



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DA AMAZÔNIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA

Flavio Henrique Santos Rodrigues

**Recuperação fisiológica e retomada do crescimento em plantas jovens de
palma de óleo submetidas a eventos recorrentes de déficit hídrico e
reidratação**

BELÉM

2023

Flavio Henrique Santos Rodrigues

Recuperação fisiológica e retomada do crescimento em plantas jovens de palma de óleo submetidas a eventos recorrentes de déficit hídrico e reidratação

Dissertação apresentada à Universidade Federal Rural da Amazônia, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Agronomia para obtenção do título de mestre.

Área de Concentração: Agronomia

Orientador: Prof. Dr. Hugo Alves Pinheiro

BELÉM

2023

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Bibliotecas da Universidade Federal Rural da Amazônia
Gerada automaticamente mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

- R696r Rodrigues, Flavio Henrique Santos
Recuperação fisiológica e retomada do crescimento em plantas jovens de palma de óleo submetidas a eventos recorrentes de déficit hídrico e reidratação / Flavio Henrique Santos Rodrigues. - 2022.
48 f. : il. color.
- Dissertação (Mestrado) - Programa de PÓS-GRADUAÇÃO em Agronomia(PPGA), Campus Universitário de Belém, Universidade Federal Rural Da Amazônia, Belém, 2022.
Orientador: Prof. Dr. Hugo Alves Pinheiro
1. Fisiologia vegetal . 2. Recuperação ao defect Hídrico . I. Pinheiro, Hugo Alves, *orient.* II. Título

CDD 630.72081

Flavio Henrique Santos Rodrigues

Recuperação fisiológica e retomada do crescimento em plantas jovens de palma de óleo submetidas a recorrentes ciclos de déficit hídrico

Dissertação apresentada à Universidade Federal Rural da Amazônia, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Agronomia, para obtenção do título de mestre. Área de Concentração: Agronomia

Data da defesa 28 de outubro de 2020

Banca Examinadora



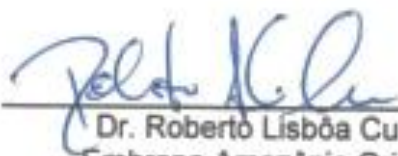
Orientador: Prof. Dr. Hugo Alves Pinheiro
Universidade Federal Rural da Amazônia



Prof. Dr. Gledson Luiz Salgado de Castro
Universidade Federal Rural da Amazônia



Dr. Gilson Sanchez Chia
Agropalma



Dr. Roberto Lisboa Cunha
Embrapa Amazônia Oriental

RESUMO

Sob condições de campo, as plantas estão sujeitas a períodos recorrentes de déficit hídrico e reidratação devido a frequência e distribuição das chuvas. Algumas espécies vegetais apresentam a capacidade de ajustar seu metabolismo quando expostas a períodos de déficit hídrico recorrentes, levando a uma resposta mais rápida ao estresse a fim de atenuar a incidência de danos celulares. Este ajuste metabólico é entendido como memória ao estresse, não tendo sido explorado a contento em palma de óleo (*Elaeis guineensis* Jacq.). Assim, este trabalho teve por objetivo avaliar o curso temporal da recuperação fisiológica e da retomada do crescimento em plantas jovens de palma de óleo submetidas a eventos recorrentes de déficit hídrico e reidratação. Para tanto, variáveis fisiológicas (status hídrico, trocas gasosas e fluorescência da clorofila) e morfológicas (número de folhas flechas e de folhas maduras, diâmetro do caule e altura da planta) foram avaliadas em plantas previamente submetidas a um (C1), dois (C2) e três (C3) eventos de déficit hídrico. Plantas irrigadas durante todo o experimento foram utilizadas como tratamento controle. O experimento foi realizado em blocos inteiramente casualizados (cinco blocos), sendo cada bloco formado por quatro plantas (i.e, uma planta de cada tratamento). As avaliações foram iniciadas no mesmo dia para todos os tratamentos, quando a irrigação das plantas estressadas foi retomada (dia 0). A recuperação plena do potencial hídrico foliar ocorreu ao 3º dia da retomada da irrigação para todos os tratamentos de estresse. A recuperação da taxa líquida de assimilação do CO₂ (*A*) ocorreu ao 6º dia de reidratação para plantas C2 e C3 e ao 9º dia para plantas C1. Um padrão similar de recuperação da condutância estomática e transpiração foi observado para todos os tratamentos de estresse. A eficiência máxima do fotossistema II (F_v/F_m) não diferiu entre plantas controle, C2 e C3, mas foi significativamente menor nas plantas C1. Após a retomada da irrigação, a recuperação da F_v/F_m nas plantas C1 só foi observada no 6º dia. As plantas C1, C2 e C3 apresentaram reduções significativas de mesma magnitude na eficiência de captura de energia de excitação pelo PSII abertos quando comparadas ao controle, contudo, esta variável foi recuperada plenamente ao 3º dia da retomada da irrigação para os tratamentos C2 e C3 e ao 9º dia para o tratamento C1. A recuperação do rendimento quântico real do transporte de elétrons do fotossistema II, da taxa de transporte de elétrons (ETR), do coeficiente de dissipação fotoquímica e do coeficiente de dissipação não-fotoquímica seguiu o mesmo padrão observado para a *A*. As médias de ETR/*A* no dia 0 e no 1º dia da retomada da irrigação foram maiores nas plantas do tratamento C1 que em C2 e C3, contudo, houve plena recuperação esta variável para todos os tratamentos no 3º dia da retomada da irrigação. Durante a reidratação das plantas, o lançamento de folhas e o incremento no diâmetro do caule foi mais rápido nas plantas C2 e C3 que nas plantas C1. Conclui-se que a recuperação fisiológica e a retomada do crescimento é mais rápida em plantas de palma de óleo submetidas a dois e três eventos prévios de déficit hídrico reidratação que naquelas que experimentam o estresse pela primeira vez.

Palavras-chave: *Elaeis guineenses*, reidratação, aclimatação, trocas gasosas.

ABSTRACT

Under field conditions, the plants are subject to recurrent periods of water deficit and rehydration due to the frequency and distribution of rainfall. Some plant species have the ability to adjust their metabolism when exposed to periods of recurrent water deficit, leading to a faster response to stress in order to mitigate the incidence of cell damage. This metabolic adjustment is understood as memory to stress, having not been explored to the satisfaction of palm oil (*Elaeis guineensis* Jacq.). Thus, this work aimed to evaluate the time course of physiological recovery and the resumption of growth in young oil palm plants submitted to recurrent water deficit and rehydration events. For this purpose, physiological variables (water status, gas exchange and chlorophyll fluorescence) and morphological variables (number of leaf and mature leaves, stem diameter and plant height) were evaluated in plants previously submitted to one (C1), two (C2) and three (C3) water deficit events. Plants irrigated throughout the experiment were used as a control treatment. The experiment was carried out in completely randomized blocks (five blocks), each block being formed by four plants (i.e., one plant from each treatment). The evaluations started on the same day for all treatments, when the irrigation of the stressed plants was resumed (day 0). The full recovery of leaf water potential occurred on the 3rd day after the resumption of irrigation for all stress treatments. The recovery of the net CO₂ assimilation rate (A) occurred on the 6th day of rehydration for C2 and C3 plants and on the 9th day for C1 plants. A similar pattern of recovery of stomatal conductance and sweating was observed for all stress treatments. The maximum efficiency of photosystem II (F_v / F_m) did not differ between control, C2 and C3 plants, but was significantly lower in C1 plants. After the resumption of irrigation, the recovery of F_v / F_m in C1 plants was only observed on the 6th day. Plants C1, C2 and C3 showed significant reductions of the same magnitude in the efficiency of capture of excitation energy by the PSII open when compared to the control, however, this variable was fully recovered on the 3rd day of resumption of irrigation for treatments C2 and C3 and on the 9th day for treatment C1. The recovery of the real quantum yield of electron transport from photosystem II, the electron transport rate (ETR), the photochemical dissipation coefficient and the non-photochemical dissipation coefficient followed the same pattern observed for A. ETR averages / A on day 0 and on the first day of resumption of irrigation were higher in the plants of treatment C1 than in C2 and C3, however, there was full recovery of this variable for all treatments on the third day of resumption of irrigation. During the rehydration of the plants, the release of leaves and the increase in the diameter of the stem was more faster in C2 and C3 plants than in C1 plants. It is concluded that the physiological recovery and the resumption of growth is faster in oil palm plants submitted to two and three previous events of water deficit rehydration than in those that experience stress for the first time.

Keywords: *Elaeis guineensis*, rehydration, acclimatization, gas exchange.

SUMÁRIO

| | |
|--|----|
| 1.1 CONTEXTUALIZAÇÃO | 7 |
| 1.2 REVISÃO DE LITERATURA | 9 |
| 1.2.1 A palma de óleo..... | 9 |
| 1.2.2 Déficit hídrico na palma de óleo..... | 11 |
| 1.2.3 A aclimação a sucessivos períodos de déficit hídrica: “memória do déficit hídrico” | 13 |
| REFERÊNCIAS | 15 |
| 2. RECUPERAÇÃO FISIOLÓGICA E RETOMADA DO CRESCIMENTO EM PLANTAS JOVENS DE PALMA DE ÓLEO SUBMETIDAS A RECORRENTES EVENTOS DE DÉFICIT HÍDRICO | 22 |
| 2.1 INTRODUÇÃO | 22 |
| 2.2 MATERIAL E MÉTODOS | 24 |
| 2.2.1 Material vegetal e delineamento experimental | 24 |
| 2.2.2 Status hídrico da planta | 26 |
| 2.2.3 Trocas gasosas | 26 |
| 2.2.4 Fluorescência da clorofila | 27 |
| 2.2.5 Variáveis morfológicas relacionadas à retomada do crescimento..... | 28 |
| 2.2.6 Análise estatística..... | 28 |
| 2.3 RESULTADOS | 29 |
| 2.3.1 Potencial hídrico | 29 |
| 2.3.2 Trocas gasosas | 29 |
| 2.3.2 Fluorescência da clorofila <i>a</i> | 33 |
| 2.3.3 Variáveis morfológicas relacionadas à retomada do crescimento..... | 35 |
| 2.4 DISCUSSÃO | 38 |
| 2.4.1. Efeitos do déficit hídrico repetitivo no status hídrico, nas trocas gasosas, fluorescência da clorofila e crescimento | 38 |
| 2.4.2. Recuperação do status hídrico, trocas gasosas e fluorescência da clorofila | 41 |
| 2.4.3. Indicativos da retomada do crescimento após a reidratação..... | 44 |
| 2.5 CONCLUSÃO | 45 |
| REFERÊNCIAS | 45 |

1.1 CONTEXTUALIZAÇÃO

A palma de óleo (*Elaeis guineensis* Jacq.) é uma palmeira perene originária da costa oriental da África com ciclo produtivo de 25 a 30 anos. Seus produtos principais são o óleo de palma e de palmiste, com ampla utilização na indústria alimentícia (CORLEY et al., 2003, ABRAPALMA, 2016,).

A palma de óleo tem 80% de sua produção mundial concentrada no continente Asiático, tendo como maior produtor a Indonésia. O Brasil é o nono maior produtor de palma de óleo, com uma produção de 1,5 milhões de toneladas de frutos em 2018. No Brasil, o estado do Pará é o maior produtor de frutos de palma de óleo, sendo responsável por cerca de 90% da produção brasileira (IBGE 2018, FAOSTAT, 2018).

Os plantios de palma de óleo no Pará estão instalados na mesorregião do nordeste paraense, abrangendo, principalmente, os municípios do Acara, Moju Tailândia, Concórdia do Para e Tomé-açu (IBGE 2018). Nestas áreas, o clima é predominantemente caracterizado por médias anuais de precipitação de 1800 a 2000 mm bem distribuídas ao longo do ano, com deficiência hídrica anual menor que 100 mm, temperatura do ar entre 21 e 34°C; umidade relativa do ar superior a 70%; e insolação (horas de brilho solar) acima de 120 h/mês. Nessas áreas os solos são profundos, com teor de argila entre 15 e 35% (BASTOS et al, 2001).

Dados coletados a partir 1973 tem permitido observar alterações no padrão de distribuição das chuvas e aumento da temperatura do ar entre os meses de agosto a novembro na bacia amazônica o que tem como resultado períodos de estiagem mais intensos, situação que se agrava em anos de ocorrência de fenômenos climáticos como o *El Niño* (MORAES et al., 2005;HOFFMANN et al., 2018; RAZA et al., 2019). A associação brasileira de produtores de palma de óleo já contabilizou diminuição de 9 e 11% produção de óleo correlacionada a períodos de seca nesta região nos anos de 2015 e 2016. Desta forma, o déficit hídrico é um fator de estresse abiótico que impacta negativamente a cultura em razão de seus efeitos no comportamento fisiológico da planta (ABRAPALMA, 2016; PATERSON & LIMA, 2018).

As alterações fisiológicas da palma de óleo durante o déficit hídrico são amplamente estudadas e resultam em reduções na assimilação líquida de CO₂ (A), condutância estomática (g_s), transpiração (E) e eficiência do uso da água (WUE), assim como aumentos na concentração intercelular de CO₂ (C_i) (SURESH et al., 2010; SURESH et al., 2012; JAZZAYERI et al., 2016; SILVA et al., 2016).

A reidratação e recuperação dos parâmetros fisiológicos e bioquímicos já foram estudados em palma de óleo em condições de seca severa (potencial hídrico foliar na antemanhã de $-4,0$ MPa), tendo sido demonstrado que a recuperação do status hídrico e trocas gasosas é muito lenta após a retomada da irrigação (SILVA et al., 2017). Embora um déficit hídrico desta magnitude não acometa os plantios de palma no Brasil, esses resultados indicam que as plantas jovens de palma são capazes de sobreviver a um déficit hídrico muito severo (SILVA et al., 2017).

Por outro lado, em um cenário mais condizente com a realidade observada em campo, as plantas de palma de óleo são submetidas a períodos intermitentes de déficit hídrico durante a estação mais seca do ano. Portanto, as plantas experimentam sucessivos períodos de estiagem e reidratação impostos pela frequência e distribuição das chuvas.

Algumas espécies como *Craterostigma plantagineum* (LIU et al., 2019); *Festuca arundinacea* e *Lolium perene* (NOSALEWICZ et al., 2018); *Zea mays* (VIRLOUVET et al., 2018); *Coffea canefora* (MENEZES-SILVA et al., 2017); *Quercus ilex* e *Cistus albidus* (GALLE et al., 2011); apresentam uma aclimatação fisiológica quando expostas a recorrentes períodos de déficit hídrico em relação a indivíduos que experimentam o estresse hídrico uma única vez. Tal aclimatação culmina em uma maior capacidade da planta em suportar e se recuperar do estresse.

As Informações sobre a capacidade de recuperação fisiológica e a retomada do crescimento em plantas jovens de palma de óleo submetidas a sucessivos eventos de déficit hídrico e reidratação são incipientes. Uma vez que a palma de óleo é uma cultura perene, este trabalho visa testar a hipótese de que esta espécie é capaz de desenvolver mecanismos fisiológicos que lhe

permita uma recuperação fisiológica e retomada de crescimento mais rápida quando submetidas a eventos repetitivos de deficiência hídrica e reidratação. Portanto, este trabalho teve por objetivo avaliar o curso da recuperação fisiológica e da retomada do crescimento em plantas jovens de palma de óleo submetidas a recorrentes eventos de déficit hídrico.

1.2 REVISÃO DE LITERATURA

1.2.1 A palma de óleo

A palma de óleo (*Elaeis guineensis* Jacq.), também conhecida como dendezeiro, é uma planta originária das florestas úmidas do Golfo da Guiné, na África oriental. Pertencente à família Arecaceae, esta espécie tem relevante importância econômica em razão dos óleos de palma e palmiste extraídos de seus frutos, sendo o primeiro obtido do mesocarpo e o segundo da amêndoa (CORLEY et al., 2003). Cerca de 80% do total de óleos produzidos são destinados à indústria de alimentos, enquanto o restante (20%) é utilizado na fabricação de produtos de limpeza e higiene, cosméticos, fármacos, lubrificantes e biocombustível (FEROLDI et al., 2014).

Após a extração dos óleos, os resíduos obtidos como subprodutos são utilizados de diversas formas. A torta de palmiste pode ser usada para a alimentação animal, o cacho vazio, a fibra e as cascas das amêndoas podem ser usadas nas caldeiras das agroindústrias e as cinzas e os efluentes do processamento do óleo podem ser utilizados como adubo nas plantações (LUNSIN, 2018; LOH et al., 2019).

O ciclo produtivo dessa oleaginosa é de 25 a 30 anos. É uma espécie que se adapta a regiões tropicais caracterizadas por temperaturas entre 24 e 33°C, precipitação bem distribuída ao longo do ano (com média anual de 1800 a 2000 mm) e radiação solar entre 1500 e 2000 h ano⁻¹, tendo melhor desenvolvimento em solos profundos, bem aerados, com textura franca-argilosa e com equilíbrio de nutrientes (CARR, 2011; RAMALHO FILHO et al., 2010).

As variedades de palma de óleo são classificadas de acordo com a espessura do endocarpo do fruto, podendo ser do tipo Dura, com endocarpo de espessura superior a 2 mm e fibras dispersas no mesocarpo, do tipo Pisífera, que não possui endocarpo, e o Tenera, que é originado pelo cruzamento entre Dura e Psífera gerando um fruto que tem espessura do endocarpo menor que 2 mm e com um anel de fibras ao seu redor. O tipo Tenera é o material vegetal mais cultivado devido as suas características produtivas que proporcionam uma maior extração do óleo de palma e palmiste. Além destes, híbridos interespecíficos gerados pelo cruzamento entre as espécies *Elaeis guineenses* x *Elaeis oleifera* tem sido desenvolvido a fim de originar plantas com menor porte e maior resistência ao amarelecimento fatal. Esses híbridos apresentam como desvantagem a necessidade de polinização assistida (CORLEY et al., 2003).

Independentemente do tipo Tenera ou híbrido interespecífico, a palma de óleo apresenta duas fases de desenvolvimento: a fase vegetativa, podendo durar entre dois a quatro anos; e a fase reprodutiva, que se inicia com os primeiros lançamentos de inflorescências geralmente observados no terceiro ano de plantio, atingindo pico produtivo e estabilização de produção a partir do sétimo ano, estendendo-se até o fim do seu ciclo produtivo, isto é, entre 25 e 30 anos (RAMALHO FILHO et al., 2010).

No mundo, o cultivo da palma de óleo e a produção dos óleos de palma e palmiste estão concentrados no continente asiático, que detém 89% da produção total, tendo como maiores produtores a Indonésia e a Malásia. O Brasil é o nono maior produtor de frutos de palma de óleo no mundo, produzindo cerca de 450 mil toneladas de óleo (FAOSTAT, 2018). O estado do Pará é responsável por cerca de 95% da produção total de frutos de palma de óleo no Brasil, cujas plantações concentram-se em municípios da mesorregião do nordeste do estado em função das condições edafoclimáticas mais adequadas ao desenvolvimento da cultura (RAMALHO FILHO, 2010; IBGE, 2018)

O nordeste paraense tem apresentado à ocorrência de períodos de seca mais intensos e aumento da temperatura do ar no período de agosto a novembro, situação agravada em anos de ocorrência de fenômenos climáticos como o El Niño (MORAES et al., 2005; CAI et al., 2014; HOFFMANN et al., 2018; RAZA et

al., 2019). Como resultado, períodos de déficit hídrico impactam negativamente a cultura, alterando a fisiologia da planta e a sua produção (JAZAYERI et al., 2015; VIANA et al., 2019).

1.2.2 Déficit hídrico na palma de óleo

A Associação Brasileira de Palma de Óleo (ABRAPALMA) relatou uma queda na produção de 9 e 16% do óleo de palma nos anos de 2015 e 2016, tendo essas reduções sido correlacionadas a períodos de seca (ABRAPALMA, 2016).

O déficit hídrico na palma de óleo causa uma cascata de alterações no comportamento da planta que, de acordo com sua intensidade, pode alterar o crescimento vegetativo e levar a uma diminuição na produção da cultura (VIANA et al., 2019). Assim, o déficit hídrico impacta negativamente o número de folhas, a área foliar total, o acúmulo de massa seca total da planta, a massa seca de pecíolo, bulbo e raízes, além de induzir uma emissão irregular de folhas flechas (MÉNDEZ et al., 2012; SILVA et al., 2017).

Com relação as variáveis produtivas, o estresse leva a redução de peso médio dos cachos, aumento na razão de flores masculinas/femininas e abortamento de inflorescências, ocasionando uma redução de produtividade em torno de 10 a 20% a cada 100 mm de ocorrência de déficit hídrico (YEHOUESSI et al., 2019).

As reduções no crescimento vegetativo e na produção causadas pelo prolongamento do déficit hídrico são resultado de um processo que se inicia em alterações fisiológicas e bioquímicas que reduzem a produção de fotoassimilados (MÉNDEZ et al., 2012; CORLEY et al., 2018; SILVA et al., 2017; VIANA et al., 2019; YEHOUESSI et al., 2019; YONO et al., 2019). As principais alterações fisiológicas causadas pelo déficit hídrico em palma de óleo são as reduções nas taxas de assimilação líquida de CO_2 (A), condutância estomática ao vapor d'água (g_s) e transpiração (E), sendo a magnitude dessas reduções dependente da severidade e duração do estresse (SILVA et al., 2017). As alterações bioquímicas também respondem a severidade do estresse, tendo sido observado um aumento na concentração de aldeído malônico (MDA), prolina e

nas atividades de enzimas antioxidantes como a superóxido dismutase, ascorbato peroxidase, catalase e glutathione redutase nas folhas, assim como reduções nas atividades de enzimas como rubilose1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco), NAD⁺-malato desidrogenase, glicolato oxidase, ADP-glicose pirofosforilase e sacarose-fosfato sintase (SURESH et al., 2012; JAZAYERI et al., 2015; SILVA et al., 2016, 2017; NAJIHAH et al., 2019).

Apesar dos impactos que o déficit hídrico causa na palma de óleo, esta planta apresenta uma considerável capacidade de sobreviver a períodos secos severos, caracterizados por potenciais hídricos foliares na antemã em torno de -4,0 MPa (SILVA et al., 2017). Esta capacidade de sobrevivência está relacionada aos ajustes nas trocas gasosas e ao sistema antioxidante (SILVA et al. 2016; 2017). A velocidade da recuperação fisiológica desta planta depende da intensidade do estresse aplicado (FLEXAS et al., 2006; SILVA et al, 2017).

Embora um déficit hídrico desta severo como descrito por Silva et al. (2017) não acometa os plantios de palma no Brasil, os resultados obtidos por aqueles autores indicam que as plantas jovens de palma são capazes de sobreviver a um déficit hídrico muito severo. Por outro lado, em um cenário mais condizente com a realidade observada em campo, as plantas de palma de óleo são submetidas a períodos intermitentes de déficit hídrico durante a estação mais seca do ano. Portanto, as plantas experimentam sucessivos períodos de estiagem e reidratação impostos pela frequência e distribuição das chuvas.

Algumas espécies como *Craterostigma plantagineum* (LIU et al., 2019); *Festuca arundinacea* e *Lolium perene* (NOSALEWICZ et al., 2018); *Zea mays* (VIRLOUVET et al., 2018); *Coffea canefora* (MENEZES-SILVA et al., 2017); *Quercus ilex* e *Cistus albidus* (GALLE et al., 2011); apresentam uma aclimação fisiológica quando expostas a recorrentes períodos de déficit hídrico em relação a indivíduos que experimentam o estresse hídrico uma única vez. Tal aclimação culmina em uma maior capacidade da planta em suportar e se recuperar do estresse.

1.2.3 A aclimação a sucessivos períodos de déficit hídrica: “memória do déficit hídrico”

Plantas superiores são organismos sésseis que precisam responder ao ambiente em que se encontram, quer seja sob condições favoráveis ao seu crescimento ou às condições de estresses ambientais e bióticos recorrentes. Assim, o aperfeiçoamento dos mecanismos de resposta aos estresses é crucial para a evolução das espécies (WU et al., 2007).

As diversas espécies vegetais cultivadas para fins agronômicos e florestais, em especial aquelas de ciclo longo ou perenes, podem experimentar ao longo de sua vida produtiva sucessivos eventos de déficit hídrico e reidratação. Esses eventos são decorrentes da frequência e distribuição de chuvas ao longo do ano, já que o uso de irrigação artificial em extensos plantios é muito limitado.

Tem sido demonstrado em algumas espécies que as exposições repetitivas ao déficit hídrico melhoram sua capacidade de suportar e se recuperar quando comparadas a indivíduos que passam pela primeira exposição ao estresse. Esta melhoria é evidenciada por aumentos no conteúdo relativo de água e nas taxas de assimilação líquida de CO₂ (DING et al., 2012; GALLE et al., 2011; MENEZES-SILVA et al., 2017; NOSALEWICZ et al., 2018).

Alterações no perfil metabólico influenciam na resposta diferencial das plantas expostas a períodos repetidos de seca em relação a plantas expostas a um único evento de seca. Essas alterações sugerem que processos como respiração, fotorrespiração e fotossíntese, desempenham importantes funções nos processos de aclimação a múltiplos episódios de seca. Em *C. canéfora*, por exemplo, foram detectados aumentos nas atividades das enzimas rubilose 1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco), fosfofructoquinase, piruvato quinase, aldolase e malato desidrogenase e reduções nas concentrações de carboidratos em paralelo a aumentos nos níveis de aminoácidos e ácidos orgânicos como glicina, fenilalanina, valina, isoleucina, isocitrato, succinato, fumarato e malato (MENEZES-SILVA et al., 2017). Esse fato sugere que as plantas que passaram por repetidos períodos de seca e

reidratação regulam o processo respiratório para direcionar os esqueletos de carbono para a produção de metabólitos essenciais para permitir a melhor performance durante o estresse se comparadas às plantas que sofrem um único evento de estresse (HU et al., 2015; MENEZES-SILVA et al., 2017; PEREIRA et al., 2019).

Foi observado o aumento da produção de álcoois de açúcar de plantas expostas a múltiplos ciclos de seca em comparação com plantas expostas à seca pela primeira vez. Estes solutos, tem função relacionadas a manutenção do turgor celular e estão envolvidos em mecanismos de desintoxicação de ROS e estabilização da membrana (HOEKSTRA; GOLOVINA; BUITINK, 2001; MENEZES-SILVA et al., 2017; RIVERO et al., 2014). Também foram observados aumentos na concentração de aminoácidos aromáticos como fenilalanina e tirosina, em plantas submetidas a sucessivos eventos de seca (MENEZES-SILVA et al., 2017). Esses compostos auxiliam no sistema antioxidante sendo assim importantes para respostas diferenciais em plantas que sofrem déficit hídrico recorrente (GRACE; LOGAN, 2000; HU et al., 2015; MENEZES-SILVA et al., 2017).

Além de mudanças no perfil metabólico foi também observado a influência do acúmulo de sinalizadores e de fatores de transcrição em ação conjunto de modificações epigenômicas (BRUCE et al., 2007; CONRATH et al., 2006). Como por exemplo, já foi relatado que os níveis de ácido abscísico (ABA) podem aumentam com o prolongamento do estresse hídrico, tendo importante papel no fechamento estomático, na estimulação e produção de substâncias protetoras, ajuda a manter as estruturas das membranas e treina genes com elementos de resposta a ABA (ABREs) na região promotora. Este treinamento pode estar envolvido na memória do estresse hídrico (EVERS et al., 2010; DING et al., 2012; FLETA-SORIANO et al., 2015).

A capacidade de aclimação a eventos sucessivos por meio do ajuste fisiológico, metabólico e genético descrita acima tem sido denominada como “memória ao estresse”, no caso específico “memória ao déficit hídrico” (BRUCE et al., 2007).

REFERÊNCIAS

ABRAPALMA - ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DE PRODUTORES DE PALMA DE ÓLEO. **Déficit hídrico e impacto na produção de óleo de palma**. Nota técnica, 001/2016.

AHMED, C. BEN et al. Changes in gas exchange, proline accumulation and antioxidative enzyme activities in three olive cultivars under contrasting water availability regimes. **Environmental and Experimental Botany**, v. 67, n. 2, p. 345–352, 1 dez. 2009.

ALLAKHVERDIEV, S. I.; MURATA, N. Environmental stress inhibits the synthesis de novo of proteins involved in the photodamage-repair cycle of Photosystem II in *Synechocystis* sp. PCC 6803. **Biochimica et Biophysica Acta - Bioenergetics**, v. 1657, n. 1, p. 23–32, 28 jun. 2004.

AMMAR, A. et al. Comparative physiological behavior of fig (*Ficus carica* L.) cultivars in response to water stress and recovery. **Scientia Horticulturae**, v. 260, p. 108881, 27 jan. 2020.

ASADA, K. THE WATER-WATER CYCLE IN CHLOROPLASTS: Scavenging of Active Oxygens and Dissipation of Excess Photons. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 50, n. 1, p. 601–639, 28 jun. 1999.

ASADA, K. **Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions** *Plant Physiology* American Society of Plant Biologists, , 1 jun. 2006. Disponível em: <www.plantphysiol.org/cgi/doi/10.1104/pp.106.082040>. Acesso em: 26 set. 2020

BASTOS, T. X.; MÜLLER, A. A.; PACHECO, N. A. Zoneamento de riscos climáticos para a cultura do dendezeiro no estado do Pará. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, v. 9, n. 3, p. 564–570, 2001.

BATOOL, A. et al. Physiological and biochemical responses of two spring wheat genotypes to non-hydraulic root-to-shoot signalling of partial and full root-zone drought stress. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 139, p. 11–20, 1 jun. 2019.

BRUCE, T. J. A. et al. **Stressful “memories” of plants: Evidence and possible mechanisms** *Plant Science* Elsevier, , 1 dez. 2007.

BRUNETTI, C. et al. Dynamic changes in ABA content in water-stressed *Populus nigra*: Effects on carbon fixation and soluble carbohydrates. **Annals of Botany**, v. 124, n. 4, p. 627–644, 2019.

CAI, W. et al. Increasing frequency of extreme El Niño events due to greenhouse warming. **Nature Climate Change**, v. 4, n. 2, p. 111–116, 19 fev. 2014.

CARDOSO, A. A.; BATZ, T. A.; MCADAM, S. A. M. Xylem Embolism Resistance Determines Leaf Mortality during Drought in *Persea americana*. **Plant physiology**, v. 182, n. 1, p. 547–554, 1 jan. 2020.

CARR, M. K. V. THE WATER RELATIONS AND IRRIGATION REQUIREMENTS OF OIL PALM (*ELAEIS GUINEENSIS*): A REVIEW. **Experimental Agriculture**,

v. 47, n. 4, p. 629–652, 1 out. 2011.

CHAVES, M. M.; FLEXAS, J.; PINHEIRO, C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. **Annals of Botany**, v. 103, n. 4, p. 551–560, fev. 2009.

CONRATH, U. et al. **Priming: Getting ready for battle** **Molecular Plant-Microbe Interactions** The American Phytopathological Society , , 14 out. 2006.

CORLEY, R. H. V. et al. Breeding for drought tolerance in oil palm. **Journal of Oil Palm Research**, v. 30, n. 1, p. 26–35, 2018.

DA FONSECA-PEREIRA, P. et al. The Mitochondrial Thioredoxin System Contributes to the Metabolic Responses Under Drought Episodes in Arabidopsis. **Plant and Cell Physiology**, v. 60, n. 1, p. 213–229, 1 jan. 2019.

DAVIS, S. D. et al. Shoot dieback during prolonged drought in Ceanothus (Rhamnaceae) chaparral of California: A possible case of hydraulic failure. **American Journal of Botany**, v. 89, n. 5, p. 820–828, 1 maio 2002.

DE OLIVEIRA, H. O. et al. Coupling physiological analysis with proteomic profile to understand the photosynthetic responses of young Euterpe oleracea palms to drought. **Photosynthesis Research**, v. 140, n. 2, p. 189–205, 1 maio 2019.

DING, Y.; FROMM, M.; AVRAMOVA, Z. Multiple exposures to drought “train” transcriptional responses in Arabidopsis. **Nature Communications**, v. 3, n. 1, p. 740, 13 jan. 2012.

EVERS, D. et al. Identification of drought-responsive compounds in potato through a combined transcriptomic and targeted metabolite approach. **Journal of Experimental Botany**, v. 61, n. 9, p. 2327–2343, 1 maio 2010.

FAOSTAT. **Food and Agriculture Organization of the United Nations**. Disponível em: <<http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC>>. Acesso em: 25 set. 2019.

FEROLDI, M.; CREMONEZ, P. A.; ESTEVAM, A. DENDÊ: DO CULTIVO DA PALMA À PRODUÇÃO DE BIODIESEL. **Revista Monografias Ambientais**, v. 13, n. 5, p. 3800–3808, 16 nov. 2014.

FLETA-SORIANO, E.; PINTÓ-MARIJUAN, M.; MUNNÉ-BOSCH, S. Evidence of Drought Stress Memory in the Facultative CAM, *Aptenia cordifolia*: Possible Role of Phytohormones. 2015.

FLEXAS, J. et al. Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. **Physiologia Plantarum**, v. 127, n. 3, p. 343–352, 6 fev. 2006.

FLEXAS, J.; ESCALONA, J. M.; MEDRANO, H. Down-regulation of photosynthesis by drought under field conditions in grapevine leaves. **Functional Plant Biology**, v. 25, n. 8, p. 893, 1998.

GALIANO, L.; MARTÍNEZ-VILALTA, J.; LLORET, F. Carbon reserves and canopy defoliation determine the recovery of Scots pine 4yr after a drought episode. **New Phytologist**, v. 190, n. 3, p. 750–759, maio 2011.

GALLE, A. et al. The Mediterranean evergreen *Quercus ilex* and the semi-

deciduous *Cistus albidus* differ in their leaf gas exchange regulation and acclimation to repeated drought and re-watering cycles. **Journal of Experimental Botany**, v. 62, n. 14, p. 5207–5216, 1 out. 2011a.

GALLE, A. et al. The Mediterranean evergreen *Quercus ilex* and the semi-deciduous *Cistus albidus* differ in their leaf gas exchange regulation and acclimation to repeated drought and re-watering cycles. **Journal of Experimental Botany**, v. 62, n. 14, p. 5207–5216, 1 out. 2011b.

GALMÉS, J.; MEDRANO, H.; FLEXAS, J. Photosynthetic limitations in response to water stress and recovery in Mediterranean plants with different growth forms. **New Phytologist**, v. 175, n. 1, p. 81–93, 1 jul. 2007.

GENTY, B.; BRIANTAIS, J. M.; BAKER, N. R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. **Biochimica et Biophysica Acta - General Subjects**, v. 990, n. 1, p. 87–92, 27 jan. 1989.

GOLTSEV, V. et al. **Drought-induced modifications of photosynthetic electron transport in intact leaves: Analysis and use of neural networks as a tool for a rapid non-invasive estimation**. *Biochimica et Biophysica Acta - Bioenergetics*. **Anais...ago**. 2012

GRACE, S. C.; LOGAN, B. A. Energy dissipation and radical scavenging by the plant phenylpropanoid pathway. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 355, n. 1402, p. 1499–1510, 29 out. 2000.

GRAFI, G.; OHAD, N. Plant Epigenetics: A Historical Perspective. In: [s.l.] Springer, Berlin, Heidelberg, 2013. p. 1–19.

HAUSER, M. T. et al. **Transgenerational epigenetic inheritance in plants***Biochimica et Biophysica Acta - Gene Regulatory Mechanisms*Elsevier, , 1 ago. 2011.

HOEKSTRA, F. A.; GOLOVINA, E. A.; BUITINK, J. **Mechanism of plant desiccation tolerance***Trends in Plant Science*Elsevier Current Trends, , 1 set. 2001.

HOFFMANN, E. L. et al. Variabilidade das chuvas no Sudeste da Amazônia paraense, Brasil. **Revista Brasileira de Geografia Física**, v. 11, n. 4, p. 1251–1263, 22 out. 2018.

HU, T. et al. Stress memory induced rearrangements of HSP transcription, photosystem II photochemistry and metabolism of tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.) in response to high-temperature stress. **Frontiers in Plant Science**, v. 6, n. June, p. 403, 16 jun. 2015.

IBGE. **Sistema de recuperação automática**. Disponível em: <<https://sidra.ibge.gov.br/tabela/1613>>. Acesso em: 25 set. 2019.

JAZAYERI, S. M. et al. Efectos fisiológicos del déficit hídrico en dos genotipos de palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.). **Agronomia Colombiana**, v. 33, n. 2, p. 164–173, 21 set. 2015.

KLAR, A. E. et al. Determinação da umidade do solo pelo método das pesagens.

Anais da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, v. 23, n. 0, p. 15–30, 1966.

KRAUSE, G. H.; WEIS, E. Chlorophyll Fluorescence and Photosynthesis: The Basics. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 42, n. 1, p. 313–349, 22 jun. 1991.

LI, Q. et al. Growth and physiological responses to successional water deficit and recovery in four warm-temperate woody species. **Physiologia Plantarum**, v. 167, n. 4, p. 645–660, 1 dez. 2019.

LIU, J. et al. Responses of Photosynthetic Electron Transport to Drought and Re-watering in Two Maize Genotypes. **Russian Journal of Plant Physiology**, v. 67, n. 5, p. 912–922, 1 set. 2020.

LIU, X. et al. Transcriptional and metabolic changes in the desiccation tolerant plant *Craterostigma plantagineum* during recurrent exposures to dehydration. **Planta**, v. 249, n. 4, p. 1017–1035, 11 abr. 2019.

LOH, S. K.; LAI, M. E.; NGATIMAN, M. Vegetative growth enhancement of organic fertilizer from anaerobically-treated palm oil mill effluent (POME) supplemented with chicken manure in food-energy-water nexus challenge. **Food and Bioproducts Processing**, v. 117, p. 95–104, 1 set. 2019.

LOVISOLO, C. et al. Drought-induced changes in development and function of grapevine (*Vitis* spp.) organs and in their hydraulic and non-hydraulic interactions at the whole-plant level: a physiological and molecular update. **Functional Plant Biology**, v. 37, n. 2, p. 98, 2010.

LUNSIN, R. Effect of oil palm meal on nutrient utilization and milk production in lactating dairy cows fed with urea-treated rice straw. **Agriculture and Natural Resources**, v. 52, n. 3, p. 285–289, 1 jun. 2018.

MARCOS, F. C. C. et al. Drought tolerance of sugarcane is improved by previous exposure to water deficit. **Journal of Plant Physiology**, v. 223, n. February, p. 9–18, 2018.

MAXWELL, K.; JOHNSON, G. N. Chlorophyll fluorescence—a practical guide. **Journal of Experimental Botany**, v. 51, n. 345, p. 659–668, 1 abr. 2000.

MÉNDEZ, Y. D. R. et al. Physiological response of oil palm interspecific hybrids (*Elaeis oleifera* H.B.K. Cortes versus *Elaeis guineensis* Jacq.) to water deficit. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 24, n. 4, p. 273–280, out. 2012.

MENEZES-SILVA, P. E. et al. Photosynthetic and metabolic acclimation to repeated drought events play key roles in drought tolerance in coffee. **Journal of Experimental Botany**, v. 68, n. 15, p. 4309–4322, 10 jul. 2017.

MILLER, G. et al. Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses. *Plant, Cell & Environment*, v. 32, p. 467–480, 2009.

MITTLER, R. **Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance** *Trends in Plant Science* Elsevier Current Trends, , 1 set. 2002.

MORAES, B. C. DE et al. Variação espacial e temporal da precipitação no Estado do Pará. **Acta Amazonica**, v. 35, n. 2, p. 207–214, jun. 2005.

MUKAMI, A. et al. Differential characterization of physiological and biochemical responses during drought stress in finger millet varieties. **Physiology and Molecular Biology of Plants**, v. 25, n. 4, p. 837–846, 5 jul. 2019.

NAJIHAH, T. S. et al. Effects of water stress on the growth, physiology and biochemical properties of oil palm seedlings. **AIMS Agriculture and Food**, v. 4, n. 4, p. 854–868, 2019.

NOSALEWICZ, A. et al. The functioning of *Festuca arundinacea* and *Lolium perenne* under drought is improved to a different extent by the previous exposure to water deficit. **Environmental and Experimental Botany**, v. 156, p. 271–278, 1 dez. 2018.

PINHEIRO, H. A. et al. Leaf gas exchange, chloroplastic pigments and dry matter accumulation in castor bean (*Ricinus communis* L) seedlings subjected to salt stress conditions. **Industrial Crops and Products**, v. 27, n. 3, p. 385–392, 1 maio 2008.

RADFORD, P. J. Growth Analysis Formulae - Their Use and Abuse 1. **Crop Science**, v. 7, n. 3, p. 171–175, maio 1967.

RAMALHO FILHO, A. et al. **Zoneamento Agroecológico, Produção e Manejo para a Cultura da Palma de Óleo na Amazônia**. [s.l: s.n.]. v. 1

RAZA, A. et al. Impact of Climate Change on Crops Adaptation and Strategies to Tackle Its Outcome: A Review. **Plants**, v. 8, n. 2, p. 34, 30 jan. 2019.

RIVERO, R. M. et al. The combined effect of salinity and heat reveals a specific physiological, biochemical and molecular response in tomato plants. **Plant, Cell and Environment**, v. 37, n. 5, p. 1059–1073, 1 maio 2014.

SAIKI, S. T. et al. Physiological mechanisms of drought-induced tree die-off in relation to carbon, hydraulic and respiratory stress in a drought-tolerant woody plant. **Scientific Reports**, v. 7, n. 1, p. 1–7, 1 dez. 2017.

SAVI, T. et al. Species-specific reversal of stem xylem embolism after a prolonged drought correlates to endpoint concentration of soluble sugars. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 106, p. 198–207, 1 set. 2016.

SCHINDLER, C.; LICHTENTHALER, H. K. Photosynthetic CO₂-assimilation, chlorophyll fluorescence and zeaxanthin accumulation in field grown maple trees in the course of a sunny and a cloudy day. **Journal of Plant Physiology**, v. 148, n. 3–4, p. 399–412, 1 jan. 1996.

SHIMPL, F. C. et al. Physiological responses of young Brazil nut (*Bertholletia excelsa*) plants to drought stress and subsequent rewatering. **Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 252, p. 10–17, 1 mar. 2019.

SILVA, P. A. et al. Leaf gas exchange and multiple enzymatic and non-enzymatic antioxidant strategies related to drought tolerance in two oil palm hybrids. **Trees - Structure and Function**, v. 30, n. 1, p. 203–214, 1 fev. 2016.

SILVA, P. A. et al. Drought tolerance in two oil palm hybrids as related to adjustments in carbon metabolism and vegetative growth. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 39, n. 2, p. 58, 27 fev. 2017a.

SILVA, P. A. et al. Drought tolerance in two oil palm hybrids as related to adjustments in carbon metabolism and vegetative growth. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 39, n. 2, p. 58, 27 fev. 2017b.

SURESH, K. et al. Gas-exchange characteristics, leaf water potential and chlorophyll a fluorescence in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedlings under water stress and recovery. **Photosynthetica**, v. 48, n. 3, p. 430–436, 13 out. 2010.

SURESH, K. et al. Changes in photosynthetic activity in five common hybrids of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedlings under water deficit. **Photosynthetica**, v. 50, n. 4, p. 549–556, 13 set. 2012.

TERADA, R. et al. Chronic effects of three different stressors, irradiance, temperature, and desiccation, on the PSII photochemical efficiency in the heteromorphic life-history stages of cultivated *Pyropia yezoensis* f. *narawaensis* (Bangiales) from Japan. **Journal of Applied Phycology**, 2020.

TRIBULATO, A. et al. Effects of water stress on gas exchange, water relations and leaf structure in two ornamental shrubs in the Mediterranean area. **Agronomy**, v. 9, n. 7, 16 jul. 2019.

TYREE, M. T. GUSTAVO VARGAS, BETTINA M. J. ENGELBRECHT, T. A. K. Drought until death do us part: a case study of the desiccation-tolerance of a tropical moist forest seedling-tree, *Licania platypus* (Hemsl.) Fritsch. **Journal of Experimental Botany**, v. 53, n. 378, p. 2239–2247, 1 nov. 2002.

UPADHYAYA, H.; PANDA, S. K.; DUTTA, B. K. Variation of physiological and antioxidative responses in tea cultivars subjected to elevated water stress followed by rehydration recovery. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 30, n. 4, p. 457–468, 13 jul. 2008.

VERSLUES, P. E. et al. Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. **Plant Journal**, v. 45, n. 4, p. 523–539, fev. 2006.

VIANA, J. L. et al. RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E PRODUTIVAS DA PALMA DE ÓLEO IRRIGADA EM FASE INICIAL DE DESENVOLVIMENTO. **IRRIGA**, v. 24, n. 2, p. 405–423, 28 ago. 2019.

VIRLOUVET, L. et al. Dehydration stress memory: Gene networks linked to physiological responses during repeated stresses of *zea mays*. **Frontiers in Plant Science**, v. 9, 24 jul. 2018.

WU, G. et al. **Insights into molecular mechanisms of mutual effect between plants and the environment. A review** *Agronomy for Sustainable Development* Springer, , jan. 2007.

YEHOUESSI, L. W. et al. Genotypic variability in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) towards drought damages in Benin (West Africa). **International Journal of Biological and Chemical Sciences**, v. 13, n. 3, p. 1737, 11 set. 2019.

YONO, D. et al. Physiology and genotyping of adaptive and sensitive oil palm progenies under unwatered stress condition. **IOP Conference Series: Earth and Environmental Science**, v. 293, n. 1, p. 012012, 1 jul. 2019.

ZHANG, L. et al. Differences in near isohydric and anisohydric behavior of contrasting poplar hybrids (I-101 (*Populus alba* L.) x 84K (*Populus alba* L. x *Populus glandulosa* Uyeki)) under drought-rehydration treatments. **Forests**, v. 11, n. 4, 1 abr. 2020.

ZHANG, Y. J. et al. Effect of Water Stress on Photosynthesis, Chlorophyll Fluorescence Parameters and Water Use Efficiency of Common Reed in the Hexi Corridor. **Russian Journal of Plant Physiology**, v. 66, n. 4, p. 556–563, 1 jul. 2019.

2. RECUPERAÇÃO FISIOLÓGICA E RETOMADA DO CRESCIMENTO EM PLANTAS JOVENS DE PALMA DE ÓLEO SUBMETIDAS A RECORRENTES EVENTOS DE DÉFICIT HÍDRICO E REIDRATAÇÃO

2.1 INTRODUÇÃO

O déficit hídrico é um dos mais importantes estresses abióticos que prejudicam o desenvolvimento e a produção das culturas em todo o mundo. O impacto desse estresse na palma de óleo (*Elaeis guineensis* Jacq) tem sido muito estudado tanto na fase de crescimento vegetativo quanto reprodutivo. Na fase vegetativa, o déficit hídrico ocasiona uma diminuição na área foliar total, na massa seca total da planta, no número de folhas e folíolos, e nas massas secas de pecíolo, bulbo e raízes, além de induzir uma emissão irregular de folhas flechas (MÉNDEZ et al., 2012; SILVA et al., 2017; CORLEY et al., 2018; YEHOUESSI et al., 2019). Na fase reprodutiva, o déficit hídrico induz a redução de peso médio dos cachos, aumento do número de inflorescências masculinas, abortamento de inflorescências e redução de produtividade (MORAES; BASTOS, 1972; CORLEY et al., 2018; VIANA et al., 2019; YEHOUESSI et al., 2019). As alterações no crescimento vegetativo e produção estão relacionadas aos efeitos do estresse em diversos processos fisiológicos e metabólicos, o que inclui alterações na fotossíntese, eficiência do uso da água, fotorrespiração, indução de estresse oxidativo, dentre outros (SURESH et al., 2012; MÉNDEZ et al., 2012; JAZAYERI et al., 2015; SILVA et al., 2016; 2017; CORLEY et al., 2018; NAJIHAH et al., 2019; VIANA et al., 2019; YEHOUESSI et al., 2019; YONO et al., 2019).

Assim como a magnitude dos efeitos do déficit hídrico varia de acordo com a espécie, com a idade da planta (ou fase desenvolvimento) e com a severidade e duração do estresse, dentre outros (CHAVES; FLEXAS; PINHEIRO, 2009; LOVISOLO et al., 2010; DE OLIVEIRA et al., 2019;), tem sido também demonstrado que a capacidade de recuperação fisiológica após cessado o estresse é uma resposta específica para cada caso (GALMÉS et al., 2007; UPADHYAYA et al., 2008; LI et al., 2019; SHIMPL et al., 2019; AMMAR et al., 2020). Algumas espécies vegetais não conseguem recuperar suas atividades fisiológicas quando submetidas a períodos de seca severos, como é o caso de *Licania platypus* quando submetida a $-7,4$ MPa de potencial hídrico foliar em

estágio de muda (TYREE et al., 2002), em plantas adultas de *Ceanothus crassifolius* a -11 MPa (DAVIS et al., 2002), em mudas de *Rhaphiolepis wrightiana* com -4 MPa (SAIKI et al., 2017) e em plantas adultas de *Persea americana* com $-4,5$ MPa (CARDOSO et al., 2020). Em palma de óleo, a recuperação dos parâmetros fisiológicos e bioquímicos após a retomada da irrigação foram avaliados em plantas submetidas a um déficit hídrico muito severo, caracterizado por um potencial hídrico foliar na antemanhã em torno de $-4,0$ MPa (SILVA et al. 2017). Como principal resultado, foi observada uma recuperação completa, porém muito lenta, do *status* hídrico e das variáveis de trocas gasosas, o que indica a capacidade da planta em sobreviver ao estresse severo aplicado (SILVA et al., 2017).

A maioria dos trabalhos que abordam os efeitos do déficit hídrico em plantas assim como a sua capacidade de recuperação após cessado o estresse tem focado em um único evento de estresse. Assim, as plantas são comumente estressadas por um determinado tempo, por meio da suspensão parcial ou completa da irrigação, e então avaliadas (SURESH et al., 2012; SILVA et al., 2017; BRUNETTI et al., 2019; TRIBULATO et al., 2019; ZHANG et al., 2019). Embora os resultados obtidos sejam muito relevantes e tenham permitido compreender os diversos mecanismos morfológicos, fisiológicos e metabólicos que permitam as plantas a responderem ao estresse, tem sido demonstrado em algumas espécies que a magnitude desses ajustes pode ser significativamente alterada em função de repetitivos eventos de déficit hídrico e reidratação (GALLE et al., 2011; MENEZES-SILVA et al., 2017; NOSALEWICZ et al., 2018; VIRLOUVET et al., 2018; LIU et al., 2019). Estas alterações nos mecanismos fisiológico, metabólico e genético de plantas expostas a recorrentes ciclos de déficit hídrico que promove uma maior tolerância ao estresse é definida como “memória ao déficit hídrico” (BRUCE et al., 2007).

As informações sobre a capacidade de recuperação fisiológica e a retomada do crescimento em plantas jovens de palma de óleo submetidas a sucessivos eventos de déficit hídrico e reidratação são incipientes. Uma vez que a palma de óleo é uma cultura perene, este trabalho visa testar a hipótese de que esta espécie é capaz de desenvolver mecanismos fisiológicos que lhe permita uma recuperação fisiológica e retomada de crescimento mais rápida

quando submetidas a eventos repetitivos de deficiência hídrica e reidratação. Portanto, este trabalho teve por objetivo a avaliar a velocidade da recuperação fisiológica e da retomada do crescimento em plantas jovens de palma de óleo submetidas a recorrentes ciclos de déficit hídrico.

2.2 MATERIAL E MÉTODOS

2.2.1 Material vegetal e delineamento experimental

O trabalho foi desenvolvido em casa de vegetação, na Universidade Federal Rural da Amazônia, Belém-PA (01° 27' 19" S, 48° 26' 19" W). Mudas de palma de óleo (*Elaeis guineensis*, variedade Tenera, BRS C2501), de quatro meses de idade, produzidas a partir de sementes em sacos de polietileno de 15 L, foram aclimatadas por 60 dias na casa de vegetação. Após esse período, as mudas foram transplantadas para vasos de 50 L (50 cm de altura x 60 cm de diâmetro), preenchidos com mistura de Latossolo Amarelo Distrófico e composto orgânico formado a partir da mistura de material vegetal triturado (grama, folhas e galhos de mangueira) com esterco ovino curtido na proporção de 3:1 (v/v). A calagem e adubações foram realizada a partir análise de solo (Tabela 1) de acordo com Franzini & Silva (2012). Foram aplicados 30 g de Plantei Calcário Dolomítico (Plantei Garden Center Ltda ME, Salto Grande, Brasil), 10 g de Yara Mila Palmae (13% N, 11% P, 21% K; Yara Brasil S.A, Porto Alegre, Brasil), 2,5 g sulfato de magnésio (9% Mg; 12% S; AgroAdubo, São José do Rio Preto, Brasil) e 1 g de Yara Vita® CaBtrac™ (3,9% N; 5,5% Ca; 0,8% B; Yara Brasil S.A, Porto Alegre, Brasil) por vaso a cada 30 dias. Adubação foliar quinzenal foi realizada com aplicação de 1 L por planta (i.e. por vaso) de uma solução de Plant Prod 20 g L⁻¹ (20% N; 20% P; 20% K; 0,1% Fe; 0,05% Mn; 0,05% Zn; 0,05% Cu; 0,02% B; 0,01% Mo; Plant Products Co. Ltd., Brampton, Canadá). A irrigação das plantas foi realizada diariamente para manter o solo próximo da capacidade da capacidade de campo (KLAR et al., 1966).

Tabela 1 - Análise química do solo utilizado como substrato.

| Profundidade | pH | C _{org} | M.O. | P | V | K | Ca | Mg | Al | H+Al |
|--------------|------------------|--------------------|---------------------|-------|-------|------|------------------------|-----|-----|------|
| (cm) | H ₂ O | g.Kg ⁻¹ | mg.dm ⁻³ | | % | | cmol. dm ⁻³ | | | |
| 20 | 4,5 | 10,4 | 18 | 135,4 | 27,17 | 0,09 | 1,8 | 1,8 | 1,6 | 9,89 |

Quando as plantas completaram 18 meses, foram selecionadas as 20 plantas mais uniformes quanto a morfologia de copa para a instalação do experimento. Essas plantas apresentaram, em média, $21 \pm 1,77$ folhas expandidas; $2,5 \pm 0,53$ folhas flechas; $2,3 \pm 0,14$ m de altura e $16,24 \pm 0,58$ cm de diâmetro de coleto.

O experimento foi instalado em blocos inteiramente casualizados, com quatro tratamentos: Controle – plantas permanentemente irrigadas à capacidade de campo durante todo o experimento; C1 – plantas submetidas a um evento de déficit hídrico; C2 – plantas submetidas a dois eventos de déficit hídrico; e C3 – plantas submetidas a três eventos de déficit hídrico. Cada bloco continha uma planta de cada tratamento e um total de cinco blocos foram instalados. A indução dos tratamentos foi planejada para que cada bloco fosse avaliado em uma manhã de trabalho.

Os eventos de déficit hídrico foram induzidos pela suspensão completa da irrigação até que as plantas estressadas apresentassem um potencial hídrico foliar na antemã (Ψ_{am}) de $-2,5$ MPa. Eventos repetitivos de déficit hídrico para os tratamentos C2 e C3 foram intercalados por períodos de reidratação até a recuperação completa das plantas, confirmada pelos valores similares de Ψ_{am} e taxa de assimilação líquida de CO₂ (A) entre as plantas submetidas ao estresse e as plantas controle. Para que todas as plantas de um bloco pudessem ser avaliadas no mesmo dia, os tratamentos C1, C2 e C3 foram induzidos em tempos diferentes.

A avaliação experimental iniciou quando cada bloco continha todos os tratamentos devidamente induzidos (dia 0) e as avaliações realizadas nesta ocasião referem-se aos efeitos dos tratamentos nas variáveis de resposta. Em seguida, todas as plantas do bloco foram irrigadas à capacidade de campo e

assim mantidas nos dias subsequentes para avaliar o curso da recuperação fisiológica das plantas e retomada do crescimento. As metodologias referentes as variáveis fisiológicas e indicadores de crescimento estão descritas nos subitens a seguir.

2.2.2 Status hídrico da planta

O status hídrico da planta foi determinado por meio das medições de Ψ_{am} utilizando-se uma bomba de pressão tipo Scholander (m670, Pms Instrument Co., Albany, EUA) conforme descrito por Pinheiro et al. (2008). As medições foram realizadas entre 4:00 e 4:30 h em folíolos do terço médio da quarta folha expandida.

2.2.3 Trocas gasosas

A taxa de assimilação líquida do CO_2 (A), a condutância estomática ao vapor d'água (g_s), a transpiração (E) e a concentração intercelular de CO_2 (C_i) foram determinadas por meio de um analisador portátil de gases a infravermelho (LI-6400 XT, LI-COR Biosciences, Lincoln, EUA), sob concentração de CO_2 de $400 \mu\text{mol}$ e PAR de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (SILVA et al., 2016). A eficiência instantânea do uso da água (WUE) foi calculada pela razão entre A e E e a eficiência de carboxilação (E_iC) foi calculada pela razão entre A e C_i . Essas avaliações foram realizadas antes da retomada da irrigação (dia 0) (efeito de tratamento nas variáveis fisiológicas) e após um (dia 1), três (dia 3), seis (dia 6), nove (dia 9) e 15 (Dia 15) dias após a retomada da irrigação. As avaliações foram realizadas entre 8:00 e 10:30 h, horário este determinado por meio de curva diurna realizada em teste preliminar. As avaliações foram realizadas em folíolos do terço médio da terceira folha expandida. As condições climáticas durante o experimento foram registradas conforme Tabela 2.

Tabela 2. Médias de temperatura do ar (T_{ar}), umidade relativa do ar (UR), radiação fotossinteticamente ativa (PAR) e déficit de pressão de vapor (DPV) no interior da casa de vegetação durante as avaliações.

| T_{ar} (°C) | UR (%) | DPV (kPa) | PAR ($\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) |
|---------------|--------------|-----------------|---|
| 31 ± 2 | $75 \pm 7\%$ | $2,73 \pm 0,68$ | $641,14 \pm 55$ |

2.2.4 Fluorescência da clorofila

Foi realizada por meio de um fluorômetro acoplado à câmara do analisador de gases a infravermelho, utilizando-se como amostras os mesmos folíolos acessados nas trocas gasosas. Esses folíolos foram adaptados ao escuro por 30 min e iluminados com feixe de $0,03 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para obter a fluorescência inicial (F_0). Pulso de saturação de luz branca de $6000 \mu\text{mol}$ de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ foi aplicado por 1 s para determinar a máxima emissão de fluorescência (F_m). A partir destas variáveis, foi calculada a eficiência máxima do fotossistema II como $F_v/F_m = [(F_m - F_0) / F_m]$ (SCHINDLER; LICHTENTHALER, 1996). Em folhas adaptadas à luz, o rendimento de fluorescência em estado estacionário (F_s) foi determinado por meio de luz actínica contínua de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ por 120s. Em seguida, um pulso de luz branca saturante ($8000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) foi aplicado para obter a fluorescência máxima adaptada à luz (F_m'). Posteriormente, a luz actínica foi desligada e a iluminação vermelha distante foi aplicada ($2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para medir a fluorescência inicial adaptada a luz (F_0'). Com os dados obtidos, a eficiência de captura da energia de excitação por centros de reação PSII abertos (F_v'/F_m') foi estimada como $F_v'/F_m' = [(F_m' - F_0') / F_m']$. O coeficiente de dissipação fotoquímica (q_p) foi calculado como $q_p = [(F_m' - F_s) / (F_m' - F_0')]$ e o coeficiente de dissipação não fotoquímica (NPQ) foi determinado como $\text{NPQ} = [(F_m/F_m') - 1]$ (KRAUSE; WEIS, 1991). O rendimento quântico real do transporte de elétrons no PSII (Φ_{PSII}) foi calculado como $\Phi_{\text{PSII}} = [(F_m' - F_s) / F_m']$ (GENTY et al., 1989). A taxa de transporte de elétrons (ETR) foi calculada como $\text{ETR} = \Phi_{\text{PSII}} \times \text{PPFD} \times f \times \alpha$, sendo que PPFD é a densidade do fluxo de fótons fotossintéticos; f é um fator que estima a compartimentação de energia entre os fotossistemas (adota-se o valor de 0,5), e α é a absorvância da folha pelos tecidos fotossintetizantes (adota-se o valor de 0,84) (MAXWELL; JOHNSON, 2000). Também foi calculado a razão ETR/A que é um indicador de transporte de elétrons para rotas diferentes daqueles usados na assimilação de CO_2 , dos quais a fotorrespiração é considerada a mais importante (FLEXAS et al., 1998; KRALL; EDWARDS, 1992)..

2.2.5 Variáveis morfológicas relacionadas à retomada do crescimento

Para avaliar a capacidade de retomada de crescimento foram determinadas as seguintes variáveis: número de folhas flechas por planta, número de folhas definitivas abertas por planta, altura da planta medida do solo até o ápice da folha mais alta e diâmetro do caule (circunferência do bulbo/ π). Essas avaliações foram realizadas nos dias 0, 9 e 15 após a retomada da irrigação. Para estas também foram calculadas as respectivas taxas de crescimento relativo (RADFORD, 1967) como:

$$TCR = (\ln X - \ln Y) / (Tf - Ti)$$

Em que:

X - Valor da variável de interesse no tempo final

Y - Valor da variável de interesse no tempo inicial

Tf - Tempo final (15 dias após a reidratação)

Ti - Tempo inicial (Dia 0 antes do início da reidratação).

2.2.6 Análise estatística

Os dados foram submetidos aos testes de normalidade e homogeneidade das variâncias pelos testes de Shapiro-Wilk e Barlett, respectivamente. Posteriormente, foi realizada análise de variância quando atestado diferenças significativas teste F ($p < 0,05$), as médias dos tratamentos comparadas pelo teste de Student-Newman-Keuls (SNK $p < 0,05$).

As variáveis número de folhas flechas, número de folhas definitivas abertas, altura e diâmetro do caule foram comparadas no tempo pelo teste SNK ($p < 0,05$), afim de determinar diferenças no crescimento das variáveis no tempo dentro dos tratamentos. Os procedimentos estatísticos foram realizados utilizando o software R (R Core Team, 2016).

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Potencial hídrico

No dia 0, o Ψ_{am} das plantas controle foi de $-0,8$ MPa e das plantas referente aos tratamentos C1, C2 e C3 foi, em média, $-2,5$ MPa (Fig. 1). No dia 1, as plantas dos tratamentos C1 e C2 tiveram seus Ψ_{am} aumentados para $-1,48$ MPa, enquanto no tratamento C3 o Ψ_{am} aumentou para $-1,93$ MPa (Fig. 1). Esses dados indicam que as plantas submetidas a três eventos de déficit hídrico tiveram uma recuperação inicial mais lenta de seu status hídrico. Contudo, a partir do terceiro dia da retomada da irrigação, as plantas dos tratamentos C1, C2 e C3 recuperaram totalmente o seu status hídrico, o que foi confirmado pelos valores similares de Ψ_{am} entre controle e demais tratamentos (Fig. 1).

2.3.2 Trocas gasosas

No dia 0, as plantas sob déficit hídrico (DH) apresentaram similares reduções na A (99,5%), g_s (99%), E (91%), WUE (92 %) e E_i/C (99,4 %) em relação às plantas controle (Fig. 2). No mesmo tempo, o déficit hídrico induziu aumentos de mesma magnitude na C_i nas plantas estressadas de todos os tratamentos (Fig. 2E).

A recuperação das trocas gasosas passou a ser significativa a partir do terceiro dia de reidratação, em que pode ser observado um aumento na A , g_s e E (Fig. 2A-C) e consequentemente na WUE (Fig. 3D). A recuperação completa da A nas plantas dos tratamentos C2 e C3 ocorreu no dia 6, tendo a média de A alcançado valores maiores que nas plantas controle nos dias seguintes (dias 9 e 15) (Fig. 2A). Comparativamente, a recuperação completa da A no tratamento C1 deu-se no dia 9, portanto, de forma mais lenta que nos tratamentos C2 e C3 (Fig. 2A). O ritmo de recuperação de g_s e E foi similar entre tratamentos C1, C2 e C3, com uma recuperação completa observada no dia 6 (Fig. 2B, C). A recuperação mais lenta da A no tratamento C1 induziu uma recuperação mais lenta na sua WUE, o que foi observado no dia 9 (Fig. 2D). Comparativamente, a WUE nas plantas dos tratamentos C2 e C3 foi completamente recuperada no dia

3 (Fig. 2D).

A C_i foi totalmente recuperada já no primeiro dia de reidratação (Fig. 1E), enquanto as médias de E_iC aumentaram com a reidratação a partir do terceiro dia, na mesma tendência que os aumentos na A (Fig. 2F). Assim, a E_iC foi completamente recuperada no dia 6 para os tratamentos C2 e C3 e no dia 9 para o tratamento C1 (Fig. 2F).

Figura 1 Recuperação do status hídrico em plantas jovens de palma de óleo submetidas a um (C1), dois (C2) e três (C3) eventos de déficit hídrico. O potencial hídrico na antemã (Ψ_w) foi avaliado antes da reidratação (dia 0) e nos dias seguintes após a retomada da irrigação. Os dados são as médias \pm DP ($n=5$). Letras diferentes denotam diferenças significativas entre médias dos tratamentos comparados em um mesmo dia (SNK, $p < 0,05$).

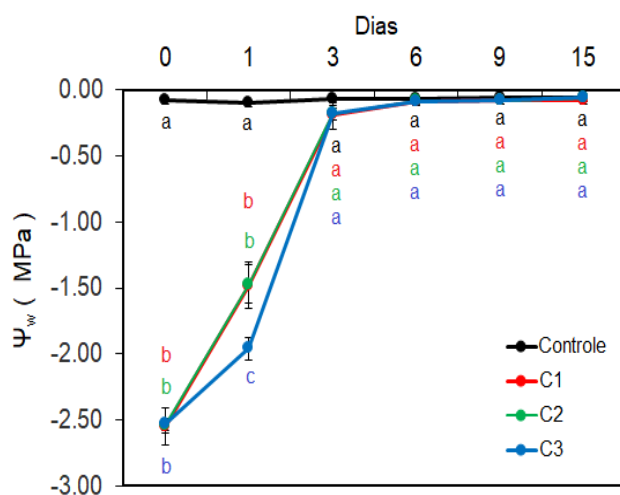
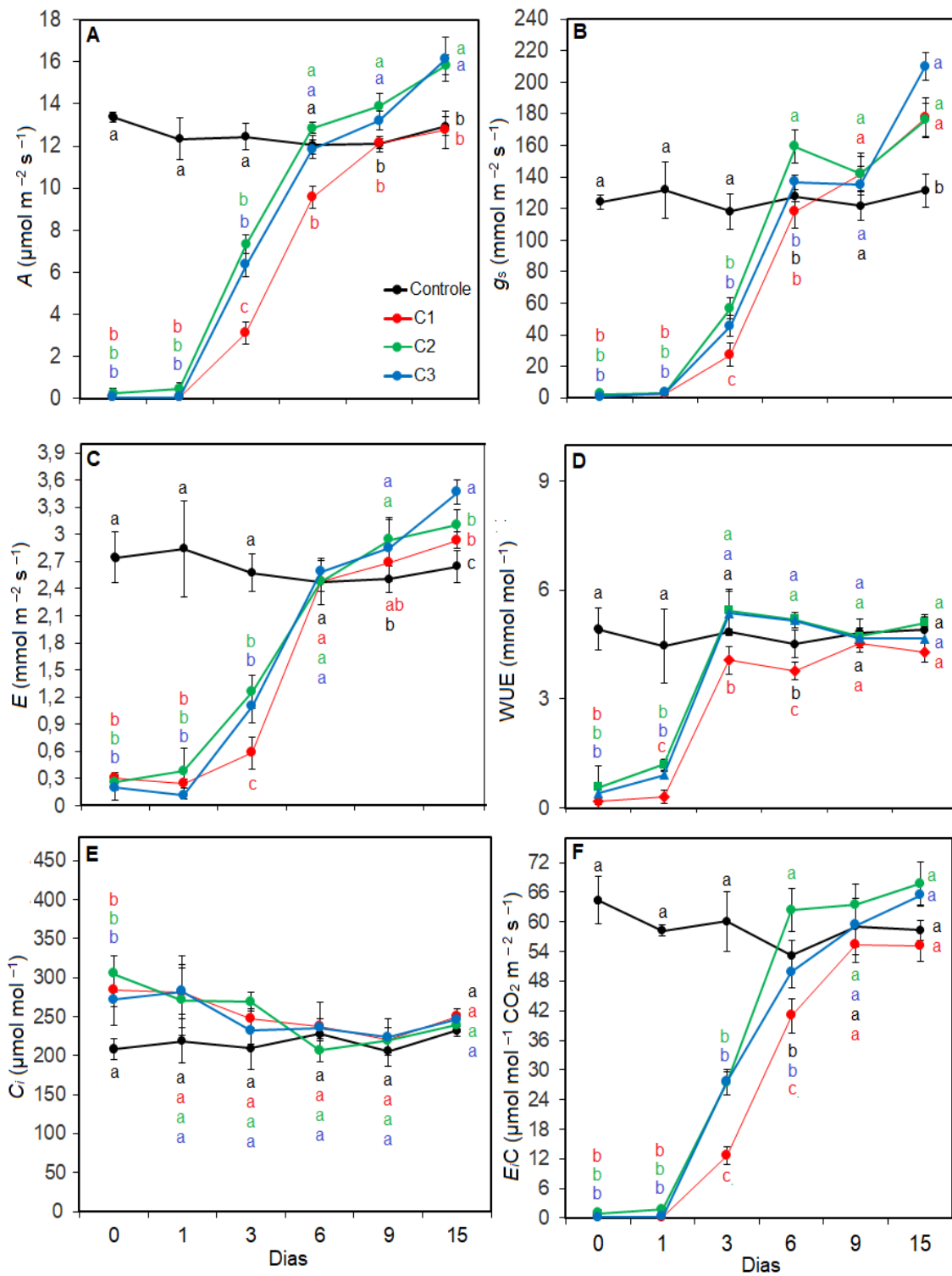


Figura 2 Recuperação das trocas gasosas (taxa de assimilação líquida de CO₂, A ; condutância estomática, g_s ; transpiração, E ; e concentração subestomática de CO₂, C_i), da eficiência do uso da água (WUE) e da eficiência de carboxilação (E_c) em plantas jovens de palma de óleo submetidas a um (C1), dois (C2) e três (C3) eventos de déficit hídrico. Os dados são as médias \pm DP ($n=5$). Letras diferentes denotam diferenças significativas entre médias dos tratamentos comparados no mesmo dia de avaliação (SNK, $p < 0,05$).



2.3.2 Fluorescência da clorofila *a*

Não foram observadas diferenças significativas na F_v/F_m entre os tratamentos controle e os tratamentos C2 e C3 em nenhum dia de experimento, enquanto a F_v/F_m nas plantas do tratamento C1 foi menor em 10% (dia 0), 8% (dia 1) e 6% (dia 3) quando comparadas ao controle (Fig. 3A). Nas plantas do tratamento C1, a F_v/F_m igualou ao controle a partir do sexto dia da retomada da irrigação (Fig. 3A).

Em relação ao controle, as plantas dos tratamentos C1, C2 e C3 apresentaram, no dia 0, reduções de 27% na F'_v/F'_m , e de 81% na Φ_{PSII} , ETR e q_P . Os tratamentos C1, C2 e C3 também induziram aumentos em NPQ (123%) (Fig. 3B-F). Contudo, o curso de recuperação dessas variáveis após a retomada da irrigação variou em função do tratamento. Assim, a recuperação total de F'_v/F'_m ocorreu primeiramente nas plantas dos tratamentos C2 e C3 (dia 3) e mais tardiamente nas plantas do tratamento C1 (dia 9, Fig. 3B). A recuperação completa de Φ_{PSII} , ETR, q_P e NPQ nas plantas dos tratamentos C2 e C3 ocorreu no dia 6, enquanto no tratamento C1 ocorreu no dia 9 (Fig. 3B-F).

Em relação as plantas controle, a ETR/A no dia 0 aumentou expressivamente nos tratamentos C1 (1867%), C2 e C3 (1500%), indicando que o déficit hídrico induziu expressivamente a fotorrespiração nas plantas estressadas (Fig. 4). No primeiro dia após a retomada da irrigação (dia 1), a ETR/A nas plantas do tratamento C1 permaneceu no mesmo patamar do dia anterior, sendo ainda 1627% maior que nas plantas controle (Fig. 4). Nos tratamentos C2 e C3, a ETR/A no dia 1 foi substancialmente reduzida em relação ao dia anterior (dia 0), contudo a ETR/A nas plantas dos tratamentos C2 e C3 no dia 1 permaneceram, em média, 635% maiores que nas plantas controle (Fig. 4). No terceiro dia da retomada da irrigação (dia 3) os tratamentos C2 e C3 apresentaram recuperação completa na ETR/A, o que para o tratamento C1 somente ocorreu no sexto dia de reidratação (dia 6, Fig. 4).

Figura 3. Recuperação das variáveis de fluorescência da clorofila em plantas jovens de palma de óleo submetidas a um (C1), dois (C2) e três (C3) eventos de déficit hídrico. As variáveis foram: eficiência máxima do fotossistema II (F_v/F_m), eficiência de captura de energia de excitação pelo PSII abertos (F'_v/F'_m), rendimento quântico real do transporte de elétrons do fotossistema II (Φ_{PSII}), taxa de transporte de elétrons (ETR), coeficiente de dissipação fotoquímica (q_p), e coeficiente de dissipação não-fotoquímica (NPQ). Os dados são as médias \pm DP ($n=5$). Letras diferentes demonstram diferenças significativas entre médias dos tratamentos comparados em um mesmo dia de avaliação (teste SNK, $p < 0,05$).

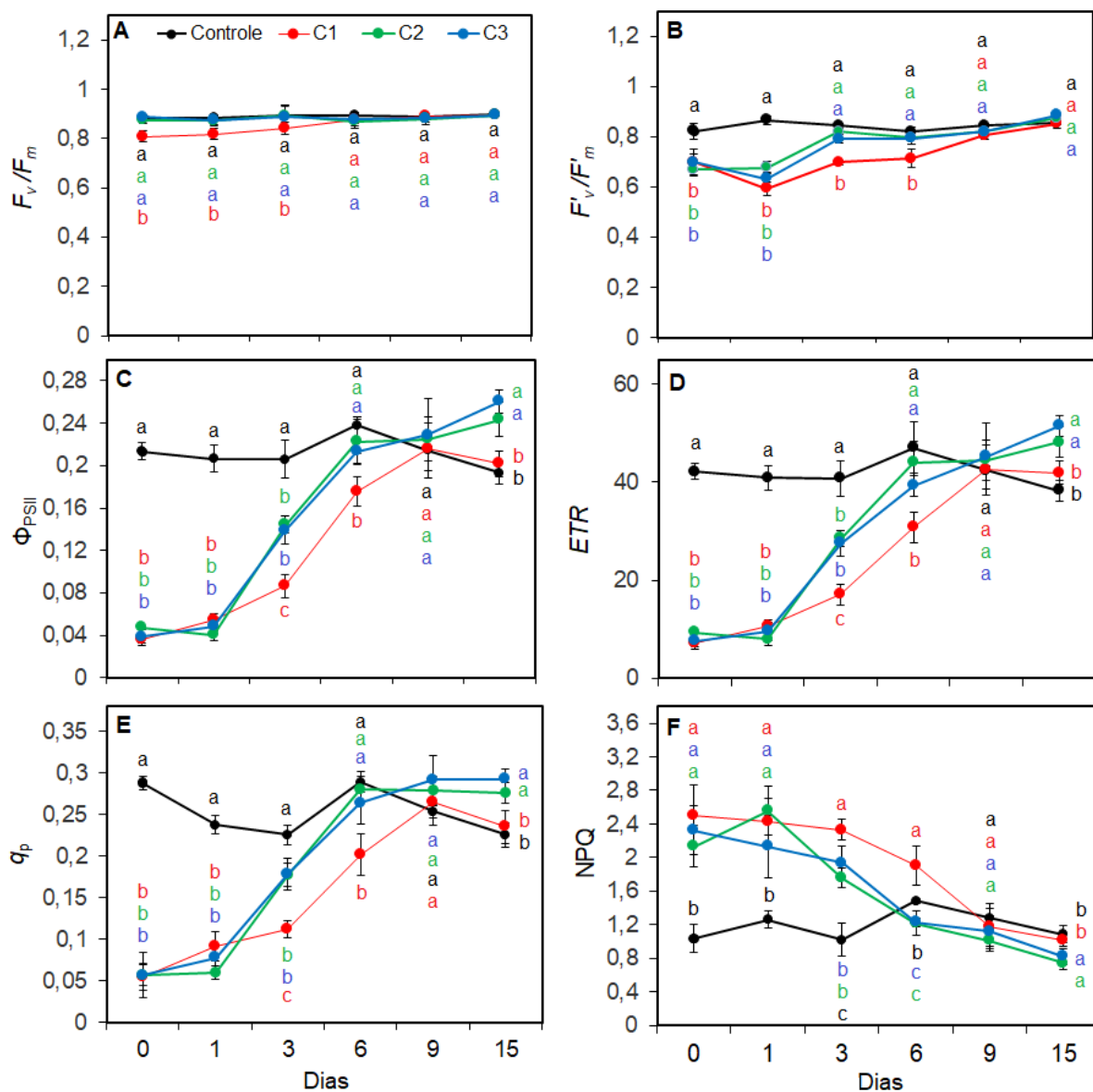
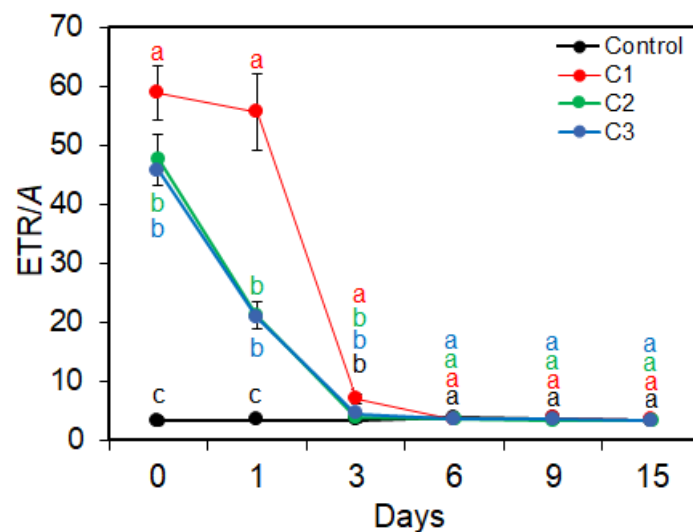


Figura 4. Recuperação de ETR/A em plantas jovens de palma de óleo submetidas a um (C1), dois (C2) e três (C3) eventos de déficit hídrico. Os dados são as médias \pm DP ($n=5$). Letras diferentes demonstram diferenças significativas entre médias dos tratamentos comparados em um mesmo dia de avaliação (teste SNK, $p < 0,05$).



2.3.3 Variáveis morfológicas relacionadas à retomada do crescimento

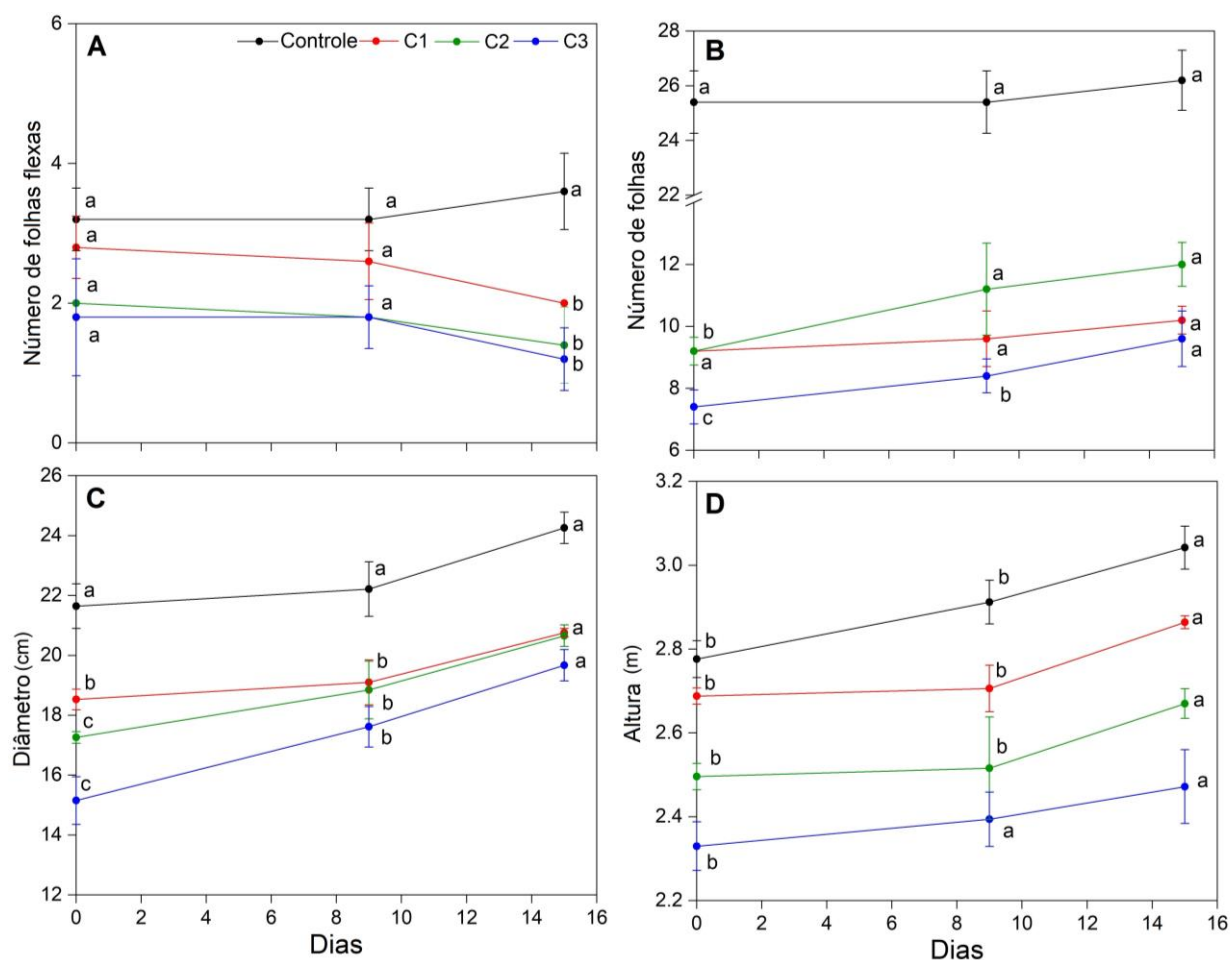
No tratamento controle, houve um aumento no número absoluto de folhas flechas e de folhas abertas a partir do nono dia de observação, contudo, esse aumento não foi significativo (SNK, $p < 0,05$; Fig. 5A). Isto indica um equilíbrio entre o lançamento de uma nova folha flecha e a sua alternância para folha aberta, o que era de se esperar visto que essas plantas estiveram plenamente irrigadas por todo período experimental.

Independentemente do tratamento de déficit hídrico, foi observada uma redução no número de folhas flechas no décimo quinto dia de reidratação em relação aos dias anteriores (Fig. 5A). Essas reduções foram concorrentes ao aumento absoluto no número de folhas abertas em todos os tratamentos. Contudo, ressalta-se que um aumento significativo no número de folhas abertas no dia 15 só foi observado nas plantas dos tratamentos C2 e C3 (Fig. 5B). Portanto, plantas submetidas a dois e três eventos de déficit hídrico apresentaram um crescimento foliar mais rápido (em termos de alternância de folha flecha à folha aberta) que plantas submetidas a um evento de déficit hídrico.

Nas plantas dos tratamentos C2 e C3, aumentos do diâmetro do caule

foram observados a partir do nono dia após a retomada de irrigação, enquanto no tratamento C1 o diâmetro do caule aumentou somente no décimo quinto dia após a reidratação (Fig. 5C). A retomada do crescimento em altura foi similar em C1, C2 e C3, cujos aumentos significativos nesta variável foram observados no decimo quinto dia após a reidratação (Fig. 5D).

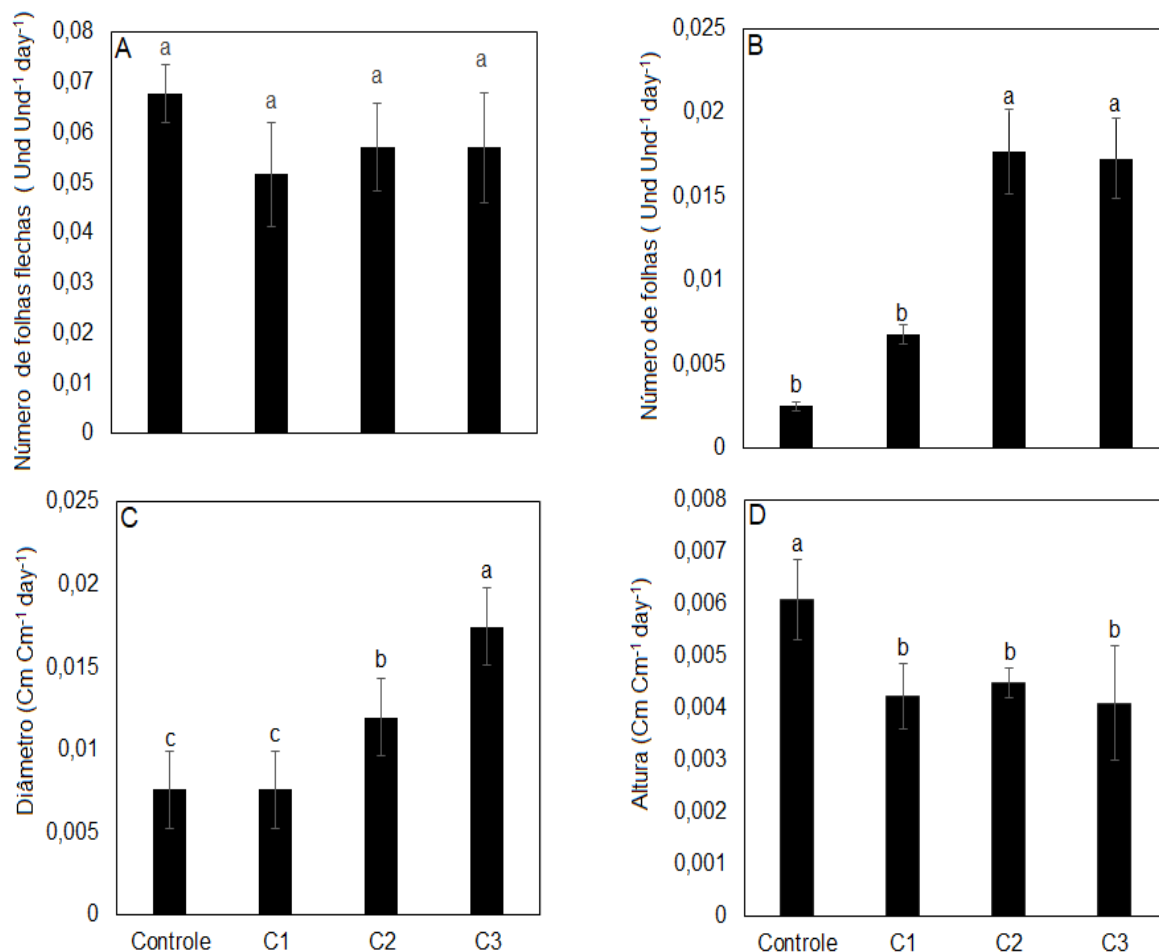
Figura 5. Retomada do crescimento em plantas jovens de palma de óleo submetidas a um (C1), dois (C2) e três (C3) eventos de déficit hídrico. As variáveis foram: número de folhas flechas por planta (A), número de folhas abertas por planta (B), diâmetro do caule (C) e altura da planta (D). Os dados são as médias \pm DP ($n=5$). Letras diferentes denotam diferenças significativas entre médias do mesmo tratamento comparadas em diferentes tempos (teste SNK, $p < 0,05$).



A taxa de crescimento relativo (TCR) referente ao número de folhas flechas durante o período avaliado não foi afetada significativamente pelos tratamentos (Fig. 6A). Maiores médias de TCR calculadas para folhas abertas foram observadas em C2 e C3, enquanto a menor média foi observada nas plantas controle (Fig. 6B). Plantas do tratamento C1 apresentaram maior TCR para número de folhas que as plantas controle (Fig. 6B).

A TCR com base no diâmetro do caule não diferiu entre plantas controle e plantas do tratamento C1 (Fig. 6C), mas foi significativamente maior nas plantas dos tratamentos C2 e C3 (Fig. 6C). A TCR em altura foi maior nas plantas controle que nas plantas submetidas ao estresse (Fig. 6D).

Figura 6. Taxas de crescimento relativo referentes ao número de folhas flechas (A), número de folhas abertas (B), diâmetro do caule (C) e altura da planta (D) após a retomada da irrigação de plantas jovens de palma de óleo submetidas a um (C1), dois (C2) e três (C3) eventos de déficit hídrico. Os dados são as médias \pm DP ($n=5$). Letras diferentes demonstram diferenças significativas entre médias dos tratamentos (teste SNK, $p < 0,05$).



2.4 DISCUSSÃO

2.4.1. Efeitos do déficit hídrico repetitivo no status hídrico, nas trocas gasosas, fluorescência da clorofila e crescimento

No dia 0, as reduções de mesma magnitude no Ψ_{am} das plantas estressadas 1x, 2x ou 3x indica que a ocorrência de eventos repetitivos de DH não afetou a forma com que as plantas perdem água e reduzem suas turgescências. Em outras palavras, a ocorrência de eventos repetitivos de seca não disparou quaisquer alterações metabólicas ou fisiológicas capazes de induzir melhorias nas relações hídricas da palma de óleo e resultar em uma maior economia hídrica pelas plantas. Esta inferência pode ser constatada pelos similares valores de g_s , que foram igualmente reduzidas para limitar a E . Esses resultados são um indicativo de que eventos repetitivos de DH e reidratação não devem (i) exercer efeitos negativos na síntese de ABA quando as plantas chegam a um Ψ_{am} em torno de -2,5 MPa como neste experimento; (ii) tampouco

induzir qualquer tipo de ajustamento osmótico pelas plantas. Comparativamente, Menezes-silva et.al., (2017) também observou que não ocorreram diferenças em g_s e E entre plantas de *C.canephora* com um ciclo e três ciclos de DH. Assim como Marcos et. al., (2018), não observou ajuste osmótico diferencial entre as plantas expostas a sucessivos ciclos DH e as expostas ao primeiro evento de DH. E também observou que as plantas que foram submetidas ao estresse hídrico apresentaram maior concentração de ABA em relação as plantas controle.

Os dados de trocas gasosas no Dia 0 também indicam que o estresse aplicado (caracterizado por $\Psi_{am} = -2,5$ MPa) foi bastante severo para a espécie, dado que a A reduziu para valores próximos de zero. Nessa condição de estresse, não houve aclimatação metabólica da A em função dos eventos repetitivos, já que as reduções na A foram de mesma magnitude. Contudo, isto não descarta que alguma aclimatação fotossintética possa ter ocorrido nas fases iniciais de desenvolvimento do estresse, visto que apenas as plantas estressadas pela primeira vez apresentaram reduções significativas na F_v/F_m , o que indica danos foto-oxidativos ao FSII. A redução de F_v/F_m no primeiro ciclo de seca em comparação a plantas com ciclos recorrentes de seca também foi observada em *L. perene* (NOSALEWICZ et al., 2018).

Os danos foto-oxidativos manifestados nas plantas submetidas ao DH 1x podem ser resultantes de um aumento na formação de espécies reativas de oxigênio (EROs) nos cloroplastos (MITTLER, 2002). Este aumento nas EROs é comumente observado em plantas sob seca como resultado de um desequilíbrio entre as fases fotoquímica e bioquímica da fotossíntese em paralelo a contínua excitação dos fotossistemas pela luz. Isto causa uma sobrecarga na cadeia transportadora de elétrons, potencializando a reação direta desses elétrons com o oxigênio molecular (O_2). Como resultado, ocorre uma maior produção do ânion superóxido (O_2^-), o qual dispara os processos oxidativos nos cloroplastos (ASADA, 2006; MILLER et al., 2009). Tais processos oxidativos compreendem danos diretos aos fotossistemas, particularmente o FS II, problemas na resíntese da proteína D1 associada ao FS II e danos aos lipídeos de membrana, levando a perda de compartimentalização celular. Os danos causados por EROs nos fotossistemas são amplamente estudados em diversas espécies durante o

estresse hídrico (ALLAKHVERDIEV; MURATA, 2004; LIU et al., 2020; TERADA et al., 2020). Assim como os danos aos lipídeos de membrana evidenciados por aumentos de MDA durante o déficit hídrico (BATOOL et al., 2019; DE OLIVEIRA et al., 2019; MUKAMI et al., 2019; SILVA et al., 2016).

A maior estabilidade do FS II nas plantas submetidas a dois ou três eventos de seca em relação aquelas submetidas a um evento de seca apenas pode ter sido causada por uma regulação mais rápida e eficiente do sistema antioxidante (enzimático ou não enzimático), o qual eliminaria os excessos de EROs, evitando danos ao FSII. Uma maior robustez do sistema antioxidante em plantas submetidas a ciclos recorrentes de seca foi observada *Vitex negundo* var. *Heterophylla*, *Quercus acutíssima*, *Robinia pseudoacacia* e *Amorpha fruticosa* (LIU et al., 2019); *Festuca arundinacea* e *Lolium perene* (NOSALEWICZ et al., 2018); *Zea mays* (VIRLOUVET et al., 2018); *Coffea canefora* (MENEZES-SILVA et al., 2017); *Quercus ilex* e *Cistus albidus* (GALLE et al., 2011).

Neste experimento, não foi objetivado investigar as respostas antioxidantes (enzimáticas ou não enzimáticas) de defesa ao estresse, contudo, a maior razão ETR/A do tratamento C1 indica que a fotorrespiração foi ativada em todas as plantas estressadas (FLEXAS et al., 1998; KRALL; EDWARDS, 1992), mas principalmente naquelas que foram submetidas ao estresse pela primeira vez, cuja ETR/A alcançou maior média. O aumento na fotorrespiração em plantas submetidas ao DH pode ser causado pela diminuição da concentração do CO₂ no cloroplasto, o que faz com que a ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase oxigenasse (RuBisCO) passe utilizar uma maior concentração de O₂ como substrato e conseqüentemente levando a uma maior produção de 2-fosfoglicolato (ASADA, 1999; FLEXAS et al., 1998; SAIKI et al., 2017). Vale ressaltar que a fotorrespiração alivia a sobrecarga na cadeia de transporte de elétrons cloroplastídicas por dar vazão ao excesso de elétrons que fluem entre fotossistemas. Então, nossos resultados indicam que a regulação metabólica da fotorrespiração é um mecanismo de resposta importante frente a exposição da palma de óleo a eventos repetitivos de DH e reidratação. A redução da fotorrespiração em plantas pré-expostas a seca também foi observada em *F.*

arundinacea e *L. perene* quando comparadas a planta expostas ao primeiro ciclo de seca. (NOSALEWICZ et al., 2018)

Em palma de óleo, o DH causa efeitos muito expressivos na morfologia da parte aérea da planta, reduzindo número de folhas flecha, número de folhas abertas, número de folíolos, diâmetro do caule, altura das plantas, dentre outras (SILVA et al., 2017). Neste experimento, foi demonstrado que as variáveis de crescimento foram mais expressivamente reduzidas nas plantas submetidas a três eventos de seca que naquelas submetidas a um evento só. Isto era esperado porque os efeitos de eventos repetitivos de seca e reidratação em intervalos curtos de tempo não permitem a plena retomada do crescimento. Assim, esses efeitos são cumulativos a cada evento repetitivo de seca.

2.4.2. Recuperação do status hídrico, trocas gasosas e fluorescência da clorofila

Os resultados evidenciam a mais rápida recuperação fisiológica das plantas de palma de óleo que passaram por recorrentes ciclos de seca (C2 e C3) em comparação às plantas que passaram por um ciclo de seca (C1). Esta resposta diferencial vem sendo associada ao desenvolvimento de uma aclimação metabólica aos eventos repetitivos de seca e reidratação (BRUCE et al., 2007).

Com a retomada da irrigação das plantas submetidas ao DH foi observada recuperação do Ψ_{am} de todos os tratamentos ao terceiro dia de irrigação ($\Psi_{am} = -0,05$ MPa), desta forma, é possível afirmar que não ocorreram problemas irreversíveis no processo de absorção de água pelas raízes e seu transporte a parte aérea mesmo nas plantas com sucessivos ciclos de seca. Foi demonstrado em estudos anteriormente que a palma de óleo possui a capacidade de recuperação do Ψ_{am} quando submetida a estresses hídricos severos ($\Psi_{am} = -4$ Mpa)(SILVA et al., 2017). Sendo assim foi observada que a capacidade de recuperação do Ψ_{am} não é afetado pelos ciclos de seca nesta cultura. A capacidade de recuperação do status hídrico foi observada por Menezes-silva et.al., (2017), em plantas de *C.canephora* e por Marcos et. al., (2018), em plantas

de *Saccharum officinarum*.

A retomada da irrigação proporcionou a recuperação do status hídrico como mencionado anteriormente e isto possibilitou a recuperação das trocas gasosas dos tratamentos C1.C2 e C3. Porém C2 e C3 apresentaram maior velocidade de recuperação em relação ao tratamento C1. A mais rápida recuperação de A observada nos tratamentos com seca recorrente foi coordenada pela diminuição das limitações estomáticas, visto que A recupera em mesmo momento que g_s e E no sexto dia após a retomada da irrigação (Fig. 2. A, B e C).

A diminuição das limitações estomáticas durante a recuperação fisiológica na palma de óleo é regulada por fatores não hidráulicos provavelmente influenciado pela ação do ABA (LOVISOLO et al., 2010; SILVA et al., 2017). Esta regulação foi observada em todos os tratamentos, uma vez que g_s e E se recuperaram de maneira tardia em relação ao Ψ_{am} . Contudo foi possível observar maiores valores de g_s e E nos tratamentos C2 e C3 em relação a C1 no terceiro dia após a retomada da irrigação, indicando possível regulação na ação de ABA nas plantas expostas a ciclos recorrentes de seca. Esta regulação foi observado em plantas de cana de açúcar durante a recuperação fisiológica nos tratamentos com ciclos de seca recorrentes que apresentaram menor concentração de ABA nas folhas que plantas com somente um ciclo de seca (MARCOS et al., 2018).

O ABA desempenha muitas funções durante o estresse hídrico que estão ligadas a regulação da abertura estomática (LOVISOLO et al., 2010). A alterações transcricionais induzidas por genes responsivos ao estresse (Ding et al., 2012). Assim como, podem também promover a produção de osmólitos protetores que mantêm a estrutura da membrana (VERSLUES et al., 2006) e a proteção do aparelho fotossintético (Fleta-Soriano et al., 2015).

As demais variáveis de trocas gasosas (Fig.2) e fluorescência (Fig.3) nos tratamentos com seca recorrente acompanharam o ritmo de recuperação coordenada pela diminuição das limitações estomáticas sendo recuperadas ao sexto dia após a retomada da irrigação. As respostas mais rápidas a reidratação, observadas no terceiro dia provavelmente foram em decorrência do ajuste na g_s

e a maior robustez do sistema antioxidante nestes tratamentos.

A diminuição das limitações estomáticas e as respostas antioxidantes nos tratamentos C2 e C3 contribuíram para a maior velocidade de recuperação de F'_m/F'_v após a retomada da irrigação (AHMED et al., 2009; GALLE et al., 2011; GOLTSEV et al., 2012). Estas respostas foram acompanhadas por aumentos e recuperação de Φ_{PSII} , q_P , ETR em menor tempo que o tratamento C1, de mesma forma foram observadas reduções em NQP. A recuperação de ETR/A em C2 e C3 acompanhou as respostas mais rápidas respostas da redução das limitações estomáticas que diminuem a resistência da entrada e aumentando a concentração do CO_2 assim diminui a fotorrespiração direcionando o transporte de elétrons para A.

As plantas exportas ao primeiro evento de seca se recuperaram de maneira mais lenta apresentando plena recuperação em A somente ao nono dia após a retomada da irrigação. Esta menor velocidade de recuperação não foi totalmente coordenada por limitações estomáticas, uma vez que a recuperação de g_s não proporcionou a reabilitação de A, indicando prováveis limitações não estomáticas provavelmente estas causadas ainda sob o estresse anterior como já demonstrado anteriormente.

Estas limitações não estomáticas permaneceram presentes durante a reidratação o que pode ser observadas nos parâmetros de fluorescência (Fig.3). Os parâmetros F_v/F_m , F'_v/F'_m , Φ_{PSII} , ETR, q_P e NPQ foram plenamente restabelecidos ao nono dia em coincidência com a recuperação de A neste tratamento. Sendo assim os foto-danos observados durante o DH não foram irreversíveis. A reabilitação de ETR/A em C1 foi coincidente com a recuperação de g_s indicando que a redução da fotorrespiração é coordenada pela diminuição das limitações estomáticas. Estes resultados foram semelhantes a estudos anteriores com palma de óleo durante a recuperação fisiológica de palma de óleo submetida a estresse severos.(SILVA et al., 2017; SURESH et al., 2010) Os tratamentos que sofreram repetidos ciclos de seca após sua recuperação continuaram a ter respostas mais fortes evidenciados no decimo quinto dia após a retomada da irrigação onde obtiveram 24% de aumento em relação ao controle e C1 em A e ETR. O que pode estar relacionado a maior concentração e

atividade da RuBisCO encontrada em plantas submetidas a estresses de seca sucessivos durante o período de estresse e após a sua recuperação (GALLE et al., 2011; MENEZES-SILVA et al., 2017).

2.4.3. Indicativos da retomada do crescimento após a reidratação

A retomada de crescimento foi observada em todos os tratamentos que sofreram DH que apresentaram aumentos nos números absolutos no número de folhas, diâmetro e altura (Fig. 5). A retomada do crescimento após DH é sustentada pela mobilização de reservas principalmente estoque de reservas de carbono não estruturais e pelo restabelecimento da fotossíntese após o estresse (GALIANO et. al., 2011; LI et al., 2019; ZHANG et al., 2020).

A mobilização de reservas e o estoque de carbono não estrutural desempenham funções primordiais durante a seca, pois eles atuam como osmoprotetores e sustentam o metabolismo essencial durante o DH, durante a reidratação são usados como solutos que possibilitam a recuperação fisiológica e a retomada do crescimento (LI et al., 2019; SAVI et al., 2016). Em palma de óleo foi observada diminuição de amido, glicose e frutose na folha durante o DH e aumentos no final do período de reidratação, demonstrando influência da mobilização de reservas na tolerância a seca desta cultura (SILVA et al., 2017).

Contudo as plantas que foram expostas a ciclos de seca recorrentes retomaram o crescimento em menor tempo e apresentaram maior TCR no número de folhas e no diâmetro que as plantas expostas a somente um ciclo de seca (Fig.5 e 6). Isto pode estar ligado a mais rápida recuperação fisiológica e a maiores taxas fotossintéticas apresentadas nestes tratamentos. A retomada do crescimento após ciclos recorrentes de seca foi estudada em plantas de cana de açúcar onde as plantas expostas a vários eventos de DH apresentaram maior crescimento após a retomada de irrigação que as plantas com somente um ciclo de estresse. Esta resposta foi associado aos sinais bioquímicos, o maior desempenho fotossintético e a uma indicação de alterações epigenética (MARCOS et al., 2018). As alterações epigenética desempenham função importante no armazenamento de informações e auxiliam as plantas a ajustar seu metabolismo em resposta a flutuações ambientais (GRAFI; OHAD, 2013;

HAUSER et al., 2011). Entretanto os mecanismos que proporcionam a mais rápida retomada e maior de crescimento nas plantas submetidas a ciclos sucessivos de seca ainda não estar bem esclarecidos.

Os ajustes anteriormente relatados indicam que a palma de óleo tem a capacidade de se aclimatar a seca quando submetida a recorrentes ciclos de seca. Essa aclimação proporciona uma recuperação fisiológica em menor tempo, o que é acompanhada pela rápida retomada de crescimento vegetativo quando comparada a plantas expostas ao primeiro evento de seca. A compreensão destes mecanismos é de grande importância para um melhor entendimento de como a palma de óleo suporta e sobrevive aos períodos de seca recorrentes durante seu ciclo produtivo.

2.5 CONCLUSÃO

A palma de óleo apresenta capacidade de aclimação do aparato fotossintético a eventos de déficit hídrico repetitivos, o que induz uma maior velocidade de recuperação fisiológica nas plantas submetidas a três eventos de déficit hídrico que naquelas submetidas a um único evento de seca. Como consequência, as plantas já aclimatadas à seca (C3) retomam o crescimento vegetativo mais rapidamente que aquelas submetidas ao déficit hídrico pela primeira vez (C1), o que pode ser um mecanismo importante para reduzir os impactos dos ciclos de seca durante seu ciclo produtivo.

REFERÊNCIAS

AHMED, C. BEN et al. Changes in gas exchange, proline accumulation and antioxidative enzyme activities in three olive cultivars under contrasting water availability regimes. **Environmental and Experimental Botany**, v. 67, n. 2, p. 345–352, 1 dez. 2009.

ALLAKHVERDIEV, S. I.; MURATA, N. Environmental stress inhibits the synthesis de novo of proteins involved in the photodamage-repair cycle of Photosystem II in *Synechocystis* sp. PCC 6803. **Biochimica et Biophysica Acta - Bioenergetics**, v. 1657, n. 1, p. 23–32, 28 jun. 2004.

AMMAR, A. et al. Comparative physiological behavior of fig (*Ficus carica* L.) cultivars in response to water stress and recovery. **Scientia Horticulturae**, v. 260, p. 108881, 27 jan. 2020.

ASADA, K. THE WATER-WATER CYCLE IN CHLOROPLASTS: Scavenging of Active Oxygens and Dissipation of Excess Photons. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 50, n. 1, p. 601–639, 28 jun. 1999.

ASADA, K. **Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions** *Plant Physiology* American Society of Plant Biologists, , 1 jun. 2006. Disponível em: <www.plantphysiol.org/cgi/doi/10.1104/pp.106.082040>. Acesso em: 26 set. 2020

BASTOS, T. X.; MÜLLER, A. A.; PACHECO, N. A. Zoneamento de riscos climáticos para a cultura do dendezeiro no estado do Pará. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, v. 9, n. 3, p. 564–570, 2001.

BATTOOL, A. et al. Physiological and biochemical responses of two spring wheat genotypes to non-hydraulic root-to-shoot signalling of partial and full root-zone drought stress. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 139, p. 11–20, 1 jun. 2019.

BRUCE, T. J. A. et al. **Stressful “memories” of plants: Evidence and possible mechanisms** *Plant Science* Elsevier, , 1 dez. 2007.

BRUNETTI, C. et al. Dynamic changes in ABA content in water-stressed *Populus nigra*: Effects on carbon fixation and soluble carbohydrates. **Annals of Botany**, v. 124, n. 4, p. 627–644, 2019.

CAI, W. et al. Increasing frequency of extreme El Niño events due to greenhouse warming. **Nature Climate Change**, v. 4, n. 2, p. 111–116, 19 fev. 2014.

CARDOSO, A. A.; BATZ, T. A.; MCADAM, S. A. M. Xylem Embolism Resistance Determines Leaf Mortality during Drought in *Persea americana*. **Plant physiology**, v. 182, n. 1, p. 547–554, 1 jan. 2020.

CARR, M. K. V. THE WATER RELATIONS AND IRRIGATION REQUIREMENTS OF OIL PALM (*ELAEIS GUINEENSIS*): A REVIEW. **Experimental Agriculture**, v. 47, n. 4, p. 629–652, 1 out. 2011.

CHAVES, M. M.; FLEXAS, J.; PINHEIRO, C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. **Annals of Botany**, v. 103, n. 4, p. 551–560, fev. 2009.

CONRATH, U. et al. **Priming: Getting ready for battle** *Molecular Plant-Microbe Interactions* The American Phytopathological Society , , 14 out. 2006.

CORLEY, R. H. V. et al. Breeding for drought tolerance in oil palm. **Journal of Oil Palm Research**, v. 30, n. 1, p. 26–35, 2018.

DA FONSECA-PEREIRA, P. et al. The Mitochondrial Thioredoxin System Contributes to the Metabolic Responses Under Drought Episodes in *Arabidopsis*. **Plant and Cell Physiology**, v. 60, n. 1, p. 213–229, 1 jan. 2019.

DAVIS, S. D. et al. Shoot dieback during prolonged drought in *Ceanothus* (*Rhamnaceae*) chaparral of California: A possible case of hydraulic failure. **American Journal of Botany**, v. 89, n. 5, p. 820–828, 1 maio 2002.

DE OLIVEIRA, H. O. et al. Coupling physiological analysis with proteomic profile to understand the photosynthetic responses of young *Euterpe oleracea* palms to drought. **Photosynthesis Research**, v. 140, n. 2, p. 189–205, 1 maio 2019.

DING, Y.; FROMM, M.; AVRAMOVA, Z. Multiple exposures to drought “train” transcriptional responses in Arabidopsis. **Nature Communications**, v. 3, n. 1, p. 740, 13 jan. 2012.

EVERS, D. et al. Identification of drought-responsive compounds in potato through a combined transcriptomic and targeted metabolite approach. **Journal of Experimental Botany**, v. 61, n. 9, p. 2327–2343, 1 maio 2010.

FAOSTAT. **Food and Agriculture Organization of the United Nations**. Disponível em: <<http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC>>. Acesso em: 25 set. 2019.

FEROLDI, M.; CREMONEZ, P. A.; ESTEVAM, A. DENDÊ: DO CULTIVO DA PALMA À PRODUÇÃO DE BIODIESEL. **Revista Monografias Ambientais**, v. 13, n. 5, p. 3800–3808, 16 nov. 2014.

FLETA-SORIANO, E.; PINTÓ-MARIJUAN, M.; MUNNÉ-BOSCH, S. Evidence of Drought Stress Memory in the Facultative CAM, *Aptenia cordifolia*: Possible Role of Phytohormones. 2015.

FLEXAS, J. et al. Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. **Physiologia Plantarum**, v. 127, n. 3, p. 343–352, 6 fev. 2006.

FLEXAS, J.; ESCALONA, J. M.; MEDRANO, H. Down-regulation of photosynthesis by drought under field conditions in grapevine leaves. **Functional Plant Biology**, v. 25, n. 8, p. 893, 1998.

GALIANO, L.; MARTÍNEZ-VILALTA, J.; LLORET, F. Carbon reserves and canopy defoliation determine the recovery of Scots pine 4yr after a drought episode. **New Phytologist**, v. 190, n. 3, p. 750–759, maio 2011.

GALLE, A. et al. The Mediterranean evergreen *Quercus ilex* and the semi-deciduous *Cistus albidus* differ in their leaf gas exchange regulation and acclimation to repeated drought and re-watering cycles. **Journal of Experimental Botany**, v. 62, n. 14, p. 5207–5216, 1 out. 2011a.

GALLE, A. et al. The Mediterranean evergreen *Quercus ilex* and the semi-deciduous *Cistus albidus* differ in their leaf gas exchange regulation and acclimation to repeated drought and re-watering cycles. **Journal of Experimental Botany**, v. 62, n. 14, p. 5207–5216, 1 out. 2011b.

GALMÉS, J.; MEDRANO, H.; FLEXAS, J. Photosynthetic limitations in response to water stress and recovery in Mediterranean plants with different growth forms. **New Phytologist**, v. 175, n. 1, p. 81–93, 1 jul. 2007.

GENTY, B.; BRIANTAIS, J. M.; BAKER, N. R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. **Biochimica et Biophysica Acta - General Subjects**, v. 990, n. 1, p. 87–92, 27 jan. 1989.

GOLTSEV, V. et al. **Drought-induced modifications of photosynthetic electron transport in intact leaves: Analysis and use of neural networks as a tool for a rapid non-invasive estimation**. *Biochimica et Biophysica Acta* -

Bioenergetics. **Anais**...ago. 2012

GRACE, S. C.; LOGAN, B. A. Energy dissipation and radical scavenging by the plant phenylpropanoid pathway. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 355, n. 1402, p. 1499–1510, 29 out. 2000.

GRAFI, G.; OHAD, N. Plant Epigenetics: A Historical Perspective. In: [s.l.] Springer, Berlin, Heidelberg, 2013. p. 1–19.

HAUSER, M. T. et al. **Transgenerational epigenetic inheritance in plants***Biochimica et Biophysica Acta - Gene Regulatory Mechanisms*Elsevier, , 1 ago. 2011.

HOEKSTRA, F. A.; GOLOVINA, E. A.; BUITINK, J. **Mechanism of plant desiccation tolerance***Trends in Plant Science*Elsevier Current Trends, , 1 set. 2001.

HOFFMANN, E. L. et al. Variabilidade das chuvas no Sudeste da Amazônia paraense, Brasil. **Revista Brasileira de Geografia Física**, v. 11, n. 4, p. 1251–1263, 22 out. 2018.

HU, T. et al. Stress memory induced rearrangements of HSP transcription, photosystem II photochemistry and metabolism of tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.) in response to high-temperature stress. **Frontiers in Plant Science**, v. 6, n. June, p. 403, 16 jun. 2015.

IBGE. **Sistema de recuperação automática**. Disponível em: <<https://sidra.ibge.gov.br/tabela/1613>>. Acesso em: 25 set. 2019.

JAZAYERI, S. M. et al. Efectos fisiológicos del déficit hídrico en dos genotipos de palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.). **Agronomia Colombiana**, v. 33, n. 2, p. 164–173, 21 set. 2015.

KLAR, A. E. et al. Determinação da umidade do solo pelo método das pesagens. **Anais da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz**, v. 23, n. 0, p. 15–30, 1966.

KRAUSE, G. H.; WEIS, E. Chlorophyll Fluorescence and Photosynthesis: The Basics. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 42, n. 1, p. 313–349, 22 jun. 1991.

LI, Q. et al. Growth and physiological responses to successional water deficit and recovery in four warm-temperate woody species. **Physiologia Plantarum**, v. 167, n. 4, p. 645–660, 1 dez. 2019.

LIU, J. et al. Responses of Photosynthetic Electron Transport to Drought and Re-watering in Two Maize Genotypes. **Russian Journal of Plant Physiology**, v. 67, n. 5, p. 912–922, 1 set. 2020.

LIU, X. et al. Transcriptional and metabolic changes in the desiccation tolerant plant *Craterostigma plantagineum* during recurrent exposures to dehydration. **Planta**, v. 249, n. 4, p. 1017–1035, 11 abr. 2019.

LOH, S. K.; LAI, M. E.; NGATIMAN, M. Vegetative growth enhancement of organic fertilizer from anaerobically-treated palm oil mill effluent (POME) supplemented with chicken manure in food-energy-water nexus challenge. **Food and Bioproducts Processing**, v. 117, p. 95–104, 1 set. 2019.

LOVISOLO, C. et al. Drought-induced changes in development and function of grapevine (*Vitis* spp.) organs and in their hydraulic and non-hydraulic interactions at the whole-plant level: a physiological and molecular update. **Functional Plant Biology**, v. 37, n. 2, p. 98, 2010.

LUNSIN, R. Effect of oil palm meal on nutrient utilization and milk production in lactating dairy cows fed with urea-treated rice straw. **Agriculture and Natural Resources**, v. 52, n. 3, p. 285–289, 1 jun. 2018.

MARCOS, F. C. C. et al. Drought tolerance of sugarcane is improved by previous exposure to water deficit. **Journal of Plant Physiology**, v. 223, n. February, p. 9–18, 2018.

MAXWELL, K.; JOHNSON, G. N. Chlorophyll fluorescence—a practical guide. **Journal of Experimental Botany**, v. 51, n. 345, p. 659–668, 1 abr. 2000.

MÉNDEZ, Y. D. R. et al. Physiological response of oil palm interspecific hybrids (*Elaeis oleifera* H.B.K. Cortes versus *Elaeis guineensis* Jacq.) to water deficit. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 24, n. 4, p. 273–280, out. 2012.

MENEZES-SILVA, P. E. et al. Photosynthetic and metabolic acclimation to repeated drought events play key roles in drought tolerance in coffee. **Journal of Experimental Botany**, v. 68, n. 15, p. 4309–4322, 10 jul. 2017.

MILLER, G. et al. Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses *ce_2041* 453..467. 2009.

MITTLER, R. **Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance** *Trends in Plant Science* Elsevier Current Trends, , 1 set. 2002.

MORAES, B. C. DE et al. Variação espacial e temporal da precipitação no Estado do Pará. **Acta Amazonica**, v. 35, n. 2, p. 207–214, jun. 2005.

MUKAMI, A. et al. Differential characterization of physiological and biochemical responses during drought stress in finger millet varieties. **Physiology and Molecular Biology of Plants**, v. 25, n. 4, p. 837–846, 5 jul. 2019.

NAJIHAH, T. S. et al. Effects of water stress on the growth, physiology and biochemical properties of oil palm seedlings. **AIMS Agriculture and Food**, v. 4, n. 4, p. 854–868, 2019.

NOSALEWICZ, A. et al. The functioning of *Festuca arundinacea* and *Lolium perenne* under drought is improved to a different extent by the previous exposure to water deficit. **Environmental and Experimental Botany**, v. 156, p. 271–278, 1 dez. 2018.

PINHEIRO, H. A. et al. Leaf gas exchange, chloroplastic pigments and dry matter accumulation in castor bean (*Ricinus communis* L) seedlings subjected to salt stress conditions. **Industrial Crops and Products**, v. 27, n. 3, p. 385–392, 1

maio 2008.

RADFORD, P. J. Growth Analysis Formulae - Their Use and Abuse 1 . **Crop Science**, v. 7, n. 3, p. 171–175, maio 1967.

RAMALHO FILHO, A. et al. **Zoneamento Agroecológico, Produção e Manejo para a Cultura da Palma de Óleo na Amazônia**. [s.l: s.n.]. v. 1

RAZA, A. et al. Impact of Climate Change on Crops Adaptation and Strategies to Tackle Its Outcome: A Review. **Plants**, v. 8, n. 2, p. 34, 30 jan. 2019.

RIVERO, R. M. et al. The combined effect of salinity and heat reveals a specific physiological, biochemical and molecular response in tomato plants. **Plant, Cell and Environment**, v. 37, n. 5, p. 1059–1073, 1 maio 2014.

SAIKI, S. T. et al. Physiological mechanisms of drought-induced tree die-off in relation to carbon, hydraulic and respiratory stress in a drought-tolerant woody plant. **Scientific Reports**, v. 7, n. 1, p. 1–7, 1 dez. 2017.

SAVI, T. et al. Species-specific reversal of stem xylem embolism after a prolonged drought correlates to endpoint concentration of soluble sugars. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 106, p. 198–207, 1 set. 2016.

SCHINDLER, C.; LICHTENTHALER, H. K. Photosynthetic CO₂-assimilation, chlorophyll fluorescence and zeaxanthin accumulation in field grown maple trees in the course of a sunny and a cloudy day. **Journal of Plant Physiology**, v. 148, n. 3–4, p. 399–412, 1 jan. 1996.

SHIMPL, F. C. et al. Physiological responses of young Brazil nut (*Bertholletia excelsa*) plants to drought stress and subsequent rewatering. **Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 252, p. 10–17, 1 mar. 2019.

SILVA, P. A. et al. Leaf gas exchange and multiple enzymatic and non-enzymatic antioxidant strategies related to drought tolerance in two oil palm hybrids. **Trees - Structure and Function**, v. 30, n. 1, p. 203–214, 1 fev. 2016.

SILVA, P. A. et al. Drought tolerance in two oil palm hybrids as related to adjustments in carbon metabolism and vegetative growth. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 39, n. 2, p. 58, 27 fev. 2017a.

SILVA, P. A. et al. Drought tolerance in two oil palm hybrids as related to adjustments in carbon metabolism and vegetative growth. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 39, n. 2, p. 58, 27 fev. 2017b.

SURESH, K. et al. Gas-exchange characteristics, leaf water potential and chlorophyll a fluorescence in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedlings under water stress and recovery. **Photosynthetica**, v. 48, n. 3, p. 430–436, 13 out. 2010.

SURESH, K. et al. Changes in photosynthetic activity in five common hybrids of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedlings under water deficit. **Photosynthetica**, v. 50, n. 4, p. 549–556, 13 set. 2012.

TERADA, R. et al. Chronic effects of three different stressors, irradiance, temperature, and desiccation, on the PSII photochemical efficiency in the heteromorphic life-history stages of cultivated *Pyropia yezoensis* f. *narawaensis* (Bangiales) from Japan. **Journal of Applied Phycology**, 2020.

TRIBULATO, A. et al. Effects of water stress on gas exchange, water relations and leaf structure in two ornamental shrubs in the Mediterranean area. **Agronomy**, v. 9, n. 7, 16 jul. 2019.

TYREE, M. T. GUSTAVO VARGAS, BETTINA M. J. ENGELBRECHT, T. A. K. Drought until death do us part: a case study of the desiccation-tolerance of a tropical moist forest seedling-tree, *Licania platypus* (Hemsl.) Fritsch. **Journal of Experimental Botany**, v. 53, n. 378, p. 2239–2247, 1 nov. 2002.

UPADHYAYA, H.; PANDA, S. K.; DUTTA, B. K. Variation of physiological and antioxidative responses in tea cultivars subjected to elevated water stress followed by rehydration recovery. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 30, n. 4, p. 457–468, 13 jul. 2008.

VERSLUES, P. E. et al. Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. **Plant Journal**, v. 45, n. 4, p. 523–539, fev. 2006.

VIANA, J. L. et al. RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E PRODUTIVAS DA PALMA DE ÓLEO IRRIGADA EM FASE INICIAL DE DESENVOLVIMENTO. **IRRIGA**, v. 24, n. 2, p. 405–423, 28 ago. 2019.

VIRLOUVET, L. et al. Dehydration stress memory: Gene networks linked to physiological responses during repeated stresses of *zea mays*. **Frontiers in Plant Science**, v. 9, 24 jul. 2018.

WU, G. et al. **Insights into molecular mechanisms of mutual effect between plants and the environment. A review** **Agronomy for Sustainable Development** Springer, , jan. 2007.

YEHOUESSI, L. W. et al. Genotypic variability in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) towards drought damages in Benin (West Africa). **International Journal of Biological and Chemical Sciences**, v. 13, n. 3, p. 1737, 11 set. 2019.

YONO, D. et al. Physiology and genotyping of adaptive and sensitive oil palm progenies under unwatered stress condition. **IOP Conference Series: Earth and Environmental Science**, v. 293, n. 1, p. 012012, 1 jul. 2019.

ZHANG, L. et al. Differences in near isohydric and anisohydric behavior of contrasting poplar hybrids (I-101 (*Populus alba* L.) x 84K (*Populus alba* L. x *Populus glandulosa* Uyeki) under drought-rehydration treatments. **Forests**, v. 11, n. 4, 1 abr. 2020.

ZHANG, Y. J. et al. Effect of Water Stress on Photosynthesis, Chlorophyll Fluorescence Parameters and Water Use Efficiency of Common Reed in the Hexi Corridor. **Russian Journal of Plant Physiology**, v. 66, n. 4, p. 556–563, 1 jul. 2019.