinação de sementes das espécies de plantas daninhas avaliadas.

Palavras-chave: 1. Modelo proporcional de Cox. 2. Taxa de germinação de sementes. 3. Temperatura. 4. Potencial hídrico. 5. Interação.

### 3.2 Introdução

Água e temperatura são importantes fatores que condicionam a germinação de sementes. De forma resumida, o processo de germinação começa a partir da absorção de água pela semente seca, seguido pela retomada do metabolismo e termina com a protrusão da raiz primária (NONOGAKI; BASSEL; BEWLEY, 2010). A germinação é um processo complexo que engloba reações metabólicas e transdução de sinal. Especialmente no início da embebição das sementes, a recuperação estrutural e funcional, incluindo a retomada do metabolismo energético, o reparo de DNA/proteína, a ativação da transcrição e a tradução ocorrem de forma muito severa na semente (WEITBRECHT; MÜLLER; LEUBNER-METZGER, 2011). De maneira geral, a água é responsável pela reidratação da semente e retomada do metabolismo. Por outro lado, considerando-se a germinação como um processo termobiológico, a temperatura fornece a energia de ativação para que a germinação aconteça. Dessa forma, como a taxa de germinação depende da temperatura, a temperatura determina a velocidade da germinação de sementes.

Os modelos estatísticos baseados na caracterização da variação que ocorre nos tempos de germinação entre sementes individuais em uma população podem descrever e quantificar os efeitos das condições ambientais na biologia da germinação de sementes. No entanto, qual seria a possibilidade de se prever quando e quantas sementes irão germinar no meio ambiente se há apenas modelos imperfeitos desenvolvidos em condições previsíveis de laboratório, quando a germinação está relacionada a complexos “relógios biológicos” condicionados por diversos fatores que retardam ou aceleram sua velocidade (ALLEN, 2003). O “relógio biológico” para muitos processos importantes das plantas, por exemplo, floração, abertura dos botões e germinação das sementes, acelera e desacelera de acordo com a soma de todas as reações envolvidas. A temperatura desempenha um papel crítico no tempo (*timing*) de diversos processos da planta, sendo que para as sementes há três temperaturas de germinação “cardinais” (mínima, ótima e máxima) que são reconhecidas há mais de 150 anos (ALVARADO; BRADFORD, 2002). O tempo de germinação das sementes apresenta efeitos importantes na sobrevivência, crescimento e aptidão de uma espécie, sendo que a competição assimétrica e a ocupação

potencial do solo resultantes da germinação precoce ou tardia também podem afetar o recrutamento das espécies (GIORIA; PYŠEK; OSBORNE, 2016).

Entretanto, a germinação de sementes responde a diversos sinais ambientais, hormonais e químicos. As taxas de germinação, isto é, velocidade e distribuição da germinação no tempo, revelam informações sobre o tempo, uniformidade e extensão da germinação nas populações de sementes e são indicadores sensíveis do vigor das sementes e da sua tolerância ao estresse (BELLO; BRADFORD, 2016). Dado que a germinação é amplamente regulada pela temperatura e teor de água disponível à semente, modelos de tempo hidrotérmico (HTT) têm sido amplamente aplicados para descrever as respostas de germinação das sementes à temperatura e à água (MESGARAN et al., 2017). No entanto, existem diferentes interpretações sobre a natureza dos efeitos provenientes de mudanças na disponibilidade de água na faixa de temperaturas permissivas à germinação das sementes.

De fato, a modelagem do efeito de água e temperatura no processo de germinação de sementes tem aumentando ao longo dos anos. Contudo, a despeito da ampla literatura existente, algumas questões ainda não foram totalmente respondidas e/ou compreendidas: como esses dois fatores se relacionam? é possível separar o efeito da água do efeito da temperatura na germinação? a germinação resulta de um efeito combinado de água e temperatura? e finalmente, como o efeito combinado afeta a germinação de diferentes espécies? Com o intuito de responder tais perguntas, combinou-se esses dois fatores para descrever e quantificar seus efeitos na germinação de três plantas daninhas poáceas de verão: capim pé de galinha (*Eleusine indica* (L.) Gaertn.), capim amargoso (*Digitaria insularis* (L.) Fedde.) e milhã (*Digitaria horizontalis* Willd.).

A hipótese central do presente trabalho presume que água e temperatura têm um efeito combinado na germinação de sementes, que afeta de diferentes formas o padrão de germinação de cada espécie. O objetivo foi realizar a modelagem da germinação de três plantas daninhas poáceas a fim de gerar informações para analisar a biologia da germinação das espécies avaliadas. Para tanto buscou-se identificar um modelo que descrevesse o efeito de água e temperatura na germinação de sementes e explicar o padrão

de germinação das três espécies avaliadas a partir da biologia e do efeito de água e temperatura na germinação de sementes.

### 3.3 Material e Métodos

#### 3.3.1 Espécies estudadas

A pesquisa foi realizada para modelar a germinação das sementes de três espécies de plantas daninhas da família poaceae. Considerando-se a relevância e frequência de ocorrência nos cultivos agrícolas, optou-se pelas espécies *Eleusine indica* (L.) Gaertn., *Digitaria insularis* (L.) Fedde. e *D. horizontalis* Willd. Essas espécies foram escolhidas porque são plantas daninhas problemáticas em diferentes regiões do Brasil e apresentam diferentes níveis de sensibilidade a herbicidas. De forma geral, *E. indica* é uma espécie daninha de difícil controle, apresentando inclusive casos reportados de resistência a herbicidas inibidores da ACCase (VIDAL, et al., 2006; HEAP, 2017) e recentemente ao glifosato (ULGUIM et al., 2013; TAKANO et al., 2017) no Brasil. No cenário agrícola brasileiro, *D. insularis* é hoje a planta daninha mais problemática devido ao elevado grau de dificuldade de controle e por apresentar resistência ao herbicida glifosato (CARVALHO et al., 2011; MELO et al., 2012; CARVALHO et al., 2012) e a herbicidas inibidores da ACCase (HEAP, 2017). O fato de ser perene, somado a vantagens proporcionadas pela propagação vegetativa e a resistência a herbicidas, caracterizam o capim amargoso como um dos grandes problemas da agricultura brasileira atual (GEMELLI et al., 2013). *D. horizontalis* é considerada uma planta daninha de fácil controle, pois possui elevada sensibilidade aos herbicidas utilizados (HERNANDEZ; ALVES; MARTINS, 2001; CARVALHO et al., 2005; LORENZI, 2014). Contudo, Neto et al. (2013) verificaram que apesar do herbicida tembotrione isolado ser eficiente no controle de *D. horizontalis*, nenhum dos tratamentos aplicados alcançou 100% de controle no período avaliado. Dan et al. (2011) também observaram controle de apenas 60% de *D. horizontalis* em pós-emergência com a aplicação do herbicida atrazine. Além disso, essa espécie é muito frequente e abundante nos cultivos agrícolas, apresentando grande potencial para se tornar um sério problema no futuro.

### 3.3.2 Coleta e preparação das sementes

As sementes das espécies estudadas foram coletadas em infestações presentes na área experimental da Universidade de Passo Fundo, Passo Fundo, RS, no período de janeiro a maio de 2014. Coletou-se as inflorescências de cada espécie de diferentes plantas dentro do mesmo local de infestação e período de tempo. Após a coleta, as inflorescências foram dispostas em bandejas plásticas e secaram em temperatura ambiente, em laboratório, pelo período de quatro meses. As sementes secas (retiradas das inflorescências) foram armazenadas em sacos de papel, em refrigerador em temperatura de 5 °C, até o momento da instalação dos experimentos.

A padronização das sementes coletadas foi realizada por meio de testes de germinação, buscando selecionar o grupo de sementes com maior porcentagem de germinação para comporem a amostra de trabalho das sementes a serem usadas nos experimentos. As sementes de cada espécie foram agrupadas em categorias de acordo com: tamanho, coloração, presença e quantidade de pelos. Os testes de germinação foram realizados em câmara de germinação BOD (Biochemical Oxygen Demand) com fotoperíodo de 12 horas luz/escuro, em temperatura constante de 25 e 30 °C. Utilizou-se quatro repetições de 25 sementes, totalizando 100 sementes. As sementes foram colocadas em placas de petri de vidro (100x15 mm), com duas folhas de papel filtro (90 mm/80 g) e água destilada. A partir das avaliações selecionou-se a categoria de sementes com maior porcentagem de germinação para compor a amostra de trabalho. As sementes utilizadas nos experimentos foram cuidadosamente escolhidas de acordo com as características da categoria da amostra de trabalho selecionada.

Realizou-se ainda tratamentos de superação de dormência para as espécies *D. horizontalis* e *E. indica*, os quais foram baseados nas Regras para análise de sementes (BRASIL, 2009, p. 164). Para ambas espécies foi aplicado o tratamento de pré-esfriamento, no qual as sementes foram armazenadas em refrigerador, em temperatura de 5 °C, pelo período de 9 meses. O tempo de armazenamento total dessas duas espécies foi de 13 meses, devido aos quatro meses de secagem em temperatura ambiente (laboratório), somado aos 9 meses de armazenamento a frio. Além disso, as sementes dessas espécies

foram lavadas com solução de hipoclorito de sódio 10% no momento da instalação do experimento. Destaca-se que, além do armazenamento a frio e da aplicação de hipoclorito de sódio, a germinação das sementes de *D. horizontalis* somente ocorreu em presença de luz, enquanto para a espécie *E. indica* foi necessário o procedimento de escarificação mecânica com lixa de papel.

### 3.3.3 Experimentos de germinação

Os experimentos para determinar o efeito da água e da temperatura na germinação das sementes das espécies estudadas foram realizados no Laboratório de Plantas Daninhas da Embrapa Trigo. Testou-se nove regimes de temperatura e oito potenciais hídricos em arranjo bifatorial, delineamento experimental inteiramente casualizado, quatro repetições de 100 sementes, em câmara de germinação BOD (Biochemical Oxygen Demand). Utilizou-se as seguintes temperaturas alternadas: 9,3 e 5 (7,5), 14,3 e 10 (12,5), 19,3 e 15 (17,5), 24,3 e 20 (22,5), 29,3 e 25 (27,5), 34,3 e 30 (32,5), 39,2 e 35 (37,5), 44,2 e 40 (42,5) e 49,2 e 45 (47,5) °C, sendo os valores entre parênteses correspondem as médias ponderadas das duas temperaturas que foram sincronicamente alternadas com fotoperíodo de 14 horas luz e 10 horas escuro, com a presença de luz na temperatura maior. Os potenciais hídricos testados foram 0 (água destilada), -0,03, -0,06, -0,1, -0,2, -0,4, -0,6 e -0,9 MPa, obtidos a partir de soluções com diferentes concentrações de polietileno glicol 8000 (PEG), preparadas de acordo com a equação proposta por Michel (1983):

$$[\text{PEG 8000}] = (4 - (5.16T\Psi - 560\Psi + 16)^{0.5}) / (2.58T - 280) \quad (1)$$

Na equação T representa a temperatura (°C) e  $\Psi$  o potencial hídrico (bar). Para adequar as unidades de  $\Psi$  a equação utilizada, converteu-se os valores referentes aos potenciais hídricos avaliados para bar ( $\Psi \text{ MPa}/10 = \Psi \text{ bar}$ ), somente para fins de cálculo.

As sementes de cada espécie foram dispostas em placas de petri de vidro (100x15 mm), forradas com duas unidades de papel de filtro (90 mm/80 g). Adicionou-se 10 ml de cada solução de PEG 8000 (correspondente ao potencial hídrico e temperatura) em cada placa de petri. A fim de diminuir a evaporação de água, as placas foram envolvidas

em papel filme. As espécies *D. insularis* e *E. indica* foram armazenadas em sacos de polietileno pretos e colocadas para germinar em BOD. Para *D. horizontalis* não se utilizou o plástico preto, pois testes preliminares mostraram que, nas condições avaliadas, a espécie demanda exposição direta a luz para germinar. As avaliações foram diárias, utilizando-se como critério de germinação a protrusão da raiz primária de 2 mm. As sementes germinadas foram contadas e removidas até que a germinação cessasse (aproximadamente 15 dias). As sementes que não germinaram durante o experimento foram lavadas em água destilada para remover os resíduos de PEG 8000 e transferidas à câmara de germinação com temperatura entre 25 e 30 °C e água destilada, para estimular a germinação das sementes restantes. Este procedimento foi realizado para obtenção da estimativa do número total de sementes viáveis por tratamento a partir da verificação do número de sementes capazes de germinar em cada repetição. A metodologia dos experimentos de germinação realizados na presente pesquisa foi baseada em Rizzardì et al. (2009).

### **3.3.4 Modelagem da taxa de germinação**

A modelagem estatística foi realizada no Laboratório de Estatística Aplicada do Departamento de Matemática da Universidade de Aarhus (Aarhus University), na Dinamarca. A taxa de germinação foi modelada usando uma variação do modelo proporcional de Cox (COX, 1972, p. 192) para tempo discreto (KALBEISH; PRENTICE, 2002, p. 135). O modelo de riscos proporcionais de Cox é uma análise de regressão múltipla aplicado na análise de sobrevivência quando se deseja estimar o papel de variáveis independentes que agem multiplicativamente sobre o risco (KLEINBAUM; KLEIN, 2012, p. 37). É um modelo semi-paramétrico que pressupõe a proporcionalidade dos riscos basais, que caracteriza a parte paramétrica do modelo, sem assumir qualquer distribuição estatística para a função de risco basal,  $\lambda_0(t)$ , que corresponde à parte não paramétrica do modelo. Destaca-se ainda que o modelo proporcional de Cox é normalmente aplicado para dados contínuos, contudo, apesar de os dados do presente trabalho serem discretos, devido à proporcionalidade observada nesse conjunto de dados

(teste de proporcionalidade está descrito a seguir), optou-se pela adaptação no modelo de Cox aos dados discretos.

No modelo proporcional de Cox para tempo discreto desenvolvido,  $T_{t\psi rk}$  denota o tempo de germinação da  $k^{\text{th}}$  semente da  $r^{\text{th}}$  repetição da  $t^{\text{th}}$  temperatura associada ao  $\psi^{\text{th}}$  potencial hídrico. De acordo com o modelo proporcional de Cox, a probabilidade de uma semente germinar em um dia específico ( $d$ ), dado que esta semente ainda não germinou, segue um padrão fixo ao longo do tempo chamado de *baseline profile* (função de base, será referida somente como *baseline* por simplificação), denotado por  $\lambda_0(d)$ . Nesse modelo assume-se que a *baseline* é a mesma para todas as combinações de temperatura e potencial hídrico ( $t\psi$ ), que ilustra a pressuposição de risco de proporcionalidade. Além disso, o modelo define que a velocidade na qual as sementes estão germinando em cada dia, para uma combinação específica de  $t\psi$ , é proporcional a *baseline*<sup>1</sup>, com a constante de proporcionalidade sendo dependente da combinação de  $t\psi$ . Ou seja, a *baseline* é a mesma para todas as combinações de  $t\psi$  e a velocidade de germinação das sementes será maior ou menor de acordo com a combinação de  $t\psi$ . Em termos matemáticos, esse modelo é expresso por:

$$\lambda_{t\psi rk}(d) = P(T_{t\psi rk} = d \mid T_{t\psi r k} \geq d) = \lambda_0(d) \gamma_{t\psi} \quad (2)$$

Onde  $\lambda_{t\psi rk}(d)$  é a função que descreve a taxa de germinação (ou seja, a probabilidade em que as sementes estão germinando em cada dia)<sup>1</sup> da  $k^{\text{th}}$  semente da  $r^{\text{th}}$  repetição da  $t^{\text{th}}$  temperatura associada ao  $\psi^{\text{th}}$  potencial hídrico (combinação de  $t\psi$ ). A

---

1 Também chamado de função de risco (*hazard function*) na literatura de análise de sobrevivência.

constante de proporcionalidade, denotada por  $\gamma\tau\psi$ , expressa a taxa de germinação relativa a *baseline*.

O modelo estatístico descrito na Equação 2 pode ser inferido por meio de modelos lineares generalizados adequados. Em resumo, ajustou-se um modelo binomial com função de ligação logarítmica que foi especialmente construído para o pseudo-conjunto de dados, representando o número de sementes que podem germinar em cada dia. A função de probabilidade desse modelo coincide com a função de verossimilhança do modelo definido em (1) (KALBEISH; PRENTICE, 2002, p. 135; JORGENSEN; LABOURIAU, 2012, p. 106; MAIA; MADSEN; LABOURIAU, 2014). Esses modelos lineares generalizados podem ser especificados e ajustados com software estatístico padrão e, nesse trabalho, utilizou-se o pacote *function glm* do software R (R CORE TEAM, 2013). Os parâmetros que definem a *baseline* foram estimados usando o estimador de máxima verossimilhança (*Maximum likelihood estimation*, MLE). Com a aplicação do MLE estimou-se o efeito do tempo no processo de contagem da germinação de sementes individuais, montado especialmente para fazer tal inferência.

Destaca-se que a relação entre água e temperatura na germinação foi verificada por meio da análise de aditividade entre esses dois fatores, que revela a existência de associação entre as variáveis. A aditividade foi verificada, individualmente para cada uma das três espécies estudadas, pela aplicação do teste da razão de verossimilhança (*Likelihood ratio test*, LRT). A ideia geral desta técnica é ajustar dois modelos aninhados (ou seja, um modelo contido no outro) e testar se o modelo maior pode ser reduzido ao modelo menor. Para testar a aditividade, definiu-se um modelo que assume que a velocidade de germinação depende da combinação de temperatura e potencial hídrico, ou seja, o modelo diz que há uma velocidade de germinação para cada combinação de temperatura e potencial hídrico, que caracteriza o modelo maior. Definiu-se em seguida um modelo reduzido (menor) que assume que a velocidade de germinação depende da combinação da temperatura e do potencial hídrico, porém, assumindo que as diferenças das velocidades de germinação entre duas temperaturas é a mesma para cada potencial hídrico, caracterizando o pressuposto de aditividade. O segundo modelo (menor) está contido no primeiro (maior), no sentido de que o segundo modelo é um caso particular

do primeiro modelo. O teste de razão de verossimilhança foi aplicado justamente como o teste descrito acima. O resultado do teste de aditividade determinou a forma como a relação de água e temperatura seria trabalhada no modelo de Cox. A partir disso foi determinado se haveria uma constante para cada fator ou se seria apenas uma constante para a combinação do efeito dos dois fatores, ou seja, se o efeito da água seria separado do efeito da temperatura (aditividade) no modelo de predição ou se seria a combinação dos efeitos desses dois fatores (interação).

Da mesma forma que a aditividade, a pressuposição de risco de proporcionalidade, que é a premissa base do modelo proporcional de Cox, foi verificada com a aplicação do LRT, por exemplo, nas funções de risco *baseline* das diferentes combinações de  $t_T$  (Equação (2)). Evidencia-se que o teste de razão de verossimilhança apresenta diversas aplicações, por esta razão que esse teste aparece em muitos contextos diferentes no presente trabalho. No caso da proporcionalidade, tal pressuposto foi testado, separadamente para cada uma das três espécies estudadas, ajustando-se dois modelos aninhados: o primeiro modelo assumindo, possivelmente, diferentes funções de risco *baseline* para cada combinação de regime de temperatura e potencial de hídrico e o segundo modelo tal como descrito na Equação (2), assumindo a proporcionalidade. A redução do primeiro modelo para o segundo modelo foi testada usando a técnica de LRT. O resultado do teste de proporcionalidade demonstrou se era possível utilizar o modelo de Cox na modelagem dos dados, pois a premissa base para a utilização desse modelo é a existência do risco proporcional. A constância e a homogeneidade dos dados também foram testadas pela aplicação da LRT.

Os testes utilizados nas comparações de pares foram ajustados para múltiplas comparações utilizando o método da taxa de falsa descobertas (FDR - *False Discovery Rate*) (BENJAMINI; HOCHBERG, 1995). O controle da FDR expressa a proporção esperada de hipóteses nulas rejeitadas erroneamente, possibilitando assim o controle de falsos positivos. Destaca-se que o tempo de germinação das sementes que não germinaram até o momento da última avaliação foi considerado censurado à direita, pois a única certeza que há sobre essas sementes é que seu tempo de germinação é superior ao tempo de observação do experimento. A análise considerou o tamanho (número de

sementes) e a variação (diferenças entre as repetições) da amostra, comparando todos os pares de temperatura e potencial hídrico. Com isso, cerca de 28 testes foram rodados, sendo que tanto uma grande variação na amostra como elevado número de sementes censuradas levam ao ajuste que eleva o p-valor. Ou seja, quando a germinação mostra-se heterogênea por alguma razão, a capacidade de encontrar diferenças é drasticamente reduzida, dado que a FDR é um método mais rigoroso que busca encontrar similaridades pouco evidentes entre os pares analisados.

As probabilidades de germinação (germinabilidade) foram estimadas pela soma do número de sementes germinadas nas repetições dividido pelo número total de sementes, por exemplo, a soma do número de sementes em cada repetição. Este é na verdade o estimador de máxima verossimilhança de uma distribuição binomial, que é a distribuição adequada para o conjunto de dados analisados na presente pesquisa. As comparações foram feitas por meio de um modelo binomial usando comparações múltiplas corrigidas pelo método FDR.

### **3.4 Resultados**

#### **3.4.1 *Baseline* e taxa de germinação relativa**

O pressuposto de risco de proporcionalidade, previsto no modelo de Cox, foi testado pela verificação da presença de interação ou efeito modificador entre a *baseline* e a combinação de  $t\psi$  pela aplicação do LRT. As três espécies estudadas apresentaram p-valor do LRT próximos a 1, indicando que não se encontrou evidencia que afastasse a pressuposição de risco de proporcionalidade. Logo, como a premissa básica do modelo foi atendida, o modelo de Cox mostrou-se adequado para descrever o comportamento do conjunto de dados do presente trabalho. A existência de proporcionalidade, demonstra que a distribuição da germinação das sementes de todas as espécies estudadas segue um padrão fixo ao longo do tempo, que pode ser representado, em cada espécie, por sua respectiva *baseline* (Figura 1). Destaca-se que a combinação de temperatura 27,5 °C e potencial hídrico 0 MPa foi determinada como referência para a *baseline* em todas as espécies estudadas. O que significa que as taxas de germinação relativa das combinações

de  $t\psi$  para cada dia podem ser obtidas pela razão entre o valor de referência da *baseline* (Tabela 1) e a referida taxa de germinação (Tabelas 2, 3 e 4, de acordo com a espécie), segundo o pressuposto de proporcionalidade.

Tabela 1 - Valores estimados da função de risco *baseline* ( $\lambda_0(d)$ ) diária das três espécies de plantas daninhas estudadas

Dia	<i>Eleusine indica</i>	<i>Digitaria insularis</i>	<i>Digitaria horizontalis</i>
	$\lambda_0(d)^1$		
1	0,05 (0,05 - 0,06) <sup>2</sup>	0,08 (0,07 - 0,09)	0,17 (0,15 - 0,19)
2	0,31 (0,28 - 0,34)	0,25 (0,23 - 0,28)	0,23 (0,21 - 0,26)
3	0,21 (0,19 - 0,24)	0,31 (0,28 - 0,34)	0,32 (0,29 - 0,36)
4	0,29 (0,27 - 0,33)	0,27 (0,24 - 0,30)	0,28 (0,26 - 0,32)
5	0,24 (0,21 - 0,26)	0,18 (0,16 - 0,21)	0,36 (0,32 - 0,40)
6	0,09 (0,08 - 0,10)	0,16 (0,14 - 0,18)	0,35 (0,31 - 0,39)
7	0,09 (0,07 - 0,10)	0,04 (0,03 - 0,06)	0,28 (0,25 - 0,32)
8	0,13 (0,12 - 0,15)	0,06 (0,05 - 0,08)	0,35 (0,30 - 0,41)
9	0,17 (0,15 - 0,21)	0,14 (0,12 - 0,17)	0,38 (0,32 - 0,45)
10	0,35 (0,30 - 0,41)	0,10 (0,09 - 0,13)	0,19 (0,14 - 0,25)
11	0,30 (0,25 - 0,36)	0,02 (0,01 - 0,03)	0,18 (0,13 - 0,25)
12	—	0,03 (0,02 - 0,04)	0,18 (0,13 - 0,25)
13	—	0,03 (0,02 - 0,04)	0,31 (0,24 - 0,40)

<sup>1</sup>Probabilidade de cada semente germinar em um dia específico. <sup>2</sup>Os valores entre parênteses representam o intervalo de confiança de 95%.

Evidencia-se ainda que cada espécie apresentou uma *baseline* característica (Figura 1), claramente perceptível no padrão de germinação extremamente diferenciado, no qual cada espécie seguiu uma distribuição própria. Além disso, testes de constância

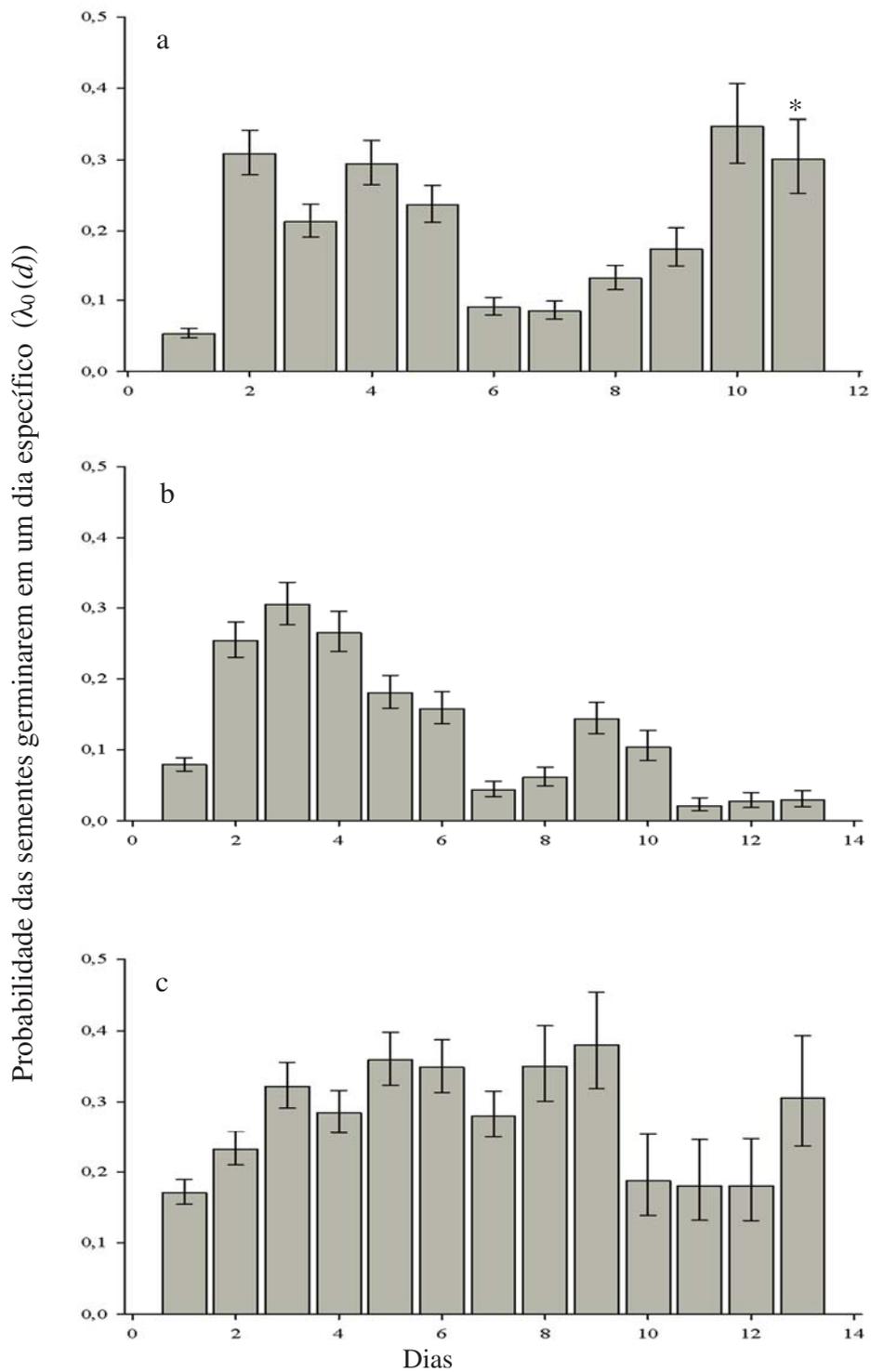


Figura 1 - *Baseline* estimada ( $\lambda_0(d)$ ) da combinação de temperatura 27,5 °C e potencial hídrico 0 MPa, para as espécies: a) *Eleusine indica*, b) *Digitaria insularis* e c) *Digitaria horizontalis*. \*As linhas verticais representam o intervalo de confiança de 95%.

revelaram que a *baseline* de cada uma das três espécies (Figura 1 - a, b e c) não se apresentou constante ( $p$ -valor da LRT  $< 0,0001$ ), tampouco monótona crescente ou monótona decrescente. No caso de *E. indica*, o padrão de germinação mostrou-se extremamente variável ao longo dos dias (aumentos seguidos de diminuição), no qual foi possível distinguir dois momentos: no primeiro, a germinação se distribuiu entre o segundo e sexto dia, e após considerável redução, apresentou um pico de germinação nos dois últimos dias (Figura 1 - a). Na espécie *D. insularis* a germinação mostrou-se mais concentrada nos 6 primeiros dias, com um pequeno aumento da germinação nos dias 9 e 10 (Figura 1 - b). Por outro lado, a *baseline* de *D. horizontalis*, de forma geral, foi bem distribuída ao longo do tempo, pois apesar de apresentar picos de germinação em alguns momentos, não ocorreram reduções drásticas entre um pico de germinação e outro, mas houve uma redução nos dias 10 a 12, a qual foi seguida de um novo pico de germinação no dia 13 (Figura 1 - c).

É necessário destacar que as sementes com tempo de germinação censurado à direta foram consideradas na modelagem da taxa de germinação das sementes, porque sementes censuradas revelam informações importantes a respeito da velocidade de germinação. Evidencia-se que se os dados referentes as sementes que não germinaram fossem eliminadas, a informação de que há sementes na amostra que demoram mais tempo para germinar ou que germinam mais devagar seriam ignoradas, causando assim um viés na análise dos resultados, pois somente as sementes que germinam mais rápido seriam avaliadas. No entanto, ao se considerar dados censurados na modelagem, duas coisas acontecem: 1) o número de sementes censuradas implica a diminuição na velocidade de germinação de sementes observadas; 2) um grande número de sementes censuradas reduz a capacidade de diferença entre os tratamentos avaliados, pois como o número de observações é pequeno, não há informação suficiente que suporte a evidência de diferença estatística, dificultando assim a separação dos grupos de efeito nos testes de comparações de pares. Além disso, quando muitas hipóteses são testadas, a probabilidade de se rejeitar a hipótese nula ( $H_0$ ) quando ela é verdadeira (Erro Tipo I) aumenta significativamente com o número de hipóteses. Assim, o controle da FDR, proposto por Benjamini e Hochberg (1995), auxilia na verificação da ocorrência do Erro Tipo I, tornando a análise mais confiável. Nesse sentido, destaca-se que não é possível separar duas velocidades de germinação quando são muito baixas. Isso porque a baixa velocidade

de germinação é consequência do número elevado de sementes censuradas e a variação leva a germinação heterogênea. Assim, quando há um número muito pequeno de observações de germinação (por exemplo, *D. insularis*, Tabela 4), por conseguinte, pouca informação é gerada, o que inviabiliza a visualização de evidências empíricas. A falta de evidência não proporciona assim suporte empírico suficiente para se rejeitar  $H_0$  e não aceitar que as taxas de germinação são iguais, logo essas taxas não se diferenciam estatisticamente. Uma alternativa nesses casos seria aumentar o número de sementes em cada repetição em temperaturas e potenciais hídricos nos limites superior e inferior, para se obter uma maior observação de sementes germinadas e possibilitar a diferenciação dos pares. Contudo, ao se aumentar o número de sementes pode se perder justamente o efeito proporcionado pela combinação das variáveis em condições específicas.

Tabela 2 - Taxa de germinação relativa estimada das combinações de temperatura e potencial hídrico ( $\gamma\psi$ ) de *Eleusine indica*

Potencial hídrico (MPa)	Temperatura (°C)						
	12,5	17,5	22,5	27,5	32,5	37,5	42,5
0	0,25 d A <sup>1</sup> (0,21-0,30) <sup>2</sup>	0,39 de B (0,33-0,45)	0,89 d D (0,78-1,03)	1 f D (Ref.) <sup>3</sup>	1,09 ef D (0,95-1,25)	0,69 d C (0,60-0,81)	0,67 e C (0,58-0,79)
-0,03	0,20 d A (0,17-0,24)	0,48 ef B (0,41-0,56)	0,77 d C (0,67-0,89)	0,75 e C (0,65-0,87)	0,85 d C (0,74-0,99)	0,76 d C (0,65-0,88)	0,57 de B (0,48-0,67)
-0,06	0,22 d A (0,18-0,26)	0,54 f B (0,47-0,63)	0,85 d E (0,74-0,97)	0,60 de CB (0,51-0,70)	1,27 f F (1,11-1,44)	0,69 d CE (0,60-0,81)	0,48 cd B (0,41-0,56)
-0,1	0,10 c A (0,08-0,13)	0,38 de B (0,33-0,45)	0,73 d C (0,63-0,84)	0,62 de C (0,53-0,72)	1,01 de D (0,88-1,16)	0,66 d C (0,56-0,77)	0,59 de C (0,51-0,69)
-0,2	0,12 c A (0,10-0,15)	0,30 d B (0,25-0,35)	0,57 c C (0,49-0,66)	0,49 cd C (0,42-0,58)	0,92 de D (0,80-1,06)	0,61 d C (0,52-0,71)	0,58 de C (0,50-0,68)
-0,4	0,05 b A (0,03-0,06)	0,18 c B (0,15-0,22)	0,49 c DE (0,42-0,58)	0,39 c CD (0,33-0,46)	0,51 c E (0,44-0,61)	0,35 c C (0,30-0,42)	0,36 c C (0,30-0,43)
-0,6	0,01 a A (0,01-0,02)	0,08 b B (0,06-0,10)	0,26 b C (0,22-0,31)	0,27 b C (0,22-0,32)	0,21 b C (0,17-0,26)	0,24 b C (0,20-0,29)	0,10 b B (0,08-0,14)
-0,9	0 abcd ABC -	0,01 a A (0,01-0,02)	0,05 a B (0,03-0,07)	0,01 a A (0-0,02)	0,02 a AB (0,01-0,04)	0,12 a C (0,10-0,16)	0,01 a A (0-0,02)

<sup>1</sup> Taxas seguidas de mesma letra não diferem estatisticamente entre si, letra minúscula na coluna e maiúscula na linha, pelo método da FDR. <sup>2</sup> Os valores entre parênteses representam o intervalo de confiança de 95%.

<sup>3</sup> Valor de referência, corresponde à baseline.

A germinação de *E. indica* ocorreu em uma faixa de temperatura extremamente ampla, com variação de 30 °C, abrangendo temperaturas de 12,5 a 42,5 °C (Tabela 3). A máxima germinação final foi 78% e ocorreu nas temperaturas 22,5 e 32,5 °C, nos potenciais 0 e -0,06 MPa, respectivamente. Na faixa de temperatura de 22,5 a 42,5 °C, a germinação ficou acima de 50% até o potencial -0,02 MPa. Nas temperaturas 22,5 e 32,5 °C, a germinação não baixou de 50% até -0,04 MPa. As temperaturas baixas apresentaram porcentagens de germinação alta, sendo que em 17,5 °C a máxima foi 71% em -0,06 MPa e em 12,4 °C foi de 51% em água (0 MPa). A germinação ocorreu em todas as temperaturas até o potencial -0,6 MPa. Na temperatura 37,5 °C a germinação foi 17% no potencial -0,9 MPa, enquanto nas demais temperaturas a germinação se manteve abaixo de 10% (Tabela 3).

Tabela 3 - Porcentagem de germinação das sementes para as combinações de temperatura e potencial hídrico de *Eleusine indica*

Temperatura (°C)	PA (%)	DTP (cm)	TAT (dias)
47,5	100 a <sup>1</sup>	–	12 f
42,5	18 bc	3,0 bc	5 b
37,5	5 c	5,7 a	4 a
32,5	3 c	5,3 a	6 c
27,5	0 c	3,3 bc	5 b
22,5	3 c	4,4 ab	6 c
17,5	5 c	4,4 ab	7 d
12,5	43 b	2,3 c	12 f
7,5	100 a	–	9 e
CV%	36,2	15,55	3,7

Observa-se uma estreita relação entre as temperaturas e potenciais hídricos, pois, na maioria dos casos, as maiores quantidades de sementes germinadas correspondem a mesma combinação de  $t\psi$  com as maiores taxas de germinação. Assim, a maior taxa de germinação como a máxima germinação, foram registradas na combinação de temperatura correspondente a 32,5 °C e potencial hídrico -0,06 MPa, porém não se constatou diferença do potencial 0 MPa (Tabela 2). No caso da temperatura 22,5 °C (0 MPa) que apesar de ter apresentado a mesma germinação final de 32,5 °C (-0,06 MPa), a velocidade de germinação foi menor (Tabela 2), evidenciando que em menores

temperaturas as sementes precisam de mais tempo para germinar. De forma geral, a taxa de germinação foi reduzida com o aumento do potencial hídrico, sendo que dentro das temperaturas a reposta da germinação foi similar do potencial 0 ao -0,2 MPa, com mudanças bruscas na velocidade de germinação a partir do potencial -0,4MPa, sendo praticamente nula em -0,9 MPa (Figura 1 - a). Isso mostra que mesmo ocorrendo germinação em potenciais com menor disponibilidade hídrica, as sementes demoraram mais tempo para germinar em *E. indica*.

Analisando-se as particularidades de *E. indica*, observa-se que em alguns casos a resposta da germinação a determinadas combinações de  $t_{\psi}$  se afastaram desse padrão. Por exemplo, na temperatura de 17,5 °C a maior taxa e a máxima germinação foram observadas no potencial -0,06 MPa, destacando-se que o potencial -0,03 MPa não se diferenciou de -0,06 MPa ou de 0 MPa. Essa conformação gerou a lógica contrária ao padrão observado e esperado, na qual se registrou o aumento ao invés da diminuição na taxa e na porcentagem de germinação, de 0 a -0,06 MPa. Contudo, a lógica foi reestabelecida nos potenciais hídricos subsequentes que apresentaram evidente redução nos valores (Tabela 2 e 3). A temperatura 32,5 °C também apresentou padrão diferenciado, pois a taxa de germinação reduziu de 0 a -0,03 MPa, mas aumentou no potencial -0,06 MPa obtendo a máxima taxa de germinação nessa temperatura. As maiores taxas de germinação foram obtidas na temperatura de 32,5 °C para todos os potenciais avaliados (Figura 2 - a.), destaca-se que para os potenciais de -0,06 a -0,2 MPa constatou-se a diferença em relação às demais taxas, pois nos outros potenciais não foi possível verificar diferença, com mais frequência, para as temperaturas de 22,5 e 27,5 °C e, ocasionalmente, para 37,5 °C (Tabela 2).

As menores taxas de germinação, por sua vez, ocorreram nos extremos de temperaturas, em que a redução foi drasticamente visível nas temperaturas mais baixas (12,5 e 17,5 °C), porém não foi observada redução equivalente nos extremos de temperatura alta correspondentes a 37,5 e 42,5 °C (Figura 2 - a.). Além das temperaturas mais altas apresentarem maior velocidade de germinação que as mais baixas (Tabela 2), o número de sementes germinadas também foi maior em 37,5 e 42,5 °C do que em 12,5 e 17,5 °C (Tabela 3). Comparando-se apenas as temperaturas 12,5 °C (limite inferior) e

42,5 °C (limite inferior) no potencial -0,4 MPa, percebe-se que cerca de três vezes mais sementes germinaram em 42,5 °C e a velocidade foi sete vezes maior do que em 12,5 °C, evidenciando que em temperaturas mais elevadas mais sementes germinam e mais rápido quando há menor disponibilidade hídrica. Com relação aos limites de temperatura inferior de 7,5 e superior de 47,5 °C testados, a germinação foi extremamente baixa ou inexistente, inviabilizando a modelagem dos dados. Destaca-se que apesar de *E. indica* apresentar taxa de germinação extremamente baixa no potencial hídrico -0,9 MPa (Figura 2 - a), somente na temperatura 12,5 °C que não apresentou pelo menos 1% de germinação, sendo que em 37,5 °C a germinação foi de 17%. Portanto, o potencial hídrico mínimo para a germinação dessa espécie estaria abaixo de -0,9 MPa.

Tabela 4 - Taxa de germinação relativa estimada das combinações de temperatura e potencial hídrico ( $\gamma\psi$ ) de *Digitaria insularis*

Potencial hídrico (MPa)	Temperatura (°C)						
	12,5	17,5	22,5	27,5	32,5	37,5	42,5
0	0 a ABCDE	0 a A <sup>1</sup>	0,02 a A	1 e D	2,33 f E	0,40 c C	0,09 bc B
	-	(0-0,01) <sup>2</sup>	(0,01-0,03)	(Ref.) <sup>3</sup>	(2,08-2,60)	(0,34-0,47)	(0,06-0,12)
-0,03	0 a AB	0 a AB	0,018 a A	0,64 c AB	2,40 f AB	0,64 a AB	0,08 abc B
	-	-	(0,01-0,03)	(0,56-0,73)	(2,14-2,68)	(0,55-0,74)	(0,06-0,12)
-0,06	0 a AB	0 a AB	0,01 a B	0,69 dc AB	2,14 ef AB	0,25 ab B	0,06 ab A
	-	-	(0-0,02)	(0,60-0,79)	(1,90-2,40)	(0,21-0,31)	(0,04-0,09)
-0,1	0 a AB	0 a AB	0,02 a A	0,80 d AB	1,86 e AB	0,74 ab AB	0,09 bc B
	-	-	(0,01-0,03)	(0,70-0,91)	(1,65-2,10)	(0,64-0,86)	(0,07-0,13)
-0,2	0 a ABCD	0 a ABCD	0,02 a A	0,60 c C	1,53 d D	0,68 ab C	0,09 abc B
	-	-	(0,02-0,04)	(0,52-0,69)	(1,36-1,73)	(0,59-0,78)	(0,06-0,12)
-0,4	0 a ABC	0 a A	0 a A	0,14 b B	0,95 c CB	0,30 cb C	0,14 c B
	-	(0-0,01)	(0-0,01)	(0,11-0,17)	(0,84 - 1,08)	(0,26-0,36)	(0,11-0,18)
-0,6	0 a ABCD	0 a ABCD	0 a ABCD	0,01 a A	0,27 b D	0,18 a C	0,04 a B
	-	-	-	(0-0,01)	(0,23-0,32)	(0,15-0,23)	(0,02-0,06)
-0,9	0 a A	0 a A	0 a A	0 a A	0 a A	0 abc A	0 abc A
	-	-	-	(0-0,01)	(0-0,01)	-	-

<sup>1</sup> Taxas seguidas de mesma letra não diferem estatisticamente entre si, letra minúscula na coluna e maiúscula na linha, pelo método da FDR. <sup>2</sup> Os valores entre parênteses representam o intervalo de confiança de 95%. <sup>3</sup> Valor de referência, corresponde à baseline.

*D. insularis* mostrou-se extremamente restritiva em relação à faixa de temperatura permissiva à germinação, com variação de apenas 10 °C. Destaca-se que, das nove temperaturas avaliadas, a germinação para essa espécie foi observada somente em três

temperaturas (27,5, 32,5 e 37,5 °C), nas demais temperaturas a germinação foi insignificante (Figura 2 - b). A temperatura de 32,5 °C apresentou as maiores porcentagens de germinação, alcançando 100% de germinação no potencial -0,03 MPa e 98% em água (0 MPa). Nessa temperatura a germinação final ficou acima de 85% até o potencial -0,4 MPa, reduzindo mais de 50% para -0,6 MPa (Tabela 5). Na temperatura de 27,5 °C a máxima germinação ficou abaixo de 90% (0 e -0,1 MPa), apresentando germinação somente até o potencial -0,4 MPa. A máxima germinação na temperatura de 37,5 °C não ocorreu em água (0 MPa) e ficou abaixo de 65%, sendo -0,6 MPa o potencial limite para germinação nessa temperatura. Algo interessante é que entre as temperaturas de 27,5 e 37,5 °C houve uma grande diferença nos potenciais -0,4 e -0,6 MPa, pois na temperatura 27,5 °C a redução foi cerca de 95% enquanto em 37,5 °C foi apenas 31%. No potencial hídrico -0,9 MPa não foi registrada germinação em nenhuma das temperaturas avaliadas.

Tabela 5 - Porcentagem de germinação das sementes para as combinações de temperaturas e potenciais hídricos de *Digitaria insularis*

Temperatura (°C)	PA (%)	DTP (cm)	TAT (dias)
47,5	100 a <sup>1</sup>	–	10 f
42,5	13 b	1,5 c	5 c
37,5	20 b	3,8 b	4 b
32,5	18 b	5,0 a	3 a
27,5	25 b	3,9 b	4 b
22,5	0 b	6,0 a	6 d
17,5	23 b	4,9 a	9 e
12,5	18 b	2,2 c	14 g
7,5	100 a	–	9 e
CV%	32,1	11,4	5,4

Assim como na porcentagem final de germinação, as maiores taxas de germinação ocorreram na temperatura de 32,5 °C para todos os potenciais hídricos avaliados, demonstrados inclusive, na maioria dos casos, valores muito superiores a *baseline* (Tabela 4). Contudo, o grande número de observações censuradas, evidenciadas nas baixas taxas de germinação, reduziu de forma significativa a capacidade do teste de comparação de pares para constatar diferenças, mesmo entre valores visivelmente contrastantes. Nesse

caso, a baixa taxa de germinação é consequência do número muito pequeno de observações (isto é, muitas sementes censuradas), culminando na falta de informação (leia-se evidência empírica) para atestar diferenças entre os pares de valores (maiores detalhes em Materiais e Métodos). Percebe-se que para *D. insularis* a resposta da germinação foi condicionada a temperatura 32,5 °C, na qual as maiores taxas de germinação foram observadas em potenciais hídricos de 0 a -0,1 MPa, apresentando acentuada redução a partir do potencial -0,4 MPa, com valor próximo a zero no potencial -0,6 MPa, ou seja, redução superior a 70% de -0,4 a -0,6 MPa (Figure 3 - b). Na temperatura 27,5 °C a taxa de germinação reduziu do potencial 0 a -0,06 MPa, apresentando aumento no potencial -0,1 MPa, com germinação restrita a partir de -0,4 MPa, pois apresentou redução de 70% na germinabilidade e cerca de 80% na taxa de -0,2 a -0,4 MPa (Tabela 4). A temperatura de 37,5 °C apresentou comportamento distinto, pois as maiores taxas foram observadas de -0,03 a -0,2 MPa, sendo que a redução nos potenciais seguintes não foi muito perceptível como nas outras duas temperaturas, por exemplo, de -0,4 a -0,6 MPa a redução foi de apenas 40%, frente a 72 (32,5 °C) e 97% (27,5 °C). Apesar de essa espécie apresentar resposta de germinação extremamente uniforme em relação à temperatura 32,5 °C, observou-se variações nas demais temperaturas em relação a resposta a potenciais hídricos distintos (Figura 3 - b).

Para a espécie *D. horizontalis*, a germinação ocorreu na faixa de temperatura de 17,5 a 42,5 °C (Figura 2 - c), apresentando uma variação entre limite inferior e superior de 25 °C. As máximas porcentagens de germinação ocorreram nas temperaturas de 22,5 e 32,5 °C, nas quais a germinação se manteve acima de 89% do potencial 0 ao -0,2 MPa (Tabela 7). Nessas temperaturas, constatou-se uma grande disparidade entre a redução da germinação entre os potenciais -0,4 e -0,6 MPa, na qual para temperatura 22,5 °C o decréscimo foi de 98 contra 42% em 32,5 °C. Nessa espécie foi alcançado 100% de germinação na temperatura de 22,5 °C, nos potenciais -0,03 e -0,06 MPa, e na temperatura 32,5 °C, no potencial -0,1 MPa. Nas temperaturas de 27,5 e 37,5 °C a máxima germinação não superou 85 e 95%, respectivamente. A temperatura correspondente ao limite superior (42,5 °C) exibiu valores de germinação extremamente similares de 0 a -0,2 MPa, porém no potencial subsequente a redução na germinação foi superior a 80%. O potencial para inibir

aproximadamente 50% da germinação variou de acordo com as temperaturas: 17,5 (-0,1 MPa); 22,5 e 37,5 °C (-0,4 MPa); 32,5 e 27,5°C (-0,6 MPa); 42,5 °C (-0,2 MPa) (Tabela 7).

Tabela 6 - Taxa de germinação relativa estimada das combinações de temperatura e potencial hídrico ( $\gamma\psi$ ) de *Digitaria horizontalis*

Potencial hídrico (MPa)	Temperatura (°C)						
	12,5	17,5	22,5	27,5	32,5	37,5	42,5
0	0,01 a A <sup>1</sup> (0-0,01) <sup>2</sup>	0,25 d B (0,21-0,29)	0,80 d D (0,70-0,91)	1 e E (Ref.) <sup>3</sup>	0,86 d DE (0,75-0,98)	0,90 e DE (0,79-1,04)	0,39 c C (0,33-0,45)
-0,03	0 a A (0-0,01)	0,22 d B (0,19-0,26)	0,83 d D (0,73-0,94)	0,85 e DE (0,74-0,97)	1,00 de EF (0,88-1,13)	1,08 e F (0,95-1,23)	0,41 c C (0,35-0,48)
-0,06	0 a A (0-0,01)	0,25 d B (0,21-0,29)	0,74 d D (0,66-0,84)	0,81 e DE (0,71-0,93)	1,09 e F (0,96-1,24)	0,93 e EF (0,81-1,06)	0,44 c C (0,38-0,51)
-0,1	0 a A (0-0,01)	0,22 d B (0,19-0,26)	0,60 c D (0,53-0,69)	0,90 e E (0,79-1,03)	1,10 e F (0,97-1,24)	1,33 f G (1,18-1,51)	0,41 c C (0,35-0,48)
-0,2	0 a ABCD –	0,13 c ABCD (0,10-0,15)	0,54 c AC (0,48-0,62)	0,61 d AD (0,53-0,71)	0,89 d BC (0,79-1,01)	0,71 d D (0,62-0,81)	0,35 c BD (0,30-0,41)
-0,4	0 a ABCD –	0,08 b BD (0,07-0,10)	0,23 b AB (0,20-0,27)	0,46 c CD (0,39-0,53)	0,44 c CD (0,38-0,51)	0,43 c CD (0,36-0,50)	0,04 b AC (0,03-0,06)
-0,6	0 a ABC –	0,01 a A (0,01-0,02)	0 a A (0-0,01)	0,30 b C (0,25-0,35)	0,21 b B (0,18-0,25)	0,15 b B (0,12-0,19)	0,01 a A (0-0,01)
-0,9	0 a ABC –	0 abcd ABC –	0,01 a A (0-0,01)	0,08 a C (0,06-0,11)	0,02 a B (0,01-0,03)	0,02 a B (0,01-0,04)	0 a A (0-0,01)

<sup>1</sup> Taxas seguidas de mesma letra não diferem estatisticamente entre si, letra minúscula na coluna e maiúscula na linha, pelo método da FDR. <sup>2</sup> Os valores entre parênteses representam o intervalo de confiança de 95%. <sup>3</sup> Valor de referência, corresponde à baseline.

A resposta na velocidade de germinação de *D. horizontalis* foi extremamente variável, uma vez que as maiores taxas de germinação ocorreram em diferentes temperaturas, ao invés de se concentrarem em uma única temperatura (Tabela 6). Destaca-se que máximas taxas de germinação foram observadas com maior frequência nas temperaturas 32,5 e 37,5 °C, nas quais o valor máximo não ocorreu no potencial 0 MPa, evidenciando assim resposta diferenciada da espécie ao aumento de deficiência hídrica nessas temperaturas (Figura 3 - c). A temperatura de 37,5 °C apresentou maior taxa de germinação no potencial -0,1 MPa, revelando um aumento da taxa de germinação com a redução do potencial hídrico de 0 para -0,1 MPa. Na temperatura 32,5 °C a taxa de germinação observada no potencial 0 MPa foi menor do que nos potenciais -0,06 e -0,1 MPa, revelando novamente um aumento na taxa de 0 para -0,06 MPa. Destaca-se a falta

de correspondência entre taxa e germinação cumulativa nessa espécie, pois apesar da temperatura de 22,5 °C ter apresentado os maiores valores de germinação, inclusive de 100% (Tabela 7), a velocidade em que as sementes germinaram foi inferior as duas temperaturas subsequentes (32,5 e 37,5 °C).

Tabela 7 - Porcentagem de germinação das combinações de temperatura e potencial hídrico de *Digitaria horizontalis*

Temperatura (°C)	PA (%)	DTP (cm)	TAT (dias)
47,5	100 a <sup>1</sup>	–	11 d
42,5	15 b	5,7 c	5 a
37,5	38 b	7,8 ab	6 b
32,5	23 b	9,0 a	6 b
27,5	33 b	6,7 bc	5 a
22,5	28 b	6,8 bc	6 b
17,5	38 b	6,0 c	12 e
12,5	33 b	3,9 d	13 f
7,5	100 a	–	9 c
CV%	21,6	8,6	4,8

De forma geral, nas diferentes temperaturas, a taxa de germinação foi muito semelhante até o potencial -0,2 MPa, com as taxas de germinação drasticamente reduzidas a partir do potencial -0,4 MPa (Tabela 6). As menores taxas de germinação foram encontradas nas temperaturas limites de 17,5 e 42,5 °C, respectivamente, com redução mais acentuada na temperatura mais baixa do que na mais alta (Figura 2 - c). Essa diferença entre as taxas de germinação entre as temperaturas reflete o número de sementes germinadas, pois no limite de temperatura inferior a germinação foi menor do que no superior (Tabela 7). Todavia, ao se comparar as temperaturas 22,5 e 42,5 °C, verifica-se que as reduções de 42,5 °C foram, por um lado, maiores nos potenciais -0,2 a -0,4 MPa (88 a 57% em 22,5 °C) e menores de -0,4 e -0,6 MPa, com 99% em 22,5 °C e 88% em 42,5 °C. Percebe-se assim que em temperatura mais amena (22,5 °C), a germinação se manteve acima de 50% até -0,4 MPa, enquanto para temperatura mais elevada (42,5 °C) a germinação foi abaixo de 10% nesse potencial, mas em ambas temperaturas a germinação foi inibida em -0,6 MPa (Tabela 7 e Tabela 6). Devido a taxa de germinação extremamente baixa nas combinações de temperaturas com o potencial hídrico -0,9 MPa

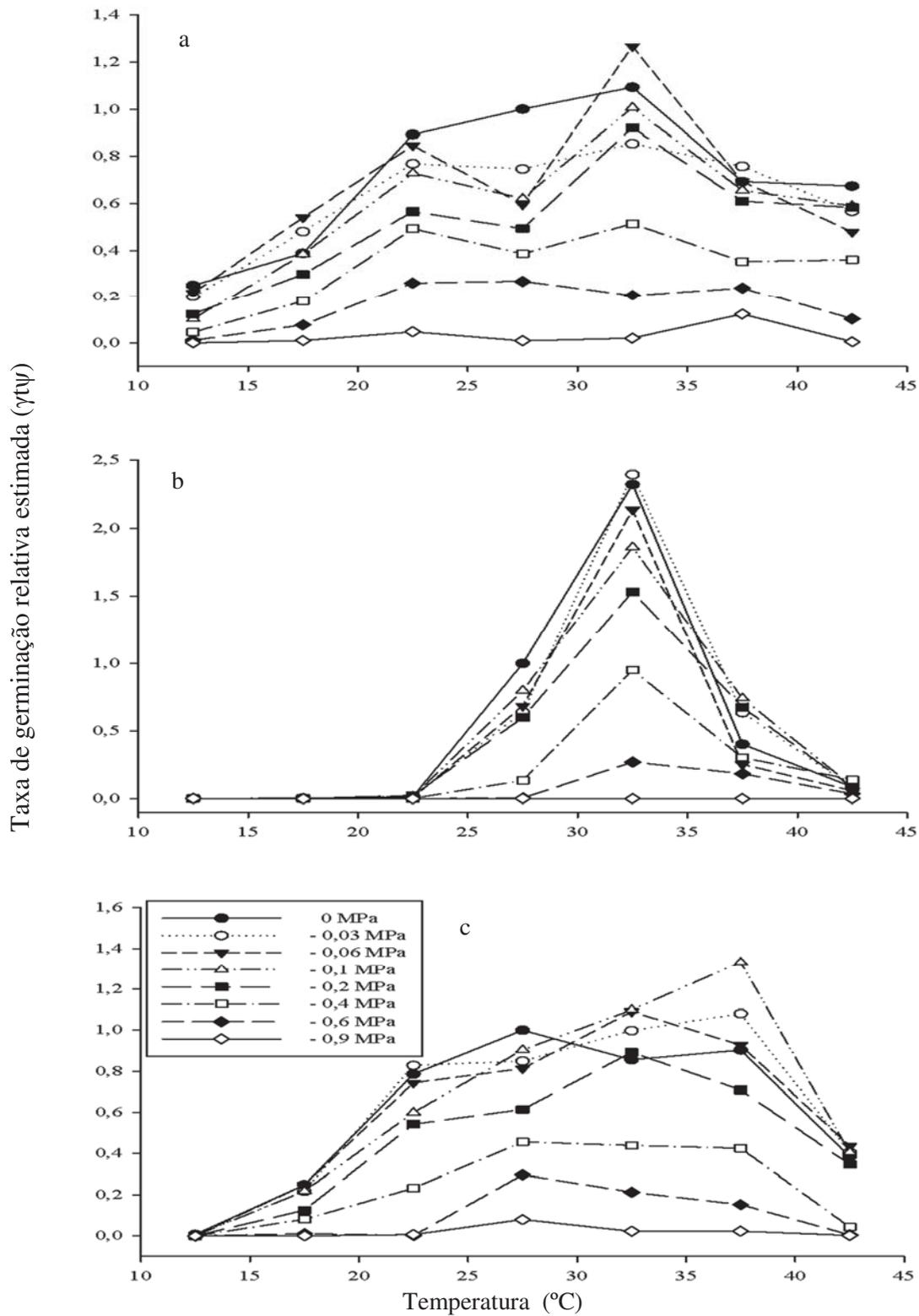


Figura 2 - Taxa de germinação relativa estimada em função da temperatura das espécies: a) *Eleusine indica*, b) *Digitaria insularis* e c) *Digitaria horizontalis*

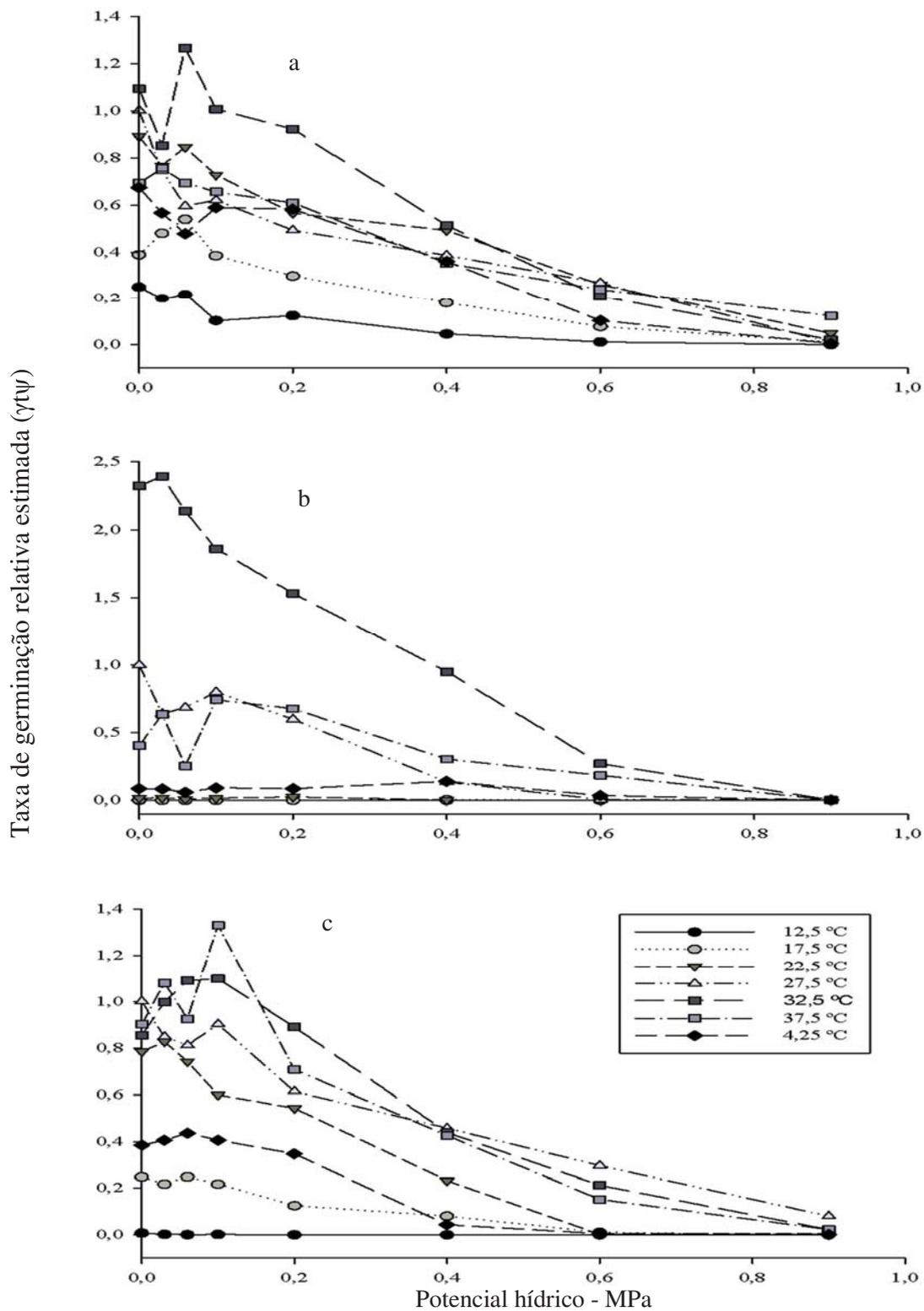


Figura 3 - Taxa de germinação relativa estimada em função do potencial hídrico das espécies: a) *Eleusine indica*, b) *Digitaria insularis* e c) *Digitaria horizontalis*

(Figura 2 - c), pode-se dizer que nesse potencial a germinação foi inibida. Contudo, com exceção da temperatura 17,5 °C, pelo menos uma semente foi capaz de germinar em -0,9 MPa, com 16% de germinação em 27,5 °C. Portanto, o potencial hídrico mínimo para a germinação de *D. horizontalis* estaria abaixo de -0,9 MPa.

Ressalta-se que a utilização do modelo de Cox com especial adaptação ao conjunto de dados avaliados nesse trabalho, para dados discretos, possibilitou o desenvolvimento de um modelo de predição da germinação baseado na combinação do efeito de água e temperatura, que descreve exatamente o padrão de distribuição dos dados avaliados (Apêndice I - III; Tabelas 8-10). Isso porque, o processo de modelagem centrou-se em como a temperatura e a disponibilidade de água afetam a taxa de germinação em um determinado período de tempo. Para tanto, considerou-se a taxa (velocidade) de germinação de cada combinação de temperatura e potencial hídrico. Assim, a partir do modelo desenvolvido, se obtém a probabilidade de germinação diária de cada semente dentro das combinações de  $t\psi$  por meio da multiplicação do valor de  $\gamma t\psi$  da combinação (Tabelas 2, 4 e 6) desejada pelo valor da *baseline* do dia selecionado (Tabela 1), conforme Equação 2. A partir disso, pode-se utilizar dos valores referentes a *baseline* de cada dia (Tabela 1) e dos valores das taxas de germinação relativas (Tabelas 2, 4 e 6, de acordo com a espécie), para comparar a velocidade de germinação de duas combinações de  $t\psi$  diferentes. Assim, para aplicar o modelo de predição de germinação, para se obter, por exemplo, a probabilidade de cada semente de *E. indica* germinar no *dia 1*, na combinação de temperatura 32,5 °C e potencial hídrico 0 MPa, basta substituir os valores referentes as variáveis na Equação 2, como ilustrado na Equação 3:

$$\lambda_{t\psi rk}(d) = \lambda_0(I) \gamma_{32,5-0} = 0,05357 \cdot 1,09293 = 5,85 \quad (3)$$

Assim, tem-se que a probabilidade de cada semente de *E. indica* germinar no dia 1, na combinação de temperatura 32,5 °C e potencial hídrico 0 MPa o *dia 1* é de 5,85% (Tabela 8 - Apêndice I). Nesse sentido, percebe-se que a probabilidade de germinação segue a distribuição da germinação ao longo dos dias de acordo com a forma da *baseline* de cada espécie (Figura 1), mas que a variação da probabilidade de germinação diária obedece a diferentes combinações de temperatura e potencial hídrico.

## 3.5 Discussão

### 3.5.1 Modelagem da taxa de germinação das sementes das espécies avaliadas

O primeiro passo da modelagem consiste em verificar se um determinado modelo se ajusta adequadamente ao conjunto de dados analisado. Ou seja, verificar se as características e a natureza dos dados é coerente com a teoria e os pressupostos do modelo e se, portanto, o modelo é capaz de descrever o comportamento dos dados, sem viés de análise. É importante entender que na análise estatística, existem metodologias específicas para cada conjunto de dados, que possibilitam descrever adequadamente o comportamento desses dados. Assim, utilizando-se técnicas compatíveis com as características dos dados, possibilita-se a máxima aproximação de como o fenômeno estudado acontece. Portanto, ressalta-se que não se deve tratar todos os tipos de mensuração de variáveis com os mesmos métodos e técnicas estatísticas. Evidencia-se que é possível utilizar modelos estatísticos bem estabelecidos e padrões (como os baseados no tempo contínuo, por exemplo), desde que tal modelo faça sentido e tenha validade ou relação causal com os dados analisados. Isso porque, se as características do conjunto de dados não se ajustam às do modelo aplicado, o resultado, apesar de existir, não tem qualquer relação com a realidade, justamente porque a incompatibilidade do modelo aos dados gera uma informação que, muitas vezes, não corresponde ao real comportamento do fenômeno avaliado na prática.

Seguindo essa lógica, no presente trabalho, primeiramente, se testou a homogeneidade dos dados, ou seja, se as repetições (amostras de diferentes plantas) exibiam comportamento idêntico ou mostravam características similares. A aplicação do teste homogeneidade resultou em um p-valor igual a 1, constatando-se que não havia falta de homogeneidade nos dados, logo as repetições demonstravam comportamento e características similares. Demonstrando assim que o presente conjunto de dados é confiável, pois as diferenças de germinação se devem aos diferentes tratamentos aplicados e não à população (amostra) de sementes avaliada. Em seguida realizou-se a análise da relação entre água e temperatura pelo teste de aditividade. O teste de aditividade para o efeito dos regimes de temperatura e de potencial hídrico para cada uma

das espécies apresentou um valor muito pequeno ( $p\text{-valor} < 0,00001$ ), revelando que a relação entre esses dois fatores não pode ser explicada pela associação sem interferência. Outro teste realizado foi o de proporcionalidade dos dados, ou seja, se é possível definir uma constante que determina a diferença entre as combinações de temperatura e potencial hídrico. A proporcionalidade das funções de risco *baseline* foi testada ao se verificar a existência de interação entre o efeito do fator representando o tempo na *baseline* e o efeito dos tratamentos (combinação de temperatura e potencial hídrico). Ou seja, testou-se se a função de risco *baseline* tem a mesma forma de uma transformação de escala para todos os tratamentos, que é uma suposição chave na modelagem. O teste usado foi o da razão de verossimilhança, destacando-se que, devido à utilização do tempo discreto, o modelo estatístico coincide com um modelo paramétrico, o que não ocorreria se o modelo utilizado fosse o de tempo contínuo.

Nesse sentido, destaca-se que a análise dos dados do presente trabalho mostrou que, devido ao fato da *baseline* das três espécies (Figura 1) não ser constante ( $p\text{-valor} < 0,0001$ ), monótona crescente ou decrescente, a maioria dos modelos utilizados na estatística padrão (tempo contínuo) não são adequados ao conjunto de dados avaliados presente pesquisa. Isso porque, ainda que fosse possível a utilização de modelos baseados em tempo contínuo, os dados desta pesquisa não poderiam ser modelados a partir de modelos baseados na distribuição exponencial, porque a *baseline* deveria ser constante. O mesmo ocorre para o Modelo de Falha Acelerada (*Accelerate Failure Model*), que por ser baseado na distribuição de *Weibull*, exige que a *baseline* seja monótona crescente, decrescente ou constante, mas nenhuma dessas exigências foi atendida. Além disso, não é adequado considerar modelos de tempo contínuo para o presente conjunto de dados por duas razões: 1) o tempo foi observado em dias, o que inviabiliza a observação de frações de dias e, portanto, não há coerência no uso de modelos baseados em tempo contínuo nesse caso; 2) as temperaturas foram organizadas de forma que a temperatura durante o dia era diferente da temperatura da noite, seguindo ciclos de 24 horas, logo um modelo de tempo contínuo deveria incorporar a temperatura como uma variável dependente do tempo, o que tornaria o modelo excessivamente complexo. Tais argumentos excluem inclusive a aplicação de muitos modelos de análise de sobrevivência padrão, como o

clássico modelo proporcional de Cox para tempo contínuo e o modelo de tempo de falha acelerado (por exemplo, alguns modelos baseados na distribuição *Weibull*). No entanto, esse problema com a utilização do modelo de Cox desaparece quando se utiliza o tempo discreto, pois, nesse caso, a unidade de tempo coincide com o ciclo diário de 24 horas. Lembrando ainda que o modelo de Cox não possui uma distribuição pré-definida (essa é a parte não paramétrica do modelo), com isso o modelo adapta-se facilmente a distribuição do conjunto de dados analisado no presente trabalho, mostrando-se adequado às características dos dados em questão.

Além disso, a constatação de que as *baselines* relacionadas às três espécies estudadas diferiram em forma (Figura 1) é uma evidência de que a taxa diária de mudanças de germinação ao longo do tempo segue um padrão específico das espécies (espécie-específico). Essa evidência exclui a utilização de modelos mecanicistas universais simplistas para descrever o processo de germinação como, por exemplo, o de acumulação de unidades de calor (graus dias ou horas). O comportamento oscilatório das *baselines* das três espécies estudadas (Figura 1) indica que a taxa do processo de germinação não pode ser descrita pela simples acumulação térmica ou de unidades de calor (graus-dia). Com isso, evidencia-se que modelos baseados no acúmulo térmico (mais especificamente, transporte de calor do meio para a semente e acúmulo de calor em seu interior), como os modelos de tempo térmico (*Thermal time*, descrito por GARCIA-HUIDOBRO; MONTEITH; SQUIRE, 1982) e de tempo hidrotérmico (*Hydrothermal time*, HTT, desenvolvido por GUMMERSON, 1986) não poderiam descrever os resultados demonstrados aqui, pois tal comportamento não seria observado por esses dois modelos. Destaca-se que, entre os vários modelos utilizados para descrever a germinação de sementes, especialmente na área de plantas daninhas, esses dois modelos são os mais amplamente utilizados. Nesse contexto, o modelo de tempo térmico aplica-se a quantificação da dependência da germinação a temperatura (PROBERT, 1992, p. 290; HARDEGREE; VAN VACTOR, 1999; HARDEGREE; VAN VACTOR, 2000; HARDEGREE; JONES; VAN, 2002; HARDEGREE, 2006; ZHANG; TIAN; ZHOU, 2015), enquanto o HTT trabalha essa mesma quantificação a partir do efeito de água e temperatura (ROMAN et al., 1999; GRUNDY et al. 2000; FINCH-SAVAGE;

LEUBNER-METZGER, 2006; GRAZIANI; STEINMAUS, 2009; RIZZARDI et al., 2009; ZAMBRANO-NAVEA.; BASTIDA; GONZALEZ-ANDUJAR, 2013; GUILLEMIN et al., 2013; HU et al., 2015). Dada a extensa literatura dedicada a esses modelos e como os resultados do presente trabalho mostram evidências que contrariam a abordagem desses modelos, julgou-se extremamente importante incluir tais modelos na presente discussão, justamente buscando a comparação com o modelo utilizado no presente trabalho.

No modelo de tempo térmico, que prevê a acumulação de graus dias necessário para completar a germinação, o tempo térmico é supostamente constante no tempo para cada população, sendo que as diferenças no tempo de germinação se devem as diferentes temperaturas base (na faixa sub-ótima de temperatura) ou máxima (na faixa supra-ótima) ou ainda devido ao requerimento de acúmulo térmico (GARCIA-HUIDOBRO; MONTEITH; SQUIRE, 1982). Ou seja, esse modelo assume que a acumulação térmica é constante no tempo sempre que a temperatura ambiente estiver acima da temperatura base (que varia na população), sendo que a germinação ocorre quando o requerimento térmico da semente (que varia na população) é atendido. Contudo, segundo Labouriau (1978, p. 347), se o processo de germinação fosse governado pelo transporte e acúmulo de calor (conforme o Modelo de tempo térmico descreve), a distribuição do tempo de germinação deveria ser unimodal. Caso isso não se confirme, como ocorre no presente trabalho (Figura 1), o processo de germinação não pode ser governado pelo mero transporte e acúmulo de calor. Isso porque, há um sinal biológico sobreposto ao ruído térmico e este sinal varia com a espécie e a temperatura (Figura 2). É interessante observar que nas temperaturas próximas aos extremos (12,5 e 42,5 °C) existem casos onde o sinal biológico se enfraquece ou desaparece, predominando o chamado “ruído térmico aleatório”, especificado de acordo com o teorema de Shannon (LABOURIAU, 1978, p. 360). No teorema de Shannon (1948, p. 38), o “ruído térmico aleatório” se refere ao “ruído branco” que representa o estado de máxima entropia, que corresponde a distribuição com máxima incerteza ou ausência de sinal biológico, na qual as unidades estão distribuídas totalmente ao acaso, exibindo padrão normal (Gaussiano) de distribuição e redundância máxima (SHANNON, 1948, p. 38).

Com relação ao presente trabalho há duas questões que envolvem a interpretação da multi-modalidade da distribuição dos tempos de germinação: 1) os regimes de temperaturas alternadas podem gerar multi-modalidade; 2) a homogeneidade das sementes usadas não pode ser garantida, uma vez que é difícil estabelecer uniformidade em sementes de plantas daninhas, justamente porque a variabilidade genética é característica intrínseca desse tipo de planta. De acordo com Labouriau (1978, p. 360) a multi-modalidade na distribuição dos tempos de germinação de sementes que apresentam heterogeneidades é causada pela mistura de distribuições de tempos de germinação de tipos diferentes de sementes, na qual há sementes que germinam mais rápido e outras que germinam mais devagar. Nesse sentido, destaca-se que, dada a biologia das plantas daninhas, não é coerente esperar homogeneidade na germinação de sementes desse tipo de planta. Isso porque, uma característica amplamente conhecida das plantas daninhas é a germinação escalonada, ou seja, a habilidade de distribuir a germinação ao longo do tempo (isto é, naturalmente a germinação dessas plantas não é sincronizada). Essa distribuição da germinação ao longo do tempo é possível porque há mecanismos que diferenciam as condições necessárias (de água, luz, temperatura, etc.) para a germinação dessas plantas. Esse mecanismo é chamado de dormência, que impõe diferentes níveis de bloqueio à germinação das sementes, a partir da modificação da faixa de condições permissivas à germinação. Um maior nível de dormência torna as condições para germinação extremamente específicas e, muitas vezes, impossíveis de serem obtidas fora da estação de crescimento da planta. A medida que estação adequada se aproxima, o nível de dormência diminui e a faixa de condições permissivas à germinação aumenta, logo a demanda para a germinação vai diminuindo e a semente germina mais rápido (VLEESHOUWERS; BOUWMEESTER; KARSSSEN, 1995). A grande questão é que, devido ao fato da dormência das sementes é um estado dinâmico sujeito à adaptação intra-espécies aos ambientes locais (HUANG et al., 2015), ainda hoje, não é possível saber qual o nível de dormência das sementes que germinaram, somente é possível verificar em quais condições a semente germinou. Além disso, o nível de dormência varia dentro da mesma população, da mesma espécie, pois também é característica amplamente conhecida que a maturação de sementes de plantas daninhas é desuniforme (MARCOS FILHO, 2015, p. 295). Lembrando que o nível de dormência é estabelecido na maturação

das sementes. Então se há diferença dentro da mesma população de uma mesma espécie, obviamente também há entre espécies diferentes. Além disso, há diversos fatores que condicionam o nível de dormência da semente na planta mãe durante a maturação (BRANCALION; MARCOS FILHO, 2008), mas também há a questão que o nível de dormência pode tanto diminuir como aumentar ao longo do tempo após a semente ser disseminada. Com isso, procedimentos de coleta e secagem de sementes, tempo de coleta da semente, tempo e ambiente de armazenamento (temperatura alta ou baixa) de sementes modificam consideravelmente a faixa de condições que a semente vai germinar (CRESSWELL; GRIME, 1981). Dessa forma, a germinação das sementes é um processo naturalmente desuniforme e que pode ter diversas origens, as quais, isoladas ou em conjunto, resultam na distribuição da germinação no tempo e ampliam as chances de sobrevivência da espécie (BRANCALION; MARCOS FILHO, 2008). Logo, não parece lógico esperar homogeneidade no tempo de germinação de sementes de plantas daninhas tampouco supor que as sementes poderiam apresentar o mesmo comportamento. Nesse contexto, evidencia-se mais uma limitação do modelo de tempo térmico que, segundo Batlla e Benech-Arnold (2015), normalmente falha em descrever a germinação de sementes que apresentam algum nível de dormência, pois o modelo não consegue explicar uma diminuição na germinação máxima devido à expressão de dormência, particularmente entre  $T_b$  e  $T_o$ , mas também a temperaturas acima de  $T_o$ . Isso porque, em sementes que apresentam dormência, a temperatura modifica o nível de dormência (isto é, aumenta ou diminui) que, ao mesmo tempo, define em qual faixa de temperaturas a dormência será expressada. Isso adiciona complexidade às respostas térmicas das sementes (BATLLA; BENECH-ARNOLD, 2015), logo não é tão simples assim como o acúmulo térmico sugerido no modelo de tempo térmico.

O modelo HTT de Gummerson (1986), que é análogo ao modelo de tempo térmico (GARCIA-HUIDOBRO; MONTEITH; SQUIRE, 1982), discutido no parágrafo anterior), passou por modificações ao longo do tempo (ALVARADO; BRADFORD, 2002), sendo que o modelo de hidrot tempo foi aperfeiçoado por Bradford (1990). Os modelos que foram desenvolvidos a partir dessa abordagem, descrevem os efeitos da temperatura e do potencial hídrico na taxa de germinação das sementes usando relações

lineares (FINCH-SAVAGE; LEUBNER-METZGER, 2006). Assim, a combinação de tempo térmico ( $\theta_T = (T - T_b) t$ ) e hidrot tempo ( $\theta_H = (\Psi - \Psi_b) t$ ) resulta na constante de tempo hidrotérmico ( $\theta_{THg}$ , MPa °C). A constante  $\theta_{THg}$  denota o tempo hidrotérmico acumulado total necessário à germinação, como uma expressão geral de respostas da taxa de germinação das sementes ( $t_g$ ) em uma faixa de temperatura e condições de potenciais hídricos:

$$\theta_{THg} = [\Psi - \Psi_{b(g)}](T - T_b) t_{(g)} \quad (4)$$

O modelo de HTT se baseia então na ideia de que o desenvolvimento da germinação é determinado pela acumulação de unidades, ou o tempo gasto, em excesso a temperatura base ( $T_b$ ) e umidade base ( $\Psi_b$ ) (ALVARADO; BRADFORD, 2002). Nesse modelo, a relação entre água e temperatura é considerada de forma aditiva, pois há uma constante para o acúmulo de temperatura e outra para o acúmulo de água. Logo, a semente acumula tempo térmico e hidrot tempo de forma independente, sendo que a disponibilidade de água não influencia o acúmulo de temperatura e vice-versa, justamente porque o modelo HTT pressupõe que a temperatura base independe do potencial hídrico, caracterizando assim a relação estatística de associação (sem interferência). Contraditoriamente à pressuposição do modelo HTT, verificou-se, para as espécies estudadas nesse trabalho, a existência de interação ou efeito modificador entre água e temperatura. Na literatura também há referências de que temperatura e potencial hídrico não são fatores independentes na germinação de sementes (TADMOR; COHEN; HARPAZ, 1969, p. 774; WILLIAMS; SHAYKEWICH, 1971, p. 597; SHARMA, 1976, p. 394; EL-SHARKAWI; SPRINGUEL, 1977, p. 688; AKESON et al., 1980; CLUFF; ROUNDY, 1988; FYFIELD; GREGORY, 1989; CHOINSKI; TUOHY, 1991; BRADFORD; SOMASCO, 1994; EL-SHARKAWI; FARGHALI; SAYED, 1997; KEBREAB; MURDOCH, 2000; AL-KARAKI; AL-AJMI; OTHMAN, 2007; SIMÃO; TAKAKI; CARDOSO, 2010; NAIM; AHMED, 2015). Essa constatação se deve ao fato que água e temperatura interagem de maneira tal durante a germinação, que o potencial hídrico base de uma semente depende em grande parte da temperatura, sendo menor na temperatura ótima da semente (FYFIELD; GREGORY, 1989). Estatisticamente, essa

interação entre os fatores implica uma modificação de efeito, significando que água e temperatura não apenas agem ao mesmo tempo no processo de germinação. Na verdade, esses dois fatores interagem de tal forma que há um aumento no poder desses fatores para promover a germinação das sementes, ou seja, o efeito dos dois fatores juntos é maior do que a soma de cada efeito separado. Em resumo, a modificação de efeito existe entre água e temperatura, pois quando se observa esses fatores individualmente (Tabela 2, 4 e 6), percebe-se que ocorre uma potencialização de um pelo outro (Figura 2). Isso porque, de acordo com a disponibilidade de água e a temperatura, o efeito na germinação é potencializado. Logo, a união dos dois fatores resulta em uma probabilidade de risco de germinação diferente (Tabelas 8-10, Apêndices I-III) do que simplesmente se considerar o efeito individual de cada fator sobre a germinação dessas espécies. Portanto, o fato de haver uma interação (no sentido estatístico) entre água e temperatura justamente mostra que o modelo HTT não se ajusta aos dados do presente trabalho, pois, para as três espécies estudadas, tanto o gráfico com as curvas de resposta da taxa de germinação (i.e. a constante que calculada para cada combinação de temperatura e potencial hídrico) à temperatura tem forma diferente para cada potencial hídrico (Figura 2), como também o gráfico análogo para as curvas de resposta da velocidade de germinação ao potencial hídrico apresentam-se diferentes em temperaturas distintas (Figura 3). Assim como o modelo HTT não se ajusta às espécies *E. indica*, *D. insularis*, *D. horizontalis* estudadas aqui, resultados semelhantes foram encontrados para *Orobanche aegyptiaca* (KEBREAB; MURDOCH, 1999), *Datura Ferox* (DORADO et al., 2009) e *Jatropha curcas* (WINDAUER et al., 2012).

Além disso, o modelo de tempo hidrotérmico considera, devido a proporcionalidade entre tempo térmico e hidrotempo (GUMMERSON, 1986), que há uma compensação entre os fatores, indicando, inclusive, que o tempo para a germinação de dada fração de sementes é inversamente proporcional à quantidade que dado fator (temperatura ou o potencial hídrico) excede o nível limiar (BRADFORD, 2002). Algo extremamente interessante é que Alvarado e Bradford (2002) constatam que a temperatura influencia a taxa de embebição da semente, contudo, o fato de temperaturas baixas proporcionarem uma taxa de embebição lenta e diminuição da taxa de germinação

é explicada pela mudança de potencial base. Isso porque, o aumento da temperatura torna as distribuições de  $\psi_b$  (g) mais positivas, devido a maior sensibilidade ao  $\psi$  e à inibição da germinação (BRADFORD; SOMASCO, 1994). De acordo com Dahal e Bradford (1994), a capacidade da semente germinar com o estresse de hídrico diminui quando a temperatura se desvia da ótima. Da mesma forma que, quando os potenciais hídricos diminuem, a temperatura base para a germinação aumenta, indicando a incapacidade das sementes germinarem a baixas temperaturas em condições de estresse hídrico (DAHAL; BRADFORD, 1994). Esses argumentos demonstram que o modelo HTT assume que a relação entre água e temperatura ocorre pela associação, sendo essa relação inversamente proporcional, implicando que quanto mais próxima da temperatura ótima, menor será a quantidade de água necessária à germinação, bem como quanto maior a disponibilidade de água, mais distante da temperatura ótima a semente poderá germinar.

Contudo, no presente trabalho, a ausência de aditividade ( $p$ -valor  $< 0,00001$ ) do efeito da temperatura e o efeito do potencial hídrico indica que (pelo menos nas três espécies estudadas aqui) as deficiências de temperatura não podem ser uniformemente compensadas por uma redução da deficiência de água e vice-versa. Isso quer dizer que a quantidade de aumento (na faixa de temperatura sub-ótima) ou redução (na faixa de temperatura supra-ótima) da temperatura que é necessária para compensar a deficiência de água não é a mesma em cada temperatura. De fato, de acordo com os resultados apresentados aqui, essa variação na temperatura depende da espécie, da faixa de temperatura, da faixa de potencial hídrico e do estágio de germinação (etapa) avaliados. A falta de proporcionalidade entre o efeito de água e temperatura na germinação foi demonstrada também para *Oryzopsis holciformis* (M.B.) Hack, *Phalaris tuberosa* L., *Medicago polymorpha* L., *M. truncatula* Gaertn., e cultivares de cultivars de trigo (*Triticum aestivum* L.) e cevada (*Hordeum vulgare* L.), uma vez que a taxa de germinação dessas espécies foi profundamente afetada pela temperatura em todas as temperaturas, enquanto o efeito do potencial hídrico foi muito dependente da temperatura (TADMOR; COHEN; HARPAZ, 1969, p. 771). Destaca-se que a taxa de germinação de *Hylocereus setaceus* diminuiu com a redução de  $\psi$ , porém a taxa de redução mudou com a temperatura (SIMÃO; TAKAKI; CARDOSO, 2010). Nesse sentido, foi verificada

ainda a existência de interação entre temperatura, potencial hídrico e cultivar na germinação de *Cicer arietinum* L. (NAIM; AHMED, 2015) e *Hordeum vulgare* L. (AL-KARAKI; AL-AJMI; OTHMAN, 2007). Além disso, o efeito dessa interação de temperatura e potencial hídrico afeta de diferentes formas cada aspecto da germinação investigado, como, por exemplo, atraso no início da germinação, percentagem final de germinação e taxa de germinação (TADMOR; COHEN; HARPAZ, 1969, p. 774). A evidência, que o efeito da combinação de  $t\psi$  na taxa de germinação varia com cada espécie e combinação de  $t\psi$ , exclui a possibilidade da utilização de modelos de tempo térmico e hidrotérmico, ou mesmo variantes menos sofisticadas desses modelos, para caracterizar o processo de germinação das três espécies estudadas.

Portanto, prefere-se usar um modelo geral como o Modelo proporcional de Cox para tempo discreto com uma interação ou modificação de efeito entre temperatura e potencial hídrico. Aponta-se que o fato de o padrão de germinação das espécies estudadas não ser constante no tempo, como sugerem os modelos de tempo térmico e hidrotérmico, demonstra que a germinação dessas espécies não pode ser descrita por uma curva crescente ao longo dos dias, justamente porque a complexidade intrínseca a esse processo impõe uma variação significativa no tempo de resposta da semente aos estímulos externos. Por outro lado, a distribuição da germinação das espécies avaliadas segue um padrão fixo ao longo do tempo (*baseline*), que mesmo sendo variável no tempo, é a mesma para todas as combinações de  $t\psi$ , sendo que a velocidade de germinação varia de acordo com cada combinação de  $t\psi$ . Note que esse modelo se diferencia também nesse aspecto dos modelos de tempo térmico e hidrotérmico, pois esses modelos consideram que o efeito dos fatores água e temperatura ocorrem de forma aditiva, enquanto o modelo de Cox desenvolvido aqui considera a interação como multiplicativa.

Destaca-se que Alvarado e Bradford (2002) acreditam que a abordagem proposta por eles, em que as distribuições de  $\psi_b$  (g) mudam em resposta a mudanças na T é uma descrição mais precisa e parcimoniosa do comportamento real de sementes do que a alternativa de modificar coeficientes térmicos em resposta a mudanças em  $\psi$ . No entanto, todos os modelos propostos a partir do tempo térmico, assim como o de Alvarado e

Bradford (2002), são baseados em tempo contínuo, que de acordo com o demonstrado aqui não se ajusta a dados de germinação.

Por outro lado, o modelo desenvolvido na presente pesquisa, utilizou-se a análise de sobrevivência que é a técnica estatística mais adequada aos dados de germinação, justamente porque considera as sementes censuradas. Além disso, o modelo de Cox não apresenta distribuição pré-definida e trabalha com o real comportamento dos dados analisados, sendo que o modelo de predição gera uma baseline que mostra o comportamento geral da germinação de cada espécie. A partir dessa baseline se visualiza e analisa o padrão de germinação, sendo que outro componente do modelo é a taxa de germinação que demonstra a velocidade de germinação. Nesse contexto evidencia-se que a baseline e a taxa de germinação geram mais informação e auxiliam na aplicabilidade prática dessas informações no manejo do que o conhecimento da probabilidade de germinação das sementes no campo. Ou seja, o modelo de predição por si só não tem significado biológico e/ou fisiológico, pois é apenas um número ou informação. Na verdade, a análise dos parâmetros do modelo auxilia a entender o comportamento do processo de germinação e a resposta das sementes a diferentes temperaturas e disponibilidade de água. Propiciando ainda perceber coisas diferentes e até mesmo inesperadas, mas que podem indicar novos caminhos a serem explorados na biologia da germinação de cada espécie. Essa é a vantagem do modelo desenvolvido aqui em relação aos de tempo térmico, pois ao usar distribuição não paramétrica se visualiza o comportamento real da germinação, sendo mais fácil visualizar as variações nas respostas aos fatores avaliados. No modelo hidrotérmico, por exemplo, ao utilizar a distribuição contínua, padroniza a germinação e impede que os detalhes sejam percebidos. Com isso, torna-se muito mais difícil encontrar o significado biológico dos parâmetros do modelo, sendo necessário conhecimento profundo da fisiologia e biologia da germinação para aplicação prática. Enquanto no modelo desenvolvido aqui a baseline revela o comportamento da germinação e a taxa da germinação as diferenças nas combinações de água e temperatura. Possibilitando ainda relacionar o comportamento observado ao que há na literatura e ainda compreender o comportamento da germinação de sementes e

transformar as informações geradas pelo modelo em conhecimento prático que pode ser aplicado no manejo das espécies plantas daninhas nas culturas.

### 3.5.2 Biologia e padrão de germinação de sementes de *Eleusine indica*

A espécie *E. indica* demonstrou a capacidade de germinar em uma faixa de temperatura com variação de 30 °C, sendo o limite temperatura inferior de 12,5 e o superior de 42,5 °C. Não somente a faixa de temperatura permissiva à germinação das sementes de *E. indica* foi extremamente ampla, como também o número de sementes germinadas manteve-se acima de 50% (em água, 0 MPa). De fato, na presente pesquisa, a germinação dessa espécie somente foi inibida em 7,5 e 47,5 °C, que representaram, respectivamente, as temperaturas mais baixas e mais alta avaliadas. Contudo, a porcentagem de germinação em água não variou muito entre o maior e o menor valor, pois a germinação máxima foi de apenas 78% na temperatura 22,5 °C e a menor de 51% em 12,5 °C (Tabela 3). Por outro lado, muita variação foi encontrada no comportamento da germinação de *E. indica*, uma vez que a baseline dessa espécie apresentou um pico de germinação inicial, seguido de uma acentuada redução, sendo que no final do período de germinação um novo pico foi registrado. Acredita-se que a *baseline* extremamente variável e o número não tão expressivo de semente germinadas possam estar relacionados a falta de germinação das sementes logo após a coleta. Isso porque, mesmo após quatro meses de coleta, as sementes de *E. indica* não germinaram em ambiente controlado com condições ótimas de temperatura e umidade (30 °C e disponibilidade de água). Somente após as sementes serem armazenadas em refrigerador a temperatura de 5 °C, por 9 meses, obteve-se um maior número de sementes germinadas. Contudo, a germinação somente atingiu valor de aproximadamente 80% após as sementes passarem por escarificação manual, com lixa de papel. A baixa germinação apresentada por sementes recém colhidas de *E. indica*, indica a existência de alguma forma de dormência na espécie (HAWTON; DRENNAN, 1980; KANZLER; STADEN, 1984; CHAUHAN; JOHNSON, 2008). No entanto, Masin et al. (2006) observaram que o comportamento sementes de *E. indica* é contrário ao de outras espécies anuais de verão, pois não apresentam dormência primária. Os autores verificaram que as sementes recém colhidas não estavam dormentes devido a

alta porcentagem de germinação apresentada. Constataram ainda que *E. indica* não mostrou dormência também em sementes exumadas do solo, mas apresentaram uma variação cíclica de germinabilidade nas diferentes estações do ano. Para os autores, esse comportamento cíclico semestral não é fácil de explicar, pois é particularmente incomum que uma espécie anual de verão germine mais prontamente (quando colocada em incubadora com condições ótimas), tanto no final da primavera como no outono, porque geralmente as sementes estão dormentes nesses períodos. A partir disso, os autores concluem que esse comportamento sugere que a falta de germinação no campo em determinadas épocas se deve inteiramente a um ambiente desfavorável, que conforme Baskin e Baskin (2014, p. 110), impõem-se como dormência forçada às sementes não dormentes. Entende-se então que, apesar de Masin et al. (2006) ter verificado a ausência de dormência primária, as mudanças sazonais na germinação, indicam a existência de algum mecanismo de dormência que restringe a germinação e que ao ser liberado permite que um maior número de sementes germine. Além disso, na presente pesquisa, as sementes de *E. indica* somente germinaram após serem escarificadas, sendo necessário inclusive estabelecer um protocolo de escarificação específico para a espécie para se obter germinação acima de 70%.

A constatação que a escarificação é eficiente em promover a germinação de sementes de *E. indica* (HAWTON; DRENNAN, 1980; KANZLER; STADEN, 1984; DAL MAGRO et al., 2010; ROSA, 2016, p. 87), evidencia, por sua vez, a presença de dormência física imposta pelos tecidos de revestimento da semente. Baseados na evidência que a escarificação promove a germinação de sementes de *E. indica*, alguns autores concluem que o mecanismo de dormência dessa espécie está relacionado à impermeabilidade do tegumento (DAL MAGRO et al., 2010; ROSA, 2016, p. 88). Contudo, para provar que a dormência física se deve à impermeabilidade do tegumento, é necessário demonstrar que as sementes (ou cariopses) não absorvem água (BASKIN; THOMPSON; BASKIN, 2006). Nesse sentido, estudos de absorção de água indicam que as estruturas que cobrem as sementes de *E. indica* são permeáveis a água, logo a dormência nessa espécie não se deve a impermeabilidade do tegumento (KANZLER; STADEN, 1984). Destaca-se que esse equívoco na determinação do mecanismo de

dormência de *E. indica* é compreensível, pois o tegumento caracteriza, de fato, uma barreira física de proteção que regula e, muitas vezes, restringe a entrada de água na semente (POLLOCK; TOOLE, 1966, p. 228). No entanto, com relação à dormência física, a dureza dos tecidos que envolvem a semente (tegumento e endosperma) podem tanto restringir a germinação das sementes pela impermeabilidade do tegumento como pela resistência mecânica ao crescimento do embrião (LEUBNER-METZGER, 2003). No caso da *E. indica*, uma vez que sementes dormentes absorvem água na mesma proporção que sementes não dormentes (KANZLER; STADEN, 1984), os tecidos que envolvem a semente agem como uma barreira física, que deve ser superada pelo potencial de crescimento do embrião, para que a semente possa germinar (BLACK, 1996). Assim, a escarificação supera a condição de dormência nessa espécie por meio de um efeito mecânico nas estruturas que cobrem as sementes (KANZLER; STADEN, 1984), ou seja, danifica e enfraquece tegumento e endosperma, facilitando assim a germinação das sementes.

Além da escarificação, o armazenamento a seco, quanto natural como forçado, também promove aumento na germinação de sementes de *E. indica* (TAYLORSON; BROWN, 1977, p. 475; HAWTON; DRENNAN, 1980; KANZLER; STADEN, 1984; CHAUHAN; JOHNSON, 2008). De forma geral, o armazenamento a seco aumenta a germinação de poáceas (BARTON, 1965, p. 700) e para *E. indica* são necessários pelo menos 3 meses de armazenamento a seco para aumentar o percentual de germinação (CHAUHAN; JOHNSON, 2008). Evidencia-se que a variação do tempo de duração do envelhecimento acelerado produz sementes com diferentes níveis de dormência, sendo um dos primeiros níveis liberação de dormência é caracterizado pelo aumento da resposta da semente à luz (TAYLORSON; BROWN, 1977, p. 476). O efeito promotor da luz na germinação de *E. indica* é maior em sementes recém colhidas (isto é, com maior nível de dormência), pois as sementes perdem a sensibilidade a luz com o tempo de armazenamento, apresentando germinação similar na presença e ausência de luz (CHAUHAN; JOHNSON, 2008).

Existem muitas referências na literatura que a germinação de *E. indica* responde fortemente à luz e à temperatura alternada. A temperatura alternada e, possivelmente, a

presença de luz são importantes estímulos para a germinação de sementes de *E. indica*, provavelmente esses fatores são exigências absolutas para a grande maioria das populações dessa espécie (NISHIMOTO; McCARTY, 1997). A germinação de sementes recém colhidas de *E. indica* é influenciada pela interação de luz e temperatura (constante e alternada) (CHAUHAN; JOHNSON, 2008). Entretanto, a luz aumenta a germinação em alguns, mas não em todos, regimes de temperatura constante ou alternada, pois a importância da luz parece ser compensada por temperaturas ideais (FULWIDER; ENGEL, 1959, p. 360). De fato, encontra-se na literatura uma variação muito grande entre as respostas da germinação de sementes de *E. indica* a luz e temperatura. Isso acontece porque a germinação de *E. indica* é influenciada pela escarificação das sementes, tempo de armazenamento das sementes, presença de luz e temperatura alternada nos testes de germinação. Essa resposta da germinação a diferentes fatores se relaciona à existência de dormência física nessa espécie, pois uma vez que tegumento e\ou endosperma impedem o crescimento do embrião, há uma demanda pelo enfraquecimento dessa restrição mecânica para que a germinação aconteça. Isso porque a germinação é manifestada pela protrusão da raiz primária, isto é, a emergência da raiz primária através de todos as camadas dos tecidos que cobrem a semente. Isso depende da expansão do embrião, que é um processo impulsionado pela absorção de água e pelo enfraquecimento das paredes celulares (BEWLEY, 1997; OBROUCHEVA; ANTIPOVA, 1997; KOORNNEEF; BENTSINK; HILHORST, 2002). Destaca-se que todos esses fatores que promovem a germinação de *E. indica* (escarificação, tempo de armazenamento, luz e temperatura alternada) colaboram de maneira distinta para a superação da restrição ao crescimento do embrião. A escarificação reduz a restrição mecânica (KANZLER; STADEN, 1984) e aumenta a absorção de água (POLLOCK; TOOLE, 1966, p. 225) que, por conseguinte, aumentam o potencial de crescimento do embrião. A luz, através da conversão do fitocromo na sua forma ativa Pfr, desencadeia a síntese de giberelinas (GA) (TOYOMASU et al., 1998). A temperatura alternada modifica o equilíbrio hormonal ABA/GA em favor dos GAs (HUARTE; BENECH-ARNOLD, 2010). Ambos processos, de síntese e aumento de GA, favorecem a expansão do embrião, pois o GA endógeno induz a expressão gênica de  $\beta$  Glu I (WU et al., 2001), enzima que atua no enfraquecimento da restrição mecânica à germinação (GROOT; KARSSSEN, 1987).

Evidencia-se que esses fatores (escarificação, tempo de armazenamento, luz e temperatura alternada) podem ainda ser combinados de maneiras distintas, produzindo assim diferentes respostas de germinação das sementes de *E. indica*, o que justifica os resultados contrastantes entre as publicações para essa espécie. Por exemplo, no presente trabalho, foram usadas sementes de *E. indica* armazenadas por 9 meses a 5 °C, escarificadas com lixa, sendo que a máxima germinação em água foi de 78%, na temperatura de 22,5 °C (24,3 °C/14 h e 20 °C/10 h), sem incidência direta de luz. Enquanto Hawton e Drennan (1980) com sementes armazenadas por um ano, temperatura alternada de 31,5/23 °C e 12 h luz/12 h escuro, obtiveram 40,2% de germinação. Dal Magro et al. (2010), por sua vez, utilizando sementes escarificadas com lixa, temperatura alternada de 30/20 °C e 12 h luz/12 h escuro registraram a máxima germinação de 75%. Rosa (2016, p. 88) obteve 79% de germinação máxima com sementes escarificadas com lixa, temperatura alternada de 30/20 °C e 12 h luz/12 h escuro. Kanzler e Staden (1984) utilizaram sementes recém colhidas, escarificadas com lixa, temperatura constante de 20 °C, na ausência de luz, obtendo a máxima germinação de 90%. Chauhan e Johnson (2008) trabalharam com a combinação de sementes recém colhidas, temperatura alternada de 35/25 °C com 12 h luz/12 h escuro, que resultou em 72% de germinação final, já com sementes armazenadas por 3 meses, temperatura alternada de 30/20 °C a máxima germinação foi de 100% tanto na presença como ausência de luz. Ismail et al. (2002) obtiveram 100% de germinação final ao utilizar sementes escarificadas com lixa, temperatura alternada de 30/20 °C e 12 h luz/12 h escuro.

Algo interessante que ocorre com *E. indica* é que ao longo do processo de envelhecimento da semente, assim como a dormência diminui progressivamente, há uma maior resposta da semente à aplicação de ácido giberélico. Isso porque, tanto as sementes recém colhidas como as armazenadas por 6 meses não respondem ao ácido giberélico, sendo que o efeito promotor de germinação do GA somente ocorre após envelhecimento acelerado das sementes. Parece que enquanto há um aumento na germinabilidade com o tempo de armazenamento a seco, porque outros mecanismos regulados fisiologicamente são ativados (KANZLER; STADEN, 1984). Nesse sentido, Liu et al. (2013) estudaram os mecanismos moleculares subjacentes ao papel do armazenamento seco de sementes

(pós-amadurecimento) no desencadeamento de alterações relacionadas a hormônios e a diminuição da dormência no trigo (*Triticum aestivum*). A partir de análise transcriptômica (processos de transcrição das informações contidas nos genes) da capacidade de resposta de sementes de trigo para ABA, os autores verificaram que o ABA inibe a germinação das sementes de trigo em parte ao reprimir a transcrição de genes relacionados com a montagem da cromatina e a modificação da parede celular, e pela ativação de genes catabólicos de GA. Assim, o armazenamento a seco da semente de trigo promove as alterações na expressão de genes da biossíntese de GA (GA 20-OXIDASE e GA 3-OXIDASE), mostrando que esse hormônio aumenta a liberação de dormência e a germinação (LIU et al., 2013).

Esse mecanismo de manutenção de dormência no trigo, descrito por Liu et al. (2013), parece adequado para explicar o efeito do armazenamento a seco na modificação da resposta da germinação de *E. indica* ao GA. Isso porque apesar de GA atuar nas vias que promovem a germinação de *E. indica* (GROOT; KARSSSEN, 1987; WU et al., 2001; HUARTE; BENECH-ARNOLD, 2010), a escarificação com lixa é mais eficiente do que a aplicação de GA exógeno em sementes que não passaram por processo de envelhecimento (KANZLER; STADEN, 1984; DAL MAGRO et al., 2010). Sugere-se que, de acordo com Liu et al. (2013), isso acontece devido a ação dos genes catabólicos de GA (produção mediada pelo ABA), pois o GA aplicado é catabolizado, não atuando nas vias que favorecem a germinação. Assim a escarificação com lixa é a mais eficiente em promover a germinação em *E. indica* do que a aplicação de GA, porque alivia a restrição mecânica ao remover ou danificar as camadas que envolvem a semente (KANZLER; STADEN, 1984), permitindo que mais água entre na semente (POLLOCK; TOOLE, 1966, p. 225). Lembrando que no caso de dormência física, a hidratação do embrião é uma das forças motrizes (*drivings*) para a germinação (BEWLEY, 1997; OBROUCHEVA; ANTIPOVA, 1997; KOORNNEEF; BENTSINK; HILHORST, 2002). Há casos de sementes recém colhidas germinam sem serem escarificadas, mas com luz e temperatura alternada (CHAUHAN; JOHNSON, 2008; FULWIDER; ENGEL, 1959, p. 361). Nesses casos, a explicação coerente seria que a combinação de dois estímulos (luz e temperatura alternada) para produção de GA promove um aumento na concentração de

GA endógeno, ultrapassando assim a capacidade dos genes catabólicos de GA, permitindo que esse hormônio atue nas vias que favorecem a germinação.

Do ponto de vista prático, compreender que as temperaturas alternadas estimulam a germinação de *E. indica* é importante para entender quando e onde essa espécie germina. Considerando-se as condições de ambiente do solo, há maior flutuação (alternância) de temperatura na superfície do solo, pois em profundidades maiores as flutuações tendem a ser menores, pois a temperatura do solo aumenta ou diminui gradualmente com as estações do ano. Em condições de solo descoberto ou com dossel da vegetação aberto as flutuações da temperatura de superfície são maiores do que em solo com coberto e com dossel da vegetação fechado. Assim, solo descoberto e com pouca vegetação são condições que promovem à germinação de *E. indica* (McELROY, 2015). De acordo com Hawton e Drennan (1980) apresentou emergência de plântulas de *E. indica* ocorreu de 0-4 cm de profundidade, mas a capacidade de emergência dessa espécie foi muito baixa em profundidades maiores, sendo que nenhuma plântula emergiu em 8 cm ou mais. Segundo Masin et al. (2006), dado que a profundidade do limiar para uma emergência satisfatória de *E. indica* é 4-5 cm, pode ser possível que na condição particulares como em solo coberto com vegetação permanente, as sementes de *E. indica* precisem estar mais próximas à superfície para germinarem.

No presente trabalho, *E. indica* germinou nas temperaturas de 12,5 a 42,5 °C, mas não alcançou 100% de germinação final em nenhuma das temperaturas (Tabela 3). O fato de *E. indica* ter germinado em uma ampla faixa de temperatura, pode estar relacionado ao efeito proporcionado pela escarificação, pois sementes escarificadas respondem mais a temperatura (POLLOCK; TOOLE, 1966, p. 225). No entanto, apesar desse efeito, a germinação das sementes não chegou sequer a 80%. Isso porque, embora a escarificação alivie a restrição mecânica ao crescimento do embrião, os testes de germinação não foram realizados com a incidência direta de luz e a amplitude da temperatura alternada, entre temperatura diurna e noturna, foi de apenas 5 °C. Há trabalhos que mostram que a melhor amplitude térmica está entre 10 e 15 °C, sendo que com a presença de luz a germinação pode ultrapassar 80% (NISHIMOTO; McCARTY, 1997; ISMAIL et al., 2002; CHAUHAN; JOHNSON, 2008). Além disso, as sementes utilizadas na presente pesquisa

foram armazenadas por 9 meses a 5 °C, lembrando que o armazenamento a seco atua na biossíntese de GA (LIU et al., 2013). Contudo, a combinação dos fatores escarificação de sementes e temperatura alternada de baixa amplitude não foram suficientes para alcançar germinação de 100% das sementes. Esse resultado indica que há mecanismos a serem superados em todas temperaturas para que *E. indica* possa germinar. A partir disso, é possível explicar a grande oscilação no padrão de germinação da *baseline* dessa espécie (Figura 1 - a). Isso porque, a existência de um mecanismo externo de dormência física causa atrasos na germinação, assim algumas sementes germinam mais rápido, enquanto outras germinam mais devagar. Essa oscilação na *baseline* revela que pode existir diferentes níveis de dormência entre as sementes, como sugerido por Taylorson e Brown (1977, p. 476), implicando assim que as sementes demandem mais ou menos tempo para germinar de acordo com o equilíbrio entre ABA/GA.

De acordo com McElroy (2015), algo ainda pouco compreendido sobre *E. indica* é a capacidade de adaptação, ou seja, a adaptabilidade da espécie a diferentes ambientes. O autor relata que coletou populações de *E. indica* em diferentes condições ambientais, verificando que há diversidade de fenótipos, tais como: micro-biótipos que crescem menos de 2 cm de altura e macro-biótipos que crescem mais de 70 cm, biótipos de folhas estreitas e de folhas largas, com mais de 20 espiguetas por inflorescência e outros com apenas uma espiguetas por inflorescência. Além disso, as populações foram encontradas em campos de golfe (*putting greens*), calçadas, beira de estradas e lavouras de culturas. As populações de *E. indica* são capazes de se desenvolver nas áreas mais inóspitas, em solos com baixa fertilidade, restrição hídrica e fortemente compactados. Mas também se estabelecem em áreas com vegetação bem densas e desenvolvidas, que não possuem problemas com fertilidade do solo, disponibilidade de água ou compactação. O autor destaca que a diversidade de fenótipos e tolerância a condições ambientais ainda não foram quantificadas, sendo que provavelmente essas duas características são as que mais contribuem para o desenvolvimento dessa espécie de plantas daninhas, especialmente em campos de pastagens e gramados. *E. indica* adapta-se prontamente a diferentes condições ambientais, sendo que os biótipos coletados em lavouras de culturas apresentavam porte mais alto e os biótipos encontrados em campo de golfe de porte pequeno. A hipótese do

autor é que existem biótipos de *E. indica* que se adaptaram a ambientes específicos ou condições de manejo, contribuindo assim para a variação na tolerância a diferentes condições ambientais (McELROY, 2015). Nesse sentido, evidencia-se que a grande faixa de temperatura para germinação demonstrada por *E. indica* no presente trabalho, é uma importante característica que auxilia no estabelecimento da espécie em novas áreas e, por conseguinte, a adaptação a diferentes condições ambientes. Portanto, diversidade de fenótipos e tolerância a condições ambientais juntamente com a ampla faixa de temperatura para germinação são características que propiciam que *E. indica* seja uma planta daninha distribuída em diversas regiões do mundo, sendo uma espécie problemática em muitos países.

### **3.5.3 Biologia e padrão de germinação de sementes de *Digitaria insularis***

A faixa de temperatura em que as sementes de *D. insularis* germinaram foi restrita as temperaturas de 27,5, 32,5 e 37,5 °C (Figura 2 - b) que apresentaram, respectivamente, germinação de 85, 98 e 47% em água (Tabela 5). A especificidade de temperatura para germinação dessa espécie está diretamente relacionada a temperaturas mais elevadas, em torno de 30 e 35 °C, pois a maior germinação ocorreu em 32,5 °C (34,3 e 30 °C) que envolve ambas temperaturas. Avaliou-se nessa pesquisa uma faixa de temperatura de 40 °C (de 7,5 a 47,5 °C) e a variação da faixa permissiva a germinação de *D. insularis* foi de apenas 10 °C. Além disso, destaca-se que em temperaturas muito acima ou abaixo de 30/35 °C, como ocorre em 37,5 °C (39,3 e 35 °C) que alcança quase 40 °C, a germinação foi drasticamente reduzida. Por outro lado, em 22,5 °C (24,3 e 20 °C) em que as temperaturas ficam abaixo de 25 °C, a germinação foi inibida (Tabela 5). Já, em 27,5 °C, que compreende temperatura entre 25 e 30 °C, a germinação se manteve acima de 80%. Logo, o requerimento térmico para a germinação dessa espécie não é apenas temperatura alta, mas temperaturas dentro de um intervalo específico que compreende variações mínimas entre 30 e 35 °C. A relação da germinação com essas duas temperaturas é extremamente consistente com a literatura publicada para essa espécie, tanto em temperaturas constantes (IKEDA; CHMIELESKI; ALESSI, 2012; MENDONÇA et al.,

2014) como alternadas (PYON; WHITNEY; NISHIMOTO, 1977, p. 171; MONDO et al., 2010).

Além da especificidade com a faixa de temperatura, a resposta da germinação de *D. insularis* em relação a presença ou ausência de luz varia muito para temperaturas constante e alternadas. Talvez por isso, as informações disponíveis na literatura sobre a demanda de luz para a germinação dessa espécie parecem, à primeira vista, controversas. Isso porque há publicações que se referem às sementes de *D. insularis* como indiferentes à luz (KLEIN; FELIPPE, 1991), fotoblásticas positivas (MENDONÇA et al., 2014) e ainda sem necessidade de luz para germinar (MONDO et al., 2010). Essas informações que parecem controversas, na verdade, apenas representam a variação da resposta de germinação a distintas condições empregadas nos experimentos citados acima, especialmente em relação ao regime de temperatura utilizado. Note que Mendonça et al. (2014) trabalharam somente com temperaturas constantes (15, 25, 35 e 45 °C), Mondo et al. (2010) com temperaturas alternadas (20/30, 20/35 e 15/35 °C) e uma constante (25 °C) e Klein e Felipe (1991) com a temperatura constante de 25 °C. Assim, uma vez que a necessidade de luz para germinação das sementes varia com as condições do ambiente, tal como temperatura e disponibilidade de água (TAKAKI, 2001), é perfeitamente coerente que conclusões a respeito da demanda de luz para a germinação de *D. insularis* se diferenciam entre si.

Todavia, mesmo existindo conclusões controversas, percebe-se que os resultados dos trabalhos para essa espécie são muito semelhantes e que a diferença está na interpretação dos dados, ou seja, é possível encontrar um padrão. No trabalho de Mondo et al. (2010), por exemplo, as maiores porcentagens e velocidades de germinação ocorreram sempre na presença de luz (fotoperíodo de 8 horas), nas temperaturas alternadas de 20/30, 20/35 e 15/35 °C. Da mesma forma que Pyon, Whitney e Nishimoto (1977, p. 172) registraram germinação ótima na presença de luz (fotoperíodo de 8 horas), nas temperaturas constante de 30 °C e alternadas de 20/30 e 25/35 °C. Para ambos autores as temperaturas alternadas que envolveram 35 °C (20/35 e 15/35 °C, MONDO et al., 2010; 25/35 °C, PYON; WHITNEY; NISHIMOTO, 1977, p. 171) a ausência de luz não interferiu na germinação das sementes. Esses resultados são também compatíveis com a

presente pesquisa, sendo que a temperatura de 32,5 °C, que compreende temperatura próxima a 35 °C, também apresentou máxima germinação no escuro. Em Mendonça et al. (2014) e Pyon, Whitney e Nishimoto (1977, p. 172), as temperaturas constantes de 35 e 30 °C, respectivamente, combinadas com luz (fotoperíodo de 8 horas) apresentaram a condição mais favorável para a germinação das sementes dessa espécie (respectivamente, 84 e 96,6% em luz contra 66 e 38% no escuro). Assim como Ikeda, Chmielecki e Alessi (2012) que, ao avaliarem três temperaturas constantes (25, 30 e 35 °C) em fotoperíodo de 12 horas, verificaram maior germinação em 30 e 35 °C (cerca de 80%). Por outro lado, os resultados apresentados aqui demonstram que mesmo na ausência de luz a germinação máxima foi de 85% com temperatura alternada de 29,3/25 °C (27,5 °C, Tabela 5). Considerando-se a temperatura constante de 25 °C, a germinação foi cerca de 60% (fotoperíodo de 12 horas) em Ikeda, Chmielecki e Alessi (2012), 67 (fotoperíodo de 8 horas) e 33% no escuro em Mondo et al., (2010), 89,8 (fotoperíodo de 8 horas) e 14% no escuro em Pyon, Whitney e Nishimoto (1977, p. 172), 47 (fotoperíodo de 8 horas) e 4% no escuro em Mendonça et al. (2014), acima de 90% na presença de luz e aproximadamente 80% no escuro em Klein e Felipe (1991). Percebe-se que em temperatura constante de 25 °C a germinação foi sempre maior em presença de luz, com a exceção de Klein e Felipe (1991) que será discutido em momento oportuno. Já em temperaturas alternadas mais baixas como 15/25 °C (PYON; WHITNEY; NISHIMOTO, 1977, p. 172) e 24,3/20 °C (22,5 °C, dados apresentados aqui), a germinação foi inibida no escuro. Observa-se claramente que para temperaturas constantes entre 30 e 35 °C a luz aumenta a germinação, contudo, a germinação máxima independe da presença de luz quando há alternância de temperatura com 35 °C. Em temperaturas constantes entre 20 e 25 °C as sementes germinam somente na presença de luz, assim como em temperaturas alternadas entre 15 e 25 °C não ocorre germinação no escuro. Portanto, a luz não é um requerimento para a germinação de *D. insularis* somente em temperaturas (constantes ou alternadas) que envolvam 30 e 35 °C.

De forma geral, a luz aumenta a germinação de *D. insularis* em temperaturas fora da faixa ótima (entre 30 e 35 °C), pois na ótima não se observa o mesmo efeito de promoção da germinação. Logo, a presença de luz mostra-se extremamente determinante

para a germinação dessa espécie em locais com temperaturas mais baixas. Nesses locais com temperaturas amenas, devido a exigência de luz para germinação, a manutenção do solo coberto, seja com restos de culturas ou com vegetação, seria uma estratégia de manejo eficiente para reduzir drasticamente e até mesmo inviabilizar a germinação dessa espécie. Isso porque além do efeito sobre a incidência luminosa, segundo Reinert, Almeida e Christoffoleti (2012), a cobertura morta comporta-se como uma camada isolante que se interpõe entre a atmosfera e o solo, interceptando os raios solares e promovendo uma menor variação da temperatura, reduzindo assim a amplitude térmica do solo. Destacando-se que a amplitude térmica é um dos componentes do regime térmico que interfere de maneira decisiva na germinação de um grande número de espécies de plantas daninhas (EGLEY; DUKE, 1985, p. 32). Lembrando que a alternância de temperatura ganha maior importância na promoção da germinação de *D. insularis* na ausência de luz e temperaturas baixas. No entanto, em locais com temperatura elevadas, a cobertura do solo não auxiliaria na diminuição da infestação de *D. insularis*, dado que as sementes germinam independente da disponibilidade de luz em temperaturas entre 30 e 35 °C. Percebe-se que a distribuição de *D. insularis* no Brasil mostra-se extremamente compatível com a faixa de temperatura permissiva a germinação. Isso porque há elevada ocorrência dessa espécie em estados de clima mais quente como PR, SP, MS, MT, GO, MG e BA apresentando baixa frequência em estados como RS e SC, onde se restringe a regiões mais quentes desse estados (LÓPEZ-OVEJERO et al., 2017). Também no Hawai-EUA, levantamentos de campo mostram que *D. insularis* é mais abundante abaixo de 540 metros de altitude, em zonas secas de 120 a 760 mm de precipitação anual, sendo que baixa precipitação, temperatura elevada e sombra foram os fatores mais importantes na distribuição de *D. insularis* no estado (PYON, 1975, p. 24).

A respeito da germinação extremamente reduzida de *D. insularis* em temperaturas baixas e ausência de luz, Pyon (1975, p. 47) avaliou se a aplicação de ácido giberélico (GA), cinetina (um tipo de citocinina) e tioureia (similar a ureia) poderia superar a limitação de luz e temperatura para a germinação da espécie. Os testes de germinação foram realizados no escuro com temperatura de 22 °C. Cinetina e tioureia não aumentaram a germinação de forma eficiente e ainda, em concentrações mais elevadas, reduziram o

número de sementes germinadas em comparação ao controle (água). Por outro lado, a aplicação de GA estimulou a germinação de *D. insularis* em todas as concentrações testadas, obtendo-se a maior germinação de 87% no escuro com 1000 ppm de GA. O autor verificou que além do efeito sobre o total de sementes germinadas, GA também aumentou a taxa de germinação. Portanto, a aplicação de GA possibilita a germinação de *D. insularis* em condições de ausência de luz e temperatura baixa.

Outro fator que modifica a demanda de luz e temperatura para germinação da espécie pode ser verificado no trabalho de Klein e Felipe (1991). Nesse trabalho, as sementes recém colhidas de *D. insularis* foram expostas a luz incandescente direta (3 lâmpadas de 40 Watts) durante uma semana para secarem e depois foram armazenadas por 10 meses no escuro, em temperatura ambiente (KLEIN; FELIPPE, 1991). Esse tratamento modificou a resposta da germinação dessa espécie a temperatura de 25 °C, na qual a germinação foi próxima a 80% mesmo no escuro. Os autores classificaram as sementes de *D. insularis* como indiferentes à luz, uma vez que não foi constatada diferença no número de sementes germinadas na presença ou ausência de luz. Além disso, destaca-se que a taxa de germinação foi maior no escuro. Percebe-se, com isso, que o tratamento das sementes com luz logo após a coleta torna a presença de luz dispensável para a germinação dessa espécie em temperaturas mais baixas assim como ocorreu com a aplicação de GA. Essa modificação acontece porque, segundo Cresswell e Grime (1981), à medida que a semente amadurece o fitocromo presente nela é mantido em um estado fotocatalítico específico, que é determinado pelo ambiente luminoso presente antes da secagem. Esse estado controla a resposta de luz das sementes recém dispersadas. Assim, sementes que maturaram totalmente com tecidos verdes terão a maior parte dos seus fitocromos na forma inativa (Pr), requerendo um estímulo luminoso para germinar. Em contraste, sementes que foram expostas a luz não filtrada antes de secarem, independente da qualidade recebida em estágios mais precoces de desenvolvimento, terão seu fitocromo na forma ativa (Pfr) e poderão germinar na presença ou ausência de luz. Nesse sentido, os autores verificaram que o requerimento de luz das sementes pode ser fortemente afetado pela maturidade da semente no momento da coleta, pela remoção ou retenção de estruturas de revestimento e pela condição de luz durante a secagem pós-

coleta. A partir disso, alertam que diferenças no procedimento de coleta e secagem podem contribuir para a maioria de dados conflitantes na literatura a respeito dos requerimentos de luz para sementes e que diferentes taxas de perda de clorofila e/ou secagem de sementes na mesma inflorescência podem explicar o polimorfismo da germinação em relação ao requerimento de luz em espécies como *Rumex crispus* e *R. obtusifolius* (CAVERS; HARPER, 1966, p. 381).

Com relação ao limite máximo de temperatura para a germinação de *D. insularis*, Mendonça et al. (2014) verificaram que as sementes não germinaram em 45 °C constante, tanto no experimento como no teste de viabilidade realizado após o experimento (25 °C com luz), concluindo então que essa temperatura é letal às sementes. Por outro lado, na presente pesquisa, apesar das sementes apresentarem germinação extremamente baixa (entre 9 e 15% nos potenciais de 0 a -0,6 MPa, Tabela 4) na temperatura alternada de 42,5 °C (44,3/40 °C), ao serem lavadas e colocadas para germinar a 30 °C (fotoperíodo de 8 horas) o percentual final alcançou quase 100% em 0 MPa e ficou acima de 80% nos demais potenciais (Apêndice IV - Tabela 11). Tais resultados indicam que há uma diferença no efeito da temperatura de 45 °C em regime constante e alternado sobre a germinação das sementes. Isso porque as sementes não germinaram após serem expostas a temperatura de 45 °C (24 horas), mas com a alternância entre 44,2 (14 horas) e 40 °C (10 horas), as sementes não perderam a viabilidade para germinar em condições ótimas. Ou seja, a temperatura alternada que envolve aproximadamente 45 °C não foi letal as sementes como foi a temperatura constante. Todavia, quando a temperatura de 45 °C foi ultrapassada, como acontece na temperatura alternada de 47,5 °C (49,3/45 °C, dados apresentados aqui), apesar da alternância de temperatura, as sementes não germinaram nem mesmo em condições ótimas. Portanto, parece que o efeito deletério nas sementes decorrentes de temperaturas mais altas (45 °C) é menor se houver alternância com temperaturas mais baixas (abaixo de 45 °C), causando a termoinibição da germinação sem ser letal às sementes. Esse fato indica que a alternância de temperatura tem um papel importante como sinalizador para a germinação de *D. insularis*. Nesse sentido, Harrington (1923, p. 331) considera o calor como um estímulo a germinação, explicando que a vantagem da alternância entre temperaturas quando há temperaturas próximas ao limite

superior ou abaixo da temperatura ótima para germinação, possivelmente se deve a semente receber o benefício proveniente do calor de forma temporária e recorrente, sem que a semente seja exposta a efeitos deletérios de uma exposição longa e contínua a altas temperaturas.

Analisando-se todas as informações apresentadas até o momento, observa-se que a germinação de *D. insularis*: 1) demanda altas temperaturas (30 e 35 °C); 2) temperatura alternada aumenta o número de sementes germinadas; 3) demanda presença de luz em temperaturas baixas; 4) GA promove a germinação em condições limitantes de temperatura e luz e; 5) a exposição de sementes recém colhidas a luz direta modifica a demanda por luz e temperatura. Algo interessante é que existe uma relação muito forte entre todas essas evidências, uma vez que todas estão ligadas ao fitocromo como via de sinalização para iniciar a biossíntese de GA (TOYOMASU et al., 1998; HUARTE; BENECH-ARNOLD, 2010). De acordo com Takaki, Kendrick e Dietrich (1981), fitocromo e alta temperatura agem como um gatilho para iniciar uma cadeia de eventos que levam à germinação. Há evidências que a temperatura não somente aumenta a sensibilidade das sementes ao fitocromo, como também induz o aparecimento de fitocromo no escuro. Os autores verificaram que uma exposição de luz de apenas 5 minutos a temperatura de 35 °C compensa a exigência de luz para a germinação (TAKAKI; KENDRICK; DIETRICH, 1981). Taylorson e Hendricks (1972, p. 648) demonstraram que a germinação que ocorre no escuro induzida pelas mudanças de temperatura decorre da interação da forma de fitocromo pré-existente de vermelho distante nas sementes maduras com a mudança de temperatura. Nesse sentido, destaca-se que GA20 e GA3 oxidase, as principais enzimas regulatórias para a biossíntese de GA (WEITBRECHT; MÜLLER; LEUBNER-METZGER, 2011), são induzidos por luz vermelha e estratificação a frio (YAMAUCHI et al., 2004; KUCERA; COHN; LEUBNER-METZGER, 2005). Segundo Bewley e Black (1982, p. 183) existe interação entre ácido giberélico GA3 e luz, sendo que GA3 promove a germinação inclusive de sementes fotoblástica positivas no escuro, substituindo o efeito da luz.

A evidência de que a germinação de *D. insularis* demanda temperaturas altas e que a exposição a luz e/ou aplicação de GA modificam a resposta a temperaturas baixas

indicam que há um requerimento elevado de energia para a geminação dessa espécie. A demanda por elevada energia se reflete em condições muito específicas para a germinação de *D. insularis* que envolve temperaturas altas e pode ser demonstradas por meio de três argumentos: 1) as espécies possuem adaptação a determinadas condições ambientais; 2) essa adaptação a condição específica para a germinação gera uma vantagem competitiva para a espécie e; 3) há um mecanismo que regula essa condição específica para a germinação. No caso do primeiro argumento, verificou-se que a adaptação é, de fato, da espécie e não se deve ao local de origem das sementes, pois a demanda de temperaturas altas em torno de 30 °C para germinação da espécie foram encontradas tanto na presente pesquisa como na literatura citada, ou seja, as sementes de *D. insularis* de diferentes lugares no Brasil (RS, PR, SP, MT e MS) e no Hawaii (EUA, ilha no meio do Oceano Pacífico) apresentaram o mesmo comportamento quanto a faixa de temperatura para a germinação. No entanto, Mendonça et al., (2014) concluíram que a germinação de *D. insularis* depende da origem das sementes, mas, nesse caso, os autores fizeram referência ao número de sementes germinadas, ou seja, à resposta das sementes à temperatura e não ao comportamento da germinação. Justamente porque, independente da disponibilidade de luz e do local de origem das sementes avaliadas, a máxima germinação final ocorreu sempre na temperatura de 35 °C (MENDONÇA et al., 2014). Além disso, a distribuição da espécie que está restrita a lugares com temperatura elevada no Brasil (LÓPEZ-OVEJERO et al., 2017) e Hawaii (PYON, 1975, p. 24), como explicado anteriormente. De acordo com LABOURIAU (1983, p. 15) a temperatura ótima e a extensão de sua faixa determinam a distribuição geográfica da espécie. Nesse sentido, algo interessante de se notar é que, justamente por apresentar temperatura de germinação específica, *D. insularis* acaba germinando sempre nas condições ambientais muito semelhantes. Logo, vai se desenvolver e produzir sementes na mesma época do ano, assim as sementes vão maturar com as mesmas condições e, por conseguinte, apresentar demandas de germinação similares. Com isso, acredita-se que essa é a razão da presença dessa espécie ainda estar restrita a determinadas regiões no Brasil, pois essa especificidade de temperatura para a germinação dificulta a adaptação e estabelecimento em locais com temperatura diferentes da faixa ótima apresentada pela espécie.

No segundo argumento que considera a possibilidade de vantagem competitiva para a espécie devido especificidade de temperatura alta para germinação das sementes mostra coerente. Isso porque, via de regra *D. insularis* é um péssimo competidor nas fases iniciais. Pyon (1975, p. 112) demonstrou que o crescimento de *D. insularis* é severamente suprimido na presença de *Cenchrus ciliaris* L., *Panicum maximum* Jacq. ou ambos. A competição com essas duas espécies associadas resultou em reduções altamente significativas de altura, peso seco e perfilhos por planta em *D. insularis*. Portanto, *D. insularis* mostrou-se menos competitivo do que o *C. ciliaris* e *P. maximum* (PYON, 1975, p. 112). Além disso, *D. insularis* apresenta crescimento lento até 45 DAE (dias após emergência), seguido de crescimento rápido de 45 até 105 DAE (MACHADO et al., 2006). Outros trabalhos também verificaram que *D. insularis* possui crescimento inicial lento, com posterior acúmulo exponencial de matéria seca, apresentando acúmulo máximo de matéria seca em 143 DAE (BIANCO; CARVALHO; BIANCO, 2012), entre 120 e 143 DAE (CARVALHO; BIANCO; BIANCO, 2013) e 113 DAE (MARQUES et al., 2014). Com isso, a constatação do crescimento inicial lento nessa espécie sugere a possibilidade de controle cultural de *D. insularis* por culturas que tenham desenvolvimento inicial rápido, com grande área foliar e que cubram rapidamente o solo. Portanto, o crescimento inicial lento demonstrado pela espécie *D. insularis* é uma característica que pode afetar na competição com outras espécies daninhas (MACHADO et al., 2006).

Por outro lado, a germinação de *D. insularis* ocorre de forma mais rápida no banco de sementes do solo em comparação à *D. ciliaris* e *D. horizontalis*. Isso porque, ao se avaliar sementes armazenadas em condições de campo dessas três espécies, *D. insularis* apresentou maior porcentagem de germinação nos 3 primeiros meses, enquanto *D. ciliaris* e *D. horizontalis* foi após 10 e 12 meses, respectivamente. *D. insularis* apresenta ainda maior velocidade de germinação nos períodos de 60 e 90 dias, quando os valores decrescem significativamente. O soterramento mantém as sementes dormentes no solo e com capacidade de produzirem plântulas ao serem desenterradas, mas para *D. insularis* um período superior a 90 dias de soterramento, reduz consideravelmente a produção de plântulas (BARBOSA et al., 1989). Essa redução de viabilidade das sementes no solo

pode estar relacionada ao fato que, segundo Pyon (1975, p. 61), as sementes de *D. insularis* não apresentam dormência, pois mesmo sementes recém colhidas germinam rapidamente em contato com a umidade do solo. O autor observa que uma característica competitiva importante da espécie é a sua capacidade de germinar rapidamente sob baixa umidade do solo. Ressaltando ainda que essa característica poderia facilmente proporcionar uma vantagem competitiva de *D. insularis* sobre espécies menos tolerantes como *C. ciliaris* e *P. maximum* em condições de semi-áridas a áridas. Esta característica é, sem dúvida, um fator que contribui para a dominância do *D. insularis* em áreas extensas com disponibilidade limitada de umidade (PYON, 1975, p. 112).

Nesse contexto, destaca-se que devido ao crescimento lento, *D. insularis* tem sua habilidade competitiva baixa, mas na germinação a ausência de dormência permite que a espécie germine logo após ser dispersada, sendo que o número de sementes e a velocidade da germinação são maiores nos primeiros meses no solo. Assim, em locais quentes, a especificidade de temperatura alta para germinação caracteriza, de fato, uma vantagem competitiva, pois sem dormência e com maior vigor das sementes após dispersadas, as sementes são capazes de germinar mais rápido e tem tempo para se estabelecer, podendo ainda germinar a qualquer estação do ano, em condições que outras espécies daninhas não se estabelecem, pois, a maioria apresenta dormência quando dispersadas. Nesse sentido, percebe-se que *D. insularis* é problema, especialmente em lavouras de soja em lugares onde tem milho safrinha, ou seja, lugares quentes, porque a requerimento de alta temperatura para germinação é atendido e como não há dormência, a espécie germina durante todo o ano. Com isso, o amargoso se estabelece antes da soja, por isso causa prejuízos em competição com a soja, porque se estabelece primeiro, porque devido ao fato de ser um péssimo competidor, provavelmente não conseguiria se estabelecer juntamente com a soja. Assim, como não tem dormência e germina logo após ser dispersada, sendo a quantidade de sementes e a velocidade da germinação maiores em 90 e 60 dias, respectivamente, isso caracteriza uma vantagem competitiva para se estabelecer rápido e antes das demais plantas daninhas. Isso porque, após germinação rápida, o crescimento inicial é lento diminui consideravelmente sua habilidade competitiva. Por isso a condição específica para a germinação propicia que as sementes germinem antes das demais

daninhas e até mesmo da cultura, para que possa se estabelecer sozinha, pois ao iniciar a perenização pelo estoque de reservas nos rizomas, sua habilidade competitiva aumenta e dificulta muito o controle químico.

O terceiro argumento que revela a existência de um mecanismo que regula essa condição específica para a germinação pode ser explicado pelo ponto de vista da termodinâmica, em que a germinação somente ocorre quando a energia de ativação dos processos é alcançada (LABOURIAU, 1978, p. 350). Considerando a demanda por temperatura alta, a energia de ativação para a germinação de *D. insularis* deve ser elevada, provavelmente devido a existência de um mecanismo a ser superado para que a germinação aconteça. E esse mecanismo demanda muita energia, por isso temperatura alta, mas também é possível que existe um bloqueio e/ou processos que compartilham ou desviam a energia do crescimento do embrião para a germinação (LABOURIAU, 1978, p. 351). Como as consistências da literatura sugerem que esse mecanismo é controlado ou mediado pelo GA, pois tanto temperatura alta, alternada e luz são sinais para o fitocromo e produção de GA. As funções de GA são produção de enzima hidrolítica para amolecer as paredes e os tecidos que circundam a semente (GROOT; KARSSSEN, 1987; WU et al., 2001), além de GA estar envolvido no reestabelecimento de rotas de produção de energia (WEITBRECHT; MÜLLER; LEUBNER-METZGER, 2011; ROSENTHAL; NONOGAKI; FAIT, 2014). Contudo, Barbosa et al. (1989) verificaram que não há evidência de inibição da germinação pela presença do envoltório nas sementes, uma vez que os valores das porcentagens de germinação das cariopses não mostram superioridade em relação aos das sementes de *D. insularis*. Justamente porque a germinação ocorre como consequência do crescimento do embrião e degradação do tegumento, que são processos regulados por múltiplos hormônios e rotas metabólicas (DONOHUE et al., 2008). Entretanto, os valores dos índices de velocidade de germinação evidenciam que o processo germinativo de *D. insularis* é bastante acelerado com a retirada do envoltório das sementes (BARBOSA et al., 1989). Presume-se então que o papel de GA está relacionado ao reestabelecimento de rotas metabólicas que levariam a produção de energia para a germinação.

Outro fato interessante em *D. insularis* é que a variação de temperatura acima de 35 °C foi pequena, por exemplo, no presente pesquisa as sementes dessa espécie germinaram até 37,5 °C (39,3/35 °C), sendo que a temperatura de 45 °C constante parece ser letal as sementes (MENDOÇA et al., 2014). Como a diferença acima de 35 °C é pequena (cerca de 5 °C), pode ser o caso de que a temperatura ótima para a germinação está no ponto em que já há uma certa degradação de proteína, como sugerido por Labouriau (1978, p. 358). No processo de degradação ligações químicas são quebradas liberam energia, que poderia auxiliar na superação do mecanismo de bloqueio devido a dose extra de energia, favorecendo o crescimento do embrião. Nesse tipo de mecanismo a germinação ocorre somente em temperaturas próximas a ótima, pois abaixo não se teria a liberação de energia e acima a degradação passa a ser fatal e não, pois, especificamente nesse caso, a linha entre o efeito deletério e benéfico é tenue. Considerando-se a viabilidade das sementes de *D. insularis* após o experimento, observou-se os seguintes respostas: a) nas temperaturas de 12,5 a 22,5 °C não ocorreu germinação no experimento, mas ao serem expostas a condições ótimas (30 °C e fotoperíodo de 8 horas) apresentou germinação acima de 90% em água e acima de 80% nos de potenciais avaliados; b) já em 37,5 °C a germinação no experimento ficou abaixo de 50% em água e nos potenciais em que as sementes germinaram no experimento, no teste de viabilidade após o experimento, nenhuma germinação foi registrada; c) em 42,5 °C as sementes não germinaram no experimento, apresentando 100% germinação quando expostas as condições ótimas após o experimento. Parece que a embebição em temperatura alta favoreceu a germinação subsequente em condições ótimas. Essa constatação pode ser uma evidência para a hipótese de que a temperatura ótima da germinação tenha uma certa degradação ou algo muito próximo a degradação de proteínas.

Segundo Baskin, Thompson e Baskin (2006) algumas sementes recém maturadas não estão dormentes, mas somente germinam em temperaturas altas ou baixas, de acordo com a espécie. Nesse caso, somente se a faixa de temperatura para a germinação não pode ser aumentada as sementes, de fato, não apresentam dormência. No entanto, em muitas espécies a faixa de temperatura será aumentada se as sementes forem expostas a tratamentos de liberação de dormência como estratificação a frio ou altas temperaturas.

Se a faixa de temperatura aumentar, as sementes recém colhidas são consideradas condicionalmente dormentes. No caso de *D. insularis* a faixa de temperatura está em torno de 25 e 35 °C (Tabela 5), sendo que a maior germinação ocorre sempre em temperaturas mais altas. Contudo, ao ser exposto a luz para secar após ser coletado da planta mãe germinou no escuro em uma temperatura em que somente germinaria com luz. Portanto, essa exposição a luz modificou sim a demanda de luz para a germinação, mas sem aumentar a faixa de temperatura, pois as sementes já germinavam na temperatura, ou seja, o que aumentou foi o número de sementes germinadas em 25 °C no escuro. Além disso, o fato de tanto em temperatura de 35 em relação a 25 °C (IKEDA; CHMIELESKI; ALESSI, 2012) ou presença de luz em relação ao escuro (KLEIN; FELIPPE, 1991) apresentarem maior número de sementes germinadas, mas menor taxa de germinação, indica que o maior aporte de energia gerado pela temperatura e a luz, leva um tempo para que as sementes germinem, revelando um atraso na germinação, o que parece caracterizar um mecanismo a ser superado para que as sementes germinem, mas que somente com maior energia é alcançando. Evidenciando-se portanto, que a espécie *D. insularis* de fato não apresenta dormência, mas sim um mecanismo que restringe a germinação fora da faixa ótima de temperatura.

#### **3.5.4 Biologia e padrão de germinação de sementes de *Digitaria horizontalis***

Na presente pesquisa observou-se que a germinação de *D. horizontalis* foi bem distribuída ao longo dos dias, uma vez que sua *baseline* mostrou-se mais constante, não evidenciando picos de germinação concentrados ou quedas acentuadas após períodos de maior germinação (Figura 1 - c). Além disso, a espécie apresentou germinação acima de 50% na faixa de temperatura de 17,5 a 42,5 °C, sendo o percentual de germinação superior a 80% entre 22,5 e 32,5 °C (Tabela 7). Todavia, toda essa estabilidade na germinação de *D. horizontalis*, somente foi registrada mais de um ano depois das sementes terem sido coletadas e na presença de luz. Isso porque, essa espécie apresentou um nível de dormência primária muito profunda, sendo que as sementes falharam em germinar nos testes preliminares de germinação realizados 4 meses após sua coleta. A presença de dormência em sementes de *D. horizontalis* também foi observada nos trabalhos de

Barbosa et al. (1989) e Klein e Felipe (1991). Destaca-se que a germinação máxima das sementes foi alcançada somente após as sementes serem mantidas em temperatura ambiente (laboratório) por 4 meses e em temperatura de 5 °C (geladeira) por mais 9 meses, totalizando assim 13 meses de armazenamento. Outro fator importante foi a exposição direta das sementes a luz durante o teste de germinação, pois as sementes não germinaram no escuro. Na verdade, as sementes dessa espécie são classificadas como fotoblásticas positivas (KLEIN; FELIPPE, 1991; MONDO et al., 2010). Essa demanda de *D. horizontalis* por luz inviabilizou que os experimentos de germinação fossem realizados no escuro, como previa a metodologia adotada na pesquisa e como foi procedido para as outras duas espécies avaliadas. Portanto, para *D. horizontalis* todos os testes de germinação foram realizados com a presença de luz, em fotoperíodo de 14 horas. Acredita-se que essa exposição direta a luz pelo período de 14 horas promoveu a germinação mais constante evidenciada na baseline da espécie (Figura 1 - c).

Mondo et al. (2010) observaram que em *D. horizontalis* além da presença de luz, temperaturas alternadas também proporcionam maiores porcentagem e velocidade de germinação. A maior germinação foi de 45% registrada na temperatura de 20/35 °C, seguida de 35% na temperatura de 15/35 °C, sempre na presença de luz. Na temperatura constante de 25 °C a porcentagem de germinação ficou abaixo de 5%, independente da presença ou ausência de luz. Na realidade, no escuro a germinação ficou abaixo de 10% em todas as temperaturas avaliadas, indicando que as sementes de *D. horizontalis* demandam luz para germinar. Contudo, a espécie não atingiu 50% de germinação mesmo na presença de luz e temperatura alternada. Acredita-se que essa baixa germinação registrada pelos autores se deve a presença de dormência primária nessa espécie, pois as sementes tinham menos de 3 meses de armazenamento e não passaram por tratamento de liberação de dormência antes dos testes. De acordo com os autores, as sementes foram secas no laboratório e armazenadas em câmara com temperatura de 20 °C e umidade relativa do ar entre 50-60% até o momento da instalação dos experimentos, ou seja, não foram expostas a temperaturas baixas. Batlla et al. (2009), verificaram que para a espécie de planta daninha que germina entre primavera e verão *Polygonum aviculare*, temperaturas abaixo de 20 °C proporcionam maior taxa de liberação da dormência,

apresentando as maiores taxas entre 2 e 10 °C. A partir disso os autores observaram que a taxa de liberação de dormência é inversamente relacionada a temperatura, sendo que a dormência não foi reduzida em sementes expostas a temperaturas de 20 e 25 °C.

Klein e Felipe (1991) verificaram que a germinação de unidades de dispersão (espiguetas) de *D. horizontalis* com três meses de armazenamento (em temperatura ambiente, no escuro) foi extremamente baixa na presença de luz e não ocorreu no escuro. Destaca-se que antes de serem armazenadas, as sementes (espiguetas) recém colhidas foram secas pela exposição direta a luz contínua (3 lâmpadas incandescentes de 40 Watts) por uma semana. Os testes de germinação foram então realizados com as cariopses, em temperatura de 25 °C, na presença e ausência de luz. Os autores obtiveram aproximadamente 95% de germinação na presença de luz e cerca de 70% em condições de escuro, sendo a porcentagem de germinação em luz estatisticamente maior do que a no escuro. Assim, foi considerado que as sementes de *D. horizontalis* mostraram-se fotoblásticas positivas. Contudo, os autores destacam que, embora estatisticamente a espécie possa ser considerada fotoblástica positiva, este caráter é apenas qualitativo, uma vez que a germinação ocorreu tanto em luz como no escuro. Ressaltam inclusive, que esse comportamento poderia ser considerado como um fotoblastismo preferencial. Isso porque, de acordo com os resultados obtidos, o caráter “fotoblastimo positivo” não parece ser absoluto, pois grande parte das espécies que foram estudadas em laboratório comportaram-se como fotoblásticas positivas, apresentaram também alguma germinação no escuro (KLEIN; FELIPPE, 1991).

Barbosa et al. (1989) verificaram incrementos significativos na germinação de sementes e cariopses de *D. horizontalis* com o período de armazenamento. Observaram ainda que as porcentagens de germinação eram maiores em cariopses do que em sementes (espiguetas). Portanto, é evidente que a presença do envoltório nas cariopses causa inibição no processo germinativo das sementes. Além disso, a germinação de sementes armazenadas em condições de campo apresentou valores mais expressivos do que as sementes armazenadas em câmara seca, sugerindo que o estresse do solo sobre as sementes reduz a inibição causada pela presença do envoltório. O prolongamento do período de armazenamento em condições de campo mostrou incrementos significativos e

gradativos nos índices de velocidade de germinação das sementes, evidenciando alta capacidade de germinação após 360 dias de soterramento. Por outro lado, também ocorrem incrementos nas porcentagens de germinação das cariopses após o período inicial de armazenamento, evidenciando a existência de dormência primária nestas sementes. Por conseguinte, as diferentes modalidades de dormência encontradas nestas sementes podem ser interpretadas para estas espécies como um mecanismo de propagação mais eficiente, no qual sementes de um mesmo lote podem apresentar produção de plântulas por um período de tempo mais longo. Ressalta-se no trabalho de Barbosa et al., (1989) todos os testes de germinação em laboratório foram realizados com temperatura constante de 25 °C e fotoperíodo de 12 horas de luz.

Parece que as estruturas que envolvem o fruto (pálea e lema) restringem, de fato, a germinação de *D. horizontalis*, mas a utilização das cariopses nos testes não foi suficiente para promover 100% de germinação. Além da retirada do envoltório das sementes foram necessários, pelos menos, três meses de armazenamento para se obter mais de 50% de germinação (BARBOSA et al., 1989) ou ainda a exposição das sementes recém colhidas a luz direta e três meses de armazenamento para cerca de 95% (KLEIN; FELIPPE, 1991) ambos em temperatura de 25 °C e presença de luz. Na presença de luz e temperatura alternada que envolva 35 °C, sementes com cerca de três meses de armazenamento em temperatura ambiente alcançam quase 50% de germinação (MONDO et al., 2010). Percebe-se com isso a importância da temperatura alternada na germinação, pois em Barbosa et al. (1989) a utilização de cariopses e temperatura de 25 °C proporcionou germinação semelhante a observada em Mondo et al. (2010) com sementes e temperatura alternada de 20/35 °C, ambos na presença de luz. Na verdade, 100% de germinação foi obtido na presente pesquisa utilizando-se sementes com mais de um ano de armazenamento, sendo 9 meses de armazenamento a frio, com temperatura alternada (22,5 e 32,5 °C, Tabela 7) e luz. A demanda por luz manteve-se mesmo com mais de um ano após a coleta das sementes, sendo que a germinação de todas as sementes ocorreu quando se combinou armazenamento a frio, temperatura alternada e luz, não sendo necessário retirar os envoltórios da semente. Parece então que a retirada do envoltório está mais relacionada a facilitar a germinação do que a superação dormência propriamente

dita, pois mesmo substituindo-se sementes por cariopses, são necessários outros estímulos para liberação da dormência ou germinação das sementes. Portanto, a dormência não pode estar ligada somente a presença de envoltório na semente, ou seja, as evidências indicam que o mecanismo de dormência não seria apenas físico, mas sim fisiológico.

Nesse contexto, destaca-se que a germinação em 22,5 °C foi maior e mais lenta do que em 37,5 °C, em que a germinação foi menor, porém mais rápida (Tabela 6 e 7). Essa falta de correspondência entre taxa e germinabilidade evidencia que há algum nível de dormência (ROBERTS, 1988). Isso porque a dormência modifica a faixa de temperatura em que a semente germina, sendo que quanto maior o nível de dormência, menor é a faixa de germinação e a medida que a dormência é liberada essa faixa aumenta (VEGIS, 1964, p. 476). No caso de sementes dormentes de *Acnistus arborescens* a temperatura alternada de 20/30 °C aumentou a porcentagem de germinação na mesma magnitude que a aplicação de nitrato de potássio (KNO<sub>3</sub>) nas temperaturas constantes de 20, 5 e 30 °C (BRITO; BEZERRA; PEREIRA, 2016). A dormência pode ainda ser expressada somente em determinadas temperaturas, de acordo com o nível de dormência da população de sementes (HILHORST, 2007). Portanto, a expressão do padrão de dormência é influenciada pela temperatura utilizada no teste germinação, por exemplo, com a temperatura de 30 °C sementes exumadas germinam por um período muito mais longo no ano do que a 20 ou 10 °C (BOUWMEESTER; KARSSSEN, 1992). Com isso, entende-se que os diferentes níveis de dormência presente nas sementes de *D. horizontalis* condicionam diferentes faixas de temperatura permissivas à germinação. Presume-se então, que em 37,5 °C, que compreende as temperaturas de 35 e 40 °C, a faixa de temperatura tenha restringido a germinação, uma vez que parte das sementes não germinaram durante o experimento, tampouco no teste de viabilidade (Apêndice V - Tabela 12). Dado que diferentes níveis de dormência das sementes podem ocasionar diferenças nos limites de temperatura inferior ou superior para a germinação (WASHITANI, 1987), pode ser que no grupo de sementes que germinaram em 37,5 °C, devido ao seu nível de dormência, a temperatura de 40 °C estava dentro da faixa de temperatura máxima. Por outro lado, para o grupo que falhou em germinar, esses mesmos 40 °C podem ter ultrapassado a temperatura máxima de germinação, causando assim a

termoinibição da germinação tanto durante o experimento como no teste de viabilidade. Já, em 22,5 °C, que compreende as temperaturas de 20 e 24,3 °C, como 100% das sementes germinam, obviamente não há restrição quanto a faixa de temperatura para a germinação. Nesse caso, se deve a quantidade necessária dos fatores que promovem a germinação de sementes com dormência reduzida, pois sementes com níveis maiores demandam doses mais altas de luz e temperatura alternada para germinarem do que as com nível mais baixo (BATLLA; BENECH-ARNOLD, 2015). Assim, as sementes com maior dormência demoram mais para germinar, levando mais tempo para que todas as sementes germinem, culminando em germinação maior e mais lenta. Com isso, a germinação em 37,5 °C foi mais rápida do que em 22,5 °C devido a maior temperatura, proporcionando mais energia para germinação e, por conseguinte, maior velocidade. Porém o número de sementes germinadas foi menor porque as sementes possuem diferentes níveis de dormência, condicionando uma faixa mais estreita de temperatura que não inclui 40 °C.

Além disso, o fato de luz e temperatura alternada promoverem a germinação de *D. horizontalis* (MONDO et al., 2010) reforça que a espécie possui dormência. Isso porque luz e temperatura são fatores que estimulam a germinação de sementes parcialmente dormentes, ou seja, apresentam um nível menor de dormência (BENECH-ARNOLD et al., 2000). Justamente porque em Mondo et al., (2010) menos de 50% das sementes germinaram mesmo na presença de ambos os estímulos demonstra que a dormência primária é profunda. Além disso, a falta de germinação de sementes (espiguetas) verificada por Klein e Felipe (1991), somada a maior germinação de cariopses em relação a sementes (BARBOSA et al., 1989), evidenciam ainda a restrição imposta pelos envoltórios da semente a sua germinação. Contudo, novamente, a retirada do envoltório não promove germinação acima de 50%. Nesse caso, devido ao alto nível de dormência apresentado por sementes de *D. horizontalis* recém colhidas, faz-se necessário um tempo prolongado de armazenamento das sementes após a coleta para se aumentar a germinação (BARBOSA et al., 1989). Todavia, a exposição de sementes recém colhidas a luz direta proporcionou quase 100% de germinação de cariopses após 3 meses de armazenamento (KLEIN; FELIPPE, 1991), sendo que germinação tão expressiva somente foi obtida em

sementes armazenadas por cerca de um ano no solo (BARBOSA et al., 1989) ou na presente pesquisa com mais de ano de armazenamento sendo a maior parte a frio. Percebe-se que para se obter germinação próxima a 100%, a semente deve ser armazenada no solo ou em temperatura baixa por aproximadamente um ano, ainda ser expostas a luz direta após ser coletada, sendo necessária a presença de luz e/ou temperatura alternada. De acordo com Weitbrecht; Müller; Leubner-Metzger (2011) a estratificação a frio de *Arabidopsis* (isto é, a incubação de sementes embebidas a 4 °C no escuro de 1 a 4 dias) é frequentemente utilizada para superar a dormência e promover a germinação subsequente na presença de luz. Yamauchi et al. (2004) demonstraram que a estratificação a frio está associada ao aumento do conteúdo de GAs bioativas e pela acumulação de transcritos de GA20 e GA3 oxidase, que são as principais enzimas regulatórias da biossíntese de GA. Coincidentemente, quando as sementes são expostas a luz direta, os estímulos de luz e temperatura alternada não são necessários para cerca de 80% das cariopses germinaram após 3 meses de armazenamento.

### **3.5.5 Sobre a relação de água e temperatura na taxa de germinação das sementes**

Considerando-se as três espécies avaliadas, as maiores taxas de germinação foram registradas na temperatura de 32,5 °C, para a maioria dos potenciais hídricos avaliados (Figura 3 - a-c). A principal constatação é que para *D. insularis* na temperatura de 32,5 °C, a taxa de germinação diminuiu com o aumento da restrição hídrica. A espécie *E. indica* também demonstrou esse padrão de redução da taxa de germinação com o aumento da restrição hídrica em 32,5 °C, sendo que dentre todos potenciais avaliados, somente entre -0,03 e -0,06 MPa houve um aumento da taxa, que voltou ao padrão nos potenciais subsequentes. *D. horizontalis* mostrou um comportamento distinto, pois não se encontrou esse mesmo padrão na temperatura de 32,5 °C. Além disso, as maiores taxas de germinação não ocorreram em apenas uma temperatura nessa espécie, uma vez que variaram de acordo com o potencial hídrico. Nesse caso, nos diferentes potenciais hídricos, as maiores taxas ocorreram nas temperaturas de 32,5 e 37,5 °C. Na verdade, nessas duas temperaturas, a taxa de germinação dessa espécie aumentou entre 0 e -0,1 MPa, apresentando padrão oposto ao das outras espécies avaliadas. Contudo, ao se

observar o comportamento da taxa de germinação de *D. insularis* e *E. indica*, nas temperaturas com menor velocidade de germinação, por exemplo, 37,5 (Tabela 5) e 17,5 °C (Tabela 3), percebe-se o mesmo padrão de *D. horizontalis* nas temperaturas com as maiores taxas (Tabela 7). Por outro lado, ao se analisar o comportamento da taxa de germinação de *D. horizontalis* nas demais temperaturas (isto é, excluindo 32,5 e 37,5 °C), verifica-se exatamente o mesmo padrão de *D. insularis* e *E. indica* em 32,5 °C, em que a taxa foi reduzida de 0 a -0,9 MPa. Logo, o comportamento de *D. horizontalis* foi exatamente oposto ao apresentado pelas espécies *D. insularis* e *E. indica* nas temperaturas em que a germinação foi mais rápida e o mesmo comportamento em velocidades menores. O interessante é perceber que *D. insularis* e *E. indica* ao serem expostas, respectivamente, aos extremos superior e inferior de temperatura, a resposta da taxa de germinação à restrição hídrica foi modificada.

Além disso, nas espécies *D. insularis* e *E. indica*, tanto a maior taxa como a maior porcentagem de germinação encontram-se em 32,5 °C. De acordo com Labouriau (1978, p. 346) a temperatura ótima ( $T_o$ ) representa o intervalo térmico em que a germinação é máxima e uniforme, ou seja, é a faixa de temperatura que proporciona elevada germinabilidade e menor tempo médio de germinação. Com isso, a correspondência entre taxa e porcentagem de germinação evidencia que 32,5 °C seria a temperatura ótima (ou seja, em torno das temperaturas 30 e 34,3 °C) nessas espécies. Fato esse que explicaria o comportamento mais constante em relação a redução da taxa juntamente com a diminuição do potencial hídrico. A correspondência entre máxima taxa e porcentagem de germinação, e também o padrão de redução de taxa com a redução do potencial na temperatura ótima, se deve ao fato de que não há dormência em *D. insularis* (PYON, 1975, p. 61) e na espécie *E. indica* o mecanismo de dormência de origem física superado com escarificação das sementes (KANZLER; STADEN, 1984).

Na espécie *D. horizontalis*, assim como nas taxas de germinação máximas, as maiores porcentagens de germinação foram observadas novamente em duas temperaturas, que foram 22,5 e 32,5 °C, enquanto as maiores taxas em 32,5 e 37,5 °C. Aponta-se, portanto, que 32,5 °C corresponde a temperatura ótima também nessa espécie, uma vez que apresentou tanto as maiores taxas como porcentagens de germinação.

temperaturas de 22,5 e 37,5 °C não apresentaram correspondência entre taxa e porcentagem de germinação máximas. Nesse caso específico, segundo Batlla e Benech-Arnold (2015) este tipo de comportamento de germinação, em que na faixa sub-ótima (entre  $T_b$  e  $T_o$ ) a taxa de germinação e a porcentagem de germinação máximas são obtidas em temperaturas diferentes, é típico de sementes parcialmente dormentes (ROBERTS, 1988) e não corresponde à regulação térmica comum de germinação observada em sementes não-dormentes, na qual sob a temperatura ótima de germinação as sementes também atingem a porcentagem máxima de germinação. Acredita-se então que toda a variabilidade apresentada por *D. horizontalis* quanto a taxa de germinação se relaciona a existência de dormência fisiológica (mais detalhes em Biologia de *D. horizontalis*), implicando respostas diferentes devido aos níveis de dormência ou sementes parcialmente dormentes na população. Por exemplo, nas espécies *E. indica* e *D. horizontalis*, observa-se um maior número de sementes germinadas na temperatura de 22,5 do que em 37,5 °C (Tabela 3 e 7). Contudo, com relação à taxa de germinação nessas temperaturas, em *E. indica* não se encontrou diferença (Tabela 2) e em *D. horizontalis* apresentaram diferença entre os potenciais avaliados (Tabela 6), com exceção do potencial 0 MPa que em ambas espécies não foi diferente. Essa diferença mostra claramente que na espécie *E. indica* a temperatura afeta a germinação enquanto na espécie *D. horizontalis* há efeito também sobre o nível de dormência das sementes. Assim, em *D. horizontalis* a resposta da germinação à temperatura é diferenciada de *D. insularis* e *E. indica*, porque a temperatura afeta também a dormência e não somente a germinação, como nas outras duas espécies. Batlla e Benech-Arnold (2015) destacam ainda que quando uma população de sementes exibe expressão de dormência dependente da temperatura, as porcentagens finais de germinação diminuem gradualmente à medida que a temperatura de incubação se afasta daquela em que nenhuma ou menos dormência é expressada, sendo essa temperatura muitas vezes erroneamente considerada como temperatura ótima. Fato esse destaca a importância apresentada por Labouriau (1983, p. 27) de que o conceito de temperatura ótima deve considerar outros aspectos além da porcentagem de germinação.

Segundo Bewley et al. (2013, p. 133)  $T_o$  é a temperatura na qual a germinação é mais rápida, enquanto  $T_b$  e  $T_{max}$  são, respectivamente, as temperaturas abaixo e acima das

quais a germinação não ocorre. De acordo com Labouriau (1978, p. 363), a partir dos limites extremos de temperatura emerge a questão do porquê as sementes germinam somente dentro de determinada faixa de temperatura. Considerando-se que a germinação é uma cadeia altamente ramificada de processos parciais antagônicos que desviam energia térmica vinculada ao crescimento de embrião. Evidencia-se que nas temperaturas supra e sub-ótima, a germinação mostra-se menos sincronizada, com maiores valores de entropia e com tendência à distribuição polimodal da frequência relativa da germinação (LOPES; FRANKE, 2011). Por outro lado, a distribuição da frequência de germinação tende a ser unimodal na temperatura ótima (FERRAZ-GRANDE; TAKAKI, 2001). Nesse sentido, na espécie *Lotus subbiflorus* as temperaturas em que a germinabilidade foi máxima, o comportamento da germinação foi também mais homogêneo e altamente sincronizado, apresentando tendência a germinação mais heterogênea em temperaturas mais baixas ou mais altas (LOPES; FRANKE, 2011). Fato esse que explica o comportamento mais constante demonstrado na faixa de temperatura ótima pelas espécies *D. insularis* e *E. indica* na presente pesquisa. Da mesma forma que na proximidade das temperaturas sub e supra-ótimas, o padrão de redução da taxa de germinação ao potencial hídrico verificado em *D. insularis* e *E. indica* se modifica, seguindo então o padrão mais heterogêneo demonstrado em *D. horizontalis* nas temperaturas de 32,5 e 37,5 °C. Normalmente, as variações da taxa de germinação mostram-se heterogêneas em diferentes tratamentos de temperatura e/ou repetições do mesmo tratamento térmico (LABOURIAU, 1978, p. 346). Na faixa de temperaturas sub e supra-ótimas a taxa de germinação é limitada, respectivamente, por processos parciais voltados ao crescimento do embrião e processos antagônicos à germinação. Enquanto a limitação na taxa de germinação em temperaturas ótimas ocorre principalmente devido a processos de difusão, como a embebição (CARDOSO, 2009). A tendência de germinação mais heterogênea dado a temperatura caracteriza uma estratégia que permite maior eficiência no estabelecimento das plântulas no campo, ampliando a oportunidade de encontrarem condições mais adequadas ao seu desenvolvimento (GODOI; TAKAKI, 2004).

Na espécie *E. indica*, de modo geral, a porcentagem de germinação foi relativamente semelhante em todas temperaturas e potenciais hídricos avaliados, sendo a

diferença revelada na taxa de germinação. Nessa espécie, as maiores porcentagens de germinação ocorreram nas temperaturas de 22,5 e 32,5 °C, mas a taxa de germinação máxima foi registrada sempre em 32,5 °C, o que justifica essa ser a temperatura ótima. Avaliando-se os potenciais hídricos na temperatura de 32,5 °C, percebe-se um comportamento na taxa de germinação diferente das demais temperaturas. Isso porque, no geral, nas diferentes temperaturas a taxa de germinação é reduzida conforme o potencial diminui, mas em 32,5 °C a taxa se mantém elevada até -0,2 MPa. Considerando que as sementes de *E. indica* foram submetidas a escarificação mecânica e que 32,5 °C é a temperatura ótima, pode-se entender esse comportamento diferenciado nessa temperatura. Isso porque somente na temperatura ótima a taxa de germinação é limitada por processos de difusão, sendo que em sementes mecanicamente escarificadas as barreiras de difusão são experimentalmente reduzidas (LABOURIAU; LABOURIAU, 1997). Além disso, dados da resposta de sementes a temperatura são melhor obtidos quando as sementes foram escarificadas antes da embebição em diferentes temperaturas (POLLOCK; TOOLE, 1966, p. 225). Logo, o fato de utilizar sementes escarificadas facilitou a germinação dessa espécie em todas temperaturas e potenciais, por isso que a porcentagem de germinação foi similar e as diferenças se acentuaram na taxa de germinação. Assim, entende-se que a redução das barreiras a difusão obtida com as sementes escarificadas, proporcionou germinação mais rápida na temperatura ótima, apesar da menor disponibilidade de água.

De forma geral, a taxa de germinação de *E. indica* foi reduzida com a redução do potencial hídrico, com germinação praticamente nula em -0,9 MPa na maioria das temperaturas avaliadas (Figura 1). A resposta da germinação foi similar até o potencial -0,2 MPa, na maioria das temperaturas avaliadas, com exceção de 22,5 e 12,5 °C (Tabela 3). A velocidade de germinação foi drasticamente reduzida a partir de -0,4 MPa nas temperaturas de 22,5 e 27,5 °C, nas demais temperaturas a redução já foi observada nesse potencial. Resultados similares foram encontrados por Chauhan e Johnson (2008). Os autores que avaliaram o efeito de potenciais hídricos (0, -0,1, -0,2, -0,4, -0,8 e -1 MPa) e da temperatura (20/30 °C) na germinação de *E. indica*, verificaram que a porcentagem de germinação diminuiu de 92 para 5% de 0 a -0,6 MPa, sendo completamente inibida em -

0,8 MPa. A inibição de 50% de germinação ocorreu no potencial -0,4 MPa, mas a porcentagem de germinação diminuiu acentuadamente a partir de -0,2 MPa, sugerindo que um ambiente úmido favorece a germinação dessa espécie. Ismail et al. (2002) analisaram a germinação de biótipos de *E. indica* resistente (R) e suscetível (S) a glifosato, utilizando sementes escarificadas, temperatura alternada de 20/30 °C (fotoperíodo de 14 horas) e cinco potenciais hídricos (0, -0,2, -0,4, -0,6 e -0,8 MPa). Os resultados são semelhantes aos de Chauhan e Johnson (2008) e da presente pesquisa, uma vez que em ambos os biótipos a porcentagem de germinação diminuiu à medida que o potencial hídrico diminuiu. Entretanto, observaram algumas diferenças nas respostas dos biótipos, pois a porcentagem de germinação não foi diferente ( $p < 0,05$ ) entre 0 e -0,2 MPa no biótipo R, sendo que no biótipo S a porcentagem diminuiu. Houve também uma diminuição na porcentagem de germinação no biótipo S de -0,2 a -0,4 MPa, que não ocorreu no biótipo R. Em contraste, no potencial -0,6 MPa, a porcentagem de germinação foi reduzida drasticamente em ambos biótipos e nenhuma germinação foi observada em -0,8 MPa. No entanto, não houve diferença significativa na germinação entre os biótipos R e S em todos os potenciais hídricos testados. Contudo, quando o estresse hídrico foi interrompido e as sementes foram transferidas para condições ótimas, a germinação aumentou aproximadamente 90 e 16% para as sementes de biótipo R e S, respectivamente. De acordo com os autores, o estresse hídrico desencadeou a expressão de dormência secundária em ambos os biótipos, sugerindo que sementes R e S podem tornar-se dormentes em condições de umidade limitante, como nas estações secas, porém mais plântulas R podem emergir após a precipitação (ISMAIL et al., 2002). Essa constatação está de acordo com Chuah et al. (2004) que realizaram um estudo sobre as alterações no tamanho do banco de sementes de um biótipo *E. indica* resistente ao glifosato em infestação natural de palmeira. Os autores verificaram que a periodicidade da emergência das plântulas foi influenciada pela precipitação um mês após a dispersão das sementes. Nos primeiros 5 meses foi registrada emergência cumulativa superior a 90%, dentro desse período a emergência foi inibida em meses com precipitação abaixo de 180 mm. Masin et al. (2005) realizou a modelagem da germinação de *E. indica*, avaliando os potenciais hídricos 0, -0,03, -0,06, -0,2, -0,5, -1,1, 1,5 e -2,1 MPa em temperatura de 25 °C e fotoperíodo de 14/10 h (luz/escuro). A aplicação do modelo de

tempo hidrotérmico determinou que o potencial hídrico base da espécie seria -1,21 MPa, a  $T_b$  12,6 °C e a  $T_o$  26 °C. Esses resultados são similares aos encontrados na presente pesquisa, pois *E. indica* germinou a partir da temperatura 12,5 °C, sendo que a faixa de temperatura ótima estaria em torno de 30 °C. Com relação ao  $\Psi_b$  calculado no modelo, também parece coerente com os resultados apresentados aqui, pois a pesar das taxas de germinação serem extremamente baixas em -0,9 MPa, algumas sementes foram capazes de germinar, especialmente nas temperaturas de 22,5 e 37,5 °C (8 e 17%, respectivamente). Assim, considerando-se que  $\Psi_b$  é o potencial abaixo do qual a germinação é completamente inibida e que existem também diferentes respostas à restrição hídrica dentro da mesma espécie, a determinação parece coerente com a biologia da *E. indica*.

A taxa e a porcentagem de germinação de *D. insularis* diminuíram com a redução do potencial hídrico, sendo a germinação completamente inibida no potencial -0,9 MPa. Considerando-se as temperaturas de 27,5 a 37,5 °C, a taxa de germinação foi similar de 0 a -0,2 MPa, apresentando redução acentuada a partir de -0,6 MPa. Na temperatura de 32,5 °C, por exemplo, a porcentagem de germinação reduziu de 98 em água para 38% no potencial hídrico -0,6 MPa. Já na temperatura de 27,5 °C a redução foi ainda maior com os valores da porcentagem de germinação variando, respectivamente, de 85 para 1% entre os potenciais 0 e -0,6 MPa. Pyon (1975, p. 50) observou comportamento semelhante em *D. insularis* ao determinar o efeito do estresse hídrico sobre a germinação de sementes de submetidas a nove potenciais hídricos (0, -0,01, -0,05, -0,1, -0,2, -0,4, -0,8, -1,2 e -1,6 MPa) na temperatura de 30 °C. Nesse trabalho a porcentagem de germinação também diminuiu com o aumento do estresse hídrico. O autor verificou ainda que a germinação não foi significante reduzida até o potencial hídrico -0,4 MPa, porém ao alcançar o potencial -0,8 MPa a germinação foi drasticamente reduzida. A porcentagem de germinação apresentou redução de 88 para 17% do potencial 0 ao -0,8 MPa, sendo completamente inibida em -1,2 MPa. Apesar de não ter avaliado estatisticamente o atraso na germinação devido ao estresse hídrico, o autor observou que a partir do potencial -0,2 MPa as sementes levaram mais tempo para germinar. No potencial hídrico -0,8 MPa, por exemplo, nenhuma semente havia germinado no terceiro dia de avaliação, enquanto o

potencial 0 MPa já apresentava germinação acima de 30% no mesmo período (PYON, 1975, p. 51). Na espécie florestal *Anadenanthera colubrina* Brenan (angico-branco) a velocidade de germinação na temperatura de 25 °C também decresceu com a redução dos potenciais, diminuindo significativamente a partir do potencial -0,6 MPa (REGO et al., 2007). De fato, *D. insularis* apresenta elevada tolerância à germinação em estresse hídrico na temperatura ótima, pois as sementes germinam mesmo quando a disponibilidade de água é limitada, tal como no potencial -0,6 MPa. Segundo Pyon, Whitney e Nishimoto (1977, p. 172), a capacidade que essa espécie possui de germinação em baixa umidade do solo confere uma importante característica competitiva, que poderia facilmente proporcionar uma vantagem competitiva sobre espécies menos tolerante ao estresse hídrico em condições em que a disponibilidade de água é limitante.

Como mencionado anteriormente, a germinação de *D. horizontalis* mostrou-se extremamente variável quanto a taxa de germinação e sua resposta ao aumento da restrição hídrica (diminuição do potencial hídrico) nas temperaturas avaliadas. Na verdade, pode-se dizer que nessa espécie foi possível estabelecer dois padrões bem definidos de resposta da taxa de germinação às combinações de temperatura e potencial hídrico avaliadas. O primeiro padrão foi o aumento da taxa de germinação com a diminuição do potencial hídrico de 0 a -0,1 MPa, nas temperaturas 32,5 e 37,5 °C, que apresentaram as maiores taxas de germinação. O segundo padrão foi a redução da taxa de germinação juntamente com a redução do potencial hídrico, nas demais temperaturas (17,5, 22,5, 27,5 e 42,5 °C) e nos potenciais de -0,2 a -0,9 MPa das temperaturas 32,5 e 37,5 °C. Comparando-se com as outras duas espécies avaliadas, em que a taxa de germinação diminuiu com a redução do potencial hídrico na maioria das temperaturas, especialmente na faixa de temperatura ótima. Em de *D. insularis* e *E. indica* somente em duas temperaturas, respectivamente, 37,5 e 17,5 °C, correspondentes às faixas sub e supra-ótimas, observou-se variação no padrão de resposta à disponibilidade de água. Nesse caso, o comportamento observado nas temperaturas sub e supra-ótimas de *D. insularis* e *E. indica* foi compatível com o comportamento demonstrado na faixa ótima de *D. horizontalis*. De forma geral, em *D. horizontalis* a resposta às mudanças no potencial hídrico nas diferentes temperaturas foi muito semelhante, tanto na porcentagem como na taxa de germinação, até o potencial -

0,2 MPa. Destaca-se que abaixo do potencial -0,2 MPa a resposta da germinação variou de acordo com dois Grupos de temperaturas: G1) 27,5, 32,5 e 37,5 °C; G2) 17,5, 22,5 e 42,5 °C. No Grupo 1, as taxas de germinação foram drasticamente reduzidas no potencial -0,6 MPa, sendo que no potencial subsequente as taxas foram próximas a zero, refletindo o baixo número de sementes germinadas em -0,9 MPa (Tabela 7). No Grupo 2, as taxas de germinação apresentaram acentuada redução já no potencial -0,4 MPa, destacando-se que a germinação praticamente cessou no potencial -0,6 MPa, dado que menos de 5% das sementes germinaram abaixo de -0,4 MPa. Comparando-se a germinação dos Grupos 1 e 2, percebe-se maior redução na porcentagem de germinação de 0 a -0,6 MPa no Grupo 2, que foi de 91 a 40% na temperatura 32,5 °C e de 98 a 1% em 22,5 °C. No Grupo 1, a taxa de germinação não foi afetada até o potencial -0,1 MPa, enquanto no Grupo 2 variou de acordo com as temperaturas 17,5, 22,5 e 42,5 °C respectivamente, -0,1, -0,06 e -0,2 MPa. Aires (2007, p. 16) verificou que a germinabilidade e o tempo médio da germinação de *D. horizontalis* não foram afetados pelos potenciais hídricos -0,06 e -0,08 MPa na temperatura de 30 °C (12 horas de fotoperíodo). Sauerborn, Koch e Krage (1988) verificaram que a germinação de *D. horizontalis* diminuiu com a diminuição do potencial hídrico, sendo que a espécie não apresentou germinação no potencial -1 MPa. Na espécie *Urena lobata* a inibição de 50% da germinação das sementes ocorreu no potencial hídrico de -0,1 MPa, porém algumas sementes germinaram em -0,8 MPa, com a inibição completa em -1,6 MPa (AWAN; CHAUHAN; CRUZ, 2014).

A germinação das espécies *D. horizontalis*, *D. insularis* e *E. indica* estudadas aqui, apresentou comportamento similar até o potencial hídrico -0,2 MPa dentro das temperaturas avaliadas. Diferenças nas respostas da germinação dessas espécies se revelaram na taxa de germinação, especialmente quanto ao limite inferior e superior de temperatura e na tolerância ao estresse hídrico nas diferentes temperaturas. Em *D. horizontalis* as menores taxas de germinação foram encontradas nos limites de temperaturas inferior (17,5 °C) e superior (42,5 °C), com valores mais baixos na temperatura mais baixa. Em *E. indica* as menores taxas de germinação foram encontradas somente no limite inferior nas temperaturas de 12,5 e 17,5 °C, pois em 42,5 °C (limite superior) as taxas não foram reduzidas. Em *D. insularis* dado a faixa restrita de

temperatura (de 27,5 a 37,5 °C) e as taxas extremamente elevadas na temperatura de 32,5 °C, naturalmente as taxas de germinação dos limites de temperatura inferior (27,5 °C) e superior (37,5 °C) foram menores. Porém, em comparação às outras duas espécies, os valores não são tão baixos nos limites de temperatura, justamente devido a falta de germinação nas outras temperaturas avaliadas, pois essa espécie teve comportamento extremamente ligado a temperatura de 30 °C, ou seja, germinou somente na faixa ótima de temperatura. Quanto a tolerância ao estresse hídrico, *D. insularis* mostrou-se mais tolerante na temperatura de 32,5 °C, pois apesar da taxa ser muito menor do que nos potenciais acima, 38% das sementes germinaram no potencial -0,6 MPa. Já na temperatura de 27,5 °C a germinação foi mais afetada com a redução do potencial hídrico. Em *E. indica*, nas temperaturas de 37,5 e 12,5 °C a germinação foi possível até -0,9 e -0,4 MPa, respectivamente, com a maior temperatura sendo a mais tolerante à restrição hídrica e a menor temperatura a menos tolerante. Contrariamente, na *D. horizontalis* a temperatura menor apresentou germinação até -0,9 MPa e a temperatura maior até -0,4 MPa, sendo 27,5 °C a temperatura com maior e 42,5 °C a com menor tolerância ao estresse hídrico. Percebe-se então que em *D. insularis* a maior tolerância na faixa de temperatura ótima, *D. horizontalis* na faixa sub-ótima e *E. indica* na supra-ótima. Destaca-se ainda que em *D. insularis* a germinação foi completamente inibida no potencial -0,9 MPa em todas as temperaturas. Enquanto *D. horizontalis* e *E. indica* apresentaram nas temperaturas de 27,5 e 37,5 °C, respectivamente, apesar da taxa extremamente baixa, germinação acima de 15% no potencial -0,9 MPa. Comparando-se as duas espécies do gênero *Digitaria* avaliadas, percebe-se que apresentam diferenças na respostas a redução do potencial hídrico, sendo *D. insularis* a menos tolerante a estresse hídrico mais elevado. As diferentes taxas de germinação mostram que mesmo entre espécie de verão com mesma família botânica as demandas para a germinação das sementes podem variar consideravelmente. Diferenças como essas foram encontradas por Pereira et al. (2012). Os autores compararam a porcentagem de germinação de duas espécies do gênero *Urochloa* submetidas a estresse hídrico (0, -0,2, -0,4 e -0,8 MPa) na temperatura alternada de 20/35 °C (fotoperíodo de 8 horas), observando resultados distintos para cada potencial hídrico. Os resultados mostraram que a germinação de *U. decumbens* foi 27% menor do que em *U. ruziziensis* no potencial de -0,2 MPa. Por outro lado, no potencial de -0,4 MPa

a porcentagem de germinação de *U. decumbens* foi 52,8% maior do que em *U. ruziziensis*. Contudo, a germinação das sementes das duas espécies foi completamente inibida no potencial de -0,8 MPa. De acordo com os autores, em condições de estresse hídrico baixo (até -0,2 MPa), a *U. ruziziensis* apresenta melhor desempenho, mas a espécie *U. decumbens* demonstra maior tolerância à seca, pois manteve a mesma germinação do potencial -0,2 em -0,4 MPa. Yamashita e Guimarães (2010) analisaram o efeito de dez potenciais hídricos (0, -0,05, -0,1, -0,15, -0,2, -0,3, -0,4, -0,6, -0,8, e -1 MPa) na germinação de duas espécies do gênero *Conyza* na temperatura de 25 °C (fotoperíodo de 12 horas). Os autores verificaram que a velocidade e a porcentagem de germinação de *C. canadensis* foram maiores que *C. bonariensis* em todos potenciais estudados, caracterizando que *C. canadensis* é mais tolerante à restrição hídrica. Além disso, a germinação total de *C. canadensis* não reduzida entre os potenciais 0 a -0,3 MPa, mas para *C. bonariensis*, a germinação foi reduzida a partir de -0,05 MPa, mostrando-se mais sensível à presença de restrição hídrica mesmo em baixos potenciais.

Do ponto de vista estatístico, a existência de modificação de efeito ou interação entre água e temperatura, foi constatada na presente pesquisa pela rejeição da hipótese de aditividade ( $p < 0,00001$ ). Do ponto de vista biológico, essa constatação pode ser feita a partir da análise do processo de germinação, mais especificamente pela embebição que é a primeira fase da germinação, que reflete diferenças na taxa de germinação das espécies avaliadas na presente pesquisa. Isso porque todas as espécies estudadas mostraram diferentes respostas de germinação à temperatura em diferentes potenciais hídricos, demonstrando que as diferenças entre as velocidades de germinação em duas temperaturas diferentes não é a mesma para diferentes potenciais hídricos. Logo, a redução da taxa de germinação com a redução do potencial hídrico não seguiu o mesmo padrão para as diferentes temperaturas e espécies. Portanto, as taxas de germinação variaram de acordo com a combinação de  $t_{\psi}$  e a espécie, ou seja, cada espécie apresenta um padrão específico que varia com a quantidade de água e temperatura disponíveis. Em *D. horizontalis* pode-se observar esse efeito de forma muito clara, por exemplo, nas temperaturas de 22,5 e 42,5 °C, a taxa de germinação reduziu 88% de -0,2 a -0,4 MPa em 42,5 °C e 57% em 22,5 °C, já de -0,4 e -0,6 MPa, a redução manteve-se 88% em 42,5 °C e subiu para 99% em

22,5 °C. Em *D. insularis*, em 32,5 °C a taxa se manteve alta até -0,4 MPa, mas em relação ao potencial subsequente (de -0,4 a -0,6 MPa), a redução na taxa de germinação foi superior a 70% (Figure 3 - b). Na temperatura 27,5 °C a redução drástica na taxa de germinação ocorreu entre -0,2 a -0,4 MPa com cerca de 80% (Tabela 4). Já na temperatura de 37,5 °C, o que se destacou foi o aumento de 192% na taxa de germinação entre os potenciais -0,06 e -0,1 MPa. Em E. indica em 27,5 °C a redução na taxa é extremamente brusca passando de 30% entre -0,4 e -0,6 MPa para 97% de -0,6 a -0,9 MPa. Enquanto em 32,5 °C a redução é mais lenta, iniciando com 44% entre -0,2 e -0,4 MPa), seguindo para 60% em -0,4 a -0,6 MPa até atingir 90% de redução entre os potenciais de -0,6 a -0,9 MPa. Percebe-se então que as variações nas diferenças entre temperaturas e potenciais não são proporcionais nem entre diferentes combinações de  $t\psi$  na mesma espécie muito menos em espécies diferentes, ainda que sejam de mesma família e/ou gênero. Evidência essa que proporciona a base empírica da conclusão de que cada espécie possui um comportamento da germinação próprio e que a resposta da taxa de germinação varia de acordo com a espécie e a combinação de  $t\psi$ .

Contudo, o entendimento de que o gradiente de água determina sozinho a entrada de água na semente não considera o papel da temperatura no processo de embebição da semente. Esse entendimento levou a separação do efeito de água e temperatura na germinação de sementes, pois apesar de ambos os fatores serem considerados essenciais à germinação, acredita-se que o efeito desses dois fatores é aditivo. Um exemplo dessa abordagem é o modelo mais utilizado para avaliar o efeito de água e temperatura na germinação de sementes, chamado de Modelo de tempo hidrotérmico, o qual considera que a semente acumula tempo térmico e hidrotérmico de forma independente (GUMMERSON, 1986). A partir do uso desse modelo, é possível inferir que, até certo ponto, tanto a redução ou aumento de temperatura pode ser compensada pelo aumento ou redução na disponibilidade de água e vice-versa (BRADFORD, 2002). Essa pressuposição do modelo é compatível com o entendimento de que os fatores água e temperatura agem conjuntamente na germinação, mas de forma paralela, sem que exista sobreposição dos efeitos. Ou seja, sem que haja um efeito modificador de um sobre o outro, em que a quantidade de água disponível modifica o efeito da temperatura na

germinação de sementes e vice-versa, caracterizando um efeito combinado dos fatores que não é passível de separação. Isso porque a interação entre os fatores provoca a modificação do efeito sobre a germinação, não sendo possível a quantificação da contribuição de cada um separadamente, mas sim do efeito conjunto de ambos sobre a germinação de sementes. A ideia de que o efeito de água e temperatura na germinação é aditivo mostra-se perfeitamente compatível com o fato de que o efeito da temperatura é caracterizado por temperaturas cardeais, que são relacionadas a existência de temperatura mínima, ótima e máxima que delimitam a faixa de temperatura em que a semente é capaz de germinar e se relaciona ainda ao aumento (entre temperatura mínima e ótima) ou diminuição (entre ótima e máxima) da germinação. Enquanto o efeito da água, por sua vez, é considerado apenas pelo potencial hídrico base, que reflete a quantidade mínima de água disponível necessária à germinação. No entanto, quando se entende que somente precisa de uma quantidade mínima de água para que a semente germine, referido como potencial hídrico base, não se considera o efeito de diferentes potenciais hídricos na taxa de germinação. Então quando há o entendimento de que a taxa de absorção de água é crítica para o sucesso da germinação, começa a fazer sentido considerar a existência de uma taxa ótima de absorção de água para a germinação, que conduz ao questionamento de qual seria o melhor potencial hídrico para a germinação da semente.

De acordo com Vertucci (1989, p. 112), a taxa de absorção de água pela semente é crítica para o sucesso da germinação, sendo que há uma taxa ótima de absorção de água. Existe uma taxa ótima de absorção de água, pois se a captação de água é muito lenta, a germinabilidade é reduzida, talvez por causa de infecção fúngica ou deterioração acelerada. Por outro lado, se a captação de água é muito rápida, as sementes estão sujeitas a danos embebecionais. Isso mostra que é importante estudar o efeito do potencial hídrico na germinação como um todo ao invés de apenas o potencial hídrico base ou mínimo para que as sementes germinem. É necessário ainda entender como o efeito do potencial hídrico varia a cada combinação de temperatura, pois já se sabe que o potencial hídrico base muda com a temperatura, portanto é necessário verificar como o potencial ótimo ou máximo varia com a combinação de temperatura e ainda, como o nível de dano no tegumento, envelhecimento da semente, nível de dormência pode modificar o efeito do

potencial hídrico na germinação. Além disso, para a espécie *Urochloa ruziziensis* os prejuízos na germinação e no crescimento inicial de plântulas foram causados pela severidade do estresse hídrico e pelo teor de água das sementes, sendo que as sementes com o menor teor de água foram mais sensíveis a reduções nos potenciais hídricos (MASETTO; RIBEIRO; REZENDE, 2013).

Nesse contexto, parece imprescindível se questionar, por exemplo, sobre a possibilidade de mudança do potencial hídrico de ótimo para máximo ou base de acordo com essas características. Esse questionamento se justifica, justamente pelo fato de que na espécie *E. indica* o processo de escarificação ao provocar danos no tegumento, modificou a relação com o potencial hídrico e também com a combinação de temperatura, como discutido anteriormente. No entanto, se o processo de embebição não é tão simples para ser descrito apenas pelo viés das leis da física, sendo necessário considerar a interação com biologia da semente e condições ambientais do meio. Isso porque, de forma geral, a entrada de água na semente somente ocorre se houver o gradiente de água entre o meio e a semente, porém a velocidade em que a água entra na semente é função da biologia da semente e das condições ambientais. Lembrando-se que a velocidade com que a água entra na semente está diretamente relacionada ao vigor da germinação. Isso porque se a embebição for muito rápida vai causar danos de embebição que podem diminuir a germinação e se for muito lenta pode inviabilizar a germinação. Com relação ao dano de embebição, há uma relação direta entre quantidade de água disponível e temperatura. A taxa de absorção de água é uma complicada função do meio e de propriedades intrínsecas da semente (VERTUCCI, 1989, p. 112).

Em *D. horizontalis*, por exemplo, na temperatura de 37,5 °C tem o máximo de germinação no potencial -0,1 MPa, demonstrando que esse é o potencial ótimo nessa temperatura. A questão de um pequeno déficit hídrico proporcionar uma melhor taxa de germinação pode estar relacionada ao fato de que o processo de embebição. Isso porque, em temperatura mais elevadas a taxa de embebição é mais rápida. Contudo, quando a água entra muito rápido na semente a probabilidade de ocorrer dano de embebição é maior, podendo atrasar e até mesmo inviabilizar a germinação das sementes. Por isso, quando há um pequeno déficit hídrico, como no potencial -0,1 MPa, o processo de

embebição é mais lento, causando menos danos e acelerando o processo de germinação. Segundo Rossetto et al. (1997) a diminuição do potencial hídrico promove a redução da velocidade de hidratação das sementes, além de diminuir a intensidade de exsudação de eletrólitos, durante as primeiras 24 horas de absorção de água. Contudo, as sementes expostas a menores potenciais hídricos iniciais, devido a diminuição da velocidade de hidratação, ficam expostas a possíveis condições desfavoráveis de ambiente durante mais tempo (ROSSETTO et al.,1997). Por outro lado, a diminuição da velocidade de hidratação evita os danos provocados pela embebição rápida, pois ocorre o reparo metabólico dos componentes celulares e do plasma citoplasmático, evitando-se a perda de exsudatos (TILDEN; WEST, 1985).

Destaca-se por fim que, temperaturas mais baixas e concentrações osmóticas mais elevadas prolongam drasticamente o tempo necessário para que as sementes comecem a absorver uma quantidade mensurável de água. Uma vez iniciada a embebição, a temperatura e as condições osmóticas influenciam a taxa de absorção de água normalmente, isto é, baixa temperatura e a elevada concentração osmótica reduzem a taxa de absorção (POLLOCK; TOOLE, 1966, p. 228). No campo, os efeitos da temperatura são aumentados pelos déficits e excesso de água no solo, demonstrando que a compreensão da interação da temperatura e da água será necessária para desenvolver estratégias de adaptação mais eficazes para compensar os impactos de eventos extremos de temperatura associados a mudanças climáticas (HATFIELD; PRUEGER 2015).

### **3.6 Conclusões**

A comparação da faixa de temperatura para a germinação das espécies demonstra que: em *E. indica* é extremamente ampla, com variação de 40°C, que compreende temperaturas de 10 a 45 °C; em *D. insularis* é muito estreita, variando apenas 10 °C, limitada as temperaturas próximas a 30 e 40 °C; em *D. horizontalis* é intermediária, pois varia 35 °C entre temperaturas acima de 15 e abaixo de 45 °C.

A taxa de germinação é drasticamente reduzida no potencial hídrico  $-0,4$  MPa e inibida abaixo de  $-0,6$  MPa em todas as espécies dentro da faixa de temperaturas para a germinação de cada espécie.

A resposta da taxa de germinação a temperatura varia com o potencial hídrico, evidenciando que existe interação entre os fatores água e temperatura na germinação. Logo não é possível separar o efeito da temperatura do efeito da água na germinação das sementes, pois a germinação resulta do efeito combinado entre água e temperatura. Além disso, o padrão de germinação (*baseline*) das espécies avaliadas não é constante no tempo, variando com a espécie e combinação de água e temperatura. Ou seja, cada espécie apresenta uma *baseline* específica e as espécies respondem de formas distintas a cada combinação de água e temperatura.

Por fim, destaca-se que a utilização do modelo de Cox para tempo discreto na modelagem da taxa de germinação proporcionou uma nova maneira de analisar a relação de água e temperatura na germinação de plantas daninhas, possibilitando uma melhor compreensão do comportamento da germinação de sementes das espécies de plantas daninhas avaliadas.

## 4 CAPÍTULO II – MODELAGEM DO ALONGAMENTO DA RAIZ PRIMÁRIA E DA PARTE AÉREA DE PLÂNTULAS DE PLANTAS DANINHAS POÁCEAS

### 4.1 Resumo

A emergência de plântulas é composta pelo processo de germinação de sementes, seguido do processo de alongamento de raiz primária e parte aérea. Contudo, há poucas informações disponíveis a respeito dos processos de alongamento de plântulas. Assim, o objetivo foi realizar a modelagem do efeito da temperatura nos processos de alongamento de raiz primária e parte aérea de plântulas de plantas daninhas poáceas. As espécies estudadas foram *Digitaria horizontalis* Willd., *Digitaria insularis* (L.) Fedde. e *Eleusine indica* (L.) Gaertn. Testou-se nove temperaturas (7,5, 12,5, 17,5, 22,5, 27,5, 32,5, 37,5, 42,5 e 47,5 °C), em delineamento experimental inteiramente casualizado, com quatro repetições, em câmara de germinação tipo B.O.D. Realizou-se medições diárias do comprimento da raiz primária e da parte aérea até que a folha primária estivesse totalmente expandida e/ou até que o crescimento tivesse cessado. Um modelo logístico de três parâmetros foi ajustado aos dados de alongamento de raiz primária e parte aérea nas temperaturas de 12,5 a 42,5 °C nas espécies *D. horizontalis*, *D. insularis* e *E. indica*. Em relação a faixa de temperatura permissiva para o alongamento verificou-se: correspondência nas faixas de temperatura favorável (20 a 45 °C) e ótima (35 °C) ao alongamento de parte aérea e raiz primária em *D. horizontalis*, sendo que abaixo de 20 °C a raiz primária cresceu mais do que a parte aérea; as mesmas faixas de temperatura favorável (20 a 40 °C) e ótima (30 °C) para os processos de alongamento de parte aérea e a raiz primária em *D. insularis*, mas temperatura abaixo de 15 °C prejudicaram somente o alongamento de parte aérea; para *E. indica* faixas de temperatura específicas para cada processo de alongamento, sendo para o alongamento de raiz primária e parte aérea, respectivamente, faixa de temperatura favorável entre 15 e 40 °C e entre 20 e 45 °C, com temperatura ótima de 30 e 35 °C. A taxa de alongamento de raiz primária e parte aérea apresentou um padrão de comportamento similar nas espécies do gênero *Digitaria*, aumentando do limite de temperatura inferior ( $T_i$ ) à temperatura ótima ( $T_o$ ) e reduzindo de  $T_o$  ao limite de temperatura superior ( $T_s$ ). Enquanto na espécie *E. indica* o padrão da taxa de alongamento foi crescente, pois a taxa aumentou juntamente com a temperatura (de  $T_i$  a  $T_s$ ). A partir desses resultados constatou-se que a temperatura afeta de diferentes formas a velocidade do processo de alongamento e o tamanho de raiz primária e parte aérea das espécies estudadas. Além disso, o tamanho da raiz primária e da parte aérea varia com o processo, a temperatura e a espécie estudados.

Palavras-chave: 1. Temperatura. 2. Comprimento de plântula. 3. *Digitaria horizontalis*. 4. *Digitaria insularis*. 5. *Eleusine indica*.

## 4.2 Introdução

A emergência das plântulas é o resultado combinado dos processos de germinação de sementes e alongamento pré-emergente de raiz primária e parte aérea das plântulas. Contudo, apesar de germinação de sementes e alongamento de plântula serem processos distintos com exigências díspares, ambos os processos devem ser combinados em modelos de predição de emergência de plântulas no campo (ROMAN; MURPHY; SWANTON, 2000), pois é preciso que a semente germine para que a plântula possa então emergir. Com isso, evidencia-se que o conhecimento e a previsão de padrões de emergência de plântulas de espécies daninhas sazonais são úteis em programas de manejo de plantas daninhas.

Os efeitos negativos de plantas daninhas em culturas agrícolas decorrem do aumento da densidade e da duração da interferência. Assim, conhecer a dinâmica da germinação de sementes e dos fluxos de emergência de plântulas é fundamental para a predição da densidade de plantas daninhas no campo e, por conseguinte para definir práticas de manejo que reduzam as perdas de rendimento (VISMARA; OLIVEIRA; KARAM, 2007). De modo geral, as estratégias de manejo de plantas daninhas se concentram na fase de plântula, período em que são mais suscetíveis e facilmente controladas. Todavia a emergência de plântulas de espécies daninhas varia a cada ano no tempo, na extensão e na quantidade (CHAUHAN; GILL; PRESTON, 2006).

Destaca-se então que conhecer o padrão de emergência das plântulas no campo permitiria determinar o momento em que a maioria das plantas daninhas vai emergir, auxiliando na tomada de decisão e no manejo dessas plantas. Isso porque a determinação do momento adequado de medidas de controle de plantas daninhas é pré-requisito para maximizar a eficácia do herbicida e o desenvolvimento de modelos para prever fluxos de emergência de plântulas no campo viabilizaria tal sistema de manejo (IZQUIERDO et al., 2013). Além disso, a compreensão detalhada da biologia e do comportamento de plantas daninhas em relação às práticas de manejo específicas é fundamental para o desenvolvimento do controle integrado de plantas daninhas, podendo ser muito útil para

limitar o impacto das espécies de plantas daninhas mais problemáticas (MASIN et al., 2011).

Portanto, torna-se importante conhecer a dinâmica da emergência de plântulas a partir do estudo das demandas para a germinação de sementes bem como para o alongamento de raiz primária e parte aérea das plântulas. Todavia, para se obter a compreensão da emergência de plântulas como um todo, é imprescindível analisar os processos de germinação e alongamento individualmente, a fim de se conhecer as demandas de cada processo. Contudo, há extensa literatura sobre a germinação de sementes e a emergência das plântulas, sendo restritas as informações a respeito dos processos de alongamento de raiz primária e parte aérea.

Nesse sentido, destaca-se que a modelagem estatística dos processos de alongamento de raiz primária e parte aérea pode auxiliar na compreensão do comportamento e das demandas desses processos. Portanto, dado que a temperatura é a única força motriz para a emergência das plântulas (FINCH-SAVAGE; PHELPS, 1993; WHEELER; ELLIS, 1991), o objetivo da presente pesquisa foi realizar a modelagem do efeito da temperatura nos processos de alongamento de parte aérea e raiz primária de três espécies de plantas daninhas poáceas.

### **4.3 Material e Métodos**

A pesquisa foi realizada com as espécies de plantas daninhas poáceas *Digitaria horizontalis*, *Digitaria insularis* e *Eleusine indica*. A descrição das espécies, coleta e preparação de sementes foi apresentada no Capítulo I (vide Item 3.3 - Capítulo I). Os experimentos para avaliar o efeito da temperatura no processo de alongamento de raiz primária e parte aérea das plântulas das espécies estudadas foram realizados no Laboratório de Plantas Daninhas da Embrapa Trigo. Testou-se nove regimes de temperatura, delineamento experimental inteiramente casualizado, quatro repetições de 10 plântulas, em câmara de germinação tipo B.O.D. (Biochemical Oxygen Demand). Utilizou-se as seguintes temperaturas alternadas: 9,3 e 5 (7,5), 14,3 e 10 (12,5), 19,3 e 15 (17,5), 24,3 e 20 (22,5), 29,3 e 25 (27,5), 34,3 e 30 (32,5), 39,2 e 35 (37,5), 44,2 e 40

(42,5) e 49,2 e 45 °C (47,5 °C). Os valores entre parênteses correspondem as médias ponderadas das duas temperaturas que foram sincronicamente alternadas com fotoperíodo de 14 horas luz e 10 horas escuro, com a presença de luz na temperatura maior.

As sementes utilizadas no experimento de alongamento foram pré-germinadas com o intuito de padronizar a germinação e se avaliar exclusivamente o alongamento pré-emergente e o desenvolvimento final da plântula (emergência). Utilizou-se a temperatura de 25 °C e fotoperíodo de 8 horas de luz em câmara de germinação, com quatro repetições de 100 sementes. As sementes foram colocadas em placas de Petri sobre papel de filtro Whatman nº 3 umedecido com água destilada. A germinação foi monitorada em intervalos de 12 horas a fim de obter sementes com comprimento de raiz primária similar.

A partir das sementes pré-germinadas, selecionou-se plântulas com aproximadamente 0,1 cm de comprimento de raiz primária. As plântulas selecionadas foram alinhadas ao longo do diâmetro de placas de Petri contendo meio de ágar a 1%. As placas de Petri foram então seladas com papel metálico para simular o efeito do solo e colocadas em prateleiras em ângulo de 90° na câmara de germinação. Esse procedimento permitiu orientação vertical ao crescimento da raiz primária das plântulas, possibilitando medições do comprimento de raiz primária e parte aérea diretas e consecutivas na mesma plântula (DRACUP; GREGORY; BELFORD, 1993). As avaliações foram diárias e realizadas sempre no mesmo período do dia, nas quais o comprimento da raiz primária e da parte aérea foi medido com auxílio de régua graduada, até que a folha primária estivesse totalmente expandida ou até que o crescimento fosse terminado. As placas foram mantidas continuamente em câmaras de crescimento no escuro, exceto quando as medidas foram tomadas (adaptado de LUIZ, 2006, p. 21).

Avaliou-se o percentual de plântulas anormais, que foram classificadas de acordo com os critérios estabelecidos pela *International Seed Testing Association* (ISTA, 2013, p. 9). Utilizou-se as medições diárias do alongamento de raiz primária e parte aérea das plantas classificadas como normais para calcular o desenvolvimento total de plântula somando os valores referentes ao comprimento final de raiz primária e parte aérea. Os

resultados obtidos foram submetidos à análise de variância, com aplicação do teste F e as médias dos tratamentos foram comparadas pelo teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ).

A determinação de como a temperatura afetou o processo de alongamento de raiz primária e parte aérea foi realizada com a aplicação da análise de regressão não linear. Os valores do comprimento cumulativo de raiz primária e parte aérea em cada temperatura foram ajustados ao modelo de função logística de três parâmetros (Equação 1) no software estatístico R (R CORE TEAM, 2013). O modelo ajustado foi:

$$Y = a / (1 + \exp^{-(b + x * c)}) \quad (1)$$

Onde  $Y$  representa o alongamento cumulativo (cm) de raiz primária ou de parte aérea,  $a$  o valor máximo de alongamento cumulativo observado nas quatro repetições,  $b$  o ponto de inflexão da curva,  $c$  a taxa de alongamento de raiz primária ou parte aérea e  $x$  o dia. Utilizou-se o teste t de Student para testar a significância dos coeficientes de regressões, a fim de verificar se a variável utilizada na regressão contribui de fato para a estimativa do modelo.

#### 4.4 Resultados e Discussão

Em *D. horizontalis* o alongamento de raiz primária ocorreu na faixa de 12,5 a 42,5 °C (Figura 1), nas quais registrou-se comprimentos de raiz primária de aproximadamente 3 a 4 cm (Tabela 1) com duração do processo variando de 5 a 13 dias. Destaca-se que o final do processo de alongamento da raiz primária foi determinado pela expansão total da folha primária da plântula avaliada e/ou quando o crescimento da raiz primária cessou. Na temperatura de 12,5 °C o processo de alongamento de raiz primária ocorreu em 13 dias (Figura 1), no qual obteve o tamanho final de raiz primária de aproximadamente 3,0 cm. Nessa temperatura o alongamento iniciou a partir do terceiro dia, com pequenos incrementos (cerca de 0,1 a 0,3 cm/d) ao longo do tempo. Destaca-se que no quinto dia de avaliação a raiz primária ainda não alcançava 1,0 cm de comprimento (Figura 2), registrando apenas 24% do alongamento total da raiz primária. O maior alongamento ocorreu do sétimo ao décimo primeiro dia de avaliação, correspondendo a mais de 50%

do crescimento total da raiz primária. Em 12,5 °C (14,3 °C/14 h e 10 °C/10 h), em que as temperaturas ficaram abaixo de 15 °C, o alongamento da raiz primária foi menor no início do processo, aumentando ao longo do tempo e crescendo até o final da avaliação. Ou seja, nessa temperatura o alongamento da raiz primária se concentrou nos últimos dias, sendo que 35% do crescimento ocorreu entre o décimo e décimo terceiro dia. Esse resultado indica que temperaturas abaixo de 15 °C podem prejudicar o processo de alongamento da raiz primária na espécie *D. horizontalis*, uma vez que demanda mais tempo para iniciar e finalizar o processo. Além disso, na temperatura de 7,5 °C (9,3 °C/14 h e 5 °C/10 h), que corresponde a temperatura imediatamente inferior a 12,5 °C e limite de temperatura inferior avaliado, o alongamento da raiz primária mostrou-se inviável. Portanto, parece que o processo de alongamento de raiz primária em *D. horizontalis* ocorre sem prejuízo até 15 °C, mas é inibido em temperaturas abaixo de 10 °C.

Na temperatura de 17,5 °C o tamanho da raiz primária foi de aproximadamente 3,5 cm (Tabela 1) com duração do processo de alongamento de 12 dias (Figura 1). O alongamento foi lento e se concentrou nos nove primeiros dias de avaliação, representando 95% do crescimento total da raiz primária. Os maiores incrementos diários no alongamento da raiz primária foram do segundo ao sexto dia de avaliação, com incremento superior a 0,5 cm no terceiro dia. Na temperatura de 17,5 °C (19,5 °C/14 h e 15 °C/10 h), em que as temperaturas ficaram acima de 15 °C, cerca de 70% do alongamento total da raiz primária ocorreu nos primeiros cinco dias de avaliação, demonstrando crescimento expressivo nesse período. Em 17,5 °C o alongamento começou abaixo de 0,5 cm, apresentando crescimento ao longo dos dias de avaliação até atingir um ponto de estabilidade. De maneira geral, nas temperaturas abaixo de 20 °C (17,5 e 12,5 °C), o processo de alongamento foi mais lento, devido aos pequenos incrementos de alongamento diário da raiz primária, que culminaram no maior tempo para finalização do processo (Figura 1).

Na temperatura de 22,5 °C o tamanho de raiz primária foi de aproximadamente 4,0 cm de comprimento (Tabela 1), sendo que o processo de alongamento ocorreu em seis dias (Figura 1). O processo de alongamento se concentrou nos primeiros cinco dias, representando mais de 95% do crescimento total da raiz primária. Somente no terceiro

dia de avaliação observou-se 38% do alongamento total da raiz primária, que foi o maior incremento diário nessa temperatura. O padrão de alongamento revelou incrementos diários crescentes na primeira metade do processo de alongamento, seguido de redução nos incrementos até finalizar o processo. Percebe-se que em 22,5 °C (24,3 °C/14 h e 20 °C/10 h), com temperaturas acima de 20 °C, o alongamento iniciou acima de 0,5 cm e ocorreu na metade do tempo requerido por temperaturas abaixo de 20 °C.

Na temperatura de 27,5 °C o tamanho final de raiz primária foi de aproximadamente 3,0 cm (Tabela 1) com duração do processo de alongamento de cinco dias (Figura 1). Nessa temperatura, mais de 90% do alongamento da raiz primária ocorreu até o terceiro dia de avaliação (cerca de 2,5 cm). O maior incremento diário foi acima de 1,0 cm no segundo dia de avaliação, correspondendo a 41% do crescimento total da raiz primária (Figura 1 - d). Analisando-se o padrão de alongamento em 27,5 °C (29,3 °C/14 h e 25 °C/10 h), com temperaturas acima de 25 °C, percebe-se que o alongamento já iniciou próximo a 1,0 cm e o maior crescimento da raiz primária se concentrou nos primeiros dias de avaliação.

Na temperatura de 32,5 °C o tamanho de raiz primária foi de aproximadamente 4,0 cm de comprimento (Tabela 1) em seis dias (Figura 1). O processo de alongamento se concentrou nos três primeiros dias, com crescimento da raiz primária inferior a 1% entre o quinto e o sexto dia de avaliação. Destaca-se que cerca de 80% do alongamento total da raiz primária ocorreu entre o primeiro e segundo dia de avaliação. Analisando-se o padrão de alongamento da raiz primária observa-se que os incrementos diários foram maiores no início e reduziram ao longo dos dias de avaliação. Percebe-se que na temperatura acima de 30 °C, como em 32,5 °C (34,3 °C/14 h e 30 °C/10 h), o alongamento iniciou próximo a 2,0 cm, ou seja, mais de 40% do crescimento total da raiz primária somente no primeiro dia de avaliação. Esse resultado indica que em temperaturas na faixa de 30 °C o processo de alongamento é mais rápido do que na de 20 °C.

Na temperatura de 37,5 °C o tamanho da raiz primária foi de aproximadamente 3,5 cm (Tabela 1) com o tempo de duração do processo de alongamento de seis dias (Figura 1).

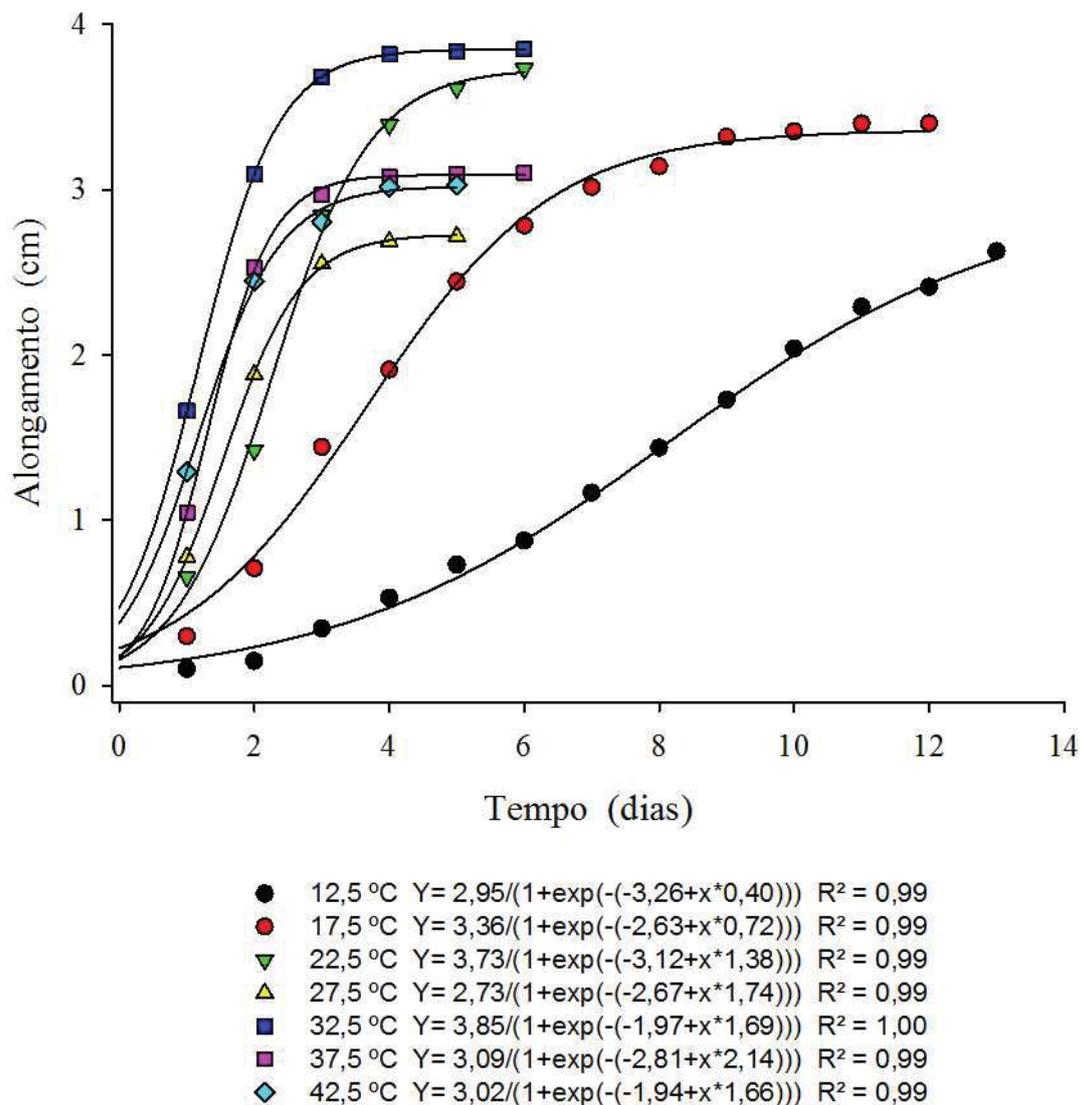


Figura 1 - Modelagem do alongamento de raiz primária de plântulas de *Digitaria horizontalis* no tempo, em diferentes temperaturas.

Aproximadamente 90% do alongamento da raiz primária se concentrou nos primeiros três dias de avaliação, pois entre o quarto e sexto dia o incremento foi de apenas 0,1 cm. Evidencia-se que somente no segundo dia de avaliação o incremento no comprimento da raiz primária foi de 1,5 cm, que representa quase 50% do crescimento total. Percebe-se que na temperatura acima de 35 °C, como em 37,5 °C (39,3 °C/14 h e 35 °C/10 h), o alongamento iniciou próximo a 1,0 cm, apresentando maior alongamento nos primeiros dias de avaliação, com quase 100% do crescimento total da raiz primária registrado até o quinto dia.

Tabela 1 - Análise estatística dos parâmetros da modelagem do alongamento de raiz primária em diferentes temperaturas de *Digitaria horizontalis*

T (°C)	Parâmetros	Erro Padrão	t valor	Pr(> t )	
12,5	a	2,95	0,17631	16,76	< 2e-16 ***
	b	-3,26	0,18804	-17,36	< 2e-16 ***
	c	0,40	0,03683	10,98	8,15e-15 ***
17,7	a	3,36	0,07657	43,919	< 2e-16 ***
	b	-2,63	0,26848	-9,807	9,54e-13 ***
	c	0,72	0,07569	9,51	2,45e-12 ***
22,5	a	3,73	0,1011	36,874	< 2e-16 ***
	b	-3,12	0,3375	-9,241	7,58e-09 ***
	c	1,38	0,1588	8,711	2,05e-08 ***
27,5	a	2,73	0,08415	32,434	< 2e-16 ***
	b	-2,67	0,41945	-6,372	6,96e-06 ***
	c	1,74	0,27409	6,362	7,09e-06 ***
32,5	a	3,85	0,05567	69,102	< 2e-16 ***
	b	-1,97	0,24362	-8,074	7,1e-08 ***
	c	1,69	0,18706	9,041	1,1e-08 ***
37,5	a	3,09	0,09347	33,008	< 2e-16 ***
	b	-2,81	0,61068	-4,595	0,000157 ***
	c	2,14	0,45788	4,68	0,000128 ***
42,5	a	3,02	0,145	20,804	1,57e-13 ***
	b	-1,94	0,6556	-2,952	0,00891 **
	c	1,66	0,5175	3,205	0,00519 **

<sup>1</sup> Os asteriscos representam o nível de significância do teste t de Student, que são: 0,001 (\*\*\*) e 0,01 (\*\*).

A temperatura de 42,5 °C apresentou tamanho de raiz primária de 3,0 cm de comprimento em cinco dias (Figura 1 - g). O alongamento se concentrou nos três primeiros dias de avaliação, com 90% do crescimento total da raiz primária nesse período. O maior incremento diário foi superior a 1,0 cm, registrado no primeiro e no segundo dia de avaliação. O processo de alongamento de raiz primária foi rápido na temperatura de 42,5 °C (44,5 °C/14 h e 40 °C/10 h), sendo que iniciou com cerca de 1,2 cm, que corresponde a 40% do crescimento total da raiz primária. Esse resultado demonstra que mesmo em temperaturas altas como 45 °C o processo de alongamento de raiz primária pode ocorrer normalmente. Entretanto, o processo de alongamento de raiz primária foi inibido na temperatura de 47,5 °C (49,3 °C/14 h e 45 °C/10 h), que compreendeu ao limite de temperatura superior avaliada. A partir disso, pode-se presumir que o limite de

temperatura superior para o processo de alongamento de raiz primária de *D. horizontalis* é 45 °C, pois temperaturas acima desse limite ocasionaram a inibição do processo.

De modo geral o padrão de alongamento de raiz primária nas temperaturas de 27,5 a 42,5 °C apresentaram maior alongamento nos primeiros três dias de avaliação. Da mesma forma que as temperaturas de 12,5 e 17,5 °C revelaram um padrão de alongamento de raiz primária, no qual, dado os pequenos incrementos diários (> 0,5 cm), o alongamento foi aumentando ao longo dos dias de avaliação. No entanto, o padrão de alongamento da temperatura de 22,5 °C mostrou-se intermediário entre as temperaturas que proporcionaram o alongamento mais rápido e concentrado nos primeiros dias e as temperaturas com o alongamento mais lento e gradual. Todavia, o tamanho final da raiz primária foi superior a 2,5 cm na faixa de temperatura de 12,5 a 42,5 °C, demonstrando que temperaturas até 10 °C não inviabilizam o crescimento da raiz primária nessa espécie. Por outro lado, a taxa de alongamento (parâmetro “c”, Tabela 1) apresentou variação nessa faixa de temperatura (12,5 a 42,5 °C), evidenciando que temperaturas abaixo de 20 °C demandam o dobro do tempo (dias) para finalizar o processo de alongamento da raiz primária. Percebe-se então que a temperatura afetou mais a taxa de alongamento do que o comprimento final da raiz primária em *D. horizontalis*. Assim, os resultados indicam que o processo de alongamento de raiz primária dessa espécie seria favorecido em temperaturas acima de 20 °C, com faixa ótima de 25 a 45 °C, na qual a temperatura ótima estaria na faixa de 35 °C.

O alongamento de raiz primária de *D. insularis* ocorreu na faixa de 12,5 a 42,5 °C, apresentando duração de 3 a 14 dias (Figura 2) e comprimentos de raiz primária entre 0,7 e 3,5 cm (Tabela 2). Ao se analisar a temperatura 12,5 °C, verifica-se que o alongamento da raiz primária foi de aproximadamente 2,0 cm de comprimento (Tabela 2) em 14 dias (Figura 2). O processo de alongamento foi lento, apresentando mais de 95% do crescimento total da raiz primária observado entre o primeiro e o décimo segundo dia de avaliação. O padrão de alongamento foi constante ao longo do tempo devido aos incrementos diários de até 0,1 cm, com exceção do primeiro e sexto dia de avaliação que apresentaram incrementos de 0,3 e 0,2 cm, respectivamente (Figura 2). Destaca-se que a

raiz primária cresceu cerca de 40% até o terceiro dia de avaliação, justamente devido ao maior incremento registrado no primeiro dia.

Na temperatura de 17,5 °C o tamanho final da raiz primária foi de aproximadamente 3,0 cm (Tabela 2) com duração do processo de alongamento de nove dias (Figura 2). Os maiores incrementos diários no alongamento da raiz primária variaram de 0,4 a 0,5 cm nos primeiros quatro dias e foram reduzindo gradualmente até alcançar 0,1 cm de incremento no último dia de avaliação. O processo de alongamento de raiz primária se concentrou nos primeiros dias de avaliação, sendo que cerca de 50% do crescimento total ocorreu nos primeiros três dias e 80% até o quinto dia de avaliação (Figura 2).

Destaca-se que o padrão de alongamento foi similar nas temperaturas abaixo de 20 °C (12,5 e 17,5 °C), pois em ambas temperaturas o alongamento iniciou abaixo de 0,5 cm, sendo que os incrementos diários não ultrapassaram esse valor. Contudo, o comprimento final da raiz primária foi cerca de duas vezes maior e o processo de alongamento cerca de três vezes mais rápido na temperatura de 17,5 °C (19,3 °C/14 h e 15 °C/10 h). Esse resultado demonstra que a manutenção das temperaturas acima de 15 °C favoreceu o processo de alongamento da raiz primária em *D. insularis*.

A temperatura de 22,5 °C apresentou raiz primária com 3,5 cm de comprimento (Tabela 2) em seis dias (Figura 2). O processo de alongamento da raiz primária se concentrou nos três primeiros dias de avaliação, registrando mais de 80% do crescimento total da raiz primária nesse período. Os maiores incrementos diários foram observados nos dois primeiros dias de avaliação, sendo que o alongamento da raiz primária iniciou acima de 1,0 cm.

Na temperatura de 27,5 °C, por sua vez, o tamanho final da raiz primária foi de aproximadamente 2,0 cm em quatro dias (Figura 2). O processo de alongamento se concentrou nos três primeiros dias, nos quais registrou-se 94% do crescimento total da raiz primária. De forma geral, os incrementos diários no alongamento foram inferiores a

1,0 cm, apresentando incrementos superiores a 0,5 cm/d nos dois primeiros dias de avaliação.

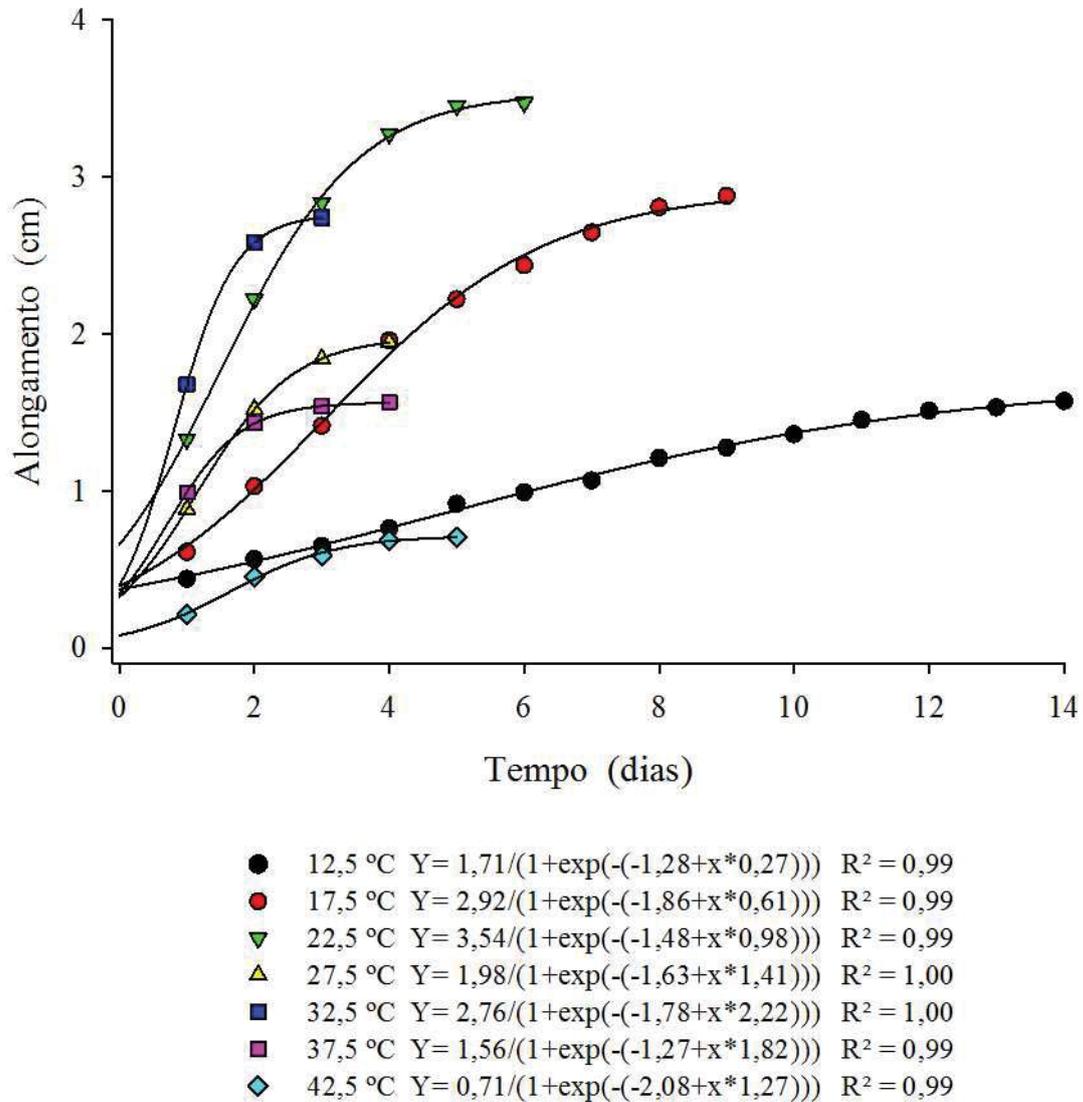


Figura 2 - Modelagem do alongamento de raiz primária de plântulas de *Digitaria insularis* no tempo, em diferentes temperaturas

Tabela 2 - Análise estatística dos parâmetros da modelagem do alongamento de raiz primária em diferentes temperaturas de *Digitaria insularis*

T (°C)	Parâmetros	Erro Padrão	t valor	Pr(> t )	
12,5	a	1,71	0,13363	12,812	< 2e-16 ***
	b	-1,28	0,14913	-8,573	1,38e-11 ***
	c	0,27	0,04846	5,485	1,18e-06 ***
17,7	a	2,92	0,1607	18,156	< 2e-16 ***
	b	-1,86	0,2894	-6,419	2,83e-07 ***
	c	0,61	0,111	5,49	4,34e-06 ***
22,5	a	3,54	0,05785	61,15	< 2e-16 ***
	b	-1,48	0,12144	-12,16	5,67e-11 ***
	c	0,98	0,07714	12,74	2,41e-11 ***
27,5	a	1,98	0,3396	5,826	5,92e-05 ***
	b	-1,63	1,354	-1,201	0,251 *
	c	1,41	1,1602	1,216	0,246 *
32,5	a	2,76	0,1694	16,294	5,49e-08 ***
	b	-1,78	1,1679	-1,527	0,161 *
	c	2,22	1,2329	1,801	0,105 *
37,5	a	1,56	0,1145	13,654	4,38e-09 ***
	b	-1,27	1,3946	-0,91	0,38 *
	c	1,82	1,383	1,313	0,212 *
42,5	a	0,71	0,08019	8,9	8,31e-08 ***
	b	-2,08	0,92647	-2,241	0,0387 **
	c	1,27	0,59754	2,121	0,0489 **

<sup>1</sup> Os asteriscos representam o nível de significância do teste t de Student, que são: 0,001 (\*\*\*), 0,05 (\*\*) e 1 (\*).

Na temperatura de 32,5 °C o comprimento da raiz primária foi cerca de 3,0 cm (Tabela 2), sendo que o processo de alongamento da raiz primária ocorreu em apenas três dias (Figura 2). O processo de alongamento foi realmente rápido, pois mais de 90% do crescimento total da raiz primária foi registrado entre o primeiro e o segundo dia de avaliação. Na verdade, o processo de alongamento já iniciou acima de 1,5 cm, correspondendo a mais da metade do crescimento total da raiz primária nessa temperatura. Dada a velocidade e o tamanho final da raiz primária na temperatura de 32,5 °C, pode-se considerar que a temperatura ótima para o processo de alongamento de *D. insularis* estaria em torno de 30 °C.

A temperatura de 37,5 °C apresentou cerca de 1,5 cm de comprimento de raiz primária (Tabela 2) em quatro dias (Figura 2). O processo de alongamento se concentrou nos primeiros três dias de avaliação, que apresentaram 98% do crescimento total da raiz primária. O alongamento iniciou com cerca de 1,0 cm, representando o maior incremento diário e mais da metade do comprimento final da raiz primária nessa temperatura.

Por outro lado, no limite superior de temperatura 42,5 °C o alongamento da raiz primária não alcançou 1,0 cm de comprimento (Tabela 2) e ocorreu em cinco dias (Figura 2). O processo de alongamento se concentrou nos primeiros dias, pois cerca de 80% do crescimento total da raiz primária foi registrado no terceiro dia de avaliação. De forma geral os incrementos diários se mantiveram em 0,1 cm ao longo do processo de alongamento, com a exceção do segundo dia de avaliação em que foi 0,2 cm. Portanto, o reduzido tamanho da raiz primária na temperatura de 42,5 °C se deve aos pequenos incrementos diários no alongamento da raiz primária associados à curta duração do processo.

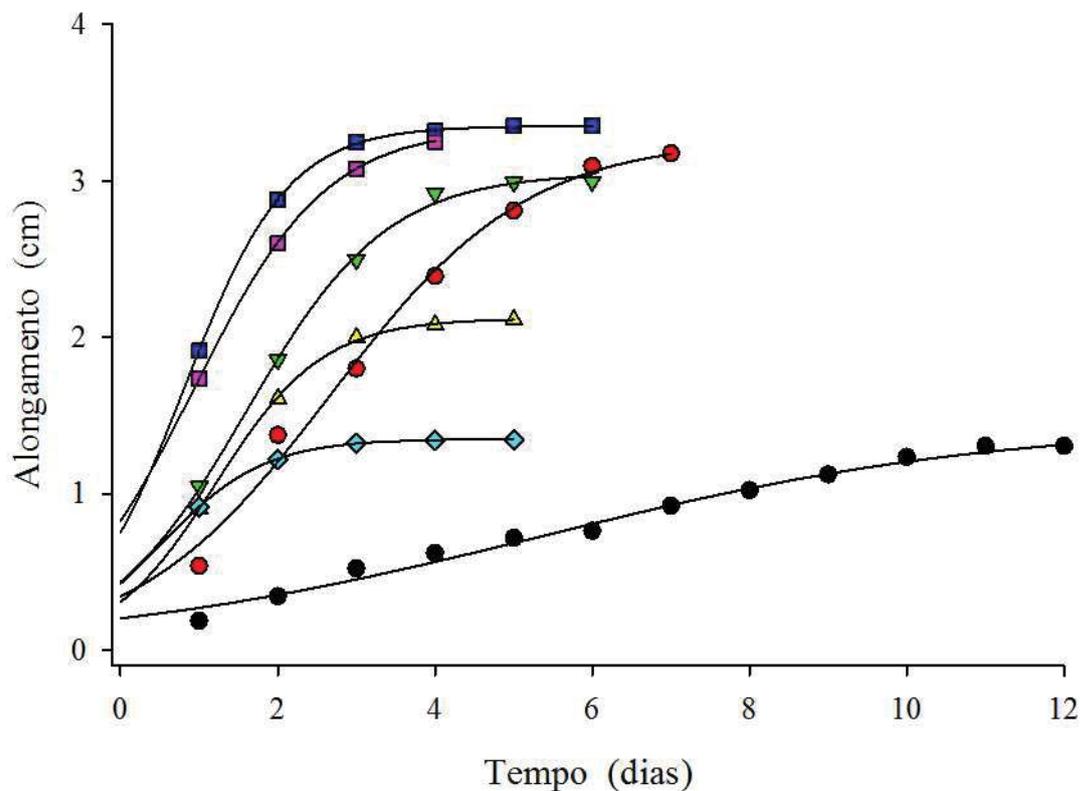
Na espécie *D. insularis* o tamanho da raiz primária aumentou de aproximadamente 2,0 a 3,5 cm entre as temperaturas de 12,5 e 22,5 °C. No entanto, entre 22,5 e 32,5 °C o tamanho da raiz primária reduziu 1,5 cm em 27,5 °C, apesar do aumento da temperatura. Da mesma forma, entre 32,5 e 42,5 °C o tamanho de raiz primária foi reduzido pela metade em 37,5 °C e ficou abaixo de 1,0 cm em 42,5 °C, aumentando, respectivamente, em um e dois dias o tempo de duração desse processo. Percebe-se, com isso, que acima de 25 °C, somente na temperatura ótima de 32,5 °C o tamanho da raiz primária foi superior a 2,0 cm, indicando que o alongamento da raiz primária é maior na faixa de temperaturas de 10 a 25 °C em *D. insularis*.

Destaca-se ainda que a taxa de alongamento de raiz primária de *D. insularis* foi maior do que 1 entre 27,5 e 42,5 °C (Tabela 2), evidenciando que o processo de alongamento de raiz primária é mais rápido em temperaturas acima de 25 °C nessa espécie. Contudo, o tamanho de raiz primária registrado em 42,5 °C (44,2 °C/14 h e 40 °C/10 h) foi inferior a 1,0 cm, evidenciando que o processo de alongamento de raiz

primária é prejudicado em temperaturas acima de 40 °C. Considerando-se que o processo de alongamento de raiz primária não ocorreu na temperatura de 47,5 °C (49,2 °C/14 h e 45 °C/10 h), pode-se inferir que esse processo é inibido acima de 45 °C.

Destaca-se que na espécie *D. insularis* o tamanho final da raiz primária e a duração do processo de alongamento variou de acordo com a temperatura. De forma geral, as temperaturas mais baixas (12,5 e 17,5 °C) apresentaram o dobro do tamanho final da raiz primária em relação as temperaturas mais altas (42,5 e 37,5 °C). Por outro lado, o processo de alongamento foi de três a duas vezes mais rápido em 42,5 e 37,5 °C do que em 12,5 e 17,5 °C (Figura 2), respectivamente. Portanto, presume-se que a faixa de temperatura ótima para o processo de alongamento de raiz primária está entre 25 e 40 °C e a temperatura ótima ao redor de 30 °C. Dado que o alongamento da raiz primária ocorreu normalmente em 12,5 °C (14,3 °C/14 h e 10 °C/10 h) e não ocorreu em 7,5 °C (9,3 °C/14 h e 5 °C/10 h), aponta-se que temperaturas abaixo de 10 °C inibem o processo de alongamento da raiz primária de *D. insularis*, caracterizando o limite inferior de temperatura desse processo.

Na espécie *E. indica* a faixa de temperatura em que o processo de alongamento de raiz primária ocorreu foi de 12,5 a 42,5 °C, na qual os comprimentos de raiz primária variaram de aproximadamente 1,5 a 3,5 cm (Tabela 3) e a duração do processo de alongamento foi de 4 a 12 dias (Figura 3). Na temperatura de 12,5 °C o processo de alongamento de raiz primária ocorreu em 12 dias (Figura 3) e a raiz primária apresentou aproximadamente 1,5 cm de comprimento (Tabela 3). O padrão de alongamento foi constante ao longo do tempo, apresentando cerca de 94% do crescimento total da raiz primária entre primeiro e o décimo dia de avaliação. Contudo, observou-se que cerca de 45% do crescimento total da raiz primária ocorreu nos primeiros quatro dias de avaliação. De forma geral, os incrementos diários no alongamento de raiz primária foram muito baixos (entre 0,1 e 0,2 cm), explicando o reduzido tamanho da raiz primária mesmo com o tempo longo de duração do processo.



- 12,5 °C  $Y = 1,45 / (1 + \exp(-(-1,81 + x * 0,34)))$   $R^2 = 0,99$
- 17,5 °C  $Y = 3,27 / (1 + \exp(-(-2,14 + x * 0,80)))$   $R^2 = 0,99$
- ▼ 22,5 °C  $Y = 3,05 / (1 + \exp(-(-1,79 + x * 1,12)))$   $R^2 = 0,99$
- ▲ 27,5 °C  $Y = 2,12 / (1 + \exp(-(-1,77 + x * 1,47)))$   $R^2 = 0,99$
- 32,5 °C  $Y = 3,35 / (1 + \exp(-(-1,24 + x * 1,53)))$   $R^2 = 0,99$
- 37,5 °C  $Y = 3,34 / (1 + \exp(-(-1,11 + x * 1,19)))$   $R^2 = 1,00$
- ◆ 42,5 °C  $Y = 1,35 / (1 + \exp(-(-0,77 + x * 1,52)))$   $R^2 = 0,99$

Figura 3 - Modelagem do alongamento de raiz primária de plântulas de *Eleusine indica* no tempo, em diferentes temperaturas.

Na temperatura de 17,5 °C o tamanho da raiz primária foi de aproximadamente 3,5 cm (Tabela 3) em sete dias (Figura 3). O processo de alongamento da raiz primária iniciou em 0,5 cm, com cerca de 75% do crescimento total nos primeiros quatro dias, nos quais os maiores incrementos ocorreram no segundo e no quarto dia de avaliação. O padrão de alongamento da raiz primária revelou que os incrementos diários foram constantes ao longo do processo, apresentando mais de 95% do crescimento total no sexto dia de avaliação.

Tabela 3 - Análise estatística dos parâmetros da modelagem do alongamento de raiz primária em diferentes temperaturas de *Eleusine indica*

T (°C)	Parâmetros	Erro Padrão	t valor	Pr(> t )	
12,5	a	1,45	0,12314	11,787	2,37e-15 *****
	b	-1,81	0,18735	-9,681	1,42e-12 *****
	c	0,34	0,05879	5,854	5,13e-07 *****
17,7	a	3,27	0,10769	30,41	< 2e-16 *****
	b	-2,14	0,18255	-11,738	1,15e-11 *****
	c	0,80	0,08166	9,773	5,09e-10 *****
22,5	a	3,05	0,157	19,447	6,57e-15 *****
	b	-1,79	0,4628	-3,857	0,000914 *****
	c	1,12	0,2823	3,952	0,000729 *****
27,5	a	2,12	0,2007	10,58	6,73e-09 *****
	b	-1,77	1,082	-1,635	0,1204 *
	c	1,47	0,8234	1,78	0,0929 **
32,5	a	3,35	0,1555	21,558	8,32e-16 *****
	b	-1,24	0,8585	-1,448	0,1623 *
	c	1,53	0,73	2,091	0,0488 ***
37,5	a	3,34	0,3717	8,974	6,22e-07 *****
	b	-1,11	0,7133	-1,555	0,144 *
	c	1,19	0,6728	1,767	0,101 *
42,5	a	1,35	0,03822	35,295	<2e-16 *****
	b	-0,77	0,58103	-1,33	0,201 *
	c	1,52	0,54901	2,765	0,0133 ***

<sup>1</sup> Os asteriscos representam o nível de significância do teste t de Student, que são: 0,001 (\*\*\*\*), 0,05 (\*\*\*), 0,1 (\*\*) e 1 (\*).

Na temperatura de 22,5 °C a raiz primária apresentou cerca de 3,0 cm de comprimento (Tabela 3) em seis dias (Figura 3). De fato, o processo de alongamento da raiz primária ocorreu nos quatro primeiros dias de avaliação, nos quais registrou-se 97% do crescimento total da raiz primária. Os maiores incrementos diários foram observados nos dois primeiros dias de avaliação, sendo que o alongamento da raiz primária iniciou acima de 1,0 cm, que corresponde a mais de 30% do seu crescimento total.

Na temperatura de 27,5 °C a raiz primária apresentou cerca de 2,0 cm de comprimento (Tabela 3) em cinco dias (Figura 3). O padrão de alongamento revelou que 98% crescimento total da raiz primária ocorreu nos quatro primeiros dias de avaliação. O alongamento começou próximo a 1,0 cm, representando 40% do alongamento total da

raiz primária e o maior incremento diário, dado que os incrementos foram reduzindo gradualmente ao longo dos dias de avaliação.

Na temperatura de 32,5 °C (Figura 3) o tamanho de raiz primária foi de aproximadamente 3,5 cm de comprimento (Tabela 3) em seis dias. Contudo, percebe-se que o processo de alongamento, de fato, ocorreu em quatro dias, pois 99% do crescimento total da raiz primária ocorreu entre o primeiro e o quarto dia de avaliação. Analisando-se o padrão de alongamento da raiz primária observa-se que os maiores incrementos diários foram registrados nos dois primeiros dias, representando 85% do crescimento total da raiz primária. O alongamento iniciou próximo a 2,0 cm, ou seja, mais da metade do crescimento total da raiz primária ocorreu no primeiro dia de avaliação. Portanto, tanto o tamanho da raiz primária como o padrão de alongamento observados em 32,5 °C, apontam que a temperatura ótima do processo de alongamento de raiz primária em *E. indica* se encontra na faixa de 30 °C.

A temperatura de 37,5 °C apresentou aproximadamente 3,5 cm de comprimento de raiz primária (Tabela 2) em quatro dias (Figura 2). O processo de alongamento se concentrou nos três primeiros dias de avaliação, pois 95% do crescimento total da raiz primária foi observado nesse período. O alongamento iniciou acima de 1,5 cm, representando o maior incremento diário e mais da metade do comprimento final da raiz primária nessa temperatura.

Na temperatura de 42,5 °C, que representa o limite superior de temperatura, o tamanho final da raiz primária foi de aproximadamente 1,5 cm (Tabela 3) em cinco dias (Figura 3). O alongamento se concentrou nos primeiros quatro dias de avaliação, pois no quinto dia o alongamento foi praticamente inexistente. Os maiores incrementos diários foram registrados nos dois primeiros dias, representando 75% do crescimento total da raiz primária. O alongamento iniciou em aproximadamente 1,0 cm, com redução gradual dos incrementos diários até o último dia de avaliação.

Destaca-se que temperaturas de 17,5 a 37,5 °C o tamanho da raiz primária foi superior a 2,0 cm de comprimento, demonstrando que a faixa de temperatura de 15 a 40

°C é favorável ao processo de alongamento de raiz primária em *E. indica*. Considerando-se o padrão e a velocidade do alongamento de 27,5 a 37,5 °C, presume-se que a faixa ótima de temperatura para o alongamento da raiz primária em *E. indica* varia de 25 a 35 °C. Ressalta-se ainda que em ambos os limites de temperatura (12,5 e 42,5 °C) o tamanho da raiz primária foi limitado a 1,5 cm de comprimento, mas sem inviabilizar o processo de alongamento de raiz primária. Parece então que tanto temperaturas baixas (abaixo de 15 °C) como as altas (acima de 40 °C) limitam o crescimento da raiz primária. Contudo, o processo de alongamento foi 2,4 vezes mais rápido na temperatura acima de 40 °C, evidenciando que temperaturas abaixo de 15 °C reduzem a velocidade do processo de alongamento de raiz primária nessa espécie. Assim, dado que o processo de alongamento da raiz primária não foi observado nas temperaturas de 7,5 e 47,5 °C, aponta-se que esse processo ocorreu com limitações até as temperaturas de 10 e 45 °C, que poderiam ser consideradas, respectivamente, os limites inferior e superior de temperatura para o alongamento de raiz primária em *E. indica*.

O alongamento de parte aérea de *D. horizontalis* ocorreu na faixa de 12,5 a 42,5 °C (Figura 4), nas quais o comprimento da folha primária foi de aproximadamente 1,0 a 4,5 cm (Tabela 4) e o tempo para expansão total da folha variou de cinco a 13 dias. Na temperatura de 12,5 °C a extensão da folha primária foi de aproximadamente 1,0 cm (Tabela 4), com duração do processo de alongamento de 13 dias (Figura 4). A emissão da primeira folha ocorreu somente no sexto dia de avaliação, evidenciando um atraso de cinco dias para iniciar o processo de alongamento nessa temperatura. Os incrementos diários no alongamento foram muito pequenos (entre 0,1 e 0,2 cm), sendo que mais de 70% do processo de alongamento ocorreu do sexto ao décimo primeiro dia. O padrão do processo de alongamento em 12,5 °C (14,3 °C/14 h e 10 °C/10 h) revelou que o crescimento da folha se concentrou na metade final do processo. Esse resultado demonstra que temperaturas abaixo de 15 °C aumentam o atraso na emissão da primeira folha em *D. horizontalis*, culminando em um processo de alongamento de parte aérea mais lento, o que poderia dificultar a emergência dessas plântulas no campo. Destaca-se ainda que na temperatura 7,5 °C (9,3 °C/14 h e 5 °C/10 h) sequer ocorreu a emissão da folha primária, evidenciando que o processo de alongamento da parte aérea é inibido em temperaturas abaixo de 10 °C.

A folha primária apresentou extensão de 1,6 cm de comprimento na temperatura de 17,5 °C (Tabela 4) e o processo de alongamento ocorreu em 12 dias (Figura 4). A emissão da primeira folha foi registrada no segundo dia de avaliação, apresentando um dia de atraso na emissão da folha primária nessa temperatura. Verificou-se alongamento de 45% na parte aérea dessa espécie em cinco dias de avaliação. Todavia, os maiores incrementos diários no alongamento (de 0,2 e 0,3 cm) foram observados entre o terceiro e o sétimo dia, sendo que mais de 70% do crescimento total da folha primária ocorreu nesse período. Percebe-se então que na temperatura de 17,5 °C (19,3 °C/14 h e 15 °C/10 h) o processo de alongamento da folha primária se concentrou na parte central do processo (Figura 4).

A temperatura de 22,5 °C apresentou a expansão total da folha primária em seis dias (Figura 4) e parte aérea com aproximadamente 2,0 cm (Tabela 4). A emissão da primeira folha ocorreu no segundo dia de avaliação, evidenciando o atraso de um dia no início do processo de alongamento da parte aérea. O alongamento da parte aérea observado em cinco dias de avaliação correspondeu a cerca de 90% do crescimento total da folha primária. Os maiores incrementos diários foram registrados no terceiro e no quarto dia de avaliação, nos quais o incremento foi superior a 0,5 cm/d, totalizando mais de 60% do crescimento total da parte aérea.

Na temperatura de 27,5 °C o comprimento da folha primária foi de aproximadamente 2,5 cm de comprimento (Tabela 4), com a duração do processo de alongamento de cinco dias (Figura 4). O alongamento se concentrou do segundo ao quarto dia, com cerca de 90% do crescimento total da folha primária observado nesse período. Analisando o padrão do alongamento de parte aérea percebe-se um incremento de apenas 0,1 cm no primeiro dia de avaliação e de 1,0 cm no terceiro, evidenciando a variação no crescimento da folha primária nessa temperatura.

Na temperatura de 32,5 °C o tamanho de folha primária foi de aproximadamente 4,5 cm de comprimento (Tabela 4), com duração de seis dias (Figura 4). Não ocorreu atraso na emissão da primeira folha, pois observou-se incremento de 0,5 cm no primeiro dia de avaliação. O alongamento se concentrou nos primeiros quatro dias, apresentando mais de 90% do crescimento total da folha nesse período. Na verdade, mais de 99% do

crescimento total ocorreu em cinco dias, pois o incremento no último dia de avaliação foi inferior a 0,1 cm. Por outro lado, entre o segundo e o terceiro dia de avaliação registrou-se 70% do crescimento total da folha, que apresentaram, respectivamente, incrementos superiores a 1,0 cm e cerca de 2,0 cm de comprimento.

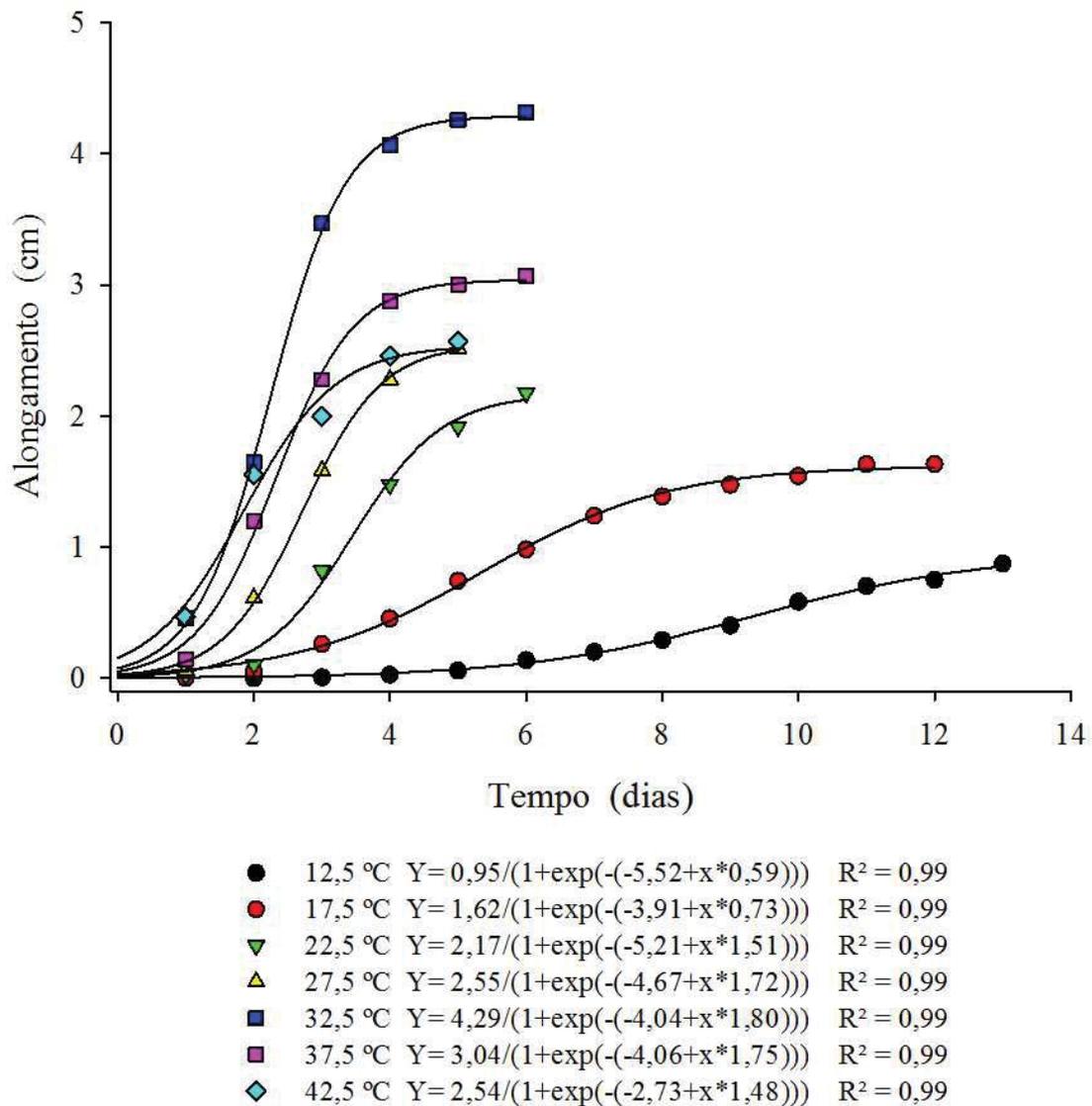


Figura 4 - Modelagem do alongamento de parte aérea de plântulas de *Digitaria horizontalis* no tempo, em diferentes temperaturas.

Tabela 4 - Análise estatística dos parâmetros da modelagem do alongamento de parte aérea em diferentes temperaturas de *Digitaria horizontalis*

T (°C)	Parâmetros	Erro Padrão	t valor	Pr(> t )	
12,5	a	0,95	0,1119	8,525	3,04e-11 ***
	b	-5,52	0,8224	-6,714	1,84e-08 ***
	c	0,59	0,1128	5,22	3,62e-06 ***
17,7	a	1,62	0,04216	38,36	< 2e-16 ***
	b	-3,91	0,3394	-11,53	5,07e-15 ***
	c	0,73	0,06895	10,57	8,82e <sup>-14</sup> ***
22,5	a	2,17	0,06961	31,126	< 2e-16 ***
	b	-5,21	0,48214	-10,805	4,91e-10 ***
	c	1,51	0,1538	9,804	2,74e-09 ***
27,5	a	2,55	0,09659	26,362	3,15e-15 ***
	b	-4,67	0,53992	-8,649	1,24e-07 ***
	c	1,72	0,21785	7,911	4,25e-07 ***
32,5	a	4,29	0,1256	34,177	< 2e-16 ***
	b	-4,04	0,5724	-7,052	5,85e-07 ***
	c	1,80	0,2647	6,805	9,94e-07 ***
37,5	a	3,04	0,1146	26,485	< 2e-16 ***
	b	-4,06	0,7079	-5,731	1,09e-05 ***
	c	1,75	0,3174	5,515	1,80e-05 ***
42,5	a	2,54	0,1759	14,42	5,78e-11 ***
	b	-2,73	0,7378	-3,706	0,00176 **
	c	1,48	0,4263	3,476	0,00289 **

<sup>1</sup> Os asteriscos representam o nível de significância do teste t de Student, que são: 0,001 (\*\*\*), 0,01 (\*\*).

Na temperatura de 37,5 °C o tamanho final de folha primária foi de aproximadamente 3,0 cm de comprimento (Tabela 4) e o processo de alongamento teve duração de seis dias (Figura 4). A emissão da primeira folha ocorreu no primeiro dia de avaliação, apresentando o menor incremento diário de apenas 0,1 cm. Destaca-se que 98% alongamento da parte aérea foi registrado em cinco dias de avaliação. Todavia, o alongamento se concentrou entre o segundo e o quarto dia de avaliação, apresentando cerca de 90% do crescimento total da folha nesse período. Os maiores incrementos foram observados no segundo e terceiro dia de avaliação, os quais foram de aproximadamente 1,0 cm e representaram cerca de 70% do alongamento de parte aérea.

A temperatura de 42,5 °C apresentou o valor de extensão final da folha primária de aproximadamente 2,5 cm de comprimento (Tabela 4), com a duração do processo de alongamento de cinco dias (Figura 4). A emissão da primeira folha foi observada no primeiro dia de avaliação, sendo que mais da metade do alongamento de parte aérea ocorreu nos dois primeiros dias de avaliação. O padrão de alongamento mostrou que cerca de 95% do crescimento total da folha ocorreu até o quarto dia de avaliação. O maior incremento diário, de cerca de 1,0 cm, foi registrado no segundo dia de avaliação e corresponde sozinho a mais de 40% do alongamento total da folha primária. Percebe-se então que o processo de alongamento de parte aérea ocorreu normalmente na temperatura de 42,5 °C (44,3 °C/14 h e 40 °C/10 h), sendo que na temperatura de 47,5 °C (49,3 °C/14 h e 45 °C/10 h) nem mesmo a emissão da primeira folha foi observada. Essas evidências apontam que em temperaturas de 45 °C não há prejuízo ao processo de alongamento de parte aérea, mas temperaturas acima de 45 °C inibem a emissão e o alongamento da folha primária em *D. horizontalis*.

Analisando-se os resultados observa-se que o tamanho final da folha primária e o tempo do processo de alongamento variaram com a temperatura. Na verdade, o comprimento de folha foi inferior a 2,0 cm e o tempo de alongamento superior há 10 dias nas temperaturas de 12,5 e 17,5 °C. Percebe-se então que temperaturas abaixo de 20 °C limitam o crescimento da folha e a velocidade do processo de alongamento de parte aérea. De fato, em temperaturas acima de 20 °C o tempo de duração do processo de alongamento da parte aérea reduziu pela metade, variando entre seis e cinco dias na faixa de temperatura de 22,5 a 42,5 °C (Figura 4). A temperatura de 22,5 °C marcou o início da faixa de temperatura mais favoráveis ao alongamento de parte aérea em *D. horizontalis*. Essa divisão é muito clara, pois na faixa de temperatura de 22,5 a 42,5 °C as taxas de alongamento apresentaram valores acima de um e comprimentos da folha primária superiores a 4,0 cm (Tabela 4). Ou seja, o alongamento foi mais rápido e maior nessa faixa de temperatura, indicando que temperaturas acima de 20 °C favorecem o alongamento da parte aérea em *D. horizontalis*.

Além disso, o tamanho final da folha primária e o padrão dos incrementos diários no alongamento da folha nas temperaturas de 32,5 e 37,5 °C, indicam que a temperatura

ótima do processo de alongamento de parte aérea de *D. horizontalis* estaria na faixa de temperatura de 35 °C. Evidencia-se ainda que o efeito de temperaturas baixas parece ser mais prejudicial ao alongamento da parte aérea de *D. horizontalis* do que a de temperaturas altas. Isso porque na temperatura de 12,5 °C houve atraso na emissão da primeira folha, seguido de um processo de alongamento muito lento, o que não se repetiu em 42,5 °C. Na verdade, o alongamento de parte aérea ocorreu sem prejuízos em 42,5 °C, sugerindo que esse processo apresenta maior tolerância a temperaturas acima de 40 °C do que abaixo de 15 °C na espécie *D. horizontalis*.

O alongamento de parte aérea de *D. insularis* ocorreu na faixa de 12,5 a 42,5 °C (Figura 5), nas quais a variação do comprimento da folha primária foi de aproximadamente 0,6 a 3,0 cm (Tabela 5) e o tempo para a sua completa expansão foi de 3 a 14 dias. Na temperatura de 12,5 °C o processo de alongamento foi o mais longo, no qual a duração foi de 14 dias (Figura 5) e a extensão da folha primária de apenas 0,6 cm (Tabela 5). A emissão da primeira folha ocorreu somente no quarto dia, evidenciando atraso de três dias no início do processo de alongamento de parte aérea. Além disso, os incrementos diários foram muitos pequenos (nunca superiores a 0,1 cm), sendo que na maioria dos dias de avaliação não se observou incrementos no alongamento. O padrão de alongamento de parte aérea relevou que cerca de 80% do crescimento total da folha primária se concentrou entre o quarto e o décimo segundo dia de avaliação.

A temperatura de 17,5 °C apresentou tamanho de folha primária de aproximadamente 2,0 cm (Tabela 5) e a duração do processo de alongamento de parte aérea em nove dias (Figura 5). Nessa temperatura a emissão da primeira folha ocorreu no primeiro dia, sendo que alongamento de parte aérea foi inferior a 0,5 cm nos primeiros três dias de avaliação, ou seja, menos de 25% do crescimento total da folha. Destaca-se que aproximadamente 75% do crescimento total da folha ocorreu do quarto ao oitavo dia de avaliação, com os maiores incrementos registrados no quarto e sétimo dia de avaliação. O padrão de alongamento revelou incrementos diários abaixo de 0,5 cm, sendo que o processo de alongamento se concentrou na segunda metade do tempo de avaliação.

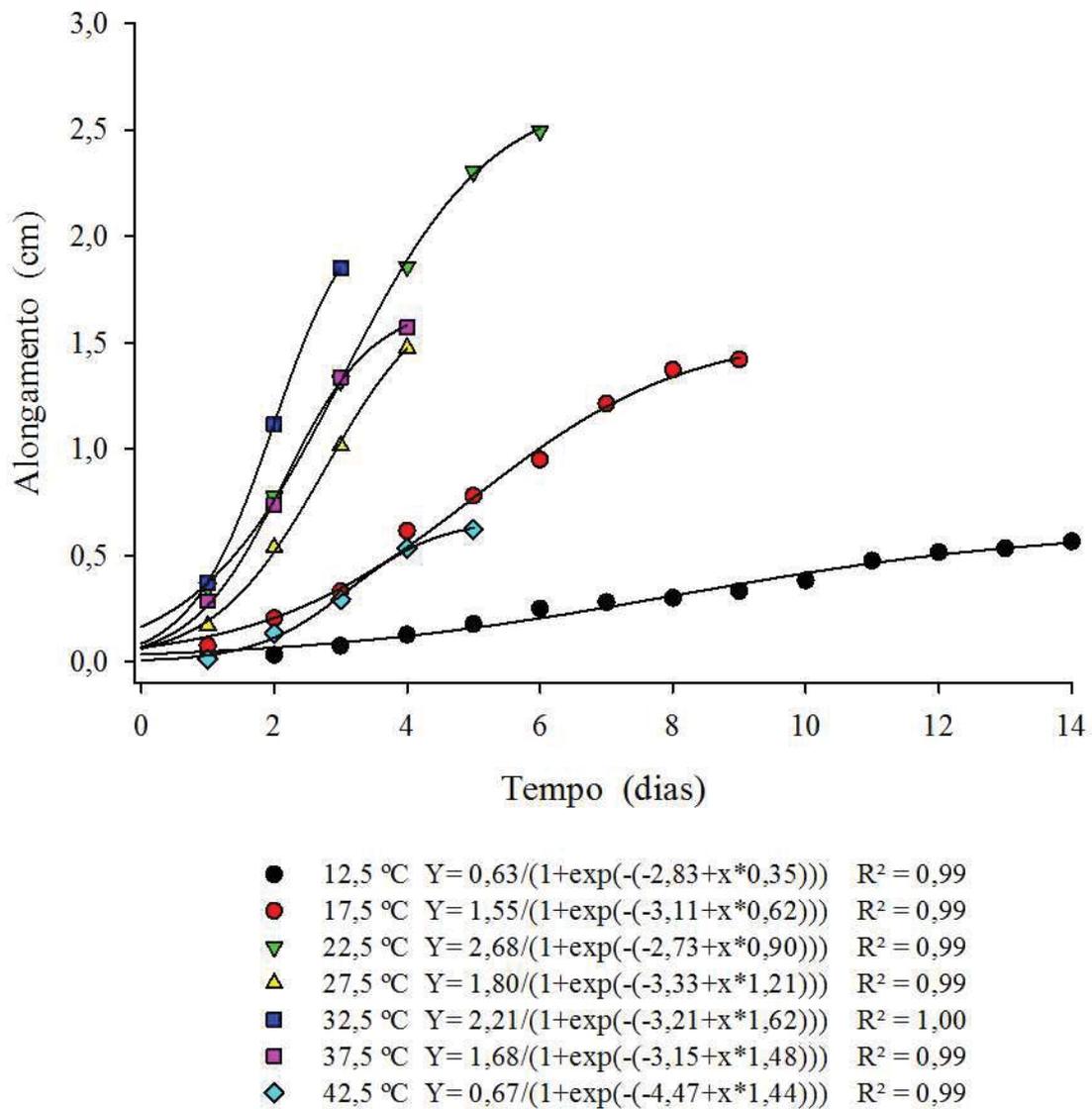


Figura 5 - Modelagem do alongamento de parte aérea de plântulas de *Digitaria insularis* no tempo, em diferentes temperaturas.

Na temperatura de 22,5 °C o tamanho de folha primária foi de aproximadamente 3,0 cm de comprimento (Tabela 5) com o processo de alongamento de parte aérea em 6 dias (Figura 5). A emissão da primeira folha ocorreu no primeiro dia de avaliação, apresentando mais da metade do comprimento total da folha em três dias. O alongamento se concentrou no segundo e quinto dia de avaliação, pois aproximadamente 80% o crescimento total da folha foi registrado nesse período. Os maiores incrementos diários

no terceiro e quarto dia de avaliação, representando mais de 40% do alongamento de parte aérea.

Tabela 5 - Análise estatística dos parâmetros da modelagem do alongamento de parte aérea em diferentes temperaturas de *Digitaria insularis*

T (°C)	Parâmetros	Erro Padrão	t valor	Pr(> t )	
12,5	a	0,63	0,09185	6,87	7,29e-09 ****
	b	-2,83	0,39685	-7,121	2,88e-09 ****
	c	0,35	0,08054	4,329	6,69e-05 ****
17,7	a	1,55	0,1897	8,155	2,05e-09 ****
	b	-3,11	0,5501	-5,649	2,71e-06 ****
	c	0,62	0,1535	4,067	0,000278 ****
22,5	a	2,68	0,06372	41,99	< 2e-16 ****
	b	-2,73	0,11119	-24,55	< 2e-16 ****
	c	0,90	0,04931	18,21	2,42e-14 ****
27,5	a	1,80	0,6597	2,731	0,01715 **
	b	-3,33	1,0259	-3,246	0,00637 ***
	c	1,21	0,6276	1,921	0,07695 *
32,5	a	2,21	0,2587	8,531	1,32e-05 ****
	b	-3,21	0,415	-7,745	2,86e-05 ****
	c	1,62	0,3262	4,965	0,000776 ****
37,5	a	1,68	0,2137	7,866	2,69e-06 ****
	b	-3,15	0,8172	-3,855	0,00199 ***
	c	1,48	0,482	3,064	0,00905 ***
42,5	a	0,67	0,04662	14,342	6,30e-11 ****
	b	-4,47	0,61407	-7,286	1,27e-06 ****
	c	1,44	0,23805	6,034	1,34e-05 ****

<sup>1</sup> Os asteriscos representam o nível de significância do teste t de Student, que são: 0,001 (\*\*\*\*), 0,01 (\*\*\*), 0,05 (\*\*) e 0,1 (\*).

A temperatura de 32,5 °C apresentou comprimento de folha primária de cerca de 2,0 cm de (Tabela 5) com duração do processo de alongamento de parte aérea de apenas três dias. A emissão da primeira folha foi no primeiro dia de avaliação, iniciando o processo de alongamento com aproximadamente 0,5 cm de comprimento. Os maiores incrementos foram registrados no segundo e terceiro dia de avaliação, representando 80% do crescimento total da folha. Destaca-se que o processo de alongamento de parte aérea foi otimizado em 32,5 °C, pois a expansão total da folha primária ocorreu em três dias, apresentando comprimento final de folha superior a 2,0 cm. Considerando-se essas

evidências parece que a temperatura ótima para o alongamento de parte aérea de *D. insularis* estaria na faixa de temperatura em torno de 30 °C.

Na temperatura de 37,5 °C o tamanho de folha primária foi de aproximadamente 2,0 cm (Tabela 5) e o processo de alongamento de parte aérea ocorreu em quatro dias (Figura 5). Não houve atraso no início do processo de alongamento de parte aérea, pois a emissão da primeira folha foi observada no primeiro dia de avaliação. O padrão de alongamento mostrou-se constante nos quatro dias de avaliação, evidenciando que os incrementos diários no comprimento da folha foram bem distribuídos ao longo do processo. Observou-se que 85% do crescimento total da folha primária ocorreu em três dias (Figura 5), justamente porque os maiores incrementos diários foram registrados no segundo e terceiro dia de avaliação, representando cerca de 60% do crescimento total da folha primária.

A temperatura de 42,5 °C a extensão da primeira folha foi de 0,7 cm (Tabela 5) e o processo de alongamento de parte aérea teve duração de cinco dias (Figura 5). A emissão da primeira folha ocorreu no segundo dia de avaliação, apresentando, além do atraso para iniciar o processo de alongamento de parte aérea, apenas 0,1 cm de comprimento. Contudo, apesar do atraso na emissão da folha, verificou-se que cerca de 50% do crescimento total da folha ocorreu em três dias. Todavia, os maiores incrementos no alongamento foram registrados no terceiro e no quarto dia de avaliação, correspondendo a mais de 60% do crescimento total da folha primária. Analisando-se o padrão de alongamento de parte aérea em 42,5 °C, percebe-se que os incrementos diários foram muito pequenos (entre 0,1 e 0,2 cm), justificando o comprimento de folha inferior a 1,0 cm observado nessa temperatura.

Em *D. insularis* o tamanho final da parte aérea foi acima de 1,5 cm na faixa de temperatura de 17,5 a 37,5 °C, apresentando comprimento superior a 2,5 cm em 22,5 °C. Com relação à velocidade do processo de alongamento de parte aérea, a expansão completa da folha primária ocorreu em menos de 5 dias na faixa de temperatura de 27,5 a 37,5 °C. Percebe-se com isso que o processo de alongamento é favorecido em temperaturas de 20 a 40 °C, sendo que em temperaturas acima de 15 °C não há restrição

ao alongamento da folha primária. Nessa espécie o comprimento da folha primária não alcançou 1,0 cm nas temperaturas de 12,5 e 42,5 °C, ou seja, ambos os limites inferior e superior de temperatura limitaram o alongamento de parte aérea nessa espécie. Essa constatação sugere que apesar de não ocorrer a inibição do processo de alongamento de parte aérea em 12,5 e 42,5 °C, temperaturas acima de 40 °C e abaixo de 15 °C restringem o alongamento da folha primária na espécie *D. insularis*.

O alongamento de parte aérea de *E. indica* ocorreu na faixa de 12,5 a 42,5 °C, nas quais o comprimento da folha primária foi de aproximadamente 0,5 a 2,0 cm (Tabela 6) e o tempo para expansão total da folha variou de quatro a 12 dias (Figura 6). A temperatura de 12,5 °C apresentou comprimento de folha primária de aproximadamente 0,5 cm (Tabela 6) e o processo de alongamento ocorreu em 12 dias (Figura 6). Não se verificou atraso na emissão da primeira folha, apresentando 0,1 cm de comprimento no primeiro dia de avaliação. Os incrementos diários foram muito baixos (entre 0,1 e 0,2 cm), os quais foram observados apenas no primeiro, segundo, quinto e décimo dia de avaliação. Assim, analisando o padrão de alongamento de parte aérea percebe-se que 60% do crescimento total da folha primária ocorreu em quatro dias. Portanto, apesar do processo de alongamento de parte aérea ter sido longo em 12,5 °C, a folha primária cresceu menos de 1,0 cm. Considerando-se que a emissão da primeira folha não foi observada na temperatura de 7,5 °C (9,3 °C /14 h e 5 °C /10 h) e o crescimento reduzido da folha primária em 12,5 °C (14,3 °C /14 h e 10 °C /10 h), percebe-se que temperaturas abaixo de 15 °C prejudicam o processo de alongamento da parte aérea em *E. indica*, enquanto temperaturas abaixo de 10 °C inibem esse processo.

Na temperatura de 17,5 °C o tamanho de folha primária de aproximadamente 1,2 cm de comprimento (Tabela 6) e o processo de alongamento de parte aérea ocorreu em sete dias (Figura 6). A emissão da primeira folha foi observada no primeiro dia de avaliação, apresentando 0,3 cm de comprimento. O padrão de alongamento foi concentrado nos primeiros quatro dias de avaliação, nos quais registrou-se cerca de 75% do crescimento total da parte aérea. Os maiores incrementos diários foram observados entre o primeiro e o segundo dia de avaliação, evidenciando que mais de 40% do crescimento total da folha primária ocorreu nos dois primeiros dias de avaliação.

Na temperatura de 22,5 °C o tamanho de folha primária foi de aproximadamente 1,4 cm de comprimento (Tabela 6) com duração do processo de alongamento de parte aérea de seis dias (Figura 6). Não ocorreu atraso na emissão da parte aérea, pois registrou-se 0,4 cm de comprimento de folha no primeiro dia de avaliação. Destaca-se que cerca de 90% do alongamento total da parte aérea se concentrou nos primeiros quatro dias de avaliação. Os maiores incrementos diários foram registrados entre o primeiro e o terceiro dia de avaliação, representando 75% do crescimento total da folha primária.

Na temperatura de 27,5 °C o processo de alongamento ocorreu em cinco dias (Figura 6) e a extensão da folha primária foi cerca de 1,2 cm de comprimento (Tabela 6). A emissão da primeira folha foi observada no primeiro dia de avaliação, apresentando aproximadamente 0,5 cm de comprimento. Destaca-se que aproximadamente 95% do crescimento total de folha primária foi registrado em quatro dias. Todavia, o processo de alongamento da parte aérea se concentrou nos três primeiros dias de avaliação, que apresentaram os maiores incrementos diários, correspondendo a 85% do crescimento total de folha primária.

Na temperatura de 32,5 °C o tamanho de folha primária foi de aproximadamente de 2,0 cm (Tabela 6) em seis dias (Figura 6). Todavia percebe-se que o processo de alongamento da parte aérea ocorreu, de fato, em quatro dias de avaliação, pois apenas 1% do crescimento total da folha primária foi registrado nos dois últimos dias de avaliação (Figura 6). A emissão da primeira folha foi observada no primeiro dia de avaliação, evidenciando que não houve atraso no início do processo de alongamento de parte aérea. O processo de alongamento de parte aérea se concentrou nos três primeiros dias de avaliação, representando cerca de 85% do crescimento total de folha primária. Os maiores incrementos diários no alongamento foram observados nos dois primeiros dias de avaliação, sendo superiores a 0,5 cm e correspondendo a mais 60% do crescimento total de folha primária.

Na temperatura de 37,5 °C o tamanho de folha primária foi de 2,3 cm (Tabela 6) e o processo de alongamento teve duração de quatro dias (Figura 6). Não ocorreu atraso na emissão da primeira folha, sendo que o processo de alongamento de parte aérea iniciou com cerca de 1,0 cm de comprimento. O padrão de alongamento de parte aérea revelou que cerca de 90% do alongamento se concentrou nos três primeiros dias de avaliação. Os maiores incrementos

diários no alongamento foram registrados no primeiro e no segundo dia de avaliação, demonstrando que mais de 70% do crescimento total da parte aérea ocorreu nos dois primeiros dias de avaliação. Considerando-se o tamanho final da folha primária e o padrão do processo de alongamento observado em 32,5 e 37,5 °C, sugere-se que a temperatura ótima do processo de alongamento de parte aérea de *E. indica*, estaria em torno de 35 °C.

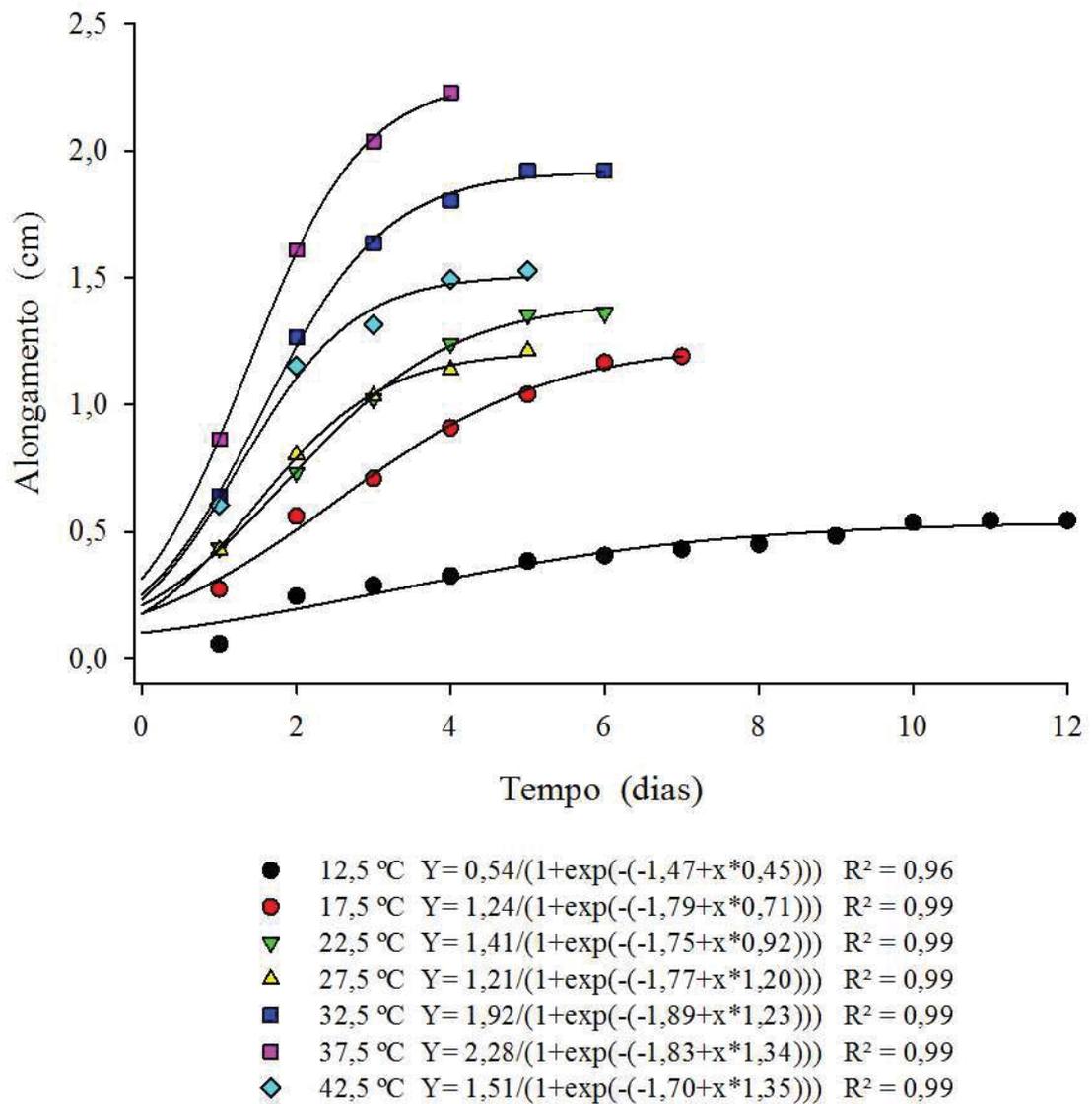


Tabela 6 - Modelagem do alongamento de parte aérea de plântulas de *Eleusine indica* no tempo, em diferentes temperaturas.

Tabela 7 - Análise estatística dos parâmetros da modelagem do alongamento de parte aérea em diferentes temperaturas de *Eleusine indica*

T (°C)	Parâmetros	Erro Padrão	t valor	Pr(> t )	
12,5	a	0,54	0,02391	22,513	< 2e-16 ***
	b	-1,47	0,23153	-6,349	9,46e-08 ***
	c	0,45	0,07638	5,932	3,94e-07 ***
17,7	a	1,24	0,0386	32,23	< 2e-16 ***
	b	-1,79	0,13354	-13,44	6,11e-13 ***
	c	0,71	0,06555	10,76	7,13e-11 ***
22,5	a	1,41	0,05495	25,686	< 2e-16 ***
	b	-1,75	0,23324	-7,487	2,34e-07 ***
	c	0,92	0,13446	6,815	9,71e-07 ***
27,5	a	1,21	0,06029	20,061	2,85e-13 ***
	b	-1,77	0,38524	-4,602	0,000254 ***
	c	1,20	0,26549	4,512	0,000308 ***
32,5	a	1,92	0,07226	26,607	< 2e-16 ***
	b	-1,89	0,39844	-4,742	0,00011 ***
	c	1,23	0,24866	4,962	6,56e-05 ***
37,5	a	2,28	0,1587	14,379	2,32e-09 ***
	b	-1,83	0,4511	-4,053	0,00137 **
	c	1,34	0,362	3,697	0,00269 **
42,5	a	1,51	0,05968	25,365	5,97e-15 ***
	b	-1,70	0,39111	-4,353	0,000432 ***
	c	1,35	0,28906	4,654	0,000228 ***

<sup>1</sup> Os asteriscos representam o nível de significância do teste t de Student, que são: 0,001 (\*\*\*) e 0,01 (\*\*).

Na temperatura de 42,5 °C a folha primária obteve aproximadamente de 1,5 cm de comprimento (Tabela 6) com duração do processo de alongamento de parte aérea de cinco dias (Figura 6). A emissão da primeira folha foi observada no primeiro dia de avaliação, no qual se registrou o maior incremento diário no alongamento da parte aérea. Observou-se que 98% do alongamento total da parte aérea ocorreu em quatro dias de avaliação. Contudo, o processo de alongamento se concentrou nos primeiros dois dias de avaliação, representando 75% do crescimento total da folha primária. O fato da emissão da primeira folha não ter sido observada em 47,5 °C (49,2 °C/14 h e 45 °C/10 h) e o alongamento da folha primária ter ocorrendo normalmente em 42,5 °C (44,2 °C/14 h e 40 °C/10 h), indicam que temperaturas até 45 °C não prejudicam o crescimento da folha primária, sendo que

temperaturas acima de 45 °C inibem o processo de alongamento de parte aérea na espécie *E. indica*.

Em *D. horizontalis* verificou-se que na faixa de temperatura mais baixa (12,5 a 22,5 °C) o tamanho da raiz primária foi superior ao da parte aérea em aproximadamente 2,0 cm (Figura 1 e 4). Percebe-se então que o alongamento da raiz primária apresenta maior tolerância a temperaturas baixas, uma vez que a raiz primária cresceu mais do que a parte aérea em temperaturas abaixo de 25 °C. Na faixa de temperatura mais alta (27,5 a 42,5 °C) o tamanho de raiz primária e parte aérea foi proporcional (Figura 1 e 4), apresentando o mesmo tamanho em 37,5 °C, sendo que em 27,5 e 42,5 °C a raiz primária foi 0,5 cm maior, enquanto em 32,5 °C a parte aérea foi 0,5 cm maior. Com isso, verifica-se que o processo de alongamento de parte aérea é favorecido em temperaturas acima de 20 °C, evidenciando que há uma redução no crescimento da folha primária em temperaturas baixas.

Por outro lado, a taxa de alongamento da raiz primária em *D. horizontalis* aumentou de 7,5 a 37,5 °C e diminuiu de 37,5 a 47,5 °C, sendo que a taxa de alongamento foi a mesma nas temperaturas de 27,5, 32,5 e 42,5 °C (Figura 7 - 1a). Enquanto a taxa de alongamento de parte aérea aumentou com o aumento da temperatura, sendo que a taxa de alongamento foi similar na faixa de temperatura de 27,5 e 42,5 °C (Figura 7 - 2a). Todavia, tanto na raiz primária como na parte aérea, as menores taxas de alongamento foram registradas nas temperaturas mais baixas (12,5 e 17,5 °C), com os maiores valores localizados na faixa de temperatura de 22,5 a 42,5 °C (Figura 7 - 1a e 2a). Ou seja, apesar da raiz primária apresentar um tamanho maior em temperaturas baixas de 12,5 e 17,5 °C, o processo de alongamento é muito lento. Esses resultados demonstram que em *D. horizontalis*, a temperatura afeta de formas diferentes o processo de alongamento de raiz primária e parte aérea em relação ao tamanho, mas apresenta o mesmo efeito sobre a velocidade de ambos os processos.

Na espécie *D. insularis* o tamanho de raiz primária e parte aérea foi relativamente semelhante na faixa de temperatura de 22,5 a 42,5 °C, pois as diferenças, quando ocorreram, foram inferiores a 1,0 cm (Figura 2 e 4). Nas temperaturas mais baixas de 12,5

e 17,5 °C a raiz primária foi cerca de 1,0 e 1,5 cm, respectivamente, maior do que a parte aérea (Tabela 2 e 4). Parece então que em temperaturas abaixo de 20 °C a raiz primária apresenta um crescimento superior ao da parte aérea. Além disso, destaca-se que nas temperaturas de 42,5 °C o alongamento de raiz primária e parte aérea foram restringidos (Figura 2 e 5), porém na temperatura de 12,5 °C somente o alongamento de parte aérea foi afetado negativamente (Figura 2 e 4). Portanto, nesse caso, temperaturas acima de 40 °C mostram-se mais prejudiciais ao alongamento da raiz primária dessa espécie do que temperaturas abaixo de 15 °C.

No processo de alongamento de raiz primária observa-se claramente o aumento da taxa na temperatura de 7,5 a 32,5 °C e sua redução de 32,5 a 47,5 °C (Figura 7 - 1b). Enquanto para a parte aérea a taxa de alongamento aumentou na temperatura de 7,5 a 32,5 °C, apresentando taxas similares na faixa de temperatura de 32,5 a 42,5 °C (Figura 7 - 2b). De forma geral, em ambos os processos as taxas de alongamento foram superiores a 1,0 cm por dia na faixa de temperatura de 27,5 a 42,5 °C (Tabela 2). De fato, os menores valores ( $c < 1$  cm/d) de taxa de alongamento de raiz primária e parte aérea foram registrados nas temperaturas de 12,5 e 17,5 °C (Figura 7 - 1b e 2b), evidenciando que temperaturas abaixo de 15 °C reduzem a velocidade do processo de alongamento de ambos os processos. Ressalta-se que o processo de alongamento de raiz primária é favorecido em temperaturas acima de 25 °C, sendo que ao contrário do que se verificou para o tamanho de raiz primária, a velocidade do alongamento é extremamente reduzida em temperaturas abaixo de 20 °C.

Verificou-se que na espécie *E. indica* o tamanho da raiz primária foi de 0,8 a 2,3 cm maior do que a parte aérea, com exceção da temperatura de 42,5 °C que apresentou os mesmos valores (Figura 3 e 6). Parece então que nessa espécie a raiz primária cresce mais do que a folha primária, ressaltando-se que os extremos de temperaturas 12,5 e 42,5 °C não restringiram o alongamento de raiz primária, mas o alongamento de parte aérea foi prejudicado na temperatura de 12,5 °C. Ou seja, temperaturas abaixo de 15 °C afetam de diferentes formas os processos de alongamento de raiz primária e parte aérea, enquanto o efeito de temperaturas de até 45 °C é similar.

De modo geral a taxa de alongamento da raiz primária de *E. indica* aumentou com o aumento da temperatura de 7,5 a 42,5 °C, na faixa de temperatura de 27,5 a 42,5 °C as taxas foram de 1,5 cm por dia, com exceção de 37,5 °C que apresentou taxa inferior a 1,5 cm por dia (Figura 7 - 2c). A taxa de alongamento da parte aérea também mostrou o aumento da taxa de 7,5 a 42,5 °C, sendo que as taxas foram muito similares na faixa de 27,5 a 42,5 °C (Figura 7 - 1c). A taxa de alongamento apresentou valores superiores a 1,0 cm por dia para raiz primária na faixa de temperatura de 22,5 a 42,5 °C e para parte aérea a faixa de temperatura foi um pouco mais estreita variando de 27,5 a 42,5 °C. Esse resultado corrobora com as evidências que apontam que temperaturas baixas limitam o processo de alongamento de parte aérea nessa espécie.

No contexto geral, o efeito da temperatura no tamanho da raiz primária e da parte aérea foi variável, afetando de diferentes formas cada processo e espécie estudados. No entanto, a taxa de alongamento de raiz primária e parte aérea aumentou do limite inferior à faixa de temperatura ótima e reduziu da temperatura ótima ao limite superior em ambas as espécies do gênero *Digitaria*, apresentando os menores valores nas temperaturas mais baixas (Figura 7 - 1a-b e 2a-b). Resultado semelhante foi encontrado na espécie *Haloxylon aphyllum* L., na qual a taxa de germinação aumentou entre a temperatura base e a ótima, apresentando redução entre a temperatura ótima e a máxima (TAGHVAEI; GHAEDI, 2010). Contudo, em *E. indica* não se verificou esse padrão, pois a taxa de alongamento de raiz primária e parte aérea aumentou juntamente com a temperatura, com os maiores valores nas temperaturas mais altas (Figura 7 - 1c e 2c). Ou seja, a temperatura afeta de diferentes formas a velocidade do processo de alongamento e o tamanho de raiz primária e parte aérea das espécies estudadas.

Na presente pesquisa, a temperatura de 12,5 °C apresentou os valores mais baixos ( $c < 1$  cm/d) para as taxas de alongamento de parte aérea e raiz primária nas três espécies avaliadas (Figura 7), sendo que o processo teve duração superior a 10 dias (Figuras 1-3 - a). Torssell et al. (2015) verificaram que em temperaturas baixas, o tempo para a emergência mostra-se mais longo (2-3 meses em 5 °C) em *Sonchus arvensis*, o qual torna-se menor em temperaturas altas (2-4 semanas em 10 °C), pois a taxa de alongamento de parte aérea é alta. Nessa espécie o limite de temperatura inferior no qual o processo de

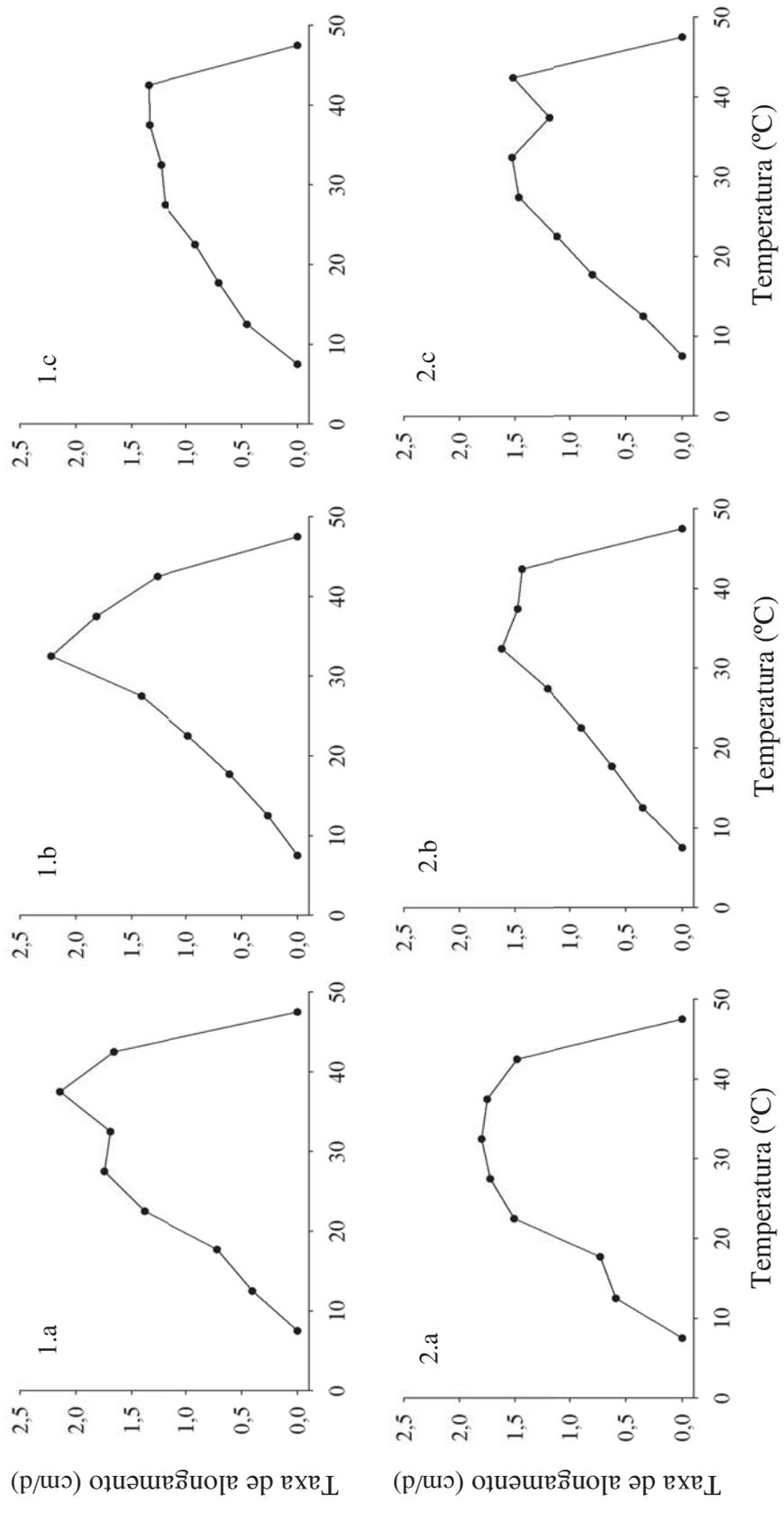


Figura 6 - Taxa de alongamento de raiz primária (1) e parte aérea (2) em diferentes temperaturas: a) *Digitaria horizontalis*, b) *Digitaria insularis*, c) *Eleusine indica*.

alongamento de parte aérea inicia é 2,0-2,5 °C. A taxa de alongamento de parte aérea em 18 °C variou de 0,7 e 1,2 cm por dia para as espécies *Sonchus arvensis* (TORSSELL et al., 2015) e *Cirsium arvense* (SCIEGIENKA; KEREN; MENALLED, 2011).

As espécies *D. insularis* e *E. indica*, respectivamente, no alongamento de raiz primária (Figuras 2 e 3) e parte aérea (Figuras 5 e 6), apresentaram comportamento variável com grandes oscilações nos valores ao longo dos dias de avaliação. A espécie *D. horizontalis*, por sua vez, apresentou comportamento mais estável, com valores maiores e crescentes ao longo dos dias (Figura 1 e 4). Parece que na faixa de temperaturas ótimas o padrão de alongamento é mais constante nas três espécies avaliadas, com os maiores incrementos nos primeiros dias (Figuras 1-6). Nesse caso, o padrão de alongamento de raiz primária e parte aérea mostrou que os incrementos ocorrem de maneira contínua, crescendo ao longo dos dias até estabilizar. Nas temperaturas fora da faixa ótima, especialmente em temperaturas baixas, há maior variação nos incrementos ao longo dos dias, com dias em que nenhum crescimento é registrado, ou seja, o alongamento de raiz primária e parte aérea das plântulas não é constante no tempo.

Destaca-se que na presente pesquisa ajustou-se um modelo logístico de três parâmetros aos dados de alongamento de raiz primária e parte aérea nas temperaturas de 12,5 a 42,5 °C para as espécies *D. horizontalis*, *D. insularis* e *E. indica* (Figuras 1-6). De acordo com o modelo, a temperatura afetou de forma específica o processo de alongamento de raiz primária e parte aérea das espécies, demonstrando efeitos diferentes na velocidade e na extensão do alongamento em cada processo e espécie estudados (Tabelas 1-6). Por outro lado, Torssell et al. (2015) avaliaram o tempo de emergência de raiz primária e parte aérea da planta daninha perene *Sonchus arvensis* como uma função do peso de raiz primária e temperatura do solo. Os autores expressaram o comprimento de parte aérea para um dado dia como uma função linear do número de dias após a semeadura, e a taxa de alongamento como uma função linear da temperatura. Medany et al. (2007) verificaram que a temperatura na zona de raiz tem efeito direto na germinação e no crescimento de plântulas das culturas de algodão, arroz, milho e trigo. Cada cultura tem uma resposta específica a variação de temperatura na zona de raízes, enquanto pequenas diferenças podem ocorrer entre cultivares da mesma cultura.

A análise do efeito da temperatura na germinação e no crescimento de plântulas das culturas de algodão, arroz, milho e trigo, realizada por Medany et al. (2007), mostrou que as plântulas de arroz mostraram maior tolerância a temperaturas altas acima de 35°C se comparadas as outras culturas. Nesse caso, a faixa de temperatura para maioria dos parâmetros de crescimento foi de 30 a 35 °C e faixa de temperatura ótima ampla de 25 a 35 °C. O milho apresentou a faixa de temperatura ótima de 25 a 30 °C, na qual as plântulas apresentaram grande redução nos valores dos parâmetros estudados em temperaturas acima de 35 °C. O algodão demonstrou resposta extremamente negativa nos parâmetros de crescimento em temperaturas acima de 30 °C, com a faixa de temperatura ótima entre 25 e 30 °C. As plântulas de trigo foram as mais sensíveis, apresentando a maior redução nos parâmetros de crescimento em temperaturas acima de 25 °C e faixa de temperatura ótima de 20 a 25 °C (MEDANY et al., 2007).

Considerando-se o alongamento da plântula como um todo (alongamento de raiz primária e parte aérea), as temperaturas de 47,5 e 7,5 °C, que caracterizam, respectivamente, os limites superior e inferior da faixa de temperatura avaliadas, foram letais para as plântulas das três espécies avaliadas, nas quais nenhuma plântula foi classificada como normal (Tabelas 7-9). Em ambas as temperaturas os processos de alongamento de raiz primária e parte aérea foram inibidos em todas espécies, constatando-se que em grande parte das plântulas as pontas das raízes primárias necrosaram e a parte aérea não foi observada, ou seja, o alongamento não foi suficiente para romper as camadas que envolvem a semente. Em relação às plântulas anormais, observou-se anormalidade nas nove temperaturas avaliadas na espécie *D. horizontalis* (Tabela 7). Destaca-se que o percentual máximo de plântulas anormais em *D. insularis* não ultrapassou 25% (Tabela 8). Considerando-se todas as temperaturas, a espécie *E. indica* apresentou o menor percentual de anormalidade entre as espécies estudadas (Tabela 9). Na espécie arbórea da Amazônia brasileira, *Parkia pendula* (Willd.) Benth. ex Walp., as temperaturas de 15, 20 e 40 °C apresentaram 100% de plântulas anormais, enquanto nas temperaturas de 25, 30, 35 °C foi de 1 a 4% (ROSSETO et al., 2009).

Segundo Nakagawa (1999, p. 2) os valores numéricos do comprimento médio das plântulas normais ou de partes das plântulas (raiz primária e/ou parte aérea) auxiliam na

diferenciação das plântulas e na determinação do seu vigor. Para esse autor, pode-se classificar as plântulas com os maiores valores médios de comprimento como as plântulas mais vigorosas. Mattioni et al. (2012) verificou que lotes de sementes de algodão com

Tabela 8 - Plântulas anormais (PA), desenvolvimento total da plântula (DTP) e tempo de alongamento total (TAT) de *Digitaria horizontalis*

Temperatura (°C)	PA (%)	DTP (cm)	TAT (dias)
47,5	100 a <sup>1</sup>	–	11 d
42,5	15 b	5,7 c	5 a
37,5	38 b	7,8 ab	6 b
32,5	23 b	9,0 a	6 b
27,5	33 b	6,7 bc	5 a
22,5	28 b	6,8 bc	6 b
17,5	38 b	6,0 c	12 e
12,5	33 b	3,9 d	13 f
7,5	100 a	–	9 c
CV%	21,6	8,6	4,8

<sup>1</sup> As médias seguidas de mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo Teste de Tukey ao nível de 5% de probabilidade ( $p > 0,05$ ).

vigor diferente (menor, intermediário e maior) não apresentaram diferença no comprimento de parte aérea, enquanto o lote de sementes de menor vigor apresentou crescimento de raiz primária inferior aos lotes de vigor intermediário e maior. Nesse sentido, o comprimento da raiz primária das plântulas mostrou-se mais sensível para diferenciar o vigor entre lotes de sementes de *Erythrina velutina* Willd (GUEDES et al., 2009) e de soja (*Glycine max*) (VANZOLINI et al., 2007). Nesses trabalhos foi verificado que a eficácia na distinção de lotes de sementes com alta qualidade e pequenas diferenças de vigor por meio do comprimento de plântulas, ou de suas partes, é maior com a utilização do número total de sementes.

Na espécie *D. horizontalis*, a temperatura de 32,5 °C obteve o maior comprimento de plântula, porém não há evidências que seja diferente de 37,5 °C, sendo que o processo foi um dia mais rápido nas temperaturas de 27,5 e 42,5 °C (Tabela 7). Todavia, na faixa de temperatura de 42,5 a 22,5 °C o desenvolvimento total das plântulas (DTP) mostraram-

se similares e com os menores tempos de desenvolvimento, indicando a existência de uma extensa faixa de temperatura favorável ao alongamento dessa espécie. Essa mesma similaridade foi verificada na taxa de alongamento da raiz primária das temperaturas de 42,5 a 22,5 °C (Figura 7 - 1a e 1c), nas quais a diferença foi muito pequena entre as taxas de alongamento de parte aérea, o que explica esse comportamento observado. Justamente por apresentarem os maiores valores de DTP, 32,5 e 37,5 °C (Tabela 7) representam a faixa de temperatura ótima para o alongamento das plântulas de *D. horizontalis*.

Destaca-se que apesar da temperatura de 17,5 e 42,5 °C não se diferenciarem quanto ao DTP, o processo de alongamento da plântula foi mais rápido em 42,5 °C (Tabela 7). Ao se verificar que em 17,5 °C a taxa de alongamento de raiz primária e parte aérea em *D. horizontalis* foram muito baixas ( $c > 1,0$  cm/d) (Figura 7 - 1a e 2a), entende-se porque o desenvolvimento da plântula demandou mais do que o dobro do tempo requerido em 42,5 °C. Percebe-se ainda que na temperatura 12,5 °C o atraso no desenvolvimento da plântula e o menor valor de DTP foram consequência da taxa de alongamento de raiz primária e parte aérea de, respectivamente, apenas 0,6 e 0,4 cm por dia (Tabelas 1 e 4). Comparando-se o limite de temperatura inferior (12,5 °C) ao superior (42,5 °C), verifica-se que 42,5 °C mostrou-se uma temperatura favorável enquanto 12,5 °C restringiu o processo de alongamento da plântula. Parece então que *D. horizontalis* apresenta um comportamento bem constante na faixa de temperatura acima de 17,5 °C, sendo que temperaturas abaixo de 12,5 °C são extremamente prejudiciais a emergência das plântulas dessa espécie.

Em *D. insularis* as temperaturas de 17,5, 22,5 e 32,5 °C obtiveram o maior desenvolvimento total da plântula, ou seja, maior alongamento de parte aérea e raiz primária (Tabela 8). Contudo, a duração do processo de alongamento da plântula foi menor na temperatura de 32,5 °C, na qual o processo ocorreu na metade do tempo de 22,5 °C e foi três vezes mais rápido do que em 17,5 °C. As temperaturas de 27,5 e 37,5 °C apresentaram DTP inferior aos das temperaturas de 17,5 e 22,5 °C, mas o processo foi mais rápido nessas temperaturas (Tabela 8). Assim percebe-se que a faixa de temperatura de 17,5 a 37,5 °C mostrou-se favorável ao desenvolvimento das plântulas dado que apresentou os maiores valores. No entanto, dado que o tempo para o desenvolvimento

total da plântula, que caracteriza a expansão da folha primária e marca o final da emergência, foi menor e o tamanho final da plântula foi maior de 37,5 a 27,5 °C, essas temperaturas podem ser consideradas como a faixa ótima para o alongamento de parte aérea e raiz primária em *D. insularis*. Destacando-se que a temperatura ótima para essa espécie estaria em torno de 32,5 °C, na qual o desenvolvimento final da plântula foi o mais rápido e as plântulas obtiveram maior porte, que é compatível com os valores elevados da taxa de alongamento de raiz primária e parte aérea (Figura 7 - 1b e 2b).

Tabela 9 - Plântulas anormais (PA), desenvolvimento total da plântula (DTP) e tempo de alongamento total (TAT) de *Digitaria insularis*

Temperatura (°C)	PA (%)	DTP (cm)	TAT (dias)
47,5	100 a <sup>1</sup>	–	10 f
42,5	13 b	1,5 c	5 c
37,5	20 b	3,8 b	4 b
32,5	18 b	5,0 a	3 a
27,5	25 b	3,9 b	4 b
22,5	0 b	6,0 a	6 d
17,5	23 b	4,9 a	9 e
12,5	18 b	2,2 c	14 g
7,5	100 a	–	9 e
CV%	32,1	11,4	5,4

<sup>1</sup> As médias seguidas de mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo Teste de Tukey ao nível de 5% de probabilidade ( $p > 0,05$ ).

Além disso, percebe-se que os menores valores de alongamentos de plântula foram obtidos nas temperaturas de 12,5 e 42,5 °C (Tabela 8), que caracterizam o limite inferior e superior de temperatura desse processo em *D. insularis*. Percebe-se que no limite inferior (12,5 °C) o alongamento foi prejudicado pela temperatura baixa, pois apresentou o maior tempo para o desenvolvimento final das plântulas. Enquanto no limite superior (42,5 °C) o tempo de desenvolvimento foi cerca de três vezes mais rápido do que no limite inferior, mas o tamanho da plântula foi prejudicado justamente pela velocidade do processo devido a temperatura mais elevada. Portanto, essa diferença na velocidade do desenvolvimento da plântula entre as temperaturas de 12,5 e 42,5 °C se deve a taxa de

alongamento de raiz primária e parte aérea que foi cerca de quatro vezes maior em 42,5 °C (Figura 7 - 1b e 2b).

Tabela 10 - Percentual de plântulas anormais (PA), desenvolvimento total da plântula (DTP) e tempo de alongamento total (TAT) de *Eleusine indica*

Temperatura (°C)	PA (%)	DTP (cm)	TAT (dias)
47,5	100 a <sup>1</sup>	–	12 f
42,5	18 bc	3,0 bc	5 b
37,5	5 c	5,7 a	4 a
32,5	3 c	5,3 a	6 c
27,5	0 c	3,3 bc	5 b
22,5	3 c	4,4 ab	6 c
17,5	5 c	4,4 ab	7 d
12,5	43 b	2,3 c	12 f
7,5	100 a	–	9 e
CV%	36,2	15,55	3,7

<sup>1</sup> As médias seguidas de mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo Teste de Tukey ao nível de 5% de probabilidade ( $p > 0,05$ ).

As temperaturas que apresentaram o maior desenvolvimento de plântula na espécie *E. indica* foram 32,5 e 37,5 °C, sendo que não se diferenciaram de 22,5 e 17,5 °C (Tabela 9). Observou-se que o desenvolvimento total da plântula foi semelhante de 42,5 a 17,5 °C, caracterizando assim a faixa de temperatura favorável ao alongamento da plântula nessa espécie. No entanto, o desenvolvimento das plântulas foi mais rápido na temperatura de 37,5 °C, evidenciando que a temperatura ótima estaria na faixa de 35 °C. Destaca-se ainda que o comportamento do alongamento de raiz primária e parte aérea mostrou-se muito similar em 32,5 e 37,5 °C (Figuras 3 e 6), indicando que a faixa de temperatura ótima para o alongamento de *E. indica* seria de 30 a 35 °C.

Percebe-se que as temperaturas de 27,5 e 42,5 °C tiveram o mesmo tempo de desenvolvimento e tamanho de plântula, porém nenhuma plântula anormal foi registrada em 27,5 °C. Destaca-se que a faixa ótima para o alongamento de *E. indica* estar em temperaturas acima de 30 °C (32,5 e 37,5 °C) explicaria o fato de que no limite inferior de temperatura (12,5 °C) seja necessário mais do que o dobro do tempo de

desenvolvimento demonstrado pelo limite superior (42,5 °C) para um tamanho similar de plântula (Tabela 9). O tempo superior para o desenvolvimento da plântula em 12,5 °C se deve aos valores extremamente baixos de taxa de alongamento (Figura 7 - 1c e 2c), mostrando que apesar de temperaturas amenas não inibirem o alongamento de parte aérea e raiz primária, o processo é muito lento. Isso porque, em 42,5 °C o desenvolvimento foi muito mais rápido, logo, percebe-se que as temperaturas abaixo de 15 °C são prejudiciais ao processo de alongamento das plântulas de *E. indica*, as quais podem atrasar e até mesmo inviabilizar a emergência das plântulas dessa espécie no campo.

#### 4.5 Conclusões

O processo de alongamento de raiz primária e parte aérea ocorre na faixa de temperatura de 12,5 a 42,5 °C nas três espécies avaliadas. Porém a temperatura afeta de diferentes formas a velocidade do processo de alongamento e o tamanho de raiz primária e parte aérea das espécies estudada. O tamanho da raiz primária e da parte aérea varia com o processo, a temperatura e a espécie estudados, da seguinte forma:

- em *D. horizontalis* a raiz primária cresce mais do que a parte aérea em temperaturas abaixo de 20 °C, portanto temperaturas baixas não prejudicam o alongamento de raiz primária. A faixa de temperatura de 20 a 45 °C é favorável ao processo de alongamento de raiz primária e parte aérea, com temperatura ótima na faixa de 35 °C.
- em *D. insularis* o processo de alongamento de raiz primária e parte aérea é favorecido entre temperaturas de 20 a 40 °C, com temperatura ótima em torno de 30 °C; temperaturas acima de 40 °C prejudicam ambos os processos, porém o alongamento de parte aérea se mostra mais sensível a temperaturas abaixo de 15 °C.
- em *E. indica* o processo de alongamento de raiz primária é favorecido entre as temperaturas de 15 e 40 °C e o de parte aérea entre 20 e 45 °C, sendo que na faixa de temperatura de 10 a 40 °C a raiz primária cresce mais do que a parte aérea.

alongamento de parte aérea é prejudicado em temperaturas baixas (abaixo de 15 °C), mas não em temperaturas altas (45 °C). A temperatura ótima do processo de alongamento de raiz primária está em torno de 30 °C e da parte aérea na faixa de 35 °C, ou seja, a temperatura ótima para o alongamento de parte aérea é maior do que de raiz primária.

A taxa de alongamento de raiz primária e parte aérea apresenta um padrão de comportamento similar nas espécies do gênero *Digitaria*, com aumento da taxa do limite inferior de temperatura ( $T_i$ ) à temperatura ótima, seguido de redução da taxa da temperatura ótima ao limite de temperatura superior ( $T_s$ ). Enquanto na espécie *E. indica* o padrão da taxa de alongamento é crescente, pois a taxa aumenta juntamente com a temperatura (de  $T_i$  a  $T_s$ ).

## 5 CONCLUSÃO GERAL

A partir da modelagem da taxa de germinação de sementes, verificou-se que a espécie *E. indica* tem a faixa de temperatura para a germinação mais ampla, seguida de *D. horizontalis*, sendo que *D. insularis* tem a faixa de temperatura mais estreita e específica das espécies avaliadas. A taxa de germinação não é afetada negativamente até o potencial hídrico -0,2 MPa, sendo inibida em -0,8 MPa em todas as espécies dentro da faixa de temperaturas em que ocorre germinação em cada espécie. O comportamento da germinação varia com a espécie e com a combinação de potencial hídrico e temperatura. Verificou-se que não é possível separar o efeito da temperatura do efeito da água na germinação das espécies avaliadas, pois existe interação entre esses dois fatores e a germinação das sementes resulta do efeito combinado entre a quantidade de água disponível e a temperatura. O padrão de germinação (*baseline*) não é constante no tempo e varia com a espécie e a combinação de água e temperatura. Da mesma forma que a taxa de germinação depende da combinação de temperatura e potencial hídrico nas três espécies. Evidencia-se que a utilização do modelo de Cox possibilita se mudar a forma de analisar a relação de água e temperatura na germinação de plantas daninhas, permitindo uma melhor compreensão do comportamento da germinação de sementes das espécies de plantas daninhas avaliadas.

A modelagem do efeito da temperatura nos processos de alongamento de raiz primária e parte aérea de plântulas demonstrou que ambos os processos ocorrem na faixa de temperatura de 10 a 45 °C nas três espécies avaliadas. No entanto, a temperatura afeta de forma específica o processo de alongamento de raiz primária e parte aérea das espécies, apresentando efeitos diferentes na velocidade e na extensão do alongamento em cada processo e espécie estudados. O tamanho da raiz primária e da parte aérea varia com o processo, a temperatura e a espécie estudados, da seguinte forma: Na espécie *D. horizontalis* a raiz primária cresce mais do que a parte aérea em temperaturas abaixo de 20 °C, de 20 a 45 °C ambos os processos são favorecidos e a temperatura ótima está em torno de 35 °C. *D. insularis* temperaturas de 20 a 40 °C favorecem o processo de alongamento de raiz primária e parte aérea, com a temperatura ótima na faixa de 30 °C. Nessa espécie as temperaturas abaixo de 15 °C prejudicam o alongamento de parte aérea

e as acima de 40 °C ambos os processos de alongamento de raiz primária e de parte aérea. Para a espécie *E. indica* temperaturas entre 15 e 40 °C favorecem o alongamento de raiz primária e de 20 e 45 °C o de parte aérea. A raiz primária cresce mais do que a parte aérea em temperaturas de 10 a 40 °C, porque o processo de alongamento de parte aérea é prejudicado a partir de 15 °C. A temperatura ótima do alongamento de parte aérea (em torno de 35 °C) é maior do que de raiz primária (faixa de 30 °C). Nas espécies *D. horizontalis* e *D. insularis* a taxa de alongamento de raiz primária e parte aérea aumenta com a temperatura até a temperatura ótima a partir da qual reduz, enquanto na espécie *E. indica* a taxa aumenta com o aumento da temperatura.

Na presente pesquisa, o desenvolvimento de uma nova proposta de modelagem da germinação proporcionou uma forma diferente de analisar os dados, possibilitando assim a compreensão da biologia da germinação das espécies de plantas daninhas estudadas. Mostrou-se que ao se estabelecer o comportamento geral da germinação das espécies é possível derivar estratégias de manejo. As informações obtidas pela modelagem estatística dos dados de germinação e alongamento de raiz primária e parte aérea não são prontamente aplicáveis. A compreensão do processo com um todo é imprescindível para transformar essas informações em conhecimento aplicado e gerar ferramentas de manejo que possam auxiliar no controle de plantas daninhas de difícil controle como *D. insularis* e *E. indica*, evitando que plantas com *D. horizontalis* se tornem um problema.

## REFERÊNCIAS

ABIT, J. M.; AL-KHATIB, K.; REGEHR, D. L.; TUINSTRA, M. R.; CLAASSEN, M. M.; GEIER, P. W.; STAHLMAN, P. W.; GORDON, B. W.; CURRIE, R. S. Differential response of grain sorghum hybrids to foliar-applied mesotrione. **Weed Technology**, v. 23, n. 1, p. 28-33, 2009.

AIRES, S. S. **Potencial alelopático de espécies nativas do cerrado na germinação e desenvolvimento inicial de invasoras**. 2007. 61 f. Dissertação (Mestrado em Botânica) – Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, Brasília, 2007.

AKESON, W. R.; HENSON, M. A.; FREYTAG, A. H.; WESTFALL, D. G. Sugar beet fruit germination and emergence under moisture and temperature stress. **Crop Science**, v. 20, n. 6, p. 735-739, 1980.

AL-KARAKI, G. N.; AL-AJMI, A.; OTHMAN, Y. Seed germination and early root growth of three barley cultivars as affected by temperature and water stress. **American-Eurasian Journal of Agricultural & Environmental Sciences**, v. 2, n. 2, p. 112-117, 2007.

ALLEN, P. When and how many? Hydrothermal models and the prediction of seed germination. **New Phytologist**, v. 158, n. 1, p. 1-3, 2003.

ALVARADO, V.; BRADFORD, K. J. A hydrothermal time model explains the cardinal temperatures for seed germination. **Plant, Cell & Environment**, v. 25, n. 8, p. 1061-1069, 2002.

AMADO, T. J. C.; MATOS, A. T.; TORRES, L. Flutuação de temperatura e umidade do solo sob preparo convencional e em faixas na cultura da cebola. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 24, n. 4, p. 625-631, 1990.

ASHRAF, C. M.; ABU-SHAKRA, S. Wheat seed germination under low temperature and moisture stress. **Agronomy Journal**, v. 70, n. 1, p. 135-139, 1978.

AWAN, T. H.; CHAUHAN, B. S.; CRUZ, P. C. S. Influence of environmental factors on the germination of *Urena lobata* L. and its response to herbicides. **Plos One**, v. 9, n. 3, p. 1-9, 2014.

BARBOSA, J. M.; SILVA, T. S.; ANDREANI, R. J.; PITELLI, R. A.; BARBOSA, L. M. Germinação e emergência de plântulas para três espécies de gramíneas invasoras de cultura do gênero *Digitaria* Heister ex Haller. **Acta Botanica Brasilica**, v. 3, n. 2, p. 293-305, 1989.

BARTON, L. V. Encyclopedia of plant physiology. In: LANG, A. (Ed.). **Seed dormancy**: general survey of dormancy types in seeds. v. 15. Berlin: Springer-Verlag, 1965. p. 699-720.

BARROSO, A. L. L.; DAN, H. A.; PROCÓPIO, S. O.; TOLEDO, R. E. B.; SANDANIEL, C. R.; BRAZ, G. B. P.; CRUVINEL, K. L. Eficácia de herbicidas inibidores da ACCase no controle de gramíneas em lavouras de soja. **Planta Daninha**, v. 28, n. 1, p. 149-157, 2010.

BASKIN, C. C.; BASKIN, J. M. **Seed dormancy and germination**: ecology, biogeography and evolution. 2. ed. San Diego-USA: Academic Press, 2014. 1586 p.

BASKIN, C. C.; THOMPSON, K.; BASKIN, J. M. Mistakes in germination ecology and how to avoid them. **Seed Science Research**, v. 16, n. 3, p. 165-168, 2006.

BATLLA, D.; BENECH-ARNOLD, R. L. Predicting changes in dormancy level in natural seed soil banks. **Plant Molecular Biology**, v. 73, n. 3, p. 3-13, 2010.

\_\_\_\_\_. A framework for the interpretation of temperature effects on dormancy and germination in seed populations showing dormancy. **Seed Science Research**, v. 25, n. 2, p. 147-158, 2015.

BATLLA, D.; GRUNDY, A.; DENT, K.; CLAY, H.; FINCH-SAVAGE, W. A quantitative analysis of temperature-dependent dormancy changes in *Polygonum aviculare* seeds. **Weed Research**, v. 49, n. 4, p. 428-438, 2009.

BELLO, P.; BRADFORD, K. J. Single-seed oxygen consumption measurements and population-based threshold models link respiration and germination rates under diverse conditions. **Seed Science Research**, v. 26, n. 3, p. 199-221, 2016.

BENECH-ARNOLD, R. L.; SANCHEZ, R. A.; FORCELLA, F.; KRUK, B. C.; GHERSA, C. M. Environmental control of dormancy in weed seed banks in soil. **Field Crops Research**, v. 67, n. 2, p. 105-122, 2000.

BENJAMINI, Y.; HOCHBERG, Y. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. **Journal of the Royal Statistical Society**, v. 57, n. 1, p. 289-300, 1995.

BEWLEY, J. Seed germination and dormancy. **The Plant Cell**, v. 9, n. 7, p. 1055-1066, 1997.

BEWLEY J. D.; BLACK, M. **Physiology and biochemistry seeds in relation to germination**. Volume 2: viability, dormancy and environmental control. 1. ed. New York: Springer, 1982. 375 p.

BEWLEY, J. D.; BRADFORD, K.; HILHORST, H.; NONOGAKI, H. **Seeds: physiology of development, germination and dormancy**. 3. ed. New York: Springer-Verlag, 2013. 392 p.

BIANCO, S.; CARVALHO, L. B.; BIANCO, M. S. Acúmulo de massa seca e macronutrientes por plantas de *Digitaria insularis* (L.) Fedde. In: Anais do XXVIII Congresso Brasileiro da Ciência das Plantas Daninhas, Campo Grande, 2012. **Anais... Campo Grande: SBCPD**, 2012.

BLACK, M. Liberating the radicle: a case for softening up. **Seed Science Research**, v. 6, n. 2, p. 39-42, 1996.

BOUWMEESTER, H. J.; KARSSSEN, C. M. The dual role of temperature in the regulation of the seasonal changes in dormancy and germination of seeds of *Polygonum persicaria* L. **Oecologia**, v. 90, n. 1, p. 88-94, 1992.

BRADFORD, K. J. A water relations analysis of seed germination rates. **Plant Physiology**, v. 94, n. 2, p. 840-849, 1990.

\_\_\_\_\_. Applications of hydrothermal time to quantifying and modeling seed germination and dormancy. **Weed Science**, v. 50, n. 2, p. 248-260, 2002.

BRADFORD, K. J.; SOMASCO, O. A. Water relations of lettuce seed thermoinhibition: I. priming and endosperm effects on base water potential. **Seed Science Research**, v. 4, n. 1, p. 1-10, 1994.

BRAGAGNOLO, N.; MIELNICZUK, J. Cobertura do solo por palha de trigo e seu relacionamento com a temperatura e umidade do solo. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 14, n. 3, p. 369-374, 1990.

BRANCALION, P. H. S.; MARCOS FILHO, J. Distribuição da germinação no tempo: causas e importância para a sobrevivência das plantas em ambientes naturais. **Informativo Abrates**, v. 18, n. 1, 2, 3, p. 11-17, 2008.

BRANDTS, J. F. Thermobiology. In: ROSE, A. H. (Ed.). **Heat effects on proteins and enzymes**. New York-London: Academic Press, 1967. p. 25-72.

BRASIL. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento (Mapa). Secretaria de Defesa Agropecuária. **Regras para análise de sementes**. 1. ed. Brasília: Mapa/ACS, 2009. 399 p.

BRITO, S. F. de; BEZERRA, A. M. E.; PEREIRA, D. de S. Efeito da temperatura e do KNO<sub>3</sub> na germinação de *Acnistus arborescens* (Solanaceae). **Floresta e Ambiente**, v. 23, n. 3, p. 406-412, 2016.

BUNTING, A. H. The biology of weeds. In: HARPER, J. L. (Ed.). **Some reflections on the ecology of weeds**. Oxford-England: Blackwell Sci. Pub., 1960. p. 11-26.

CALADO, J. M. G; BASCH, G; CARVALHO, M. Weed emergence as influenced by soil moisture and air temperature. **Journal of Pest Science**, v. 82, n. 1, p. 81-88, 2009.

CARBERRY, P. S.; CAMPBELL, L. C. Temperature parameters useful for modeling the germination and emergence of pearl millet. **Crop Science**, v. 29, n. 1, p. 220-223, 1989.

CARDOSO, V. J. M. Uma análise termobiológica da germinação. **Naturalia**, v. 32, p. 35-52, 2009.

CARVALHO, L. B.; ALVES, P. L. C. A.; GONZÁLEZ-TORRALVA, F.; CRUZ-HIPOLITO, H. E.; ROJANO-DELGADO, A. M.; DE PRADO, R., GIL-HUMANES, J.; BARRO, F.; CASTRO, M. D. de. Pool of resistance mechanisms to glyphosate in

*Digitaria insularis*. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, v. 60, n. 2, p. 615-622, 2012.

CARVALHO, L. B.; BIANCO, M. S.; BIANCO, S. Accumulation of dry mass and macronutrients by sourgrass plants. **Planta Daninha**, v. 31, n. 4, p. 785-792, 2013.

CARVALHO, L. B.; CRUZ-HIPOLITO, H.; GONZÁLEZ-TORRALVA, F.; ALVES, P. L. da C. A.; CHRISTOFFOLETI, P. J.; DE PRADO, R. Detection of sourgrass (*Digitaria insularis*) biotypes resistant to glyphosate in Brazil. **Weed Science**, v. 59, n. 2, p. 171-176, 2011.

CARVALHO, N. M.; NAKAGAWA, J. **Sementes: ciência, tecnologia e produção**. 5. ed. Jaboticabal: FUNEP, 2012. 590 p.

CARVALHO, S. J. P.; LOMBARDI, B. P.; NICOLAI, M.; LÓPEZ-OVEJERO, R. F.; CHRISTOFFOLETI, P. J.; MEDEIROS, D. Curvas de dose-resposta para avaliação do controle de fluxos de emergência de plantas daninhas pelo herbicida imazapic. **Planta Daninha**, v. 23, n. 3, p. 535-542, 2005.

CAVERS, P. B.; HARPER, J. L. Germination polymorphism in *Rumex crispus* and *Rumex obtusifolius*. **Journal of Ecology**, v. 54, n. 2, p. 367-382, 1966.

CHAPLIN, M. Do we underestimate the importance of water in cell biology? **Nature Reviews Molecular Cell Biology**, v. 7, n. 11, p. 861-866, 2006.

CHAUHAN, B. S.; GILL, G.; PRESTON, C. Influence of environmental factors on seed germination and seedling emergence of rigid ryegrass (*Lolium rigidum*). **Weed Science**, v. 54, n. 6, p. 1004-1012, 2006.

CHAUHAN, B. S.; JOHNSON, D. E. Germination ecology of goosegrass (*Eleusine indica*): an important grass weed of rainfed rice. **Weed Science**, v. 56, n. 5, p. 699-706, 2008.

CHOINSKI, J. S. Jr.; TUOHY, J. M. Effect of water potential and temperature on the germination of four species of African savanna trees. **Annals of Botany**, v. 68, n. 3, p. 227-233, 1991.

CHRISTIANSEN, M. N. Induction and prevention of chilling injury to radicle tips of imbibing cotton seed. **Plant Physiology**, v. 43, n. 5, p. 743-746, 1968.

CHUAH, T. S.; SALMIJAH, S.; TENG, Y. T.; ISMAIL, B. S. Changes in seed bank size and dormancy characteristics of the glyphosate-resistant biotype of goosegrass (*Eleusine indica* [L.] Gaertn.). **Weed Biology and Management**, v. 4, n. 2, p. 114-121, 2004.

CLUFF, G. J.; ROUNDY, B. A. Germination responses of desert saltgrass to temperature and osmotic potential. **Journal of Range Management**, v. 41, n. 2, p. 150-153, 1988.

COELHO, M. E. H.; FREITAS, F. C. L.; CUNHA, J. L. X. L.; SILVA, K. S.; GRANGEIRO, L. C.; OLIVEIRA, J. B. Coberturas do solo sobre a amplitude térmica e a produtividade de pimentão. **Planta Daninha**, v. 31, n. 2, p. 369-378, 2013.

COLBACH, N.; DURR, C.; ROGER-ESTRADE, J.; CHAUVEL, B. ALOMYSYS: modelling black-grass (*Alopecurus myosuroides* Huds.) germination and emergence, in interaction with seed characteristics, tillage and soil climate: I. construction. **European Journal of Agronomy**, v. 24, n. 2, p. 95-112, 2006.

CORREIA, N. M.; LEITE, G. J.; GARCIA, L. D. Resposta de diferentes populações de *Digitaria insularis* ao herbicida glyphosate. **Planta Daninha**, v. 28, n. 4, p. 769-776, 2010.

CORTEZ, J. W.; NAGAHAMA, H. de J.; OLSZEWSKI, N.; PATROCINIO FILHO, A. P.; SOUZA, E. B. de. Umidade e temperatura de Argissolo Amarelo em sistemas de preparo e estádios de desenvolvimento do milho. **Engenharia Agrícola**, v. 35, n. 4, p. 699-710, 2015.

COSTA, C. J.; VILLELA, F. A.; BERTONCELLO, M. R.; TILLMANN, M. A. A.; MENEZES, N. L. Pré-hidratação de sementes de ervilha e sua interferência na avaliação do potencial fisiológico. **Revista Brasileira de Sementes**, v. 30, n. 1, p. 198-207, 2008.

COX, D. R. Regression models and life-tables. **Journal of Statistical Society**, v. 34, n. 2, p. 187-220, 1972.

CRESSWELL, E. G.; GRIME, J. P. Induction of a light requirement during seed development and its ecological consequences. **Nature**, v. 291, n. 5816, p. 583-585, 1981.

DAHAL, P.; BRADFORD, K. J. Hidrothermal time analysis on tomato seed germination at suboptimal temperature and reduced water potential. **Weed Science**, v. 4, n. 1, p. 71-80, 1994.

DAL MAGRO, T.; SOLDATELLI, P.; AGOSTINETTO, D.; VARGAS, L. Supressão da dormência de sementes de capim pé-de-galinha (*Eleusine indica*). In: Anais do XXVII Congresso Brasileiro da Ciência das Plantas Daninhas, Ribeirão Preto. **Anais...** Ribeirão Preto: Funep, 2010.

DAN, H. A.; BARROSO, A. L. L.; DAN, L. G. M.; OLIVEIRA Jr., R. S.; PROCÓPIO, S. O.; FREITAS, A. C. R.; CORREA, F. M. Seletividade do herbicida tembotrione à cultura do milho. **Planta Daninha**, v. 28, n. 4, p. 793-799, 2010.

DAN, H. A.; DAN, L. G. M.; BARROSO, A. L. L.; OLIVEIRA Jr., R. S.; NETO, A. M. de O. Supressão imposta pelo atrazine a *Digitaria horizontalis* em função do estágio de desenvolvimento. **Revista da Caatinga**, v. 24, n. 1, p. 27-33, 2011.

DIAS, A. C. R.; CARVALHO, S. J. P.; NICOLAI, M.; CHRISTOFFOLETI, P. J. Problemática da ocorrência de diferentes espécies de capim-colchão (*Digitaria* spp.) na cultura da cana-de-açúcar. **Planta Daninha**, v. 25, n. 3, p. 489-499, 2007.

DONOHUE, K.; HESCHEL, M. S.; BUTLER, C. M.; BARUA, D.; SHARROCK, R. A.; WHITELAM, G. C.; CHIANG, G. C. K. Diversification of phytochrome contributions to germination as a function of seed-maturation environment. **New Phytologist**, v. 177, n. 2, p. 367-379, 2008.

DORADO, J.; FERNA, C.; GRUNDY, A. C. Germination patterns in naturally chilled and nonchilled seeds of fierce thornapple (*Datura ferox*) and velvetleaf (*Abutilon theophrasti*). **Weed Science**, n. 57, n. 2, p. 155-162, 2009.

DRACUP, M.; GREGORY, P. J.; BELFORD, R. K. Restricted growth of lupin and wheat roots in the sandy A horizon of a yellow duplex soil. **Australian Journal of Agricultural Research**, v. 44, n. 6, p. 1273-1290, 1993.

DUKE, S. H.; KAKEFUDA, G. Role of the testa in preventing cellular rupture during imbibition of legume seeds. **Plant Physiology**, v. 67, p. 449-456, 1981.

EGLEY, G. H.; DUKE, S. O. Weed physiology. Volume 1: Reproduction and ecophysiology. In: DUKE, S. O. (Ed.). **Physiology of weed seed dormancy and germination**. Boca Raton: CRC Press, 1985. p. 27-64.

EL-SHARKAWI, H. M.; SPRINGUEL, I. Germination of some crop plant seeds under reduced water potential. **Seed Science and Technology**, v. 5, n. 4, p. 677-688, 1977.

EL-SHARKAWI, H. M.; FARGHALI, K. A.; SAYED, S. A. Trifactorial interactive effects of nutrients, water potential and temperature on carbohydrate allocation to the embryonic axis of desert plant seeds. **Journal of Arid Environments**, v. 35, n. 4, p. 655-664, 1997.

EYRING, H. The activated complex and the absolute rate of chemical reactions. **Chemical Reviews**, v. 17, n. 1, p. 65-77, 1935.

FERRAZ-GRANDE, F. G. A.; TAKAKI, M. Temperature dependent seed germination of *Dalbergia nigra* Allem (Leguminosae). **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 44, n. 4, p. 401-404, 2001.

FINCH-SAVAGE, W. E.; LEUBNER-METZGER, G. Seed dormancy and the control of germination. **New Phytologist**, v. 171, n. 3, p. 501-523, 2006.

FINCH-SAVAGE, W. E.; PHELPS, K. Onion (*Allium cepa* L.) seedling emergence patterns can be explained by the influence of soil temperature and water potential on seed germination. **Journal of Experimental Botany**, v. 44, n. 2, p. 407-414, 1993.

FLECK, N. G.; CANDEMIL, C. R. G. Interferência de plantas daninhas na cultura da soja (*Glycine max* (L.) Merrill). **Ciência Rural**, v. 25, n. 1, p. 27-32, 1995.

FLECK, N. G.; RIZZARDI, M. A.; VIDAL, R. A.; MEROTTO Jr., A.; AGOSTINETTO, D.; BALBINOT Jr., A. A. Período crítico para controle de *Brachiaria plantaginea* em função de épocas de semeadura da soja após dessecação da cobertura vegetal. **Planta Daninha**, v. 20, n. 1, p. 53-62, 2002.

FORCELLA, F.; BENECH-ARNOLD, R. L.; SANCHEZ, R.; GHERSA, C. M. Modeling seedling emergence. **Field Crops Research**, v. 67, n. 2, p. 123-139, 2000.

FULWIDER, J. R.; ENGEL, R. E. Temperature and light on germination of seed of goosegrass, *Eleusine indica*. **Weeds**, v. 7, n. 3, p. 359-361, 1959.

FYFIELD, T. P.; GREGORY, P. J. Effects of temperature and water potential on germination, radicle elongation and emergence of mungbean. **Journal of Experimental Botany**, v. 40, n. 6, p. 667-674, 1989.

GARCIA-HUIDOBRO, J.; MONTEITH, J. L.; SQUIRE, G. R. Time, temperature and germination of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S & H): I. constant temperature. **Journal of Experimental Botany**, v. 33, n. 2, p. 288-296, 1982.

GEMELLI, A.; OLIVEIRA Jr., R. S. de; CONSTANTIN, J.; BRAZ, G. B. P.; JUMES, T. M. de C.; GHENO, E. A.; RIOS, F. A.; FRANCHINI, L. H. M. Estratégias para o controle de capim-amargoso (*Digitaria insularis*) resistente ao *glyphosate* na cultura milho safrinha. **Revista Brasileira de Herbicidas**, v. 12, n. 2, p.162-170, 2013.

GEMELLI, A.; OLIVEIRA Jr., R. S. de; CONSTANTIN, J.; BRAZ, G. B. P.; JUMES, T. M. de C.; NETO, A. M. de O.; DAN, H. de A.; BIFFE, D. F. Aspectos da biologia de *Digitaria insularis* resistente ao *glyphosate* e implicações para o seu controle. **Revista Brasileira de Herbicidas**, v. 11, n. 2, p. 231-240, 2012.

GIORIA, M.; PYŠEK, P.; OSBORNE, B. A. Timing is everything: does early and late germination favor invasions by herbaceous alien plants? **Journal of Plant Ecology**, v. 105, p. 1-13, 2016.

GLASTONE, S.; LAIDLER, K. J.; EYRING, H. **The theory of rate processes: the kinetics of chemical reactions, viscosity, diffusion and electrochemical phenomena.** New York-London: McGraw-Hill, 1941. 611 p.

GODOI, S.; TAKAKI, M. Effects of light and temperature on seed germination in *Cecropia hololeuca* Micq. (Cecropiaceae). **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 47, n. 2, p. 185-191, 2004.

GOMES, L. J. P.; SANTOS, J. I.; GASPARINO, E. C.; CORREIA, N. M. Chemical control and morphoanatomical analysis of leaves of different populations of sourgrass. **Planta Daninha**, v. 35, n. 1, p. 1-11, 2017.

GONELI, A. L. D.; CORRÊA, P. C.; OLIVEIRA, G. H. H. de; OLIVEIRA, A. P. L. R. de; ORLANDO, R. C. Moisture sorption isotherms of castor beans. Part 2: thermodynamic properties. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 20, n. 8, p. 757-762, 2016.

GRAZIANI, A; STEINMAUS, S. J. Hydrothermal and thermal time models for the invasive grass, *Arundo donax*. **Aquatic Botany**, v. 90, n. 1, p. 78-84, 2009.

GRESSEL, J.; SEGEL, L. A. Modelling the effectiveness of herbicide rotations and mixtures as strategies to delay or preclude resistance. **Weed Technology**, v. 4, n. 1, p. 186-198, 1990.

GROOT, S. P. C.; KARSSSEN, C. M. Gibberellins regulate seed germination in tomato by endosperm weakening: a study with gibberellin-deficient mutants. **Planta**, v. 171, n. 4, p. 525-531, 1987.

GRUNDY, A. C.; PHELPS, K.; READER, R. J.; BURSTON, S. Modelling the germination of *Stellaria media* using the concept of hydrothermal time. **New Phytologist**, v. 148, n. 3, p. 433-444, 2000.

GUEDES, R. S.; ALVES, E. U.; GONÇALVES, E. P.; SANTOS, S. do R. N. dos; LIMA, C. R. de. Testes de vigor na avaliação da qualidade fisiológica de sementes *Erythrina velutina* Willd. (Fabaceae - Papilionoideae). **Ciência e Agrotecnologia**, v. 33, n. 5, p. 1360-1365, 2009.

GUILLEMIN, J. P.; GARDARIN, A.; GRANGER, S.; REIBEL, C.; MUNIER-JOLAIN, N.; COLBACH, N. Assessing potential germination period of weeds with base temperatures and base water potentials. **Weed Research**, v. 53, n. 1, p. 76-87, 2013.

GUMMERSON, R. J. The effect of constant temperatures and osmotic potentials on the germination of sugar beet. **Journal of Experimental Botany**, v. 37, n. 6, p. 729-741, 1986.

GUO, P.; AL-KHATIB, K. Temperature effects on germination and growth of redroot pigweed (*Amaranthus retroflexus*), Palmer amaranth (*A. palmeri*), and common waterhemp (*A. rudis*). **Weed Science**, v. 51, n. 6, p. 869-875, 2003.

HADAS, A. Water uptake and germination of leguminous seeds under changing external water potential in osmotic solutions. **Journal of Experimental Botany**, v. 27, n. 98, p. 480-489, 1976.

HARDEGREE, S. P. Predicting germination response to temperature: I. cardinal-temperature models and subpopulation-specific regression. **Annals of Botany**, v. 97, n. 6, p. 1115-1125, 2006.

HARDEGREE, S. P.; JONES, T. A.; VAN, V. S. S. Variability in thermal response of primed and non-primed seeds of squirreltail [*Elymus elymoides* (Raf.) Swezey and

*Elymus multisetus* (J. G. Smith) M. E. Jones]. **Annals of Botany**, v. 89, n. 3, p. 311-319, 2002.

HARDEGREE, S. P.; VAN VACTOR, S. S. Predicting germination response of four cool-season range grasses to field-variable temperature regimes. **Environmental and Experimental Botany**, v. 41, n. 3, p. 209-217, 1999.

\_\_\_\_\_. Germination and emergence of primed grass seeds under field and simulated-field temperature regimes. **Annals of Botany**, v. 85, n. 3, p. 379-390, 2000.

HARRINGTON, G. T. Use of alternating temperatures in the germination of seeds. **Journal of Agricultural Research**, v. 23, n. 5, p. 295-332, 1923.

HATFIELD, J. L.; PRUEGER, J. H. Temperature extremes: effect on plant growth and development. **Weather and Climate Extremes**, v. 10, p. 4-10, 2015.

HAWTON, D.; DRENNAN, D. S. H. Studies on the longevity and germination of seed of *Eleusine indica* and *Crotalaria goreensis*. **Weed Research**, v. 20, n. 4, p. 217-223, 1980.

HE, F.; SHEN, H.; LIN, C.; FU, H.; SHETEIWY, M. S.; GUAN, Y.; HUANG, Y.; HU, J. Transcriptome analysis of chilling-imbibed embryo revealed membrane recovery related genes in maize. **Frontier in Plant Science**, v. 7, article 1978, p. 1-13, 2017.

HEAP, I. *International survey of herbicide-resistant weeds*. Disponível em: <<http://www.weedscience.org>>. Acesso em: 07 jun. 2017.

HERNANDEZ, D. D.; ALVES, P. L. C. A.; MARTINS, J. V. F. Influência do resíduo de colheita de cana-de-açúcar sem queima sobre a eficiência do imazapic e imazapic +pendimethalin. **Planta Daninha**, v. 19, n. 3, p. 419-426, 2001.

HILHORST, H. W. M. Seed development, dormancy and germination. In: BRADFORD, K.; NONOGAKI, H. (Ed.). **Definitions and hypotheses of seed dormancy**, v. 27. Oxford, UK: Blackwell Publishing, 2007. p. 50-71.

HOEKSTRA, F. A.; GOLOVINA, E. A.; VAN AELST, A. C.; HEMMINGA, M. A. Imbibitional leakage from anhydrobiotes revisited. **Plant, Cell and Environment**, v. 22, n. 9, p. 1121-1131, 1999.

HU, X. W.; FAN, Y.; BASKIN, C. C.; BASKIN, J. M.; WANG, Y. R. Comparison of the effects of temperature and water potential on seed germination of Fabaceae species from desert and subalpine grassland. **American Journal of Botany**, v. 102, n. 5, p. 649-60, 2015.

HUANG, Z; ÖLÇER-FOOTITT, H.; FOOTITT, S.; FINCH-SAVAGE, W. E. Seed dormancy is a dynamic state: variable responses to pre- and post-shedding environmental signals in seeds of contrasting *Arabidopsis* ecotypes. **Seed Science Research**, v. 25, n. 2, p. 159-169, 2015.

HUARTE, H. R.; BENECH-ARNOLD, R. L. Hormonal nature of seed responses to fluctuating temperatures in *Cynara cardunculus* (L.). **Seed Science Research**, v. 20, n. 1, p. 39-45, 2010.

HUARTE, H. R.; ZORRAQUÍN, M. del R. P.; BURSZTYN, E. M.; ZAPIOLA, M. L. Effects of environmental factors on seed germination and seedling emergence of common teasel (*Dipsacus fullonum*). **Weed Science**, v. 64, n. 3, p. 421-429, 2016.

HYDE, E. O. C. The function of the hilum in some *Papillonaceae* in relation to the ripening of the seed and the permeability of the testa. **Annals of Botany**, v. 18, n. 2, p. 241-56, 1954.

ISMAIL, B. S.; CHUAH, T. S.; SALMIJAH, S.; TENG, Y. T.; SCHUMACHER, R. W. Germination and seedling emergence of glyphosate-resistant and susceptible biotypes of goosegrass (*Eleusine indica* [L.] Gaertn.). **Weed Biology Management**, v. 2, n. 4, p. 177-185, 2002.

ISTA. International Seed Testing Association. **Handbook on seedling evaluation**. DON, R. (Ed.). 3. ed. Zurich, Switzerland: Bassersdorf, 2013. 232 p.

IKEDA, F. S.; CHMIELESKI, D. M. A.; ALESSI, K. C. Influência da temperatura na germinação de sementes de *Digitaria insularis*, *Leptochloa virgata*, *Pennisetum setosum* e *Sorghum halepense*. In: Anais do Workshop sobre mudanças climáticas e fitossanidade, Jaguariúna. **Anais...** Jaguariúna: Embrapa Meio Ambiente, 2012.

IZQUIERDO, J.; BASTIDA, F.; LEZAUN, J. M.; SANCHEZ DEL ARCO, M. J.; GONZALEZ-ANDUJAR, J. L. Development and evaluation of a model for predicting *Lolium rigidum* emergence in winter cereal crops in the Mediterranean area. **Weed Research**, v. 53, n. 4, p. 269-278, 2013.

JAKELAITIS, A.; GIL, J. O.; SIMÕES, L. P.; SOUZA, K. V.; LUDTKE, J. Efeitos da interferência de plantas daninhas na implantação de pastagem de *Brachiaria brizantha*. **Revista Caatinga**, v. 23, n. 1, p. 8-14, 2010.

JORGENSEN, B.; LABOURIAU, R. **Exponential families and theoretical inference**. Volume 52. 2. ed. Rio de Janeiro, Brazil: Springer, 2012. 196 p.

KALBEISH, J. D.; PRENTICE, R. L. **The statistical analysis of failure time data**. 2. ed. New Jersey: John Wiley and Sons, 2002. 321 p.

KANZLER, A.; STADEN, J. V. Seed germination in goosegrass (*Eleusine indica*). **South African Journal of Botany**, v. 3, n. 2, p. 108-110, 1984.

KEBREAB, E.; MURDOCH, A. J. Modelling the effects of water stress and temperature on germination rate of *Orobanche aegyptiaca* seeds. **Journal of Experimental Botany**, v. 50, n. 334, p. 655-664, 1999.

\_\_\_\_\_. The effect of water stress on the temperature range for germination of *Orobanche aegyptiaca* seeds. **Seed Science Research**, v. 10, n. 2, p. 127-133, 2000.

KISSMANN, K. G. **Plantas infestantes e nocivas**. Tomo I. 3. ed. São Paulo: Basf Brasileira S. A., 2007. CD ROM.

KLEIN, A.; FELIPPE, G. M. Efeito da luz na germinação de sementes de ervas invasoras. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 26, n. 7, p. 955-966, 1991.

KLEIN, J. P.; MOESCHBERGER, M. L. **Survival analysis: techniques for censored and truncated data**. 2. ed. New York: Springer-Verlag, 2003. 535 p.

KLEINBAUM, D. G.; KLEIN, M. **Survival analysis: a self-learning text**. 3. ed. New York: Springer, 2012. 700 p.

KOORNNEEF, M.; BENTSINK, L.; HILHORST, H. Seed dormancy and germination. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 5, n. 1, p. 33-36, 2002.

KOIZUMI, M.; KIKUCHI, K.; ISOBE, S.; ISHIDA, N.; NAITO, S.; KANO, H. Role of seed coat in imbibing soybean seeds observed by micro-magnetic resonance imaging. **Annals of Botany**, v. 102, n. 3, p. 343-352, 2008.

KOLLER, D.; MAYER, A. M.; POLJAKOFF-MAYBER, A.; KLEIN, S. Seed germination. **Annual Review of Plant Biology**, v. 13, n. 1, p. 437-464, 1962.

KORNARZYŃSKI, K.; GŁADYSZEWSKA, B. Evaluation of the moisture change ability of selected crop seeds. **Agricultural Engineering**, v. 21, n. 1, p. 59-68, 2017.

KOSHLAND, D. E.; KIRTLEY, M. E. Cooperative phenomena and conformational changes. **National Cancer Institute Monograph**, v. 27, p. 129-140, 1967.

KUCERA, B.; COHN, M. A.; LEUBNER-METZGER, G. Plant hormone interactions during seed dormancy release and germination. **Seed Science Research**, v. 15, n. 4, p. 281-307, 2005.

KYLE, J. H.; RANDALL, T. E. A new concept of the hard seed character in *Phaseolus vulgaris* L. and its use in breeding and inheritance studies. **Proceedings of the American Society for Horticultural Science**, v. 83, p. 461-475, 1963.

LABOURIAU, L. G. On the physiology of seed germination in *Vicia graminea* Sm. I. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 42, n. 2, p. 235-262, 1970.

\_\_\_\_\_. Seed germination as a thermobiological problem. **Radiation and Environmental Biophysics**, v.15, n. 4, p. 345-366, 1978.

\_\_\_\_\_. **Germinação das sementes**. Washington: Secretaria-Geral da Organização dos Estados Americanos, 1983. 174 p.

LABOURIAU, L. G.; LABOURIAU, I. S. Physiological rate processes from the point of view of absolute reaction rate theory. **Journal of the Brazilian Association for the Advancement of Science**, v. 49, n. 3, p. 177-189, 1997.

LABOURIAU, L. G.; OSBORN, J. H. Temperature dependence of the germination of tomato seeds. **Journal of Thermal Biology**, v. 9, n. 4, p. 285-294, 1984.

LABOURIAU, L. G.; PACHECO, A. On the frequency of isothermal germination of seeds of *Dolichos biflorus* L. **Plant Cell Physiology**, v. 19, n. 3, p. 507-512, 1978.

LEGUIZAMÓN, E. S.; VERDELLI, D. M.; ACCIARESI, H. Variations in weed population densities, rate of change and community diversity in RR-soybeans and RR-

maize strip crops under two herbicide strategies. **Planta daninha**, v. 30, n. 4, p. 871-882, 2012.

LEUBNER-METZGER, G. Functions and regulation of  $\beta$ -1,3-glucanase during seed germination, dormancy release and after-ripening. **Seed Science Research**, v. 13, n. 1, p. 17-34, 2003.

LINDSTROM, M. J.; PAPENDICK, R. J.; KOELLER, F. E. A model to predict winter wheat emergence as affected by soil temperature, water potential, and depth of planting. **Agronomy Journal**, v. 68, n. 1, p. 137-141, 1976.

LIU, A.; GAO, F.; KANNO, Y.; JORDAN, M. C.; KAMIYA, Y.; SEO, M.; AYELE, B. T. Regulation of wheat seed dormancy by after-ripening is mediated by specific transcriptional switches that induce changes in seed hormone metabolism and signaling. **Plos One**, v. 8, n. 2, e56570, 2013.

LOPES, H. L.; ACCIOLY, L. J. O.; SILVA, F. H. B. B.; SOBRAL, M. C. M.; ARAUJO FILHO, J. C.; CANDEIAS, A. L. B. Espacialização da umidade do solo por meio da temperatura da superfície e índice de vegetação. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 15, n. 9, p. 973-980, 2011.

LOPES, R. R.; FRANKE, L. B. Aspectos térmico-biológicos da germinação de sementes de cornichão anual sob diferentes temperaturas. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 40, n. 10, p. 2091-2096, 2011.

LÓPEZ-OVEJERO, R. F.; PENCKOWSKI, L. H.; PODOLAN, M. J.; CARVALHO, S. J. P.; CHRISTOFFOLETI, P. J. Alternativas de manejo químico da planta daninha *Digitaria ciliaris* resistente aos herbicidas inibidores da ACCase na cultura de soja. **Planta Daninha**, v. 24, n. 2, p. 407-414, 2006.

LÓPEZ-OVEJERO, R. F.; TAKANO, H. K.; NICOLAI, M.; FERREIRA, A.; MELO, M. S. C.; CAVENAGHI, A. L.; CHRISTOFFOLETI, P. J.; OLIVEIRA Jr., R. S. Frequency and dispersal of glyphosate-resistant sourgrass (*Digitaria insularis*) populations across brazilian agricultural production areas. **Weed Science**, v. 65, n. 2, p. 285-294, 2017.

LORENZI, H. **Manual de identificação e de controle de plantas daninhas: plantio direto e convencional**. 7. ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2014. 338 p.

LUIZ, A. R. M. **Simulação da germinação e emergência de *Ipomoea grandifolia* na cultura da soja, usando o modelo ecofisiológico LQSIM Emerge**. 2006. 65 f.

Dissertação (Mestrado em Agronomia). Faculdade de Agronomia e Medicina Veterinária, Universidade de Passo Fundo, Passo Fundo, 2006.

MACHADO, A. F. L.; FERREIRA, L. R.; FERREIRA, F. A.; FIALHO, C. M. T.; TUFFI SANTOS, L. D.; MACHADO, M. S. Análise de crescimento de *Digitaria insularis* (L.) Fedde. **Planta Daninha**, v. 24, n. 4, p. 641-647, 2006.

MAIA, P. M.; MADSEN, P.; LABOURIAU, R. Multivariate survival mixed models for genetic analysis of longevity traits. **Journal of Applied Statistics**, v. 41, n. 6, p. 1286-1306, 2014.

MARCOS FILHO, J. **Fisiologia de sementes de plantas cultivadas**. 2 ed. Londrina: ABRATES, 2015. 659 p.

MARQUES, B. S.; SILVA, A. P. P.; LIMA, R. S. O.; MACHADO, E. C. R.; GONÇALVES, M. F.; CARVALHO, S. J. P. Growth and development of sourgrass based on days or thermal units. **Planta Daninha**, v. 32, n. 3, p. 483-490, 2014.

MASETTO, T. E.; RIBEIRO, D. M.; REZENDE, R. K. S. Germinação de sementes de *Urochloa ruziziensis* em função da disponibilidade hídrica do substrato e teor de água das sementes. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 43, n. 4, p. 385-391, 2013.

MASIN, R.; ZUIN, M. C.; ARCHER, D. W.; FORCELLA, F.; ZANIN, G. Weed turf: a predictive model to aid control of annual weeds in turf. **Weed Science**, v. 53, n. 2, p. 193-201, 2005.

MASIN, R.; ZUIN, M. C.; OTTO, S.; ZANIN, G. Seed longevity and dormancy of four summer annual grass weeds in turf. **Weed Research**, v. 46, n. 5, p. 362-370, 2006.

MASIN, R.; VASILEIADIS, V. P.; LODDO, D.; OTTO, S.; ZANIN, G. A single-time survey method to predict the daily density for weed control decision making. **Weed Science**, v. 59, n. 2, p. 270-275, 2011.

MATTIONI, F.; ALBUQUERQUE, M. C. de F.; MARCOS-FILHO, J.; GUIMARAES, S. C. Vigor de sementes e desempenho agrônômico de plantas de algodão. **Revista Brasileira de Sementes**, v. 34, n. 1, p. 108-116, 2012.

McELROY, S. Goosegrass: the new king of turfgrass weeds? **Golf Course Management**, n. 5, p. 90-94, 2015.

McNAIR, J. N.; SUNKARA, A.; FROBISH, D. How to analyse seed germination data using statistical time-to-event analysis: non-parametric and semi-parametric methods. **Seed Science Research**, v. 22, n. 2, p. 77-95, 2012.

MEDANY, M. A.; HEGAZY, A. K.; KABIEL, H. F.; MAEZ, M. M. Prediction of seed germination and seedling growth of crop plants as affected by root zone temperature. **World Journal of Agricultural Science**, v. 3, n. 6, p. 714-720, 2007.

MELO, M. S. C.; ROSA, L. E.; BRUNHARO, C. A. C. G.; NICOLAI, M.; CHRISTOFFOLETI, P. J. Alternativas para o controle químico de capim-amargoso (*Digitaria insularis*) resistente ao glyphosate. **Revista Brasileira de Herbicidas**, v. 11, n. 2, p. 195-203, 2012.

MENDONÇA, G. S.; MARTINS, C. C.; MARTINS, D.; COSTA, N. V. Ecophysiology of seed germination in *Digitaria insularis* (L.) Fedde. **Revista Ciência Agronômica**, v. 45, n. 4, p. 823-832, 2014.

MENEGHINI, M.; VICENTE, M.; NOROHNA, A. B. Effect of temperature on dark germination of *Rumex obtusifolius* seeds. A tentative physico-chemical model. **Arquivos do Instituto Biológico**, v. 35, p. 33-38, 1968.

MESGARAN, M. B.; ONOFRI, A.; MASHHADI, H. R., COUSENS, R. D. Water availability shifts the optimal temperatures for seed germination: a modelling approach. **Ecological Modelling**, v. 351, p. 87-95, 2017.

MEYER, C. J.; STEUDLE, E.; PETERSON, C. A. Patterns and kinetics of water uptake by soybean seeds. **Journal of Experimental Botany**, v. 58, n. 3, p. 717-32, 2007.

MIANO, A. C.; AUGUSTO, P. E. D. From the sigmoidal to the downward concave shape behavior during the hydration of grains: effect of the initial moisture content on adzuki beans (*Vigna angularis*). **Food and Bioproducts Processing**, v. 96, p. 43-51, 2015.

MIANO, A. C.; GARCÍA, J. A.; AUGUSTO, P. E. D. Correlation between morphology, hydration kinetics and mathematical models on andean lupin (*Lupinus mutabilis* Sweet) grains. **LWT-Food Science and Technology**, v. 61, n. 2, p. 290-298, 2015.

MICHEL, B. E. Evaluation of the water potentials of solutions of polyethylene glycol 8000 both in the absence and presence of other solutes. **Plant Physiology**, v. 72, n. 1, p. 66-70, 1983.

MONDO, V. H. V.; CARVALHO, S. J.; DIAS, A. C. R.; MARCOS FILHO, J. Efeitos da luz e temperatura na germinação de sementes de quatro espécies de plantas daninhas do gênero *Digitaria*. **Revista Brasileira de Sementes**, v. 32, n. 1, p. 131-137, 2010.

MONTANUCI, F. D.; JORGE, L. M. M.; JORGE, R. M. M. Effect of time and temperature on the hydration process of barley grains. **Heat and Mass Transfer**, v. 51, n. 3, p. 363-372, 2015.

MURPHY, J. B.; NOLAND, T. L. Temperature effects on seed imbibition and leakage mediated by viscosity and membranes. **Plant Physiology**, v. 69, n. 2, p. 428-431, 1982.

NAIM, A. H.; AHMED, F. E. Interactive effect of temperature and water stress induced by polyethylene glycol (PEG) on germination and recovery of two chickpea (*Cicer arietinum* L.). **Cultivars**, v. 2, n. 10, p. 1-7, 2015.

NAKAGAWA, J. Vigor de sementes: conceitos e testes. In: KRZYZANOSKI, F. C.; VIEIRA, R. D.; FRANÇA NETO, J. B. (Ed.). **Testes de vigor baseados no desempenho das plântulas**. Londrina: Abrates, 1999. p. 1-24.

NETO, D. D.; MARTIN, T. N.; CUNHA, V. dos S.; STECCA, J. D. L.; NUNES, N. V. Controle de plantas daninhas no milho com o herbicida tembotrione. **Enciclopédia Biosfera**, v. 9, n. 17, p. 808-817, 2013.

NISHIMOTO, R. K.; McCARTY, L. B. Fluctuating temperature and light influence seed germination of goosegrass (*Eleusine indica*). **Weed Science**, v. 45, n. 3, p. 426-429, 1997.

NONOGAKI, H.; BASSEL, G. W.; BEWLEY, J. D. Germination-still a mystery. **Plant Science**, v. 179, n. 6, p. 574-581, 2010.

OBROUCHEVA, N. V.; ANTIPOVA, O. V. Physiology of the initiation of seed germination. **Russian Journal of Plant Physiology**, v. 44, n. 2, p. 250-264, 1997.

OMETTO, J. C. **Bioclimatologia vegetal**. São Paulo: Agronômica Ceres, 1981. 425 p.

OLIVEIRA, D. E. C. de; RESENDE, O.; BESSA, J. F. V.; KESTER, A. N.; SMANIOTTO, T. A. S. Mathematical modeling and thermodynamic properties for drying soybean grains. **African Journal of Agricultural Research**, v. 10, n. 1, p. 31-38, 2014.

OLIVEIRA, M. L. de; RUIZ, H. A.; COSTA, L. M. da; SCHAEFER, C. E. G. R. Flutuações de temperatura e umidade do solo em resposta à cobertura vegetal. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 9, n. 4, p. 535-539, 2005.

PEREIRA, M. R. R.; MARTINS, C. C.; SOUZA, G. S. F. de; MARTINS, D. Influência do estresse hídrico e salino na germinação de *Urochloa decumbens* e *Urochloa ruziziensis*. **Bioscience Journal**, v. 28, n. 4, p. 537-545, 2012.

PIRES, R. C. M.; FOLEGATTI, M. V.; JÚNIOR, M. J. P.; SAKAI, E.; PASSOS, F. A.; ARRUDA, F. B.; CALHEIROS, R. O. Efeito de níveis de água, coberturas do solo e condições ambientais na temperatura do solo e no cultivo de morangueiro em ambiente protegido e a céu aberto. **Engenharia Agrícola**, v. 24, n. 3, p. 663-674, 2004.

POLLOCK, B. M. Imbibition temperature sensitivity of lima beans controlled by initial seed moisture. **Plant Physiology**, v. 44, n. 6, p. 907-911, 1969.

POLLOCK, M. B.; TOOLE, V. K. Imbibition period as the critical temperature sensitive stage in germination of lima bean seeds. **Plant Physiology**, v. 41, n. 2, p. 221-229, 1966.

POPINIGIS, F. **Fisiologia da semente**. 2. ed. Brasília: AGIPLAN, 1985. 289 p.

PROBERT, R. J. Seeds: the ecology of regeneration in plant communities. In: FENNER, M. (Ed.). **The role of temperature in germination ecophysiology**. Wallingford: CAB International, 1992. p. 285-325.

PYON, J. Y. **Studies on the biology of sourgrass (*Trichachne insularis* (L.) Nees and of its competition with buffelgrass (*Cenchrus ciliaris* L.) and guineagrass (*Panicum maximum* Jacq.)**. 1975. 133 f. Thesis (Doctor of Philosophy in Agronomy and Soil Science) – College of Tropical Agriculture and Human Resources, University of Hawaii, Manoa, 1975.

PYON, J. Y.; WHITNEY, A. S.; NISHIMOTO, R. K. Biology of sourgrass and its competition with buffelgrass and guineagrass. **Weed Science**, v. 25, n. 2, p. 171-174, 1977.

R CORE TEAM. **R: a language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2013.

RANAL, M. A.; SANTANA, D. G. How and why to measure the germination process. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 29, n. 1, p. 1-11, 2006.

REGO, S. S.; FERREIRA, M. M.; NOGUEIRA, A. C.; GROSSI, F. Influência de potenciais osmóticos na germinação de sementes de *Anadenanthera colubrina* (Veloso) Brenan (angico-branco) - Mimosaceae. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 5, p. 549-551, 2007. Suplemento, 2.

REINERT, C. S.; ALMEIDA, A. B. C.; CHRISTOFFOLETI, P. J. Emergência de biótipos de capim-amargoso (*Digitaria insularis*) resistentes ao glyphosate sob diferentes quantidades de palha. In: Anais do XXVIII Congresso Brasileiro de Ciência de Plantas Daninhas, Campo Grande. **Anais...** Campo Grande: SBCPD, 2012.

RIBAS, G. G.; STRECK, N. A.; SILVA, S. D. da; ROCHA, T. S. M. da; LANGNER, J. A. Temperatura do solo afetada pela irrigação e por diferentes coberturas. **Engenharia Agrícola**, v. 35, n. 5, p. 817-828, 2015.

RIZZARDI, M. A.; LUIZ, A. R.; ROMAN, E. S.; VARGAS, L. Temperatura cardeal e potencial hídrico na germinação de sementes de corda-de-viola (*Ipomoea triloba*). **Planta Daninha**, v. 27, n. 1, p. 13-21, 2009.

ROBERTS, E. H. Temperature and seed germination. **Symposia of the Society for Experimental Biology Journal**, v. 42, n.1, p. 109-132, 1988.

ROMAN, E. S.; MURPHY, S. D.; SWANTON, C. Simulation of *Chenopodium album* seedling emergence. **Weed Science**, v. 48, n. 2, p. 217-224, 2000.

ROMAN, E. S.; THOMAS, A. G.; MURPHY, S. D.; SWANTON, C. J. Modeling germination and seedling elongation of common lambsquarters (*Chenopodium album*). **Weed Science**, v. 47, n. 2, p. 149-155, 1999.

ROSA, L. E. **Aspectos da biologia, suscetibilidade diferencial e eficácia de herbicidas alternativos ao glyphosate no manejo de populações de capim pé de galinha (*Eleusine indica* Gaertn.)**. 2016. 94 f. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia) – Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2016.

ROSENBERG, N. J.; BLAD, B. L.; VERMA, S. H. **Microclimate: the biological environment**. 2. ed. New York: John Wiley, 1983. 528 p.

ROSENTAL, L.; NONOGAKI, H.; FAIT, A. Activation and regulation of primary metabolism during seed germination. **Seed Science Research**, v. 24, n. 1, p. 1-15, 2014.

ROSSETO, J.; ALBUQUERQUE, M. C. de F. e; NETO, R. M. R.; SILVA, I. C. de O. Germinação de sementes de *Parkia pendula* (Willd.) Benth. ex Walp. (Fabaceae) em diferentes temperaturas. **Revista Árvore**, v. 33, n. 1, p. 47-55, 2009.

ROSSETTO, C. A. V.; NOVENBRE, A. D. L. C.; MARCOS FILHO, J.; NAKAGAWA, J. Efeito da disponibilidade hídrica do substrato, da qualidade fisiológica e do teor de água inicial das sementes de soja no processo de germinação. **Scientia Agricola**, v. 54, n. 1-2, p. 97-105, 1997.

SAUERBORN, J.; KOCH, W.; KRAGE, J. On the influence of light, temperature, depth of burial and water stress on the germination of selected weed species. **Journal of Plant Diseases and Protection**, v. 95, n. 11, p.47-53, 1988.

SCIEGIENKA, J.; KEREN, E.; MENALLED, F. Impact of root fragment dimension, weight, burial depth, and water regime on *Cirsium arvense* emergence and growth. **Canadian Journal of Plant Science**, v. 91, n. 6, p. 1027-1036, 2011.

SCOTT, S. J.; JONES, R. A. Low temperature seed germination of *Lycopersicon* species evaluated by survival analysis. **Euphytica**, v. 31, n. 3, p. 869-883, 1982.

SHANNON, C. E. A. Mathematical theory of communication. **The Bell System Technical Journal**, v. 27, n. 3, p. 379-423, 1948.

SHARANAGAT, V. S.; KANSAL, V.; KUMAR, K. Modeling the effect of temperature on the hydration kinetic whole moong grain. **Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences**, p. 1-7, 2016. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.jssas.2016.05.005>>. Acesso em: 21 jun. 2017.

SHARMA, M. L. Interaction of water potential and temperature effects on germination of three semi-arid plant species. **Agronomy Journal**, v. 68, n. 2, p. 390-394, 1976.

SILVA, K. da R. G. da; VILLELA, F. A. Pré-hidratação e avaliação do potencial fisiológico de sementes de soja. **Revista Brasileira de Sementes**, v. 33, n. 2, p. 331-345, 2011.

SILVA, H. W. da; COSTA, L. M.; RESENDE, O.; OLIVEIRA, D. E. C. de; SOARES, R. S.; VALE, L. S. R. Thermodynamic properties of pepper seeds - variety 'Cabacinha'. **Científica**, v. 44, n. 1, p. 14-22, 2016.

SIMÃO, E.; TAKAKI, M.; CARDOSO, V. J. M. Germination response of *Hylocereus setaceus* (Salm-Dyck ex DC.) Ralf Bauer (Cactaceae) seeds to temperature and reduced water potentials. **Brazilian Journal of Biology**, v. 70, n. 1, p. 135-144, 2010.

SIMON, E. W. Dry biological systems. In: CROWE, J. H. (Ed.). **Membranes in dry and imbibing seeds**. 1. ed. New York: Academic Press, 1978. p. 205-224.

SOUSA, K. A. de; RESENDE, O.; GONELI, A. L. D.; SMANIOTTO, T. A. de S.; OLIVEIRA, D. E. C. de. Thermodynamic properties of water desorption of forage turnip seeds. **Acta Scientiarum Agronomy**, v. 37, n. 1, p. 11-19, 2015.

SOUZA FILHO, P. R. M.; TOZZI, H. H.; TAKAKI, M. Temperature effect on seed germination in *Canna indica* L. (Cannaceae). **Seed Science and Technology**, v. 39, n. 1, p. 243-247, 2011.

SPADER, V.; MAKUCH, E. Associação de herbicidas residuais na dessecação em pré emergência de soja RR. In: Anais do XXVII Congresso Brasileiro da Ciência das Plantas Daninhas, Ribeirão Preto, SP. **Anais...** Ribeirão Preto: SBCPD, 2010.

TADMOR, N. H.; COHEN, Y.; HARPAZ, Y. Interactive effects of temperature and osmotic potential on the germination of range plants. **Crop Science**, v. 9, n. 6, p. 771-774, 1969.

TAGHVAEI, M.; GHAEDI, M. The impact of cardinal temperature variation on the germination of *Haloxylon aphyllum* L. seeds. **Journal of Ecology and Environment**, v. 33, n. 3, p. 187-193, 2010.

TAKAKI, M. New proposal of classification of seeds based on forms of phytochrome instead of photoblastism. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 13, n. 1, p. 104-108, 2001.

TAKAKI, M.; KENDRICK, R. E.; DIETRICH, S. M. C. Interaction of light and temperature on the germination of *Rumex obtusifolius* L. **Planta**, v. 152, n. 3, p. 209-214, 1981.

TAKANO, H. K.; OLIVEIRA Jr., R. S.; CONSTANTIN, J.; BRAZ, G. B. P; GHENO, E. A. Goosegrass resistant to glyphosate in Brazil. **Planta Daninha**, v. 35, n. 1, p. 1-9, 2017.

TAKANO, H. K.; OLIVEIRA Jr., R. S.; CONSTANTIN, J.; BRAZ, G. B. P; PADOVESE, J. C. Growth, development and seed production of goosegrass. **Planta Daninha**, v. 34, n. 2, p. 249-257, 2016.

TAYLORSON, R. B.; BROWN, M. M. Accelerated after-ripening for overcoming seed dormancy in grass weeds. **Weed Science**, v. 25, n. 6, p. 473-476, 1977.

TAYLORSON, R. B.; HENDRICKS, S. B. Phytochrome control of germination of *Rumex crispus* L. seeds induced by temperature shifts. **Plant Physiology**, v. 50, n. 6, p. 645-648, 1972.

TILDEN, R. L.; WEST, S. H. Reversal of the effects of ageing in soybean seeds. **Plant Physiology**, v. 77, n. 3, p. 584-586, 1985.

TORSSELL, B.; ECKERSTEN, H.; ANBARI, S.; LUNDKVIST, A.; VERWIJST, T. Modelling below-ground shoot elongation and emergence time of *Sonchus arvensis* shoots. **Acta Agriculturae Scandinavica**, v. 65, n. 7, p. 582-588, 2015. Section B, Soil & Plant Science.

TOYOMASU, T.; KAWAIDE, H.; MITSUHASHI, W.; INOUE, Y.; KAMIYA, Y. Phytochrome regulates gibberellin biosynthesis during germination of photoblastic lettuce seeds. **Plant Physiology**, v. 118, n. 4, p. 1517-1523, 1998.

TRIGO, L. F. N.; NEDEL, J. L.; PESKE, S. T.; BAIER, A. C; TRIGO, M. F. O. O. Fatores relacionados com a germinação e o vigor inicial de sementes de triticale (*Triticum secale* Wittmack) em pré-emergência. **Revista Brasileira de Sementes**, v. 21, n. 1, p. 133-138, 1999.

ULGUIM, A. R.; FRANCO, J. J.; SILVA, J. D. G.; AGOSTINETTO, D.; VARGAS, L. Evaluation of the mechanism responsible for the low-level resistance to glyphosate in goosegrass. **Planta Daninha**, v. 35, n. 2, p. 1-11, 2017.

ULGUIM, A. R.; VARGAS, L.; AGOSTINETTO, D.; DAL MAGRO, T.; WESTENDORFF, N. da R.; HOLZ, M. T. Manejo de capim pé-de-galinha em lavouras de soja transgênica resistente ao glifosato. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 48, n. 1, p. 17-24, 2013.

VALLEJOS, C. E. Low temperature stress in crop plants, the role of the membrane. In: JONES, G. W. (Ed.). **Genetic diversity of plants for response to low temperature and its potential use in crop plants**. 1. ed. New York: Academic Press, 1981. p. 473-489.

VANZOLINI, S.; ARAKI, C. A. dos S.; SILVA, A. C. T. M. da; NAKAGAWA, J. Teste de comprimento de plântula na avaliação da qualidade fisiológica de sementes de soja. **Revista Brasileira de Sementes**, v. 29, n. 2, p. 90-96, 2007.

VEGIS, A. Dormancy in higher plants. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 15, n. 1, p. 185-224, 1964.

VERTUCCI, C. W. Seed moisture. In: STANWOOD, P. C.; McDONALD, M. B. (Ed.). **The kinetics of seed imbibition: controlling factors and relevance to seedling vigor**. Madison, USA: CSSA, 1989. p. 93-115.

VERTUCCI, C. W.; LEOPOLD, A. C. Bound water in soybean seed and its relation to respiration and imbibitional damage. **Plant Physiology**, v. 75, n. 1, p. 114-117, 1984.

\_\_\_\_\_. Water binding in legume seeds. **Plant Physiology**, v. 85, n. 1, p. 224-231, 1987.

VIDAL, R. A.; PORTES, E. S.; LAMEGO, F. P.; TREZZI, M. M. Resistência de *Eleusine indica* aos inibidores de ACCase. **Planta Daninha**, v. 24, n. 1, p. 163-171, 2006.

VISMARA, L. S.; OLIVEIRA, V. A.; KARAM, D. Revisão de modelos matemáticos da dinâmica do banco de sementes de plantas daninhas em agrossistemas. **Planta Daninha**, v. 25, n. 1, p. 1-11, 2007.

VLEESHOUWERS, L. M.; BOUWMEESTER, H. J.; KARSSSEN, C. M. Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology. **Journal of Ecology**, v. 83, p. 1031-1037, 1995.

VLEESHOUWERS, L. M.; BOUWMEESTER, H. J. A simulation model for seasonal changes in dormancy and germination of weed seeds. **Seed Science Research**, v. 11, n. 1, p. 77-92, 2001.

VOLL, E.; GAZZIERO, D. L. P.; QUINA, E.; KRZYZANOWSKI, F. C. Embebição e germinação de sementes de capim-marmelada (*Brachiaria plantaginea* (Link) Hitchc.). **Revista Brasileira de Sementes**, v. 19, n. 1, p. 58-61, 1997.

WASHITANI, I. A convenient screening test system and a model for thermal germination responses of wild plant seeds: behaviour of model and real seed in the system. **Plant, Cell and Environment**, v. 10, n. 7, p. 587-598, 1987.

WEITBRECHT, K.; MÜLLER, K.; LEUBNER-METZGER, G. First off the mark: early seed germination. **Journal of Experimental Botany**, v. 62, n. 10, p. 3289-3309, 2011.

WHEELER, T. R.; ELLIS, R. H. Seed quality, cotyledon elongation at suboptimal temperatures, and the yield of onion. **Seed Science Research**, v. 1, n. 1, p. 57-67, 1991.

WIECKO, G. Sequential herbicide treatments for goosegrass (*Eleusine indica*) control in bermudagrass (*Cynodon dactylon*) turf. **Weed Technology**, v. 14, n. 4, p. 686-691, 2000.

WIENER, N. **The human use of human beings: cybernetics and society**. 2. ed. Garden City, New York: Doubleday, 1954. 199 p.

WILLIAMS, J.; SHAYKEWICH, C. F. Influence of water matric potential and hydraulic conductivity on the germination of rape (*Brassica napus* L.). **Journal of Experimental Botany**, v. 22, n. 3, p. 586-597, 1971.

WILLING, R. P.; LEOPOLD, A. Cellular expansion at low temperature as a cause of membrane lesions. **Plant Physiology**, v. 71, n. 1, p. 118-121, 1983.

WINDAUER, L. B.; MARTINEZ, J.; RAPOPORT, D.; WASSNER, D.; BENECH-ARNOLD, R. L. Germination responses to temperature and water potential in *Jatropha curcas* seeds: a hydrotime model explains the difference between dormancy expression and dormancy induction at different incubation temperatures. **Annals of Botany**, v. 109, n. 1, p. 265-273, 2012.

WU, C. T.; LEUBNER-METZGER, G.; MEINS, F.; BRADFORD, K. J. Class I beta-1,3-glucanase and chitinase are expressed in the micropylar endosperm of tomato seeds prior to radicle emergence. **Plant Physiology**, v. 126, n. 3, p. 1299-1313, 2001.

YAMASHITA, O. M.; GUIMARÃES, S. C. Germinação das sementes de *Conyza canadensis* e *Conyza bonariensis* em função da disponibilidade hídrica no substrato. **Planta Daninha**, v. 28, n. 2, p. 309-317, 2010.

YAMASHITA, O. M.; MENDONÇA, F. S.; ORSI, J. V. N.; RESENDE, D. D.; KAPPES, C.; GUIMARÃES, S. C. Efeito de doses reduzidas de oxyfluorfen em cultivares de algodoeiro. **Planta Daninha**, v. 26, n. 4, p. 917-921, 2008.

YAMAUCHI, Y.; OGAWA, M.; KUWAHARA, A.; HANADA, A.; KAMIYA, Y.; YAMAGUCHI, S. Activation of gibberellin biosynthesis and response pathways by low temperature during imbibition of *Arabidopsis thaliana* seeds. **The Plant Cell**, v. 16, n. 2, p. 367-378, 2004.

YU, X.; LI, A.; LI, W. How membranes organize during seed germination: three patterns of dynamic lipid remodelling define chilling resistance and affect plastid biogenesis. **Plant Cell Environmental**, v. 38, n. 7, p. 1391-1403, 2015.

ZAMBRANO-NAVEA, C.; BASTIDA, F.; GONZALEZ-ANDUJAR, J. L. A hydrothermal seedling emergence model for *Conyza bonariensis*. **Weed Research**, v. 53, n. 3, p. 213-220, 2013.

ZHANG, H.; TIAN, Y.; ZHOU, D. A modified thermal time model quantifying germination response to temperature for C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> species in temperate grassland. **Agriculture**, v. 5, n. 3, p. 412-426, 2015.

## APÊNDICES

Apêndice I Tabela 8 - Probabilidade de germinação ( $\lambda_{d_{(yrk)}}$ ) de *Eleusine indica* (Continua)

T <sup>1</sup> (°C)	$\Psi^2$ (MPa)	$\gamma_{nr}^3$	dI <sup>4</sup>	d2	d3	d4	d5	d6	d7	d8	d9	d10	d11
12,5	0	0,25053	1,34	7,74	5,36	7,39	5,93	2,28	2,14	3,28	4,37	8,69	7,54
	0,03	0,20010	1,07	6,19	4,28	5,90	4,74	1,82	1,71	2,62	3,49	6,94	6,02
	0,06	0,21774	1,17	6,73	4,66	6,42	5,16	1,98	1,86	2,85	3,80	7,56	6,55
	0,1	0,10267	0,55	3,17	2,20	3,03	2,43	0,93	0,88	1,35	1,79	3,56	3,09
	0,2	0,12385	0,66	3,83	2,65	3,65	2,93	1,12	1,06	1,62	2,16	4,30	3,73
	0,4	0,04575	0,25	1,41	0,98	1,35	1,08	0,42	0,39	0,60	0,80	1,59	1,38
	0,6	0,01118	0,06	0,35	0,24	0,33	0,26	0,10	0,10	0,15	0,20	0,39	0,34
	0,9	0,00000	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	0	0,38833	2,08	12,00	8,31	11,45	9,20	3,53	3,32	5,09	6,78	13,47	11,68
17,5	0,03	0,48044	2,57	14,85	10,28	14,17	11,38	4,36	4,11	6,29	8,38	16,67	14,45
	0,06	0,54043	2,90	16,71	11,56	15,94	12,80	4,91	4,62	7,08	9,43	18,75	16,26
	0,1	0,38457	2,06	11,89	8,23	11,34	9,11	3,49	3,29	5,04	6,71	13,34	11,57
	0,2	0,29796	1,60	9,21	6,37	8,79	7,06	2,71	2,55	3,90	5,20	10,34	8,96
	0,4	0,17982	0,96	5,56	3,85	5,30	4,26	1,63	1,54	2,36	3,14	6,24	5,41
	0,6	0,07702	0,41	2,38	1,65	2,27	1,82	0,70	0,66	1,01	1,34	2,67	2,32
	0,9	0,01009	0,05	0,31	0,22	0,30	0,24	0,09	0,09	0,13	0,18	0,35	0,30
	0	0,89238	4,78	27,59	19,09	26,31	21,14	8,10	7,63	11,69	15,57	30,96	26,84
	0,03	0,76837	4,12	23,75	16,43	22,66	18,20	6,98	6,57	10,07	13,41	26,66	23,11
22,5	0,06	0,84654	4,53	26,17	18,11	24,96	20,05	7,69	7,24	11,09	14,77	29,37	25,47
	0,1	0,72932	3,91	22,55	15,60	21,51	17,28	6,62	6,24	9,55	12,73	25,31	21,94
	0,2	0,56593	3,03	17,49	12,10	16,69	13,41	5,14	4,84	7,41	9,88	19,64	17,02
	0,4	0,49248	2,64	15,22	10,53	14,52	11,67	4,47	4,21	6,45	8,59	17,09	14,81
	0,6	0,26033	1,39	8,05	5,57	7,68	6,17	2,36	2,23	3,41	4,54	9,03	7,83
	0,9	0,04742	0,25	1,47	1,01	1,40	1,12	0,43	0,41	0,62	0,83	1,65	1,43

<sup>1</sup> Temperatura. <sup>2</sup> Potencial Hídrico. <sup>3</sup> Taxa de germinação das sementes. <sup>4</sup> Dia.

Apêndice I Tabela 8 - Probabilidade de germinação ( $\lambda_{d_{(yrk)}}$ ) de *Eleusine indica* (Continuação)

T <sup>1</sup> (°C)	$\Psi^2$ (MPa)	$\gamma_{np}^3$	$dI^4$	d2	d3	d4	d5	d6	d7	d8	d9	dI0	dI1
27,5	0	1,00000	5,36	30,91	21,39	29,49	23,69	9,08	8,55	13,10	17,45	34,70	30,08
	0,03	0,74702	4,00	23,09	15,98	22,03	17,70	6,78	6,39	9,79	13,04	25,92	22,47
	0,06	0,59618	3,19	18,43	12,75	17,58	14,12	5,41	5,10	7,81	10,40	20,69	17,93
	0,1	0,62123	3,33	19,20	13,29	18,32	14,72	5,64	5,31	8,14	10,84	21,56	18,69
	0,2	0,49298	2,64	15,24	10,54	14,54	11,68	4,48	4,22	6,46	8,60	17,11	14,83
	0,4	0,38565	2,07	11,92	8,25	11,37	9,14	3,50	3,30	5,05	6,73	13,38	11,60
	0,6	0,26856	1,44	8,30	5,74	7,92	6,36	2,44	2,30	3,52	4,69	9,32	8,08
	0,9	0,00885	0,05	0,27	0,19	0,26	0,21	0,08	0,08	0,12	0,15	0,31	0,27
	0	1,09293	5,85	33,79	23,38	32,23	25,89	9,93	9,35	14,32	19,07	37,92	32,88
32,5	0,03	0,85422	4,58	26,41	18,27	25,19	20,24	7,76	7,31	11,19	14,91	29,64	25,70
	0,06	1,26695	6,79	39,17	27,10	37,36	30,01	11,51	10,83	16,60	22,11	43,96	38,11
	0,1	1,00678	5,39	31,12	21,53	29,69	23,85	9,14	8,61	13,19	17,57	34,93	30,29
	0,2	0,92156	4,94	28,49	19,71	27,17	21,83	8,37	7,88	12,07	16,08	31,98	27,72
	0,4	0,51418	2,75	15,89	11,00	15,16	12,18	4,67	4,40	6,74	8,97	17,84	15,47
	0,6	0,20696	1,11	6,40	4,43	6,10	4,90	1,88	1,77	2,71	3,61	7,18	6,23
	0,9	0,02083	0,11	0,64	0,45	0,61	0,49	0,19	0,18	0,27	0,36	0,72	0,63
	0	0,69353	3,72	21,44	14,83	20,45	16,43	6,30	5,93	9,09	12,10	24,06	20,86
	0,03	0,75780	4,06	23,43	16,21	22,35	17,95	6,88	6,48	9,93	13,23	26,29	22,80
37,5	0,06	0,69410	3,72	21,46	14,85	20,47	16,44	6,30	5,94	9,09	12,11	24,08	20,88
	0,1	0,65623	3,52	20,29	14,04	19,35	15,55	5,96	5,61	8,60	11,45	22,77	19,74
	0,2	0,60974	3,27	18,85	13,04	17,98	14,44	5,54	5,21	7,99	10,64	21,16	18,34
	0,4	0,35253	1,89	10,90	7,54	10,40	8,35	3,20	3,01	4,62	6,15	12,23	10,60
	0,6	0,23881	1,28	7,38	5,11	7,04	5,66	2,17	2,04	3,13	4,17	8,29	7,18
	0,9	0,12394	0,66	3,83	2,65	3,65	2,94	1,13	1,06	1,62	2,16	4,30	3,73

<sup>1</sup> Temperatura. <sup>2</sup> Potencial Hídrico. <sup>3</sup> Taxa de germinação das sementes. <sup>4</sup> Dia.

Apêndice I Tabela 8 - Probabilidade de germinação ( $\lambda_{d(vrkt)}$ ) de *Eleusine indica* (Continuação)

T <sup>1</sup> (°C)	$\psi^2$ (MPa)	$\gamma_{rv}^3$	dI <sup>4</sup>	d2	d3	d4	d5	d6	d7	d8	d9	d10	d11
	0	0,67437	3,61	20,85	14,42	19,89	15,98	6,12	5,77	8,83	11,77	23,40	20,29
	0,03	0,56700	3,04	17,53	12,13	16,72	13,43	5,15	4,85	7,43	9,90	19,67	17,06
	0,06	0,47898	2,57	14,81	10,24	14,12	11,35	4,35	4,10	6,28	8,36	16,62	14,41
42,5	0,1	0,58962	3,16	18,23	12,61	17,39	13,97	5,35	5,04	7,72	10,29	20,46	17,74
	0,2	0,58292	3,12	18,02	12,47	17,19	13,81	5,29	4,99	7,64	10,17	20,23	17,54
	0,4	0,35993	1,93	11,13	7,70	10,61	8,53	3,27	3,08	4,72	6,28	12,49	10,83
	0,6	0,10291	0,55	3,18	2,20	3,03	2,44	0,93	0,88	1,35	1,80	3,57	3,10
	0,9	0,00531	0,03	0,16	0,11	0,16	0,13	0,05	0,05	0,07	0,09	0,18	0,16

<sup>1</sup> Temperatura. <sup>2</sup> Potencial Hídrico. <sup>3</sup> Taxa de germinação das sementes. <sup>4</sup> Dia.

Apêndice II Tabela 9 - Probabilidade de germinação ( $Ad_{\text{TPRK}}$ ) de *Digitaria insularis*

$T^1$ (°C)	$\Psi^2$ (MPa)	$\gamma_{\text{TP}}^3$	$dI^4$	d2	d3	d4	d5	d6	d7	d8	d9	dI0	dI1	dI2	dI3	
27,5	0	1,00000	7,90	25,44	30,53	26,54	18,08	15,81	4,38	6,13	14,36	10,42	2,14	2,76	2,98	
	0,03	0,63852	5,05	16,24	19,49	16,95	11,54	10,09	2,80	3,91	9,17	6,65	1,37	1,76	1,90	
	0,06	0,68497	5,41	17,42	20,91	18,18	12,38	10,83	3,00	4,20	9,84	7,13	1,47	1,89	2,04	
	0,1	0,79884	6,31	20,32	24,39	21,20	14,44	12,63	3,50	4,89	11,47	8,32	1,71	2,21	2,38	
	0,2	0,59818	4,73	15,22	18,26	15,88	10,81	9,46	2,62	3,66	8,59	6,23	1,28	1,65	1,78	
	0,4	0,13454	1,06	3,42	4,11	3,57	2,43	2,13	0,59	0,82	1,93	1,40	0,29	0,37	0,40	
	0,6	0,00452	0,04	0,11	0,14	0,12	0,08	0,07	0,02	0,03	0,06	0,05	0,01	0,01	0,01	
	0,9	0,00143	0,01	0,04	0,04	0,04	0,03	0,02	0,01	0,01	0,01	0,02	0,01	0,00	0,00	0,00
	0	2,32547	18,38	59,15	70,99	61,73	42,04	36,76	10,19	14,25	33,40	24,22	4,99	6,42	6,92	
32,5	0,03	2,39782	18,95	60,99	73,20	63,65	43,35	37,90	10,51	14,69	34,44	24,98	5,14	6,62	7,13	
	0,06	2,13842	16,90	54,39	65,28	56,76	38,66	33,80	9,37	13,10	30,71	22,27	4,58	5,91	6,36	
	0,1	1,86254	14,72	47,38	56,86	49,44	33,67	29,44	8,16	11,41	26,75	19,40	3,99	5,14	5,54	
	0,2	1,53302	12,12	39,00	46,80	40,69	27,71	24,23	6,72	9,39	22,02	15,97	3,29	4,23	4,56	
	0,4	0,95053	7,51	24,18	29,02	25,23	17,18	15,03	4,17	5,82	13,65	9,90	2,04	2,63	2,83	
	0,6	0,27030	2,14	6,88	8,25	7,17	4,89	4,27	1,18	1,66	3,88	2,82	0,58	0,75	0,80	
	0,9	0,00168	0,01	0,04	0,05	0,04	0,03	0,03	0,01	0,01	0,01	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00
	0	0,40242	3,18	10,24	12,29	10,68	7,27	6,36	1,76	2,47	5,78	4,19	0,86	1,11	1,20	
	37,5	0,03	0,63518	5,02	16,16	19,39	16,86	11,48	10,04	2,78	3,89	9,12	6,62	1,36	1,75	1,89
0,06		0,25346	2,00	6,45	7,74	6,73	4,58	4,01	1,11	1,55	3,64	2,64	0,54	0,70	0,75	
0,1		0,74108	5,86	18,85	22,62	19,67	13,40	11,71	3,25	4,54	10,64	7,72	1,59	2,05	2,20	
0,2		0,67593	5,34	17,19	20,63	17,94	12,22	10,69	2,96	4,14	9,71	7,04	1,45	1,87	2,01	
0,4		0,30352	2,40	7,72	9,27	8,06	5,49	4,80	1,33	1,86	4,36	3,16	0,65	0,84	0,90	
0,6		0,18357	1,45	4,67	5,60	4,87	3,32	2,90	0,80	1,12	2,64	1,91	0,39	0,51	0,55	
0,9		0,00000	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

<sup>1</sup> Temperatura. <sup>2</sup> Potencial Hídrico. <sup>3</sup> Taxa de germinação das sementes. <sup>4</sup>

Apêndice III Tabela 10 - Probabilidade de germinação ( $Ad_{Tupik}$ ) de *Digitaria horizontalis* (Continua)

$T^1$ (°C)	$\Psi^2$ (MPa)	$\gamma_{Tup}^3$	$dI^4$	$d2$	$d3$	$d4$	$d5$	$d6$	$d7$	$d8$	$d9$	$dI0$	$dI1$	$dI2$	$dI3$	
17,5	0	0,24843	4,26	5,78	8,00	7,07	8,92	8,67	6,98	8,70	9,46	4,67	4,48	4,48	7,59	
	0,03	0,21738	3,73	5,06	7,00	6,19	7,81	7,59	6,10	7,62	8,28	4,08	3,92	3,92	6,64	
	0,06	0,24813	4,25	5,77	7,99	7,06	8,91	8,66	6,97	8,69	9,45	4,66	4,48	4,48	7,58	
	0,1	0,21790	3,73	5,07	7,02	6,20	7,83	7,60	6,12	7,63	8,30	4,09	3,93	3,93	6,66	
	0,2	0,12551	2,15	2,92	4,04	3,57	4,51	4,38	3,52	4,40	4,78	2,36	2,26	2,26	3,83	
	0,4	0,08063	1,38	1,88	2,60	2,30	2,90	2,81	2,26	2,82	3,07	1,51	1,45	1,46	2,46	
	0,6	0,01048	0,18	0,24	0,34	0,30	0,38	0,37	0,29	0,37	0,40	0,20	0,19	0,19	0,32	
	0,9	0,00000	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	0	0,78580	13,47	18,28	25,32	22,37	28,23	27,42	22,06	27,53	29,92	14,76	14,18	14,18	14,18	24,01
22,5	0,03	0,82851	14,20	19,27	26,69	23,58	29,76	28,91	23,26	29,03	31,54	15,57	14,95	14,95	25,31	
	0,06	0,74308	12,74	17,29	23,94	21,15	26,69	25,93	20,86	26,03	28,29	13,96	13,41	13,41	22,70	
	0,1	0,60015	10,29	13,96	19,33	17,08	21,56	20,94	16,85	21,03	22,85	11,28	10,83	10,83	18,33	
	0,2	0,54303	9,31	12,63	17,49	15,46	19,51	18,95	15,25	19,03	20,67	10,20	9,80	9,80	16,59	
	0,4	0,23222	3,98	5,40	7,48	6,61	8,34	8,10	6,52	8,14	8,84	4,36	4,19	4,19	7,09	
	0,6	0,00183	0,03	0,04	0,06	0,05	0,07	0,06	0,05	0,06	0,07	0,03	0,03	0,03	0,06	
	0,9	0,00643	0,11	0,15	0,21	0,18	0,23	0,22	0,18	0,23	0,24	0,12	0,12	0,12	0,20	
	0	1,00000	17,14	23,26	32,22	28,47	35,92	34,90	28,08	35,04	38,07	18,79	18,04	18,04	18,05	30,55
	0,03	0,84923	14,55	19,76	27,36	24,17	30,51	29,63	23,85	29,75	32,33	15,95	15,32	15,32	15,33	25,94
27,5	0,06	0,81319	13,94	18,92	26,20	23,15	29,21	28,38	22,83	28,49	30,96	15,28	14,67	14,67	24,84	
	0,1	0,90409	15,50	21,03	29,13	25,73	32,48	31,55	25,39	31,67	34,42	16,99	16,31	16,32	27,62	
	0,2	0,61463	10,53	14,30	19,80	17,50	22,08	21,45	17,26	21,53	23,40	11,55	11,09	11,09	18,78	
	0,4	0,45724	7,84	10,64	14,73	13,02	16,42	15,96	12,84	16,02	17,41	8,59	8,25	8,25	13,97	
	0,6	0,29674	5,09	6,90	9,56	8,45	10,66	10,35	8,33	10,40	11,30	5,57	5,35	5,35	9,07	
	0,9	0,08033	1,38	1,87	2,59	2,29	2,89	2,80	2,26	2,81	3,06	1,51	1,45	1,45	2,45	

<sup>1</sup> Temperatura. <sup>2</sup> Potencial Hídrico. <sup>3</sup> Taxa de germinação das sementes. <sup>4</sup> Dia.

Apêndice III Tabela 10 - Probabilidade de germinação ( $\lambda_{d_{\text{HTRK}}}$ ) de *Digitaria horizontalis* (Continuação)

T <sup>1</sup> (°C)	$\Psi^2$ (MPa)	$\gamma_{\text{HTRK}}^3$	dI <sup>4</sup>	d2	d3	d4	d5	d6	d7	d8	d9	d10	d11	d12	d13	
32,5	0	0,85610	14,67	19,92	27,58	24,37	30,75	29,87	24,04	29,99	32,59	16,08	15,44	15,45	26,15	
	0,03	0,99776	17,10	23,21	32,14	28,40	35,84	34,82	28,02	34,96	37,98	18,74	18,00	18,01	30,48	
	0,06	1,09005	18,68	25,36	35,12	31,03	39,16	38,04	30,61	38,19	41,50	20,48	19,67	19,67	33,30	
	0,1	1,09774	18,81	25,54	35,36	31,25	39,43	38,31	30,82	38,46	41,79	20,62	19,80	19,81	33,54	
	0,2	0,89184	15,29	20,75	28,73	25,39	32,04	31,12	25,04	31,25	33,95	16,75	16,09	16,09	27,25	
	0,4	0,43934	7,53	10,22	14,15	12,51	15,78	15,33	12,34	12,34	15,39	16,73	8,25	7,93	7,93	13,42
	0,6	0,21277	3,65	4,95	6,85	6,06	7,64	7,42	5,97	7,45	8,10	4,00	3,84	3,84	6,50	
	0,9	0,02218	0,38	0,52	0,71	0,63	0,80	0,77	0,62	0,78	0,84	0,42	0,40	0,40	0,68	
	37,5	0	0,90350	15,49	21,02	29,11	25,72	32,45	31,53	25,37	31,65	34,40	16,97	16,30	16,30	27,60
0,03		1,08001	18,51	25,12	34,79	30,74	38,80	37,69	30,33	37,84	41,12	20,29	19,48	19,49	32,99	
0,06		0,92690	15,89	21,56	29,86	26,38	33,30	32,34	26,03	32,47	35,29	17,41	16,72	16,73	28,32	
0,1		1,33177	22,83	30,98	42,90	37,91	47,84	46,47	37,39	46,66	50,70	25,02	24,03	24,03	40,69	
0,2		0,70901	12,15	16,49	22,84	20,18	25,47	24,74	19,91	24,84	26,99	13,32	12,79	12,79	21,66	
0,4		0,42601	7,30	9,91	13,72	12,13	15,30	14,87	11,96	14,93	16,22	8,00	7,69	7,69	13,01	
0,6		0,15228	2,61	3,54	4,91	4,33	5,47	5,31	4,28	5,34	5,80	2,86	2,75	2,75	4,65	
0,9		0,02295	0,39	0,53	0,74	0,65	0,82	0,80	0,64	0,80	0,87	0,43	0,41	0,41	0,70	
42,5		0	0,38529	6,60	8,96	12,41	10,97	13,84	13,44	10,82	13,50	14,67	7,24	6,95	6,95	11,77
	0,03	0,40622	6,96	9,45	13,09	11,56	14,59	14,18	11,41	14,23	15,46	7,63	7,33	7,33	12,41	
	0,06	0,43698	7,49	10,17	14,08	12,44	15,70	15,25	12,27	15,31	16,64	8,21	7,88	7,89	13,35	
	0,1	0,40624	6,96	9,45	13,09	11,56	14,59	14,18	11,41	14,23	15,47	7,63	7,33	7,33	12,41	
	0,2	0,34774	5,96	8,09	11,20	9,90	12,49	12,13	9,76	12,18	13,24	6,53	6,27	6,28	10,62	
	0,4	0,04346	0,74	1,01	1,40	1,24	1,56	1,52	1,22	1,52	1,65	0,82	0,78	0,78	1,33	
	0,6	0,00502	0,09	0,12	0,16	0,14	0,18	0,18	0,14	0,18	0,19	0,09	0,09	0,09	0,15	
	0,9	0,00259	0,04	0,06	0,08	0,07	0,09	0,09	0,07	0,09	0,10	0,05	0,05	0,05	0,08	

<sup>1</sup> Temperatura. <sup>2</sup> Potencial Hídrico. <sup>3</sup> Taxa de germinação das sementes. <sup>4</sup> Dia.

Apêndice IV Tabela 11 - Teste de viabilidade das sementes de *Digitaria insularis*

T <sup>1</sup> (°C)	Rep. <sup>2</sup>	Potencial hídrico (MPa)							
		0	-0,03	-0,06	-0,1	-0,2	-0,4	-0,6	-0,9
(%)									
42,5	R1	100	88	106	65	99	113	92	81
	R2	99	95	94	104	100	107	86	80
	R3	101	95	85	103	96	104	92	80
	R4	97	92	87	106	102	98	94	80
37,5	R1	0	0	0	0	0	5	20	45
	R2	0	0	0	0	0	2	20	56
	R3	0	0	0	0	0	5	25	59
	R4	0	0	0	0	0	12	11	65
32,5	R1	0	0	1	1	1	7	50	96
	R2	1	0	0	1	1	6	65	89
	R3	1	0	1	0	1	7	64	94
	R4	0	2	1	2	2	6	48	85
27,5	R1	11	5	26	5	8	55	98	100
	R2	2	9	10	8	33	84	93	95
	R3	14	15	27	0	26	76	90	87
	R4	12	8	42	8	23	76	93	103
22,5	R1	98	81	94	87	90	94	99	99
	R2	100	90	89	93	90	95	91	91
	R3	99	95	93	91	94	95	96	96
	R4	93	92	96	95	93	95	99	99
17,5	R1	96	96	92	94	95	99	90	90
	R2	95	96	92	93	94	92	94	90
	R3	96	95	92	67	94	90	91	52
	R4	91	96	95	95	94	93	80	86
12,5	R1	92	80	90	60	91	95	88	81
	R2	91	87	94	95	89	92	80	80
	R3	89	89	80	94	90	86	90	80
	R4	90	80	84	92	92	90	91	80

<sup>1</sup> Temperatura. <sup>2</sup> Repetição.

Apêndice V Tabela 12 - Teste de viabilidade das sementes de *Digitaria horizontalis*

T <sup>1</sup> (°C)	Rep. <sup>2</sup>	Potencial hídrico (MPa)							
		0	-0,03	-0,06	-0,1	-0,2	-0,4	-0,6	-0,9
(%)									
47,5	R1	9	25	9	2	0	1	15	1
	R2	3	8	15	3	0	1	8	4
	R3	1	9	5	2	4	1	7	4
	R4	2	20	32	8	3	0	0	0
42,5	R1	2	5	5	3	6	47	48	40
	R2	4	8	5	4	14	35	48	55
	R3	3	3	1	5	7	44	54	33
	R4	2	4	3	5	10	40	29	41
37,5	R1	1	0	0	1	7	33	36	51
	R2	1	1	1	4	28	27	38	49
	R3	0	3	1	1	13	36	40	55
	R4	1	1	3	4	12	50	25	39
32,5	R1	1	0	1	0	2	37	46	72
	R2	0	0	0	0	2	32	61	88
	R3	0	0	0	0	1	14	39	72
	R4	0	1	0	1	1	30	60	93
27,5	R1	5	2	2	1	4	14	39	44
	R2	0	3	3	1	2	24	21	58
	R3	0	4	2	4	4	20	24	51
	R4	11	0	1	1	5	8	19	47
22,5	R1	0	0	0	0	0	1	0	14
	R2	0	1	0	0	0	1	2	5
	R3	2	0	1	0	0	1	1	0
	R4	0	0	1	0	0	0	18	22
17,5	R1	5	45	34	43	22	57	74	64
	R2	27	17	13	18	42	38	77	62
	R3	6	9	17	33	49	67	72	74
	R4	20	28	19	21	57	44	79	82
12,5	R1	68	74	74	80	82	74	74	71
	R2	72	70	67	68	79	72	75	62
	R3	76	69	73	76	65	67	67	79
	R4	71	83	64	87	79	85	73	70
7,5	R1	67	18	61	80	83	72	75	75
	R2	73	73	70	77	76	75	57	79
	R3	54	79	68	70	65	80	77	74
	R4	73	80	71	78	74	69	75	86

<sup>1</sup> Temperatura. <sup>2</sup> Repetição.

Apêndice VI Tabela 13 - Teste de viabilidade das sementes de *E. indica*

T <sup>1</sup> (°C)	Rep. <sup>2</sup>	Potencial hídrico (MPa)							
		0	-0,03	-0,06	-0,1	-0,2	-0,4	-0,6	-0,9
(%)									
47,5	R1	3	1	2	3	3	3	2	1
	R2	1	2	0	1	1	0	3	1
	R3	0	2	3	3	3	5	1	3
	R4	2	0	0	2	0	4	1	3
42,5	R1	2	9	7	4	8	12	20	45
	R2	2	2	4	8	4	9	25	46
	R3	2	8	2	1	11	21	33	32
	R4	4	8	7	8	6	14	17	35
37,5	R1	8	0	5	0	3	0	16	29
	R2	1	2	1	1	2	5	7	16
	R3	0	3	3	1	0	14	5	20
	R4	4	2	2	1	4	2	3	22
32,5	R1	1	0	0	2	1	4	17	33
	R2	2	1	1	1	2	9	25	28
	R3	0	0	0	3	0	8	20	43
	R4	0	0	1	0	8	3	21	40
27,5	R1	2	2	0	2	0	5	14	52
	R2	5	5	1	2	2	5	14	51
	R3	0	2	2	0	0	7	13	48
	R4	3	2	4	0	1	25	17	58
22,5	R1	2	0	1	0	1	2	5	33
	R2	0	1	2	0	2	2	3	41
	R3	2	0	2	0	1	3	7	30
	R4	0	1	0	0	1	0	1	39
17,5	R1	2	0	1	0	4	6	11	50
	R2	0	2	0	0	1	3	11	42
	R3	2	1	0	7	3	4	22	33
	R4	1	0	0	0	1	8	10	40
12,5	R1	36	48	41	53	51	65	81	89
	R2	41	38	35	58	61	61	49	91
	R3	45	30	37	56	56	64	89	87
	R4	32	56	45	64	57	63	76	79
7,5	R1	38	56	56	65	64	66	55	55
	R2	62	51	53	25	65	60	60	65
	R3	45	18	56	62	62	78	63	71
	R4	62	57	64	57	57	70	61	75

<sup>1</sup> Temperatura. <sup>2</sup> Repetição.



## **PPGAgro**

Programa de Pós-Graduação em Agronomia

**Faculdade de Agronomia e Medicina Veterinária - FAMV**