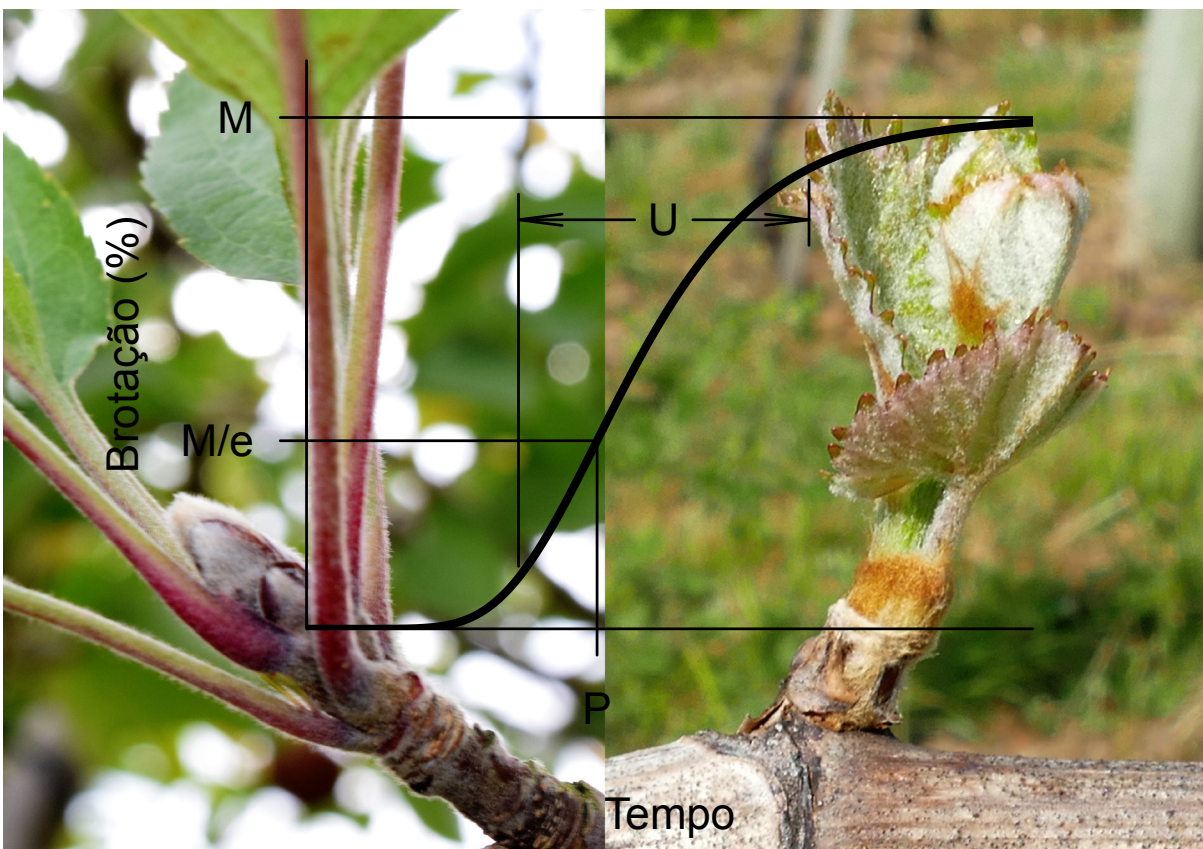


CIRCULAR TÉCNICA

151

Bento Gonçalves, RS
Agosto, 2020

Modelo matemático para avaliação da dormência em gemas de plantas frutíferas de clima temperado

Flávio Bello Fialho
Henrique Pessoa dos Santos
Rafael Anzanello

Modelo matemático para avaliação da dormência em gemas de plantas frutíferas de clima temperado¹

Introdução

Todas espécies perenes de clima temperado durante o inverno entram em um estado de dormência, que é definido como um período de suspensão temporária do crescimento visível dos tecidos. A dormência é um estado fisiológico para a sobrevivência das espécies em condições ambientais extremas, como baixas temperaturas ou deficit hídrico, e pode ocorrer em três formas: **paradormência**, caracterizada pela inibição do crescimento de tecidos coordenado por outro órgão da planta, como na dominância apical; **ecodormência**, causada por restrições ambientais temporárias, como ausência de calor ou água; e **endodormência**, uma condição intrínseca da gema, impedindo o crescimento meristemático (Lang et al., 1987). Esta última forma de dormência se estabelece de modo gradual e progressivo, pela ocorrência de mudanças no fotoperíodo e, principalmente, de baixas temperaturas durante o outono, com eventos bioquímicos, fisiológicos e anatômicos específicos que paralisam o crescimento vegetativo nas gemas e proporcionam tolerância das plantas ao frio durante o inverno. Uma vez acionada, a endodormência permanecerá ativa até que as gemas passem por um período de dias sob temperaturas baixas. O tempo de exposição ao frio desde o momento da indução até a superação da endodormência é denominado “requerimento de frio”, cuja duração mínima varia entre gemas na mesma planta, mas principalmente entre espécies e cultivares.

Pelo fato de ser uma característica herdável, o controle fisiológico e bioquímico deste requerimento de frio tem sido fortemente associado ao controle

¹ Flávio Bello Fialho, engenheiro agrônomo, Ph.D. em Engenharia Agrícola e Biológica, pesquisador da Embrapa Uva e Vinho, Bento Gonçalves, RS; Henrique Pessoa dos Santos, engenheiro agrônomo, Doutor em Fisiologia Vegetal, pesquisador da Embrapa Uva e Vinho, Bento Gonçalves, RS; Rafael Anzanello, engenheiro agrônomo, Doutor em Fitotecnia, pesquisador do Departamento de Diagnóstico e Pesquisa Agropecuária da Secretaria da Agricultura, Pecuária e Desenvolvimento Rural do Rio Grande do Sul, Veranópolis, RS.

genético (Falavigna et al., 2015; Miotto et al., 2019). Normalmente, genótipos de brotação mais precoce na primavera necessitam de um menor acúmulo de frio para superar a dormência, enquanto que em genótipos mais tardios, a brotação só retorna aos níveis normais após um período mais longo de acúmulo de frio (Hauagge & Cummings, 1991). Após esse período de frio, a gema supera o estado de endodormência e retorna a uma condição fisiológica sem restrição endógena para o crescimento vegetativo, podendo brotar quando dispor de umidade e dias quentes na primavera. Portanto, inicialmente no outono, as baixas temperaturas contribuem para a indução da endodormência, paralisando o crescimento e atingindo a aclimação ao frio. Contudo, na sequência, estas mesmas baixas temperaturas contribuem para a superação deste estado fisiológico, retomando o crescimento ativo após atingir a soma do requerimento de frio de cada genótipo.

Considerando o processo evolutivo, a endodormência se apresenta como um mecanismo adaptativo que permite às plantas tolerarem as temperaturas congelantes do inverno, impedindo a permanência de tecidos vegetativos e fragilizados durante esse período (Hawerroth et al., 2010). A necessidade de acumular um período de frio (requerimento) para superação da endodormência faz com que as gemas só estejam aptas para brotar quando as condições térmicas estiverem realmente favoráveis, o que, portanto, restringe a brotação no meio do inverno se houver pequenas oscilações de temperatura. No fim do inverno e início da primavera, quando a gema já atingiu o requerimento total de frio, a persistência de temperaturas amenas (primavera com dias frios) condiciona um atraso de brotação para as gemas, que é associado a condição térmica do ambiente (ecodormência). Neste caso, a restrição de brotação irá persistir até o momento em que as condições térmicas sejam favoráveis ao crescimento e desenvolvimento normal da planta. Nesta fase, também pode haver contrastes na “exigência de calor” entre genótipos, o que condiciona variações nas datas de brotação.

Nas condições climáticas das principais regiões de origem das espécies frutíferas de clima temperado, como Ásia, Europa e América do Norte, onde a disponibilidade de frio é abundante durante o inverno, o requerimento de frio dos genótipos não se apresenta como um fator limitante para a produção. Contudo, quando essas plantas são cultivadas em regiões com clima subtropical, este requerimento de frio passa a ser um fator determinante para o

contraste de produção entre locais, genótipos e ciclos. No sul do Brasil, as regiões produtoras de espécies frutíferas de clima temperado são consideradas marginais em disponibilidade de frio e com grandes variações entre locais e ciclos (Petri et al., 2017). Normalmente ocorrem grandes variações de um ano para outro, com a ocorrência frequente de anos com insuficiência de horas de frio para a superação da endodormência. Este cenário tende a piorar se considerarmos as previsões de mudanças climáticas para o sul do Brasil, as quais consideram aumentos da temperatura média e, conseqüentemente, redução no número de horas de frio (Cardoso et al., 2012). Nas condições de inverno com temperaturas amenas, as gemas não recebem frio por tempo suficiente para acionar e aprofundar de modo uniforme o estado fisiológico de dormência, resultando em grande desuniformidade na capacidade de brotação entre gemas na planta. Como conseqüência, as plantas apresentam queda no percentual total de gemas brotadas e variações nos estágios fenológicos seguintes (ex.: floração), impactando diretamente na produção e na qualidade dos frutos. Portanto, o estudo da endodormência se torna importante para todas as espécies de clima temperado que são cultivadas nas regiões Sul e Sudeste do Brasil, como maçã, pera, uva, pêssigo e outras. O foco é basicamente para os locais em que a endodormência é acionada (frio no outono) mas não se dispõe de uma soma de frio suficiente para a superação deste estado fisiológico. Em regiões tropicais, com ausência total de frio, a endodormência não é acionada e já têm sido elaborados ajustes de manejo para o cultivo de algumas espécies frutíferas de clima temperado, como videira, macieira e pereira, com foco principal no controle da paradormência (dominância apical) e da ecodormência (ex.: manejo hídrico), possibilitando até mais de uma safra por ano (Lopes et al., 2018).

Antes do início da endodormência no outono, a capacidade de brotação das gemas é alta nas regiões subtropicais. Contudo, após a ocorrência dos primeiros dias frios no outono, a indução da endodormência diminui essa capacidade de brotação. Nesse estado fisiológico, mesmo em condições favoráveis, as gemas demoram mais para brotar e a maioria não brota. O nível de endodormência das gemas de um mesmo genótipo pode variar em função de fatores endógenos e ambientais (Hawerth et al., 2010). Como conseqüência dessa variabilidade, quando as condições ambientais se tornam adequadas, as gemas não brotam simultaneamente. Mesmo em condições favoráveis de temperatura e umidade, as gemas, após a endodormência,

passam por um período de latência inicial e lentamente começam a brotar em velocidade crescente até atingir uma taxa máxima de brotação. Esta taxa então diminui, aproximando-se de zero quando todas as gemas aptas tiverem brotado. Quando o percentual de brotação é monitorado ao longo do tempo, o resultado gráfico deste processo é uma curva de evolução que se aproxima do modelo sigmoide (Anzanello et al., 2014a; Anzanello et al., 2018), o que deve ser considerado nos ajustes matemáticos deste processo.

Para caracterização matemática da capacidade de brotação das gemas e, conseqüentemente, do estado de endodormência, há modelos que estimam o fenótipo de brotação com base no acúmulo de frio durante o outono e inverno. Tais modelos permitem auxiliar na tomada de decisão quanto à necessidade de aplicação de insumos indutores de brotação em pomares, com base na disponibilidade de frio anual e no requerimento térmico de cada genótipo. De modo geral, os modelos relacionam o acúmulo de frio com o efeito desta condição para a superação da endodormência e, conseqüentemente para se atingir a máxima brotação. A maneira mais comum de se medir o acúmulo de frio é através do registro de horas de frio (HF), o qual representa a soma de tempo, em horas, quando a temperatura do ar está menor ou igual a 45 °F (graus Fahrenheit), que é equivalente a 7,2 °C (graus Celsius) (Weinberger, 1950b). Além disso, há modelos que consideram uma faixa de temperatura mais ampla para o frio, como os modelos de Utah (Richardson et al., 1974) e de Carolina do Norte (Shaltout & Unrath, 1983), os quais avaliam a qualidade do frio acumulado durante o outono e inverno, conferindo pesos em cada faixa de temperatura. Embora esses modelos sejam utilizados no Brasil, eles são baseados em experimentos de dormência realizados com diferentes genótipos e condições climáticas, tendo sido ajustados principalmente para frutíferas temperadas na América do Norte, onde as temperaturas de outono e inverno são regularmente baixas (Weinberger, 1950a; Richardson et al., 1974; Shaltout & Unrath, 1983). No entanto, para as regiões produtoras de frutas no sul do Brasil, onde ocorrem grandes flutuações de temperatura, esses modelos tendem a ser menos consistentes e precisos entre anos (Felippeto et al., 2013). Portanto, nestas condições torna-se importante uma caracterização mais detalhada da evolução da dormência em genótipos com diferentes requisitos de frio, visando o ajuste ou desenvolvimento de modelos mais eficazes para a predição do potencial de brotação nesta realidade climática local. Outro detalhe importante é que a maioria das modelagens

atualmente disponíveis foram ajustados com foco na evolução da etapa de superação da endodormência, sem considerar em conjunto as etapas de indução e de profundidade do estado de dormência. Como a superação da condição máxima de brotação tem sido associada à etapa de indução e ao nível de profundidade de dormência que estavam as gemas (Anzanello et al., 2014a; Anzanello et al., 2018), para uma modelagem mais eficaz da endodormência, principalmente em condições subtropicais, torna-se necessário sempre considerar na modelagem o conjunto de todas as fases da evolução deste processo, em relação às condições locais de temperatura.

O monitoramento da capacidade de brotação de gemas a partir de um determinado instante de tempo de exposição ao frio e calor, tem sido a base dos estudos de modelagem da dormência. A partir desta mesma estratégia e com aprimoramento das condições experimentais (Anzanello et al., 2014b), considerou-se em conjunto a evolução de todo o processo (indução a superação) visando caracterizar parâmetros importantes para avaliar a capacidade de brotação. Além do aspecto fitotécnico, identificando o estado de dormência para tomada de decisão no manejo, esses parâmetros podem servir de referência em estudos básicos para se esclarecer os mecanismos fisiológicos envolvidos durante as mudanças do estado de dormência com o acúmulo de HF.

O presente trabalho estabelece uma metodologia de avaliação de dados de dormência e brotação, explorando esses dois aspectos. Inicialmente, são comparados dois modelos de brotação acumulada em função do tempo e são definidos parâmetros para caracterizar a brotação. Numa segunda etapa, o processo da dormência em si é avaliado, considerando as mudanças nos parâmetros de brotação causadas pelo acúmulo de frio e definindo-se modelos para a evolução de cada um dos parâmetros. A partir de uma modelagem precisa, produtores e técnicos poderão dispor de uma importante ferramenta para a tomada de decisão nas práticas de manejo de brotação, diminuindo gastos e elevando a eficiência de tratamentos químicos, em termos de dosagens e impactos ambientais.

Curvas de brotação

Após satisfazer as necessidades de acúmulo de frio que uma gema possui para superar a endodormência ao longo do período hibernar, a brotação continua inibida enquanto durar o frio. Quando as condições ambientais em torno da gema elevam a temperatura, essa restrição externa causada pelo frio desaparece e o meristema inicia o processo de brotação. Em condições experimentais, a avaliação da brotação de uma gema individual é feita medindo-se o período de tempo entre o momento de mudança nas condições ambientais (geralmente ao transferir a gema de uma câmara fria para uma câmara de crescimento) e a data de brotação (medida quando a gema atinge o estado de “ponta verde”), ou registrando-se que a gema não brotou dentro de todo período de observação (Anzanello, 2014b).

Para poder avaliar o nível de brotação e a intensidade da dormência, é necessário usar uma unidade experimental composta por um grupo de gemas (preferencialmente com 20 ou mais gemas), em vez de uma gema individual. Num grupo uniforme, as gemas podem ou não brotar, e a brotação pode ocorrer mais cedo ou mais tarde. A curva de brotação descreve o percentual acumulado de gemas brotadas ao longo do tempo e geralmente tem um formato sigmoide, em que a brotação inicia devagar, acelera e depois diminui de intensidade. O primeiro passo para a análise da brotação de gemas é descrever a curva de brotação, usando parâmetros que a representem.

Curva simétrica x curva assimétrica

A brotação de gemas ao longo do tempo foi modelada usando duas funções sigmóides diferentes, para testar qual seria a mais adequada. A curva de Gompertz (Fialho, 1999) é uma função sigmoide assimétrica representada pela forma:

$$Y = a \cdot e^{-b \cdot e^{-c \cdot x}}$$

onde a , b e c são os parâmetros originais. Essa função pode ser reparametrizada (transformada numa função equivalente com novos parâmetros que são função dos antigos), definindo-se três novos parâmetros com significado bio-

lógico. Brotação máxima (M) é definida como o limite da função quando o tempo tende ao infinito:

$$M = \lim_{x \rightarrow \infty} Y = a$$

Precocidade (P) é definida como o momento em que ocorre o ponto de inflexão da curva (quando a taxa de brotação para de acelerar e começa a desacelerar), no qual a segunda derivada é igual a zero e, conseqüentemente, a brotação é igual a 1/e (cerca de 37%) do máximo:

$$P = x_{\left[\frac{d^2 Y}{dx^2} = 0\right]} = \frac{\ln(b)}{c}$$

Uniformidade (U) é definida como o intervalo de tempo entre os momentos em que a brotação atinge 10% e 90% do máximo:

$$U = x_{[Y=0,9M]} - x_{[Y=0,1M]} = \frac{\ln(\ln(0,1)/\ln(0,9))}{c} = \frac{3,0844}{c}$$

Usando essas relações com a evolução da brotação de gemas, a função de Gompertz pode ser reescrita como:

$$Y = M \cdot e^{-e^{-3,0844 \frac{(x-P)}{U}}}$$

A principal diferença entre a função de Gompertz e as funções sigmóides simétricas é no ponto de inflexão P, que, nas últimas, sempre ocorre quando a brotação é igual a M/2. Entre as funções simétricas, a logística se destaca por sua simplicidade. Ela é representada na forma:

$$Y = \frac{a}{1 + e^{-b \cdot (x-c)}}$$

onde a, b e c são os parâmetros. Essa função pode ser reparametrizada usando os mesmos critérios da função de Gompertz. Brotação máxima (M) é definida como o limite da função quando o tempo tende ao infinito

$$M = \lim_{x \rightarrow \infty} Y = a$$

Precocidade (P) é definida como o momento em que ocorre o ponto de inflexão da curva, no qual a segunda derivada é igual a zero e a brotação é igual a 50% do máximo:

$$P = x_{\left[\frac{d^2 Y}{dx^2} = 0\right]} = c$$

Uniformidade (U) é definida como o intervalo de tempo entre os momentos em que a brotação atinge 10% e 90% do máximo:

$$U = x_{[Y=0,9M]} - x_{[Y=0,1M]} = \frac{\ln\left(\frac{1/0,1-1}{1/0,9-1}\right)}{b} = \frac{4,39445}{b}$$

Usando essas relações, a função logística pode ser reescrita como:

$$Y = \frac{M}{1 + e^{-4,39445 \cdot \frac{(x-P)}{U}}}$$

As funções de Gompertz e logística e os seus respectivos parâmetros estão representados na Figura 1, onde se pode observar claramente a diferença entre as duas.

Para testar qual modelo se ajusta melhor às curvas de brotação, a função de Gompertz (assimétrica) e a função logística (simétrica) foram ajustadas a uma série de experimentos realizados em câmaras de crescimento na Embrapa Uva e Vinho, para avaliar a brotação de gemas de macieira e videira. As estacas foram coletadas de pomares e vinhedos comerciais de locais diversos, submetidas a diferentes tratamentos térmicos (períodos e regimes de frio) e transferidas para uma câmara de crescimento, onde a data de brotação (ponta verde) das gemas foi avaliada com temperatura de 25 °C e 75% de umidade relativa do ar. Considerando as diferentes combinações de experimento, tratamento, cultivar e tipo de gema (apical ou lateral), e descartando-se as combinações com brotação insuficiente para ser avaliada, um total de 121642 gemas de 1244 conjuntos de dados foi considerado neste estudo. As funções de Gompertz e logística foram ajustadas a cada conjunto de dados individualmente e o R² correspondente foi calculado e usado como

base para comparação dos modelos, considerando que ambos têm o mesmo número de parâmetros.

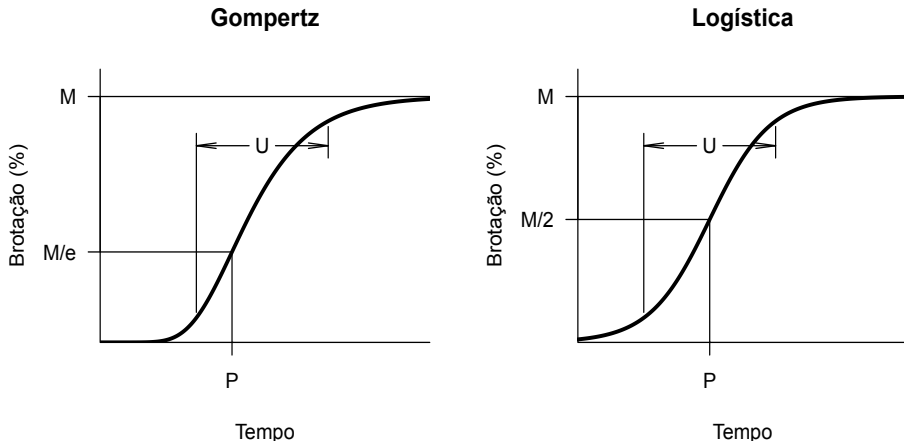


Figura 1. Representação das funções sigmóides de Gompertz (assimétrica) e logística (simétrica). M representa a brotação máxima, P a precocidade e U a uniformidade. A principal diferença entre as curvas está no ponto de inflexão, onde é medido P , que ocorre exatamente na metade da brotação na função logística, mas ocorre antes na função de Gompertz.

O resultado da comparação entre os dois modelos é apresentado na Figura 2. Em geral, ambas as funções se ajustam bem aos dados. Em 78% dos casos, a função de Gompertz se ajustou melhor que a logística, e o R^2 médio foi ligeiramente maior com a função de Gompertz (0,987 contra 0,985). Entretanto, nos poucos casos em que a diferença no R^2 entre os dois modelos foi maior que 2% (mostrado na Figura 2 como os pontos fora da região entre as duas linhas curvas), a função de Gompertz foi pior com maior frequência (2,73%) que a função logística (0,24%). Esses casos geralmente ocorreram quando o ajuste de ambas as funções ficou abaixo da média. De uma forma geral, o modelo de Gompertz se apresenta mais adequado para modelagem da curva de brotação, mas ambos podem ser usados. Considerando que algumas gemas podem brotar muito tempo depois do final do período de frio, é esperado que a curva de brotação assimétrica, com a brotação ocorrendo mais rapidamente na primeira metade da curva que na segunda, represente melhor a realidade.

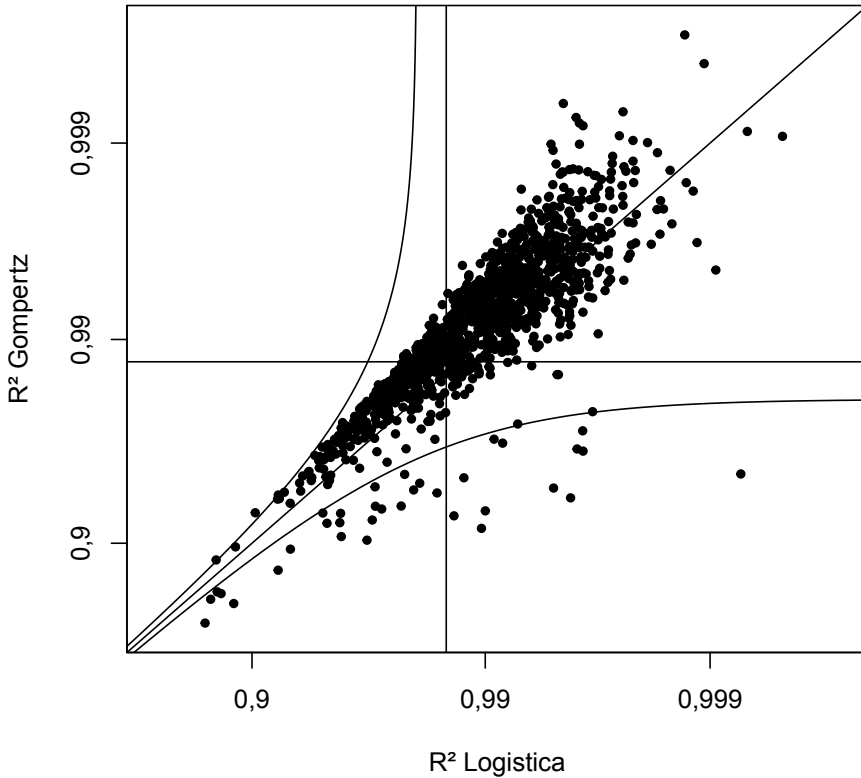


Figura 2. Comparação entre os modelos das funções de Gompertz e logística na análise de dados de brotação. Cada ponto representa um conjunto de dados. Pontos acima da linha diagonal foram melhor estimados pela função de Gompertz, enquanto pontos abaixo dessa linha foram melhor estimados pela função logística. As linhas curvas representam um limite arbitrário de 2% na diferença entre os R^2 das duas funções. As linhas horizontal e vertical no centro do gráfico representam o R^2 médio de cada uma das funções.

Estimativa robusta dos parâmetros de brotação

Cada um dos três parâmetros de brotação pode ser calculado diretamente a partir dos dados, sem a necessidade de ajustar uma regressão não-linear para cada conjunto de gemas. Este método de estimativa simplifica o processo e deixa a análise mais robusta. A brotação máxima (M , %) é calculada diretamente pelo número de gemas brotadas até o final da avaliação dividido

pelo número de gemas total. A precocidade (P, dias) é inicialmente estimada pelo número de dias entre a data de transferência das gemas para a câmara de crescimento e a data do primeiro dia em que a brotação atinge ou excede o ponto de inflexão (M/e para a função de Gompertz ou M/2 para a função logística). Em seguida, o seu valor é ajustado por interpolação:

$$P = P_i - 1 + \frac{M/e - B_{(P-1)}}{B_P - B_{(P-1)}}$$

para a função de Gompertz, ou:

$$P = P_i - 1 + \frac{M/2 - B_{(P-1)}}{B_P - B_{(P-1)}}$$

para a função logística, onde P_i é a estimativa inicial de P, B_p é a brotação acumulada (%) até o dia P_i , e $B_{(P-1)}$ é a brotação acumulada até o dia anterior a P_i . A uniformidade (U, dias) é calculada pelo intervalo de tempo entre o momento em que a brotação atinge 0,1 M (U_{10}) e o momento em que ela atinge 0,9 M (U_{90}), sendo cada um destes calculados de forma semelhante a P:

$$U = U_{90} - U_{10}$$

$$U_{10} = U_{10i} - 1 + \frac{0,1 M - B_{(U_{10}-1)}}{B_{U_{10}} - B_{(U_{10}-1)}}$$

$$U_{90} = U_{90i} - 1 + \frac{0,9 M - B_{(U_{90}-1)}}{B_{U_{90}} - B_{(U_{90}-1)}}$$

onde U_{10i} é a estimativa inicial de U_{10} , dada pelo número de dias entre a transferência das gemas para a câmara de crescimento e o primeiro dia em que a brotação atinge ou excede 10% da brotação máxima, $B_{U_{10}}$ é a brotação acumulada (%) até o dia U_{10i} , e $B_{(U_{10}-1)}$ é a brotação acumulada até o dia anterior a U_{10i} . O significado de U_{90i} , $B_{U_{90}}$ e $B_{(U_{90}-1)}$ segue uma lógica semelhante.

Modelo da dormência

Após a determinação dos parâmetros de brotação para cada unidade experimental (grupo de gemas), é necessário estimar o comportamento da dormência à medida que as horas de frio se acumulam. Uma forma conveniente de expressar essa evolução é através de uma análise gráfica, em que cada um dos parâmetros é representado em função do número de horas de frio acumulado.

Modelo de brotação máxima

Antes do início da dormência, o potencial de brotação máxima das gemas é alto. Após um período inicial de frio, ocorre a indução da dormência, em que o potencial de brotação máxima diminui até atingir um patamar mínimo. O nível de brotação permanece baixo até que o número de horas de frio acumulado seja suficiente para superar o estado de dormência. A partir desse momento, a brotação máxima aumenta novamente, até atingir os níveis normais para uma planta não-dormente. A curva de brotação máxima pode ser representada por uma função sigmoide dupla, em que a primeira sigmoide representa a indução da dormência e a segunda, no sentido inverso, representa a superação (Fialho, 2002):

$$Y = Y_0 - \frac{DY_1}{1 + e^{-8 \ln 2 \cdot \frac{X - X_1}{DX_1}}} + \frac{DY_2}{1 + e^{-8 \ln 2 \cdot \frac{X - X_1 - X_2}{DX_2}}}$$

onde X é o número de horas de frio, Y é a brotação máxima (M) para um determinado nível de X , Y_0 é a brotação máxima inicial, DY_1 é a redução na brotação máxima causada pela indução da dormência, DY_2 é o aumento na brotação máxima resultante da superação da dormência, X_1 é o número de horas de frio necessário para causar metade de DY_1 , X_2 é o número de horas de frio entre X_1 e o número de horas de frio necessário para atingir metade de DY_2 , DX_1 é o intervalo entre o início e fim da indução da dormência (em horas de frio), e DX_2 é o intervalo (em horas de frio) entre o início e o final da superação da dormência. Todos esses parâmetros estão representados graficamente na Figura 3.

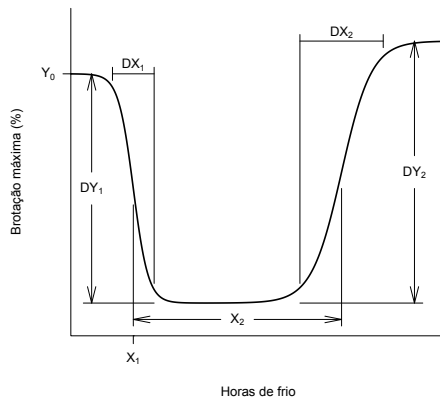


Figura 3. Representação gráfica do modelo de brotação máxima em função do número de horas de frio, usando uma função dupla sigmoide. Y_0 é a taxa de brotação inicial, DY_1 é a redução na taxa de brotação pela indução da endodormência, DY_2 é o aumento na taxa de brotação pela superação da endodormência, X_1 é o número de horas de frio necessário para metade das gemas entrarem em dormência, X_2 é o número de horas de frio adicional para metade das gemas saírem da dormência, e DX_1 e DX_2 são a duração dos processos de indução e superação da endodormência.

Em algumas situações, os dados de brotação não seguem exatamente o modelo descrito acima, o que pode levar a degenerações (simplificações causadas pela eliminação de alguns parâmetros) do modelo, ilustradas na Figura 4. Por exemplo, se o experimento terminar antes que o acúmulo de frio seja suficiente para a superação da dormência, apenas a primeira sigmoide será observada e a segunda não estará presente. Essa condição reduz o número de parâmetros do modelo de sete para quatro, pois o parâmetro DY_2 passa a ter valor zero, de forma que os parâmetros X_2 e DX_2 sejam irrelevantes. Assim, conforme a Figura 4A, o modelo de brotação máxima contempla apenas a fase de indução da dormência:

$$Y = Y_0 - \frac{DY_1}{1 + e^{-8 \ln 2 \cdot \frac{X - X_1}{DX_1}}}$$

Da mesma forma, se as gemas já estiverem dormentes no início do experimento, a fase de indução, caracterizada pela primeira sigmoide, não será observada. Nesse caso, o parâmetro DY_1 passa a ter valor zero e DX_1 torna-se irrelevante. Já o parâmetro X_1 , que aparece também no termo que descreve a superação, também assume valor zero, de forma que a interpretação de X_2 fique um pouco diferente. Em vez de representar o intervalo (em horas de frio) entre a indução e a superação da dormência, X_2 passa a representar o número de horas de frio entre o início do experimento

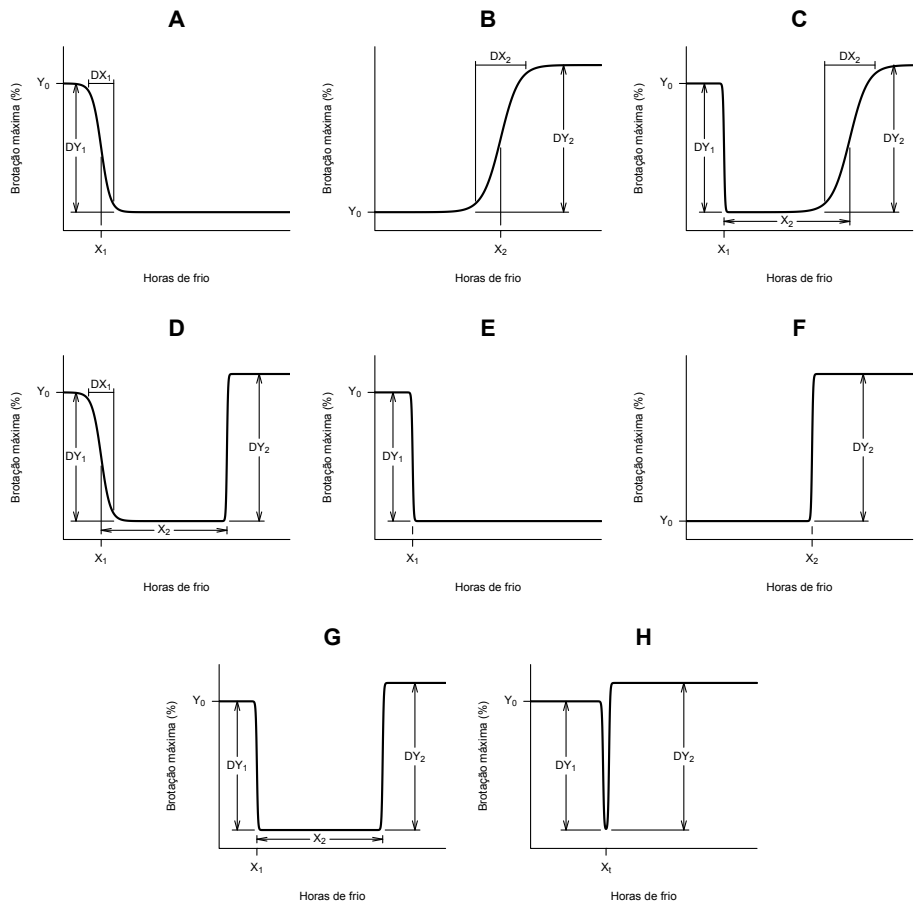


Figura 4. Possíveis degenerações do modelo da dupla sigmoide. As possibilidades incluem a indução da dormência sem a posterior superação (A e E), a superação de dormência induzida antes do início da avaliação (B e F), tempo muito curto de indução (C e E), superação (D e F), ou ambos (G) e tempo muito curto entre a indução e a superação (H).

e a superação da dormência. Conforme a Figura 4B, o modelo de brotação máxima com apenas a fase de superação da dormência torna-se:

$$Y = Y_0 + \frac{DY_2}{1 + e^{-8 \ln 2 \cdot \frac{X - X_2}{DX_2}}}$$

Outras degenerações possíveis ocorrem quando a indução ou a superação da dormência (ou ambas) ocorrem muito rapidamente, em relação ao intervalo escolhido no delineamento experimental entre o número de horas de frio dos diferentes tratamentos. Como consequência, não é possível mensurar a rapidez da mudança de estado, por esta ter acontecido completamente no intervalo entre dois tratamentos. Como consequência, os parâmetros DX_1 ou DX_2 (ou ambos), passam a ter um valor muito pequeno para ser mensurável. Nesse caso, a estimativa do parâmetro em questão é fixada num valor arbitrariamente pequeno, reduzindo o número de parâmetros do modelo. As situações em que a indução ocorre completamente entre duas medidas de horas de frio estão ilustradas nas Figuras 4C, 4E e 4G, ao passo que as Figuras 4D, 4F e 4G contemplam situações em que isso ocorre com a superação. Nota-se que os casos das Figuras 4E e 4F são degenerações dos modelos das Figuras 4A e 4B.

Uma última degeneração ainda é possível, no caso em que uma única condição de horas de frio coincidiu com o intervalo entre a indução e a superação da dormência. Nesse caso, não é possível estimar adequadamente nem o tempo de indução (DX_1) e superação (DX_2) da dormência, nem o intervalo entre indução e superação (X_2). Assim, os três tempos são fixados em valores arbitrariamente pequenos e a curva é modelada na forma de um pulso, em que a brotação cai para um valor mínimo no ponto em que o número de horas de frio é igual a $X_t = X_1 + X_2/2$, conforme ilustrado na Figura 4H.

A maioria das degenerações pode ser evitada se as amostragens de diferentes tempos de frio forem feitas com uma frequência maior. Os casos das Figuras 4A e 4E podem ser evitados se houver amostragens com tempo de frio suficiente, e os casos das Figuras 4B e 4F podem ser evitados se a amostragem começar com um número reduzido de horas de frio. Entretanto, as condições experimentais nem sempre são ideais, e a metodologia descrita permite lidar com todas as situações possíveis.

As necessidades de frio para a indução (HF_i) e superação (HF_s) da dormência podem ser estimadas a partir dos parâmetros do modelo. Considerando o requerimento médio de frio, esses valores podem ser estimados diretamente por X_1 e $X_1 + X_2$, respectivamente. Por outro lado, se o interesse for determinar o número de horas de frio necessário para a indução completa da grande maioria das gemas, HF_i pode ser estimado por:

$$HF_i = X_1 + \frac{DX_1}{2}$$

De forma semelhante, considerando o frio necessário para a superação completa da dormência da grande maioria das gemas, HF_s pode ser estimado por:

$$HF_s = X_1 + X_2 + \frac{DX_2}{2}$$

Comparação de curvas

O uso do modelo de brotação máxima empregando uma dupla sigmoide pode ser exemplificado pela análise de dois experimentos, um com videiras, comparando três cultivares (Anzanello et al., 2018) e outro com macieiras, comparando oito diferentes regimes térmicos (Anzanello et al., 2014a), mostrados na Figura 5. As características particulares de cada tratamento são irrelevantes para ilustrar o método, sendo importante apenas o fato de se tratarem de tratamentos diferentes. Nos dois casos, as curvas de brotação máxima foram ajustadas separadamente para cada tratamento. A análise estatística envolve um processo em que os tratamentos são agrupados dois a dois, em todas as combinações possíveis, visando determinar qual é o par mais semelhante. O modelo é ajustado para cada combinação de tratamentos e a soma de quadrados dos erros resultante é comparada com a soma de quadrados dos erros dos dois modelos individuais, para determinar qual seria o aumento na soma de quadrados resultante da combinação dos dois tratamentos. O grau de significância da combinação é determinado pelo teste F. No passo seguinte, os dados dos dois tratamentos do par escolhido (aquele em que o aumento da soma de quadrados do erro for menor) são agrupados num único tratamento (reduzindo-se assim o número total de grupos) e todas as combinações possíveis são testadas novamente para determinar o novo par mais semelhante. O processo continua até que todos os dados sejam agrupados num único conjunto. Os resultados são representados na forma de um dendrograma, que agrupa os tratamentos mais semelhantes. Todas as análises foram feitas usando o software R (R Core Team, 2020). É interessante notar que esse método de comparação pode ser usado mesmo que as curvas tenham sido ajustadas com modelos diferentes.

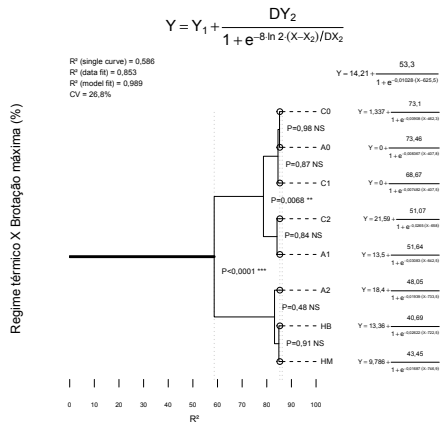
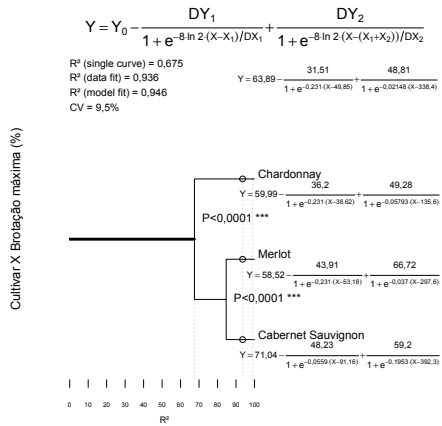
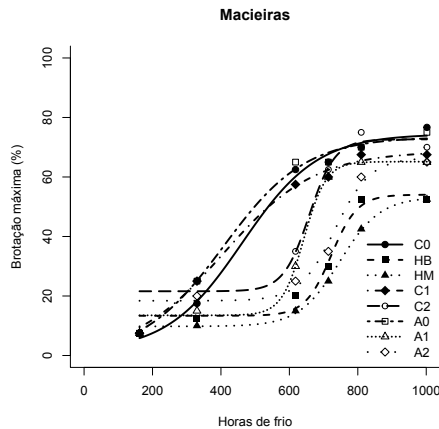
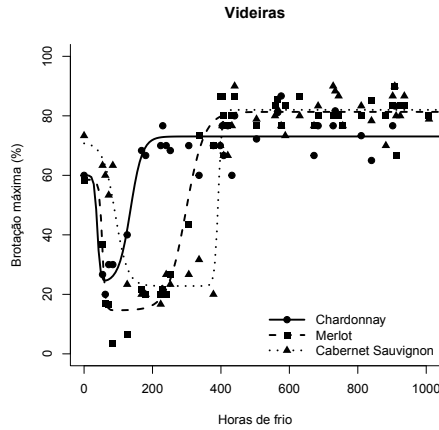


Figura 5. Exemplo de avaliação da brotação máxima em função do número de horas de frio, comparando cultivares de videiras (Anzanello et al., 2018) e tratamentos em macieiras (Anzanello et al., 2014a). Os regimes de frio em macieiras (C0, HB, HM, C1, C2, A0, A1 e A2) não têm relevância para o trabalho, sendo importante o fato do modelo conseguir discriminá-los em três grupos. As curvas foram estimadas pelo modelo de dupla sigmoide (videiras) ou por sigmoide simples (macieiras). A representação gráfica da análise estatística à direita das curvas apresenta as equações estimadas para cada curva e permite agrupar as curvas por grau de semelhança.

No experimento com videiras, três cultivares foram submetidas a um diferente número de horas de frio e as curvas de dormência foram estimadas para cada uma delas. As necessidades de frio para indução média/completa da dormência foram estimadas por esse ajuste em 39/51 HF, 53/65 HF e 91/141 HF para 'Chardonnay', 'Merlot' e 'Cabernet Sauvignon', respectivamente, enquanto as necessidades para superação média/completa da dormência foram estimadas em 136/183 HF, 298/373 HF e 392/406 HF. Nota-se que a cultivar Chardonnay tem uma necessidade de frio bem menor que as demais, a Merlot é intermediária e a Cabernet Sauvignon tem a maior necessidade de horas de frio. Isso é coerente com o conhecimento comum de que, entre as três, a Chardonnay é a cultivar mais precoce, a Merlot é intermediária e a Cabernet Sauvignon é a cultivar mais tardia.

Nota-se ainda que a necessidade de frio estimada para a superação da dormência não é muito diferente entre as duas cultivares mais tardias, porém pode-se observar que o formato das curvas é bem distinto, com a 'Merlot' iniciando o processo de superação da dormência bem mais cedo que a 'Cabernet Sauvignon', o que leva a crer que a necessidade real de frio possa ser menor. Isso demonstra a importância de se analisar a curva como um todo, e não apenas um único parâmetro. Na representação gráfica da análise estatística que compara as curvas como um todo, mostrada à direita na Figura 5, pode-se observar que as três cultivares são diferentes entre si, sendo a diferença maior na comparação entre Chardonnay e as outras duas. Nota-se ainda que o modelo estimou bem as curvas de brotação, explicando 94,6% da variação possível, o que resultou num coeficiente de variação baixo (apenas 9,5%).

No experimento com macieiras, um mesmo genótipo foi submetido a oito tratamentos térmicos diferentes, que foram comparados entre si. O significado de cada tratamento está descrito no trabalho original (Anzanello et al., 2014a). Nesse caso, o experimento iniciou-se após a indução da dormência no campo, sendo que todas as curvas apresentam a degeneração do tipo da Figura 4B. Apesar do coeficiente de variação mais alto (26,8%), o modelo explicou 98,9% da variação possível, tendo um ajuste excelente. Na comparação entre as curvas, observa-se a formação de três grupos, tendo os tratamentos efeitos semelhantes dentro de cada grupo. Isso é visível no traçado das curvas e na análise estatística, demonstrando que o grupo formado

pelos tratamentos A2, HB e HM se destacou dos demais, havendo ainda uma pequena diferença entre o grupo formado pelos tratamentos C0, A0 e C1 e o grupo dos tratamentos C2 e A1. Os exemplos demonstram a forma com que o modelo pode ser usado para avaliar a evolução da endodormência.

Modelo de precocidade e uniformidade

A precocidade das gemas (P) mede a quantidade de tempo necessária para que as gemas brotem, depois que o ambiente se torna favorável. A indução da dormência afeta a precocidade, aumentando esse tempo em relação às gemas não dormentes. À medida que ocorre acúmulo de frio, o tempo necessário para brotação se reduz, mesmo após a superação da dormência. A uniformidade (U) mede a duração do período de brotação, e apresenta comportamento semelhante. Ambas podem ser modeladas pelas curvas descritas na Figura 6.

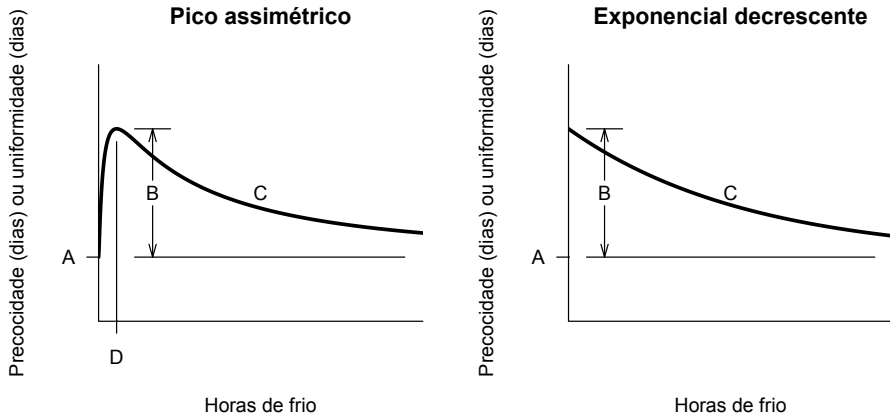


Figura 6. Representação gráfica dos modelos de precocidade e uniformidade em função do número de horas de frio, usando uma função com um pico assimétrico ou uma exponencial decrescente. Em ambos os casos, A é o limite assintótico à medida que o número de horas de frio aumenta, B é a diferença entre os limites máximo e mínimo e C é o grau de curvatura da função. Na função de pico assimétrico, D representa o número de horas de frio para atingir o pico.

Uma função que descreve um pico assimétrico pode ser descrita como:

$$Y = A + B \cdot e^{-C \cdot (\log(X/D))^2}$$

em que A (limite inferior assintótico), B (faixa de variação), C (curvatura) e D (momento do pico) são parâmetros do modelo. Nem sempre os dados experimentais apresentam um pico após o início da curva, de modo que às vezes o ajuste pode ser melhor se for usada uma função exponencial decrescente (Figura 6), na qual o parâmetro D é eliminado:

$$Y = A + B \cdot e^{-C \cdot \log X}$$

Caso os dados não se ajustem a nenhum dos dois modelos adequadamente, ainda é possível utilizar modelos mais simples, como uma regressão linear.

Para exemplificar o uso do modelo em dados de precocidade e uniformidade, foram usados os mesmos dados dos experimentos da Figura 5, sendo o resultado apresentado na Figura 7. A precocidade das três cultivares de videira teve comportamento semelhante, sendo melhor ajustadas pelo modelo exponencial decrescente ou regressão linear. O tempo para brotação, inicialmente alto, diminui à medida que se acumulam horas de frio, o que pode ser verificado tanto nas curvas estimadas quanto nos dados brutos apresentados no gráfico. No experimento com macieiras, as curvas de alguns tratamentos foram melhor ajustadas pelo modelo de pico assimétrico, devido ao aumento no tempo de brotação com um pequeno número de horas de frio. Em outras, entretanto, uma simples regressão linear foi adequada. Assim como nas videiras, o tempo necessário para brotação das gemas de macieira também diminui à medida que elas são expostas ao frio por mais tempo. O ajuste dos modelos explicou apenas 50,9% da variação nas videiras e 90,4% nas macieiras, com coeficientes de variação de 26,5% e 21,8%, respectivamente.

Os dados de uniformidade, como pode ser observado na Figura 7, são bem menos consistentes que os outros dois parâmetros de brotação. Nas videiras, observou-se uma grande variação na medida da uniformidade, mesmo após as necessidades de frio terem sido satisfeitas. Em macieiras, essa variação também foi observada, mas ela tendeu a diminuir após algum tempo de frio. Mesmo assim, a uniformidade se revela como o parâmetro menos confiável

para avaliar o estado da dormência, tendo explicado apenas 8,3% da variação nas videiras e 87,8% nas macieiras, com coeficientes de variação de 54,6% e 49,3%, respectivamente. Os altos coeficientes de variação ressaltam a maior variabilidade do parâmetro, em relação à brotação máxima (o melhor dos três parâmetros) e à precocidade, indicando que a uniformidade não é um bom parâmetro para avaliar o estado de dormência.

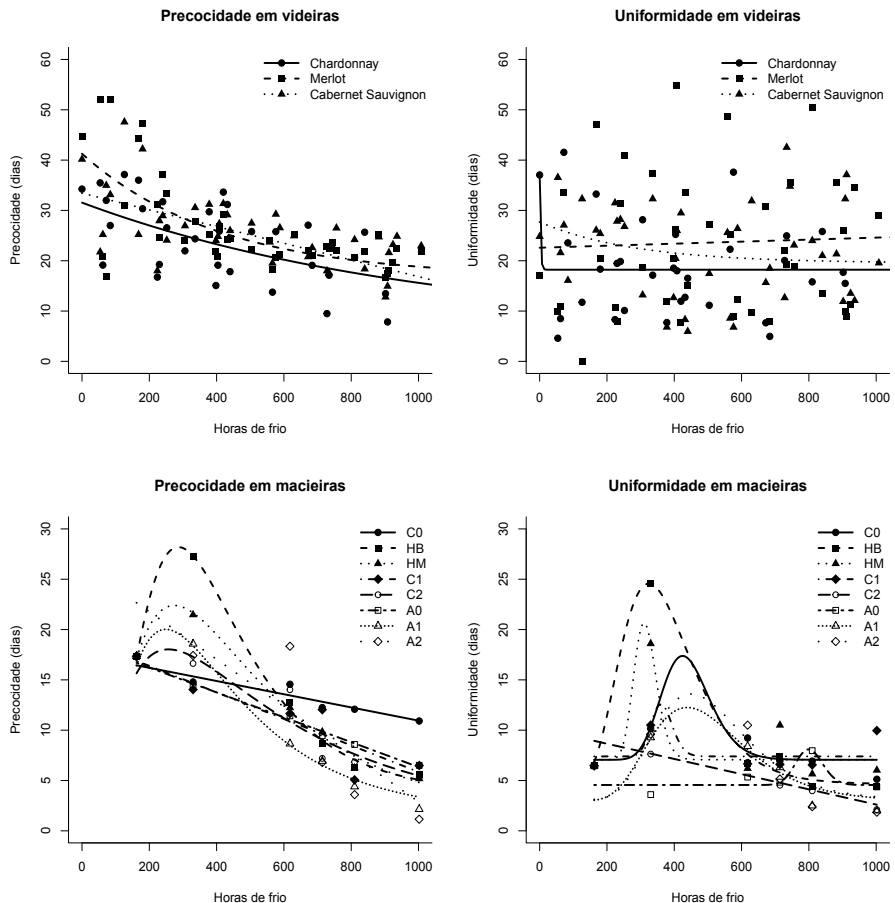


Figura 7. Exemplo de avaliação da precocidade e uniformidade da brotação em função do número de horas de frio, comparando cultivares de videiras (Anzanello et al., 2018) e tratamentos em macieiras (Anzanello et al., 2014a). Os regimes de frio em macieiras (C0, HB, HM, C1, C2, A0, A1 e A2) não têm relevância para o trabalho, sendo importante o fato do modelo conseguir se ajustar aos dados. As curvas foram estimadas pelos modelos de pico assimétrico, exponencial decrescente ou regressão linear simples, dependendo da curva individual.

Conclusões

As funções de Gompertz e logística foram usadas para modelar a brotação de um grupo de gemas numa situação específica a partir de um momento no tempo, e caracterizar a brotação em termos de três parâmetros: brotação máxima, precocidade e uniformidade. Destes, o mais importante é o potencial de brotação máxima, o qual varia ao longo do período de dormência, à medida que se acumulam unidades de frio. Essa evolução é modelada usando uma função sigmoide dupla, que permite caracterizar a endodormência com parâmetros que possuem significado biológico. A metodologia foi testada com macieiras e videiras, mas os fundamentos do modelo são genéricos o suficiente para representarem adequadamente o processo de dormência causada por frio em outras espécies frutíferas. Entretanto, por precaução, é recomendável validar o modelo com cada espécie antes de usá-lo como base de trabalho.

A metodologia apresentada facilita estudos avançados de dormência de gemas em espécies frutíferas perenes de clima temperado, possibilitando modelar dados de brotação adequadamente e estimar parâmetros importantes para compreender os mecanismos básicos de controle da dormência. Dentre as possíveis aplicações práticas que podem resultar do seu uso, estão a definição de estratégias para mitigar os efeitos de mudanças climáticas, a seleção de genótipos mais adaptados às condições ambientais dos locais de cultivo e estudos de zoneamento para minimização de riscos ambientais na produção e qualidade das frutas.

Referências

ANZANELLO, R.; FIALHO, F. B.; SANTOS, H. P. dos. Chilling requirements and dormancy evolution in grapevine buds. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 42, n. 4, p. 364-371, 2018. <<https://doi.org/10.1590/1413-70542018424014618>>

ANZANELLO, R.; FIALHO, F. B.; SANTOS, H. P. dos; BERGAMASCHI, H.; MARODIN, G. A. B. Bud dormancy in apple trees after thermal fluctuations. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 49, n. 6, p. 457-464, 2014a. <<https://doi.org/10.1590/S0100-204X2014000600007>>

ANZANELLO, R.; FIALHO, F. B.; SANTOS, H. P. dos; BERGAMASCHI, H.; MARODIN, G. A. B. Métodos biológicos para avaliar a brotação de gemas em macieira para modelagem da dormência. **Semina: Ciências Agrárias**, v. 35, n. 3, p. 1163-1176, 2014b. <<https://doi.org/10.5433/1679-0359.2014v35n3p1163>>

CARDOSO, L. S.; BERGAMASCHI, H.; BOSCO, L. C.; PAULA, V. A. de; MARODIN, G. A. B.; CASAMALI, B.; NACHTIGALL, G. R. Disponibilidades climáticas para macieira na região de Vacaria, RS. **Ciência Rural**, v. 42, n. 11, p. 1960-1967, 2012. <<https://doi.org/10.1590/S0103-84782012005000097>>

FALAVIGNA, V. da S.; PORTO, D. D.; SILVEIRA, C. P.; REVERS, L. F. Recent advances in genetics and molecular control of bud dormancy in pipfruits. In ANDERSON, J. V. (Ed.) **Advances in Plant Dormancy**. Springer, 2015. Cap. 5, p. 107-122.

FELIPPETO, J.; BERGONCI, J. I.; SANTOS, H. P. dos; NAVA, G. Modelos de previsão de brotação para o cultivar de videira Cabernet Sauvignon na Serra Gaúcha. **Agropecuária Catarinense**, v. 26, n. 2, p. 85-91, 2013.

FIALHO, F. B. **Interpretação da curva de crescimento de Gompertz**. Concórdia: Embrapa Suínos e Aves, 1999. (Comunicado Técnico, 237). 4p. Disponível em <<https://www.embrapa.br/busca-de-publicacoes/-/publicacao/437170/interpretacao-da-curva-de-crescimento-de-gompertz>>. Acesso em 18 ago. 2020.

FIALHO, F. B. **Funções de transição para uso em modelagem**. Concórdia: Embrapa Suínos e Aves, 2002. (Comunicado Técnico, 310). 5p. Disponível em <<https://www.embrapa.br/busca-de-publicacoes/-/publicacao/961255/funcoes-de-transicao-para-uso-em-modelagem>>. Acesso em 18 ago. 2020.

HAUAGGE, R.; CUMMINS, J. N. Seasonal variation in intensity of bud dormancy in apple cultivars and related *Malus* species. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v. 116, n. 1, p. 107-115, 1991. <<https://doi.org/10.21273/JASHS.116.1.107>>

HAWERROTH, F. J.; HERTER, F. G.; PETRI, J. L.; LEITE, G. B.; PEREIRA, J. F. M. **Dormência em frutíferas de clima temperado**. Pelotas: Embrapa Clima Temperado, 2010. (Comunicado Técnico, 310). 56 p. Disponível em <<https://www.embrapa.br/busca-de-publicacoes/-/publicacao/884602/dormencia-em-frutiferas-de-clima-temperado>>. Acesso em 18 ago. 2020.

LANG, G. A. EARLY, J. D.; MARTIN, G. C.; DARNELL, R. L. Endo-, para-and ecodormancy: physiological terminology and classification for dormancy research. **Hortscience**, v. 22, n. 3, p. 371-178, 1987.

LOPES, P. R. C.; OLIVEIRA, I. V. M.; SILVA-MATOS, R. R. S. Cultivos de frutíferas de clima temperado no semiárido brasileiro. In: PIO, R. (Org.). **Cultivo de Fruteiras de Clima Temperado em Regiões Subtropicais e Tropicais**. 2. ed. Lavras: Editora UFLA, 2018. P. 650-681.

MIOTTO, Y. E.; TESSELE, C.; CZERMAINSKI, A. B. C.; PORTO, D. D.; FALAVIGNA, V. da S.; SARTOR, T.; CATTANI, A. M.; DELATORRE, C. A.; ALENCAR, S. A. de; SILVA-JUNIOR, O. B. da; TOGAWA, R. C.; COSTA, M. M. do C.; PAPPAS, G. J.; GRYNBERG, P.; OLIVEIRA, P. R. D. de; KVITSCHAL, M. V.; DENARDI, F.; BUFFON, V.; REVERS, L. F. Spring is coming: Genetic analyses of the bud break date locus reveal candidate genes from the cold perception pathway to dormancy release in apple (*Malus × domestica* Borkh.). **Frontiers in Plant Science**, v. 10, p. 33, 2019. <<https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00033>>

PETRI, J. L.; SEZERINO, A. A.; DE MARTIN, M. S.; PEREIRA, E. S. **Monitoramento do frio**. Caçador: Epagri, 2017. (Informe Técnico, número 004/17). 5p.

R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2020. Disponível em: <<https://cran.r-project.org/doc/manuals/r-release/fullrefman.pdf>>. Acesso em 18 ago. 2020.

RICHARDSON, E. A.; SEELEY, S. D.; WALKER, D. R. A model for estimating the completion of rest for 'Redhaven' and 'Elberta' peach trees. **HortScience**, v. 9, n. 4, p. 331-332, 1974.

SHALTOUT, A. D.; UNRATH, C. R. Rest completion prediction model for 'Starkrimson Delicious' apples. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v. 108, n. 6, p. 957-961, 1983.

WEINBERGER, J. H. Chilling requirements of peach varieties. **Proceedings of the American Society for Horticultural Science**, v. 56, p. 122-128, 1950a.

WEINBERGER, J. H. Prolonged dormancy of peaches. **Proceedings of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v. 56, p. 129-133, 1950b.

Exemplares desta edição podem ser adquiridos na:

Embrapa Uva e Vinho

Rua Livramento, 515 - Caixa Postal 130
95701-008 Bento Gonçalves, RS

Fone: (0xx) 54 3455-8000

Fax: (0xx) 54 3451-2792

www.embrapa.br

www.embrapa.br/fale-conosco/sac

1ª edição

Publicação digitalizada (2020)

Comitê Local de Publicações da Embrapa Uva e Vinho

Presidente

Adeliano Cargin

Secretário-Executivo

Edgardo Aquiles Prado Perez

Membros

João Henrique Ribeiro Figueredo, Jorge

Tonietto, Klecius Ellera Gomes, Luciana

Mendonça Prado, Nubia Poliana Vargas

Gerhardt, Rochelle Martins Alvorcem, Viviane

Maria Zanella Bello Fialho

Supervisão editorial

Klecius Ellera Gomes

Revisão de texto

Edgardo Aquiles Prado Perez

Normalização bibliográfica

Rochelle Martins Alvorcem CRB10/1810

Tratamento das ilustrações

Edgardo Aquiles Prado Perez

Projeto gráfico da coleção

Carlos Eduardo Felice Barbeiro

Editoração eletrônica

Edgardo Aquiles Prado Perez

Foto da capa

Flavio Bello Fialho

