

## REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

### ASPECTOS DA TERMOINIBIÇÃO EM SEMENTES DE ALFACE

JOSÉ LUIZ SANDES DE CARVALHO FILHO<sup>1</sup>; REJANE RODRIGUES DA COSTA E  
CARVALHO<sup>2</sup>

Recebido em 20.04.2011 e aceito em 21.10.2011

<sup>1</sup> Eng. Agrônomo, Dr. em Fitotecnia, Prof. Adjunto I do Departamento de Agronomia - UFRPE, 50740-450. Recife-PE. e-mail: joseluiz.ufrpe@yahoo.com.br

<sup>2</sup> Eng. Agrônoma, Doutoranda em Fitopatologia – UFLA. Lavras-MG. email: rejanercosta@yahoo.com.br

---

**RESUMO:** A germinação de sementes de alface em temperaturas acima dos 30 °C é um problema enfrentado por agricultores e produtores de sementes. Nessas temperaturas a germinação é reduzida ou nula, afetando o estande final e, conseqüentemente a produtividade. Esse problema é denominado termoinibição, sendo afetado por diversos fatores internos e/ou externos à semente. O enfraquecimento do endosperma, a presença de hormônios, a enzima endo-β-mananase e fatores ambientais atuantes durante o desenvolvimento da semente influenciam a termoinibição. Esta revisão visa o esclarecimento a respeito de fatores relacionados com termoinibição em sementes de alface, para minimização de seus efeitos para agricultores e produtores de semente dessa hortaliça. O endosperma é a principal restrição à germinação da semente de alface.

**Termos para indexação:** *Lactuca sativa*; germinação; produção de semente; dormência de sementes

#### THERMOINHIBITION ASPECTS IN SEEDS OF LETTUCE

**ABSTRACT:** The germination of lettuce seeds at temperatures above 30 °C is a problem faced by farmers and seed producers. High temperatures reduce germination decreasing productivity. The thermoinhibition is caused by internal factors and the seed. The weakening of the endosperm, the presence of hormones, the enzyme endo-β-mannanase and environmental factors active during seed development to influence thermoinhibition. This review seeks to clarify the factors related to thermoinhibition in lettuce seeds to minimize their effects circumvent thermoinhibition for farmers and seed producers of lettuce. The endosperm is a major constraint to seed germination of lettuce.

**Index terms:** *Lactuca sativa*; germination; seed production; seed dormancy

---

#### INTRODUÇÃO

As sementes de alface apresentam alta sensibilidade às condições do ambiente. Tal fato ocasiona problemas na germinação ou é responsável pela má qualidade das sementes, afetando a produção de mudas. A alta qualidade das sementes promove uma maior porcentagem de mudas vigorosas, com maior número de folhas, maior altura da parte aérea e comprimento de raízes e maior massa fresca (Franzin et al., 2005), condições estas que podem garantir elevada produtividade.

Sementes de alface germinam em temperaturas positivas próximas a 0 °C, porém a faixa de 18 a 21°C é a mais indicada (AOSA, 1993). Acima de 30 °C ocorre a diminuição ou até mesmo a inibição da germinação, denominada termoinibição (Cantliffe et al., 2000). O mecanismo de ação da

germinação de sementes de alface em altas temperaturas parece estar relacionado com o enfraquecimento do endosperma, o qual permite o crescimento do embrião na temperatura de 35 °C. Esse enfraquecimento tem sido associado com a atuação da enzima endo- $\beta$ -mananase na região micropilar da semente, ao etileno e ao ácido abscísico. A suspensão da germinação em condições de temperatura elevada também é influenciada pelo genótipo (Thompson et al., 1979). Dessa forma, a ação isolada ou conjunta desses fatores determinaria estandes desuniformes e, conseqüentemente, baixas produtividades.

No Brasil, temperaturas acima de 30 °C ocorrem frequentemente causando problemas na germinação das sementes de alface em bandeja ou em semeadura direta. Alguns artifícios são utilizados pelos agricultores, como colocar as bandejas úmidas empilhadas por alguns dias após a semeadura para amenizar o calor. Outra opção é o condicionamento osmótico (priming), metodologia que consiste em colocar as sementes sob condições ótimas de umidade e temperatura por um tempo determinado, fazendo-as chegarem à última fase da germinação mais uniforme, ou seja, no início da protrusão radicular.

Os pré-tratamentos são muito eficientes, mas sua utilização requer trabalho adicional ao agricultor e pode levar a uma diminuição no tempo de armazenamento da semente (Hill et al., 2007). Por isso, outra alternativa pode ser o uso de cultivares tolerantes, sendo interessantes para o plantio em todas as estações e regiões do Brasil.

Nessa questão há uma barreira comercial, pois não há cultivares tolerantes à termoinibição no mercado para serem utilizadas pelos agricultores. Nessa perspectiva, programas de melhoramento são muito interessantes. Para instalação de programas de melhoramento eficientes, ou seja, obtenção de excelentes cultivares num menor tempo possível é fundamental um estudo a respeito do controle genético do caráter termoinibição em sementes de alface, pois esta ferramenta auxiliará na escolha do melhor método de melhoramento, além do momento e forma ideais para realização da seleção.

Por tudo isso, o objetivo deste trabalho é o esclarecimento a respeito de fatores relacionados com termoinibição em sementes de alface, para minimizar o efeito deste fenômeno para agricultores e produtores de semente dessa hortaliça.

## DESENVOLVIMENTO

### 1. Mecanismos envolvidos com a termoinibição

#### 1.1. Enfraquecimento do endosperma

O embrião da semente de alface é completamente envolvido pelo endosperma, tecido vivo que compreende cerca de 8% da massa de matéria seca da semente. A maior parte do endosperma de uma semente de alface consiste de uma dupla camada de células, exceto na região

da micrópila, onde existem três ou mais camadas (Borthwick & Robbins, 1928). A parede celular do endosperma é composta por manose, galactoses, fucose e arabinose, entre outros açúcares (Dutta et al., 1994). Além de fonte de reserva para o embrião, o endosperma aparece como o principal órgão de impedimento do crescimento do embrião em sementes de alface (Sung et al., 2008).

Para ocorrer a germinação há a necessidade de que o embrião consiga romper as barreiras físicas que o envolvem. Este, mesmo alongado, não possui capacidade de romper as barreiras (Hacisalihoglu et al., 1999). Assim, a atividade de enzimas faria o trabalho de enfraquecimento da parede que envolve o embrião, tornando seu desenvolvimento possível.

A mobilização das reservas ou degradação do endosperma requer um número determinado de enzimas que podem ser armazenadas ou sintetizadas novamente dentro das células do próprio endosperma (Dutta et al., 1994), sendo esse, portanto, um tecido autolítico. Dentre essas enzimas, um isolado da endo- $\beta$ -mananase mostrou atividade sobre o substrato composto pela parede do endosperma de sementes de alface (Dutta et al., 1997). Essa atividade está intimamente ligada à composição da parede do endosperma, que é determinada pelo genótipo. A cultivar de alface termosensível DRG (Dark Green Boston) obteve maior quantidade de manose e galactose na parede celular que os genótipos termotolerantes Everglass e PI 251245). Por isso, maiores quantidades de manose e galactose na parede celular podem requerer um maior tempo para a mananase completar a hidrólise, ou seja, enfraquecer o endosperma e, conseqüentemente, retardar a germinação (Nascimento & Cantliffe, 2001).

## 1.2. Etileno

O etileno pode estimular a germinação, assim como a dormência em sementes de diversas espécies. O envolvimento do etileno na germinação de sementes é um fato amplamente conhecido, porém os detalhes do mecanismo ainda são desconhecidos.

Temperaturas acima de 30 °C inibem a produção de etileno em um grande número de tecidos (Yu et al., 1980). Em alface, a produção de etileno ameniza o efeito da termoinibição (Nascimento & Cantliffe, 2002). Tais temperaturas inibem a conversão do 1-aminociclopropano-1-ácido carboxílico (ACC) em etileno em sementes de alface (Khan & Prusinski, 1989).

Provavelmente, a conversão de ACC a etileno diminuiu da mesma forma que a inibição da germinação em alface quando as sementes foram submetidas a altas temperaturas (Nascimento & Cantliffe, 2002). A conversão de ACC em etileno foi mais sensível a 30 °C que a síntese de ACC (Prusinski & Khan, 1990). Esta ação parece ser limitada a etapas iniciais da germinação (Abeles & Lonski, 1969).

Um fator externo, como a luz, pode influenciar fortemente a produção de etileno. Sementes de alface tratadas com luz iniciam a produção de etileno duas horas antes da protrusão radicular, enquanto a produção de etileno no escuro é baixa, além de ser crescente na presença da

luz e constante na sua ausência (Saini et al., 1986). O aumento na quantidade de etileno endógeno induzido pela luz foi essencial para amenizar a termoinibição da germinação de sementes de alface (Nascimento, 2003a).

Nascimento et al. (2000) observaram que a produção de etileno em alguns genótipos de alface foi primeiramente detectada entre 6 e 9 horas após a embebição a 20 °C e entre 9 e 12 horas após a embebição a 35 °C, e tudo ocorreu antes da protrusão radicular, mas após a protrusão, pouco ou nenhum etileno foi detectado porque, provavelmente, esse processo libera o etileno para o ambiente (Nascimento, 2003a).

### 1.3. Ácido Abscísico (ABA)

Há evidência que a sensibilidade para ABA em sementes de alface é aumentada em temperaturas altas; ABA na concentração de 10 µM inibe germinação a 30 °C, mas na concentração de 100 µM não é completamente efetivo a 20 °C (Robertson & Berrie, 1977). O quantidade de ABA necessária para reduzir a germinação de sementes da cultivar de alface Everglades a 36 °C foi menor quando esta foi maturada a temperaturas diurnas e noturnas de 30 °C /20 °C em relação à maturação a 20 °C/10 °C, além da adição de 10 µM de ABA ocasionar a redução da germinação a 20 °C e 36 °C (Hong et al., 2007).

Sementes de alface expostas ao ácido abscísico a 20 °C no escuro apresentaram redução da germinação de forma crescente com o aumento da concentração do hormônio (Cunha & Casali, 1989). Tal redução foi mais acentuada quando os embriões foram expostos diretamente à solução, indicando a existência de uma barreira física nas camadas que os envolvem. Ainda no mesmo estudo, a benziladenina atenuou o efeito do ácido abscísico na germinação das cultivares Colatina e Matosinhos a 20 °C ou 35 °C na luz ou no escuro.

Outros hormônios e a temperatura também podem afetar o efeito do ABA na germinação. Foram testadas as respostas de germinação de sementes de alface cv. Grand Rapids sob temperaturas no escuro e soluções com diferentes hormônios. Em água, todas as sementes germinaram a 18 °C. Em água, solução de GA3 2 µM, solução de fluridone a 30 µM e em fluridone 30 µM + 2 µM GA3, a germinação foi de 0, 13, 86 e 100%, respectivamente, a 28 °C. A 33 °C a germinação foi induzida pelo tratamento combinado com fluridone e GA3, embora o fluridone e o GA3 isolados não foram efetivos, sugerindo que o fluridone atuaria na inibição da biossíntese do ABA e o GA3 no catabolismo do mesmo (Gonai et al., 2004).

### 1.4. Enzima endo-β-mananase

A enzima endo-β-mananase está envolvida com o enfraquecimento da parede celular do endosperma de sementes de alface (Sung et al., 2008). Alguns trabalhos relatam que ela se expressa

no endosperma anteriormente à protrusão radicular e à regulação de sua atividade está relacionada com fatores ligados à germinação (Dutta et al., 1997; Nascimento et al, 2004).

Existe uma relação entre a atividade da endo- $\beta$ -mananase antes da protrusão radicular e a diminuição da resistência ou ruptura do endosperma com a germinação das sementes de alface em altas temperaturas (Nascimento & Cantliffe, 2001). A endo- $\beta$ -mananase poderia ser regulada pelo etileno, e o aumento de sua atividade antes da protrusão radicular contribuiria para o enfraquecimento do endosperma, levando à germinação em altas temperaturas (Nascimento et al, 2004).

Para um maior detalhamento do comportamento da endo- $\beta$ -mananase em alface, realizou-se uma caracterização molecular através do isolamento do cDNA dessa enzima da cultivar Grand Rapids (Wang et al., 2004). A transcrição foi observada apenas em sementes germinadas (15 horas após o período de embebição). Segundo os autores, a síntese de endo- $\beta$ -mananase não ocorre antes do contato da radícula com o endosperma. Ademais, foram identificadas isoformas da enzima que possuem atividades diferenciadas. Isso pode afetar a velocidade de atuação desta enzima sob o endosperma, influenciando a germinação.

Maior atividade da enzima endo- $\beta$ -mananase foi observada uma hora antes da protrusão radicular na cultivar de alface Dark Green Boston (termosensível) quando as sementes foram produzidas sob condição controlada de 30 °C/20 °C que quando em condição de 20 °C/10 °C (Nascimento et al., 2000). Além disso, houve atenuação da termoinibição na produção das sementes a 30 °C/20 °C, independente da cultivar ser termosensível ou termotolerante.

### 1.5. Fatores ambientais durante a fase reprodutiva

Plantas da cultivar Tango de alface submetidas a fotoperíodos longo e curto demonstraram ser afetadas de forma diferente pela termoinibição. Essa cultivar termosensível apresentou germinação de 60% a 30°C quando sua fase reprodutiva foi submetida à fotoperíodo curto, enquanto quando esta mesma fase foi submetida à fotoperíodo longo a germinação foi de 21% (Contreras et al., 2008).

Além do fotoperíodo, a temperatura no ambiente de desenvolvimento da planta-mãe influencia na germinação das sementes em altas temperaturas. As cultivares de alface Dark Green Boston (termosensível) e Everglades (termotolerante) foram expostas a temperaturas diurna e noturna de 30 °C /20 °C e 20 °C/10 °C durante a fase reprodutiva. Em ambas cultivares houve aumento na germinação de sementes quando estas desenvolveram-se a 30 °C/20 °C. A cultivar termotolerante elevou a germinação de 31,3% a 20 °C /10 °C) para 97,7% a 30 °C/20 °C (Kozarewa et al., 2006). A média de dias para ocorrer a germinação também é afetada pela temperatura de desenvolvimento da semente. Temperaturas de 30 °C/20 °C para o desenvolvimento da semente favorecem a germinação em temperaturas mais altas em relação a 20 °C (Sung et al. 1998a).

## 2. Métodos atenuadores da termoinibição em sementes de alface

Algumas tecnologias propiciam a atenuação da termoinibição, podendo até inibir seus efeitos.

### 2.1. Condicionamento osmótico (priming)

O condicionamento osmótico consiste em colocar as sementes em condições de pré-germinação (hidratação, temperatura e tempo de exposição ao processo), podendo uniformizar e/ou acelerar a germinação. Além disso, essa técnica vem sendo considerada promissora em sementes principalmente de olerícolas, que são menos prejudicadas pela secagem após o condicionamento (Santos et al., 2008).

As sementes da cultivar de alface Dark Green Boston, quando embebidas a 20 °C por 8 horas, apresentaram germinação de 87% sob 35 °C e, após 16 horas de embebição, chegou a 97%. Nesse mesmo estudo, observou-se uma interação entre a luz e o condicionamento osmótico, ou seja, na presença de luz, a expressão da termoinibição ocorreu em temperatura de 35 °C (Nascimento, 2003b). A presença da luz está relacionada com a ativação do fitocromo que promove mudanças benéficas à germinação (Marcos Filho, 2005).

Entretanto, trabalhos têm mostrado que a utilização de priming ocasiona perda na longevidade da semente (Tarquis & Bradford, 1992; Hacısalihoglu et al., 1999). Duas cultivares de alface, Big Bem e Parris Island Cos, quando submetidas ao priming, apresentaram longevidade de suas sementes inferior às sementes não condicionadas osmoticamente (Hill et al., 2007).

Estudos têm sido realizados visando aumentar a longevidade da semente pós-priming, como a secagem. As sementes das cultivares de alface Conquistador e Genecorp Green aumentaram sua longevidade pós-priming quando foram submetidas à redução gradativa da umidade (Schwember & Bradford, 2005).

### 2.2. Tolerância genética à termoinibição

A tolerância genética à termoinibição em cultivares de alface está relatada em alguns trabalhos. Menezes et al. (2000) avaliaram a germinação das cultivares de alface Elisa, Regina e Rainha de Maio nas temperaturas de 20 °C, 25 °C, 20 °C-30 °C, 30 °C e 35 °C na ausência e na presença de luz. Esses autores verificaram que na ausência de luz em temperaturas acima de 20 °C houve redução significativa na porcentagem de germinação das cultivares Elisa e Rainha de Maio. 'Regina' teve sua porcentagem de germinação significativamente reduzida apenas a 35 °C. Na presença de luz, 'Elisa' e 'Regina' reduziram a germinação a 35 °C, enquanto que para a Rainha de Maio essa redução ocorreu a partir de 20 °C. Em outro estudo, observou-se menor exigência de força,

no teste de pontuação, para penetrar o endosperma naquelas sementes provenientes dos genótipos Everglades e PI 251242 termotolerantes (Sung et al., 1998b).

Poucos trabalhos têm sido descritos na literatura a respeito dos mecanismos genéticos ligados à termoinibição. QTLs associados à germinação e ao desenvolvimento da plântula foram identificados a partir do cruzamento entre *Lactuca serriola* (UC96US23) e 'Salinas' (Argryris et al., 2005). Esse estudo foi realizado com progênies F8 desenvolvidas pelo método SSD e a produção das sementes foi realizada em três locais. Um mapa genético foi construído. Os mesmos QTLs foram associados à germinação e ao desenvolvimento de plântulas, sugerindo pleiotropia. Ademais, o QTL Htg6.1 obteve estimativa de herdabilidade de 0,84 e variância fenotípica variando de 23% a 25%. Posteriormente, elucidou-se que o alelo Htg6.1, derivado de UC96US23, é potencialmente um gene recessivo e pode estar relacionado com a biossíntese do ácido abscísico ou eventos relacionados ao ácido giberélico (Argryris et al., 2008).

Ainda não há relatos sobre a estimação de parâmetros genéticos e fenotípicos ligados à termoinibição em sementes de alface ou qualquer informação genética envolvendo apenas a espécie *Lactuca sativa*. Essas informações seriam de suma importância para o desenvolvimento de cultivares de alface termotolerantes de qualidade.

Novos estudos genéticos, como utilização de marcadores moleculares, podem auxiliar futuros programas de melhoramento, buscando tolerância à termoinibição da germinação de sementes de alface em altas temperaturas.

### CONCLUSÕES

O endosperma é o principal obstáculo da germinação de sementes de alface sob temperaturas elevadas. A ação de enzimas e hormônios nessa região influencia o enfraquecimento do endosperma favorecendo a germinação. O genótipo confere uma espessura do tegumento diferenciada às cultivares podendo dificultar a germinação das sementes de alface.

### REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABELES, F.B.; LONSKI, J. Stimulation of lettuce seed germination by ethylene. **Plant Physiology**, v.44, p.277-280, 1969.
- AOSA – ASSOCIATION OF OFFICIAL SEED ANALYSTS. Rules for testing seeds. **Journal of Seed Technology**, v.16, p.1-113, 1993.
- ARGRYRIS, J.; TRUCO, M.J.; OCHOA, O.; KNAPP, S.J.; STILL, D.W.; LENSSEN, G.M.; SCHUT, J.W.; MICHELMORE, R.W.; BRADFORD, K.J. Quantitative trait loci associated with seed and seedling traits in *Lactuca*. **Theoretical Applied Genetic**, v.111, p.1365-376, 2005.
- ARGRYRIS, J.; DAHAL, P.; TRUCO, M.J.; OCHOA, O.; STILL, D.W.; MICHELMORE, R.W.; BRADFORD, K.J. Genetic analysis of lettuce seed thermoinhibition. **Acta Horticulturae** (ISHS), v.782, p.23-34, 2008.

BORTHWICK, H.A.; ROBBINS, W.W. Lettuce seed and its germination. **Hilgardia**, v.3, n.11, p.275-304, 1928.

CANTLIFFE, D.J.; SUNG, Y.; NASCIMENTO, W.M. Lettuce seed germination. **Horticultural Reviews**, v.24, p.229-275, 2000.

CONTRERAS, S.; BENNETT, M.A.; METZGER, J.D.; TAY, D. Maternal light environment during seed development affects lettuce seed weight, germinability and storability. **Hortscience**, v.43, n.3, p.845-852, 2008.

CUNHA, R.; CASALI, V.W.D. Efeito de substâncias reguladoras de crescimento sobre a germinação de sementes de alface. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v.1, n.2, p.121-132, 1989.

DUTTA, S.; BRADFORD, K.J.; NEVINS, D.J. Cell-wall autohydrolysis in isolated endosperms of lettuce (*Lactuca sativa* L.). **Plant Physiology**, v.104, n.2, p.623-628, 1994.

DUTTA, S.; BRADFORD, K.J.; NEVINS, D.J. Endo- $\beta$ -mannanase present in cell wall extracts of lettuce endosperm prior to radicle emergence. **Plant Physiology**, v.113, n.1, p.155-161, 1997.

FRANZIN, S.M.; MENEZES, N.L.; GARCIA, D.C.; SANTOS, O.S. Efeito da qualidade das sementes sobre a formação de mudas de alface. **Horticultura Brasileira**, v.23, n.2, p.193-197, 2005.

GONAI, T.; KAWAHARA, S.; TOUGOU, M.; SATOH, S.; HASHIBA, T.; HIRAI, N.; KAWAIDE, H.; KAMIYA, Y.; YOSHIOKA, T. Absciscic acid in the thermoinhibition of lettuce seed germination and enhancement of its catabolism by gibberellin. **Journal of Experimental Botany**, v.55, n.394, p.111-118, 2004.

HACISALIHOGU, G.; TAYLOR, A.G.; PAINE, D.H.; HILDEBRAND, M.B.; KHAN, A.A. Embryo elongation and germination rates as sensitive indicators of lettuce seed quality: Priming and aging studies. **Hortscience**, v.34, n.7, p.1240-243, 1999.

HILL, H.J.; CUNNINGHAM, J.D.; BRADFORD, K.J.; TAYLOR, A.G. Primed lettuce seeds exhibit increased sensitivity to moisture content during controlled deterioration. **Hortscience**, v.42, n.6, p.1436-439, 2007.

HONG, J.; CANTLIFFE, D.J.; KOZAREWA, I. Sensitivity of lettuce seeds with reduced response to ethylene to absciscic acid during germination. **Hortscience**, v.42, n.4, p.998, 2007.

KHAN, A.A.; PRUSINSKI, J. Kinetin enhanced 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid utilization during alleviation of high temperature stress in lettuce seeds. **Plant Physiology**, v.91, p.733-737, 1989.

KOZAREWA, I.; CANTLIFFE, D.J.; NAGATA, R.T.; STOFFELLA, P.J. High maturation temperature of lettuce seeds during development increased ethylene production and germination at elevated temperatures. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v.131, n.4, p. 564-570, 2006.

MARCOS FILHO, J. **Fisiologia de sementes de plantas cultivadas**. Piracicaba: FEALQ, 2005, 495p.

MENEZES, N.L.; SANTOS, O.S.; NUNES, N.P.; SCHMIDT, D. Qualidade fisiológica de sementes de alface submetidas a diferentes temperaturas na presença e ausência de luz. **Ciência Rural**, v.30, n.6, p.941-945, 2000.

NASCIMENTO, W.M. Ethylene and lettuce seed germination. **Scientia Agricola**, v.60, n.3, p.601-606, 2003a.

NASCIMENTO, W.M. Preventing thermoinhibition in a thermosensitive lettuce genotype by seed imbibition at low temperature. **Scientia Agricola**, v.60, n.3, p.477-480, 2003b.

NASCIMENTO, W.M.; CANTLIFFE, D.J. Germinação de sementes de alface sob altas temperaturas. **Horticultura Brasileira**, Brasília, v.20, n.1, p.103-106, 2002.

NASCIMENTO, W.M.; CANTLIFFE, D.J.; HUBER, D.J. Ethylene evolution and endo-b-mannanase activity during lettuce seed germination at high temperature **Scientia Agricola**, v.61, n.2, p.156-163, 2004.

NASCIMENTO, W.M.; CANTLIFFE, D.J.; HUBER, D.J. Thermotolerance in lettuce seeds: Association with ethylene and endo-b-mannanase. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v. 125, n.4, p.518-24. 2000.

NASCIMENTO, W.M.; CANTLIFFE, D.J. Composição química do endosperma, atividade enzimática e sua associação com a germinação das sementes de alface em altas temperaturas. **Revista Brasileira de Sementes**, v.23, n.2, p.121-126, 2001.

PRUSINSKI, J.; KHAN, A.A. Relationship of ethylene production to stress alleviation in seeds of lettuce cultivars. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v.115, p.294-298, 1990.

ROBERTSON J.; BERRIE, A.M.M. Abscisic acid and the germination of thermodormant lettuce fruits (*Lactuca sativa* cv. Grand Rapids). The fate of isotopically labeled abscisic acid. **Physiologia Plantarum**, v.39, p.51-59, 1977.

SAINI, H.S.; CONSOLACION, E.D.; BASSI, P.K.; SPENCER, M.S. Requirement for ethylene synthesis and action during relief of thermoinhibition of lettuce seed germination by combinations of gibberellic acid, kinetin, and carbon dioxide. **Plant Physiology**, v.81, p.950-953, 1986.

SANTOS, M.C.A.; AROUCHA, E.M.M.; SOUZA, M.S.; SILVA, R.F.; SOUSA, P.A. Condicionamento osmótico de sementes. **Caatinga**, v.21, n.2, p.1-6, 2008.

SCHWEMBER, A.; RADFORD, K.J. Drying rates following priming affect temperature sensitivity of germination and longevity of lettuce seeds. **Hortscience**, v.40, n.3, p.778-781, 2005.

SUNG, Y.; CANTLIFFE, D.J.; NAGATA, R.T.; NASCIMENTO, W.M. Structural changes in lettuce seed during germination at high temperature altered by genotype, seed maturation temperature, and seed priming. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v.133, n.2, p. 300-311, 2008.

SUNG, Y.; CANTLIFFE, D.J.; NAGATA, R.T. Seed developmental temperature regulation of thermotolerance in lettuce. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v. 123, n.4, p. 700-705, 1998a.

SUNG, Y.; CANTLIFFE, D.J.; NAGATA, R.T. Using a puncture test to identify the role of seed coverings on thermotolerant lettuce seed germination. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v. 123, n.6, p. 1102-1106, 1998b.

TARQUIS, A.M.; BRADFORD, K.J. Prehydration and priming treatments that advance germination also increase the rate of deterioration of lettuce seeds. **Journal of Experimental Botany**, v.43, p.307-37, 1992.

THOMPSON, P.A.; COX, S.A; SANDERSON, R.H. Characterization of the germination responses to temperature of lettuce (*Lactuca sativa* L.) achenes. **Annals of Botany**, v.43, p.319-334, 1979.

WANG, A.; LI, J.; BEWLEY, J.D. Molecular cloning and characterization of an endo- $\beta$ -mannanase gene expressed in the lettuce endosperm following radical emergence. **Seed Science Research**, v.14, p.267-276, 2004.

YU, Y.B.; ADAMS, D.O.; YANG, S.F. Inhibition of ethylene production by 2,4 dinitrophenol and high temperature. **Plant Physiology**, v.66, p.286-290, 1980.

★★★★★