

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO – UFPE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL - PPGBV

DAIANNE MARIA DE OLIVEIRA

**INFLUÊNCIA DA HIDRATAÇÃO DESCONTÍNUA DE SEMENTES E CICLOS DE
REGA EM MUDAS DE *Cenostigma pyramidale* (Tul.) E. Gagnon & G.P. Lewis
(FABACEAE) EM RESPOSTA AO DÉFICIT HÍDRICO**

RECIFE - PE

2022

DAIANNE MARIA DE OLIVEIRA

**INFLUÊNCIA DA HIDRATAÇÃO DESCONTÍNUA DE SEMENTES E CICLOS DE
REGA EM MUDAS DE *Cenostigma pyramidale* (Tul.) E. Gagnon & G.P. Lewis
(FABACEAE) EM RESPOSTA AO DÉFICIT HÍDRICO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal (PPGBV), da Universidade Federal de Pernambuco (UFPE), como requisito para obtenção do Título de Mestre em Biologia Vegetal.

Orientador: Dr. Marciel Teixeira de Oliveira

Coorientador: Dr. Marcos Vinicius Meiado

RECIFE – PE

2022

Catálogo na Fonte:
Bibliotecário Bruno Márcio Gouveia, CRB-4/1788

Oliveira, Dianne Maria de
Influência da hidratação descontínua de sementes e ciclos de rega em mudas de *Cenostigma pyramidale* (Tul.) E. Gagnon & G.P. Lewis (Fabaceae) em resposta ao déficit hídrico / Dianne Maria de Oliveira. - 2022.

60 f. : il.

Orientador: Dr. Marciel Teixeira de Oliveira.

Coorientador: Dr. Marcos Vinicius Meiado.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Recife, 2022.

Inclui referências e anexos.

1. Botânica. 2. Plantas. 3. Mudas. I. Oliveira, Marciel Teixeira de (orientador). II. Meiado, Marcos Vinicuis (coorientador). III. Título.

581

CDD (22.ed.)

UFPE/CB-2022-103

DAIANNE MARIA DE OLIVEIRA

**INFLUÊNCIA DA HIDRATAÇÃO DESCONTÍNUA DE SEMENTES E CICLOS DE
REGA EM MUDAS DE *Cenostigma pyramidale* (Tul.) E. Gagnon & G.P. Lewis
(FABACEAE) EM RESPOSTA AO DÉFICIT HÍDRICO**

APROVADA EM: // (25/02/2022)

BANCA EXAMINADORA:

Prof. Dr. MARCIEL TEIXEIRA DE OLIVEIRA (Orientador) – UFPE

Prof. Dra. ELIZAMAR CIRÍACO DA SILVA – UFS

Prof. Dra. CLÁUDIA ULISSES DE CARVALHO SILVA – UFRPE

RECIFE - PE

2022

AOS MEUS PAIS, IRMÃOS E AO PROF. MARCIEL OLIVEIRA
PELO APOIO, SUPORTE E PALAVRAS DE INCENTIVO.

DEDICO

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus, por ter me ajudado a chegar até aqui, sendo a rocha que me sustenta sempre diante das dificuldades, e por todas as bênçãos em minha vida.

Ao amor da minha vida, minha mãe Valdenildes, que sempre apoiou meus sonhos e lutou junto comigo para que eu os realizasse e, principalmente, por entender minha ausência durante esses dois anos longe de casa. E ao meu pai (*in memoriam*), que mesmo não estando mais aqui fisicamente, está sempre comigo. Amo vocês!

Agradeço a minha família por todo apoio, em especial aos meus irmãos Ramon, Erica e Débora, que vibram comigo a cada conquista e choram comigo as minhas dores. Aos meus sobrinhos Liz, João e Álvaro que fazem meus dias mais alegres, cheios de amor e leveza. Tia é chata, mas ama muito vocês. A Nicholas, meu namorado e amigo, que desde o início da minha vida acadêmica esteve ao meu lado, dando apoio em todas as minhas decisões. Obrigada por tudo amor!

Minhas amigas irmãs. O que seria de mim sem vocês? Obrigada por aturarem meu estresse, ouvir meus desabafos, me incentivar e acolher sempre. Vocês foram parte essencial para que eu chegasse até aqui. A Conceição, que dividiu um teto comigo em Recife e se tornou uma grande amiga, sempre disposta a ajudar e ouvir minhas lamentações. Não esquecendo dos vizinhos Edu e Arthur que tantas vezes trouxeram leveza e diversão nos finais de semana de descanso.

E a vocês, galera do LFV, vocês são incríveis! Vocês me ajudaram do início do projeto até agora, sempre dispostos, me acolheram e não mediram esforços para que esse projeto desse certo. Obrigada demais!! Agradeço de modo especial a Mariana e Djalma, que tiveram paciência e boa vontade de me ensinar tudo que sei de bioquímica hoje e tantas outras coisas. Amo vocês!! A Vanessa Andrade (*in memoriam*) que desde meu primeiro dia no laboratório me recebeu e me apresentou a todos, será sempre lembrada com muito carinho e gratidão.

Aos meus filhotes, anjos que Marciel colocou no meu caminho, Jake e Eugênio que me ajudaram na coleta e análise do material e me acolheram tão bem. Principalmente a Wanessa, minha filha mais velha, que me ajudou desde o primeiro dia, passou todos os perrengues comigo, chorou e vibrou junto. Obrigada por tudo Wanessa, só eu sei o quão importante você foi para que NOSSO projeto fosse concluído com sucesso. Te amo! O mundo é seu, amiga.

Agradeço ao Sr. Mário que tanto ajudou na coleta do solo, e a Adelmo por toda a ajuda com as plantas.

Não posso deixar de agradecer aos membros da banca avaliadora. A profa. Dra. Elizamar Silva, a Profa. Dra. Cláudia Ulisses, a Dra. Joana Nascimento e ao Prof. Dr. Antônio Oliveira pela disponibilidade e contribuições.

E por último, mas não menos importante, agradeço a Marcos, meu pai científico, orientador e amigo por ter me ajudado a chegar até aqui e por ter me apresentado ao Professor Marciel, que me adotou mesmo sem me conhecer e aceitou o desafio de me orientar. Serei eternamente grata a você prof. Marciel, por todo acolhimento e ensinamentos. Por toda ajuda na execução do projeto, coleta de dados, análises e, principalmente, por me ajudar a respirar quando a ansiedade tomou conta de mim. Eu não teria chegado até aqui se não tivesse todo o apoio que você me deu.

Serei eternamente grata a todos vocês!

Agradeço a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa.

*“Melhor é serem dois do que um, porque têm melhor paga do seu trabalho.
Porque, se um cair, o outro levanta o seu companheiro; mas ai do que estiver só; pois,
caindo, não haverá outro que o levante.”*

(Eclesiastes 4:9-10)

RESUMO

O objetivo desse estudo foi avaliar a influência da hidratação e desidratação (ciclos HD) em sementes e ciclos de rega em plantas jovens de *C. pyramidale* na tolerância a seca. Foi realizado um experimento aplicando ciclos de HD em sementes (3 ciclos de HD e sem ciclos de HD) e ciclos de intervalos de suspensão de irrigação (irrigação diária, intervalos de sete e quatorze dias) durante cinco meses e, posteriormente, todos os tratamentos foram submetidos a suspensão da irrigação (exceto o controle). Os resultados demonstraram que reduções no conteúdo relativo de água nas folhas promovem aumentos na concentração de açúcares (folha e raiz), potássio-radicular, aminoácidos-caule e carboidratos não estruturais na raiz. Quando observamos respostas nas plantas que passaram por estresse prévio, seja na semente (RDHD) ou ciclos de rega (R7, R7HD, R14 e R14HD), temos como respostas comuns aumento de potássio-foliar e redução na transpiração foliar. Os ciclos HD nas sementes promoveram maiores investimentos na biomassa radicular, maior redução das trocas gasosas, maior acúmulo de açúcares e aminoácidos no caule e potássio-foliar para tolerar o déficit hídrico. Os Ciclos de rega 14 dias (com ou sem HD) apresentaram reduções no crescimento combinados a aumentos dos pigmentos cloroplastídicos. Concluímos que os ciclos de HD nas sementes promovem respostas que contribuem com a tolerância ao déficit hídrico. O ciclo de rega de 14 dias promovem respostas de tolerância ao déficit hídrico, mas resulta em reduções de crescimento. A combinação de ciclos HD e ciclos de rega não promovem maior tolerância em relação aos tratamentos isolados.

Palavras-Chave: crescimento; trocas gasosas; catingueira; estresse prévio

ABSTRACT

In order to evaluate the influence of seed's hydration and dehydration (HD cycles) and the irrigation cycles young plants of *C. pyramidale* on the drought tolerance. An experiment was performed applying HD cycles in seeds (3 cycles and no HD cycles) and cycles of irrigation suppression intervals (daily irrigation, seven and fourteen-days intervals) for five months and, after that, all treatments were submitted to irrigation (except the control). The results demonstrated that reductions in the relative water content promote increases in sugars (leaf and root), root potassium, stem amino acids and non-structural carbohydrates in the root. When we observe responses in plants that have undergone previous stress, whether in the seed (RDHD) or irrigation cycles (R7, R7HD, R14 and R14HD), we have as common responses an increase in foliar potassium and a reduction in foliar transpiration. HD cycles in seeds promoted greater investments in root biomass, greater reduction in gas exchange, greater accumulation of sugars and amino acids in the stem and potassium-foliar to tolerate water deficit. The 14-day irrigation cycles (with or without HD) showed reductions in growth combined with increases in chloroplast pigments. We conclude that HD cycles in seeds promote responses that contribute to water deficit tolerance. The 14-day irrigation cycle promotes water deficit tolerance responses, but results in growth reductions. The combination of HD cycles and irrigation cycles do not promote greater tolerance in relation to isolated treatments.

Keywords: growth; gas exchange; catingueira; prior stress

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	11
2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	12
2.1 RELAÇÃO ÁGUA X PLANTA.....	12
2.2 EFEITOS DO DÉFICIT HÍDRICO SOBRE AS PLANTAS	13
2.3 MEMÓRIA HÍDRICA.....	15
2.4 CENOSTIGMA PYRAMIDALE	18
3 INFLUÊNCIA DA HIDRATAÇÃO DESCONTÍNUA DE SEMENTES E CICLOS DE SUSPENSÃO DE REGA EM MUDAS DE <i>Cenostigma pyramidale</i> (Tul.) E. Gagnon & G.P. Lewis (FABACEAE) NA TOLERÂNCIA A SECA	21
4 CONCLUSÕES	53
REFERÊNCIAS	54
ANEXO A - NORMAS DA REVISTA	60

1 INTRODUÇÃO

A água é um dos principais recursos que permite o desenvolvimento dos organismos. Sua indisponibilidade afeta de forma direta o metabolismo celular e, a depender da intensidade dessa falta, pode causar prejuízos para o funcionamento da célula, bem como para o organismo. Em ambientes áridos e semiáridos, a exemplo da Caatinga no nordeste brasileiro, os vegetais estão sujeitos a períodos de escassez hídrica em várias fases do ciclo de vida, pois, nesses ambientes, a precipitação costuma não ser contínua e associado a altas temperaturas e baixa umidade do ar, esses organismos são submetidos a intervalos de déficit hídrico e conseqüentemente à seca.

Esses pulsos de precipitação que ocorrem submetem as sementes presentes no solo à hidratação durante a chuva e, posteriormente, a desidratação, onde a água é perdida para o solo seco. Essa hidratação e desidratação pode se repetir várias vezes durante o período chuvoso, levando as sementes a passarem por ciclos, trazendo, para algumas espécies, benefícios à germinação, como o aumento na germinabilidade e na velocidade da germinação, bem como no estabelecimento das plantas que passam por esses ciclos nos ambientes semiáridos, podendo apresentar incrementos na altura e diâmetro do caule das espécies que apresentam memória de hidratação. No entanto, a hidratação descontínua pode prejudicar a germinação e estabelecimento de plântulas de algumas espécies.

A alta variabilidade das chuvas, ainda, pode contribuir no endurecimento das plantas, provocando alterações nos processos fisiológicos, anatômicos, morfológicos e até moleculares, aumentando a tolerância ao estresse de espécies que se estabelecem nesses ambientes, sendo este o principal tema que será abordado nesta dissertação. Dessa forma, o objetivo deste estudo é compreender os efeitos dos ciclos de hidratação e desidratação (Ciclos HD) das sementes e dos ciclos de rega em plantas jovens de *Cenostigma pyramidale* (Tul.) E. Gagnon & G.P. Lewis (Fabaceae), que se desenvolverem em condições de déficit hídrico.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

A fundamentação a seguir traz uma abordagem da relação água e planta, destacando os efeitos do déficit e da memória hídrica em sementes e mudas, bem como um levantamento abordando as características da espécie *Cenostigma pyramidale*, utilizada como modelo nesse estudo.

a. Relação água x planta

Tida como uma das principais e mais abundantes substâncias presentes na Terra, a água é o meio pelo qual toda a atividade celular se desenvolve (PIMENTEL, 2004; VIEIRA *et al.*, 2010; COX *et al.*, 2006). É constituinte fundamental nos organismos vegetais, compondo até 95% da biomassa das plantas, sendo um recurso determinante para o funcionamento de células, tecidos e organismos (VIEIRA *et al.*, 2010; KERBAUY, 2012; TAIZ; ZEIGER, 2013). Também é considerada como o fator mais limitante para o desenvolvimento dos vegetais, pois constitui a matriz e o meio onde ocorrem a maioria dos processos bioquímicos primordiais à vida das plantas (COX *et al.*, 2006). Assim, a distribuição das plantas na superfície terrestre está inteiramente ligada à disponibilidade de água no ambiente (TAIZ; ZEIGER, 2013). Essa relação ocorre na célula vegetal, onde a água está associada a hidratação (associada a íons e preenchendo espaços), além de ser meio de transporte de solutos orgânicos e inorgânicos nos vasos condutores e espaços intercelulares (LARCHER, 2006).

Quase todo o conteúdo hídrico absorvido pelas plantas vem do solo e é absorvido pelas raízes e transportado através dos vasos condutores, por meio do fluxo de massa, difusão ou osmose para os demais órgãos das plantas (VIEIRA *et al.*, 2010). O transporte de água solo-planta-atmosfera ocorre quando o potencial hídrico da planta se encontra um pouco mais baixo em relação ao potencial de água do solo. Tal circunstância permite que o fluxo de água saia do solo para a planta e da planta para a atmosfera (VIEIRA *et al.*, 2010; TAIZ; ZEIGER, 2013). Além disso, cerca de 97% da água absorvida pelas plantas terrestres é perdida via transpiração, permanecendo em torno de 3%, que é destinado aos demais processos metabólicos (TAIZ; ZEIGER, 2013).

Assim, durante o ciclo de vida das plantas, a água tem papel importante desde a germinação, atuando na hidrólise do amido em açúcares solúveis, bem como na respiração celular, onde ainda não há produção de carboidratos através da fotossíntese. Também atua na abertura e fechamento estomático, na etapa fotoquímica e na mobilização dos fotoassimilados pela planta (CHAVARRIA; SANTOS, 2012), na manutenção da turgência das células,

alongamento celular, transporte do floema, bem como no movimento e absorção de nutrientes vitais através da ação do fluxo de massa (TAIZ; ZEIGER, 2013).

Consequentemente, contrabalancear a alta demanda evaporativa através da transpiração e a absorção de CO₂, necessário para as atividades fotossintéticas, é um grande desafio que as plantas enfrentam quando a disponibilidade hídrica é reduzida (LARCHER, 2006), pois a absorção de água pelas raízes é dificultada, provocando perda de turgor e, a depender da sua intensidade, afetando funções morfofisiológicas que, consequentemente, levam à morte da planta (PINTO *et al.*, 2014).

b. Efeitos do déficit hídrico sobre as plantas

Nas regiões áridas e semiáridas, o fator água é bastante limitado dada a baixa pluviosidade desses ambientes. Assim, conhecer os mecanismos bioquímicos, fisiológicos e morfológicos em resposta ao déficit hídrico torna-se necessário para entender a influência da falta de água no metabolismo dos vegetais. Atkin e Macherel (2009) explicaram que diferentes mecanismos de tolerância resultam em comportamentos respiratórios diferentes para minimizar os impactos da seca nas plantas. Isso ocorre porque as plantas desenvolvem mecanismos para se adaptar e/ou superar o déficit hídrico ao longo do tempo, o que as permitem perceber o início do estresse e regular rapidamente a sua fisiologia e, posteriormente, sua morfologia (OLIVEIRA *et al.*, 2013).

O estresse é definido como qualquer fator ambiental capaz de induzir alterações em processos fisiológicos dos organismos, prejudicando suas funções naturais, ou seja, de modo geral, ele pode ser definido como uma pressão excessiva de um ou mais fatores, bióticos ou abióticos, que possam inibir o funcionamento normal de um sistema (LEVITT, 1980; NIU *et al.*, 1995; LARCHER, 2006). Do ponto de vista botânico, o estresse é definido como um desvio das condições normais para a vida das plantas, que resulta em mudanças e respostas em todos os níveis do organismo (BLUM *et al.*, 1991). Assim, independente da região em que as plantas vivam, sempre haverá diversos fatores que poderão lhe causar estresse e que podem limitar seu crescimento e desenvolvimento, em maior ou menor grau. Desse modo, na falta de algum recurso essencial, as plantas são incapazes de expressar seu máximo potencial, pois suas condições ótimas de funcionamento são prejudicadas (BIANCHI *et al.*, 2016), induzindo a evolução das espécies.

Tido como um fator externo que interfere negativamente no desenvolvimento das plantas, o déficit hídrico pode ser descrito como todo o conteúdo de água de uma célula ou tecido que está abaixo do conteúdo de água máximo exibido quando a planta se apresenta em

estado de maior hidratação (TAIZ; ZEIGER, 2013, SEIXAS *et al.*, 2015). Dentre os efeitos causados pelo estresse hídrico estão as mudanças anatômicas, fisiológicas, bioquímicas e moleculares das plantas. A intensidade dos efeitos varia de planta para planta e do grau de duração do estresse em que as plantas foram submetidas (ARAÚJO *et al.*, 2010).

Nos ambientes com períodos de restrição hídrica, as plantas apresentam, basicamente, duas estratégias que as possibilitam crescer e se desenvolver adequadamente, sendo elas: escapar ou tolerar. Para escapar da seca, o vegetal antecipa seu desenvolvimento e completa seu ciclo de vida antes do final das chuvas. Já quando são tolerantes, buscam estratégias que evitam a desidratação, economizando água através do fechamento dos estômatos ou reduzindo o potencial hídrico através do acúmulo de solutos (NOGUEIRA *et al.*, 2005; RAMOS, 2019). Há também o desenvolvimento de cutícula mais espessa, vacúolos grandes para maior armazenamento de água e estômatos em depressão (FIGUEIREDO *et al.*, 2015), bem como reorientação das folhas e redução no crescimento celular (DGHIM *et al.*, 2018).

O crescimento do vegetal é uma das primeiras respostas que podem ser observadas quando as plantas são submetidas ao déficit hídrico, onde há uma redução devido à perda do turgor celular e há, também, uma remobilização dos metabolitos para a síntese de compostos protetores (BHARGAVA; SAWANT, 2013). Uma outra resposta observada é a inibição do crescimento de raízes laterais e aumento da raiz principal, permitindo buscar água em camadas mais profundas do solo (XIONG *et al.*, 2006). Também há uma redução na área foliar, como estratégia para a redução de perda de água pela transpiração, reduzindo o tamanho das folhas que estão sendo formadas em condições de restrição hídrica, podendo haver redução através da abscisão foliar parcial ou completa (LYNCH; BROWN, 2001).

Do ponto de vista fisiológico e bioquímico, o déficit hídrico afeta diretamente a fotossíntese em decorrência dos efeitos estomáticos e não estomáticos, onde, em situações de estresse leve ou moderado, o efeito estomático prevalece, fazendo com que haja uma diminuição na fotossíntese pelo aumento da resistência à difusão de CO₂ (GALMÉS *et al.*, 2011; ARAÚJO *et al.*, 2010). Ainda, o estresse hídrico afeta o transporte de elétrons, a síntese de ATP e NADPH, reduz a eficiência carboxilativa e a quantidade de atividade das enzimas responsáveis pelo metabolismo fotossintético, como a rubisco (TAIZ; ZEIGER, 2013; SILVA *et al.*, 2015), afetando, assim, todo o metabolismo da planta.

Nessas condições, pode haver uma redução do potencial hídrico e osmótico da planta através do acúmulo de substâncias orgânicas, tais como aminoácidos, principalmente a prolina, carboidratos solúveis e proteínas solúveis (MORANDO *et al.*, 2014; SEIXAS *et al.*, 2015). Esse ajustamento osmótico é tido como um importante mecanismo de tolerância ao déficit

hídrico, onde o acúmulo de carboidratos solúveis e de proteínas ocorre devido à hidrólise das reservas de amido e da diminuição da síntese de proteínas. Já a prolina, além de atuar no ajustamento osmótico, participa também da osmoproteção e manutenção da estabilidade das membranas celulares (LARCHER, 2006; MOURA *et al.*, 2016).

Também são observados desajustes a nível molecular, como a desestabilização de membranas celulares e de suas organelas, ou até a síntese de substâncias de defesa. As alterações na estrutura, composição e integridade das membranas podem ser causadas, entre outros fatores, pelo aumento da atividade de lipases, proteases e formas ativas de oxigênio no citoplasma, que resulta no aumento da permeabilidade celular e na saída de íons da célula (ROY-MACAULEY *et al.*, 1992; LARCHER, 2006).

c. Memória Hídrica

Devido à baixa disponibilidade de água nas regiões de clima semiárido, como a Caatinga, as sementes de espécies deste bioma apresentam adaptações morfológicas, fisiológicas e ecológicas (MEIADO *et al.*, 2012), onde a disponibilidade de água no solo se dá em um curto período do ano, geralmente concentrados em três meses (SAMPAIO, 1995; SILVA *et al.*, 2018). Sendo assim, os eventos que envolvem a germinação das sementes e o estabelecimento das plântulas nesse bioma estão relacionados com os meses em que a precipitação é maior (BARBOSA, 2003; ARAÚJO *et al.*, 2006; SILVA *et al.*, 2018).

Geralmente, as sementes das espécies encontradas na Caatinga são produzidas em altas quantidades ao longo do ano e boa parte dessas espécies dispersam suas sementes no final da estação seca e início da estação chuvosa, favorecendo a germinação e o estabelecimento dos propágulos nesse ambiente (MEIADO *et al.*, 2012). Essas sementes, para germinar, precisam atingir uma taxa mínima de umidade, que é variável entre as espécies e demora mais para ser atingido quando o potencial hídrico do substrato é mais baixo (BRADFORD, 1995). Isso ocasiona um retardo e diminuição da porcentagem e velocidade de germinação, o que inviabiliza a sequência dos eventos germinativos (BANSAL *et al.*, 1980).

Estudos têm sido desenvolvidos com o objetivo de entender as consequências funcionais e metabólicas dos ciclos de hidratação e desidratação (ciclos de HD) em sementes, que visam simular tal evento, que ocorre de forma natural nos ambientes semiáridos (LIMA; MEIADO, 2018; NASCIMENTO; MEIADO, 2021). Tendo em vista que tais ambientes apresentam alta variabilidade no regime de chuvas, onde algumas áreas passam de 7 a 10 meses sem chuva e apresentam grande instabilidade na precipitação interanual e intra-anual, causando pulsos de precipitação (GUERRERO *et al.*, 2013; LIMA; MEIADO, 2018).

Segundo Bewley et al. (2013), o processo de embebição se dá em três fases distintas, onde, na primeira fase, ocorre uma rápida absorção de água, que é ocasionada pela diferença do potencial hídrico entre a semente e o substrato, havendo o início da reativação do metabolismo, com aumento da respiração, ativação de enzimas e a síntese de proteínas (MARCOS FILHO, 2005). Já na segunda fase, a mais longa do processo, as sementes praticamente não absorvem água e ocorre a preparação para a germinação através do consumo das substâncias de reserva, que proporciona energia para a retomada do crescimento do embrião (METHEUS; GARCIA, 2011). Por fim, na terceira fase, ocorre um aumento na absorção de água que coincide com a protrusão da radícula e posterior crescimento da plântula (BEWLEY et al., 2013).

Os ciclos de HD consistem em expor as sementes a uma hidratação descontínua, para que processos metabólicos germinativos sejam iniciados e durem um tempo que deve ser insuficiente para permitir a protrusão da radícula, buscando simular o processo de embebição. Nesses ambientes, a hidratação pode não ser contínua, e a habilidade de se hidratar de forma descontínua pode favorecer a germinação das sementes e o estabelecimento das plântulas de algumas espécies (HEYDECKER et al. 1975; RITO et al., 2009; MEIADO, 2012).

Nessas condições, a hidratação prévia durante os ciclos HD pode facilitar processos bioquímicos e celulares que ocorrem antes da germinação e alterar o comportamento fisiológico das sementes, garantindo uma maior germinabilidade, maior sincronia e menor tempo de germinação, mesmo em condições de baixo potencial hídrico (DUBROVSKY, 1996; 1998; ALVARADO-LOPEZ et al., 2014; LIMA; MEIADO, 2017; 2018a; 2018b). Tais ciclos podem fazer com que as sementes ativem uma “memória de hidratação”, termo sugerido por Dubrovsky (1998) para designar o processo de embebição, onde é preservada as características resultantes dos ciclos de HD nas sementes e há a ativação de genes específicos da planta relacionados com a tolerância aos estresses ambientais.

As sementes que passam pelos ciclos de HD exigem menos horas de contato com a água para germinar e apresentam maior uniformidade na germinação. Isso ocorre devido à ativação dos mecanismos bioquímicos germinativos durante a primeira hidratação, que são cessados com a desidratação e reativados, de onde parou, com uma hidratação subsequente, sem ter que retomar o processo germinativo do início (DUBROVSKY, 1996; BASKIN; BASKIN, 2001; RITO et al., 2009). Essa Característica foi observada em mudas de *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Anacardiaceae) oriundas de sementes que passaram por ciclos de HD, as quais apresentaram maior vigor, com incremento no número de folhas e folíolos (HORA; MEIADO, 2016). Em plântulas de *Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poir. (Fabaceae) foram observados maior

comprimento da parte aérea, maior diâmetro do caule, maiores valores de massa seca após a passagem das sementes pelos ciclos HD (LIMA; MEIADO, 2018).

Kaya *et al.* (2006) observaram que o tempo médio de germinação na espécie *Helianthus annuus* L. (Asteraceae) foi reduzido quando as sementes foram submetidas à hidratação descontínua. Sánchez-Soto (2005) observou que a passagem pela hidratação descontínua de sementes de *Stenocereus alamosensis* (J.M. Coult.) A.C. Gibson & K.E. Horak e *Stenocereus thurberi* (Engelm.) Buxbaum (Cactaceae) proporcionou rápida absorção de água, o que reduz o tempo necessário para que a germinação ocorra. Também foi observado que sementes de *Dodonaea viscosa* Jacq. (Sapindaceae) apresentaram aumento de 40% na germinabilidade após os ciclos de HD (PEDRERO-LÓPEZ *et al.*, 2016). Li *et al.* (2017), ao submeter sementes de *Medicago sativa* L. (Fabaceae) à hidratação descontínua detectaram maior tolerância às condições de estresses abióticos (hídrico e salino), onde foi observado aumento na germinabilidade nessas condições. Os ciclos de HD, em sementes de *Senna spectabilis* (DC.) H.S. Irwin & Barneby var. *excelsa* (Schrad.) H.S. Irwin & Barneby (Fabaceae), também aumentaram a tolerância da espécie aos fatores abióticos, onde foi visto aumento da germinabilidade em potenciais -0,6 e -0,9 MPa (LIMA *et al.*, 2018).

Estudos tem demonstrado que eventos de estresse prévio tem promovido respostas mais rápidas e/ou mais fortes a um estresse subsequente, seja abiótico ou biótico (CONRATH *et al.*, 2006), indicando que as plantas têm a capacidade de memória após estresse. Essas respostas das plantas diante de um evento de estresse são controladas a nível molecular por mudanças na expressão de genes (BRUCE *et al.*, 2007). Conrath *et al.* (2006) propuseram que existem dois mecanismos de memória, um por acúmulo de proteínas sinalizadoras como a PR-1 e outro por acúmulo de fatores de transcrição como o ácido salicílico. Além desses, Bruce *et al.* (2007) acrescentaram o mecanismo epigenético, que envolve mudanças na atividade do DNA através da metilação do DNA ou modificação de histonas (MADLUNG; COMAI, 2004). O mecanismo epigenético é vantajoso, pois apresenta efeito a curto (mitose) e longo prazo (meiose), sem alterar a sequência de DNA (SAZE, 2008), mecanismos esses que podem ser reversíveis. Segundo Crisp *et al.* (2016), à exposição repetida a um mesmo estresse promove um *priming* ou memória e permite que as plantas respondam com eficiência ao mesmo. Além disso, os autores consideram que a deterioração do RNA durante a recuperação do estresse pode ter um papel fundamental para a restauração da homeostase no estado de pré-estresse.

Entretanto, ainda não são bem entendidos os mecanismos pelos quais as plantas, principalmente as arbóreas, conseguem tolerar déficit hídrico desde o estágio de sementes até o porte de plantas jovens, uma vez que a maioria dos trabalhos publicados abordam poucos

parâmetros isoladamente. Desse modo, estudos que abrangem dados de germinação, trocas gasosas, bioquímica e biometria, entre outros, poderiam coletivamente auxiliar nesse entendimento.

d. Cenostigma pyramidale

Cenostigma pyramidale (Tul.) E. Gagnon & G.P. Lewis pertence à família Fabaceae e tem como sinônimos botânicos relevantes *Caesalpinia pyramidalis* Tul. e *Poincianella pyramidalis* (Tul.) L.P. Queiroz. É conhecida por diferentes nomes: catingueira, canela-de-velho, catingueira-verdadeira, pau-de-rato, catinga-de-porco, e tais nomenclaturas estão relacionadas ao odor desagradável de suas folhas verdes (MATIAS *et al.*, 2017). Endêmica do Brasil, tem classificação ecológica como espécie pioneira (MAIA, 2012), possui ampla distribuição geográfica e ocorrências confirmadas no Norte (Amazonas), em várzeas úmidas, e no Nordeste (Alagoas, Bahia, Ceará, Maranhão, Paraíba, Pernambuco, Piauí, Sergipe), em áreas semiáridas (GAEM, 2020), presente nos tipos de vegetação de Caatinga (*stricto sensu*) e Floresta Ombrófila (= Floresta Pluvial), com base na lista Flora do Brasil 2021.

Apresenta alturas que variam de até 12 m em áreas úmidas até menos de 4 m em áreas semiáridas, quando seu porte se reduz a arbusto. Sua madeira é branco-amarelada e de alta densidade, com raiz pivotante. Além disso, a espécie é caducifólia, perde suas folhas durante o período de seca, evitando a perda de água por transpiração. Suas flores são racemos curtos de cor amarela, seus frutos tipo vagem, com sementes achatadas, ambos de cor castanho-claro. A espécie é conhecida também por seus diversos usos, como por exemplo o uso de sua madeira e carvão vegetal (MAIA, 2012), na medicina popular devido a suas funções antidiarreicas, em tratamentos de hepatite e anemia (MATIAS *et al.*, 2017), na alimentação animal (VILELA *et al.*, 2021), servindo de abrigo e subsídio para abelhas silvestres das áreas em que ocorre. Além disso, apresenta potencial para seu uso em recuperação de áreas degradadas, devido a sua alta tolerância as mais diversas condições ambientais (MATIAS *et al.*, 2017; LUNA *et al.*, 2019).

Diversos trabalhos já foram feitos com a *C. pyramidale* visando compreender seu comportamento ecofisiológico como, por exemplo: quebra de dormência das sementes (ALVES *et al.*, 2007), influência da precipitação na densidade e na dominância populacional (ANDRADE *et al.*, 2010), biologia reprodutiva (LEITE; MACHADO, 2009), alteração genética da espécie (SANTOS *et al.*, 2012). Falcão *et al.* (2015) constataram que a espécie apresenta plasticidade fenotípica, com alta capacidade de aclimação a mudanças ambientais.

Sob estresse hídrico, apresentou ajuste osmótico e maior eficiência do sistema antioxidante para evitar a desidratação mantendo taxas basais de fotossíntese líquida (PINHO-

PESSOA *et al.*, 2018). Quanto aos mecanismos fisiológicos, durante a germinação, a espécie apresentou incremento nos níveis de prolina com o aumento da restrição hídrica, melhorando a defesa da espécie ao déficit hídrico (MATIAS *et al.*, 2019), se mostrou mais tolerante a potenciais osmóticos de até -1,0 MPa (TEIXEIRA *et al.*, 2007), sob déficit hídrico severo (durante 9 dias) a espécie apresentou manutenção da germinação, sugerindo um possível ajuste osmótico devido ao acúmulo de solutos orgânicos e inorgânicos nas células (ANTUNES *et al.*, 2011). Quando submetidas à dessecação em sílica gel por 24h, as plântulas apresentaram até 90% de tolerância a esse estresse após a reidratação, também foi constatado o desenvolvimento de raízes adventícias como estratégia de sobrevivência (SILVA *et al.*, 2018). Quando combinadas a fungos micorrízicos arbusculares (FMAs), a espécie apresentou recuperação mais rápida da fotossíntese quando as plantas foram submetidas a condição de seca (FROSI *et al.*, 2016). Ao submeter as mudas de catingueira a períodos de restrição hídrica de 6, 12, 18 e 24 dias, Leite *et al.* (2020) verificaram sobrevivência da espécie em todos os tratamentos, exceto no de 24 dias de suspensão e, concluíram também que a catingueira é capaz de se adaptar a baixa disponibilidade de água expressando alterações morfológicas, com reduções na altura, diâmetro do caule, número de folhas e área foliar e, ativando mecanismos bioquímicos de resistência ao déficit hídrico, com incrementos na concentração de açúcares solúveis e prolina.

A espécie *C. pyramidale* também apresentou alta tolerância ao estresse salino (SANTOS *et al.*, 2016) e, mediante à associação com FMAs também foi verificado maior crescimento e tolerância da espécie à salinidade (FROSI *et al.*, 2018; ARAÚJO *et al.*, 2021). Além disso, Frosi *et al.* (2021), estudando o transcriptoma da espécie, constataram uma percepção precoce da planta quando submetida ao estresse salino, onde houve uma modulação dos canais e transportadores iônicos e, à medida que o estresse intensificava, o foco passou a ser o sistema antioxidante, as aquaporinas e as respostas hormonais.

INFLUÊNCIA DA HIDRATAÇÃO DESCONTÍNUA DE SEMENTES E CICLOS DE SUSPENSÃO DE REGA EM MUDAS DE *Cenostigma pyramidale* (Tul.) E. Gagnon & G.P. Lewis (FABACEAE) NA TOLERÂNCIA A SECA

Daianne Maria de Oliveira^a, Wanessa Silva de Carvalho^a, Marcos Vinicius Meiado^b, Marciel Teixeira de Oliveira^{a*}

^aLaboratório de Fisiologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Pernambuco, 50670-901, Brasil.

^bLaboratório de Fisiologia de Sementes, Universidade Federal de Sergipe, Itabaiana, Sergipe, 49506-036, Brasil.

*Autor correspondente, Email: marciel.oliveira@ufpe.br

RESUMO

O objetivo desse estudo foi avaliar a influência da hidratação e desidratação (ciclos HD) em sementes e ciclos de rega em plantas jovens de *C. pyramidale* na tolerância a seca. Foi realizado um experimento aplicando ciclos de HD em sementes (3 ciclos de HD e sem ciclos de HD) e ciclos de intervalos de suspensão de irrigação (irrigação diária, intervalos de sete e quatorze dias) durante cinco meses e, após, todos os tratamentos foram submetidos a suspensão da irrigação (exceto o controle). Os resultados demonstraram que reduções no conteúdo relativo de água nas folhas promovem aumentos na concentração de açúcares (folha e raiz), potássio-radicular, aminoácidos-caule e carboidratos não estruturais na raiz. Quando observamos respostas nas plantas que passaram por estresse prévio, seja na semente (RDHD) ou ciclos de rega (R7, R7HD, R14 e R14HD), temos como respostas comuns aumento de potássio-foliar e redução na transpiração foliar. Os ciclos HD nas sementes promoveram maiores investimentos na biomassa radicular, maior redução das trocas gasosas, maior acúmulo de açúcares e aminoácidos no caule e potássio-foliar para tolerar o déficit hídrico. Os Ciclos de rega 14 dias (com ou sem HD) apresentaram reduções no crescimento combinados a aumentos dos pigmentos cloroplastídicos. Concluimos que os ciclos de HD nas sementes promovem respostas que contribuem com a tolerância ao déficit hídrico. O ciclo de rega de 14 dias promove respostas de tolerância ao déficit hídrico, mas resulta em reduções de crescimento. A combinação de ciclos HD e ciclos de rega não promovem maior tolerância em relação aos tratamentos isolados.

Palavras-Chaves: crescimento; trocas gasosas; catingueira; estresse prévio

INTRODUÇÃO

O Nordeste do Brasil é uma região que possui grande parte do seu território inserida em áreas de clima semiárido, caracterizando-se pelas altas temperaturas, baixa umidade do ar, elevadas taxas de evapotranspiração, além de baixos índices pluviométricos, com alta variabilidade das chuvas, onde os eventos são constituídos geralmente por “pulsos” de precipitação que favorecem a escassez hídrica (Mishra e Singh, 2010). Com isso, o déficit hídrico desencadeia alterações em processos fisiológicos (Dghim et al. 2018; Lima et al. 2018; Per et al. 2018), nas características anatômicas, morfológicas (Figueiredo et al. 2015) e a nível molecular (Bhargava e Sawant, 2013; Zegaoui et al. 2017), gerando uma forte pressão de seleção sobre os indivíduos de uma comunidade.

Diante da escassez hídrica, o processo de absorção da água na germinação das sementes pode não ser contínuo no semiárido, ocorrendo ciclos de hidratação e desidratação (ciclos de HD) devido ao déficit hídrico no solo, o que causa interrupção do processo de germinação devido à perda da água absorvida pelas sementes para o solo seco (Meiado et al. 2012; Lima e Meiado, 2018). Entretanto, essa hidratação descontínua, pode promover nas sementes, aumento na germinabilidade e velocidade de germinação (Rito et al. 2009; Lima e Meiado, 2017), bem como benefícios na altura da planta e diâmetro do caule no estágio inicial de crescimento e no estabelecimento de espécies que demonstrem memória de hidratação das sementes (Lima e Meiado, 2018), exercendo papel importante na persistência e dinâmica das plantas de ambientes semiáridos (Tobe et al. 2001; Ren e Tao, 2003). No entanto, para algumas espécies, a hidratação descontínua não traz benefícios germinativos e/ou no crescimento inicial das plântulas.

Estudos indicam que quando uma planta sofre exposição prévia ao estresse, ela tem a capacidade de responder mais rápido e vigorosamente a um evento de estresse recorrente (Walter et al. 2011; Xu et al. 2011; Iqbal et al. 2007; Rouhi et al. 2011). Esse fenômeno, conhecido como endurecimento, sugere que as plantas ganham maior tolerância ao estresse devido às alterações bioquímicas e/ou epigenéticas, que ocorrem após a primeira exposição aos distúrbios ambientais (Bruce et al. 2007). Os ciclos repetidos de estresse hídrico são comuns durante a vida das espécies lenhosas, como exemplo, *Cenostigma pyramidale* (Tul.) E. Gagnon & G.P. Lewis (Fabaceae), planta caducifólia, endêmica do Brasil, que ocorre na região do semiárido do nordeste brasileiro, que possui ampla faixa de tolerância às variações do ambiente (Frosi et al. 2017).

Diversos trabalhos já foram realizados com a espécie supracitada visando compreender seu comportamento ecofisiológico, como por exemplo: quebra de dormência das sementes (Alves et al. 2007), influência da precipitação na densidade e na dominância populacional

(Andrade et al. 2010), biologia reprodutiva (Leite e Machado, 2009) e alteração genética (Santos et al. 2012). Essa espécie também demonstra plasticidade fenotípica, com alta capacidade de aclimatação às mudanças ambientais (Falção et al. 2015). Pinho-Pessoa et al. (2018) constataram que, sob estresse hídrico, essa espécie apresentou ajustamento osmótico, maior eficiência do sistema de antioxidantes para evitar a desidratação. Durante a germinação, as sementes da *C. pyramidale* apresentaram aumento nos níveis de prolina diante da restrição hídrica (Matias et al. 2019), alta tolerância ao estresse salino (Santos et al. 2016), bem como uma maior expressão nos genes relacionados ao estresse nas sementes quando submetidas a osmopriming, que proporcionou efeitos positivos na germinação e maior vigor das plantas (Antunes et al. 2011).

Assim, este trabalho teve como objetivo avaliar a influência dos ciclos de HD nas sementes e ciclos de rega em plantas jovens de *C. pyramidale* em resposta ao déficit hídrico. Tendo como hipóteses: (1) Plantas jovens de *C. pyramidale* provenientes de sementes que passarem por ciclos de HD apresentarão maior tolerância ao déficit hídrico; (2) Os ciclos de rega em plantas jovens de *C. pyramidale* promoverão alívios aos efeitos de déficit hídrico; (3) Ciclos de HD em sementes combinados a ciclos de rega em plantas jovens, promovem maior tolerância ao déficit hídrico em relação aos tratamentos isolados em plantas jovens de *C. pyramidale*.

MATERIAIS E MÉTODOS

Material vegetal e condições experimentais

O experimento foi conduzido em casa de vegetação do Centro de Biociências da Universidade Federal de Pernambuco – UFPE, sob as coordenadas geográficas (8°08'58''S; 34°56'55''W). A região apresenta temperatura média de 30°C e umidade relativa do ar de 70%.

As sementes de *C. pyramidale* foram adquiridas através da parceria com o Núcleo de Ecologia e Monitoramento Ambiental (NEMA), localizado no Campus de Ciências Agrárias da Universidade Federal do Vale do São Francisco (UNIVASF). Foram realizados testes e determinado previamente a curva de embebição e escolhido o tempo de 10h de hidratação e 5 horas de desidratação combinado a três ciclos de HD que promoveram a maior germinabilidade, menor tempo médio e maior sincronia na germinação das sementes da espécie estudada. Inicialmente, as sementes foram escarificadas quimicamente com ácido sulfúrico, para que houvesse uma maior uniformidade na germinação. Depois desse procedimento inicial, foram separadas em dois grupos: 1) sementes que foram submetidas a 3 ciclos de HD, onde cada ciclo

consiste num período de hidratação seguido de uma desidratação. Para tal, as sementes secas foram pesadas para a obtenção da massa seca e após foram hidratadas em bandejas plásticas contendo papel filtro umedecido com água deionizada, onde embeberam por 10 horas e depois foram retiradas e colocadas para secar, por 5 horas, em estufa com circulação de ar forçada a 40°C, até que retornassem a massa inicial; 2) sementes que não passaram por ciclos de HD. Posteriormente, as sementes que não passaram por ciclos de HD foram colocadas em vasos com capacidade para 10 litros contendo 7Kg de solo, tipo Franco argilo-arenoso e mantidas em casa de vegetação, e 24 horas depois o mesmo foi feito com as sementes que passaram pelos ciclos de HD, tal processo foi necessário para que o início da germinação fosse igual para os dois grupos. Estas foram regadas diariamente por 30 dias para que pudessem germinar e se desenvolver nas mesmas condições iniciais, mantendo a capacidade de pote em 80%.

O solo utilizado no experimento apresentou as seguintes características químicas P: 3mg/dm³; pH: 5,2; Ca: 0,10 cmolc/dm³; Mg: 0,4 cmolc/dm³; Na: 0,02 cmolc/dm³; K: 0,02 cmolc/dm³; Al: 0,25 cmolc/dm³; H: 3,46 cmolc/dm³; S: 0,5 cmolc/dm³; CTC: 4,3 cmolc/dm³.

Após 30 dias, as plantas jovens do grupo 1 (com ciclos de HD) e grupo 2 (sem ciclo HD), foram separadas em 3 categorias de acordo com o regime de rega (diário, rega 7 dias ou rega 14 dias), totalizando um fatorial de 2 (com e sem ciclo HD) x 3 (regime de rega) perfazendo 6 tratamentos e um controle: a) rega diária nas plantas de sementes do ciclo HD (RDHD); b) rega a cada 7 dias nas plantas de sementes com ciclo HD (R7HD), c) rega a cada 14 dias nas plantas de sementes com ciclo HD (R14HD), d) rega diária em plantas de sementes sem ciclo HD (RD); e) rega a cada 7 dias em plantas de sementes sem ciclo HD (R7), f) rega a cada 14 dias em plantas de sementes sem ciclo HD (R14) e g) CONTROLE rega diária (não passa por suspensão de rega após 5 meses).

Durante o crescimento, as plantas foram avaliadas periodicamente quanto a sua biometria. Após 5 meses de desenvolvimento, as plantas foram submetidas à suspensão da rega para simular o déficit hídrico. Estas permaneceram com a rega suspensa até alguns tratamentos apresentarem sinais de desidratação e redução do conteúdo relativo de água (CRA) nas folhas, chamado de máximo estresse, este se deu aos 13 dias de suspensão hídrica. Nesse momento, metade das plantas, foram coletadas para que fossem realizadas as análises. As demais plantas foram reidratadas até recuperação do CRA encontrado nas plantas do controle, que se deu após 8 dias e, só então foram coletadas para análises, chamando de reidratação.

Status hídrico das plantas e do solo

O conteúdo relativo de água (CRA) foi determinado para avaliar o status hídrico da planta durante o período de máximo estresse e reidratação e realizado a cada 48 horas. Para tal, com o auxílio de um perfurador, discos foliares (6 mm) foram coletados em folha completamente expandida às 5 horas da manhã e imediatamente foram pesadas em balança de precisão para determinar a massa fresca (MF). A massa túrgida (MT) foi mensurada submetendo os discos foliares a água deionizada por 24 horas. Depois da obtenção da MT, os discos foram colocados em estufa de ventilação forçada a 70°C por 48 horas e por fim foi determinada a massa seca (MS). E para determinação do CRA das folhas foi utilizada a equação a seguir: $CRA (\%) = (MF-MS) / (MT-MS) \times 100$.

A umidade do solo foi mensurada às 9 horas a cada 48 horas com o auxílio de um medidor do status hídrico do solo (modelo Falker, portátil).

Trocas gasosas

Os parâmetros de trocas gasosas na folha, incluindo taxa fotossintética líquida (A) e taxa de transpiração (E), foram medidos por um analisador de gás infravermelho (IRGA, ADC, modelo LCI-pro; Hoddesdon, Reino Unido). A partir desses dados foi possível calcular a eficiência do uso da água (EUA) através da fórmula ($EUA=A/E$). Todas as medições foram realizadas entre 9h e 10h. A densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (PPFD) foi mantida correspondendo às condições do ambiente, que eram $800 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ sob estresse máximo e reidratação com concentração de CO_2 no ambiente de 380 ppm.

Medidas de crescimento

A altura da planta foi obtida com auxílio de uma régua milimétrica da base da planta rente ao solo até a inserção da gema apical. O diâmetro do caule foi medido na base da planta (marcado com caneta permanente) ao nível do solo com um paquímetro digital. A biomassa fresca foi determinada pela coleta da parte aérea e subterrânea das plantas no período de máximo estresse e reidratação. Os materiais coletados foram separados em folha, caule, raiz e colocados em estufa de ventilação forçada a 70°C por cinco dias até atingir a massa constante. Em seguida, o material foi pesado em balança de precisão (AND H200, Tóquio, JP), obtendo-se a biomassa seca de cada parte. O número de folhas foi contabilizado por indivíduo com base na inserção do pecíolo.

Também foram mensurados índices de crescimento propostos por Hunt. (1982) como RAF (razão área foliar) = (área foliar) / (massa seca total) $\text{cm}^2/\text{g}^{-1}$; AFE (área foliar específica) = (área foliar) / (massa seca das folhas) $\text{cm}^2/\text{g}^{-1}$.

Análises bioquímicas do tecido vegetal

O material vegetal foi coletado de cada indivíduo e prontamente congelado em N_2 líquido e estocado até o uso em freezer -20°C . As amostras dos tecidos frescos de folha, caule e raiz foram utilizadas na quantificação dos carboidratos solúveis totais (SS), utilizando-se as massas de 30mg para folha e 10mg para caule e raiz, seguindo metodologia proposta por Dubois et al. (1956). Para proteínas solúveis totais (PST) foi utilizada a massa de 75mg para folha, 25mg para caule e 50mg para raiz. Em prolina foram utilizadas 30mg para folha e raiz, 50mg para caule, determinados de acordo com Bradford (1976) e Bates et al. (1973), respectivamente. Em relação a quantificação do amido, foi utilizada a fração insolúvel dos SS, onde o pellet foi hidrolisado por 1h com 10 unidades da enzima amiloglucosidase, sendo posteriormente analisado pelo método descrito por Dubois et al. (1956). A análise dos aminoácidos livres totais (ALT) foram determinados a partir de 30mg da folha e 10mg para caule e raiz, seguindo a metodologia de Moore & Stein (1954). Já a quantificação dos pigmentos Clorofila *a*, Clorofila *b* e Carotenoides foi determinada por metodologia proposta por Lichtenthaler & Buschmann (2005), sendo utilizadas 20mg de folha, e acetona (80%) como solvente. As análises realizadas foram determinadas com espectrofotômetro de duplo feixe ajustado ao comprimento de onda específico para cada composto orgânico.

Análise de nutrientes

Para a quantificação dos macronutrientes com maior requerimento no crescimento vegetal foram avaliados nitrogênio (N), fósforo (P) e potássio (K) nos tecidos da folha, caule e raiz. O material foi digerido em solução de ácido sulfúrico (H_2SO_4), em um bloco digestor a 350°C para obtenção do extrato da amostra (Thomas et al. 1967). O teor total de N foi determinado de acordo com Thomas et al. (1967). O teor de P foi determinado espectrofotometricamente (Murphy e Riley, 1962). O conteúdo de K foi determinado por fotometria de chama (DM-62, Digimed, São Paulo, Brasil) (Silva, 2009).

Análise estatística

O experimento foi conduzido de forma inteiramente casualizada, com sete tratamentos, sendo três tratamentos de ciclos de HD e três de ciclos de rega, além de um tratamento controle.

Cada tratamento com 16 repetições, sendo 8 plantas (4 bioquímica; 4crescimento) para as análises no máximo estresse e 8 plantas (4 bioquímica; 4crescimento) para as análises na reidratação. A normalidade dos resíduos dos dados e a homogeneidade das variâncias foram verificadas através dos testes Levene e Shapiro-Wilk, respectivamente. Os parâmetros foram avaliados por uma análise de Variância Fatorial, considerando os ciclos de HD, ciclos de rega e tecido como variáveis independentes. As médias foram contrastadas *a posteriori* pelo teste de Newman-Keuls a 5%. Todas as análises foram realizadas no Software Statistica 8.0 (StatSoft. Inc., Tulsa, Oklahoma, USA).

Foi realizada uma Análise de Componentes Principais para verificar possíveis agrupamentos, definindo as variáveis mais importantes na separação de grupos sob máximo estresse e reidratação. Dessa forma, os dados foram transformados (Log) para padronização devido a diferentes escalas de magnitudes, foram excluídos os parâmetros que não apresentaram diferença estatística na análise de variância (anova) ou ANOVA fatorial. O grau de explicação de cada componente principal (PC) foi realizado através do método broken-stick e a análise realizada com o software Fitopac 2.1.2.85 (SHEPHERD, 2010).

RESULTADOS

Status hídrico das plantas e do solo

O tratamento controle, que teve sua rega mantida a 80% da capacidade de pote durante o período de suspensão da irrigação, apresentou no máximo estresse (ME), que para a espécie foi no 13º dia, umidade do solo em torno de 24%. Já os tratamentos que foram submetidos a suspensão da rega reduziram em RD (74%), RDHD (73%), R7 (71%), R7HD (71%), R14 (71%) e R14HD (70%), em relação ao controle. Após a reidratação, a umidade do solo não diferiu entre os tratamentos (Fig. 1A e B). O CRA reduziu em todos os tratamentos em relação ao grupo controle. As plantas dos tratamentos R7HD apresentaram diminuições mais acentuadas de 65%, seguida do tratamento R7 com reduções de 53%, respectivamente em relação ao controle. Os tratamentos de RD e RDHD reduziram 46%, enquanto os tratamentos R14 e R14HD tiveram reduções de 38% e 36%, respectivamente em relação ao controle (Fig 1C). Após o 8º dia da reidratação, todos os tratamentos recuperaram o CRA, não apresentando diferenças estatística em relação ao controle (Fig. 1D).

Trocas gasosas

A assimilação de CO₂ (*A*) no máximo estresse reduziu nos tratamentos RDHD, R7, R7HD e R14HD em 89%, 90%, 84% e 64%, respectivamente em relação ao controle (Fig. 2A). Quando reidratados, todos os tratamentos recuperaram *A* quando comparados ao controle (Fig. 2B). No máximo estresse, também foi observado uma diminuição na transpiração (*E*) dos tratamentos RDHD (77%), R7 (70%), R7HD (66%), R14 (35%) e R14HD (50%), todos em relação ao controle (Fig. 2C). Quando reidratadas, as plantas dos tratamentos R7 e R14 apresentavam *E* superior em 142% e 193%, respectivamente, em relação ao controle (Fig. 2D). Quanto à EUA no máximo estresse, as plantas dos tratamentos RDHD, R7 e R7HD apresentaram reduções de 35%, 48% e 42%, em relação ao controle (Fig. 2E). Após a reidratação, apenas o tratamento RD exibiu redução de 48% em relação ao controle (Fig. 2F).

Medidas de crescimento

As plantas que passaram por rega a cada 14 dias apresentaram reduções em sua altura, o tratamento R14 teve redução de 38% e R14HD apresentou redução de 40%, quando comparadas ao controle no ME (Fig. 3A). O diâmetro do caule e o número de folhas também foram menores nos tratamentos que passaram por rega a cada 14 dias, reduzindo em 30% (R14) e 31% (R14HD) no diâmetro do caule, 22% (R14) e 25% (R14HD) no número de folhas em relação ao controle (Fig. 3C e E). Após reidratadas, apresentaram reduções na altura os tratamentos R14 (24%) e R14HD (19%) (Fig. 3B), no diâmetro do caule RD (20%), R14 (40%) e R14HD (39%), número de folhas foi menor em RDHD (27%) e R14HD (27%), todas em relação aos seus respectivos controles (Fig. 3B, D, F).

A área foliar total (AFT) diferiu estatisticamente apenas no tratamento R14 que apresentou AFT 44% menor comparada ao controle nas plantas do máximo estresse (Fig. 4A). Na reidratação, a AFT apresentou reduções nos tratamentos RD (33%), RDHD (43%), que apresentaram queda de suas folhas e, R14HD foi 29% menor em relação ao controle (Fig. 4B). O tratamento R14 teve área foliar específica (AFE) 84% maior que o controle no máximo estresse (Fig. 4C). Na reidratação, AFE foi maior em R14 (62%) e R14HD (77%) em relação ao controle (Fig. 4D). Quanto a razão de área foliar, o tratamento R7 foi 55% maior em relação ao controle (Fig. 4E). Na reidratação, a RAF foi maior em R14 (110%) e R14HD (91%) em relação ao controle (Fig. 4F).

Quanto aos dados de massa seca dos tecidos vegetais no máximo estresse, foi verificado redução de 54% na massa seca das folhas no tratamento R14, essa menor massa também foi observada no caule (74%) e na raiz (48%) em relação aos seus respectivos controles. Houve

também reduções na massa seca do caule nos tratamentos R7 (33%), R7HD (33%) e R14HD (80%). Além disso, o tratamento R14HD apresentou menor massa seca da raiz, sendo 55% menor que a do controle. O tratamento RDHD teve maior massa seca da raiz, sendo 46% maior em relação ao controle (Fig. 5A). Após a reidratação, os tratamentos que passaram por regas a cada 14 dias continuaram com menor massa seca do caule (cerca de 73%) e da raiz (cerca de 62%), em relação a raiz ainda foi verificado uma menor massa no tratamento RD (26%), R7 (54%) e R7HD (35%) em relação ao controle. Já o tratamento RDHD apresentou redução não significativa na massa seca da raiz (Fig. 5B).

Análises bioquímicas do tecido vegetal

Os pigmentos cloroplastídicos no máximo estresse (ME) apresentaram um aumento de clorofilas *a* (CHL *a*) nos tratamentos R14 (78%) e R14HD (67%) (Fig. 6A), e esse aumento também ocorreu em relação as clorofilas *b* (CHL *b*) em cerca de 117% e 62%, respectivamente em relação aos seus controles (Fig. 6C). Após reidratação, as plantas do R7HD apresentaram redução de 29% em CHL *a* (Fig.6B) e o tratamento R7 apresentou aumento de 45% em CHL *b* em relação ao controle (Fig. 6D). Os tratamentos R14 e R14HD no máximo estresse apresentaram um aumento nos carotenoides (CAR) de 67% e 61%, respectivamente em relação ao controle (Fig 6E). Após a reidratação, não foram observadas diferenças entre os tratamentos (Fig. 6F).

Nas análises bioquímicas realizadas no máximo estresse, observamos uma maior concentração de amido no tecido radicular em relação aos demais tecidos (folha e caule), sendo que nesse, o tratamento R14 apresentou um incremento de 2x maior na quantificação de amido em relação ao controle (Fig. 7A). Quando reidratadas, a raiz continuou apresentando maior concentração de amido, porém foi observado uma redução na concentração nos tratamentos R7HD (24%), R14 (33%) e R14HD (16%) (Fig. 7B).

A quantidade de carboidratos solúveis totais (SS) teve um aumento em todos os tratamentos que passaram pela suspensão hídrica, em todos os tecidos analisados. Para folha foram observados aumentos de até 78% em R14HD, 55% em RD, 52% para R14, 46% em R7HD, 43% para RDHD e 44% em R7. A concentração de SS no caule aumentou em 133% em RD, 3x maior no RDHD, 2x maior em R7 e R14HD, e as plantas do tratamento R7HD aumentaram cerca de 177% a concentração desse soluto em relação ao controle. Na raiz, o maior aumento na concentração foi no tratamento R7, aumentou 211% em relação ao controle, seguido dos demais tratamentos que tiveram aumentos de cerca 160% (Fig. 7C). Quando reidratadas, foi verificado diferenças estatísticas apenas na concentração de SS entre os órgãos,

onde o tecido foliar aumentou em 150% a quantidade de SS em relação ao caule e raiz (Fig. 7D).

A concentração de carboidratos não estruturais (NSC) foi maior nos tecidos radiculares, tanto no ME, quanto na RE. No ME, o caule das plantas do tratamento R14HD apresentaram uma concentração de 76% maior em relação ao seu respectivo controle. Na raiz, observamos aumento de 46% (RD), 42% (RDHD), 53% (R7), 38% (R7HD), 86% (R14) e 55% (R14HD) (Fig. 7E). Após a reidratação, o tratamento R7 apresentou um incremento de 36% na folha, também houve uma redução na concentração dos NSC da raiz nos tratamentos R7HD, R14 e R14HD de 20%, 29%, e 16%, respectivamente (Fig. 7F).

No máximo estresse, a concentração de aminoácidos livres totais (ALT) aumentou substancialmente no caule, a concentração em relação ao controle aumentou em 177% (RD), 270% (RDHD), 295% (R7), 250% (R7HD), 213% (R14) e 344% (R14HD) (Fig. 8A). Quando reidratadas, a concentração de ALT se manteve maior no caule. No caule, as concentrações foram maiores 24% em RD, 37% em RDHD, 32% em R7, 41% em R14 e 22% em R14HD em relação ao respectivo controle (Fig. 8B).

A prolina apresentou maior concentração dessa no tecido foliar das plantas no ME em todos os tratamentos, com exceção do R14 que se manteve baixa. Foi visto um aumento de 7x nos tratamentos R7 e R7HD, 5 x em R14HD e 4x em RD e RDHD em relação ao controle. Também foram observados aumentos na concentração de prolina na raiz das plantas dos tratamentos R7 (592%), R7HD (530%) e R14HD (392%) (Fig. 8C). Após a reidratação, a concentração de prolina manteve-se maior apenas no tratamento RDHD (96%) no tecido radicular (Fig. 8D).

A concentração de proteínas solúveis totais (PST) durante o ME e RE foi maior na raiz, porém foi visto uma redução na concentração de PST na raiz das plantas dos tratamentos RD (23%) e RDHD (19,2%) (Fig. 8E). Quando reidratadas, a concentração aumentou na raiz dos tratamentos R7 (38,2%), R14 (40,3%) e R14HD (33,4%). Além disso, também foi observado um incremento de 296% no teor de PST do caule das plantas do R14 (Fig. 8F).

Análise de nutrientes

As concentrações de nitrogênio (N) nas plantas, tanto no máximo estresse (ME) quanto reidratadas, apresentaram alterações apenas no tecido foliar. No ME os tratamentos RDHD e R7 apresentaram aumentos de 93% e 267%, respectivamente (Fig. 9A). Na reidratação, os tratamentos RD, R7 e R14 apresentaram um aumento de 47%, 164% e 82% para os tratamentos

em relação ao controle. Já nas plantas do tratamento R14HD verificou-se uma redução de 64% na concentração de N (Fig. 9B).

No ME, o tratamento R14 apresentou redução de 30% na concentração de fósforo (P) nas folhas bem como após a reidratação, com taxa 16% menor (Fig 9C). Na reidratação, foram observadas reduções na quantidade de P nas folhas dos tratamentos RD (20%), RDHD (12%), R7 (19%), R7HD e R14 (16%) e R14HD (17%). Na raiz das plantas do tratamento R14 ocorreu redução de 30% em relação ao seu respectivo controle (Fig. 9D).

A concentração de potássio (K) no ME aumentou no tecido foliar em todos os tratamentos, com exceção do RD, onde foram observados aumentos de 36% em RDHD, 34% (R7), 40% (R7HD), 38% (R14) e 48% (R14HD) em relação ao controle (Fig. 9E). Na raiz também ocorreu aumento na quantidade de K no máximo estresse, com aumento de 93% em RD, 89% (RDHD), 88% (R7), 92% (R7HD), 120% (R14) e 97 (R14HD) (Fig. 9F).

Após a reidratação, os tratamentos RD e R7 tiveram reduções de K no tecido foliar de 20% e 24%, respectivamente. O caule na reidratação, apresentou um incremento de K de 70% apenas no tratamento RDHD.

Análise de Componentes Principais

No máximo estresse, a PCA realizada para os dados com diferenças significativas explicaram 62,45% da variação total dos dados, considerando os dois componentes principais (PC1 e PC2). Os tratamentos foram agrupados em combinação da PC1 e PC2. Em PC1, os atributos mais relevantes e seus coeficientes de correlação foram MS-Caule ($r=-0,83$), diâmetro do caule ($r=-0,78$), CAR ($r=0,76$), NSC-raiz ($r=0,76$), ALT-caule ($r=0,75$), MS-raiz ($r=-0,73$), K-raiz ($r=0,71$), número de folhas ($r=-0,71$), MS-folha ($r=-0,71$), CHL b ($r=0,70$) e K-folha ($r=0,70$), SS-folha (0,69), altura (-0,69), CHL a (0,67), AFE (0,66), prolina-raiz (0,63), P-folha (-0,62) e SS-raiz (0,60) e Amido-raiz (0,53). Em PC2, os atributos mais relevantes em seus coeficientes de correlação foram A ($r=-0,84$), prolina-folha ($r=0,83$), E ($r=-0,74$), SS-caule ($r=0,73$), CRA ($r=-0,72$), número de folhas ($r=0,70$), prolina – raiz (0,66), SS-raiz (0,63), EUA (-0,59), ALT-caule (0,57) e MS-raiz (0,50) (Fig. 10A).

Na reidratação, as variáveis explicaram 47,88% da variação total dos dados na ordenação. Em PC1, os atributos mais relevantes e seus coeficientes de correlação foram MS-raiz ($r=-0,85$), diâmetro do caule ($r=-0,85$), RAF ($r=0,83$), MS-caule ($r=-0,82$), P-folha ($r=-0,80$), AFE ($r=0,75$), PST-caule ($r=0,74$), E ($r=0,70$), PST-raiz (0,66), NSC-raiz (-0,61), Amido-raiz (-0,59), ALT-caule (0,56) e Altura (-0,54). Em PC2, os atributos mais relevantes e

seus coeficientes de correlação foram K-caule ($r=0,70$), amido-raiz (0,63), NSC-raiz (0,62), prolina-raiz (0,62), N-folha (0,60), CHL a (0,59), NSC-folha (0,50) (Fig. 10B).

DISCUSSÃO

A redução na disponibilidade hídrica no solo promoveu reduções no CRA, levando as plantas a níveis baixos de hidratação em seus tecidos, porém não letais, principalmente para as plantas de rega diária e rega a cada 7 dias, pois na reidratação observamos a recuperação do CRA em todos os tratamentos. Tendo em vista que Pardo (2010), classificou tecidos bem hidratados com CRA se apresentando em valores entre 85 e 95%, sendo valores menores que 50% podem ser considerados crítico e letal para as plantas.

A redução no conteúdo hídrico nas plantas que passaram por estresse prévio, seja nas sementes (RDHD) ou por ciclos de rega (R7, R7HD, R14 e R14DH), apresentaram reduções nas trocas gasosas que estão relacionadas ao controle da abertura e fechamento dos estômatos para manutenção da água nos tecidos, reduzindo a condutância estomática mediante déficit hídrico para reduzir a perda de água por transpiração e consequentemente limitando a assimilação de CO_2 (Chaves et al. 2002). O fechamento estomático é considerado como uma das primeiras linhas de defesa para aliviar os efeitos do déficit hídrico no solo e consequentemente a desidratação dos tecidos (Larcher, 2006; Farooq et al. 2009). Reduções nas trocas gasosas em respostas ao déficit hídrico foram observadas em diversos estudos (Frosi et al. 2013; Oliveira et al. 2014; Costa et al., 2015; Frosi et al. 2016; Barros 2017).

A manutenção na assimilação de CO_2 no tratamento R14 está relacionada com o maior aumento na concentração dos pigmentos cloroplastídicos. O aumento de clorofilas *a* e *b* durante o ME nas plantas que passaram por ciclos de rega a cada 14 dias (R14 e R14HD), sugerem um mecanismo de fotoproteção em espécies de regiões semiáridas como observado por Costa (2012) em estudos realizados com a *Moringa oleifera* L. (Moringaceae) quando submetidas a diferentes tratamentos hídricos. Esse aumento nos teores de pigmentos fotossintéticos como Clorofila *b* e carotenoides previnem a foto-oxidação da Clorofila *a* no processo de fotossíntese, e a clorofila *b* atua como pigmento acessório que ajuda na absorção da luz (Marques 2011), garantindo a atividade fotossintética mesmo em condições de déficit hídrico. Após a reidratação todos os tratamentos apresentaram taxas semelhantes ao controle demonstrando recuperação e/ou integridade do aparato fotossintético, como observado por Freitas e Silva, (2018) ao avaliarem mudas de *A. pyrifolium* quando submetidas a ciclos de suspensão de rega.

As reduções nos atributos de crescimento (altura, diâmetro do caule, número de folhas, área foliar) observadas nas plantas R14 e R14HD, estão relacionadas a mudança no padrão de crescimento devido as condições mais limitadas de disponibilidade hídrica que resultam em redução da divisão e expansão celular envolvidas no crescimento. Lenhard et al. (2010) ao avaliarem plantas jovens de *Libidibia ferrea* (Max. Ex Tul.) L. P. Queiroz (Fabaceae) submetidas a déficit hídrico verificaram reduções nas variáveis de crescimento com o aumento da intensidade do estresse. Tais reduções, em condições de escassez hídrica, culminam numa baixa eficiência da rubisco, que pode ser causada por uma maior resistência do mesofilo devido ao fechamento estomático que limita a absorção de CO₂ pelos cloroplastos e aumenta a ação da rubisco oxigenase e, como consequência aumenta a fotorespiração (Scalon et al. 2011). Assim, tais plantas tendem a acumular menor biomassa e tem um menor desenvolvimento em comparação com as plantas mantidas sob disponibilidade de água adequada (Leite et al. 2020; Scalon et al. 2011). Quanto a área foliar específica, o aumento em tal variável pode indicar uma menor exportação de fotoassimilados da folhas do tratamento R14 para outros órgãos estando associado a folhas com pouca matéria seca e menor área foliar (Benicasa, 2003).

Os ciclos de HD, nas plantas de rega diária, proporcionaram aumento da massa seca da raiz, corroborando com resultados encontrados por Lima e Meiado (2018) ao submeter sementes de *M. tenuiflora* a ciclos de HD. Além disso, a hidratação previa pode promover a produção de plântulas mais vigorosas (Silva et al. 2012). Assim sendo, as plantas que passaram por ciclos de 14 dias apresentaram redução na massa seca das folhas (R14), caule (R14 e R14HD) e raiz (R14 e R14HD). Já as plantas que foram regadas a cada 7 dias apresentaram redução da massa seca do caule (R7 e R7HD). Estudos realizados por Griffiths e Parry (2002), Silva e Nogueira (2003) e Nascimento et al. (2012) sugerem que há uma menor produção de massa seca nas plantas sob déficit hídrico e que está se torna mais visível de acordo com a intensidade e tempo de exposição ao estresse, como foi observado neste estudo.

Sob estresses abióticos, os açúcares contribuem em cerca de 50% ou mais para a regulação do potencial osmótico celular, prevenindo a desidratação e sendo fonte de energia para células ativas nesse contexto (Santos et al. 2014). As plantas que foram submetidas a suspensão da irrigação no nosso estudo apresentaram aumentos significativos no conteúdo de SS em todos os tratamentos e tecidos avaliados, evidenciando que a espécie utiliza de tal estratégia para mitigar os danos da seca, tendo em vista que após a reidratação houve a estabilização da concentração de SS, o que evidencia sua função osmoprotetora. Esse aumento de SS nas folhas pode indicar que os processos fotossintéticos não foram cessados (Cao et al. 2015) e que os processos metabólicos e anatômicos permanecem ativos, como respiração e

crescimento (Pedroso et al. 2014). Ainda, no tecido caulinar, pode atuar na dissolução de embolias e na manutenção do turgor celular, permitindo o transporte de SS das folhas até as raízes das plantas, onde esse acúmulo garante o influxo de água do solo para a planta devido a diferença de potencial hídrico (Silva et al. 2013; Taiz et al. 2017; Farooq et al. 2009; Santos et al. 2021).

Diante do déficit hídrico, o transporte de água da raiz para as folhas é reduzido, o que aumenta a mobilização de NSCs, principalmente para o caule e a raiz (Tomasella et al. 2019). O aumento de NSCs observado no tecido radicular durante o ME indica uma estratégia da espécie, tendo em vista que ocorreu em todos os tratamentos. Esse aumento contribui para uma recuperação e reativação mais rápida do metabolismo quando as plantas são reidratadas, além disso pode garantir menor potencial hídrico nas raízes durante o déficit hídrico (O'Brien et al. 2014). Após a reidratação, houve reduções no teor de NSCs das raízes das plantas dos tratamentos R7HD, R14 e R14HD e essa redução está associada a recuperação hidráulica (Trifilò et al. 2019), onde os SS disponíveis desempenham um papel essencial na recuperação de embolias, na construção de novos tecidos e na respiração celular dessas plantas (Secchi et al. 2004).

No máximo estresse, foi observado reduções na assimilação de CO₂ e, tal diminuição resulta na hidrólise do amido acumulado para prover a respiração de manutenção, com isso há um maior acúmulo de carboidratos solúveis e aminoácidos (Kramer e Boyer, 1995). O aumento de ALT promove a proteção de proteínas e membranas, formando pontes de H⁺ com proteínas e lipídios, impedindo sua inativação (Hoekstra et al. 2001). Além disso, atuam no ajustamento osmótico e podem ser utilizados como fonte de nitrogênio para a síntese proteica e como estoque de energia para as plantas se recuperarem de forma mais rápida do estresse hídrico quando reidratadas (Suguiyama et al. 2014).

O aumento de prolina demonstra uma resposta fisiológica de tolerâncias dessas plantas à seca (Nogueira et al. 2005; Taiz e Zeiger, 2013). Tendo em vista que a prolina é um importante regulador nas plantas sob estresse atuando no ajuste osmótico, na proteção contra a desnaturação de enzimas bem como na remoção de espécies reativas de oxigênio (Marengo et al. 2016; Taiz e Zeiger, 2013; Silva et al. 2012). Além disso, a prolina atua na estabilização das membranas e de macromoléculas e pode ser fonte de carbono e nitrogênio para as plantas após a condição de estresse ser eliminada (Raymond e Smirnoff, 2002; Larcher, 2006). Após a reidratação, os níveis de prolina foram estabilizados pelas plantas, essa redução pode indicar que está foi utilizada na síntese de proteínas ou que foi convertida em intermediários do ciclo

de Krebs, atuando na síntese de ATP (Szabados e Savouré, 2010), contribuindo para uma rápida recuperação do status hídrico (Albuquerque et al. 2013).

Segundo Nogueira et al. (2005), diante do estresse hídrico, um dos primeiros eventos que ocorre na planta é a paralização da síntese de proteínas. Porém, não foi observado variações no teor de PST dos tecidos foliar e caulinar para a espécie, sendo observado reduções apenas nas raízes das plantas dos tratamentos RD e RDHD, que passaram por rega diária e, posteriormente, foram submetidas a suspensão hídrica. Essa pouca variação nas concentrações de PST pode indicar que os ciclos de rega de 7 e 14 dias podem ter induzido uma memória do estresse nas plantas que não apresentaram variações. Em seus estudos, Larcher (2006) afirmou que, sob escassez hídrica, pode haver uma degradação das PST, que pode ser reestabelecido a depender da intensidade do estresse. Tal comportamento ocorreu com as plantas de rega diária, que após a reidratação tiveram os níveis de PST na raiz reestabelecidos.

Diante do máximo estresse não foram observadas reduções significativas no teor de N e sim aumentos nas folhas dos tratamentos RDHD e R7. Tal situação indica que o estresse imposto não afetou os tratamentos analisados negativamente. Segundo Taiz e Zaiger (2013), o N desempenha funções vitais para as plantas, sendo encontrado na composição de proteínas estruturais e enzimáticas, clorofilas, entre outros, demonstrando grande necessidade desse nutriente pelas plantas. Ainda, segundo Millard (1988), o aumento de N pode contribuir para o aumento do potencial de solutos pela planta, que influenciam diretamente na regulação da turgescência e do crescimento das plantas (Osonubi e Davies, 1978) o que pode explicar o aumento de N nas folhas dos tratamentos RD, R7 e R14 após a reidratação, como estratégia para mitigar os efeitos da seca imposta a esses tratamentos.

Quanto as reduções observadas no teor de P nas folhas do tratamento R14 no ME e nos demais tratamentos após a reidratação, podem ser atribuídas a baixa mobilidade desse macronutriente que se intensifica diante do déficit hídrico (Raij, 1991). Já as reduções após a reidratação, em todos os tratamentos (exceto no RDHD), podem ser atribuídas ao maior consumo de P pelas células para a respiração e a fotossíntese, tendo em vista que se trata de um componente dos nucleotídeos usados no ganho de energia das plantas (Prado, 2008).

Diferente do fósforo, o K aumentou nas folhas e raízes de todos os tratamentos (exceto no RD) no ME. Por conta da sua alta mobilidade, o íon K^+ pode ser deslocado mais facilmente das células e tecidos (Lindhauer, 1985), atuando na manutenção da água nos tecidos, pois facilita a absorção de água e conserva o turgor celular (Römheld e Marschner, 1991; Barreto et al. 2017). Ainda, segundo Turner e Jones (1980), os acúmulos de carboidratos solúveis,

aminoácidos, associados ao acúmulo de K⁺ equivalem de 60% a 100% dos compostos que atuam no ajustamento osmótico.

REFERÊNCIAS

- Albuquerque, MPFD., et al. 2013. Ecofisiologia de plantas jovens de mogno-africano submetidas a déficit hídrico e reidratação. Pesquisa agropecuária brasileira, 48, 9-16. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2013000100002>.
- Antunes, CGC., et al. 2011. Germination of *Caesalpinia pyramidalis* Tul. seeds (Catingueira) under water deficit. Revista Árvore, 35(5), 1007-1015. <https://doi.org/10.1590/S0100-67622011000600006>.
- Barros, VAD. 2017. Avaliação dos aspectos ecofisiológicos em plantas jovens de *Cynophalla flexuosa* L. Sob inoculação de fungo micorrízico arbuscular submetida ao déficit hídrico recorrente (Master's thesis, Universidade Federal de Pernambuco). <https://repositorio.ufpe.br/bitstream/123456789/25563/1/DISSERTA%20c3%87%20c3%83O%20Vanessa%20Andrade%20de%20Barros.pdf> (acessado em 29 de novembro de 2021).
- Benincasa, MMP. 2003. Análise de crescimento de plantas: noções básicas. Jaboticabal: FUNEP, 41.
- Bhargava, S., e Sawant, K. 2013. Drought stress adaptation: metabolic adjustment and regulation of gene expression. Plant breeding, 132(1), 21-32. <https://doi.org/10.1111/pbr.12004>.
- Bradford, MM. 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. Analytical biochemistry, 72(1-2), 248-254. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(76\)90527-3](https://doi.org/10.1016/0003-2697(76)90527-3).
- Broetto, F., Gomes, ER., e Joca, TAC. 2017. Estresse Das Plantas: Teoria and Pratica. Cultura Acadêmica Editora Unesp, São Paulo.
- Bruce, TJ., et al. 2007. Stressful “memories” of plants: evidence and possible mechanisms. Plant science, 173(6), 603-608. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2007.09.002>.
- Cao, BL., et al. 2015. Effects of silicon on absorbed light allocation, antioxidant enzymes and ultrastructure of chloroplasts in tomato leaves under simulated drought stress. Scientia Horticulturae, 194, 53-62. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.07.037>.
- Chaves, MM., et al. 2002. How plants cope with water stress in the field? Photosynthesis and growth. Annals of botany, 89(7), 907-916. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf105>.
- Costa, AS., et al. 2015. Respostas fisiológicas e bioquímicas de plantas de aroeira (*Myracrodruon urundeuva* Allemão) ao déficit hídrico e posterior recuperação. Irriga, 20(4), 705-717. <https://doi.org/10.15809/irriga.2015v20n4p705>.
- Costa, NDF. 2014. Aspectos ecofisiológicos da catingueira e do pinhão-bravo em uma área de caatinga de Sergipe. <https://ri.ufs.br/jspui/handle/123456789/4407> (acessado em 13 de dezembro de 2021).

- Costa, RR. 2012. Tolerância ao déficit hídrico após ciclos recorrentes de seca em *Moringa oleifera* (Master's thesis, Universidade Federal de Pernambuco). <https://repositorio.ufpe.br/handle/123456789/11854> (acessado em 13 de dezembro de 2021).
- Da Silva, EC., et al. 2013. Drought and its consequences to plants—from individual to ecosystem. *Responses of organisms to water stress*, 18-47. <http://dx.doi.org/10.5772/53833>.
- Dghim, F., et al. 2018. Physiological and biochemical changes in *Periploca angustifolia* plants under withholding irrigation and rewatering conditions. *South African Journal of Botany*, 114, 241-249. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2017.11.007>.
- Dubois, M., et al. 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical chemistry*, 28(3), 350-356. <https://pubs.acs.org/doi/pdf/10.1021/ac60111a017>.
- Farooq, M., et al. 2009. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Sustainable agriculture*, 153-188. https://doi.org/10.1007/978-90-481-2666-8_12.
- Figueiredo, K. V., et al. 2015. Changes in leaf epicuticular wax, gas exchange and biochemistry metabolism between *Jatropha mollissima* and *Jatropha curcas* under semi-arid conditions. *Acta physiologiae plantarum*, 37(6), 108. <https://doi.org/10.1007/s11738-015-1855-2>.
- Freitas, RS., da Silva, EC. 2018. Respostas fisiológicas de mudas de *Aspidosperma pyrifolium* (Apocynaceae) à ciclos de suspensão de rega. *Scientia Plena*, 14(5). <https://doi.org/10.14808/sci.plena.2018.051201>.
- Frosi, G., et al. 2013. Ecophysiological performance of *Calotropis procera*: an exotic and evergreen species in Caatinga, Brazilian semi-arid. *Acta Physiologiae Plantarum*, 35(2), 335-344. <https://doi.org/10.1007/s11738-012-1076-x>.
- Frosi, G., et al. 2016. Symbiosis with AMF and leaf Pi supply increases water deficit tolerance of woody species from seasonal dry tropical forest. *Journal of Plant Physiology*, 207, 84-93. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2016.11.002>.
- Frosi, G., et al. 2018. Arbuscular mycorrhizal fungi and foliar phosphorus inorganic supply alleviate salt stress effects in physiological attributes, but only arbuscular mycorrhizal fungi increase biomass in woody species of a semiarid environment. *Tree physiology*, 38(1), 25-36. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx105>.
- Griffiths, H. e Parry, MAJ. 2002. Plant responses to water stress. *Annals of Botany*, 89, 801-802.
- Hoekstra, FA., et al. 2001. Mechanisms of plant desiccation. *Trends Plant Scie.*, 6: 431- 438.
- Hunt, R. 1982. *Plant growth curves. The functional approach to plant growth analysis.* Edward Arnold Ltd..
- Iqbal, M., e Ashraf, M. 2007. Seed preconditioning modulates growth, ionic relations, and photosynthetic capacity in adult plants of hexaploid wheat under salt stress. *Journal of Plant Nutrition*, 30(3), 381-396. <https://doi.org/10.1080/01904160601171330>.
- Kramer, PJ. e Boyer, JS. 1995. *Water relations of plants and soils.* Academic Press, New York.
- Larcher W. 2006. *Physiological Plant Ecology (4rd Edn)*, Rima, São Carlos, 550.

- Leite, MDS., et al. 2020. Morphological and Biochemical Responses of Poincianella Pyramidalis Seedlings Subjected to Water Restriction. *Floresta e Ambiente*, 27. <https://doi.org/10.1590/2179-8087.014818>.
- Lenhard, NR., et al. 2010. Crescimento inicial de mudas de pau ferro (*Caesalpinia ferrea* Mart. ex Tul. var. *leiostachya* Benth.) sob diferentes regimes hídricos. *Ciência e Agrotecnologia*, 34, 870-877. <https://doi.org/10.1590/S1413-70542010000400011>.
- Lichtenthaler, HK., e Buschmann, C. 2001. Chlorophylls and carotenoids: Measurement and characterization by UV-VIS spectroscopy. *Current protocols in food analytical chemistry*, 1(1), F4-3. <https://doi.org/10.1002/0471142913.faf0403s01>.
- Lima, AT., e Meiado, MV. 2018. Effect of hydration and dehydration cycles on *Mimosa tenuiflora* seeds during germination and initial development. *South African Journal of Botany*, 116, 164-167. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2018.03.017>.
- Lindhauer, M. G. 1985. The role of potassium in the plant with emphasis on stress conditions (water, temperature, salinity). In *Proceedings of the Potassium Symposium*. Pretoria, October 95-113.
- Marengo, JA., et al. 2017. Drought in Northeast Brazil—past, present, and future. *Theoretical and Applied Climatology*, 129(3), 1189-1200. <https://doi.org/10.1007/s00704-016-1840-8>.
- Marques, RP., et al. 2011. Relações Hídricas e Produção de Pigmentos Fotossintéticos em Mudas de *Eugenia Uniflora* L. Sob Condições de Salinidade (Water Relations and Production of Pigments in Seedlings Photosynthetic *Eugenia Uniflora* L. Under Salinity Conditions). *Revista Brasileira de Geografia Física*, 4(3), 497-509. <https://periodicos.ufpe.br/revistas/rbgfe/article/viewFile/232729/26735> (acessado em 13 de dezembro de 2021).
- Meiado, MV., et al. 2012. Diaspore of the caatinga: a review. *Flora of the Caatingas of the São Francisco River: Natural History and Conservation*. Rio de Janeiro: Andrea Jakobsson Estúdio Editorial, 306-365.
- Melo, HCD., et al. 2007. Alterações anatômicas e fisiológicas em *Setaria anceps* Stapf ex Massey e *Paspalum paniculatum* L. sob condições de déficit hídrico. *Hoehnea*, 34, 145-153. <https://www.scielo.br/j/hoehnea/a/CyQQszxg7mCzdCHLP5fCkCz/?format=pdf&lang=pt> (acessado em 13 de dezembro de 2021).
- Menezes, IDC. 2016. Avaliação do grau de tolerância à seca intermitente de plântulas de *Ziziphus Joazeiro* Martius (Rhamnaceae) após submissão a ciclos de hidratação descontínua das sementes. <https://ri.ufs.br/jspui/handle/riufs/10289> (acessado em 13 de dezembro de 2021).
- Millard, P. 1988. The accumulation and storage of nitrogen by herbaceous plants. *Plant, Cell & Environment*, 11(1), 1-8. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1988.tb01769.x>
- Mishra, AK., e Singh, V.P. 2010. A review of drought concepts. *Journal of hydrology*, 391(1-2), 202-216. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2010.07.012>.
- Moore, S., e Stein, WH. 1954. A modified ninhydrin reagent for the photometric determination of amino acids and related compounds. *Journal of Biological Chemistry*, 211(2), 907-913. [https://www.jbc.org/article/S0021-9258\(18\)71178-2/pdf](https://www.jbc.org/article/S0021-9258(18)71178-2/pdf) (acessado em 13 de dezembro de 2021).

- Murphy, JAMES., e Riley, JP. 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica chimica acta*, 27, 31-36.
[https://doi.org/10.1016/S0003-2670\(00\)88444-5](https://doi.org/10.1016/S0003-2670(00)88444-5).
- Nogueira, RJMC., et al. 2005. Aspectos ecofisiológicos da tolerância à seca em plantas da caatinga. *Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas*, 22-31.
- O'Brien, MJ., et al. 2014. Drought survival of tropical tree seedlings enhanced by non-structural carbohydrate levels. *Nature climate change*, 4(8), 710-714.
<https://doi.org/10.1038/nclimate2281>.
- Oliveira, M. T., et al. 2014. Different mechanisms drive the performance of native and invasive woody species in response to leaf phosphorus supply during periods of drought stress and recovery. *Plant Physiology and Biochemistry*, 82, 66-75.
<https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.05.006>.
- Osonubi, O., e Davies, WJ. 1978. Solute accumulation in leaves and roots of woody plants subjected to water stress. *Oecologia*, 32(3), 323-332.
<https://link.springer.com/content/pdf/10.1007/BF00345110.pdf> (acessado em 13 de dezembro de 2021).
- Prado, RM. 2008. *Nutrição de Plantas*. São Paulo: Editora UNESP. 1. 407.
- Pardo, JM. 2010. Biotechnology of water and salinity stress tolerance. *Current Opinion in Biotechnology*, 21, 185-196.
- Pedroso, FK., et al. 2014. Drought tolerance in citrus trees is enhanced by rootstock-dependent changes in root growth and carbohydrate availability. *Environmental and experimental botany*, 101, 26-35. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.12.024>.
- Per, TS., et al. 2018. Jasmonates in plants under abiotic stresses: Crosstalk with other phytohormones matters. *Environmental and experimental botany*, 145, 104-120.
<https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.11.004>.
- Pessoa, J. L., et al. 2017. Trocas gasosas de plantas de *Handroanthus impetiginosus* (Mart. ex DC) Mattos submetidas ao déficit hídrico e posterior reidratação. *Revista de Ciências Agroveterinárias*, 16(3), 269-276. <https://doi.org/10.5965/223811711632017269>.
- Pinheiro, C., et al. 2004. Effect of drought and rewatering on the metabolism of *Lupinus albus* organs. *Journal of plant physiology*, 161(11), 1203-1210.
<https://doi.org/10.1016/j.jplph.2004.01.016>.
- Raij, B. et al. 2001. *Análise química para avaliação da fertilidade do solos tropicais*.
- Raymond, MJ., e Smirnoff, N. 2002. Proline metabolism and transport in maize seedlings at low water potential. *Annals of botany*, 89(7), 813-823. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf082>.
- Ren, J., e Tao, L. 2003. Effect of hydration–dehydration cycles on germination of seven *Calligonum* species. *Journal of Arid Environments*, 55(1), 111-122.
[https://doi.org/10.1016/S0140-1963\(02\)00257-4](https://doi.org/10.1016/S0140-1963(02)00257-4).
- Römheld, V., e Marschner, H. 1991. Function of micronutrients in plants. *Micronutrients in agriculture*, 4, 297-328. <https://doi.org/10.2136/sssabookser4.2ed.c9>.
- Rouhi, HR., et al. 2011. Estudo de diferentes tratamentos de priming em caracteres de germinação de lotes de sementes de soja. *Notulae Scientia Biologicae*, 3 (1) 101-108.

- Santos, JFD., et al. 2014. Crescimento de girassol em função da inoculação de sementes com bactérias endofíticas. *Pesquisa Agropecuária Tropical*, 44, 142-150. <https://www.scielo.br/j/pat/a/zDvBnbqS9K9R9Q6d4TzFBJd/?lang=pt&format=pdf> (acessado em 13 de dezembro de 2021).
- Santos, M., et al. 2021. Whole plant water status and non-structural carbohydrates under progressive drought in a Caatinga deciduous woody species. *Trees*, 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001>.
- Scalon, SDPQ., et al. 2011. Estresse hídrico no metabolismo e crescimento inicial de mudas de mutambo (*Guazuma ulmifolia* Lam.). *Ciência Florestal*, 21, 655-662. <https://doi.org/10.5902/198050984510>.
- Secchi, F., et al. 2017. The functional role of xylem parenchyma cells and aquaporins during recovery from severe water stress. *Plant, cell & environment*, 40(6), 858-871. <https://doi.org/10.1111/pce.12831>.
- Silva, EC., et al. 2013. Drought and its consequences to plants—from individual to ecosystem. *Responses of organisms to water stress*, 18-47. <http://dx.doi.org/10.5772/53833>.
- Silva, ECD., et al. 2003. Comportamento estomático e potencial da água da folha em três espécies lenhosas cultivadas sob estresse hídrico. *Acta Botanica Brasilica*, 17, 231-246.
- Silva, EN., et al. 2012. Coordinate changes in photosynthesis, sugar accumulation and antioxidative enzymes improve the performance of *Jatropha curcas* plants under drought stress. *Biomass and bioenergy*, 45, 270-279. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2012.06.009>.
- Šircelj, H., et al. 2007. Detecting different levels of drought stress in apple trees (*Malus domestica* Borkh.) with selected biochemical and physiological parameters. *Scientia Horticulturae*, 113(4), 362-369. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2007.04.012>.
- Soeda, Y., et al. 2005. Gene expression programs during *Brassica oleracea* seed maturation, osmopriming, and germination are indicators of progression of the germination process and the stress tolerance level. *Plant physiology*, 137(1), 354-368. <https://doi.org/10.1104/pp.104.051664>.
- Subbarao, GV., et al. 2000. Osmotic adjustment, water relations and carbohydrate remobilization in pigeonpea under water deficits. *Journal of plant physiology*, 157(6), 651-659. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(00\)80008-5](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(00)80008-5).
- Suguiyama, VF., et al. 2014. Leaf metabolite profile of the Brazilian resurrection plant *Barbacenia purpurea* Hook. (Velloziaceae) shows two time-dependent responses during desiccation and recovering. *Frontiers in Plant Science*, 5, 96. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00096>.
- Szabados, L., e Savouré, A. (2010). Proline: a multifunctional amino acid. *Trends in plant science*, 15(2), 89-97. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.11.009>.
- Taiz, L., et al. 2017. *Fisiologia e desenvolvimento vegetal*. Artmed Editora.
- Thomas, R. L., et al. 1967. Comparison of conventional and automated procedures for nitrogen, phosphorus, and potassium analysis of plant material using a single digestion 1. *Agronomy Journal*, 59(3), 240-243. <https://doi.org/10.2134/agronj1967.00021962005900030010x>.

- Tobe, K., et al. 2001. Characteristics of seed germination in five non-halophytic Chinese desert shrub species. *Journal of Arid Environments*, 47(2), 191-201. <https://doi.org/10.1006/jare.2000.0689>.
- Tomasella, M., et al. 2020. The possible role of non-structural carbohydrates in the regulation of tree hydraulics. *International journal of molecular sciences*, 21(1), 144. <https://doi.org/10.3390/ijms21010144>.
- Trifilò, P., et al. 2019. Hydraulic recovery from xylem embolism in excised branches of twelve woody species: relationships with parenchyma cells and non-structural carbohydrates. *Plant Physiology and Biochemistry*, 139, 513-520. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2019.04.013>.
- Turner, NC. e Kramer, PJ. 1980. *Adaptation of plants to water and high temperature stress*. Willey Publ., N/ Y.
- Walter, J., et al. 2011. Do plants remember drought? Hints towards a drought-memory in grasses. *Environmental and Experimental Botany*, 71(1), 34-40. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.10.020>.
- Xu, S., et al. 2011. Chilling tolerance in *Nicotiana tabacum* induced by seed priming with putrescine. *Plant Growth Regulation*, 63(3), 279-290. <https://doi.org/10.1007/s10725-010-9528-z>.
- Zegaoui, Z., et al. 2017. Variation in relative water content, proline accumulation and stress gene expression in two cowpea landraces under drought. *Journal of Plant Physiology*, 218, 26-34. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2017.07.009>.

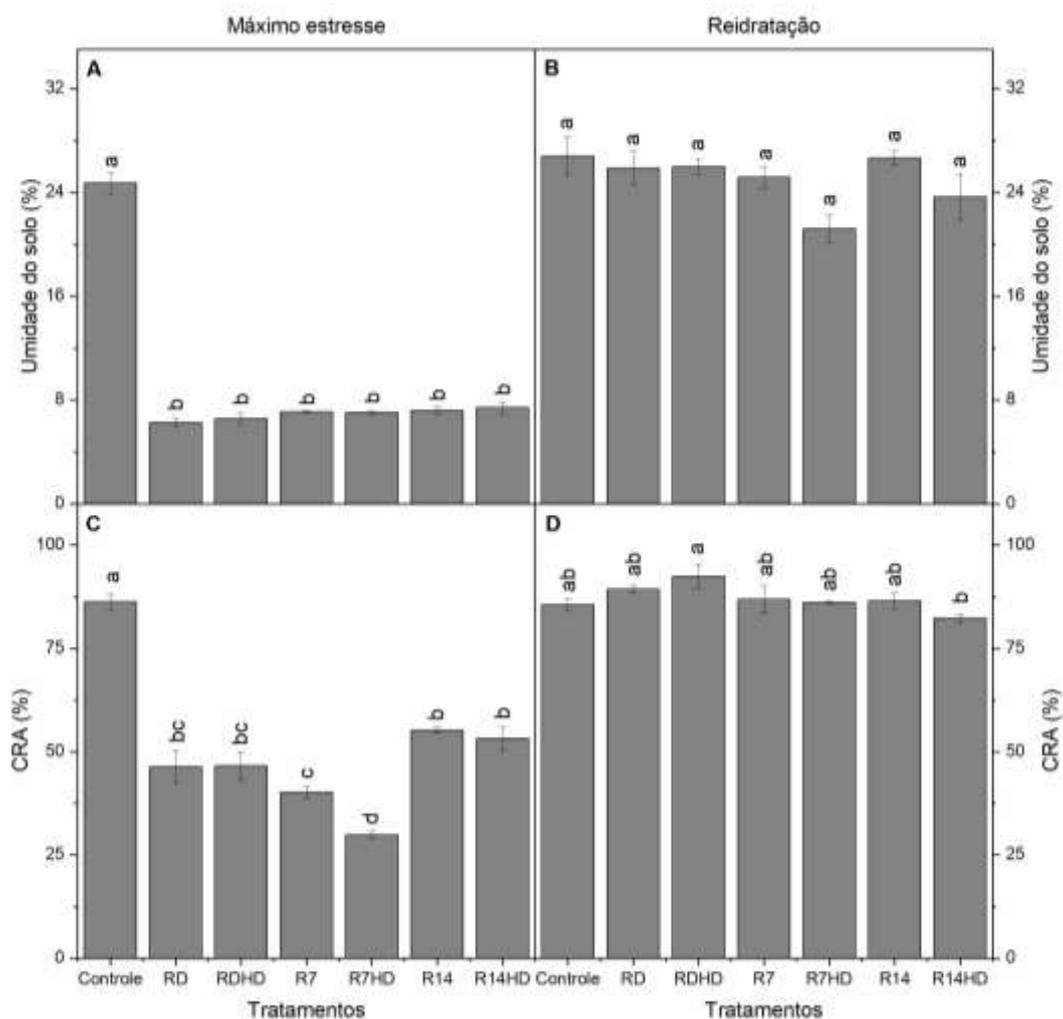


Figura 1. Status hídrico do solo e das folhas de plantas jovens de *C. pyramidale* em condições de déficit hídrico no máximo estresse (A e C) e na reidratação (B e D): umidade do solo, conteúdo relativo de água (CRA). Os valores representam o valor médio para as repetições experimentais ($n = 4 \pm$ erro padrão), e as letras representam diferenças estatísticas entre os tratamentos pelo teste de Newman-Keuls.

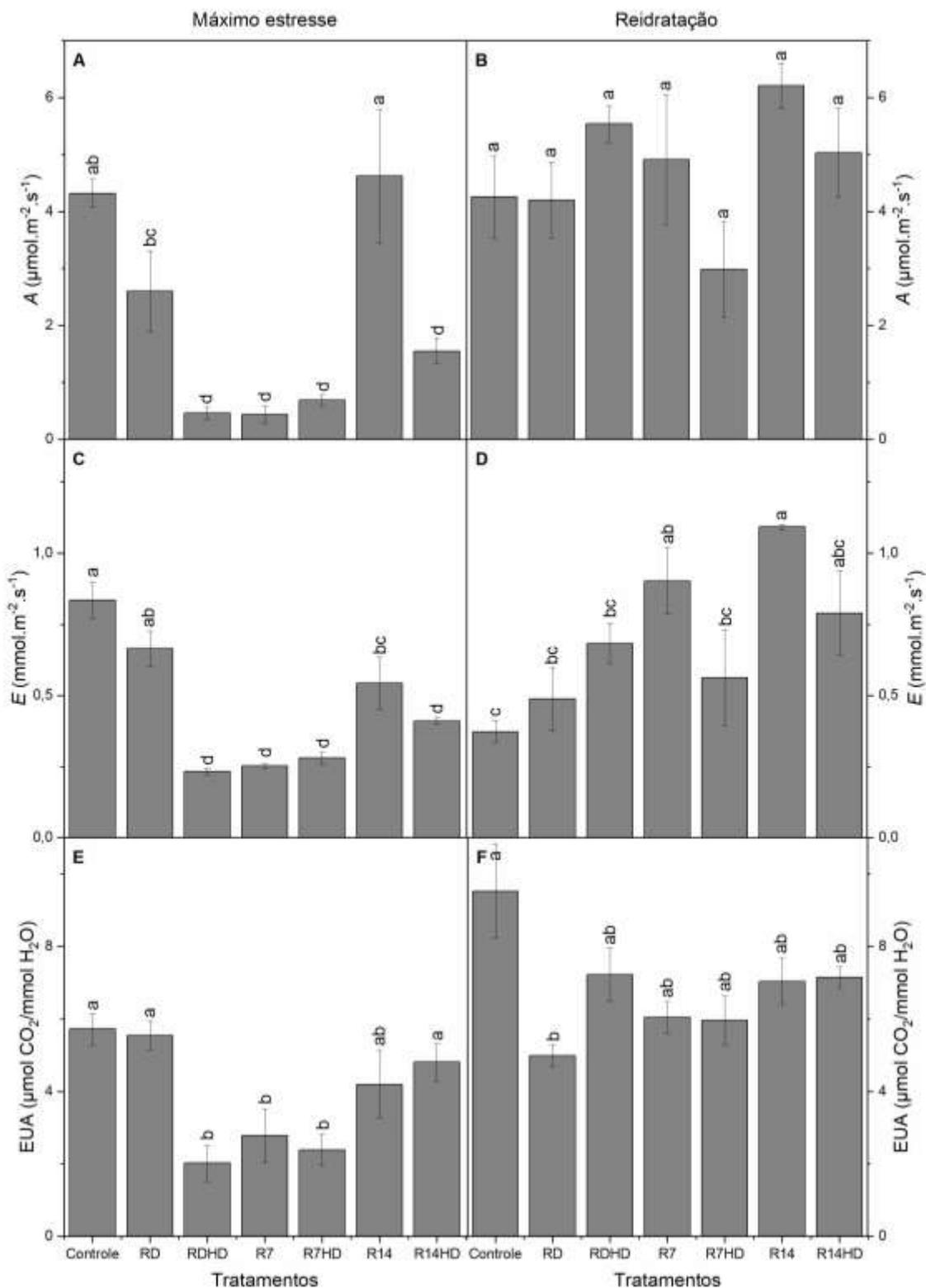


Figura 2. Variáveis de trocas gasosas em plantas jovens de *Cenostigma pyramidale* em condições de déficit hídrico no máximo estresse (A, C, E) e na reidratação (B, D, F): taxa fotossintética líquida (A), taxa de transpiração (E), Eficiência do uso da água (EUA). Os valores representam o valor médio para as repetições experimentais ($n = 4 \pm$ erro padrão), e as letras representam diferenças estatísticas entre os tratamentos pelo teste de Newman-Keuls.

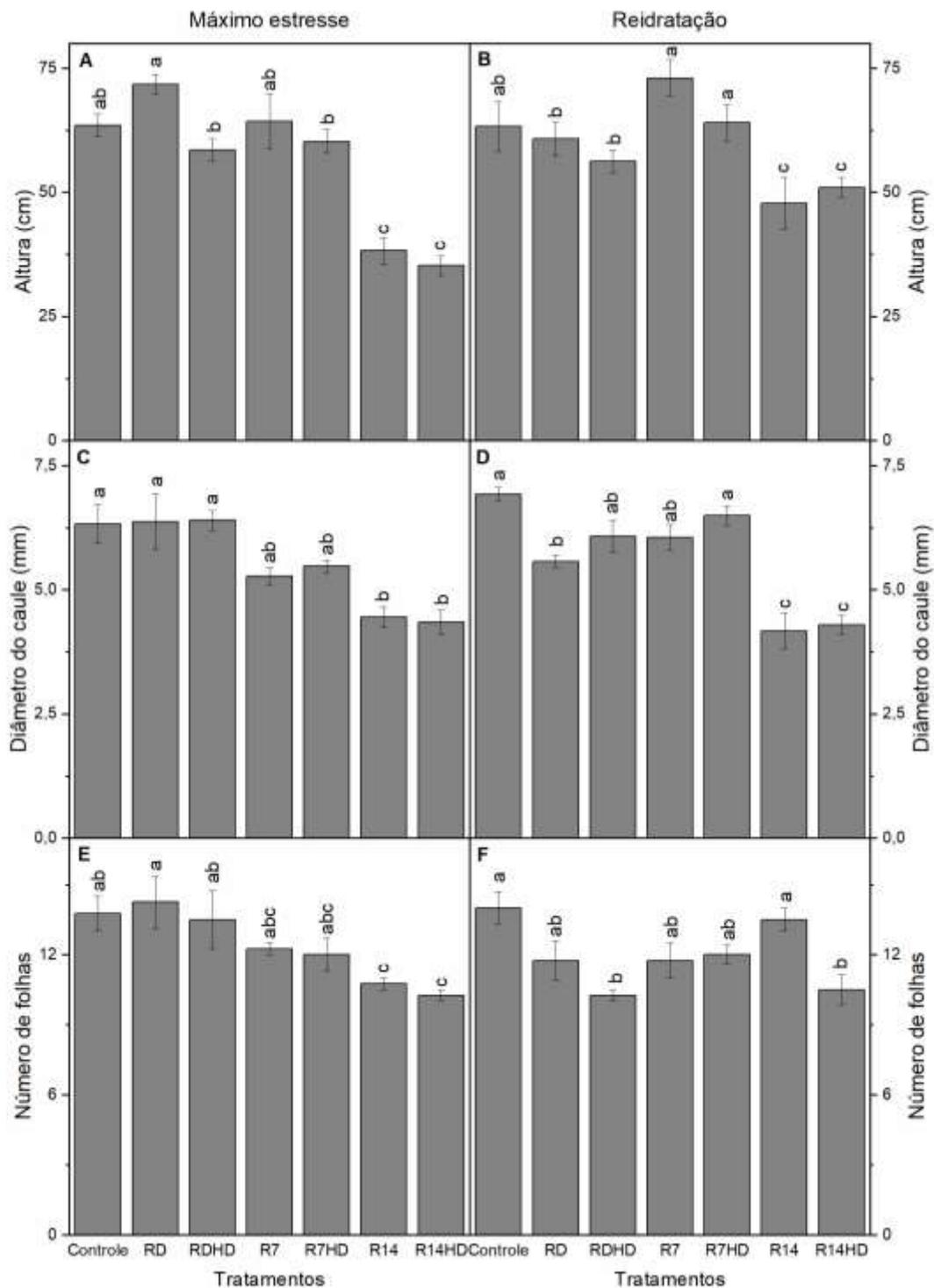


Figura 3. Altura, diâmetro do caule e número de folhas de plantas jovens de *Cenostigma pyramidale* condições de déficit hídrico no máximo estresse (A, C, E) e na reidratação (B, D, F). Os valores representam o valor médio para as repetições experimentais ($n = 4 \pm$ erro padrão), e as letras representam diferenças estatísticas entre os tratamentos pelo teste de Newman-Keuls.

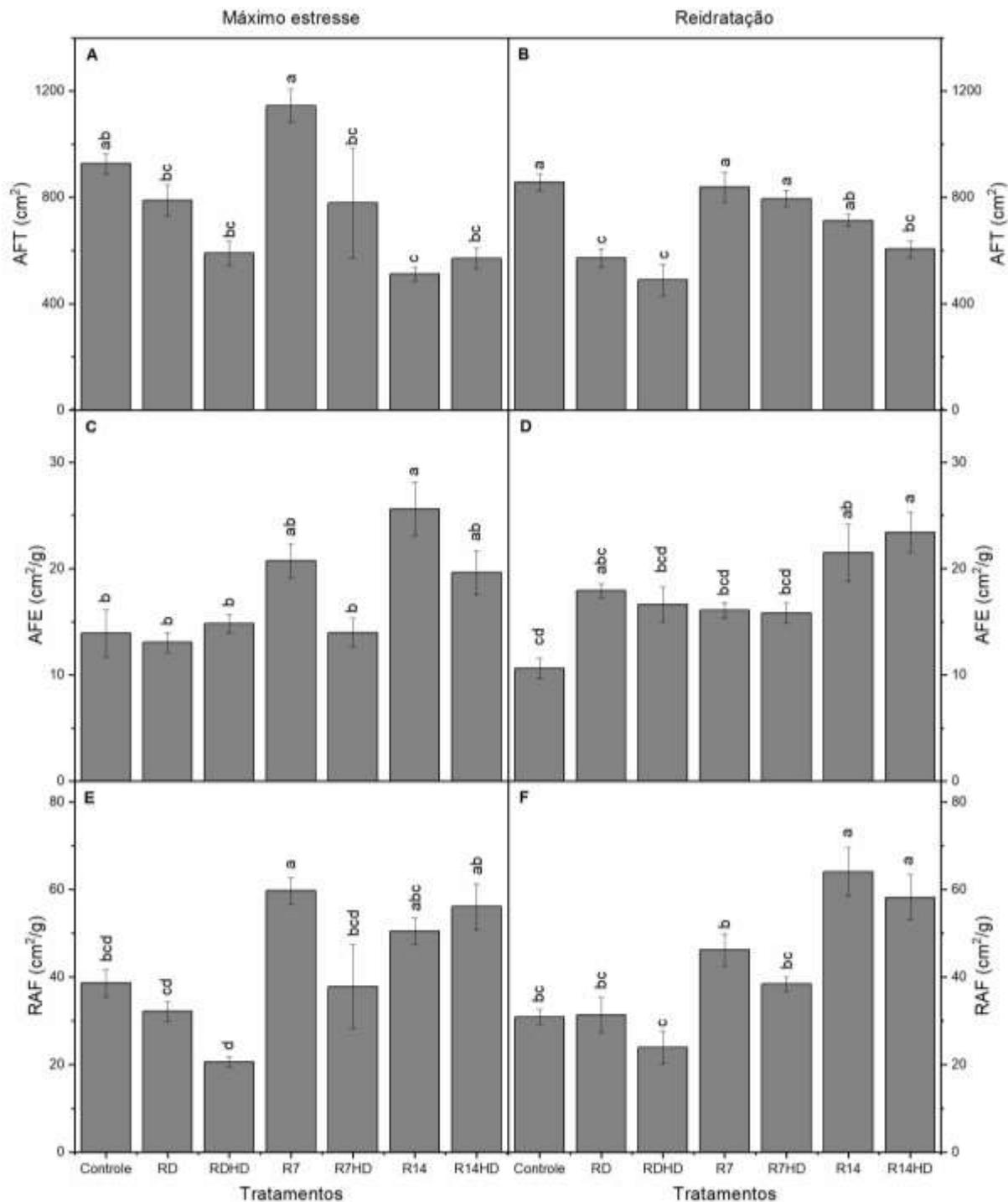


Figura 4. Área foliar total (AFT), área foliar específica (AFE) e razão da área foliar (RAF) de plantas jovens de *Cenostigma pyramidale* condições de déficit hídrico no máximo estresse (A,C,E) e na reidratação (B, D, F). Os valores representam o valor médio para as repetições experimentais ($n = 4 \pm$ erro padrão), e as letras representam diferenças estatísticas entre os tratamentos pelo teste de Newman-Keuls.

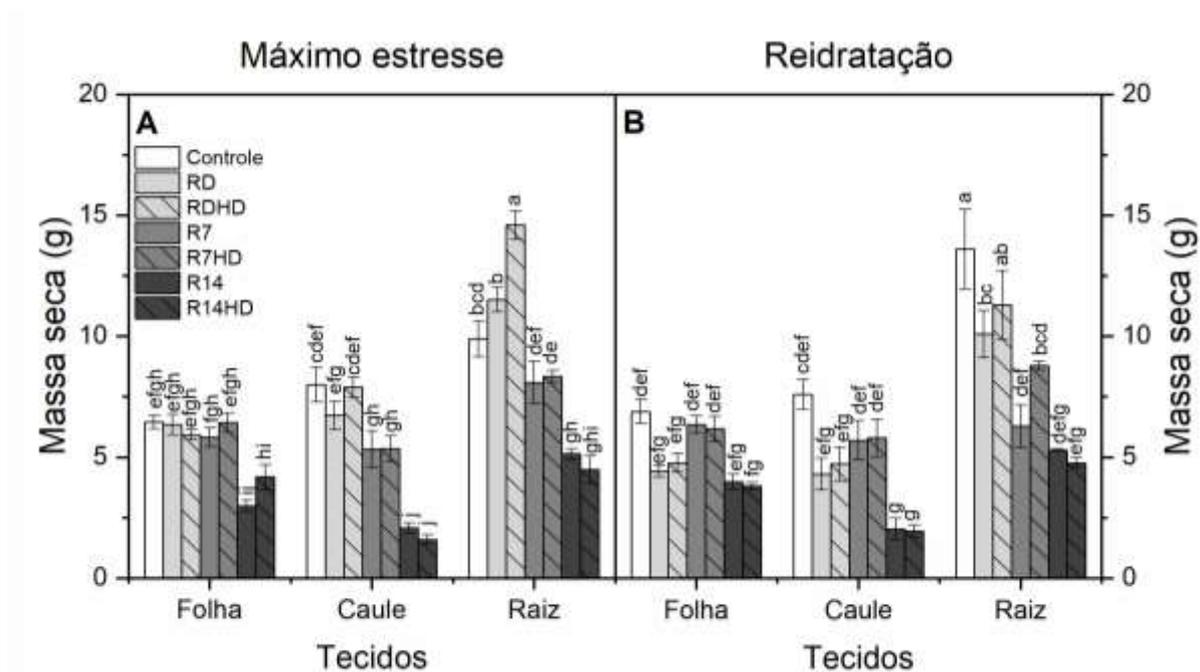


Figura 5. Massa seca das folhas, caule e raiz de plantas jovens de *Cenostigma pyramidale* sob déficit hídrico no máximo estresse (A) e após reidratação (B). Os valores representam o valor médio para as repetições experimentais ($n = 4 \pm$ erro padrão), e as letras representam diferenças estatísticas entre os tratamentos pelo teste de Newman-Keuls.

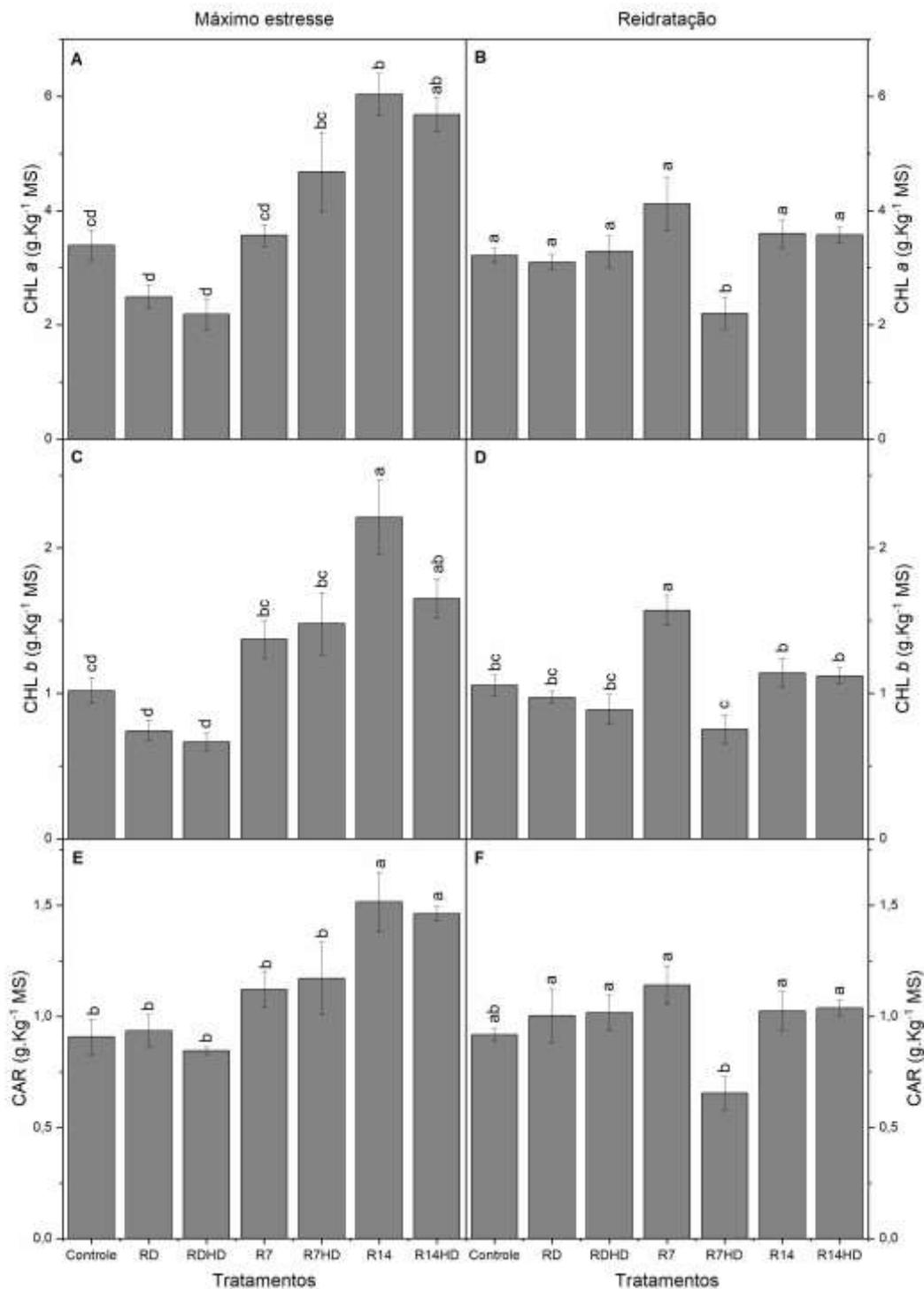


Figura 6. Pigmentos cloroplásticos em plantas jovens de *Cenostigma pyramidale* sob déficit hídrico no máximo estresse (A, C e E) e após reidratação (B, D e F): Clorofila a (CHL_a), clorofila b (CHL_b) e carotenoides (Car). Os valores representam o valor médio para as repetições experimentais ($n = 4 \pm$ erro padrão), as letras representam diferenças estatísticas entre os tratamentos pelo teste de Newman-Keuls.

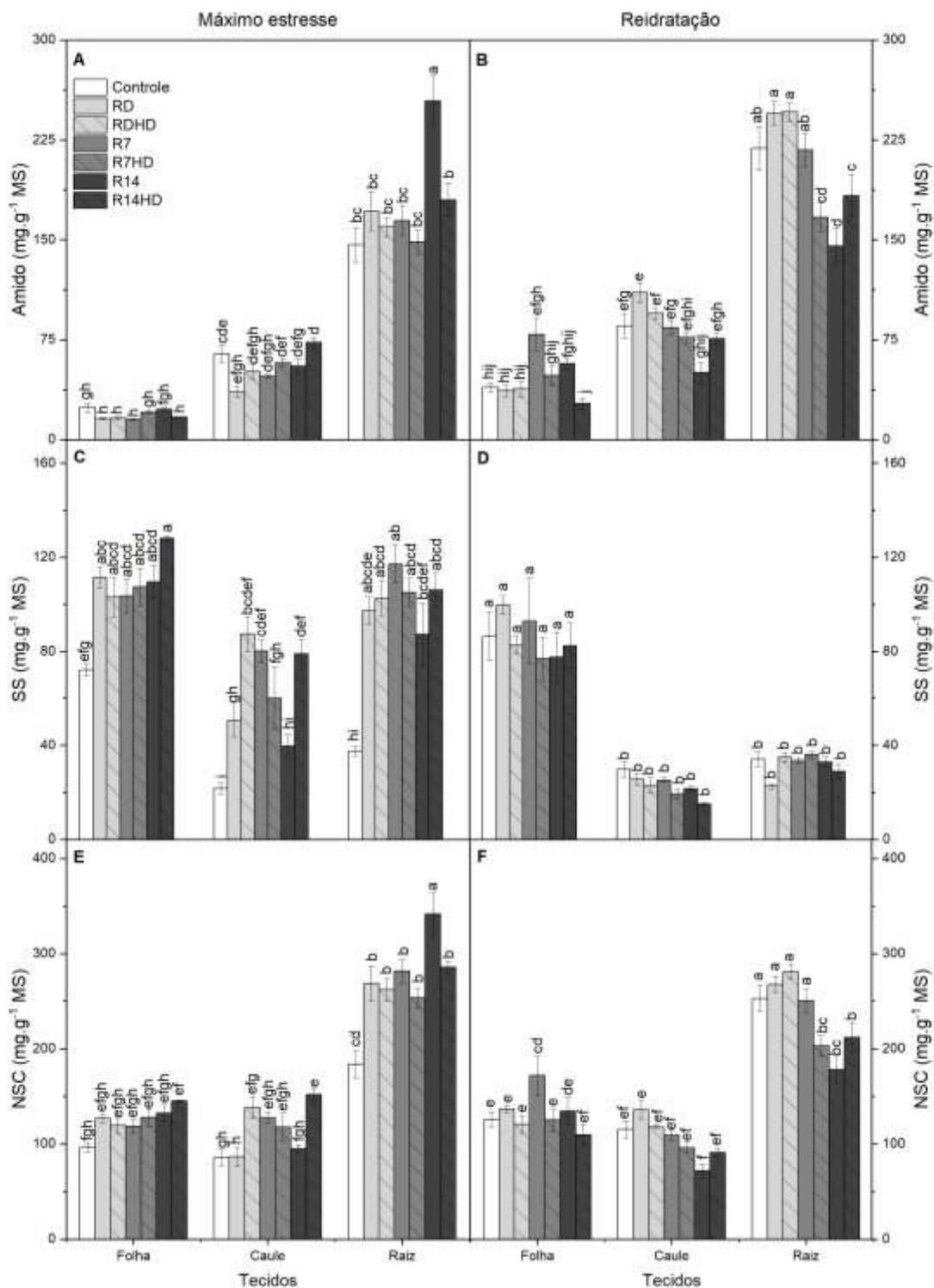


Figura 7. Amido, carboidratos solúveis totais (SS) e carboidratos não estruturais (NSCs) em plantas jovens de *Cenostigma pyramidale* sob déficit hídrico no máximo estresse (A, C e E) e após reidratação (B, D e F). Os valores representam o valor médio para as repetições experimentais ($n = 4 \pm$ erro padrão), e as letras representam diferenças estatísticas entre os tratamentos pelo teste de Newman-Keuls.

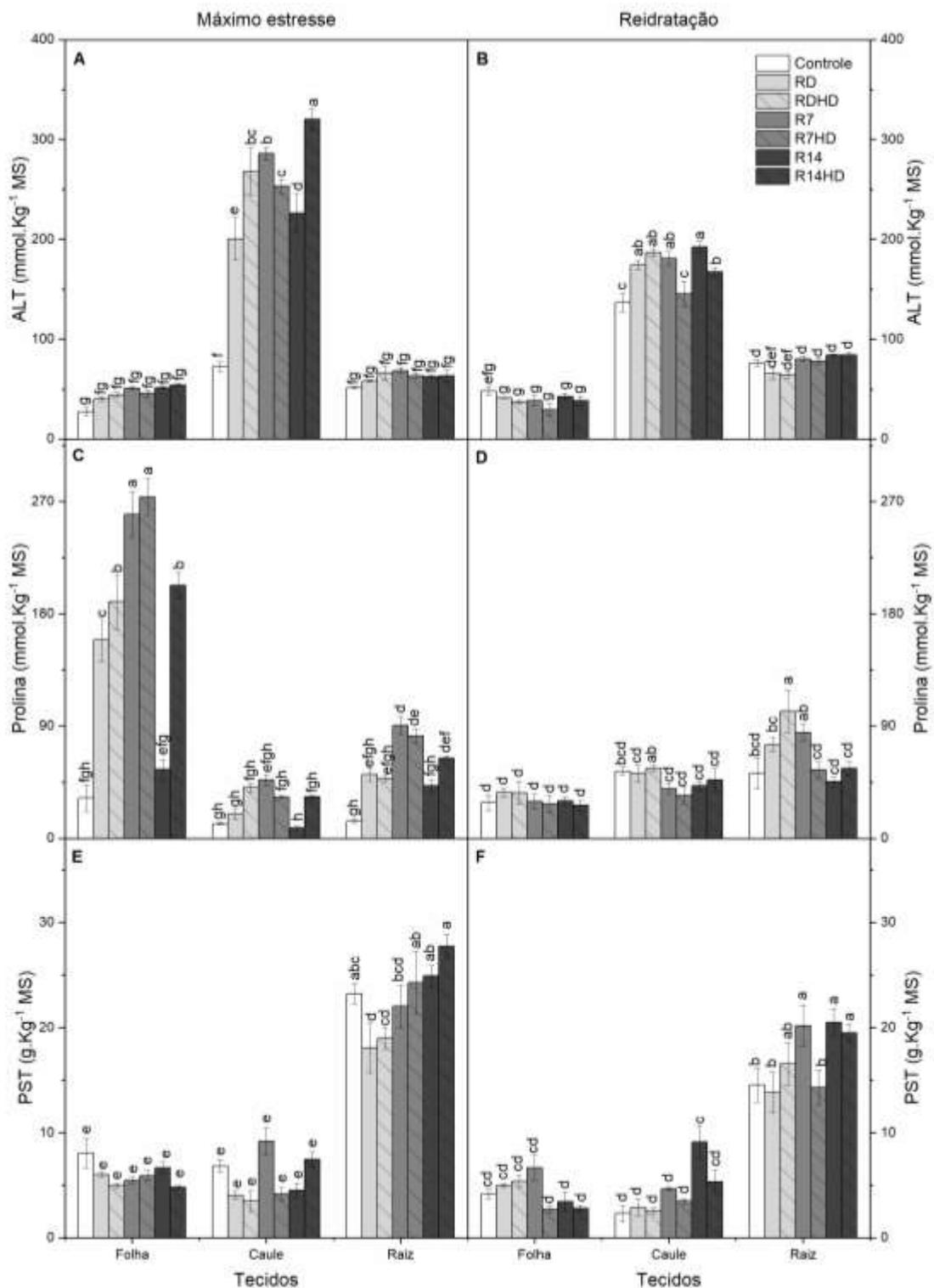


Figura 8. Aminoácidos livres totais (ALT), prolina e proteínas solúveis totais (PST) em plantas jovens de *Cenostigma pyramidale* sob déficit hídrico no máximo estresse (A, C e E) e após reidratação (B, D e F). Os valores representam o valor médio para as repetições experimentais ($n = 4 \pm$ erro padrão), as letras representam diferenças estatísticas entre os tratamentos pelo teste de Newman-Keuls.

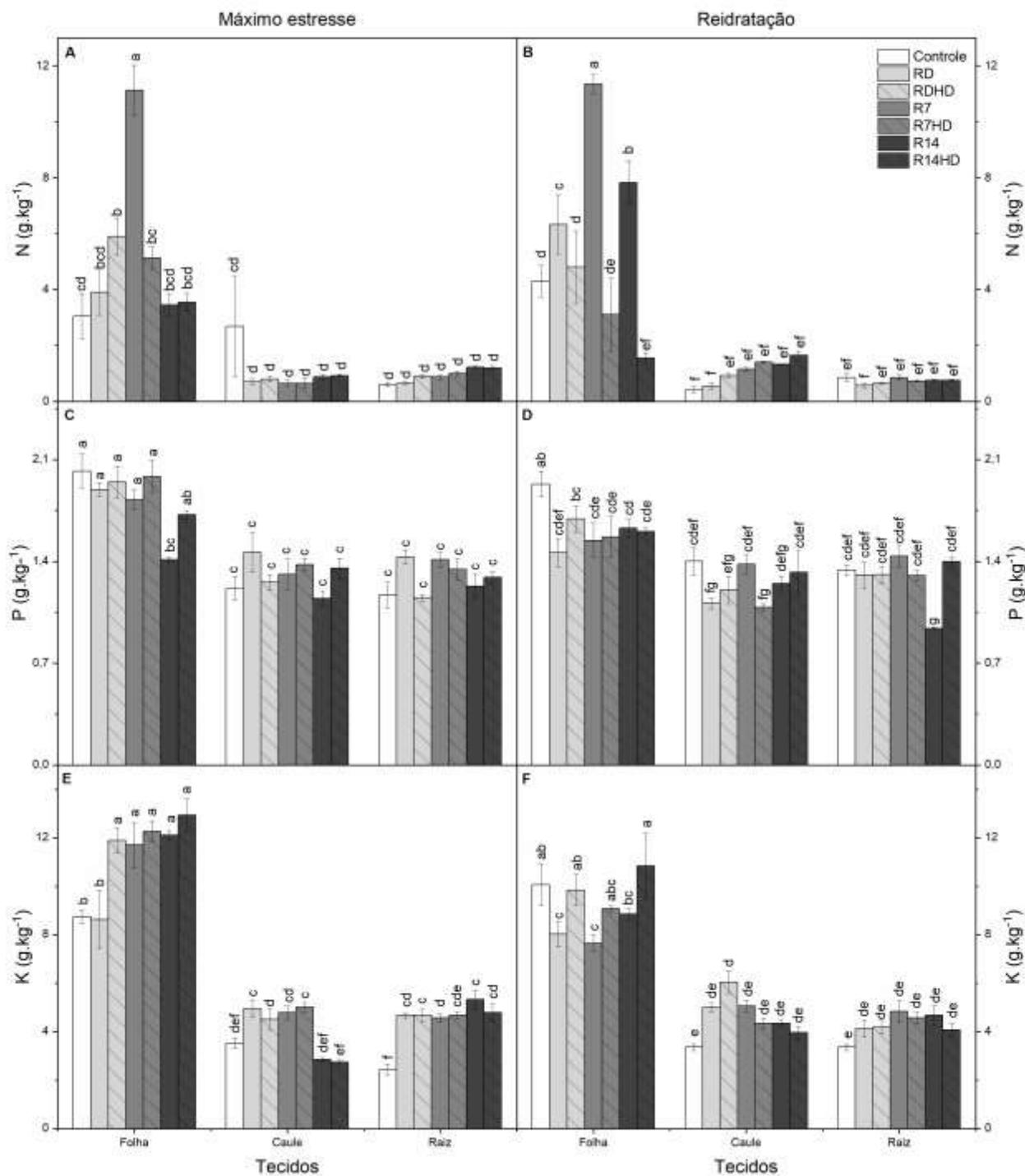


Figura 9. Distribuição dos nutrientes (Nitrogênio – N, Fósforo – P e Potássio – K) em diferentes tecidos (folhas, caule e raízes) de plantas jovens de *Cenostigma pyramidale* sob déficit hídrico no máximo estresse (A, C e E) e após reidratação (B, D e F). Os valores representam o valor médio para as repetições experimentais ($n = 4 \pm$ erro padrão), as letras representam diferenças estatísticas entre tecidos e tratamentos pelo teste de Newman-Keuls.

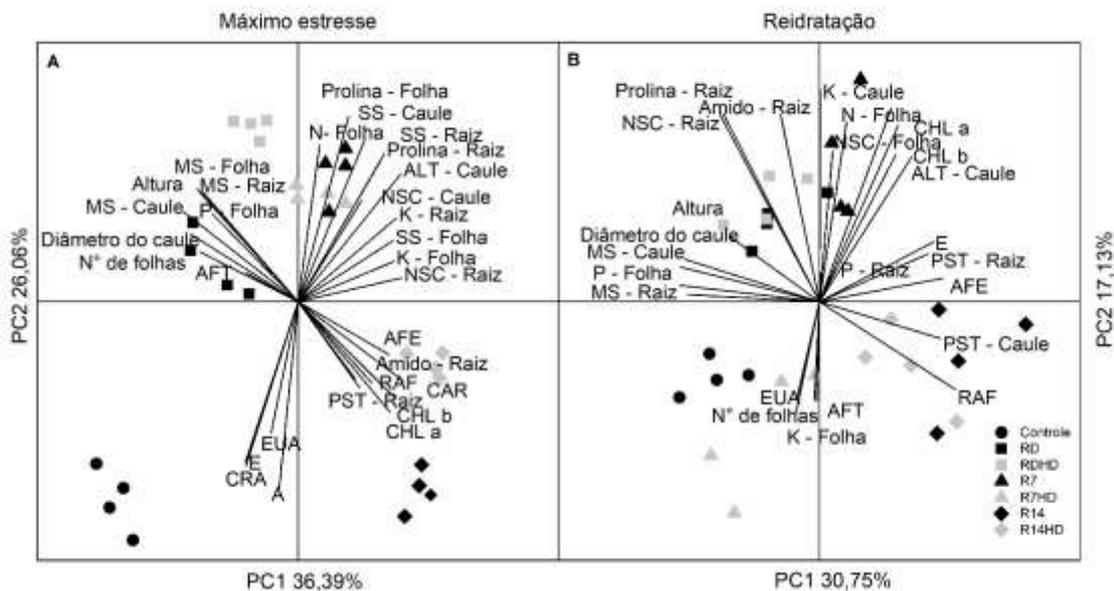


Figura 10. Análise de componentes principais (PCA) em plantas jovens de *Cenostigma pyramidale* sob déficit hídrico no máximo estresse (A) e após reidratação (B) (n = 4).

4 CONCLUSÕES

Os resultados deste estudo demonstraram que a *Cenostigma pyramidale* ao passar por reduções no conteúdo relativo de água, promovem aumentos nos açúcares solúveis totais (folha e raiz), na concentração de potássio radicular, aminoácidos no caule e carboidratos não estruturais na raiz. Quando observamos as respostas das plantas que passaram por estresse prévio seja na semente (RDHD) ou em ciclos de rega (R7, R7HD, R14 e R14HD) temos como resposta comum o aumento de potássio na folha e redução na transpiração foliar.

Os ciclos de HD nas sementes de *Cenostigma pyramidale* promoveram maiores investimentos na biomassa do sistema radicular, maiores reduções das trocas gasosas para manutenção do status hídrico, maior acúmulo de açúcares e aminoácidos no caule, e maior acúmulo de potássio foliar para tolerar as condições de déficit hídrico.

Os ciclos de rega (7 ou 14 dias) com ou sem ciclos de HD promoveram de forma comum a redução na biomassa do caule. Os ciclos de rega de 14 dias (com ou sem ciclo HD) apresentaram em comum reduções em altura, diâmetro caule, biomassa radicular, número de folhas, combinados a aumentos em carotenoides, clorofilas (*a* e *b*), manutenções na eficiência do uso da água. No tratamento de rega aos 14 dias sem ciclos de HD ainda promoveram aumentos em amido-caule e área foliar específica; e reduções no fósforo-folha e biomassa foliar. Os ciclos de HD combinados a rega 14 dias, promoveram redução na assimilação de CO₂, transpiração, biomassa da folha, aumentos de prolina (folha e raiz). O tratamento de rega de 7 dias não promoveu tolerância ao déficit hídrico com maiores reduções no conteúdo de água relativo.

Portanto, concluímos que os ciclos de HD nas sementes promovem respostas que contribuem com a tolerância ao déficit hídrico em plantas jovens de *C. pyramidale*. O ciclo de rega de 14 dias promove respostas de tolerância ao déficit hídrico, mas resulta em reduções de crescimento (altura, diâmetro, número de folhas) em plantas jovens de *C. pyramidale*. A combinação de ciclos de HD em sementes e ciclos de rega em plantas jovens não promovem maior tolerância em relação aos tratamentos isolados.

REFERÊNCIAS

- ALVARADO-LÓPEZ, Sandra et al. Priming effects on seed germination in *Tecoma stans* (Bignoniaceae) and *Cordia megalantha* (Boraginaceae), two tropical deciduous tree species. **Acta Oecologica**, v. 61, p. 65-70, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.actao.2014.10.007>.
- ALVES, Edna Ursulino et al. Superação da dormência em sementes de *Caesalpinia pyramidalis* Tul. **Revista Árvore**, v. 31, p. 405-415, 2007. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0100-67622007000300006>.
- ANDRADE, Wbaneide Martins et al. Influência da precipitação na abundância de populações de plantas da Caatinga. **Revista de Geografia (Recife)**, v. 26, n. 2, p. 161-184, 2010.
- ANTUNES, Cimille Gabrielle Cardoso et al. Germination of *Caesalpinia pyramidalis* Tul. seeds (Catingueira) under water deficit. **Revista Árvore**, v. 35, n. 5, p. 1007-1015, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0100-67622011000600006>.
- ARAÚJO, E. et al. Germinação e protocolos de quebra de dormência de plantas do semi-árido. **Recursos Genéticos do semi-árido**, v. 5, p. 73-110, 2006.
- ARAÚJO, Saulo Alberto do Carmo et al. Características fotossintéticas de genótipos de capim-elefante anão (*Pennisetum purpureum* Schum.), em estresse hídrico. **Acta Scientiarum. Animal Sciences**, v. 32, n. 1, p. 1-7, 2010. DOI: <https://doi.org/10.4025/actascianimsci.v32i1.8961>.
- ATKIN, Owen K. ; MACKEREL, David. O papel crucial das mitocôndrias das plantas em orquestrar a tolerância à seca. **Annals of botany** , v. 103, n. 4, pág. 581-597, 2009.
- BANSAL, RP; BHATI, PR; SEN, DN Especificidade diferencial na embebição de água de sementes da zona árida indiana. **Biologia Plantarum** , v. 22, n. 5, pág. 327-331, 1980.
- BARBOSA, DC de A. Estratégias de germinação e crescimento de espécies lenhosas da caatinga com germinação rápida. **Ecologia e conservação da caatinga**, p. 625-656, 2003.
- BASKIN, Carol C. ; BASKIN, Jerry M. **Sementes: ecologia, biogeografia e, evolução da dormência e germinação** . Elsevier, 1998.
- BEWLEY, J. Derek; BLACK, Michael. **Seeds: physiology of development and germination**. Springer Science & Business Media, 2013.
- BHARGAVA, S.; SAWANT, K. Drought stress adaptation: metabolic adjustment and regulation of gene expression. **Plant Breeding**, [s. l.], v. 132, p. 21-32, 2013. DOI: 10.1111/pbr.12004.
- BIANCHI, Leandro; GERMINO, Gabriel Henrique; DE ALMEIDA SILVA, Marcelo. Adaptação das plantas ao déficit hídrico. **Acta Iguazu**, v. 5, n. 4, p. 15-32, 2016. DOI: <https://doi.org/10.48075/actaiguaz.v5i4.16006>.
- BLUM, Abraham. Osmotic adjustment is a prime drought stress adaptive engine in support of plant production. **Plant, cell & environment**, v. 40, n. 1, p. 4-10, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1111/pce.12800>.
- BRADFORD, Kent J. Water relations in seed germination. In: **Seed development and germination**. Routledge, p. 351-396, 2017.

- BRUCE, Toby JA et al. Stressful “memories” of plants: evidence and possible mechanisms. **Plant Science**, v. 173, n. 6, p. 603-608, 2007. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2007.09.002>.
- CHAVARRIA, Geraldo; DOS SANTOS, Henrique Pessoa. Plant water relations: absorption, transport and control mechanisms. **Embrapa Uva e Vinho-Capítulo em livro científico (ALICE)**, 2012.
- CHAVES, José Humberto et al. Seleção precoce de clones de eucalipto para ambientes com disponibilidade diferenciada de água no solo: relações hídricas de plantas em tubetes. **Revista Árvore**, v. 28, p. 333-341, 2004.
- CONRATH, Uwe et al. Priming: preparando-se para a batalha. **Interações moleculares planta-micróbio**, v. 19, n. 10, pág. 1062-1071, 2006.
- COX, M. M.; LEHNINGER, A. L.; NELSON, D. L. Princípios de bioquímica. **São Paulo**, 2006.
- CRISP, Peter A. et al. Reconsidering plant memory: Intersections between stress recovery, RNA turnover, and epigenetics. **Science advances**, v. 2, n. 2, p. e1501340, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501340>.
- DE MIRANDA PINTO, Ciro; TÁVORA, Francisco José Alves Fernandes; DE OLIVEIRA PINTO, Olienai de Ribeiro. Relações hídricas, trocas gasosas em amendoim, gergelim e mamona submetidos a ciclos de deficiência hídrica. **Agropecuária Técnica**, v. 35, n. 1, p. 31-40, 2014. DOI: <https://doi.org/10.25066/agrotec.v35i1.9867>.
- DUBROVSKY, Joseph G. Discontinuous hydration as a facultative requirement for seed germination in two cactus species of the Sonoran Desert. **Journal of the Torrey Botanical Society**, p. 33-39, 1998. DOI: <https://doi.org/10.2307/2997229>.
- DUBROVSKY, Joseph G. Seed hydration memory in sonoran desert cacti and its ecological implication. **American Journal of Botany**, Estados Unidos, v. 83, n. 5, p. 624-632, maio 1996. DOI: <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1996.tb12748.x>.
- FALCÃO, Hiram M. et al. Phenotypic plasticity and ecophysiological strategies in a tropical dry forest chronosequence: a study case with *Poincianella pyramidalis*. **Forest Ecology and Management**, v. 340, p. 62-69, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.12.029>.
- FIGUEIREDO, Karla V. et al. Changes in leaf epicuticular wax, gas exchange and biochemistry metabolism between *Jatropha mollissima* and *Jatropha curcas* under semi-arid conditions. **Acta physiologiae plantarum**, v. 37, n. 6, p. 108, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11738-015-1855-2>.
- FROSI, Gabriella et al. Symbiosis with AMF and leaf Pi supply increases water deficit tolerance of woody species from seasonal dry tropical forest. **Journal of plant physiology**, v. 207, p. 84-93, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2016.11.002>.
- FROSI, Gabriella et al. Transcriptome of *Cenostigma pyramidale* roots, a woody legume, under different salt stress times. **Physiologia Plantarum**, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1111/ppl.13456>.
- GAEM, P.H. 2020. **Cenostigma em Flora do Brasil 2020**. Rio de Janeiro: Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB606076>. Acesso em: 10 out. 2021

GALMÉS, Jeroni et al. Rubisco activity in Mediterranean species is regulated by the chloroplastic CO₂ concentration under water stress. **Journal of Experimental Botany**, v. 62, n. 2, p. 653-665, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erq303>.

GUERREIRO, Maria João Simas et al. Long-term variation of precipitation indices in Ceará State, Northeast Brazil. **International Journal of Climatology**, v. 33, n. 14, p. 2929-2939, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1002/joc.3645>.

HARSH, A. et al. Effect of short-term heat stress on total sugars, proline and some antioxidant enzymes in moth bean (*Vigna aconitifolia*). **Annals of Agricultural Sciences**, v. 61, n. 1, p. 57-64, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.aos.2016.02.001>.

HEYDECKER, W.; HIGGING, J.; TURNER, Y.J. Invigoration of seeds. **Seed Science and Technology**, v.3, p.881-888, 1975.

HORA, Igor; MEIADO, Marcos. A hidratação descontínua em sementes favorece a produção de mudas de *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Anacardiaceae). **Agroforestalis News**, v. 1, n. 1, p. 20-24, 2016.

KAYA, Mehmet Demir et al. Seed treatments to overcome salt and drought stress during germination in sunflower (*Helianthus annuus* L.). **European journal of agronomy**, v. 24, n. 4, p. 291-295, 2006. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.eja.2005.08.001>.

KERBAUY, G. B. **Fisiologia Vegetal**. 2. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2012.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos, SP: Rima Artes e Textos, 531 p, 2006.

LEITE, Ana Virgínia; MACHADO, Isabel Cristina. Biologia reprodutiva da "catingueira" (*Caesalpinia pyramidalis* Tul. Leguminosae-Caesalpinioideae), uma espécie endêmica da Caatinga. **Brazilian Journal of Botany**, v. 32, n. 1, p. 79-88, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0100-84042009000100008>.

LEITE, Moadir de Sousa et al. Morphological and Biochemical Responses of *Poincianella Pyramidalis* Seedlings Subjected to Water Restriction. **Floresta e Ambiente**, v. 27, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1590/2179-8087.014818>.

LEVITT, Jacob et al. **Responses of Plants to Environmental Stress, Volume 1: Chilling, Freezing, and High Temperature Stresses**. Academic Press., 1980.

LI, Rong et al. Hydropriming accelerates seed germination of *Medicago sativa* under stressful conditions: a thermal and hydrotime model approach. **Legume Research-An International Journal**, v. 40, n. 4, p. 741-747, 2017. DOI: <http://10.0.73.117/lr.v0i0.8404>.

LIMA, A. T.; MEIADO, M. V. Effect of hydration and dehydration cycles on *Mimosa tenuiflora* seeds during germination and initial development. **South African Journal of Botany**, v. 116, p. 164-167, 2018b. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2018.03.017>.

LIMA, Ayslan T.; MEIADO, Marcos V. Discontinuous hydration alters seed germination under stress of two populations of cactus that occur in different ecosystems in Northeast Brazil. **Seed Science Research**, v. 27, n. 4, p. 292-302, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0960258517000241>.

LIMA, Ayslan Trindade et al. Does discontinuous hydration of *Senna spectabilis* (DC.) HS Irwin & Barneby var. *excelsa* (Schrad.) HS Irwin & Barneby (Fabaceae) seeds confer tolerance to water stress during seed germination?. **Journal of Seed Science**, v. 40, p. 36-43, 2018a. DOI: <https://doi.org/10.1590/2317-1545v40n1182838>.

LIMA, Ayslan Trindade. Memória hídrica de sementes: implicações ecofisiológicas durante a germinação e o desenvolvimento inicial de espécies da Caatinga. 2019.

LYNCH, Jonathan P.; BROWN, Kathleen M. Topsoil foraging—an architectural adaptation of plants to low phosphorus availability. **Plant and Soil**, v. 237, n. 2, p. 225-237, 2001. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1013324727040>.

MADLUNG, Andreas; COMAI, Luca. The effect of stress on genome regulation and structure. **Annals of Botany**, v. 94, n. 4, p. 481-495, 2004. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mch172>.

MAIA, G. N. **Caatinga: árvores e arbustos e suas utilidades**. 2. ed. Fortaleza: Printcolor Gráfica e Editora. p. 41, 2012.

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

MATHEUS, Miele Tallon ; GARCIA, Q. S. . **Curvas sementes de plantas cultivadas. Piracicaba: Fealq, 2005. 495 p.de embebição e suas interpretações relacionadas à dormência de sementes de duas espécies do gênero Dimorphandra**. In: XV Encontro Latino Americano de Iniciação Científica, XI Encontro Latino Americano de Pós-Graduação e V Encontro Latino Americano de Iniciação Científica Júnior, 2011, São José dos Campos. As contribuições da ciência para a sustentabilidade do planeta. São José dos Campos: UNIVAP, 2011.

MATIAS, J. R.; DA SILVA, FF D.; DANTAS, B. F. Catingueira-verdadeira *Poincianella pyramidalis* [Tul.] LP Queiroz. **Embrapa Semiárido-Nota Técnica/Nota Científica (ALICE)**, 2017.

MEIADO, MARCOS VINICIUS et al. Diaspore of the caatinga: a review. **Flora of the Caatingas of the São Francisco River: Natural History and Conservation**. Rio de Janeiro: Andrea Jakobsson Estúdio Editorial, p. 306-365, 2012.

MORANDO, Rafaela et al. Déficit hídrico: Efeito sobre a cultura da soja. **Journal of Agronomic Sciences**, v. 3, n. especial, p. 114-129, 2014.

MOURA, Adenilda Ribeiro de et al. Relações hídricas e solutos orgânicos em plantas jovens de *Jatropha curcas* L. sob diferentes regimes hídricos. **Ciência Florestal**, v. 26, p. 345-354, 2016. DOI: <https://doi.org/10.5902/1980509822735>.

NASCIMENTO, J. P. B.; MEIADO, M. V. Hidratação descontínua de sementes em regiões semiáridas e suas implicações ecológicas: uma revisão com foco na floresta tropical seca brasileira. In: SPERS, E. E. (org.). **Agrárias: Pesquisa e Inovação nas Ciências que alimentam o mundo**. 5. ed. Curitiba: Editora Artemis, p. 193-219, 2021.

NIU, Xiaomu et al. Ion homeostasis in NaCl stress environments. **Plant physiology**, v. 109, n. 3, p. 735, 1995. DOI: <https://dx.doi.org/10.1104%2Fpp.109.3.735>.

NOGUEIRA, R. J. M. C.; ALBUQUERQUE, MB De; SILVA, EC da. Aspectos ecofisiológicos da tolerância à seca em plantas da caatinga. **Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas**, p. 22-31, 2005.

OLIVEIRA, Alexandre Bosco; ALENCAR, Nara Lúcia Mendes; GOMES-FILHO, Enéas. Comparison between the water and salt stress effects on plant growth and development. **Responses of organisms to water stress**, v. 67, 2013.

- PEDRERO-LÓPEZ, Luis V. et al. Effects of hydropriming treatments on the invigoration of aged *Dodonaea viscosa* seeds and water-holding polymer on the improvement of seedling growth in a lava field. **Restoration Ecology**, v. 24, n. 1, p. 61-70, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1111/rec.12283>.
- PIMENTEL, C. **A relação da planta com a água**. Seropédica: EDUR, p. 192, 2004.
- PINHO-PESSOA, Ana C. B. et al. Variações interanuais de temperatura e precipitação podem modular os mecanismos fisiológicos e fotoprotetores de uma espécie de planta semiárida nativa. **Indian J. Sci. Technol.**, v. 11, n. 42, 2018.
- RITO, Kátia Fernanda et al. As sementes de mandacaru têm memória hídrica. **Boletín de la Sociedad Latinoamericana y del Caribe de Cactáceas y otras Suculentas**, v. 6, n. 1, p. 26-31, 2009.
- ROY-MACAULEY, H. et al. Effect of drought stress on proteolytic activities in *Phaseolus* and *Vigna* leaves from sensitive and resistant plants. **Physiol. Plantarum**, v.85, p.90-96, 1992.
- SACK, Lawren; JOHN, Grace P.; BUCKLEY, Thomas N. ABA accumulation in dehydrating leaves is associated with decline in cell volume, not turgor pressure. **Plant physiology**, v. 176, n. 1, p. 489-495, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.17.01097>.
- SAMPAIO, E. V. S. B. et al. Overview of the Brazilian caatinga. **Seasonally dry tropical forests**, v. 1, p. 35-63, 1995.
- SÁNCHEZ-SOTO, Bardo H. et al. Efecto de la hidratación discontinua sobre la germinación de tres cactáceas del desierto costero de Topolobampo, Ahome, Sinaloa. **Cactáceas y Suculentas Mexicanas**, v. 50, n. 1, p. 4-14, 2005.
- SANTOS, Cibele Alves et al. Germinação de duas espécies da Caatinga sob déficit hídrico e salinidade. **Pesquisa Florestal Brasileira**, v. 36, n. 87, p. 219-224, 2016.
- SAZE, Hidetoshi. Epigenetic memory transmission through mitosis and meiosis in plants. In: **Seminars in cell & developmental Biology**. Academic Press, p. 527-536, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2008.07.017>.
- SEIXAS, A. et al. Déficit hídrico em plantas forrageiras—revisão de literatura. **Revista Científica Eletrônica de Medicina Veterinária**, v. 24, p. 1–14, 2015.
- SILVA, F. F. S. *et al.* Tolerância de plântulas de *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan e *Poincianella pyramidalis* (Tul.) L.P Queiroz à dessecação. In: Congresso Brasileiro de Recursos Genéticos, 2018, Ceará. **Anais [...]**. Ceará: Universidade Federal do Ceará, 2018, p. 1. Disponível em: <https://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/item/190743/1/Barbara-6.pdf>. Acesso em: 23 out. 2021.
- SILVA, F. G. et al. Levantamento florístico de um trecho de mata ciliar na mesorregião do Sertão Paraibano. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 13, n. 4, p. 250–258, 2015.
- SILVA, José Maria Cardoso; LEAL, Inara R.; TABARELLI, Marcelo (Ed.). **Caatinga: the largest tropical dry forest region in South America**. Springer, 2018.
- TAIZ, L., ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 5.ed. Porto Alegre: *Artemed*, p.954, 2013.
- TEIXEIRA, Naiara Carvalho; VIRGENS, Ivana Oliveira; CARVALHO, Danielle Mendes. Efeito Do Estresse Hídrico Sobre A Viabilidade E O Vigor De Sementes De *Caesalpinia Pyramidalis* Tul.(Leguminosae-Caesalpinioideae). In: **Congresso De Ecologia Do Brasil**.

- Anais. Caxambu–Mg: Seb.** p. 1-3. Disponível em: <http://www.seb-ecologia.org.br/revistas/indexar/anais/viiiiceb/pdf/374.pdf>. Acesso em: 23 out. 2021
- TURNER, Neil C. Adaptation to water deficits: a changing perspective. **Functional Plant Biology**, v. 13, n. 1, p. 175-190, 1986. DOI: <https://doi.org/10.1071/PP9860175>.
- VIEIRA, E. L. et al. **Manual de Fisiologia Vegetal**. São Luis: EDUFMA, 2010.
- VILELA, Livia Maria Batista et al. *Cenostigma pyramidale*: ethnomedicinal properties and perspectives on a legume tree highly adapted to semiarid ‘Caatinga’ region. In: **Ethnopharmacology of Wild Plants**. CRC Press, 2021. p. 218-233.
- XIONG, Liming et al. Identification of drought tolerance determinants by genetic analysis of root response to drought stress and abscisic acid. **Plant physiology**, v. 142, n. 3, p. 1065-1074, 2006. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.106.084632>.

ANEXO - NORMAS DA REVISTA

**JOURNAL OF PLANT PHYSIOLOGY**

Mechanisms of Plant Function: from Molecular to Ecosystem Scales

AUTHOR INFORMATION PACK

TABLE OF CONTENTS

•	Description	p.1
•	Audience	p.2
•	Impact Factor	p.2
•	Abstracting and Indexing	p.2
•	Editorial Board	p.2
•	Guide for Authors	p.7



ISSN: 0176-1617

DESCRIPTION

The *Journal of Plant Physiology* is a broad-spectrum journal that welcomes high-quality submissions in all major areas of **plant physiology, including plant biochemistry, functional biotechnology, computational and synthetic plant biology, growth and development, photosynthesis and respiration, transport and translocation, plant-microbe interactions, biotic and abiotic stress**. Studies are welcome at all levels of integration ranging from molecules and cells to organisms and their environments and are expected to use state-of-the-art methodologies. Pure gene expression studies are not within the focus of our journal. To be considered for publication, papers must significantly contribute to the mechanistic understanding of physiological processes, and not be merely descriptive, or confirmatory of previous results. We encourage the submission of papers that explore the physiology of non-model as well as accepted model species and those that bridge basic and applied research. For instance, studies on agricultural plants that show new physiological mechanisms to improve agricultural efficiency are welcome. Studies performed under uncontrolled situations (e.g. field conditions) not providing mechanistic insight will not be considered for publication.

The *Journal of Plant Physiology* publishes several types of articles:

Original Research Articles, Humboldt Reviews, Invited Reviews, Commentaries, Perspectives, Opinion Articles and Short Communications. Reviews, Perspectives and Opinion Articles will be solicited by the Editors; unsolicited reviews are also welcome but only from authors with a strong track record in the field of the review. Original research papers comprise the majority of published contributions.

Humboldt Reviews are expected take a broad approach, one that spans multiple areas of biological inquiry, and one that distinguishes itself from that taken in most regular review works by a deeper philosophical line of thought and a more global reach. Humboldt Reviews are also expected to be thoroughly respectful of the historical developments in a given field (i.e. not limit themselves to covering the literature of only the previous one to two decades) and speak to both its fundamental and applied aspects. They are named after Alexander von Humboldt (1769-1859), one of the most influential German natural philosophers of the 18th and 19th centuries. Our editors-in-chief take great inspiration from Alexander von Humboldt's profound and wide-ranging contributions. The *Journal of Plant Physiology* was founded in 1909 but it traces back to 1818 and to the geographic region Alexander von Humboldt was most active in. The *Journal of Plant Physiology* has consistently published landmark papers in plant physiology, and is one of the world's oldest international journals in the botanical sciences. For these reasons, we consider Alexander von Humboldt a particularly appropriate scholar after whom to name our prestigious review series.

Link para informações completas: <https://www.elsevier.com/journals/journal-of-plant-physiology/0176-1617/guide-for-authors>