

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA - UNESP
CAMPUS DE JABOTICABAL

A INFLUÊNCIA DA LUZ NA PARTIÇÃO DE FOTOASSIMILADOS EM
***Canavalia ensiformis* (L.) DC**

Regiara Croelhas Modesto
Engenheira Agrônoma

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA - UNESP
CAMPUS DE JABOTICABAL

**A INFLUÊNCIA DA LUZ NA PARTIÇÃO DE FOTOASSIMILADOS EM
Canavalia ensiformis (L.) DC**

Regiara Croelhas Modesto

Orientador: Prof. Dr. Rogério Falleiros Carvalho

Coorientadora: Profa. Dra. Durvalina Maria Mathias dos Santos

Tese apresentada à Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias – Unesp, Campus de Jaboticabal, como parte das exigências para a obtenção do título de Doutor em Agronomia (Produção Vegetal)

M691i

Modesto, Regiara Croelhas

A influência da luz na partição de fotoassimilados em *Canavalia ensiformis* (L.) DC / Regiara Croelhas Modesto. -- Jaboticabal, 2022
75 f. : il., tabs., fotos

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp),
Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Jaboticabal

Orientador: Rogério Falleiros Carvalho

Coorientadora: Durvalina Maria Mathias dos Santos

1. Fisiologia vegetal. 2. Fotomorfogênese. 3. Enxertia. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Jaboticabal. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: A INFLUÊNCIA DA LUZ NA PARTIÇÃO DE FOTOASSIMILADOS EM *Canavalia ensiformis* (L.) DC


AUTORA: REGIARA CROELHAS MODESTO

ORIENTADOR: ROGÉRIO FALLEIROS CARVALHO

COORIENTADORA: DURVALINA MARIA MATHIAS DOS SANTOS

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Doutora em AGRONOMIA (PRODUÇÃO VEGETAL), pela Comissão Examinadora:

Prof. Dr. ROGÉRIO FALLEIROS CARVALHO (Participação Virtual) 
Departamento de Biologia Aplicada a Agropecuaria / FCAV UNESP Jaboticabal

Prof. Dr. HYRANDIR CABRAL DE MELO (Participação Virtual) 
Universidade Federal de Goiás-Campus Samabaia / Goiânia/GO

Profa. Dra. MARINA ALVES GAVASSI (Participação Virtual) 
Instituto de Biociências de Rio Claro-IB-UNESP / Rio Claro/SP

Pesquisador Dr. MOACYR BERNARDINO DIAS-FILHO (Participação Virtual) 
Embrapa Amazônia Ocidental - CPATU / Belém/PA

Prof. Dr. GILMAR DA SILVEIRA SOUSA JÚNIOR (Participação Virtual) 
Instituto Municipal de Ensino Superior de Bebedouro / Bebedouro/SP

Jaboticabal, 02 de fevereiro de 2022

DADOS CURRICULARES DO AUTOR

Regiara Croelhas Modesto - Filha de Clara Maria de Souza Croelhas e Reginaldo de Souza Modesto. Engenheira Agrônoma graduada pela Universidade Federal Rural da Amazônia, em 2002. No ano seguinte, ingressou no Mestrado do Programa de Pós-Graduação em Agronomia (Biologia Vegetal Tropical) na mesma instituição de ensino, desenvolvendo a pesquisa Tolerância de dois acessos de *Brachiaria brizantha* ao alagamento, concluído em 2005. Em 2004 foi aprovada no concurso para provimento de vaga do cargo auxiliar administrativo do Ministério Público do Estado do Pará. Em 2005, iniciou a atuação profissional enquanto engenheira agrônoma, no cargo efetivo de Extensionista Rural na Empresa de Assistência Técnica e Extensão Rural do Estado do Pará – EMATER/PA lotada no escritório local de Maracanã, Pará onde atuou junto a agricultores familiares e povos e populações tradicionais da Reserva Extrativista Maracanã. Encerrou o vínculo com a empresa em abril de 2013, dada nomeação para Professora de Extensão Rural do quadro permanente do Instituto Federal do Pará (IFPA), com lotação no Campus Castanhal, onde atua no ensino, pesquisa e extensão na área de Extensão Rural, nos cursos de Agronomia, Engenharia de Pesca e Engenharia de Alimentos e nos cursos técnicos em Meio Ambiente, Florestas, Agroindústria e Agropecuária. Atualmente é membro titular do Conselho Deliberativo da Reserva Extrativista Marinha Cuinarana, em Magalhães Barata, Pará. Em fevereiro de 2018, ingressou no curso de Doutorado em Agronomia (Produção Vegetal) da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” – Campus de Jaboticabal, desenvolvendo pesquisa na linha de “Fisiologia Vegetal”, sob orientação do Prof. Dr. Rogério Falleiros Carvalho.

À minha família, em especial a minha mãe, Clara Maria de Souza Croêlhas, a minha irmã, Reginara Croêlhas Modesto e aos meus avós maternos João Farias Croelhas (*in memoriam*) e Josefa de Souza Croelhas (*in memoriam*) por todo o amor e apoio durante a minha caminhada.

Dedico

Aos meus tios Renato de Souza Croelhas, Jofre Ribeiro, Getúlio Luci Rocha da Silva (*in memoriam*) e ao meu padrinho Cândido Abel da Silva Cunha (*in memoriam*) que exerceram e ainda exercem a paternidade fraternal, ainda que nas recordações.

Ofereço

AGRADECIMENTOS

A Deus, pelo dom da vida e todas as benções concedidas.

Ao Prof. Dr. Rogério Falleiros Carvalho, pelo apoio, confiança, oportunidades e orientação comprometida durante esse percurso.

À “Universidade Estadual Paulista (UNESP) - Escola de Ciências Agrárias e Veterinárias de Jaboticabal (FCAV)” pela oportunidade de cursar o doutorado e por toda a infraestrutura e suporte disponibilizados.

Ao Prof. Dr. Marcelo Ferreira, coordenador do DINTER, pelo comprometimento e disponibilidade em ajudar sempre que necessário.

Ao Instituto Federal do Pará, na pessoa do Reitor Cláudio Alex pelo incentivo a formação profissional dos servidores da Rede Federal de Ensino, definindo de maneira clara as normativas para liberação de docentes e técnicos para cursar programas de Pós-Graduação Nacionais e Internacionais.

Ao Instituto Federal do Pará Campus Castanhal, nas pessoas dos professores Roberto Dias (*in memoriam*), à época Diretor Geral do Campus, e Ricardo Cordeiro, coordenador local do DINTER, por oportunizar a oferta do DINTER IFPA/Unesp e pelos recursos financeiros fornecidos ao custeio da pesquisa.

À Profa. Dra. Durvalina Maria Mathias dos Santos e Frederico Rocha Alves por todos os ensinamentos e amizade.

Aos amigos do Laboratório de Fisiologia Vegetal da Unesp, ordenados alfabeticamente: Carlos Alberto, Clebson Barbosa, Emilaine Prado, Mariana Bomfim, Reginaldo Oliveira (Regis), Sonia Maria Zanetti (Soninha) e Victor D’Amico Damião. Eu os guardarei na memória por toda minha vida.

Aos companheiros da turma DINTER, em especial Fagner Freires de Sousa e Ellen Nabiça pela convivência, amizade e cuidado uns com os outros.

A Ligia Paula Rosario e dona Lucília pelo acolhimento fraterno no período em que estive em Jaboticabal.

À minha família, pelo carinho, apoio, incentivo e motivação para a realização de todos os meus sonhos profissionais e pessoais ao longo da vida.

SUMÁRIO

	Página
RESUMO.....	iii
ABSTRACT.....	iv
1. INTRODUÇÃO.....	1
2. REVISÃO DE LITERATURA.....	3
2.1. Relação fonte-dreno.....	3
2.2. A influência da luz na relação fonte-dreno	4
2.3. Enxertia	5
2.4. Síndrome de evitação à sombra.....	6
2.5. <i>Canavalia ensiformis</i> (L.) DC.....	7
3. MATERIAL E MÉTODOS	8
3.1 Material vegetal e condições de cultivo.....	9
3.2 Avaliações.....	12
3.2.1 Crescimento	12
3.3 Análise Bioquímicas.....	13
3.3.1 Análise de sacarose e açúcares totais.....	13
3.3.2 Análise de amido.....	14
3.4 Análise dos dados.....	14
4. RESULTADOS	15
4.1 Excisão de cotilédones e folhas de plântulas de <i>Canavalia ensiformis</i> (L.) DC crescidas na luz ou escuro.....	15
4.2. Análise de crescimento e de biomassa vegetal em homoenxertos de <i>C. ensiformis</i> (L.) DC crescidos na luz ou escuro.....	20
4.3. A concentração de açúcares em homoenxetos <i>Canavalia ensiformis</i> (L.) DC	24
4.3.1. Concentração de açúcares totais.....	24

4.3.2	Concetração de amido	26
4.3.3.	Concentração de sacarose	28
4.3.	Análise de crescimento e de biomassa vegetal em plantas de <i>C. ensiformis</i> (L.) DC crescidas sob manipulação da condição de luz na parte aérea e subterrânea	30
5.	DISCUSSÃO	34
5.1	O crescimento inicial de <i>Canavalia ensiformis</i> (L.) DC depende da relação entre os órgãos da planta com a luz	34
5.2	A luz regula a mobilização de fotoassimilados entre a raiz e parte aérea.....	37
5.3	As raízes podem modular a concentração de amido, sacarose e açúcares totais entre raiz e parte aérea.....	40
5.3.1	Concentração de açúcares totais nos diferentes órgãos de <i>C. ensiformis</i> (L.) DC.....	40
5.3.2	Concentração de amido nos diferentes órgãos de <i>C. ensiformis</i> (L.) DC.	41
5.3.3	Concentração de sacarose nos diferentes órgãos de <i>C. ensiformis</i> (L.) DC.	43
5.4	A incidência luminosa na raiz modula alterações no incremento de biomassa de hipocótilo em plantas de <i>C. ensiformis</i> (L) DC.	43
6.	CONCLUSÕES.....	45
7.	REFERÊNCIAS	45
	APÊNDICES.....	55

A INFLUÊNCIA DA LUZ NA PARTIÇÃO DE FOTOASSIMILADOS EM *Canavalia ensiformis* (L.) DC

RESUMO - A determinação do funcionamento da relação fonte-dreno pode otimizar o processo de produção das culturas agrícolas. No entanto, até o momento, não se sabe como a luz modula os mecanismos de sinalização na relação fonte-dreno entre raiz e parte aérea. Neste contexto, utilizou-se *Canavalia ensiformis* (L.) DC com o objetivo de verificar a interação entre os órgãos da planta em resposta à luz. Para isso, a retirada dos órgãos fonte (cotilédones ou folhas) de plantas crescidas na luz e escuro possibilitou avaliar a importância destes para a alocação de fotoassimilados. Sob as mesmas condições, a enxertia foi utilizada para avaliar a sinalização entre parte aérea e raiz. Os resultados comprovaram que no escuro o hipocótilo foi forte dreno em todos os tratamentos. Na ausência das folhas, ocorreu o acúmulo de biomassa na raiz, porém este efeito ocorreu somente nas plantas cultivadas em condição de luz. A enxertia permitiu verificar a importância dos sistemas radicular e parte aérea na partição de fotoassimilados, revelando que a luz é um sinal que torna os órgãos raiz e folhas fortes drenos, dependendo da condição ambiental em que as plantas são aclimatadas. No entanto, a iluminação direta das raízes de *C. ensiformis* (L.) DC não altera a morfometria e incremento de biomassa da raiz e dos órgãos da parte aérea

Palavras-chave: Enxertia, fotomorfogênese, síndrome de evitação à sombra, sinalização, memória genética.

THE INFLUENCE OF LIGHT ON THE PARTITION OF PHOTOASSIMILATES IN *Canavalia ensiformis* (L.) DC

ABSTRACT - Determining the functioning of the source-sink relationship can optimize the production process of agricultural crops. However, so far, it is not known how the light modulates the signaling mechanisms in the source-sink relationship between root and shoot. In this context, *Canavalia ensiformis* (L.) DC was used in order to verify an interaction between plant organs in response to light. For this, the removal of source organs (cotyledons or leaves) from plants grown in light and dark allowed us to assess their importance for a allocation of photoassimilates. Under the same conditions, grafting was used to assess the signaling between shoot and root. The results showed that in the dark the hypocotyl was a strong drain in all treatments. In the absence of leaves, there was an accumulation of biomass in the root, but this effect only occurred in plants grown under light conditions. The grafting changes verify the importance of the root and shoot systems in the partition of photoassimilates, revealing that light is a sign that makes the root organs and leaves strong drains, depending on the environmental condition in which the plants are acclimated. However, direct illumination of the roots of *C. ensiformis* (L.) DC does not change the morphometry and increment of root and organ biomass in the area.

Keywords: Grafting, photomorphogenesis, shadow avoidance syndrome, signaling, genetic memory.

1. INTRODUÇÃO

As plantas são organismos sésseis que monitoram continuamente as flutuações em seu ambiente e ajustam ativamente seu metabolismo para lidar com as variações na disponibilidade de recursos de luz e carbono (Krahmer *et al.*, 2018). A luz influencia a maioria dos processos fotobiológicos, tanto para animais, quanto para vegetais, na faixa do espectro denominado luz visível, com variação entre ~400 a ~700nm. Assim, a variação do espectro luminoso neste intervalo é a principal fonte de energia para a fotossíntese (Mawphlang e Kharshiing, 2017).

A fotossíntese é um processo primário, no qual as reações fotossintéticas pela luz produzem energia na forma de Adenosina Trifosfato (ATP) e impulsiona os processos fotossintéticos equivalentes como Hidrogênio Fosfato de Dinucleótido de Nicotinamida e Adenina (NADPH⁺) e Ferredoxina reduzida (Fd) (Eberhard *et al.*, 2008). Estes produtos são então utilizados para alimentar a fixação de carbono, bem como muitos outros aspectos do metabolismo (Demarsy *et al.*, 2018). Neste processo, as plantas utilizam energia para o desenvolvimento e produção de biomassa de todos os órgãos da planta (Wang e Ruan, 2016; Durand *et al.*, 2018).

A fixação de carbono ocorre nas folhas maduras que são tecidos fotossinteticamente ativos (Ainsworth e Bush, 2011). Entretanto, a assimilação fotossintética do carbono seja apenas um dos vários fatores que influenciam o crescimento e desenvolvimento da planta, outras etapas críticas são: a síntese e transporte de fotoassimilados a partir do tecido do mesófilo foliar, o carregamento no floema e a partição do carbono na planta (Foyer e Galtier, 1996; Lemoine *et al.*, 2013).

Neste sentido, o fluxo de fotoassimilados é direcionado pela influência global das relações fonte-dreno, uma vez que está dentro do floema, e por esta razão, não é controlado apenas pela folha fonte ou apenas pelo dreno destino, isoladamente. De acordo com Farrar (1996), o efeito sobre qualquer etapa do processo de partição do carbono afeta o fluxo do assimilado, e conseqüentemente, as relações fonte-dreno. Este modelo está de acordo com o transporte preferencial de fotoassimilados a partir da fonte para os drenos vizinhos.

O referido modelo pode sofrer alterações no fluxo depois de uma injúria ou remoção da fonte ou do dreno (Thorpe e Minchin, 1996) ou mesmo para ajustar o seu metabolismo e lidar com variações de luz e disponibilidade carbono (Krahmer *et al.*, 2018). Evidências emergentes sugerem que a sinalização de fotorreceptores e a

partição de fotoassimilados estão fortemente acoplados (Mereb *et al.*, 2020). As ligações entre as vias de sinalização da luz e o metabolismo central são pouco elucidadas (Kramer *et al.*, 2018). Entretanto, é sabido que o controle e a integração dos processos de crescimento não ocorrem isoladamente, pois a fotossíntese é sensível aos acontecimentos ao nível de toda a planta, quer por sinalização local ou através de sinais de longo alcance sistêmicos (Coupe *et al.*, 2006; Lee *et al.*, 2016).

Os efeitos da faixa de luz do espectro visível também podem alterar a morfogênese das plantas por meio de uma série de processos mediados por fotorreceptores, fenômeno conhecido como fotomorfogênese (Kami, *et al.*, 2010; Casal, 2013; Mawphlang e Kharshiing, 2017). Em outras palavras, a qualidade, intensidade, direção e duração da luz incidente são aspectos percebidos pelos fotorreceptores os quais influenciam o crescimento e desenvolvimento vegetal, sendo que o acúmulo e alocação de biomassa depende da eficiência do uso da radiação e da interceptação dos sinais da luz, os quais são definidos pela arquitetura do dossel e pela densidade das plantas (Kami *et al.*, 2010; Byrt, 2011; Li *et al.*, 2012).

Por outro lado, plantas mantidas na ausência de luz adotam uma estratégia de desenvolvimento conhecida como escotomorfogênese, no qual a alocação de recursos é normalmente direcionada para o alongamento do hipocótilo, em detrimento do crescimento dos cotilédones e raízes (Silva *et al.*, 2021). Isso indica que, após a síntese dos fotoassimilados, mecanismos complexos de sinalização da luz modula o transporte e acúmulo desses produtos para o crescimento de órgãos específicos da planta.

Neste sentido, devido aos aparentes órgãos de *C. ensiformes* (L.) DC e, portanto, fácil manipulação das técnicas de excisão de órgãos e de enxertia, além de rápido crescimento inicial, essa espécie foi utilizada neste trabalho para compreender a influência da luz na partição de fotoassimilados na planta.

Dessa forma, a hipótese do presente trabalho é que, a alteração do regime de luz regula a alocação de fotoassimilados para os diferentes órgãos de *Canavalia ensiformis* (L.) DC. Assim, o objetivo deste trabalho foi estudar a alocação de fotoassimilados em diferentes órgãos observando a influência de cada um dos órgãos e da presença e ausência de luz.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. Relação fonte-dreno

As plantas são seres autotróficos e realizam fotossíntese para converter CO₂ em carboidratos, compostos orgânicos envolvidos na maioria das vias metabólicas e de sinalização que controlam, entre outros, o crescimento e o desenvolvimento das plantas (Paul e Foyer, 2001; MacNeill *et al.*, 2017).

Os fotoassimilados produzidos são distribuídos entre os diferentes órgãos dreno da planta ou podem ser transitoriamente armazenados como amido em cloroplastos ou sacarose no vacúolo, e depois remobilizado quando a demanda do dreno exceder a oferta fotossintética de carbono como, por exemplo, durante a noite (Smith e Stitt, 2007; Graf e Smith, 2011).

A distribuição de biomassa entre os diferentes órgãos de uma planta é o resultado de um conjunto de processos metabólicos e de transporte, que governam o fluxo de assimilados através de um sistema fonte-dreno (Duarte e Peil, 2010).

De modo geral, são considerados fonte, as regiões capazes de produzir ou fornecer fotoassimilados como, as folhas adultas completamente expandidas e órgãos de reserva durante a fase de exportação. Drenos são regiões que necessitam importar carboidrato para suas funções metabólicas, tais como as raízes, tubérculos, frutos em desenvolvimento e folhas jovens, imaturas (Paul e Foyer, 2001; Durand *et al.*, 2018, Hennion *et al.*, 2019, Chang e Zhu, 2017).

Entretanto, a força relativa do dreno altera a distribuição de fotoassimilados conforme o crescimento da planta e em resposta a efeitos de vários fatores abióticos (estresse hídrico e salino, deficiência mineral, CO₂, luz, temperatura, ar e poluentes do solo) e fatores bióticos (micróbios mutualísticos e patogênicos, vírus, pulgões e plantas parasitas) (Lemoine *et al.*, 2013).

Por exemplo, durante o crescimento vegetativo, as raízes e as folhas imaturas funcionam como fortes drenos, mas, após a transição para o crescimento reprodutivo, a força do dreno passa a favorecer os órgãos florais e, eventualmente, o desenvolvimento da semente e do fruto. No entanto, se em qualquer estágio do ciclo de vida, os nutrientes se tornam limitados, mais carbono pode ser alocado às raízes para aumentar a aquisição de minerais no solo, resultando em uma mudança no

balanço relativo do dreno e na partição de carbono entre os órgãos da planta (Egball e Maranville, 1993).

Assim, para melhor compreender a relação entre partição dos fotoassimilados e crescimento é necessário considerar três importantes etapas: a produção dos fotoassimilados, o transporte destes e a sua alocação para órgãos dreno (Osório *et al.*, 2014). Os açúcares, produtos finais da fotossíntese, têm uma função vital de sinalização e modulam uma série de processos importantes durante o crescimento e desenvolvimento das plantas, incluindo germinação de sementes, transição floral, amadurecimento de frutas, embriogênese e senescência (Rolland *et al.*, 2002; León e Sheen, 2003), sendo que esses processos estão interligados com muitas vias de respostas moduladas por fatores ambientais, entre as quais a luz é um dos componentes importantes (Gibson, 2005; Rook *et al.*, 2006).

Entre os açúcares sintetizados em uma planta, apenas alguns são transportados no floema por longas distâncias, qualquer que seja a espécie e o tipo de carregamento do floema considerado (via simplásicas ou apoplástica). Em todos os casos, a sacarose é a principal forma de carbono encontrada no floema e transportado ao longo da planta, no sentido fonte-dreno (Lemoine *et al.*, 2013).

Assim, o transporte e a partição de açúcares sintetizados nas folhas fototróficas (fonte) para órgãos heterotróficos (dreno) através do floema são os principais parâmetros que controlam a produtividade das culturas (Ainsworth e Bush, 2011) e o particionamento é considerado um dos principais determinantes do rendimento das plantas.

2.2. A influência da luz na relação fonte-dreno

As plantas detectam e respondem a diversos sinais ambientais, entre eles a luz. A quantidade (intensidade e fotoperíodo) e a qualidade da luz (composição espectral) afetam a fisiologia da planta e interação com outros parâmetros ambientais e fatores de cultivo na determinação do crescimento e desenvolvimento da planta (Casal e Yanovsky, 2004; Demarsy *et al.*, 2018; Saijo e Loo, 2019).

Além de seu papel fundamental na fotossíntese, o padrão de luz percebido pela planta pode ser uma fonte de informação sobre o ambiente circundante ao longo do ciclo de vida da planta para controlar uma grande variedade de respostas fisiológicas,

em um processo conhecido como fotomorfogênese (Kami *et al.*, 2010; Demarsy *et al.*, 2018).

No geral, as flutuações em aspectos do espectro de luz (por exemplo, intensidade, composição, periodicidade e ângulo de incidência) são percebidas pelos fitocromos, que detectam comprimentos de onda específicos do espectro de luz (Kami *et al.*, 2010).

O ambiente de crescimento desempenha um papel fundamental na determinação do equilíbrio entre a fonte e o dreno. Em condições não estressantes, a luz é particularmente importante, pois é a força motriz da fotossíntese (Li *et al.*, 2015) e toda produção de biomassa depende da atividade fotossintética da fonte (Yano *et al.*, 2002).

2.3. Enxertia

A enxertia é uma técnica pela qual duas ou mais partes de plantas são unidas por tecidos regenerados para a formação de uma única planta (Almansa *et al.*, 2018; Rasool *et al.*, 2020). A porção que irá originar a parte aérea é denominada enxerto, e o sistema radicular, porta-enxerto (Wang, 2011).

As combinações de enxertia podem variar entre autoenxerto, o enxerto entre as mesmas plantas da mesma espécie; homoenxerto, enxerto entre plantas diferentes da mesma espécie e heteroenxerto, o enxerto entre plantas de diferentes espécies (Yeoman e Brown, 1976).

Esta técnica é realizada na agricultura desde o início da civilização. Registros históricos revelaram que os antigos chineses e gregos a praticam desde 1560 a.C (Melnik e Meyerowitz, 2015). Desde então, as técnicas de enxertia foram continuamente desenvolvidas e aprimoradas.

O método de propagação assexuada de plantas é amplamente utilizado para o manejo das condições de estresse biótico e abiótico, limitantes à produção agrícola e tem sido usada com sucesso, no manejo de doenças como *Verticillium*, *Fusarium*, *Ralstonia*, nematóides das galhas e vários patógenos transmitidos pelo solo (Sabatino *et al.*, 2018), entre outros.

Além do seu uso aplicado à produção agrícola, a enxertia tornou-se uma abordagem experimental para o estudo da biologia das plantas tendo, inicialmente, *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh como organismo modelo (Flaishman *et al.*, 2008).

Assim, a enxertia tem sido usada para estudar muitos processos internos das plantas, principalmente aqueles relacionados aos processos de sinalização à longa distância como, transporte de moléculas (Ivanchenko *et al.*, 2015 ; Jin *et al.*, 2015; Ali *et al.*, 2016), sinalização entre órgãos (Notaguchi e Okamoto 2015 ; Notaguchi *et al.*, 2015), captação de nutrientes (Bautista *et al.*, 2011; Kumari *et al.*, 2015 ; Martínez-Andújar *et al.*, 2016), tolerância de metais pesados (Chen, 2006) e modificações de enxerto e porta-enxerto, em resposta a fatores ambientais (Chen *et al.*, 2016).

Dentre tais fatores, a luz é um indicador chave das condições ambientais para o crescimento e desenvolvimento da planta (Demarsy *et al.*, 2018; Saijo e Loo, 2019). Estudos utilizando a enxertia em *A. thaliana* (L.) Heynh utilizando mutante HY5 para revelar informações da regulação de processos fotodependentes nas plantas. O fator de transcrição bZIP, HIPOCOTILO ELONGADO (HY5), regula o crescimento da planta e a absorção de nitrato, em resposta à Luz (Chen *et al.*, 2016). Assim, neste estudo a técnica de enxertia foi utilizada para estudar o efeito da luz na comunicação órgão a órgão em plantas de *C. ensiformis* (L) DC.

2.4. Síndrome de evitação à sombra

As plantas detectam e respondem constantemente a uma série de sinais ambientais. Dentre esses sinais, a luz é um indicador das condições ambientais para o crescimento e desenvolvimento da planta (Demarsy *et al.*, 2018; Saijo e Loo, 2019).

Os sinais de luz são percebidos por fotorreceptores de transdução de informação especializados que incluem os fitocromos que percebem a luz vermelho (V) e vermelho distante (VE), os criptocromos, fototropinas e a família ZEITLUPE (ZTL) que percebe a luz azul e ultravioleta (UV-A), e UVR8 que percebe a luz UV-B. Os fitocromos são sintetizados em sua forma biologicamente inativa, chamado fitocromo vermelho (V). O Fv sob exposição da luz vermelha é convertido a sua forma biologicamente ativa, chamado fitocromo vermelho-extremo (VE) (Franklin, 2008).

Em ambientes de luz natural, o fitocromo existe em um equilíbrio dinâmico das formas Fv e Fve, sendo que as proporções relativas de cada uma são determinadas pela qualidade da luz ambiente. O parâmetro comumente adotado para descrever a qualidade da luz de ambientes naturais é a razão da irradiância dos fótons na região vermelha do espectro (denominada razão V:VE) (Franklin, 2008).

Entretanto, quando sujeitas ao sombreamento como, por exemplo, em ambientes de alta densidade vegetal, as plantas experimentam uma redução na proporção dos comprimentos de onda de vermelho para vermelho distante (Fv: Fve), percebido pelos fitocromos, e inicia um conjunto de respostas conhecidas como, síndrome de evitação de sombra (Franklin, 2008; Martínez-García *et al.*, 2014).

Essas respostas adaptativas incluem o alongamento rápido de caules e pecíolo, a reorientação ascendente das folhas (hiponastia de folha), conteúdo reduzido de clorofila na folha e aumento da dominância apical (Casal 2013; Franklin 2008; Martínez-García *et al.*, 2014). No entanto, se o sinal de redução da razão Fv: Fve persistir e a planta for incapaz de ultrapassar a vegetação concorrente, a floração é acelerada para promover a formação de sementes e aumentar a probabilidade de reprodução (Franklin, 2008).

Os fitocromos não são os únicos fotorreceptores que participam da percepção da planta à condição de presença ou ausência de luz (Melo, 2021). Os criptocromos (CRYs) estão envolvidos na repressão da evitação à sombra mediado pela luz azul, regulando a abundância e atividade de PIF (de Wit *et al.*, 2016; Pedmale *et al.*, 2016). A atividade de PIF é aumentada diretamente através da inativação de CRY e indiretamente através da inibição aliviada de COP1, o que aumenta a degradação de reguladores negativos de PIF, incluindo HFR1 e HY5 (de Wit *et al.*, 2016). A inibição das respostas à sombra mediada por UV-B ocorre através da degradação de PIF4 e PIF5 (Hayes *et al.*, 2014). Além destes, existem evidências de que junto ao phyB e ao UVR8, as fototropinas também atuam na repressão do estiolamento quando a planta é desestimulada ao crescimento acelerado em razão da sua exposição ao pleno sol ou a uma condição de menor perigo de sombreamento (Melo, 2021).

2.5. *Canavalia ensiformis* (L.) DC

C. ensiformis (L.) DC é uma leguminosa pertencente à família Fabaceae. O gênero *Canavalia* é representado por cerca de 60 espécies e tem distribuição pantropical, com centro de diversidade na região neotropical, onde estão presentes cerca de 40 espécies (Sauer, 1964; Aymard e Cuello 1991). No Brasil, ocorrem 17 espécies, sendo o Cerrado e a Mata Atlântica os domínios com a maior diversidade do gênero (Queiroz e Snak, 2016).

No Brasil, a espécie *C. ensiformis* (L.) DC é popularmente conhecida como, feijão-de-porco, feijão bravo ou fava brava, entre outros (Lorenzi e Matos, 2008). É uma leguminosa arbustiva anual ou bianual, herbácea, crescimento ereto e que atinge de 0,60 a 1,2m de altura.

As folhas são alternadas, trifoliolada com folíolos grandes, elíptico-ovais, de cor verde escura, com nervuras proeminentes. A inflorescência é do tipo racemo com flores grandes de cor violácea ou roxa. A floração ocorre entre dois e três meses após a germinação. Suas vagens são achatadas, atingem cerca de 20 cm e podem conter de 4 a 18 sementes grandes de cor branca de formato arredondado ou ovalado (Lopes, 2000).

A espécie é amplamente utilizada na cobertura vegetal e para a adubação verde, dada as características de elevada produção de biomassa (Lopes, 2000; Zanella *et al.*, 2004) e rápido crescimento inicial (Alvarenga *et al.*, 1995; Duarte Júnior e Coelho, 2008).

C. ensiformes (L.) DC também apresenta características desejáveis para fitorremediação, que incluem todas as descritas anteriormente, acrescidas a fácil adaptação às condições adversas do solo (Espindula *et al.*, 2005; Romeiro *et al.*, 2007). Estudos recentes também identificaram a adaptação dessa espécie em solos contaminados com herbicidas (Silva *et al.*, 2021) e alta tolerância a metais como chumbo (Puga *et al.*, 2015) e Zinco (Puga *et al.*, 2015).

3. MATERIAL E MÉTODOS

Este trabalho constitui três experimentos: Experimento I – excisão dos órgãos cotilédones e folhas, que teve o objetivo de identificar o efeito de cada um dos órgãos na partição de fotoassimilados; Experimento II – Uso da técnica de Enxertia com o objetivo de identificar o efeito da luz na partição de fotoassimilados entre a parte aérea e na raiz, e; Experimento III – Iluminação das raízes, onde foi manipulada a incidência da luz na porção da raiz, com objetivo verificar o efeito da fotomorfogênese da raiz no crescimento da planta.

3.1 Material vegetal e condições de cultivo

O material vegetal para os três experimentos foi obtido por meio de sementes de *C. ensiformis* (L.) DC semeadas em vasos de polietileno com capacidade para 1 L, na proporção 1:1 (v:v) da mistura de substrato comercial (Bioplant[®], Nova Ponte, MG, Brasil) e vermiculita[®], tendo sido colocada uma semente por vaso, semeadas cerca de 5 mm de profundidade no substrato. Os vasos foram mantidos em temperatura ambiente para embebição e sincronização da germinação das sementes por um período de 24 h, para então serem acondicionados em ambientes de luz e escuro contínuo.

a) Experimento I – excisão de órgãos (cotilédones e folhas)

Neste experimento de retiradas dos órgãos, na presença de luz, os vasos permaneceram em uma câmara de crescimento (25°C, fotoperíodo de 12 h e intensidade luminosa de 250–400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Para o tratamento em escuro contínuo, os vasos foram mantidos na ausência total de luz. As remoções dos órgãos das plantas crescidas na luz e escuro foram realizados cinco dias após a emergência, em plantas com altura uniforme (~ 10 cm). Os cotilédones e as folhas, em seus respectivos tratamentos, foram cortados verticalmente com auxílio de uma lâmina. As folhas foram cortadas no limite pecíolo-caule (Figura Suplementar 1).

O delineamento experimental adotado foi o inteiramente casualizado, em esquema fatorial 3 × 2, sendo um fator a condição da planta (plantas inteiras, plantas sem cotilédones e plantas sem folhas, e o segundo fator os regimes de luz (presença ou ausência), com dez repetições para cada tratamento.

As plantas foram coletadas para análise 7 dias após a remoção dos órgãos, durante o estágio vegetativo V₂, ou seja, quando ocorreu a abertura e o crescimento das folhas primárias, as quais, totalmente expandidas, ficaram na posição horizontal (Oliveira *et al.*, 2018). Todos os vasos foram irrigados diariamente, mantendo a capacidade máxima de retenção de água do substrato.

b) Experimento II – Uso da técnica de Enxertia

Neste experimento de enxertia de plantas, na presença de luz, os vasos permaneceram em uma câmara de crescimento (25°C, fotoperíodo de 12 h e

intensidade luminosa de 250–400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Para o tratamento em escuro contínuo, os vasos foram mantidos na ausência total de luz. A enxertia em fenda cheia foi realizada em plantas crescidas na luz e escuro, cinco dias após a emergência com altura uniforme das plantas (~10 cm), adaptando o procedimento descrito por Nisar *et al.* (2012) para enxertia de plantas.

O caule foi cortado horizontalmente logo acima da inserção da raiz utilizando uma lâmina e, imediatamente, colocado em uma béquer contendo água estéril. Uma incisão vertical (~ 1 cm) foi realizada no porta-enxerto, sendo que o enxerto foi cortado em forma de bisel. As extremidades cortadas do enxerto e porta-enxerto foram anexadas e envolvidas com uma fita crepe 16 mm ao redor do enxerto. O suporte de um bastão foi fornecido à planta (Figura Suplementar 2).

O delineamento experimental adotado foi o inteiramente casualizado, com 4 tratamentos provenientes de plantas resultantes de combinações de enxerto e porta-enxerto cultivados na condição de luz e escuro (Figura 1), com dez repetições em cada tratamento. Após a enxertia, todos os homoenxertos foram mantidos do escuro. As plantas foram coletadas para análise 10 dias após a emergência (DAE), durante o estágio vegetativo V_2 (Oliveira *et al.*, 2018).






Enxerto	Porta-enxerto	Tratamentos
Luz	Luz	 ₁  Plantas crescidas na luz  Plantas crescidas no escuro
Escuro	Escuro	 ₂
Luz	Escuro	 ₃
Escuro	Luz	 ₄

Figura 1. Combinações enxerto/porta-enxerto de plantas de *Canavalia ensiformis* (L.) DC. cultivadas nas condições de luz e escuro: (1) Luz/Luz, (2) Escuro/Escuro, (3) Luz/Escuro, (4) Escuro/Luz.

c) Experimento III – Iluminação das raízes

Neste experimento de iluminação das raízes, os vasos foram mantidos em temperatura ambiente até a emergência das plântulas. Após a emergência, 24 plântulas

foram transplantadas separadamente para recipientes de plástico transparentes de 300 mL que continham solução nutritiva padrão de Hoagland e Arnon (1950), fornecendo os seguintes macronutrientes (mg L^{-1}): N= 210; P= 31; K= 234; Ca= 200; Mg= 48; S= 64, utilizando as respectivas fontes, KH_2PO_4 ; KNO_3 ; $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, juntamente com os micronutrientes (mg L^{-1}): B= 0,5; Mn= 0,5; Zn= 0,05; Cu= 0,02; Mo= 0,01; Fe= 5; Cl= 0,7; S= 2,9, com as seguintes fontes, H_3BO_3 ; $\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$; ZnCl_2 ; CuCl_2 ; $\text{H}_2\text{MoO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$; Fe - EDTA. A solução nutritiva foi aerada diariamente via mangueira acoplada a um compressor de ar, e o pH ajustado na faixa de 5,8 e 6,2, usando-se, respectivamente, HCl ou NaOH a $0,5 \text{ mol L}^{-1}$, quando necessário. O volume de solução nutritiva de cada recipiente foi trocado a cada cinco dias.

Assim, seis potes por tratamento foram transportados para uma câmara de crescimento que consistia em quatro caixas de plástico preto ($57 \times 41 \times 35 \text{ cm}$) e uma parte superior de madeira ($60 \times 49 \times 32 \text{ cm}$) contendo uma placa móvel de madeira ($60 \times 49 \times 32 \text{ cm}$) suspensa por fio de nylon. No fundo da caixa, treze fitas adesivas LED branca ($60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) com comprimento de 30 cm foram instalados e espaçados de 3 cm entre si para distribuição homogênea da luz no interior das câmaras.

Do mesmo modo, o conjunto de lâmpadas Led's foi instalado na placa móvel de madeira, da parte superior, a qual foi suspensa a medida que as plantas se desenvolviam, para manter uma distância média de 15 cm entre as plantas e a fonte de luz. Em todos os tratamentos, as plantas cresceram por 14 dias sob temperatura média de 25°C ($\text{SD} \pm 3,5^\circ\text{C}$) e uma umidade relativa de 65% ($\text{SD} \pm 14,8\%$) sob fotoperíodo de 12 h (Luz: escuro). O delineamento experimental adotado foi o inteiramente casualizado, com 4 tratamentos (Figura 2) e seis repetições em cada tratamento. As plantas foram coletadas para análise 10 dias após a emergência (DAE) (Figura Suplementar 3).


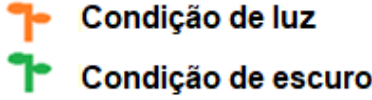



Parte aérea	Raiz	Tratamentos
Luz	Luz	 
Escuro	Escuro	
Luz	Escuro	
Escuro	Luz	

Figura 2. Iluminação da parte aérea ou raiz de plantas de *Canavalia ensiformis* (L.) DC. cultivadas nas condições de luz ou escuro, sendo (1) Luz-Luz, (2) Escuro-Escuro, (3) Luz-Escuro, (4) Escuro-Luz.

3.2 Avaliações

3.2.1 Crescimento

Para cada experimento de retirada de órgão e enxertia de plantas, o comprimento da raiz, hipocótilo, epicótilo, pecíolo, folhas e raízes foram determinados usando uma régua graduada em cm. As folhas foram divididas em pecíolo e lâmina foliar. Nas folhas, o comprimento foi definido como a distância entre o ponto de inserção do pecíolo na lâmina foliar e a extremidade oposta da folha e a largura como a maior dimensão perpendicular ao eixo do comprimento. A área foliar (AF) foi calculada como produto das duas dimensões, comprimento (C) e largura (L). A área cotiledonar foi calculada seguindo o mesmo método adotado para folhas.

No experimento de iluminação das raízes, o comprimento do hipocótilo, epicótilo, pecíolo e raízes foram determinados usando uma régua graduada em cm. Para mensurar a área de cotilédones e folhas, os órgãos foram escaneados usando um scanner fotográfico Epson Perfection V700, e ambos foram medidos usando o software NIH ImageJ (NIH, Bethesda, MD, EUA, disponível em: <http://imagej.nih.gov/ij>).

Para cada um dos tratamentos, após medição dos órgãos, o material foi acondicionado em sacos de papel previamente identificados e levado à estufa com circulação forçada de ar a 50°C por 48 h, sendo posteriormente, determinada a massa seca da parte aérea (MSPA) e das raízes (MSR), utilizando balança analítica (Denver Instrument Company® AA-200) com precisão de 0,0001 g.

3.3 Análise Bioquímicas

A análise bioquímica foi realizada com os homoenxertos de *Canavalia ensiformis* (L.) DC. resultantes das combinações de porta-enxerto e enxerto cultivados na condição de luz e escuro (luz/luz; escuro/escuro; luz/escuro; escuro/luz).

3.3.1 Análise de sacarose e açúcares totais

Para realizar a análise de sacarose e açúcares totais, foram utilizadas diferentes partes das plantas (raízes, hipocótilo, epicótilo, cotilédone e folhas) coletadas aos 14 dias após a emergência. Para a extração, 50 mg de peso seco moído foi incubado por 24 h em 1 mL de solução MCW (60% metanol, 25% clorofórmio e 15% água v / v) a 4 °C. Posteriormente, o material foi centrifugado a 10.000 rpm por 10 min a 4 °C. Após 24 h, uma alíquota de 400 µL foi transferida para um tubo limpo, ao qual foi adicionado 100 µL de clorofórmio e 150 µL de água deionizada. A fase aquosa foi retirada para as análises de sacarose e açúcares totais.

A sacarose foi analisada de acordo com Van Handel (1968). Em 100 µL de sobrenadante, foram adicionados 500 µL de KOH 30% (p / v) e 2 mL de H₂SO₄ puro. A mistura reacional foi aquecida em banho maria a 100 ° C por 10 min. Os tubos foram resfriados por 15 minutos, e a absorbância feita em 490 nm usando um espectrofotômetro. A análise de açúcares totais foi realizada de acordo com metodologia proposta por Dubois *et al.* (1951). Para 100 µL de sobrenadante, foram adicionados 500 µL de fenol a 5% (p / v) e 2 mL de H₂SO₄ puro. Os tubos foram deixados para resfriar por 10 min, e a absorbância lida em em 490 nm por meio de um espectrofotômetro. Os resultados da análise de sacarose e açúcares totais foram calculados com base em uma curva de calibração usando 1 mg mL⁻¹ de glicose. Os dados foram expressos em termos de acúmulo em cada parte da planta, e mg de sacarose/parte da planta e mg de açúcar total/parte da planta.

3.3.2 Análise de amido

Os teores de amido foram determinados pelo método da antrona, adaptado de Passos (1996). Os sedimentos da extração de açúcares, após a secagem, foram transferidos para tubos de centrífuga, aos quais adicionou-se 500 μL da solução de NaOH 0,5 mol L^{-1} , e centrifugou-se a 1.000 g por 15min. Uma alíquota de 0,1 mL foi retirada do sobrenadante e colocada em tubos de ensaio, e 5 ml da solução de antrona foram colocadas em cada tubo. Os valores de absorbância foram lidos no espectrofotômetro em 625 nm. Os resultados da análise de amido foram calculados com base em uma curva de calibração usando 1 mg mL^{-1} de glicose.

3.4 Análise dos dados

Para o experimento de retirada de órgão, os dados foram submetidos a análise de variância bidirecional (ANOVA 2-way) para detectar efeitos significativos da retirada de órgãos (cotilédones ou folhas), condição ambiental (luz ou escuro) e suas interações, e as médias comparadas pelo teste de Tukey (significância em $p \leq 0,05$), fazendo-se uso do software Agroestast® versão 1.1.0.711 (Barbosa e Maldonado Júnior, 2015). Os resultados foram representados como a média e o erro padrão da média ($n = 10$).

Para cada um dos experimentos de enxertia de plantas, bioquímica de plantas e iluminação de raízes, a relação entre as variáveis foi avaliada por meio de Análise de Componentes Principais (PCA). As médias das variáveis foram comparadas por meio da Análise de Variância de 2 fatores (ANOVA 2-way, nível de significância $\alpha = 0,05$) seguida do teste t de Student ou Tukey HSD como testes post-hoc quando adequados. As análises estatísticas foram realizadas no software JMP versão 14 (<https://www.jmp.com/>).

4. RESULTADOS

4.1 Excisão de cotilédones e folhas de plântulas de *Canavalia ensiformis* (L.) DC crescidas na luz ou escuro

No estágio V_2 de plantas de *C. ensiformis* (L.) DC, comparado ao controle, a retirada dos cotilédones não alterou o comprimento da raiz e hipocótilo, sendo que o fator luz não influenciou tais respostas (Figura 3 A e B). Por outro lado, em comparação as plantas inteiras, a retirada de cotilédones diminuiu o comprimento do epicótilo, pecíolo e a área foliar, efeito observado em ambas as condições de cultivo, com efeito mais acentuado no escuro (Figura 3 D). Assim, na ausência completa de luz, observou-se a diminuição no comprimento do epicótilo (- 43,75%), pecíolo (-68,45%) e área foliar (- 55.37%) (Figura 3 D, E e F).

Neste estágio inicial do cultivo, quando comparadas às plantas inteiras, a excisão das folhas aumentou o comprimento de raiz (42,59%) e hipocótilo (6,8%) efeito ocorrido apenas em plantas cultivadas no escuro (Figura 3 A e B). Em contraste, reduziu o tamanho do epicótilo (-36,28%) de plantas crescidas no escuro (Figura 3 D). De outro modo, a retirada das folhas não alterou as características morfométricas dos cotilédones na condição de escuro (Figura 3 C e F). A excisão de folhas das plantas cultivadas no escuro, alongou os órgãos abaixo dos cotilédones.

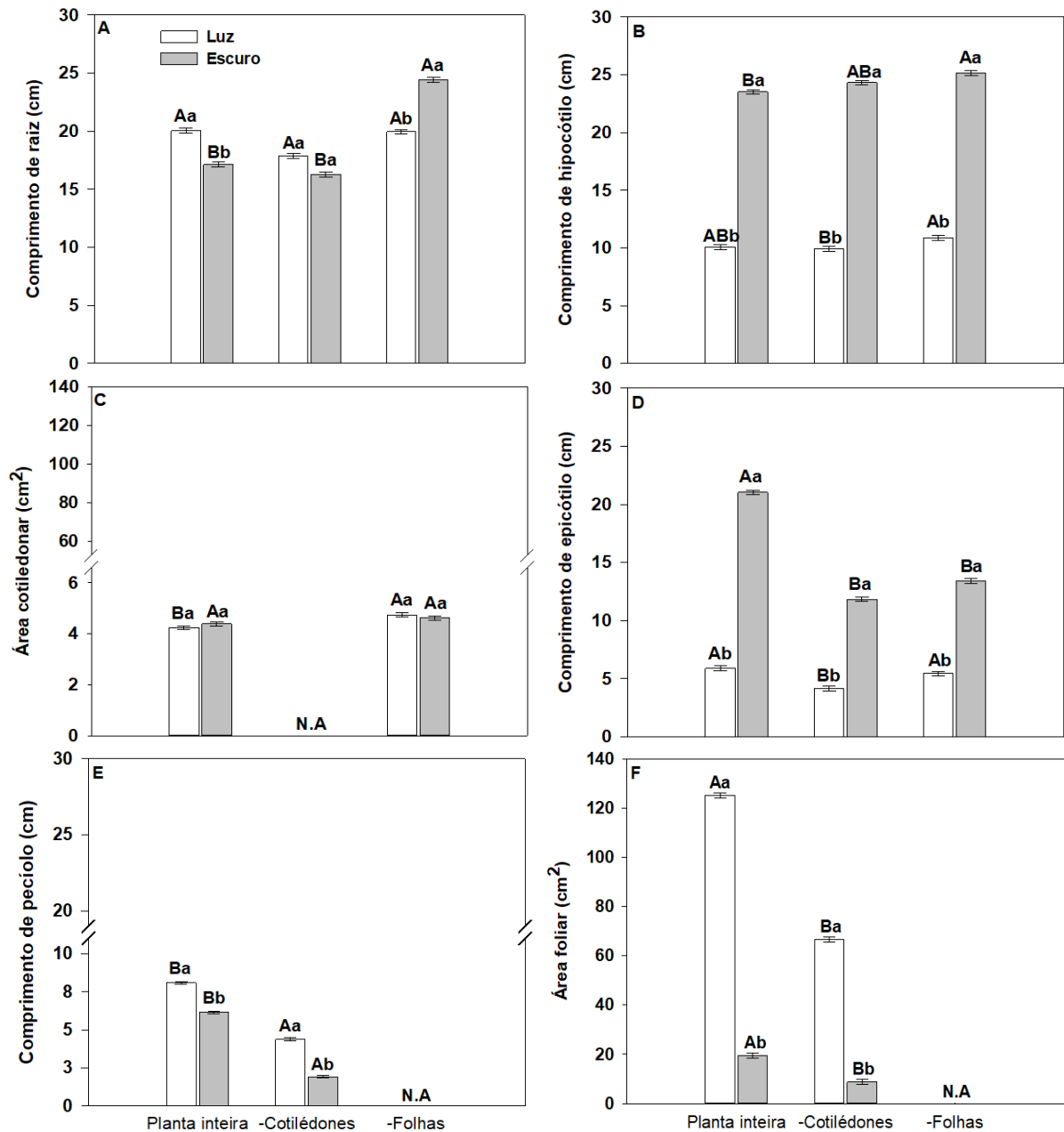


Figura 3. Análises do crescimento de plantas de *Canavalia ensiformis* (L.) DC. cultivadas em diferentes tratamentos (plantas intactas, sem (-) cotilédones ou folhas) submetidas as condições de luz ou escuro. Comprimento de raiz (A). Comprimento de hipocótilo (B). Razão comprimento: largura de cotilédones (C). Comprimento de epicótilo (D). Comprimento de pecíolo (E). Razão comprimento: largura de folhas (F). Os valores correspondem às médias de cada tratamento. Letras maiúsculas comparam as médias entre os tratamentos na mesma condição de cultivo (luz ou escuro). Letras minúsculas comparam as médias dentro dos tratamentos nas diferentes condições de cultivo (luz ou escuro). Letras iguais não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$). N.A. = não avaliado. *P* valores para ANOVA são descritos na Tabela Suplementar 1 (Apêndice).

Em relação a biomassa de *C. Ensiformis* (L.) DC, neste estágio do cultivo, a excisão dos cotilédones diminuiu a biomassa da raiz e hipocótilo, independente da condição de luz ou escuro (Figura 4 A e B). De modo contrário, retirar folhas aumentou a biomassa da raiz, com efeito exacerbado na presença de luz (Figura 4 A). Portanto, o fator luz é muito expressivo na partição de fotoassimilados para raiz. No hipocótilo, o incremento acentuado de biomassa foi registrado nas plantas aclimatadas no escuro (Figura 4 B).

A excisão dos cotilédones reduziu a biomassa do epicótilo, enquanto retirar ou não folhas, não alterou a partição de fotoassimilados para esta região (Figura 4 D e F). Retirar os cotilédones também diminuiu a biomassa de pecíolo e folhas em comparação as plantas inteiras, nas condições de luz e escuro (Figura 4 E e F). A excisão das folhas, que são fortes drenos na fase inicial de *C. ensiformis*, levou a um acúmulo de biomassa dos cotilédones sob condições de luz e escuro, uma vez que as reservas armazenadas não foram mobilizadas (Figura 4 C).

Entretanto, a luz modulou respostas diferentes em relação a biomassa. Na presença de luz, a biomassa do epicótilo das plantas sem folhas não diferiu daqueles de plantas com folhas, enquanto hipocótilo teve aumento de biomassa (21,4%), em comparação a plantas intactas. De modo contrário, a luz levou redução da biomassa no hipocótilo (16,96%) das plantas sem cotilédones (Figura 4 B e D).

Portanto, os resultados revelam que a retirada dos cotilédones reduziu biomassa em todos os órgãos da planta. Na condição de luz, e ausência dos cotilédones, houve incorporação de biomassa nas folhas, correspondendo a 44,50% da biomassa total da planta (Figura G). Entretanto, o acúmulo de carbono nas folhas pode significar alta produção de fotoassimilados, o que tornaria órgão fonte e não mais dreno como, nas plantas inteiras.

No escuro, a alocação de fotoassimilados para o hipocótilo seguido pela incorporação de biomassa, certamente ocorreu em detrimento de pecíolo e folhas. Portanto, na ausência total de luz, a biomassa de hipocótilo corresponde a 59,19% da biomassa total da planta, sendo este o mais forte órgão dreno da planta.

De outro modo, a retirada das folhas aumentou significativamente a biomassa seca em todos os órgãos das plantas cultivadas em ambas as condições de cultivo, exceto da raiz, onde a luz modulou maior incremento de biomassa, e no epicótilo em que biomassa não diferiu das plantas intactas, independente do fator luz.

Nas plantas sem folhas, os cotilédones são órgãos fonte, independente da condição de luz ou escuro. Nas plantas crescidas na luz, a raiz e hipocótilo são fortes drenos. No escuro, raiz e hipocótilo são drenos. Portanto, o controle da partição dos fotoassimilados depende da presença ou ausência de regiões da planta e das condições de luz e escuro a que elas são submetidas. O resumo dos resultados obtidos é apresentado na Tabela Suplementar 2 do Apêndice e na Figura Suplementar 4.

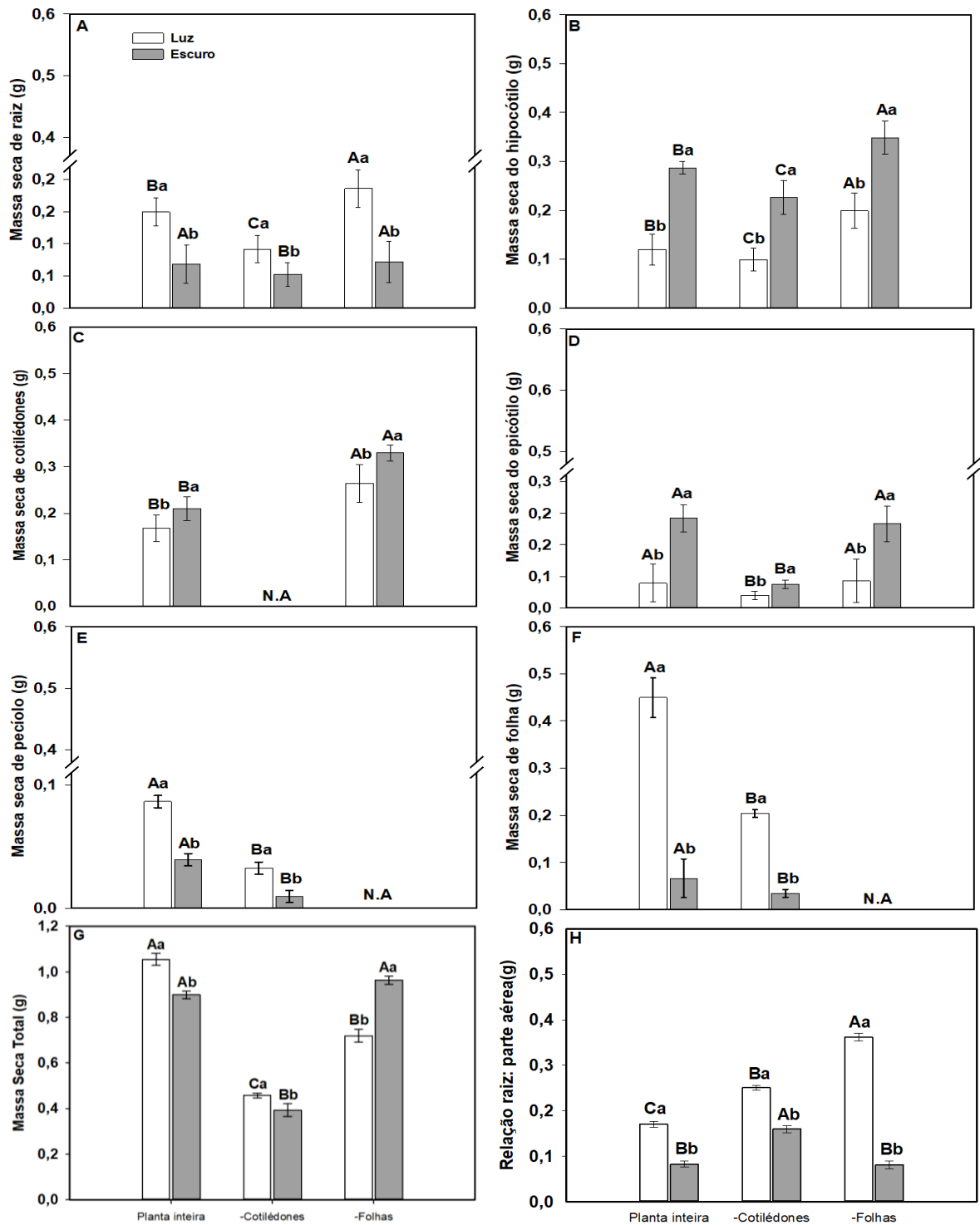


Figura 4. Massa seca de plantas de *Canavalia ensiformis* (L.) DC. cultivadas em diferentes tratamentos (plantas intactas, sem (-) cotilédones ou folhas) submetidas as condições de luz ou escuro. Massa seca de raiz (A). Massa seca de hipocótilo (B). Massa seca de cotilédones (C). Massa seca de epicótilo (D). Massa seca de pecíolo (E), Massa seca de folhas (F), Massa Seca Total (G) e Relação Raiz: parte aérea (H). Os valores correspondem às médias de cada tratamento. Letras maiúsculas comparam as médias entre os tratamentos na mesma condição de cultivo (luz ou escuro). Letras minúsculas comparam as médias dentro dos tratamentos nas diferentes condições de cultivo (luz ou escuro). Letras iguais não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$). N.A. = não avaliado. *P* valores para ANOVA são descritos na Tabela Suplementar 1 (Apêndice).

4.2. Análise de crescimento e de biomassa vegetal em homoenxertos de *C. ensiformis* (L.) DC crescidos na luz ou escuro

Nos homoenxertos de plantas jovens de *C. ensiformis* (L.) DC, o porta-enxerto apresentou efeito dominante sobre o enxerto, conforme evidenciado pelas diferenças morfométricas de hipocótilo, epicótilo e pecíolo (Figura 5 B, D e E, inseridas), e na incorporação de biomassa de hipocótilo, epicótilo, pecíolo e folhas, pois ambas as variáveis independeram do efeito do enxerto (Figura 6 B, D, E e F, inseridas).

De modo contrário, nas raízes e cotilédones, o efeito do enxerto modulou o incremento de biomassa nesses órgãos (Figura 6 A, inserida). Embora não tenha sido observado a interação entre porta-enxerto e enxerto, observamos o efeito de ambos no comprimento de epicótilo e pecíolo (Figura 5 D e E, inserida) e na incorporação de biomassa dos cotilédones (Figura 6 C, inserida).

Além do efeito dominante do porta-enxerto, a morfometria dos órgãos variou de acordo com as diferentes condições de luz a que as plantas de origem dos homoenxertos foram submetidas. Nas plantas resultantes de combinações de homoenxertos, onde o porta-enxerto é proveniente de plantas cultivadas na luz (luz/luz e escuro/luz), o efeito da luz determinou o alongamento do pecíolo e expansão da área foliar (Figura 5 E e F). Para estes órgãos, o tratamento (escuro/luz) não diferiu do controle (luz/luz). Embora não tenha ocorrido a interação entre porta-enxerto e enxerto, o efeito da luz sobre o enxerto também determinou o alongamento destes órgãos.

Efeito contrário ocorreu no alongamento do epicótilo e hipocótilo. Nestes órgãos, o efeito dominante do porta-enxerto foi proveniente de plantas cultivadas no escuro (escuro/escuro e luz/escuro) em relação ao controle (luz/luz) (Fig. 5 B e D). Nenhuma diferença significativa foi observada nos efeitos do porta-enxerto e enxerto na morfometria dos cotilédones, independente da condição de cultivo das plantas que originaram os homoenxertos (Tabela Suplementar 2, Apêndice A). Não houve interação entre porta-enxerto e enxerto para nenhuma das variáveis morfométricas analisadas (Tabela Suplementar 3 do Apêndice).

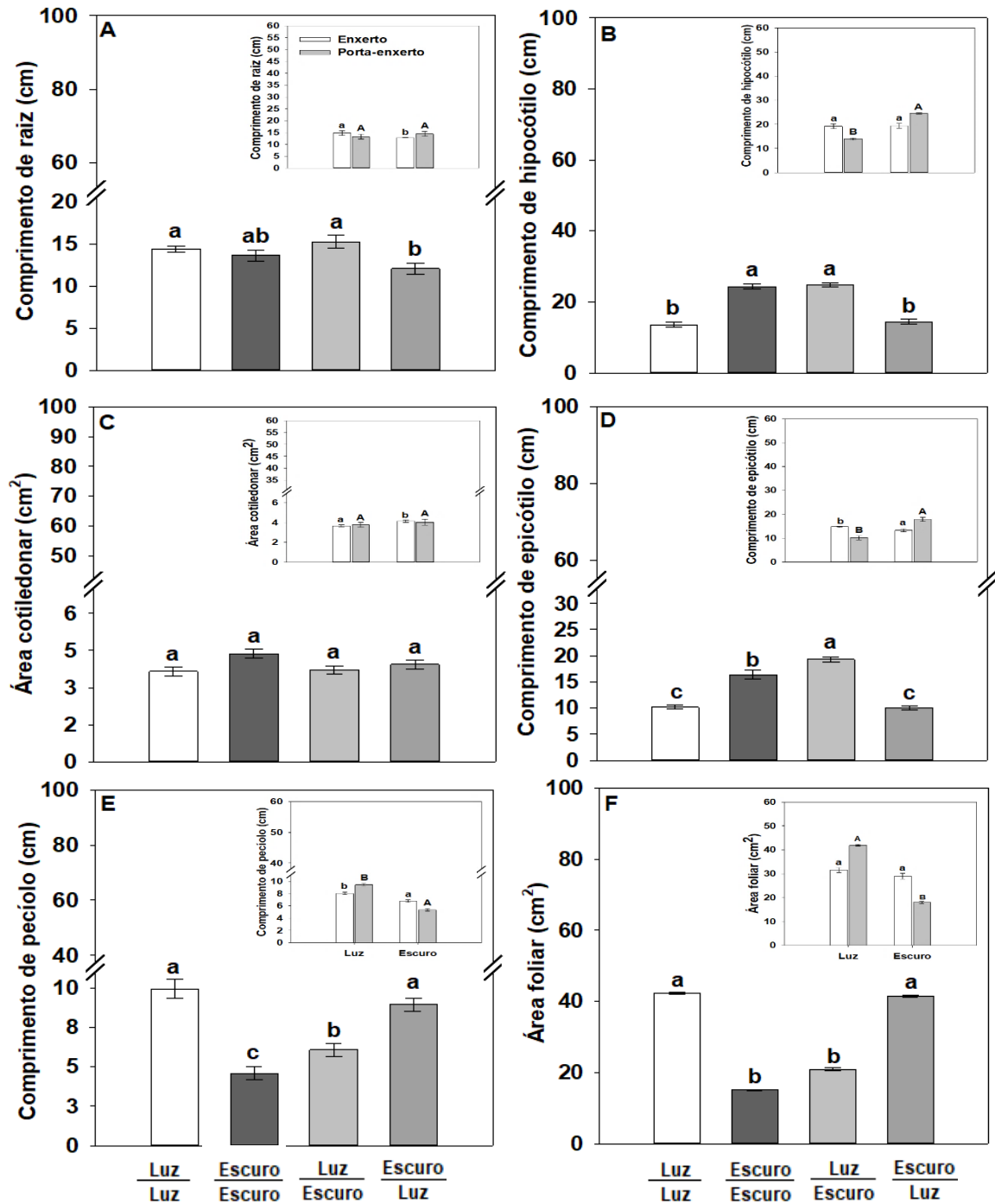


Figura 5. Análises do crescimento de plantas enxertadas de *Canavalia ensiformis* (L.) DC. cultivadas em condição de luz ou escuro. Comprimento de raiz (A) e efeito do enxerto e porta-enxerto no comprimento de raiz (A, inserido). Comprimento de hipocótilo (B) e efeito do enxerto e porta-enxerto no comprimento de hipocótilo (B, inserido). Área cotiledonar (C) e efeito do enxerto e porta-enxerto na área cotiledonar (C, inserido). Comprimento de epicótilo (D) e efeito enxerto e porta-enxerto no comprimento de epicótilo (D, inserido). Comprimento de pecíolo (E) e efeito do enxerto e porta-enxerto no comprimento de pecíolo. Área foliar (F) e efeito do enxerto e porta-enxerto na área foliar (F, inserido). Os valores correspondem às médias de cada tratamento. Letras minúsculas comparam cada um dos tratamentos nas diferentes condições de cultivo (luz ou escuro) todos calculados usando o teste de Tukey a 5%. Nos gráficos inseridos, as letras minúsculas comparam os enxertos nas diferentes condições (luz e escuro) e as maiúsculas o porta-enxerto nas diferentes condições (luz e escuro). *P* valores para two-way ANOVA são descritos na Tabela Suplementar 3 (Apêndice).

Em relação a partição de fotoassimilados na planta, o efeito da luz sobre o porta-enxerto, além de controlar o alongamento de pecíolo e nas folhas também modulou o incremento de biomassa nestes órgãos (Figura 6 E e F). Nesta condição, epicótilo e hipocótilo foram reduzidos (Figura 6 B e D). Tais respostas foram evidenciadas no acúmulo de biomassa nos homoenxertos escuro/ luz que não diferiu do controle (luz/luz) (Figura 6 E e F).

Entretanto, conforme esperado, quando o porta-enxerto foi cultivado no escuro (luz/escuro e escuro/escuro), independente da origem do enxerto, observamos o alongamento do hipocótilo e epicótilo seguido da alocação de biomassa desses órgãos (Figura 6 B e D). No escuro, pecíolo e folhas foram severamente reduzidos (Figura 6 E e F).

Nas plantas resultantes de combinações de homoenxertos, onde o porta-enxerto e enxerto são proveniente de plantas aclimatadas no escuro, as reservas dos cotilédones foram mantidas intactas ou foram pouco exauridas.

Em contraste, embora não tenha havido interação entre porta-enxerto e enxerto, nas plantas resultantes de combinações de homoenxertos, onde o porta-enxerto é proveniente de plantas cultivadas na luz (luz/luz e escuro/luz) ou de enxerto proveniente da luz (luz/escuro), comparadas a escuro/escuro, as reservas dos cotilédones são particionadas para outros órgãos da planta (Figura 6 C).

Na raiz, a origem do porta-enxerto não influenciou no incremento de biomassa deste órgão (Figura 6 A, inserida). Assim, tomando em separado, o efeito da luz sobre o enxerto (luz/escuro e luz/luz) determinou alongamento e incrementou de biomassa deste órgão (Figura 6 A).

Em contraste, nas plantas cultivadas em ambiente de escuro, recursos de carbono limitados são priorizados para o crescimento de hipocótilo e epicótilo, a fim de melhorar a possível exposição à luz e, assim, o crescimento das raízes é inibido. No escuro, os cotilédones são órgãos fonte, enquanto hipocótilo e epicótilo são fortes drenos. Não houve interação entre porta-enxerto e enxerto para nenhuma das variáveis de incorporação de biomassa analisadas (Tabela Suplementar 3).

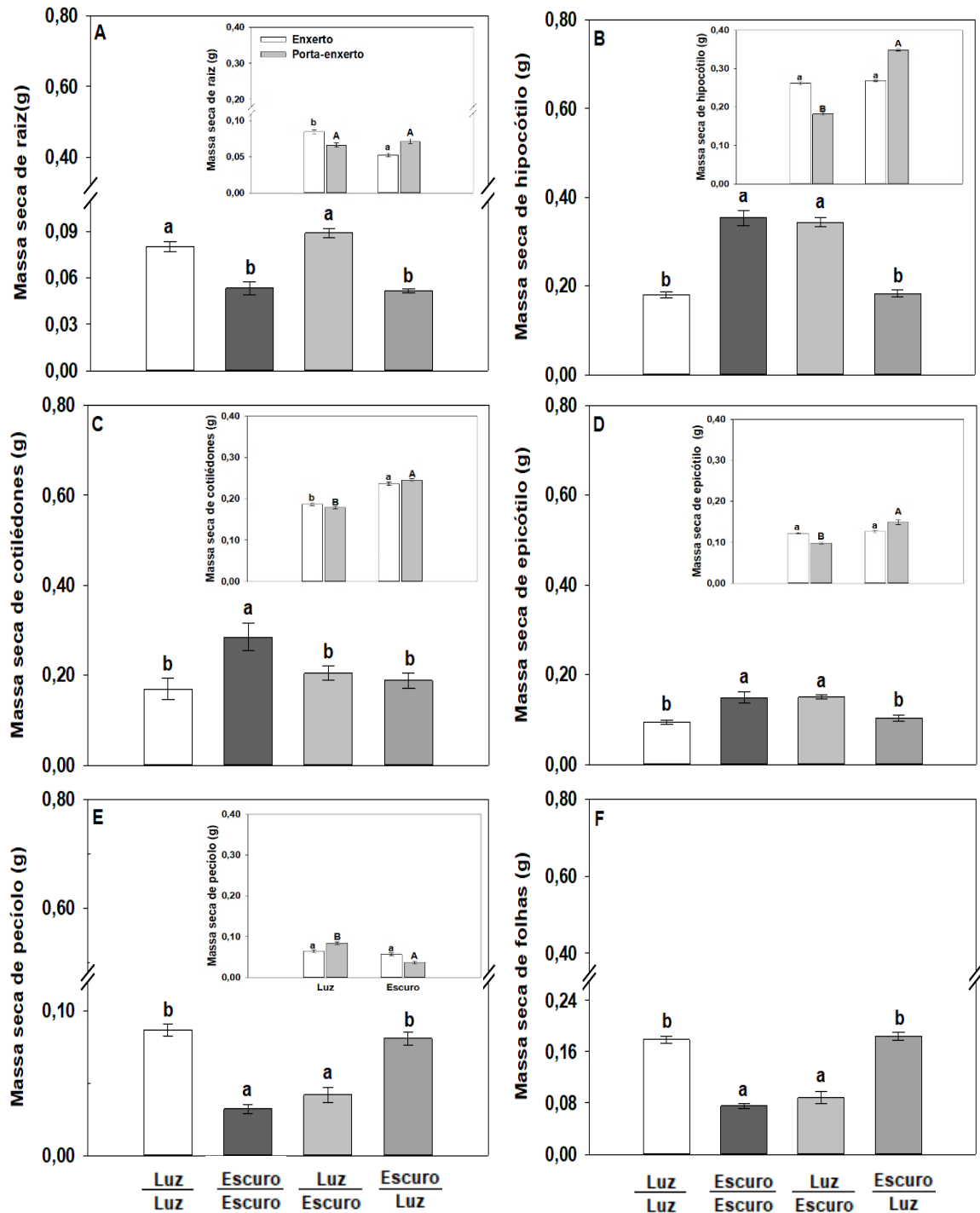


Figura 6. Massa seca de homoenxertos de *Canavalia ensiformis* (L.) DC. cultivadas em condição de luz ou escuro. Massa seca de raiz (A) e efeito do enxerto e porta-enxerto na massa seca de raiz (A, inserido). Massa seca de hipocótilo (B) e efeito do enxerto e porta-enxerto na massa seca de hipocótilo (B, inserido). Massa seca de cotilédones (C) e efeito do enxerto e porta-enxerto na massa seca de cotilédones (C, inserido). Massa seca de epicótilo (D) e efeito do enxerto e porta-enxerto na massa seca de epicótilo (D, inserido). Massa seca de pecíolo (E) e efeito do enxerto e porta-enxerto na massa seca de pecíolo (E, inserido). Massa seca de folhas (F) e efeito do enxerto e porta-enxerto na massa seca de folhas (F, inserido). Os valores correspondem às médias de cada tratamento. Letras acima das barras comparam os tratamentos nas diferentes condições de cultivo (luz ou escuro) todos calculados usando o teste de Tukey a 5%. *P* valores para two-way ANOVA são descritos na Tabela Suplementar 3 (Apêndice).

4.3. A concentração de açúcares em homoenxetos *Canavalia ensiformis* (L.) DC

4.3.1. Concentração de açúcares totais

Nos homoenxertos de plantas jovens de *C. ensiformis* (L.) DC, o porta-enxerto modulou a concentração de açúcares totais em todos os órgãos da planta, com leve efeito do enxerto na raiz e pecíolo (Figura 7 A, B, C, D, E e F, inseridas). Não houve interação entre porta-enxerto e enxerto em relação a concentração de açúcares totais nos diferentes órgãos da planta.

Tomando em separado, o efeito da luz sobre o porta-enxerto determinou o acúmulo de açúcares totais nas folhas. A concentração de açúcares no homoenxerto escuro/luz, não diferiu do controle (luz/luz). Em contraste, comparados ao controle, os resultados demonstraram a redução desta concentração nos homoenxertos escuro/escuro (- 66,49%) e luz/escuro (- 59,27%) (Figura 7 F).

De modo contrário, o efeito do escuro sobre o porta-enxerto determinou o acúmulo de açúcares totais no hipocótilo e epicótilo. Em comparação ao controle (luz/luz), o aumento da concentração de açúcares totais no hipocótilo dos homoenxertos escuro/escuro e luz/escuro foi de 119,6036% e 85,47%, respectivamente. No epicótilo, o aumento foi de 443,95% e 347,41%, para as mesmas combinações de homoenxertos. No estágio vegetativo V₂ em que as plantas de *C. ensiformis* (L.) DC foram avaliadas, o acúmulo de açúcares totais nas folhas coincidiu com a diminuição da concentração de açúcares totais em epicótilo, hipocótilo (Figura 7 F, B e D).

O efeito da luz sobre o enxerto modulou o acúmulo de açúcares totais na raiz. A concentração de açúcares no homoenxerto luz/escuro aumentou (1.319%) em relação ao controle (luz/luz). A concentração de açúcares no homoenxerto escuro/luz, reduziu (-29,51%) em relação ao controle (luz/luz) e não diferiu do homoenxerto escuro/escuro (Figura 7 A).

Nos cotilédones, enxertos provenientes de plantas aclimatadas no escuro (escuro/escuro) registraram maior concentração de açúcares (Figura 9 C, inseridos). No homoenxerto escuro/luz ocorreu uma redução das concentrações de açúcares em relação ao homoenxerto (escuro/escuro). Os homoenxertos escuro/luz e luz/escuro não diferiram do controle (luz/luz) (Figura 7 C).

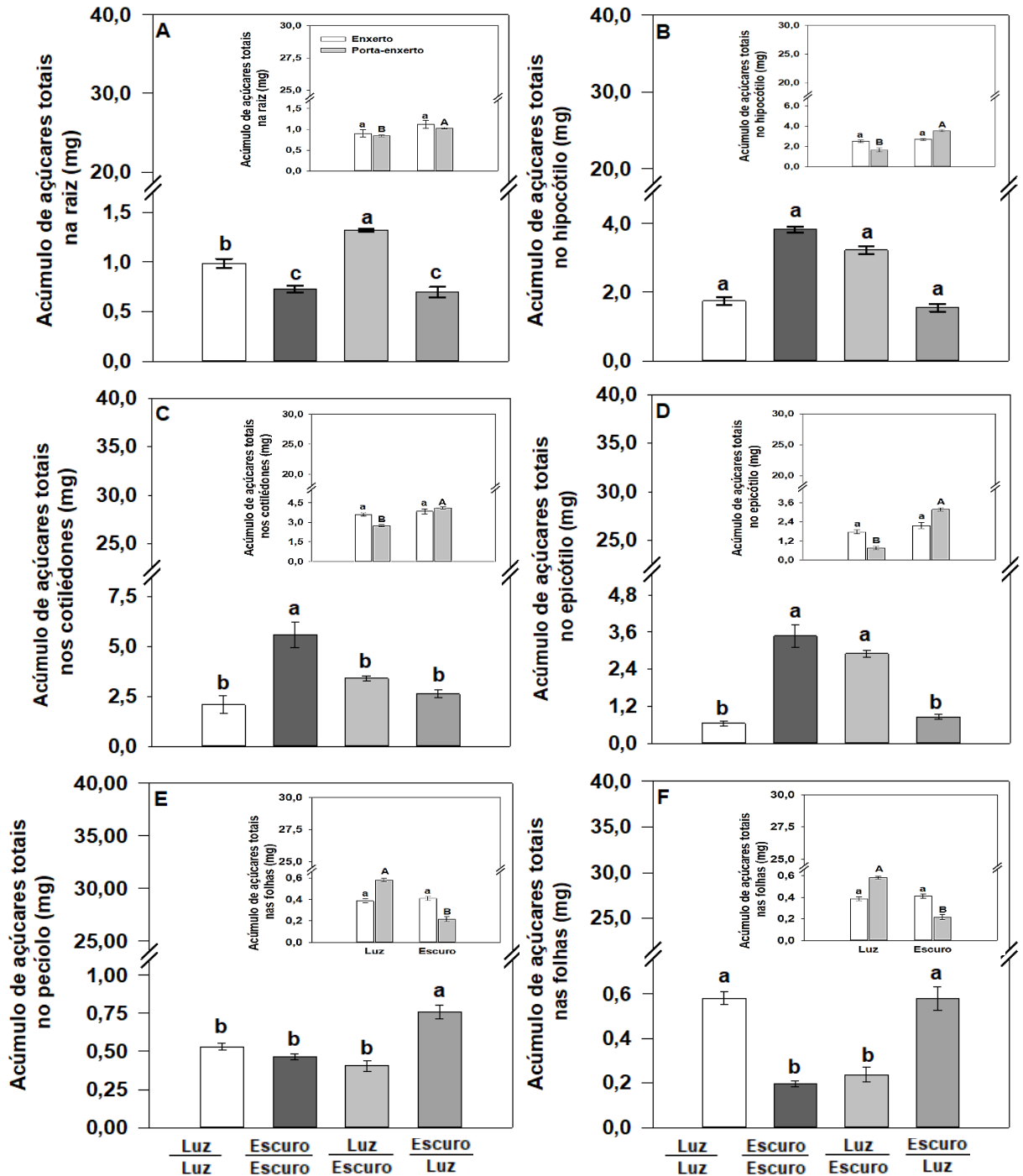


Figura 7. Acúmulo de açúcares totais de homoenxertos de *Canavalia ensiformis* (L.) DC. cultivadas em condição de luz ou escuro. Acúmulo de açúcares totais na raiz (A) e efeito do enxerto e porta-enxerto no acúmulo de açúcares totais na raiz (A, inserido). Acúmulo de açúcares totais no hipocótilo (B) e efeito do enxerto e porta-enxerto no acúmulo de açúcares totais no hipocótilo (B, inserido). Acúmulo de açúcares totais nos cotilédones (C) e efeito do enxerto e porta-enxerto no acúmulo de açúcares totais nos cotilédones (C, inserido). Acúmulo de açúcares totais no epicótilo (D) e efeito do enxerto e porta-enxerto no acúmulo de açúcares totais no epicótilo (D, inserido). Acúmulo de açúcares totais no pecíolo (E) e efeito do enxerto e porta-enxerto no acúmulo de açúcares totais no pecíolo (E, inserido). Acúmulo de açúcares totais nas folhas (F) e efeito do enxerto e porta-enxerto no acúmulo de açúcares totais nas folhas (F, inserido). Os valores correspondem às médias de cada tratamento. Letras acima das barras comparam os tratamentos nas diferentes condições de cultivo (luz ou escuro) todos calculados usando o teste de Tukey a 5%. P valores para two-way ANOVA são descritos na Tabela Suplementar 5 (Apêndice).

4.3.2 Concentração de amido

Nos homoenxertos de plantas jovens de *C. ensiformis* (L.) DC, o porta-enxerto proveniente de plantas aclimatadas no escuro apresentou efeito dominante sobre o enxerto, conforme evidenciado pela concentração de amido no hipocótilo, cotilédones e epicótilo (Figura 8 B, C, D, inseridas). Nos homoenxertos escuro/escuro e luz/escuro, o acúmulo de amido em hipocótilo, cotilédones e epicótilo diminui a concentração de amido nas folhas (Figura 8 B, C, D, inseridas).

O fator determinante para o acúmulo de amido nas folhas foi o efeito do porta-enxerto proveniente de plantas aclimatadas na luz (Figura 8 F, inserida). De modo contrário, o efeito do enxerto modulou a concentração de amido em raiz e pecíolo. No estágio V₂ em que as plantas de *C. ensiformis* (L.) DC foram analisadas, o acúmulo de amido no pecíolo, diminui ao mesmo tempo que aumenta o conteúdo de amido no pecíolo (Figura 8 A e E). Não houve interação entre porta-enxerto e enxerto para a concentração de amido nos diferentes órgãos da planta (Tabela Suplementar 6, Apêndice).

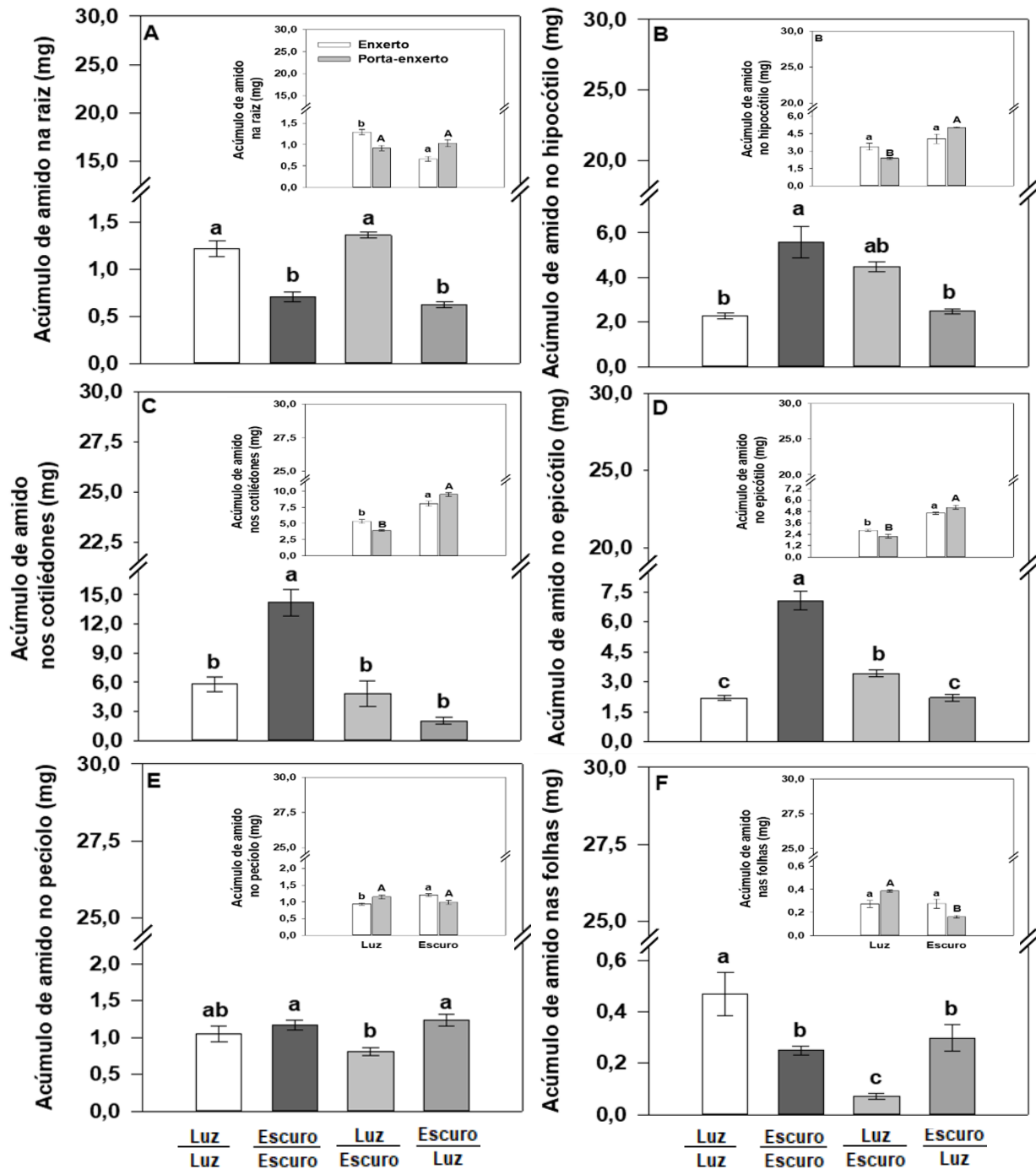


Figura 8. Acúmulo de amido de homoenxertos de *Canavalia ensiformis* (L.) DC. cultivadas em condição de luz ou escuro. Acúmulo de amido na raiz (A) e efeito do enxerto e porta-enxerto no acúmulo de amido na raiz (A, inserido). Acúmulo de amido no hipocótilo (B) e efeito do enxerto e porta-enxerto no acúmulo de amido no hipocótilo (B, inserido). Acúmulo de amido nos cotilédones (C) e efeito do enxerto e porta-enxerto no acúmulo de amido nos cotilédones (C, inserido). Acúmulo de amido no epicótilo (D) e efeito do enxerto e porta-enxerto no acúmulo de amido na o pecíolo (D, inserido). Acúmulo de amido no pecíolo (E) e efeito do enxerto e porta-enxerto no acúmulo de amido no pecíolo (E, inserido). Acúmulo de amido nas folhas (F) e efeito do enxerto e porta-enxerto no acúmulo de amido nas folhas (F, inserido). Os valores correspondem às médias de cada tratamento. Letras acima das barras comparam os tratamentos nas diferentes condições de cultivo (luz ou escuro) todos calculados usando o teste de Tukey a 5%. P valores para two-way ANOVA são descritos na Tabela Suplementar 5 (Apêndice A).

4.3.3. Concentração de sacarose

Nos homoenxertos de plantas jovens de *C. ensiformis* (L.) DC, o porta-enxerto modulou a concentração de sacarose em todos os órgãos da planta. Embora não tenha ocorrido interação significativa entre porta-enxerto e enxerto, o enxerto proveniente de plantas aclimatadas na luz teve influência na concentração de sacarose da raiz, enquanto os provenientes das aclimatadas no escuro na concentração em cotilédones e epicótilo (Figura 9 A, B, C, D, E e F, inseridas).

O fator determinante para o acúmulo de sacarose nas folhas foi o efeito do porta-enxerto proveniente de plantas aclimatadas na luz. Comparados ao controle (luz/luz), a concentração de sacarose foi severamente reduzida nos homoenxertos escuro/luz (-39,6%) e luz/escuro (-88,48%) (Figura 9 A).

De modo contrário, o acúmulo de sacarose no hipocótilo e epicótilo foi modulado pelo porta-enxerto proveniente de plantas aclimatadas no escuro (Figura 9 B e D). Em comparação ao controle (luz/luz), o aumento da concentração de sacarose no hipocótilo dos homoenxertos escuro/escuro e luz/escuro foi de 390.35% e 332,50%, respectivamente (Figura 9 B). No epicótilo, o aumento foi de 1626.92% e 696.15%, para as mesmas combinações de homoenxertos (Figura 9 D). No estágio V₂ de *C. ensiformis* (L.) DC, o acúmulo de sacarose nas folhas coincide com sua diminuição em epicótilo, hipocótilo e pecíolo (Figura 9 B, D, E e F).

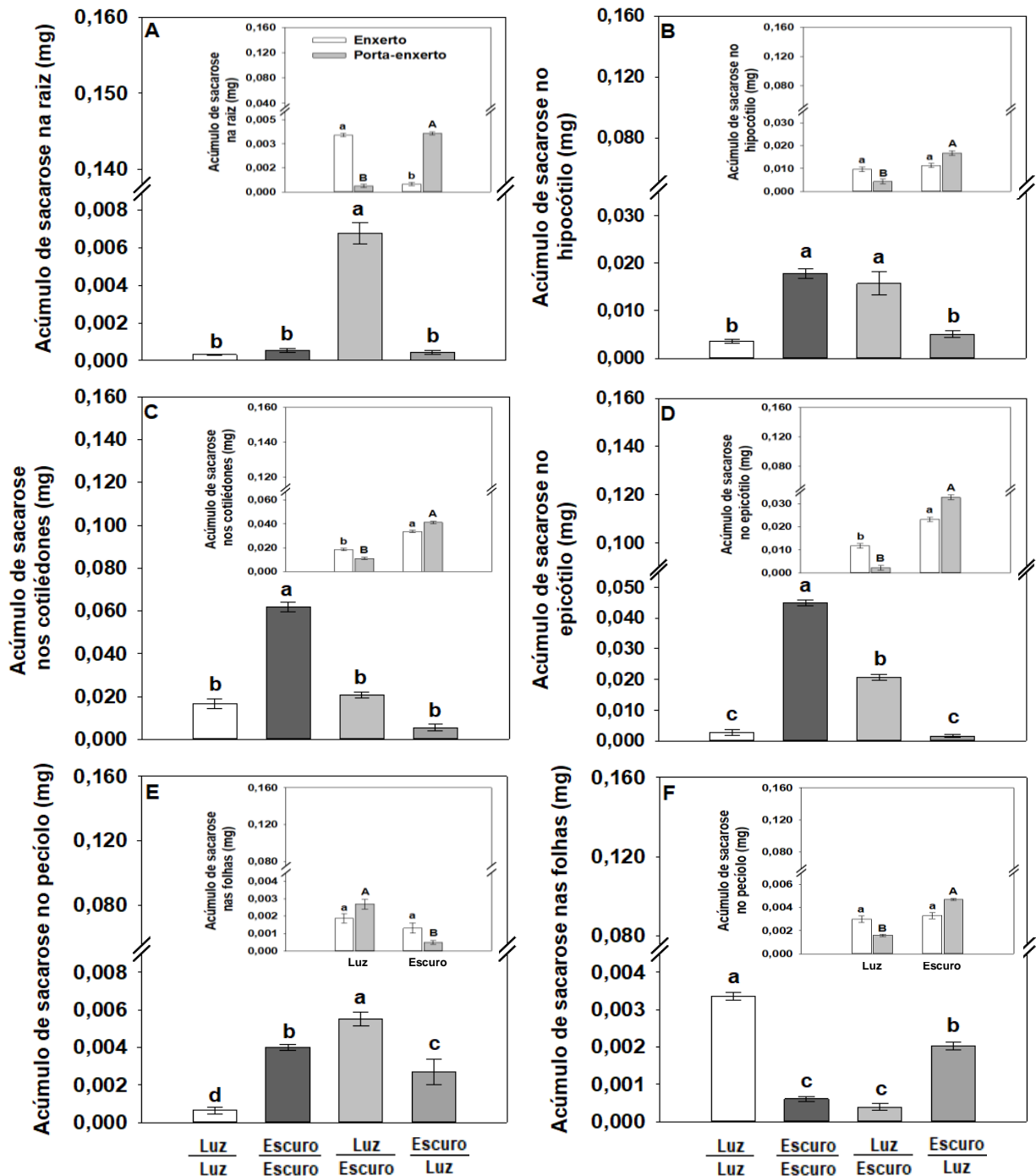


Figura 9. Acúmulo de sacarose em homoenxertos de *Canavalia ensiformis* (L.) DC. cultivadas em condição de luz ou escuro. Acúmulo de sacarose na raiz (A) e efeito do porta-enxerto e enxerto no acúmulo de sacarose na raiz (A, inserido). Acúmulo de sacarose no hipocótilo (B) e efeito do porta-enxerto e enxerto no acúmulo de sacarose no hipocótilo (B, inserido). Acúmulo de sacarose nos cotilédones (C) e efeito do porta-enxerto e enxerto no acúmulo de amido nos cotilédones (C, inserido). Acúmulo de sacarose no epicótilo (D) e efeito do porta-enxerto e enxerto no acúmulo de sacarose no epicótilo (D, inserido). Acúmulo de sacarose no pecíolo (E) e efeito do porta-enxerto e enxerto no acúmulo de sacarose no pecíolo (E, inserido). Acúmulo de sacarose nas folhas (F) e efeito do porta-enxerto e enxerto no acúmulo de sacarose nas folhas (F, inserido). Os valores correspondem às médias de cada tratamento. Letras acima das barras comparam os tratamentos nas diferentes condições de cultivo (luz ou escuro) todos calculados usando o teste de Tukey a 5%. P valores para two-way ANOVA são descritos na Tabela Suplementar 6 (Apêndice A).

4.3. Análise de crescimento e de biomassa vegetal em plantas de *C. ensiformis* (L.) DC crescidas sob manipulação da condição de luz na parte aérea e subterrânea

A parte aérea de plantas jovens de *C. ensiformis* (L.) DC apresentou efeito dominante sobre a parte subterrânea, conforme evidenciado pelas diferenças morfométricas de todos os órgãos da parte aérea (hipocótilo, cotilédones, epicótilo, pecíolo e folhas). Nos cotilédones também foi evidenciado leve efeito da raiz para determinação da área cotiledonar (Figura 10 B, C, D, E e F, inseridas).

A morfometria dos órgãos de *C. ensiformis* (L.) DC variou de acordo com as diferentes condições de luz a que a parte aérea e a raiz das plantas foram submetidas. Tomando em separado, o efeito da luz na parte aérea modulou a expansão da área foliar. Assim, plantas com a parte aérea aclimatadas na luz e raiz no escuro (luz/escuro) não diferiram das plantas controle, condição na qual a parte aérea e subterrânea foram mantidas sob condição de luz (luz/luz).

Efeito contrário ocorreu no alongamento do epicótilo, hipocótilo, cotilédones e pecíolo. Nestes órgãos, o efeito do escuro na parte aérea modulou as mudanças morfométricas observadas. No epicótilo e pecíolo, plantas com a parte aérea e raiz aclimatados no escuro (escuro/escuro) não diferiram das plantas com parte aérea aclimatadas no escuro e raiz na luz (escuro/luz) e alongaram mais que as plantas controle (luz/luz) (Figura 10 E e F). Nenhuma diferença significativa foi observada no crescimento da raiz, independente da condição de cultivo a que parte aérea e subterrânea foram submetidas (Figura 10 A). Não houve interação entre para nenhuma das variáveis morfométricas analisadas (Tabela Suplementar 6, Apêndice).

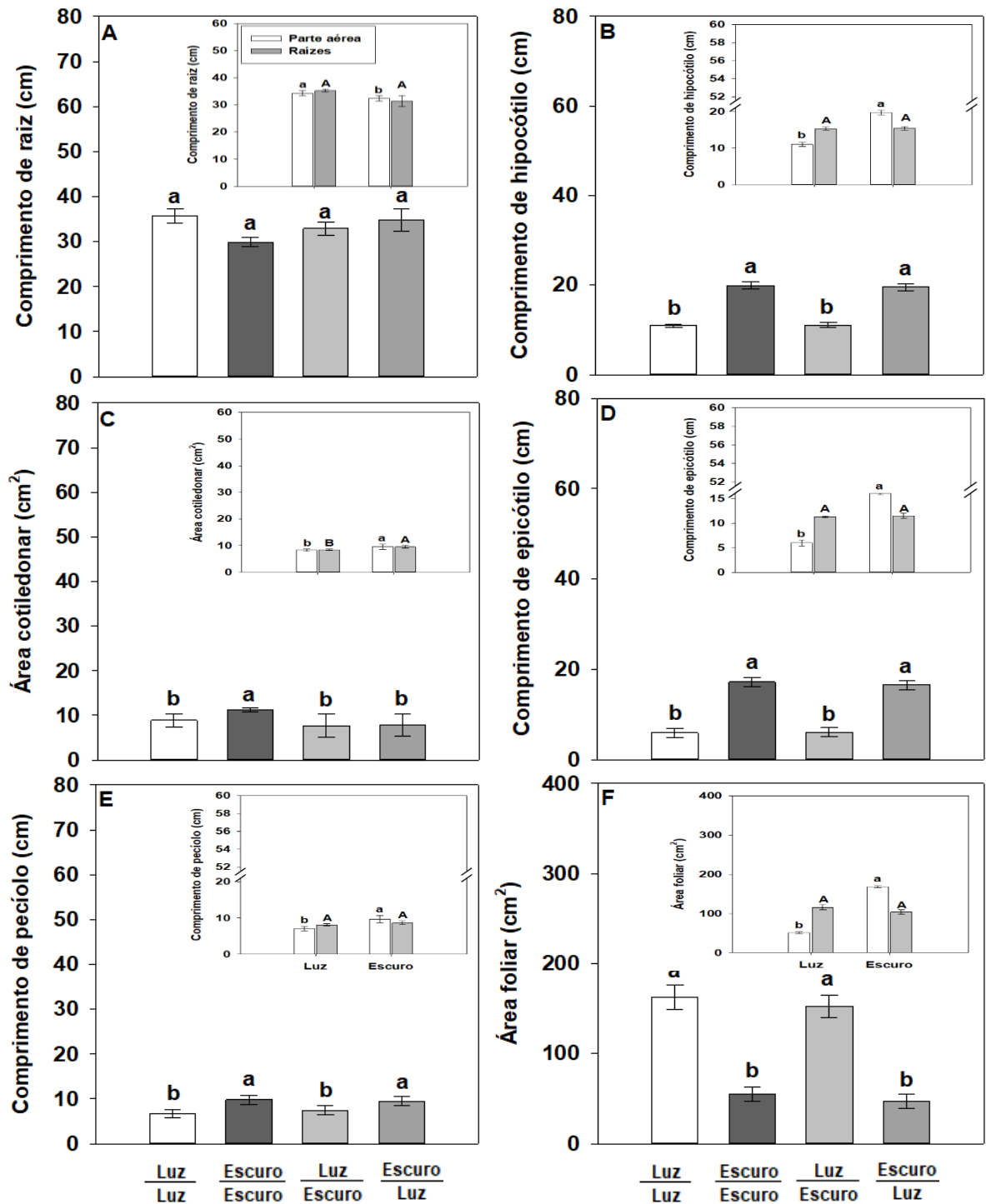


Figura 10. Análise de crescimento de plantas de *Canavalia ensiformis* (L.) DC. submetidas a condições de luz ou escuro, na parte aérea e raiz. Comprimento de raiz (A) e efeito das condições manipuladas de luz no comprimento de raiz (A, inserido). Comprimento de hipocótilo (B) e efeito das condições manipuladas de luz no comprimento de hipocótilo (B, inserido). Área foliar de cotilédones (C) e efeito das condições manipuladas de luz no comprimento de cotilédones (C, inserido). Comprimento de epicótilo (D) e efeito das condições manipuladas de luz no comprimento de epicótilo (D, inserido). Comprimento de pecíolo (E) e efeito das condições manipuladas de luz no comprimento de pecíolo. Área foliar (F) e efeito das condições manipuladas de luz no comprimento de folha (F). Os valores correspondem às médias de cada tratamento. Letras acima das barras comparam os tratamentos nas diferentes condições de cultivo (luz ou escuro) todos calculados usando o teste de Tukey a 5%. P valores para two-way ANOVA são descritos na Tabela Suplementar 8 (Apêndice A).

Em relação a partição de fotoassimilados na planta, o efeito da luz sobre a parte aérea, modulou o incremento de biomassa na raiz e folhas. Tais respostas foram evidenciadas em plantas que tiveram a parte aérea aclimatada na luz e raiz no escuro (luz/escuro). Plantas nessa condição não diferiram das plantas controle (luz/luz) (Figura 11 A e F).

Entretanto, conforme esperado, quando a parte aérea das plantas foram cultivadas no escuro, independente da condição de aclimação da raiz, observamos o alongamento do hipocótilo e epicótilo seguido do aumento de biomassa desses órgãos (Figura 11 B e D). O aumento de biomassa do epicótilo coincide com a diminuição da biomassa da raiz (Figura 11 A e D).

Nenhuma diferença foi observada nos efeitos da aclimação da parte aérea e raiz, as condições de luz ou escuro, na incorporação de biomassa dos cotilédones e pecíolo (Figura 11 F e Tabela 1). Não houve interação entre parte aérea e raiz para nenhuma das variáveis analisadas (Tabela Suplementar 7, Apêndice A).

Portanto, em plantas jovens de *C. ensiformis* (L.) DC., o efeito da luz interfere na partição de fotoassimilados, os quais são direcionados preferencialmente para o desenvolvimento da parte aérea.

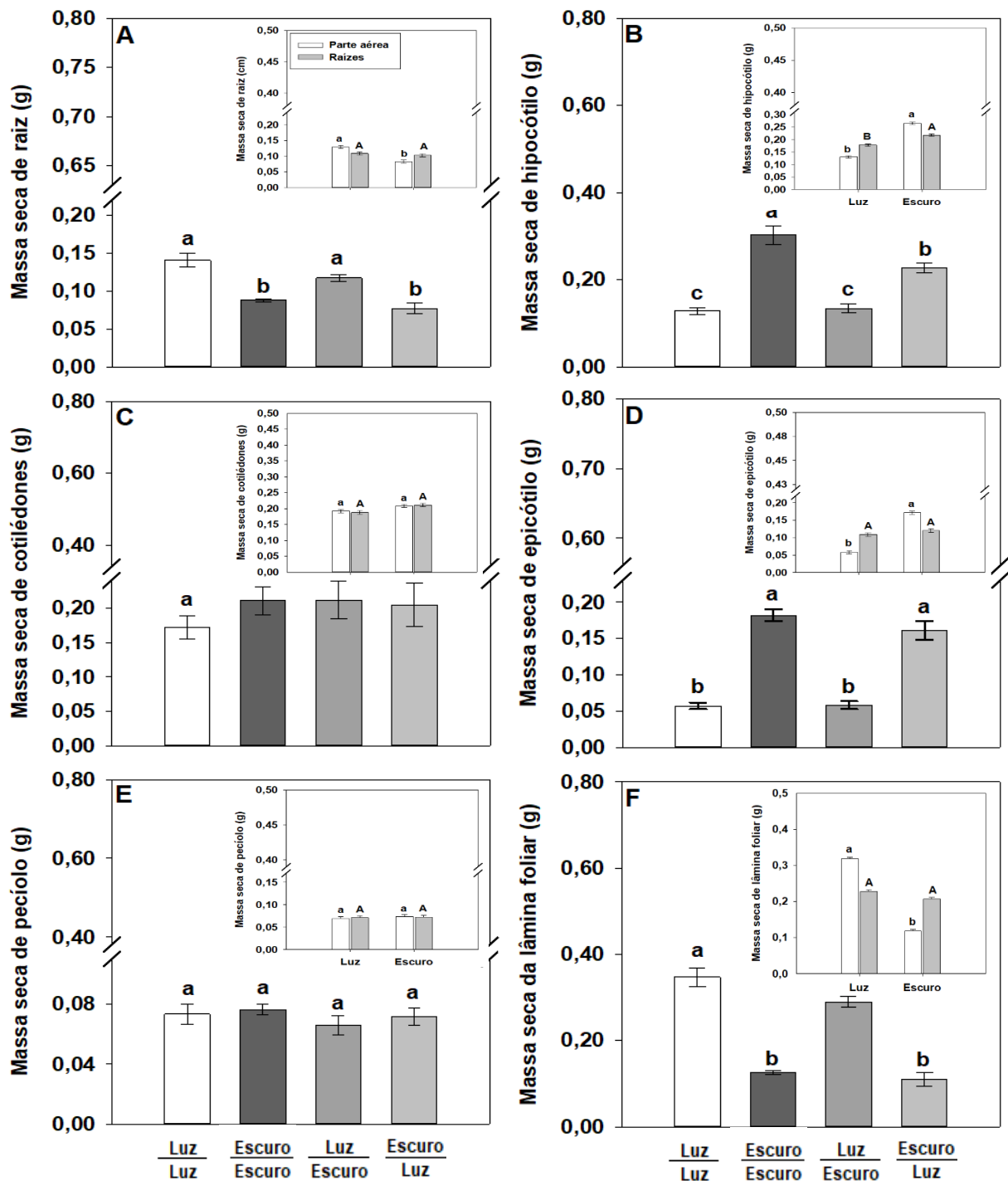


Figura 11. Massa seca de plantas de *Canavalia ensiformis* (L.) DC. submetidas a condições de luz ou escuro, na parte aérea e raiz. Massa seca de raiz (A) e efeito das condições manipuladas de luz na massa seca de raiz (A, inserido). Massa seca de hipocótilo (B) e efeito das condições manipuladas de luz na massa seca de hipocótilo (B, inserido). Massa seca de cotilédones (C) e efeito das condições manipuladas de luz na massa seca de cotilédones (C, inserido). Massa seca de epicótilo (D) e efeito das condições manipuladas de luz na massa seca de epicótilo (D, inserido). Massa seca de peciolo (E) e efeito das condições manipuladas de luz na massa seca de peciolo (E, inserido). Massa seca de folhas (F) e efeito das condições manipuladas de luz na massa seca de folha (F, inserido). Os valores correspondem às médias de cada tratamento. Letras acima das barras comparam os tratamentos nas diferentes condições de cultivo (luz ou escuro) todos calculados usando o teste de Tukey a 5%. P valores para two-way ANOVA são descritos na Tabela Suplementar 8 (Apêndice A).

5. DISCUSSÃO

5.1 O crescimento inicial de *Canavalia ensiformis* (L.) DC depende da relação entre os órgãos da planta com a luz

O desenvolvimento das plantas é fortemente influenciado por diferentes fatores internos e externos como, por exemplo, a intensidade e qualidade da luz, bem como pela dinâmica de transporte de fotoassimilados, o qual é dependente do sistema fonte-dreno entre os órgãos (Tang e Liesche, 2017; Smith *et al*, 2018).

Entretanto, os mecanismos de regulação da luz sobre a partição de fotoassimilados ainda não estão claros. Dessa forma, para elucidar essa resposta, foram utilizados três testes que permitiram melhor compreender a comunicação entre a raiz e os órgãos da parte aérea da espécie *C. ensiformis*. Os testes contaram com presença ou ausência de luz, as seguintes: (i) excisão de órgãos, (ii) enxertia e (iii) iluminação da raiz.

Deste modo, nossos resultados mostram que, comparando as condições de luz e escuro, as plantas inteiras aclimatadas na luz apresentaram maior comprimento de raiz e pecíolo, além de expansão da área foliar do que as mantidas no escuro (Figura 3 A, E e F). O alongamento desses órgãos foi acompanhado do incremento de biomassa (Figura 4 A e E). Nesta condição de cultivo houve a inibição do alongamento de hipocótilo e epicótilo (Figuras 4 B e D).

Portanto, na condição de luz, as plantas *C. ensiformis* (L.) DC adotaram o padrão de desenvolvimento fotomorfogênico característico, ou seja, expansão dos cotilédones e folhas, além de hipocótilo curto. Este padrão de desenvolvimento rapidamente estabelece a muda como um organismo fotoautotrófico, e a maior parte da energia da planta é direcionada para desenvolvimento de cotilédones e folhas, enquanto o crescimento da extensão longitudinal é minimizado (McNellis e Deng, 1995).

Em outras palavras, na presença de luz, as plantas abrem e expandem os cotilédones que se tornam rapidamente verdes, o hipocótilo fica resistente e ocorre o alongamento da raiz (Sullivan e Deng, 2003). Esse processo denota a transição essencial da fase heterotrófica para a autotrófica do desenvolvimento da planta (Gommers e Monte, 2018).

Em contraste, no escuro, os recursos limitados de carbono foram preferencialmente direcionados para o alongamento do hipocótilo e epicótilo na tentativa de posicionar os cotilédones em direção à luz (Figura 3 B e D). Esse resultado sugere que o aumento da altura da planta foi devido ao maior acúmulo de biomassa do caule (hipocótilo e epicótilo) (Figura 4 B e D). De fato, no escuro, as plantas jovens desenvolvem um gancho apical coberto por cotilédones não desenvolvidos bem fechados, hipocótilo estreito e alongado e raiz não desenvolvida (Josse e Halliday, 2008).

Desse modo, nossos resultados demonstraram que no escuro, o aumento dos órgãos de sustentação da parte aérea ocorreu em detrimento do comprimento as raízes e folhas (pecíolo e lâmina foliar) (Figura 3 A, E e F) e menor incorporação de biomassa (Figura 4 A). Embora esses resultados sugiram que, na luz e escuro, os órgãos de sustentação da parte aérea possam apresentar relações inversas com as folhas em função da adaptação ao ambiente, os cotilédones são parte importante na modulação das respostas às plantas ao ambiente de luz.

Os cotilédones são órgãos de reserva energética e possuem grande influência no desenvolvimento inicial das plantas até que as folhas estabeleçam processos fotossintéticos (Sakpere *et al.*, 2015). De fato, nossos resultados demonstram que a retirada dos cotilédones e suas reservas de carbono afetou negativamente o investimento no desenvolvimento da planta conforme evidenciado pela diminuição de biomassa na raiz, hipocótilo, epicótilo, pecíolo e folhas de *C. ensiformis* (Figura 4 A, B, D, E e F). Portanto, os cotilédones apresentam fortemente a função de fonte ao longo do crescimento vegetal.

Hayashi *et al.* (2012), estudando a influência da remoção dos cotilédones no desenvolvimento inicial de plântulas das espécies *Canavalia ensiformis* (L.) DC. e *Phaseolus vulgaris* L., verificaram que as plântulas de ambas as espécies que permaneceram por menor período com os cotilédones apresentaram valores inferiores para massa seca em relação as que ficaram por mais tempo com os cotilédones. Lapaz *et al.* (2017) também obtiveram resultados semelhantes com a espécie *P. vulgaris* L.

Nosso estudo chama atenção para o fato que nas plantas sem cotilédones, o comprimento de raiz não diferiu entre as plantas inteiras crescidas na luz e escuro (Figura 3 A). De modo contrário, a retirada dos cotilédones reduziu severamente a

incorporação de biomassa na raiz, comparada a plantas inteiras e plantas sem folhas, nas condições de luz e escuro (Figura 4 A).

Em comparação a planta inteira, retirar ou não folhas não alterou a incorporação de biomassa nas raízes das plantas crescidas no escuro, enquanto na presença de luz observamos o incremento exacerbado de biomassa nas raízes (Figura 4 A). Entretanto, as condições de desfolhamento das plantas influenciam o crescimento e a capacidade fotossintética das plantas, remobiliza as reservas de carbono e nitrogênio e acelera o metabolismo do dreno, alterando as relações fonte-dreno. Portanto, os efeitos dependem do tempo de desfolha, fases vegetativas ou reprodutivas, tecidos foliares mais jovens ou mais velhos (Iqbal *et al.*, 2012).

Desse modo, as raízes são um típico órgão dreno, especialmente nos estágios iniciais de desenvolvimento e competirão com outros drenos durante os estágios posteriores (Durand *et al.*, 2018) e tal comportamento mostrou ser modulado pela luz, haja vista que neste experimento quando no escuro priorizou o desenvolvimento do hipocótilo e epicótilo.

De fato, nas plantas sem cotilédones crescidas na luz e no escuro, o crescimento do hipocótilo não diferiu entre as plantas inteiras crescidas na luz e escuro. Por outro lado, no escuro, a massa seca do hipocótilo foi fundamental para o aumento da relação parte aérea: raiz (Figura 4 E, inserida). Portanto, esse conjunto de respostas do crescimento e de alteração na partição entre fonte-dreno como, o alongamento do hipocótilo na condição de escuro, em detrimento a pecíolos e folhas podem ser explicadas pelo fenômeno da síndrome de evitação a sombra (Shadow Avoidance Syndrome) (Franklin e Whitelam, 2005; Franklin, 2008; Casal, 2012).

Deste modo, nas plantas inteiras, os resultados demonstram que na luz, os cotilédones são órgãos fonte, enquanto pecíolos e folhas (lâmina foliar) jovens são fortes drenos. Na presença de luz, plantas sem os cotilédones, as raízes se tornaram fortes drenos. No escuro, o hipocótilo é forte dreno em detrimento de pecíolo e folhas, que passaram a ser órgãos fontes.

Por outro lado, nas plantas sem folhas crescidas na luz a raiz é forte dreno, enquanto no escuro o hipocótilo foi um dreno mais forte, conforme evidenciado nas plantas sem folhas, em que as reservas dos cotilédones foram pouco exauridas e não diferiram das plantas aclimatadas no escuro (Figura 4 C).

Portanto, as respostas de crescimento observadas neste estudo sugerem que no estágio V₂ de *C. ensiformis*, as folhas têm pouca participação na produção de fotoassimilados, e que os cotilédones são órgãos fundamentais nesta fase do ciclo de vida da planta. O resumo dos resultados obtidos pela retirada dos cotilédones e folhas pode ser observado na Tabela Suplementar 2 do Apêndice.

5.2 A luz regula a mobilização de fotoassimilados entre a raiz e parte aérea

A relação entre parte aérea e raiz controla a partição de fotoassimilados na planta e, a enxertia, tem sido uma importante ferramenta na investigação de como essa comunicação pode coordenar e modificar o desenvolvimento e crescimento da planta, levando em consideração os eventos de transporte de longa distância transmissíveis ao enxerto e seu impacto na fisiologia do enxerto ou porta-enxerto (Flaishman *et al.*, 2008; Gaion e Carvalho, 2017). Dessa forma, para melhor entender o efeito da luz nos órgãos da parte aérea (hipocótilo, cotilédones, epicótilo, pecíolo e folhas) e na raiz de *Canavalia ensiformes* (L.) DC., utilizamos plantas resultantes de combinações de homoenxertos cultivados na condição de luz ou escuro. Após a enxertia todas as plantas foram mantidas no escuro.

Nas plantas provenientes das combinações de enxerto da luz e porta-enxerto do escuro (luz/escuro) comparadas ao controle (escuro/escuro), os comprimentos do hipocótilo não diferiram entre si (Figura 5 B). Além disso, a incorporação de biomassa de hipocótilo e epicótilo não diferiram entre si (Figura 6 B e D). Esses resultados indicam que dois possíveis processos podem estar controlando a relação parte aérea e raiz. O primeiro deles sugere que, embora o porta-enxerto tenha efeito dominante sobre o enxerto (Figura 5 B e D, inseridos), quando os homoenxertos foram aclimatados no escuro, as plantas passaram a ter comportamento fotomorfogênico do escuro, ou seja, ocorreu o estiolamento do caule (hipocótilo e epicótilo).

Nossos resultados também indicam que, de alguma maneira, as raízes provenientes de plantas aclimatadas no escuro estão sinalizando para a parte aérea, sendo capazes de reverter os efeitos do enxerto aclimatado na luz (Figura 5 B e D). Os resultados confirmam o efeito dominante do porta-enxerto sobre o enxerto (Figura 5 B e D, inseridos),

Curiosamente, nas plantas provenientes de enxerto do escuro e porta-enxerto da luz (escuro/luz), o comprimento do caule (hipocótilo e epicótilo) reduziu, em relação

a plantas provenientes de enxerto e porta-enxerto do escuro (escuro/escuro) e não diferiu das plantas provenientes de enxerto e porta-enxerto da luz (Figura 5 B e D). O encurtamento do hipocótilo e epicótilo também foi seguido pelo incremento de biomassa desses órgãos (Figura 6 B e D).

Assim, os resultados demonstraram a inibição do alongamento de hipocótilo e epicótilo, ainda que as plantas provenientes de enxerto do escuro tenham permanecido no ambiente do escuro. Portanto, os nossos resultados evidenciam que a raiz aclimatada na luz está sinalizando para a parte aérea, uma vez que o efeito esperado era que o hipocótilo e epicótilo das plantas provenientes de enxerto do escuro e mantidas no escuro adotassem o padrão de desenvolvimento escotomorfogênico característico, ou seja, hipocótilo alongado, gancho apical firmemente fechado, cotilédones subdesenvolvidos e um sistema radicular limitado (Chen *et al*, 2004; Josse e Halliday, 2008; Sacnun *et al.*, 2020).

Desse modo, a redução do tamanho de hipocótilo e epicótilo nos homoenxertos provenientes de enxerto do escuro e da luz (escuro/luz) direcionou energia para o desenvolvimento de outros órgãos da planta. De fato, nas plantas desse homoenxerto foi evidenciado o maior alongamento de pecíolo e área foliar (Figura 5 E e F), seguido do aumento no incremento de biomassa nestes órgãos (Figura 6 E e F). Em contraste, no escuro, percebemos o alongamento de hipocótilo e epicótilo (Figura 5 E e F), seguido pela incorporação de biomassa do caule (Figura 6 B e D), em detrimento de pecíolo e folhas (Figura 6 E e F).

Entretanto, novamente, nas plantas provenientes de enxerto do escuro e porta-enxerto da luz (escuro/luz), que a expansão da folha (pecíolo e folha) foi maior quando comparado às plantas provenientes de enxerto e porta-enxerto do escuro (escuro/escuro), e não diferiu das plantas provenientes de enxerto e porta-enxerto da luz (Figura 5 E e F). O alongamento do pecíolo e folha foi acompanhado do incremento de biomassa nesses órgãos (Figura 6 E e F).

Os resultados demonstraram que parte aérea apresentou respostas fotomorfogênicas de plantas crescidas na luz, embora o efeito esperado para plantas provenientes de enxerto do escuro e mantidas no escuro fosse de alongamento do hipocótilo e epicótilo, em detrimento das folhas. Portanto, o porta-enxerto proveniente de plantas crescidas na luz teve efeito dominante sobre o enxerto para expansão foliar (Figura 5, inserida) e incremento de biomassa nas folhas (Figura 6, inserida).

Embora a parte aérea e as raízes das plantas sigam desenvolvimento distinto, sua biologia é fortemente coordenada para otimizar o desempenho de toda a planta em resposta às variações do ambiente circundante (Chen *et al.*, 2016). De fato, nas plantas provenientes de enxerto do escuro e porta-enxerto da luz (escuro/luz), a expansão da folha (pecíolo e lâmina foliar) ocorreu em detrimento das raízes (Figura 6 E, F e A).

De modo contrário, nas plantas provenientes de enxerto da luz e porta-enxerto do escuro (luz/escuro), a raiz alongou (Figura 5 A), seguido do aumento de biomassa (Figura 6 A) em detrimento das folhas (Figura 6 E e F). Portanto, observamos efeito inverso na morfometria e incremento de biomassa entre raiz e folha de *C. ensiformis* (L.) DC. Assim, embora o ambiente de crescimento desempenhe um papel fundamental na determinação do equilíbrio entre a fonte e o dreno (Li *et al.*, 2015), a enxertia revelou a sinalização entre parte aérea/raiz e raiz/parte aérea. Neste sentido, a regulação epigenética como memória ambiental pode elucidar a sinalização da raiz para a parte aérea.

Os mecanismos epigenéticos, por definição, permitem que estados modificados persistam através das divisões celulares, mesmo na ausência do estímulo indutor, e fornecem uma memória molecular que sustenta a fase de manutenção dessas respostas (Baulcombe e Dean, 2014). As plantas provenientes de reprodução assexuada parecem ter maior capacidade de “lembrar” as interações ambientais anteriores do que aquelas resultantes de reprodução sexuada (Verhoeven e Preite, 2014). Neste contexto, é possível que as mudanças de realocação de carbono ou de crescimento ocasionados pela irradiação prévia das partes da plantas sejam parte dos eventos desencadeados pelo sinal luminoso que as plantas utilizam para ajustar seu desenvolvimento.

Além disso, os sinalizadores químicos ligados a eventos fotodependentes entre enxerto/porta-enxerto também pode ser formados em função da memória epigenética estabelecida por uma condição ambiental específica. Neste sentido, estudos usando enxertos identificaram moléculas de sinalização que coordenam a comunicação raiz-parte aérea em respostas ao estresse por seca (Takahashi *et al.*, 2018), luz (Chen *et al.*, 2016) e disponibilidade de nitrogênio (N) (Tabata *et al.*, 2014; Chen *et al.*, 2016; Ohkubo *et al.*, 2017; Landrein *et al.*, 2018).

O equilíbrio entre a fixação de carbono (C) e a absorção de nitrogênio (N), por exemplo, requer comunicação entre as folhas fotossintéticas e raízes absorventes de

N. Estudos em mutantes de *Arabidopsis*, HYPOCOTYL5 (HY5) foram encontradas em falta em brotos iluminados crescimento das raízes (Chen *et al.*, 2016). O HY5 é um fator de transcrição e quando transportado para as raízes, ele participa da ativação dependente de sacarose do transportador de nitrato, expressão de NRT2.1, promovendo um aumento na captação de N (Chen *et al.*, 2016). Condições de baixa concentração de N induz a expressão de C-TERMINALLY ENCODED PEPTIDE nas raízes. De modo contrário, condições de alto teor de nitrato nas raízes ativam a produção de precursores de citocinina trans-Zeatina para se mover através do xilema em brotos onde eles participam da regulação do tamanho do meristema apical da parte aérea (Osugi *et al.*, 2017; Landrein *et al.*, 2018).

Portanto, os mecanismos que regulam a interação entre enxerto e porta-enxerto podem afetar positivamente o crescimento e o desenvolvimento da planta, a adaptação às condições ambientais e as características fisiológicas e bioquímicas (Thomas e Franklin, 2019; Rasool *et al.*, 2020). Assim, pesquisas futuras para entender os processos envolvidos na sinalização entre parte aérea e raiz podem utilizar a enxertia de plantas para revelar os mecanismos que modulam as mudanças transcricionais na expressão gênica em resposta as variações do ambiente circundante. O resumo dos resultados de partição de fotoassimilados nos homoenxertos de *Canavalia ensiformis* (L.) DC obtidos pode ser observado na Tabela Suplementar 2 e Figura Suplementar 5 do Apêndice.

5.3 As raízes podem modular a concentração de amido, sacarose e açúcares totais entre raiz e parte aérea

5.3.1 Concentração de açúcares totais nos diferentes órgãos de *C. ensiformis* (L.) DC.

O crescimento da raiz está intimamente ligado à translocação de açúcares, especialmente sacarose da parte aérea (Kircher e Schopfer, 2012). De fato, nas raízes dos homoenxertos resultante da combinação de enxerto da luz e porta-enxerto do escuro (luz/escuro) foi evidenciado a maior concentração de açúcares totais (Figura 7 A), sendo a sacarose o principal açúcar (Figura 9 A). Portanto, as raízes foram forte dreno.

Nossos resultados mostram que, comparando as combinações de homoenxertos luz/luz e escuro/luz, neste último a concentração de açúcares total reduziu, visto que a demanda das raízes do escuro foi de fato suprida pela parte aérea e, neste caso, as folhas foram órgão fonte (Figura 7 F).

No entanto, a concentração de açúcares totais nas plantas resultantes da combinação de enxerto do escuro e porta-enxerto da luz (escuro/luz) não diferiu das plantas controle onde enxerto e porta-enxerto foram provenientes de plantas aclimatadas no escuro (escuro/escuro) (Figura 8 F).

De fato, a raiz dos homoenxertos provenientes da combinação de enxerto do escuro e porta-enxerto da luz (escuro/luz) diminuiu em relação as plantas controle provenientes de enxerto e porta-enxerto aclimatados na luz (luz/luz). Portanto, as raízes tornaram-se órgãos fonte.

5.3.2 Concentração de amido nos diferentes órgãos de *C. ensiformis* (L.) DC.

Visto que o crescimento da raiz é dependente da alocação de fotoassimilados da parte aérea, na comparação entre as combinações controle: enxerto e porta-enxerto da luz (luz/luz) e ambos do escuro (escuro/escuro), observamos maior concentração de amido nos homoenxertos crescidos na luz (Figura 8 A).

Nas plantas resultantes de enxerto da luz e porta-enxerto do escuro (luz/escuro), a concentração de amido da raiz proveniente do escuro não diferiu estatisticamente da combinação controle luz/luz (Figura 8 A). De fato, o enxerto proveniente de plantas crescidas na luz teve efeito dominante sobre o porta-enxerto, independente da condição de aclimação a que este último foi submetido (Figura 8 A, inserida).

Entretanto, nossos resultados indicam que nas plantas resultantes de enxerto do escuro e porta-enxerto da luz (escuro/luz), a concentração de amido não diferiu do controle (escuro/escuro) (Figura 8 A). De fato, é sabido que os mecanismos de sinalização a longa distância envolvem muitas vias moleculares intrincadas na parte aérea (Yang *et al*, 2018). No entanto, descobertas recentes têm demonstrado que a luz influencia o curso de desenvolvimento da raiz, proporcionando a possibilidade de atuação através de um sinal de longa distância (Van Gelderen *et al.*, 2018).

Além disso, nossos resultados mostram que, comparando as combinações de homoenxertos luz/luz e escuro/escuro, neste último a concentração de amido foi maior

no caule (hipocótilo e epicótilo) e cotilédones (Figura 8 B e D). De modo contrário, nas plantas aclimatadas na luz, as folhas produziram maior acúmulo de amido (Figura 8 F). Tais resultados eram esperados, uma vez que no desenvolvimento das plantas, na presença de luz, os fotoassimilados produzidos nas folhas são, em parte utilizados para o crescimento da planta, sendo parcial e temporariamente armazenados sob a forma de amido e açúcares (Yang *et al.*, 2016). O amido é a reserva básica de carboidratos que se acumula nos cloroplastos das folhas fotossintetizantes (Upreti *et al.*, 2014). Nesse caso, o maior acúmulo de amido nessa região pode ser decorrente do maior acúmulo de açúcares solúveis no hipocótilo (Figura 7 B).

Neste estudo, nas plantas formadas de enxerto do escuro e porta-enxerto da luz (escuro/luz), a concentração de amido no caule (hipocótilo e epicótilo) não diferiu do controle (luz/luz), sugerindo que a raiz proveniente de plantas aclimatadas na luz (luz/luz) estão sinalizando para parte aérea indicando que a planta permanece na condição de luz (Figura 8 B e D). Por outro lado, nos homoenxertos provenientes de enxerto da luz e porta-enxerto do escuro (luz/escuro), a parte área direcionou energia para a raiz. De fato, observamos a diminuição da concentração de amido na lâmina foliar (Figura 8 F) em relação aos demais homoenxertos e aumento na raiz (Figura 8 A).

De modo contrário ao observado anteriormente, na combinação de enxerto do escuro e porta-enxerto da luz (escuro/luz), houve aumento da concentração de amido na lâmina foliar (Figura 8 F, inserida). De fato, o porta-enxerto proveniente de plantas crescidas na luz teve efeito dominante sobre o porta-enxerto, independente da condição de aclimação a que este último foi submetido (Figura 8 A, inserida). Assim, novamente, observamos maior concentração de amido na lâmina foliar (Figura 8 F) e menor concentração na raiz deste homoenxerto (Figura 8 A).

Deste modo, determinamos que existe um padrão de resposta na sinalização entre a parte aérea e a raiz, sugerindo que as raízes são parte importante no processo de sinalização bioquímica, e ainda, que assim como nas alterações fotomorfogênicas e de incremento de biomassa, a regulação epigenética como “memória” ambiental pode elucidar essa sinalização da raiz para a parte aérea, principalmente no homoenxerto proveniente de combinações de enxerto do escuro e porta-enxerto da luz (escuro/luz).

5.3.3 Concentração de sacarose nos diferentes órgãos de *C. ensiformis* (L.) DC.

No presente estudo, a alocação de sacarose em plantas de *C.ensiformis* (L) DC foi influenciado pela condição de luz a qual as plantas de origem dos homoenxertos foram submetidas. Os resultados mostraram que na comparação dos homoenxertos luz/luz e escuro/escuro, a concentração de sacarose foi maior apenas na folha (lâmina foliar) do homoenxerto luz/luz (Figura 9 F).

Os fotossintatos são particionados, via floema, principalmente das folhas para diferentes tecidos drenos na forma de sacarose (Chen *et al.*, 2012; Julius *et al.*, 2017). Embora o maior acúmulo de sacarose nas folhas neste homoenxerto fosse esperado, devido a folha ser o principal órgão fotossintetizante da planta, curiosamente, nas plantas provenientes de enxerto do escuro e porta-enxerto da luz (escuro/luz), a concentração de sacarose foi superior ao homoenxerto escuro/escuro.

Nossos resultados, novamente, sugerem uma possível sinalização da raiz para a parte aérea e, neste caso, a raiz aclimatada na luz foi capaz de aumentar a concentração de sacarose da parte aérea proveniente do escuro (Figura 9 A). Tal efeito também ocorreu nas plantas resultantes de enxerto da luz e porta-enxerto do escuro (luz/escuro), onde evidenciamos uma redução da concentração de sacarose nas folhas (lâmina foliar), embora a parte aérea tenha sido proveniente da luz.

O resultados também indicam uma possível sinalização da raiz para o aumento no acúmulo de sacarose no pecíolo de homoenxertos escuro/luz (Figura 9 D). Neste sentido, mais estudos são necessários para descrever os possíveis efeitos da raiz na sinalização entre parte aérea e raiz de plantas enxertadas. O resumo dos resultados obtidos das análises bioquímica (amido, sacarose e açúcares totais) de homoenxertos de *Canavalia ensiformis* (L.) DC pode ser observado na Tabela Suplementar 8 do Apêndice.

5.4 A incidência luminosa na raiz modula alterações no incremento de biomassa de hipocótilo em plantas de *C. ensiformis* (L) DC.

A folha é o principal órgão para a percepção da luz. Portanto, a fotomorfogênese é amplamente estudada na parte aérea (Labuz, 2012). No entanto, estudos recentes demonstram que as raízes também experimentam diferentes mudanças na morfologia e desenvolvimento em resposta à luz, como por exemplo, o

alongamento da raiz primária, formação da raiz lateral, fototropismo negativo, gravitropismo, formação de nódulos, absorção de nitrato e tuberização (Dyachok *et al*, 2011; Usami *et al*, 2004).

Neste estudo, nenhuma alteração no comprimento das raízes foi observada pela exposição direta a luz, conforme evidenciado nas comparações entre as plantas com parte aérea crescidas na luz e raízes diretamente expostas à luz e ao escuro (luz/luz; luz/escuro). Resultados semelhantes também foram observados nas combinações com parte aérea aclimatadas no escuro e raízes sob luz e escuro (escuro/escuro; escuro/luz) (Figura 10 A). O incremento de biomassa nas combinações com parte aérea aclimatadas no escuro e raízes sob luz (escuro/luz) não diferiu das plantas com parte aérea e raízes diretamente expostas ao escuro (Figura 11 A).

Nas plantas em que a parte aérea permaneceu na luz, a iluminação da raiz não alterou o incremento de biomassa. Entretanto, quando a parte aérea foi crescida no escuro, iluminar a raiz inibiu o estiolamento do hipocótilo (Figura 11 B).

A iluminação das raízes também não alterou a massa seca de cotilédones e pecíolo (Figura 11 C e E). Porém, chama atenção o fato de que nas plantas com a parte aérea crescida no escuro houve o aumento na área foliar (Figura 10 F, inserida). Entretanto, não foi observado aumento no incremento de biomassa nessas plantas (Figura 11 F). Portanto, possivelmente, houve a diminuição na espessura das folhas, pois foi observado aumento de área foliar sem ganho de biomassa.

Em geral, os resultados deste estudo mostram que a luz pode regular o crescimento das plantas alterando a alocação de fotoassimilados, mesmo quando a luz é aplicada diretamente em órgãos não especializados na captação do sinal luminoso, como as raízes. Novos estudos utilizando análises moleculares podem contribuir para esclarecer os mecanismos regulados pela luz para modulação do crescimento e desenvolvimento de plantas baseado na relação fonte e dreno.

O resumo dos resultados obtidos de análises experimentais obtidos em relação a condição manipulada de luz (luz ou escuro) na qual as plantas de *Canavalia ensiformis* (L.) DC. foram cultivadas pode ser observado na Tabela Suplementar 10 e Figura 6, ambas no Apêndice.

6. CONCLUSÕES

A retirada de folhas induziu o acúmulo de biomassa em raízes de *Canavalia ensiformis* (L.) DC., porém, este efeito ocorreu somente nas plantas cultivadas em condição de luz. Estudos futuros podem avaliar se a excisão das folhas nessa fase prejudica ou não a capacidade de rebrota e sobrevivência da planta. No estágio V2 de cultivo, retirar ou não folhas, não alterou a partição de fotoassimilados de *C. ensiformis* (L.) DC. Ainda, o experimento de enxertia permitiu verificar a importância dos sistemas radicular e parte aérea na partição de fotoassimilados, revelando que a razão parte aérea:raiz foi exacerbada nos enxertos luz/escuro comparados aos homoenxertos resultantes da combinação de enxerto e porta-enxerto aclimatados na luz (luz/luz). Entretanto, quais fotoassimilados são translocados em longa distância durante escotomorfogênese e como ocorre a sinalização entre raiz/parte aérea merece futuras investigações para melhor elucidar este processo. Até aqui foi observado que, em geral, a concentração de sacarose pode aumentar ou diminuir nos órgãos de *C. ensiformis* (L.) DC, em função do tratamento com uso de enxertia, por exemplo, o acúmulo de sacarose nas folhas diminui a concentração de sacarose em epicótilo, hipocótilo e pecíolo, refletindo na alocação de fotoassimilados entre órgãos. No entanto, a iluminação direta das raízes de *C. ensiformis* (L.) DC não alterou a morfometria e incremento de biomassa da raiz e dos órgãos da parte aérea.

7. REFERÊNCIAS

- Ainsworth EA, Bush DR (2011) Carbohydrate export from the leaf: a highly regulated process and target to enhance photosynthesis and productivity. **Plant Physiology** 155: 64–69 doi:10.1104/pp.110.167684
- Ali EM, Waliullah S, Kobayashi K, Yaeno T, Yamaoka N, Nishiguchi, M (2016) Transmission of RNA silencing signal through grafting confers virus resistance from transgenically silenced tobacco rootstocks to non-transgenic tomato and tobacco scions. **Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology** 25(3):245-252 doi: 10.1007/s13562-015-0334-6
- Almansa EM, Chica RM, Lao MT (2018) Influence of the quality of artificial light on grafting tomato. **Australian Journal of Crop Science** 12(2):318-325. doi: 10.21475/ajcs.18.12.02.p7685
- Alvarenga RC, Costa LM, Moura Filho W, Regazzi, AJ (1995) Características de alguns adubos verdes de interesse para conservação e recuperação de solos. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, 30 (2): 175-185.

Aymard GC, Cuello NA (1991) **Catálogo y adiciones a las especies neotropicales del género *Canavalia* (Leguminosae-Papilionoideae-Phaseoleae-Diocleinae)**. In: Vargas RE, León A, Escobar, A (eds) *Compilación de los Trabajos Presentados en el Primer Seminario-Taller sobre *Canavalia ensiformis**. Venezuela, Maracay, p. 45–64.

Barbosa JC, Maldonado Junior W (2015) **AgroEstat – Sistema para análisis estadísticas de ensaios agronômicos**. Versão 1.0. Jaboticabal: Departamento de Ciências Exatas.

Baulcombe DC, Dean C (2014) Epigenetic regulation in plant responses to the environment. **Cold Spring Harbor Perspectives in Biology** 6(9):a019471. doi: 10.1101/cshperspect.a019471

Bautista AS, Calatayud A, Nebauer SG, Pascual B, Maroto JV, López-Galarza S (2011) Effects of simple and double grafting melon plants on mineral absorption, photosynthesis, biomass and yield. **Scientia Horticulturae** 130:575–580 doi:10.1016/j.scienta.2011.08.009

Byrt CS, Grof CP, Furbank RT (2011) C4 plants as biofuel feedstocks: optimising biomass production and feedstock quality from a lignocellulosic perspective. **Journal of Integrated Plant Biology** 53(2):120-35. doi: 10.1111/j.1744-7909.2010.01023.x

Casal JJ (2012) Shade avoidance. **Arabidopsis Book** 10: e0157 doi: 10.1199/tab.0157

Casal JJ (2013) Photoreceptor signaling networks in plant responses to shade. **Annual Review of Plant Biology** 64: 403–27 doi: 10.1146/annurev-arplant-050312-120221

Casal JJ, Yanovsky MJ (2004) Regulation of gene expression by light. **International Journal of Developmental Biology** 49:501–511 doi: 10.1387/ijdb.051973jc

Chang T-G, Zhu X-G (2017) Source–sink interaction: a century old concept under the light of modern molecular systems biology. **Journal of Experimental Botany** 68: 4417–4431 doi: 10.1093/jxb/erx002

Chen M, Chory J, Fankhauser C (2004) Light signal transduction in higher plants. **Annual Review of Genetics** 38:87–117 doi: 10.1146/annurev.genet.38.072902.092259.

Chen A, Komives EA, Schroeder JI (2006) An improved grafting technique for mature *Arabidopsis* plants demonstrates long-distance shoot-to-root transport of phytochelatin in *Arabidopsis*. **Plant Physiology** 141(1):108-20. doi: 10.1104/pp.105.072637.

Chen LQ, Qu XQ, Hou BH, Sosso D, Osorio S, Fernie AR, Frommer WB (2012) Sucrose efflux mediated by SWEET proteins as a key step for phloem transport. **Science** 335: 207–211 doi: 10.1126/science.1213351

Chen X, Yao Q, Gao X, Jiang C, Harberd NP, Fu X (2016) Shoot-to-Root Mobile Transcription Factor HY5 Coordinates Plant Carbon and Nitrogen Acquisition. **Currier Biology** 26(5):640-6. doi: 10.1016/j.cub.2015.12.066

Coupe SA, Palmer BG, Lake JA, Overy SA, Oxborough K, Woodward FI, Gray JE, Quick WP (2006) Systemic signalling of environmental cues in Arabidopsis leaves. **Journal of Experimental Botany** 57(2):329-41. doi: 10.1093/jxb/erj033

de Wit M, Keuskamp DH, Bongers FJ, Hornitschek P, Gommers CM, Reinen E, Reinen E, Martínez-Cerón C, ChristianFankhauser C, Pierik D (2016). Integration of Phytochrome and Cryptochrome Signals Determines Plant Growth during Competition for Light. **Current Biology** 26 (24): 3320-3326 doi: 10.1016/j.cub.2016.10.031

Demarsy E, Goldschmidt-Clermont M, Ulm R (2018) Coping with 'dark sides of the sun' through photoreceptor signaling. **Trends in Plant Science** 23:260–271 doi: 10.1016/j.tplants.2017.11.007

Duarte Júnior, J. B.; Coelho, F. C (2008) Adubos verdes e seus efeitos no rendimento da cana-de-açúcar em sistemas de plantio direto. **Bragantia**, Campinas, 67 (3): 723-732 doi: 10.1590/ S0006-87052008000300022

Duarte TS, Peil RMN (2010) Relações fonte:dreno e crescimento vegetativo do meloeiro. **Horticultura Brasileira** 28: 271-276 doi: 10.1590/S0102-05362010000300005

Dubois M, Gilles K, Hamilton JK, Rebers PA, Smith F (1951) A colorimetric method for the determination of sugars. **Nature** 168(4265):167 doi: 10.1038/168167a0.

Durand M, Mainson D, Porcheron B, Maurousset L, Lemoine R, Pourtau N (2018) Carbon source-sink relationship in *Arabidopsis thaliana*: the role of sucrose transporters. **Plant** 247(3):587-611. doi: 10.1007/s00425-017-2807-4

Dyachok J, Zhu L, Liao F, He J, Huq E, Blancaflor EB (2011) SCAR mediates light-induced root elongation in Arabidopsis through photoreceptors and proteasomes. **Plant Cell** 23(10):3610-3626 doi: 10.1105/tpc.111.088823

Eberhard S, Finazzi G, Wollman FA (2008) The dynamics of photosynthesis. **Annual Review of Genetics**. 42:463-515. doi: 10.1146/annurev.genet.42.110807.091452

Eghball B, Maranville JW (1993) Root development and nitrogen influx of corn genotypes grown under combined drought and nitrogen stresses. **Journal of the American Society of Agronomy** 85: 147–152 doi: 10.2134/agronj1993.00021962008500010027x

Espindula JAA, Guerra JGM, Almeida DL (2005) Uso de Leguminosas Herbáceas para Adubação Verde. In: EMBRAPA. **Agroecologia: Princípios e Técnicas para uma Agricultura Orgânica Sustentável**. Brasília. Ed. Informação Tecnológica, p. 437-451.

Farrar JF (1996) Sinks-integral parts of a whole plant. **Journal of Experimental Botany** 47: 1273-9 doi: 10.1093/jxb/47.Special_Issue.1273

Flaishman MA, Loginovsky K, Golobowich S, Lev-Yadun S (2008) *Arabidopsis thaliana* as a Model System for Graft Union Development in Homografts and Heterografts. **Journal of Plant Growth Regulation** 27:231 doi: 10.1007/s00344-008-9050-y

Foyer CH, Galtier N. **Source-sink interaction and communication in leaves**. In: Zamski, E. & Schaffer, A. A. (ed.) Source-sink relations, Marcel Dekker Inc. New York. 1996. p 311-340.

Franklin KA, Whitelam GC (2005) Phytochromes and shade-avoidance responses in plants. **Annals of Botany** 96(2):169-75. doi: 10.1093/aob/mci165

Franklin KA (2008) Shade Avoidance. **New Phytologist** 179: 930-944 doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02507.x

Gaion LA, Carvalho, RF (2018) Long-Distance Signaling: What Grafting has Revealed. **Journal of Plant Growth Regulation** 37: 694–704 doi: 10.1007/s00344-017-9759-6

Gibson SI (2005). Control of plant development and gene expression by sugar signaling. **Current Opinion in Plant Biology** 8: 93–102 doi: 10.1016 / j.pbi.2004.11.003

Gommers CMM, Monte E. Seedling (2018) Establishment: A Dimmer Switch-Regulated Process between Dark and Light Signaling. **Plant Physiology** 176(2):1061-1074. doi: 10.1104/pp.17.01460

Graf A, Smith AM (2011) Starch and the clock: the dark side of plant productivity. **Trends Plant Science** 16:169-75 doi: 10.1016/j.tplants.2010.12.003

Hayashi AM, Malaguetta H, Agostini K (2012). Efeito da remoção de cotilédones no desenvolvimento de mudas de *Canavalia ensiformis* e *Phaseolus vulgaris* (Leguminosae, Papilionoidae). **Bioikos** 26 (2): 63–70.

Hayes S, Velanis CN, Jenkins GI, Franklin KA (2014) UV-B detected by the UVR8 photoreceptor antagonizes auxin signaling and plant shade avoidance. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** 111(32):11894-9. doi: 10.1073/pnas.1403052111.

Hennion N, Durand M, Vriet C, Doidy J, Maurousset L, Lemoine R, Pourtau N. Sugars en route to the roots (2019) Transport, metabolism and storage within plant roots and towards microorganisms of the rhizosphere. **Physiol Plantarum** 165(1):44-57 doi: 10.1111/ppl.12751

Hoagland, D.R.; Arnon, D. I (1950) **The water culture method for growing plants without soils** Berkeley: California Agricultural Experimental Station, 347p.

Iqbal N, Masood A, Khan NA (2012) Analyzing the significance of defoliation in growth, photosynthetic compensation and source-sink relations. **Photosynthetica** 50: 161–170 (2012). <https://doi.org/10.1007/s11099-012-0029-3>

Ivanchenko MG, Zhu J, Wang B, Medvecká E, Du Y, Azzarello E, Mancuso S, Megraw M, Filichkin S, Dubrovsky JG, Friml J, Geisler M (2015) The cyclophilin A DIAGEOTROPICA gene affects auxin transport in both root and shoot to control lateral root formation. **Development** 142(4):712-21. doi: 10.1242/dev.113225

Jin S, Jung HS, Chung KS, Lee JH, Ahn JH (2015) FLOWERING LOCUS T has higher protein mobility than TWIN SISTER OF FT. **Journal of Experimental Botany** 66(20):6109-17 doi: 10.1093/jxb/erv326

Josse E-M, Halliday, K J (2008) Skotomorphogenesis: The Dark Side of Light Signalling. **Current Biology** 18 (24): R1144-R1146 doi: 10.1016/j.cub.2008.10.034

Julius BT, Leach KA, Tran TM, Mertz RA, Braun DM (2017) Sugar transporters in plants: New insights and discoveries. **Plant and Cell Physiology** 58: 1442–1460 doi: 10.1093/pcp/pcx090

Kami C, Lorrain S, Hornitschek P, Fankhauser C, Marja CPT (2010) Light-regulated plant growth and development. **Current Topics in Developmental Biology** 91: 29–66. doi: 10.1016/S0070-2153(10)91002-8

Kircher S, Schopfer P (2012) Photosynthetic sucrose acts as cotyledon-derived long-distance signal to control root growth during early seedling development in Arabidopsis. **National Academy of Sciences of the United States of America** 109(28):11217-21. doi: 10.1073/pnas.1203746109

Krahmer J, Ganpudi A, Abbas A, Romanowski A, Halliday K. J (2018) Phytochrome, Carbon Sensing, Metabolism, and Plant Growth Plasticity. **Plant Physiology** 176: 1039–1048, doi:10.1104/pp.17.01437

Kumari A, Kumar J, Kumar A, Chaudhury A, Singh SP (2015) Grafting triggers differential responses between scion and rootstock. **PLoS One** 10(4):e0124438. doi: 10.1371/journal.pone.0124438.

Landrein B, Formosa-Jordan P, Malivert A, Schuster C, Melnyk CW, Yang W, Turnbull C, Meyerowitz EM, Locke JCW, Jönsson H. 2018. Nitrate modulates stem cell dynamics in Arabidopsis shoot meristems through cytokinins. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 115: 1382–1387 doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.1718670115>

Lapaz, A. de M., Santos, LF de M., Yoshida, CHP, de Figueiredo, PAM, Viana, R. da S. & Lisboa, LAM (2017). Perda de cotilédones em diferentes estágios do crescimento inicial do feijoeiro. **Iheringia** 72 (2): 287-294 doi: 10.21826 / 2446-8231201772216

Lee HJ, Ha JH, Kim SG, Choi H.K, Kim ZH, Han YJ, Kim JI, Oh Y, Fragoso V, Shin K, Hyeon T, Choi H-G, Oh K-H, Baldwin, T, Park C-M (2016) Stem-piped light activates phytochrome B to trigger light responses in *Arabidopsis thaliana* roots. **Science Signaling** 9(452):ra106 doi: 10.1126/scisignal.aaf6530

Lee HJ, Park YJ, Ha JH, Baldwin IT, Park CM (2017) Multiple Routes of Light Signaling during Root Photomorphogenesis. **Trends Plant Science** 22(9):803-812. doi: 10.1016/j.tplants.2017.06.009.

Lemoine R, Camera SL, Atanassova R, Dédaldéchamp F, Allario T, , N.; Pourtau N, Bonnemain J-L, Laloï M, Coutos-Thévenot P, Maurousset L, Faucher M, Girousse C, Lemonnier P, Parrilla J, Durand M (2013) Source-to-sink transport of sugar and regulation by environmental factors. **Front Plant Science** 4:272. doi: 10.3389/fpls.2013.00272

León P, Sheen J (2003) Sugar and hormone connections. **Trends Plant Science** 8:110-6. doi: 10.1016/S1360-1385(03)00011-6

Li L, Ljung K, Breton G, Schmitz RJ, Pruneda-Paz J, Cowing-Zitron C, Cole BJ, Ivans LJ, Pedmale UV, Jung HS, Ecker JR, Kay SA, Chory J (2012) Linking photoreceptor excitation to changes in plant architecture. **Genes & Development** 26:785–790 doi: 10.1101/gad.187849.112

Li T, Heuvelink E, Marcelis LF (2015) Quantifying the source-sink balance and carbohydrate content in three tomato cultivars. **Front Plant Science** 6:416. doi: 10.3389/fpls.2015.00416.

Lopes OMN (2000) **Feijão-de-porco**: Leguminosa para controle de mato e adubação verde do solo. Altamira: Embrapa, 4 p. (Informativo Técnico 12/2000).

Lorenzi H, Matos FJA (2008) **Plantas medicinais no Brasil**: nativas e exóticas, 2. ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 544p.

Lu, Xiaohong; Liu Wenqian; Wang Tao; Zhang Jiali; Li Xiaojun; Zhang Wenna (2020) Systemic Long-Distance Signaling and Communication Between Rootstock and Scion in Grafted Vegetables. **Frontiers in Plant Science** 11: 660 doi: 10.3389/fpls.2020.00460

McNellis TW, Deng XW (1995) Light control of seedling morphogenetic pattern. **Plant Cell** 7(11):1749-61doi: 10.1105/tpc.7.11.1749

MacNeill GJ, Mehrpouyan S, Minow MAA, Patterson JA, Tetlow IJ, Emes MJ (2017) Starch as a source, starch as a sink: the bifunctional role of starch in carbon allocation. **Journal of Experimental Botany** 16:4433-4453. doi: 10.1093/jxb/erx291. PMID: 28981786.

Martínez-Andújar C, Albacete A, Martínez-Pérez A, Pérez-Pérez JM, Asins MJ, Pérez-Alfocea F (2016) Root-to-shoot hormonal communication in contrasting rootstocks suggests an importante role for the ethylene precursor aminocyclopropane-1-

carboxylic acid in mediating plant growth under low-potassium nutrition in tomato. **Frontier in Plant Science** 7:1782. doi: 10.3389/fpls.2016.01782.

Mawphlang OIL, Kharshiing EV (2017) Photoreceptor Mediated Plant Growth Responses: Implications for Photoreceptor Engineering toward Improved Performance in Crops. **Frontiers in Plant Science**. 8:1181 doi: 10.3389/fpls.2017.01181.

Melnyk CW, Meyerowitz EM (2015) Plant grafting. **Currier Biology** 25(5):R183-8 doi: 10.1016/j.cub.2015.01.029

Melo, HC. Plantas: **Biologia Sensorial, Comunicação, Memória e Inteligência**. Curitiba: Appris, 2021, 365p.

Mereb EL, Alves FRR, Rezende MH, Oliveira EJ, Carvalho RF, Melo HC (2020) Morphophysiological responses of tomato phytochrome mutants under sun and shade conditions. **Brazilian Journal of Botany** 43: 45–54 doi: <https://doi.org/10.1007/s40415-020-00584-w>

Nisar N, Verma S, Pogson BJ, Cazzonelli CI (2012) Inflorescence stem grafting made easy in Arabidopsis. **Plant Methods** 8(1) 50. doi: 10.1186/1746-4811-8-50

Notaguchi M (2015) Identification of phloem-mobile mRNA. **Journal of Plant Research** 128:27–35 doi: 10.1007/s10265-014-0675-6

Notaguchi M, Okamoto S (2015). Dynamics of long-distance signaling via plant vascular tissues. **Frontiers in Plant Science** 6:161. doi: 10.3389/fpls.2015.00161

Notaguchi M, Higashiyama T, Suzuki T (2015) Identification of mRNAs that move over long distances using an RNA-Seq analysis of Arabidopsis/Nicotiana benthamiana heterografts. **Plant Cell Physiology** 56:311–321 doi: 10.1093/pcp/pcu210

Oliveira, MDC, Oliveira LFC, Wendland A, Guimarães CM, Guimarães CM, Quintela ED, Barbosa FR, Carvalho MCS, Junior, ML, Silveira PM (2018) **Conhecendo a fenologia do feijoeiro e seus aspectos fitotécnicos**. Brasília: DF. Embrapa 59p.

Ohkubo Y, Tanaka M, Tabata R, Ogawa-Ohnishi M, Matsubayashi Y (2017). Shoot-to-root mobile polypeptides involved in systemic regulation of nitrogen acquisition. **Nature Plants** 3: 143 doi: <https://doi.org/10.1038/nplants.2017.29>

Osugi A, Kojima M, Takebayashi Y, Ueda N, Kiba T, Sakakibara H. 2017. Systemic transport of trans-Zeatin and its precursor have differing roles in *Arabidopsis* shoots. **Nature Plants** 3: 17112 doi: <https://doi.org/10.1038/nplants.2017.112>

Silva KFO, Melo BCV, Moreira TB, Williams TCR (2021) Darkness and low-light alter reserve mobilization during the initial growth of soybean (*Glycine max* (L.) Merrill). **Theoretical and Experimental Plant Physiology** 33, 55–68. <https://doi.org/10.1007/s40626-020-00194-7>

Passos LP **Métodos analíticos e laboratoriais em fisiologia vegetal**. Coronel Pacheco: Embrapa-CNPGL, 1996. 223p.

Paul MJ, Foyer CH (2001) Sink regulation of photosynthesis. **Journal of Experimental Botany** 52:1383-400 doi: 10.1093/jexbot/52.360.1383.

Pedmale UV, Huang SC, Zander M, Cole BJ, Hetzel J, Ljung K, Reis PAB, Sridevi P, Nito K, Nery JR, Ecker JR, Chory J (2016). Cryptochromes Interact Directly with PIFs to Control Plant Growth in Limiting Blue Light. **Cell** 14;164(1-2):233-245 doi: 10.1016/j.cell.2015.12.018.

Puga A P, Abreu C A, Melo LCA, Beesley L (2015) Biochar application to a contaminated soil reduces the availability and plant uptake of zinc, lead and cadmium. **Journal of environmental management** 159: 86-93 doi: 10.1016/j.jenvman.2015.05.036

Queiroz LP, Snak C (2016) **Canavalia**. In: Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB109903>>. Acesso em: 18 Jan. 2016.

Rasool A, Mansoor S, Bhat KM, Hassan GI, Baba TR, Alyemeni MN, Alsahli AA, El-Serehy HA, Paray BA, Ahmad P (2020) Mechanisms Underlying Graft Union Formation and Rootstock Scion Interaction in Horticultural Plants. **Frontiers in Plant Science** 11:590847 doi: 10.3389/fpls.2020.590847

Rolland F, Moore B, Sheen J (2002) Sugar sensing and signaling in plants. **Plant Cell** 14(Suppl): S185-205. doi: 10.1105/tpc.010455.

Romeiro S, Lagôa AMMA, Furlani PR, Abreu CD, Pereira BFF (2007) Absorção de chumbo e potencial de fitorremediação de *Canavalia ensiformes* (L.) DC. **Bragantia** 66(2): 327-334 doi:10.1590/S0006-87052007000200017

Rook F, Hadingham SA, Li Y, Bevan MW (2006) Sugar and ABA response pathways and the control of gene expression. **Plant Cell Environment** 29: 426–34 doi: 10.1111 /j.1365-3040.2005.01477.x

Sabatino L, Iapichino G, D'Anna F, Palazzolo E, Mennella G, Rotino GL (2018) Hybrids and allied species as potential rootstocks for eggplant: Effect of grafting on vigour, yield and overall fruit quality traits. **Scientia Horticulturae** 228:81–90. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.10.020>

Saijo Y, Loo EPI (2019) Plant immunity in signal integration between biotic and abiotic stress responses. **New Phytologist** 225:87–104 doi: 10.1111/nph.15989

Sakpere AMA, Ajayi, SA, Adelusi, A. 2015. Cotyledon persistence and seedling growth in fluted Pumpkin (*Telfairia occidentalis* Hook. F.). **International Journal of Biological And Chemical Sciences** 9, 593-602 doi:10.4314 / ijbc.v9i2.2

Sauer, J (1964) Revision of *Canavalia*. **Brittonia** 16: 106–181 doi: 10.2307/2805094

Silva JPP, Silva SAS, Ferreira DP, Lisboa SCL, Silva RM, Oliveira LAA (2021) Fitorremediation of contaminated soil with 2,4-D + picloram in Eastern Amazonia.

Research, Society and Development 10: 4 doi: <https://doi.org/10.33448/rsd-v10i4.14372>

Smith AM, Stitt M (2007) Coordination of carbon supply and plant growth. **Plant Cell Environ** 9:1126-49 doi: 10.1111/j.1365-3040.2007.01708.x. PMID: 17661751.

Sacnun JM, Crespo R, Palatnik J, Rasia R, González-Schain N (2020) Dual function of HYPONASTIC LEAVES 1 during early skotomorphogenic growth in Arabidopsis. **The Plant Journal** 102(5):977-991 doi: 10.1111/tpj.14681

Smith MR, Rao IM, Merchant A (2018) Source-Sink Relationships in Crop Plants and Their Influence on Yield Development and Nutritional Quality. **Frontiers in Plant Science** 9:1889 doi: 10.3389/fpls.2018.01889

Sullivan JA, Deng XW (2003) From seed to seed: the role of photoreceptors in Arabidopsis development. **Developmental Biology** 260(2):289-97. doi: 10.1016/s0012-1606(03)00212-4. PMID: 12921732.

Tabata R, Sumida K, Yoshii T, Ohyama K, Shinohara H, Matsubayashi Y (2014) Perception of root-derived peptides by shoot LRR-RKs mediates systemic N-demand signaling. **Science** 346: 343–346 doi: 10.1126/science.1257800.

Takahashi F, Suzuki T, Osakabe Y, Betsuyaku S, Kondo Y, Dohmae N, Fukuda H, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K (2018). A small peptide modulates stomatal control via abscisic acid in long-distance signalling. **Nature** 556: 235–238 doi: 10.1038/s41586-018-0009-2

Tang YJ, Liesche J (2017) The molecular mechanism of shade avoidance in crops—How data from Arabidopsis can help to identify targets for increasing yield and biomass production. **Journal of Integrative Agriculture** 16(6): 1244-1255 doi: 10.1016/S2095-3119(16)61434-X

Thomas HR, Frank MH (2019) Connecting the pieces: uncovering the molecular basis for long-distance communication through plant grafting. **New Phytologist** 223(2):582-589. doi: 10.1111/nph.15772.

Thorpe MR, Minchin PEH (1996) **Mechanism of long- and short-distance transport from sources to sinks**. In: Zamski, E. & Schaffer, A. A. (ed.) Source-sink relations, Marcel Dekker Inc. New York. p 261-282.

Upreti KK, Shivu Prasad SR, Reddy YTN, Rajeshwara NA (2014) Paclobutrazol induced changes in carbohydrates and some associated enzymes during floral initiation in mango (*Mangifera indica* L.) cv. Totapuri. **Indian Journal of Plant Physiology** 19: 317–323 doi:10.1007/s40502-014-0113-8

Usami T, Mochizuki N, Kondo M, Nishimura M, Nagatani A (2004) Cryptochromes and phytochromes synergistically regulate Arabidopsis root greening under blue light **Plant Cell Physiol** 45(12):1798-808 doi: 10.1093/pcp/pch205

Van Handel, E (1968) Direct Microdetermination of Sacrose. **Analytical Biochemistry** 22: 280-283 doi:10.1016/0003-2697(68)90317-5

Van Gelderen K, Kang C, Pierik R, Light Signaling, Root Development, and Plasticity (2018). **Plant Physiology** 176(2): 1049–1060, <https://doi.org/10.1104/pp.17.01079>

Verhoeven KJF, Preite V (2014) Epigenetic variation in asexually reproducing organisms **Evolution** 68 (3): 644–655 doi: 10.1111/evo.12320.

Wang, Y (2011) Plant grafting and its application in biological research. **Chinese Science Bull** 56:3511–3517 doi: 10.1007/s11434-011-4816-1

Wang L, Ruan YL (2016) Shoot–root carbon allocation, sugar signalling and their coupling with nitrogen uptake and assimilation. **Functional Plant Biology** 43:105–113 doi: 10.1071/FP15249

Yano T, Inoue H, Shimizu Y, Shinkai S (2002) Dry matter partitioning and carbohydrate status of ‘Kawanakajima Hakuto’ peach trees grafted onto different rootstocks or with an interstock at pre-bloom period. **Journal of the Japanese Society for Horticultural Science** 71(2): 164-170 doi:10.2503 / hrj.1.53

Yang C, Xie F, Jiang Y, Li Z, Huang X, Li L (2018) Phytochrome A Negatively Regulates the Shade Avoidance Response by Increasing Auxin/Indole Acetic Acid Protein Stability. **Developmental Cell** 44(1): 29-41 doi: 10.1016/j.devcel.2017.11.017

Yang D, Seaton DD, Kramer J, Halliday KJ (2016) Phytochrome effects on biomass and metabolism. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 113 (27): 7667-7672 doi: 10.1073/pnas.1601309113

Yeoman MM, Brown R (1976) Implications of the formation of the graft union for organisation in the intact plant. **Annals of Botany** 40 (6): 1265-1276 doi: 10.1093/oxfordjournals.aob.a085247

Zanella F, Watanabe TM, Lima ALS, Schiavinato, MA (2004) Photosynthetic performance in jack bean [*Canavalia ensiformis* (L.) D.C.] under drought and after rehydration. **Brazilian Journal of Plant Physiology** 16(3):181-184 doi: <https://doi.org/10.1590/S1677-04202004000300008>

APÊNDICES

Tabela Suplementar 1. ANOVA de parâmetros de crescimento dos resultados da retirada de órgão de plantas de *Canavalia ensiformis* (L.) DC cultivadas em condições de luz e escuro. Os valores de *P* são apresentados para cada efeito ou interação principal.

Efeito ou interação	----- Comprimento -----						----- Massa Seca -----					
	Raiz	Hipocótilo	Cotilédone	Epicótilo	Peciolo	Folha	Raiz	Hipocótilo	Cotilédone	Epicótilo	Peciolo	Folha
Condição de Planta (CP)	< 0.0001	0.0005	0.0248	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001
Condição de Luz (CL)	0.6853	< 0.0001	0.7767	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001
CP X CL	0.0008	0.3563	0.3810	0.0003	0.0042	0.6257	< 0.0001	0.0001	0.6052	< 0.0001	0.4883	< 0.0001

Tabela Suplementar 2. Resultados resumidos de análises experimentais obtidos em relação a interação condição planta e condição ambiental (luz ou escuro), na qual as plantas de *Canavalia ensiformis* (L.) DC. foram cultivadas.

Condição Planta	Condição de Luz	----- Comprimento -----						----- Massa Seca -----					
		Raiz	Hipocótilo	Cotilédone	Epicótilo	Peciolo	Folha	Raiz	Hipocótilo	Cotilédone	Epicótilo	Peciolo	Folha
Plantas controle	Luz	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Plantas sem cotilédones	Luz	-	-	x	↓	↓	↓	↓	↓	x	↓	↓	↓
Plantas sem Folhas	Luz	-	-	↑	-	x	x	↑	↑	↑	-	x	x
Plantas controle	Escuro	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Plantas sem Cotilédones	Escuro	-	-	x	↓	↓	↓	↓	↓	x	↓	↓	↓
Planta sem folhas	Escuro	↑	↑	x	↓	x	x	-	↑	↑	-	x	x

As setas representam valores superiores (↑) ou inferiores (↓) para a influência da condição de escuro em relação a condição controle (luz ou escuro) na qual *C. ensiformis* (L.) DC foi cultivada. O controle é representado por (■). Nenhuma diferença do controle (plantas inteiras na luz e plantas inteiras no escuro) é representada por (-). Análise não associada aos parâmetros observados é indicada por (x).

Tabela Suplementar 3- Two-way ANOVA de parâmetros de crescimento dos resultados da retirada de órgão de plantas de *Canavalia ensiformis* (L.) DC cultivadas em condições de luz e escuro. Os valores de P são apresentados para cada efeito ou interação principal.

Efeito ou interação	----- Comprimento -----						----- Massa Seca -----					
	Raiz	Hipocótilo	Cotilédone	Epicótilo	Pecíolo	Folha	Raiz	Hipocótilo	Cotilédone	Epicótilo	Pecíolo	Folha
Efeito Enxerto	0.0046	0.6225	0,0349	0.0079	0.0187	0,1650	< 0.0001	0.5690	0.0289	0.6342	0.0766	0.5765
Efeito Porta-enxerto	0.0768	< 0.0001	0,2641	< 0.0001	< 0.0001	< 0,0001	0.1095	< 0.0001	0.0048	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001
Enxerto*Porta-enxerto	0.6029	0.1037	0,3790	0.0151	0.6208	0,2770	0.2587	0.7761	0.1627	0.5401	0.6758	0.1795

Tabela Suplementar 4. Resultados resumidos de análises experimentais obtidos em relação a condição de luz ou escuro, na qual os homoenxertos de *Canavalia ensiformis* (L.) DC. foram cultivadas.

Enxerto	Porta-enxerto	----- Comprimento -----						----- Massa Seca -----					
		Raiz	Hipocótilo	Cotilédone	Epicótilo	Pecíolo	Folha	Raiz	Hipocótilo	Cotilédone	Epicótilo	Pecíolo	Folha
Luz	Luz	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Escuro	Escuro	-	↑	-	↑	↓	↓	↓	↑	↑	↑	↓	↓
Luz	Escuro	-	↑	-	↑	↓	↓	-	↑	-	↑	↓	↓
Escuro	Luz	↓	-	-	-	-	-	↓	-	-	-	-	-

As setas representam valores superiores (↑) ou inferiores (↓) para a influência da condição de escuro em relação a condição de escuro (controle) na qual *C. ensiformis* (L.) DC foi cultivada. O controle é representado por (■). Nenhuma diferença do controle (plantas inteiras na luz e plantas inteiras no escuro) é representada por (-). Análise não associada aos parâmetros observados é indicada por (x).

Tabela Suplementar 5. Two-way ANOVA da concentração de açúcares totais de homoenxertos de *Canavalia ensiformis* (L.) DC cultivadas em condições de luz e escuro. Os valores de *P* são apresentados para cada efeito ou interação principal.

Efeito ou interação	----- Açúcares totais -----					
	Raiz	Hipocótilo	Cotilédone	Epicótilo	Peciolo	Folha
Efeito Porta-enxerto	0.0007	0.0053	0.0064	0.0001	0.0001	0.0001
Efeito Enxerto	0.0001	0.7260	0.0696	0.0731	0.0008	0.5387
Porta-enxerto*Enxerto	0.0028	0.4890	0.0002	0.3870	0.0209	0.5750

Tabela Suplementar 6. Two-way ANOVA da concentração de amido de homoenxertos de *Canavalia ensiformis* (L.) DC cultivadas em condições de luz e escuro. Os valores de *P* são apresentados para cada efeito ou interação principal.

Efeito ou interação	----- Amido -----					
	Raiz	Hipocótilo	Cotilédone	Epicótilo	Peciolo	Folha
Efeito Porta-enxerto	0.0573	0.0077	0.0059	0.0001	0.0834	0.0008
Efeito Enxerto	0.0001	0.4408	0.1236	0.0001	0.0063	0.9400
Porta-enxerto*Enxerto	0.5680	0.5988	0.0020	0.0001	0.2904	0.0047

Tabela Suplementar 7. Two-way ANOVA da concentração de sacarose de homoenxertos de *Canavalia ensiformis* (L.) DC cultivadas em condições de luz e escuro. Os valores de *P* são apresentados para cada efeito ou interação principal.

Efeito ou interação	----- Sacarose -----					
	Raiz	Hipocótilo	Cotilédone	Epicótilo	Peciolo	Folha
Efeito Porta-enxerto	0.0001	0.0001	0.0008	0.0001	0.0001	0.0003
Efeito Enxerto	0.0001	0.2288	0.0476	0.0058	0.5449	0.2185
Porta-enxerto*Enxerto	0.0001	0.8222	0.0025	0.0032	0.0010	0.0971

Tabela Suplementar 8. Resultados resumidos das análises bioquímica (amido, sacarose e açúcares totais) de homoenxertos de *Canavalia ensiformis* (L.) DC

Enxerto	Porta-enxerto	----- Amido -----						----- Sacarose -----						----- Açúcares totais -----					
		Raiz	Hipo*	Cotil*	Epic*	Pecíolo	Folha	Raiz	Hipo	Cotil	Epic	Pecíolo	Folha	Raiz	Hipo	Cotil	Epi	Pecíolo	Folha
Luz	Luz	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Escuro	Escuro	↓	↑	↑	-	-	↓	-	↑	↑	↑	↑	↓	↓	-	↑	↑	-	↓
Luz	Escuro	-	-	-	↑	↑	↓	↑	↑	-	↑	↑	↓	↑	-	-	↑	-	↓
Escuro	Luz	↓	-	-	-	-	↓	-	-	-	-	↑	↓	↓	-	-	-	↑	-

As setas representam valores superiores (↑) ou inferiores (↓) para a influência da condição de escuro em relação a condição de escuro (controle) na qual *C. ensiformis* (L.) DC foi cultivada. O controle é representado por (■). Nenhuma diferença do controle (plantas inteiras na luz e plantas inteiras no escuro) é representada por (-).

*Hipo= Hipocótilo; *Cotil= Cotilédones; *Epic= Epicótilo

Tabela Suplementar 9. Two-way ANOVA de parâmetros de crescimento de plantas de *Canavalia ensiformis* (L.) DC submetidas a condição manipulada de luz (luz ou escuro) na parte aérea e subterrânea. Os valores de *P* são apresentados para cada efeito ou interação principal.

Efeito ou interação	----- Comprimento -----						----- Massa Seca -----					
	Raiz	Hipocótilo	Cotilédone	Epicótilo	Pecíolo	Folha	Raiz	Hipocótilo	Cotilédone	Epicótilo	Pecíolo	Folha
Efeito Porta-enxerto	0.2321	0.0001	0.012	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.5277	0.0001	0.462	0.0001
Efeito Enxerto	0.0230	0.8556	0.030	0.72	0.168	0.2036	0.333	0.0090	0.353	0.2175	0.829	0.1823
Porta-enxerto*Enxerto	0.519	0.6592	0.0001	0.55	0.570	0.0417	0.0102	0.0226	0.491	0.2245	0.287	0.0244

Tabela Suplementar 10. Resultados resumidos de análises experimentais obtidos em relação a condição manipulada de luz (luz ou escuro) na qual as plantas de *Canavalia ensiformis* (L.) DC. foram cultivadas.

Parte aérea	Raiz	----- Comprimento -----						----- Massa Seca -----					
		Raiz	Hipocótilo	Cotilédone	Epicótilo	Pecíolo	Folha	Raiz	Hipocótilo	Cotilédone	Epicótilo	Pecíolo	Folha
Luz	Luz	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Escuro	Escuro	-	↑	↓	↑	↑	↓	↓	↑	↑	↑	-	↓
Luz	Escuro	-	-	-	-	-	-	-	-	-	↑	-	↓
Escuro	Luz	-	↑	↓	↑	↑	↓	↓	↑	-	-	↑	-

As setas representam valores superiores (↑) ou inferiores (↓) para a influência da condição de escuro em relação a condição de escuro (controle) na qual *C. ensiformis* (L.) DC foi cultivada. O controle é representado por (■). Nenhuma diferença do controle (plantas inteiras na luz e plantas inteiras no escuro) é representada por (-). Análise não associada aos parâmetros observados é indicada por (x).

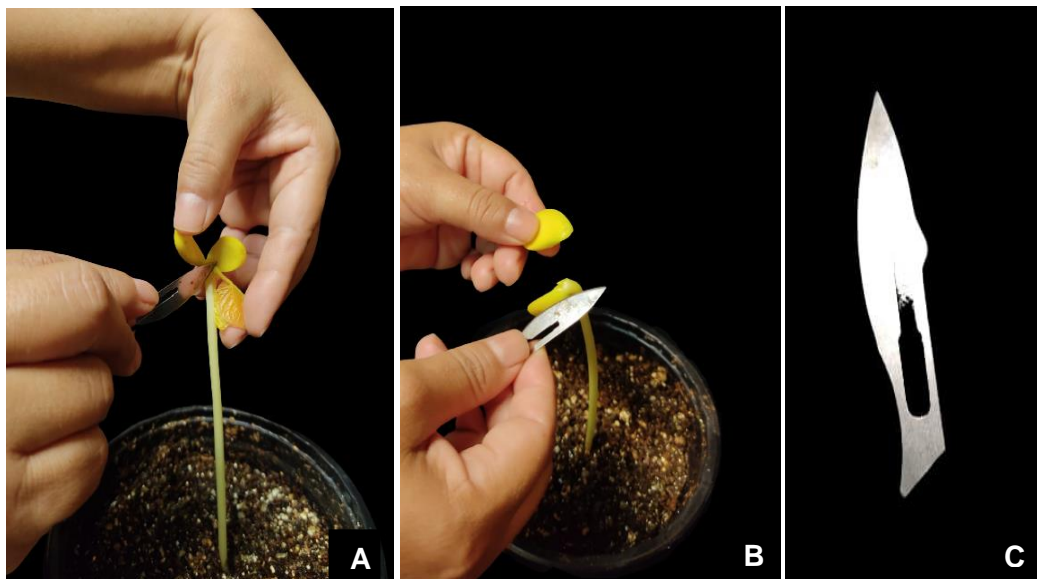


Figura Suplementar 1. Excisão de folhas (A). Excisão de cotilédones (D). Lâmina de bisturi (C).

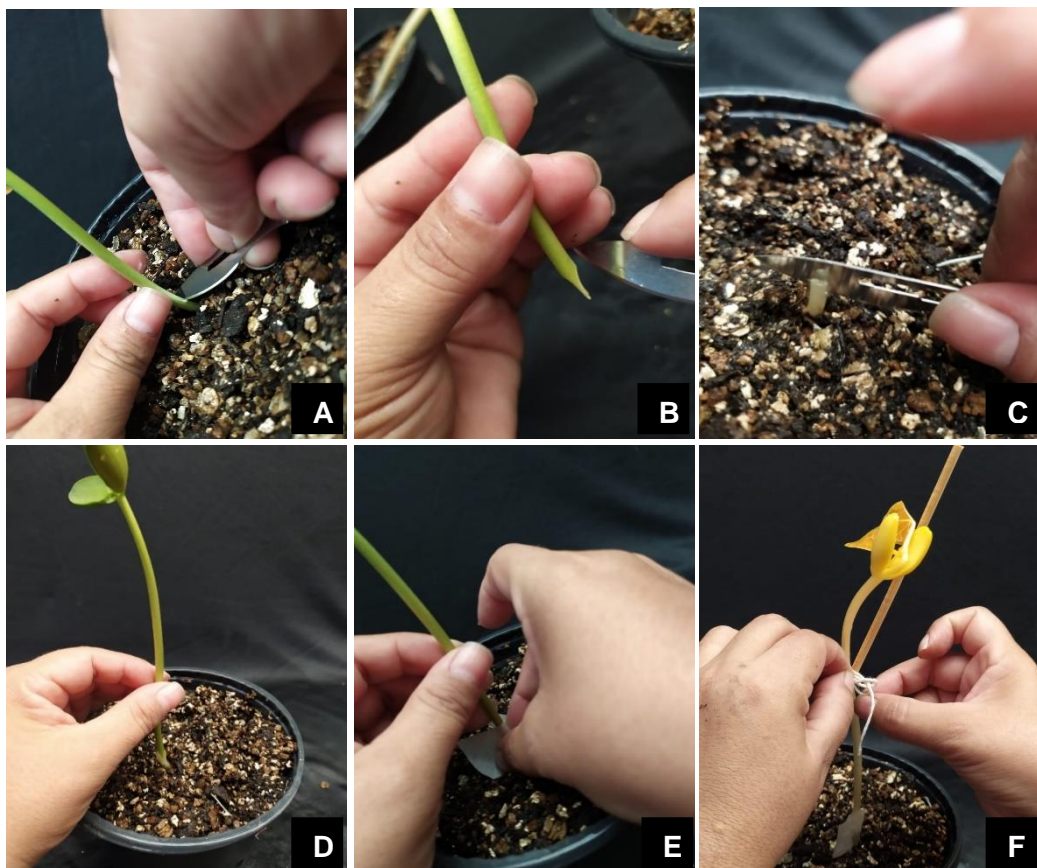


Figura Suplementar 2. Caule cortado horizontalmente logo acima da inserção da raiz (A). Enxerto cortado em bisel (B). Incisão vertical no porta-enxerto (C). Enxertia em fenda cheia (D) fita crepe 16 mm ao redor do enxerto (E) Suporte fornecido à planta.

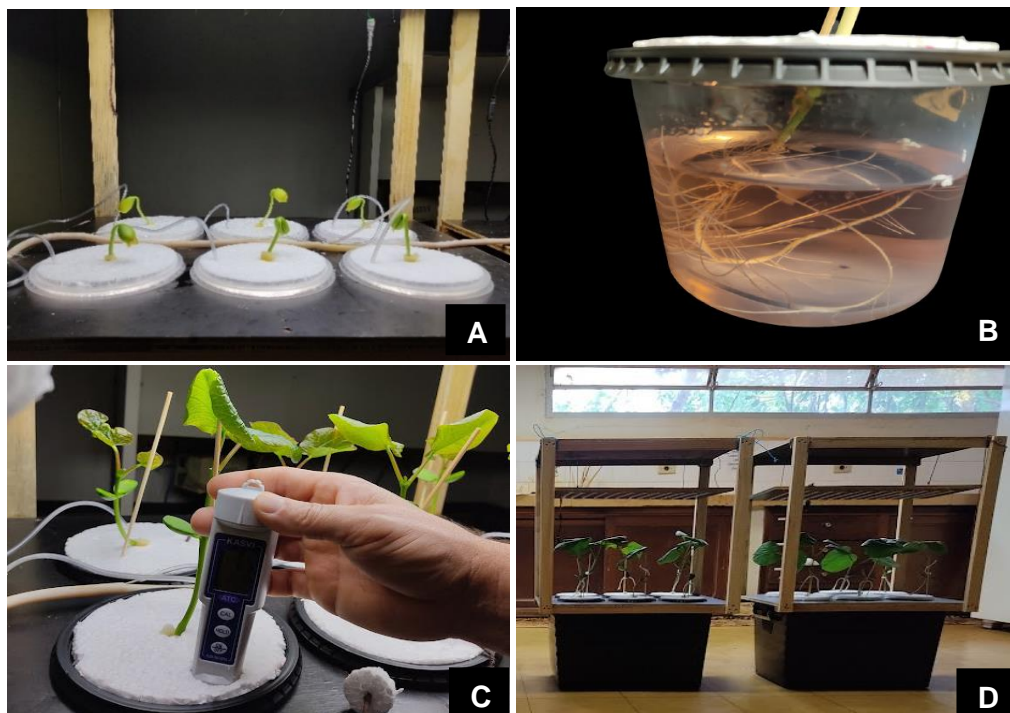


Figura Suplementar 3. Plantas transplantadas após emergência (A). Recipientes de plástico transparentes de 300 mL contendo solução nutritiva padrão de Hoagland e Arnon (1950) (B). Monitoramento para ajuste de pH, quando necessário (C). Vista frontal das caixas de iluminação (D).

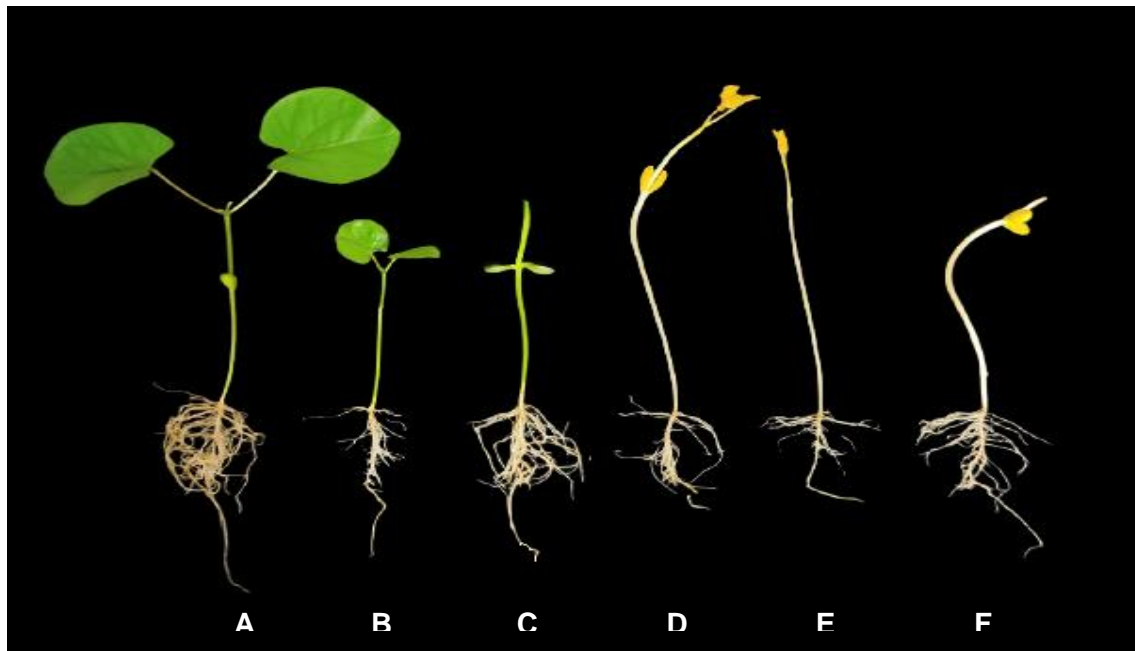


Figura Suplementar 4. Plantas de *Canavalia ensiformis* (L.) DC submetidas aos tratamentos de retirada de órgãos fonte (cotilédones e folhas). Plantas intactas crescidas na luz (A). Plantas sem cotilédones crescidas na luz (B). Plantas sem folhas crescidas na luz (C). Plantas intactas crescidas no escuro (D). Plantas sem cotilédones crescidas no escuro (E). Plantas sem folhas crescidas no escuro (F).

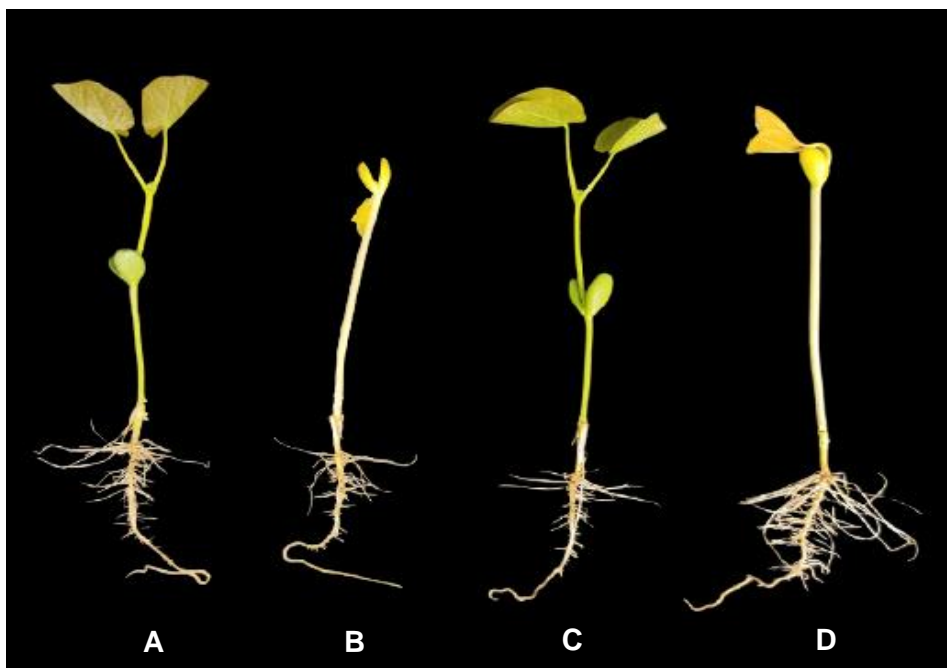


Figura Suplementar 5. Homoenxertos de *Canavalia ensiformis* (L.) DC. Planta proveniente de combinações de enxerto e porta-enxerto da luz (A). Planta proveniente de combinações de enxerto e porta-enxerto do escuro (B). Planta proveniente de combinações de enxerto da luz e porta-enxerto do escuro (C). Planta proveniente de combinações de enxerto do escuro e porta-enxerto da luz (D).

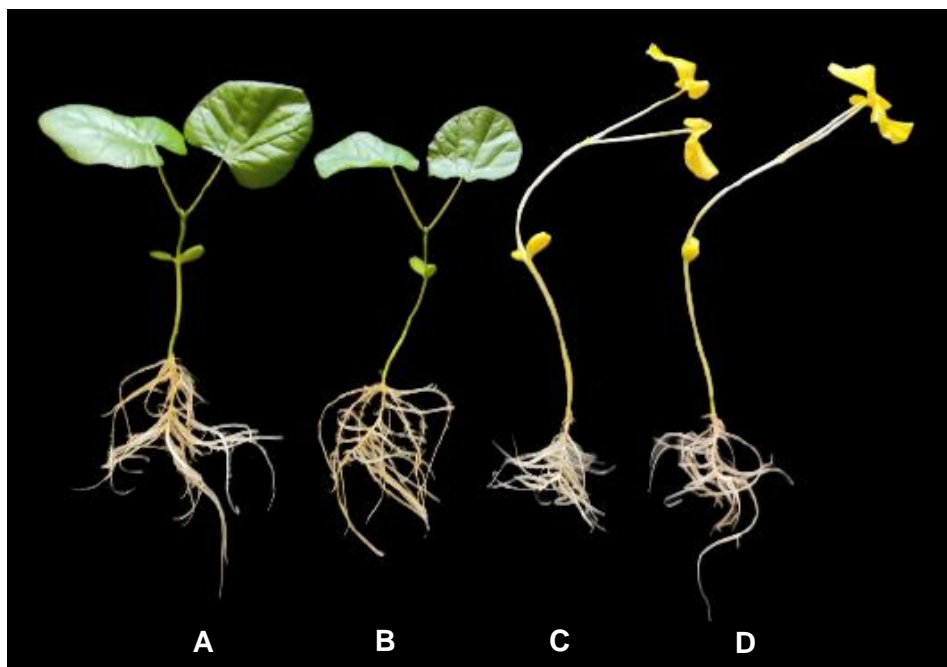


Figura Suplementar 6. Plantas de *Canavalia ensiformis* (L.) DC cultivadas em condições de manipulação de luz na parte aérea e raiz. Planta proveniente de parte aérea da luz e raiz do escuro (A). Planta proveniente de parte aérea e raiz da luz (B). Planta proveniente de parte aérea e raiz do escuro (C). Planta proveniente de parte aérea do escuro e raiz da luz (D).