RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 23/02/2017.

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Campus de Botucatu

PADRÃO DE RESPOSTAS METABÓLICAS DE *Curcuma zedoaria* (Christm.) ROSCOE SOB A APLICAÇÃO DE REGULADORES VEGETAIS E EM CONDIÇÕES DE DEFICIÊNCIA HÍDRICA

ROBERTO DE OLIVEIRA PORTELLA

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências, Campus de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Mestre no Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica). Área de concentração: Fisiologia e Bioquímica Vegetal

BOTUCATU-SP

-2016-

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Campus de Botucatu

Pós-graduação Botânica Unesp - Botucatu

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

"Júlio de Mesquita Filho"

INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS DE BOTUCATU

PADRÃO DE RESPOSTAS METABÓLICAS DE Curcuma zedoaria (Christm.) ROSCOE SOB A APLICAÇÃO DE REGULADORES VEGETAIS E EM CONDIÇÕES DE DEFICIÊNCIA HÍDRICA

ROBERTO DE OLIVEIRA PORTELLA

PROF. DR. LUIZ FERNANDO ROLIM DE ALMEIDA

(Orientador)

PROFA. DRA. MARCIA ORTIZ MAYO MARQUES

(Co-Orientador)

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências, Campus de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Mestre no Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica). Área de concentração: Fisiologia e Bioquímica Vegetal

BOTUCATU-SP

-2016-

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSEMEIRE APARECIDA VICENTE-CRB 8/5651

Portella, Roberto de Oliveira.
Padrão de respostas metabólicas de Curcuma zedoaria (Christm.) Roscoe sob a aplicação de reguladores vegetais e em condições de deficiência hídrica. / Roberto de Oliveira Portella. - Botucatu, 2016

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de Botucatu
Orientador: Luiz Fernando Rolim de Almeida
Coorientador: Marcia Ortiz Mayo Marques
Capes: 20303009

1. Cúrcuma - Fisiologia. 2. Plantas tintoriais. 3. Desidratação (Hídrica). 4. Fisiologia vegetal. 5. Ecofisiologia vegetal. 6. Dormência em plantas.

Palavras-chave: Aparato fotoquímico; Dormência; Ecofisiologia vegetal; Metabolismo.

"Chame de intuição. É disso que se trata por enquanto. Mas pretendo chegar a uma conclusão sobre o assunto. Uma sequência de raciocínios válidos só pode levar à determinação da verdade..."

Eu, Robô, de Issac Asimov

Dedico aminha família, aos meus amigos,

as entidades espirituais, e

a todos que acreditaram que essa aventura era possível.

Agradecimentos

Agradeço à CAPES pela concessão da bolsa de estudo;

Agradeço à toda minha família por acreditar que esse trabalho era possível. Em especial, agradeço meus pais Lúcia e Rogério e meu irmão Marcos, por todos os ensinamentos.

Ao Nestor, meu amigo, por me mostrar como a ciência é uma arte.

À minha noiva Karin, por me apoiar nesses últimos sete anos e por depositar sua confiança em mim.

Aos meus amigos de São José dos Campos e de Botucatu pelos momentos de diversão, diálogo e pela confiança.

À todos os estudantes, técnicos-administrativos e aos docentes do Departamento de Botânica, do Instituto de Biociências de Botucatu, UNESP, pelo auxílio nos momentos que precisei, pelas descontrações e pelos ensinamentos.

À todos do Laboratório de Ecofisiologia Vegetal pelo apoio, confiança e pela amizade.

Agradeço minha co-orientadora, Marcia Ortiz Mayo Marques, por todos os ensinamentos, pela dedicação e pela confiança.

Agradeço meu orientador, Luiz Fernando Rolim de Almeida, pela confiança, dedicação e pelos ensinamentos na pesquisa e na docência.

Sumário

RESUMO **1**
ABSTRACT **2**
I-INTRODUÇÃO GERAL **3**
II. OBJETIVOS **7**
Resumo **9**
Material e Métodos **12**
Resultados **15**
Discussão **17**
Conclusões **21**
Referencial bibliográfico **23**
Tabelas **30**
Figuras **38**
IV-CAPÍTULO II **42**
Resumo **43**
Introdução **44**
Material e Métodos **46**
Resultados **51**
Discussão **52**
Conclusões **57**
Referencial bibliográfico **58**
Tabelas **66**
Figuras **67**
Anexo **69**
V-CONSIDERAÇÕES FINAIS **77**
VI. REFERENCIAL BIBLIOGRÁFICO DA INTRODUÇÃO GERAL **78**

Lista de Tabelas

Tabela		Página
1	Efeitos das concentrações de cinetina (Kt) e dos tempos de imersão dos rizomas ao regulador vegetal no crescimento dos rizomas de *Curcuma zedoaria* (Christm.) Roscoe, representado pela porcentagem de brotação de gemas (%), pelo índice de velocidade de brotação de gemas (IVB) e pelo comprimento total de raízes (mm).....	**30**
2	Efeitos de cinetina (Kt) e dos tempos de imersão dos rizomas de *C. zedoaria* na porcentagem de brotação de gemas (%), no índice de velocidade de brotação de gemas (IVB) e no comprimento total de raízes (mm).....	**31**
3	Efeitos das concentrações de ethephon (ETH) e dos tempos de imersão dos rizomas ao regulador vegetal no crescimento dos rizomas de *Curcuma zedoaria* (Christm.) Roscoe, representado pela porcentagem de brotação de gemas (%), pelo índice de velocidade de brotação de gemas (IVB) e pelo comprimento total de raízes (mm).....	**32**
4	Efeitos de ethephon (ETH) e dos tempos de imersão dos rizomas de *C. zedoaria* na porcentagem de brotação de gemas (%), no índice de velocidade de brotação de gemas (IVB) e no comprimento total de raízes (mm).....	**33**
5	Efeitos dos reguladores vegetais cinetina (Kt) e ethephon (ETH) na performance da brotação das gemas dos rizomas de *C. zedoaria* em função dos dias de coleta...	**34**
6	Substâncias voláteis dos rizomas de *C. zedoaria* e razão de produção de Monoterpenos/Sesquiterpenos (M/S) sob condições normais de crescimento (controle), sob ação de cinetina (150mg.L^{-1}; t=30min) e de ethephon (600mg.L^{-1}; t=30min).....	**35**
7	Dinâmica da produção das classes de substâncias voláteis nos rizomas de *C. zedoaria* entre o 1º e o 11º dias após aplicação dos reguladores vegetais ethephon e cinetina.....	**37**
8	Variáveis fisiológicas (Média±DP) que compõem o estado hídrico das plantas de *C. zedoaria* durante o período de défice hídrico.....	**66**
9	Análise física do substrato utilizado nos vasos que continham plantas de *Curcuma zedoaria* (Christm.) Roscoe.....	**71**
10	Análise química do substrato utilizado nos vasos que continham plantas de *Curcuma zedoaria* (Christm.) Roscoe.....	**72**
11	Valores da assíntota máxima da taxa de transporte de elétrons (*ETR*) e do *quenching* fotoquímico (*qP*) para plantas de *C. zedoaria* durante a deficiência hídrica.....	**73**

Lista de Figuras

Figura **Página**

1 Efeitos dos reguladores vegetais cinetina (círculos pretos) e ethephon (círculos brancos) na performance da brotação das gemas dos rizomas de *C*. *zedoaria* em função dos dias de coleta. Análise de regressão linear do número de gema brotadas *versus* o 1º, 6º, 11º e 31º dias de experimento. Ambas as retas apresentam a equação da reta, o coeficiente de determinação (R^2) e o ângulo de inclinação da reta (α). Reta contínua: Kt em 150 $mg.L^{-1}$, t=30min. Reta tracejada: ETH em 600 mg/L^{-1}, t=30min..... **38**

2 Cromatogramas de íons totais (TIC) do perfil das substâncias voláteis dos rizomas de *C*. *zedoaria* produzidas durante a situação controle no 1º dia (1A) e no 11º dia (2A), sob a ação de cinetina no 1º dia (1B) e no 11º dia (2B) e de ethephon no 1º dia (1C) e no 11º dia (2C). 1: α-pineno; 2: canfeno; 3: sabineno; 4: β-pineno; 5: 6-metil-5-hepten-2-ona; 6: mirceno; 7: δ-3-careno; 8: α-terpineno; 9: *p*-cimeno; 10: *o*-cimeno; 11: 1,8-cineol; 12: *Z*-β-ocimeno; 13-γ-terpineno; 14: terpinoleno; 15: 2-nonanona; 16: 2-nonanol; 17: *n*-nonanal; 18: α-canfolenal; 19: *exo*-isocitral; 20: cânfora; 21: isoborneol; 22: borneol; 23: terpinen-4-ol; 24: α-terpineol; 25: 2-docanona; 26: mirtenal; 27: 2-decanol; 28: *n*-decanal; 29: carvona; 30: acetato de isobornila; 31: 2-undecanona; 32: β-elemeno; 33:β-cariofileno; 34: α-humuleno; 35: *trans*-β-farneseno; 36: germacreno D; 37: β-selineno; 38: curzereno; 39: β-himachaleno; 40: β-cadineno; 41: germacreno B; 42: óxido de cariofileno; 43: globulol; 44: curzerenona; e 45: germacrona..... **39**

3 Efeito do tempo na padronização das substâncias voláteis dos rizomas de *C*. *zedoaria* segundo a aplicação de cinetina e ethephon, proporcionado pela análise de componentes principais (PCA). Montada utilizando o algoritmo da correlação de Pearson (n-1). **40**

4 Efeito do tempo no agrupamento da situação em condições normais de crescimento, sob ação de cinetina e ethephon para as substâncias voláteis dos rizomas de *C*. *zedoaria*. Análise Hierárquica de Cluster (AHC) construída com matriz de dissimilaridade, usando o *Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean* (UPGMA) como método de aglomeração e o algoritmo da Distância Euclideana..... **41**

5 Variáveis fisiológicas mensuradas nas folhas de *Curcuma zedoaria* (Christm.) Roscoe. Condutância estomática (a), rendimento quântico máximo do PSII (b), fluorescência basal (c), fluorescência máxima (d), eficiência de excitação (e), rendimento quântico efetivo do PSII (f), rendimento quântico da perda regulada de energia não-fotoquímica do PSII (g) e rendimento quântico da perda não-regulada de energia não-fotoquímica do PSII (h) no tratamento controle (círculos pretos) e no tratamento sob défice hídrico (círculos brancos). *indicam diferenças significativas pelo teste *t* (p<0,05)..... **67**

6 Concentração equivalente de glicose (a), concentração equivalente de sacarose (b) e concentração equivalente de amido (c) nos rizomas de *Curcuma zedoaria* (christm.) Roscoe, para os tratamentos controle (barras pretas), tratamento sob défice hídrico (barras cinzas) e tratamento reidratado (barras cinzas tracejadas).

*letras diferentes entre tratamentos de um mesmo dia (35º dia ou 99º dia) indicam diferenças significativas pelo teste *t* (p<0,05)..... **68**

7 Teor de água no solo (Média±DP) das plantas de *Curcuma zedoaria* (Christm.) Roscoe ao longo dos dias de experimento para o controle (barras brancas), tratamento sob défice hídrico até o 35º dia (barras cinzas) e tratamento reidratado, do 36º dia até o 99º dia (barras cinzas tracejadas)..... **74**

8 Taxa de transporte de elétrons (*ETR*) em *C*. *zedoaria* do tratamento controle ao longo dos dias de tratamento. As linhas pretas da regressão linear indicam dias mais distantes da perda da parte aérea e as linhas tracejadas indicam os dias mais próximos da perda total da parte aérea..... **75**

9 Q*uenching* fotoquímico (*qP*) em *C*. *zedoaria* do tratamento controle ao longo dos dias de tratamento. As linhas pretas da regressão linear indicam dias mais distantes da perda da parte aérea e as linhas tracejadas indicam os dias mais próximos da perda total da parte aérea..... **76**

Lista de Abreviaturas

Kt: Cinetina

ETH: Ethephon

IVB: Índice de velocidade de brotação de gemas

SPME: Microextração em Fase Sólida

CG/EM: Cromatógrafo Gasoso acoplado à Espectrômetro de Massas

DFFF: Densidade de Fluxo de Fótons

MEP: rota do Metil-eritritol-fosfato

MVA: rota do Mevalonato

PD: *Predawn* – período de coleta às 05:30 horas

MD: *Midday* – período de coleta às 12:00 horas

CRA_{MD}: Conteúdo Relativo de Água nas folhas durante o *Midday*

$\Psi_{H_2O\ folha\ PD}$: Potencial da água das folhas durante o *Predawn*

$\Psi_{H_2O\ folha\ MD}$: Potencial da água das folhas durante o *Midday*

$\Psi_{H_2O\ solo}$: Potencial da água do solo

$\Psi_{H_2O\ rizoma}$: Potencial da água do rizoma

gs: Condutância estomática

PSII: Fotossistema II

Fo: Fluorescência basal

Fm: Fluorescência máxima

Fv/Fm: Rendimento quântico máximo do PSII

qP: *quenching* Fotoquímico

ETR: Taxa de transporte de elétrons

Y(II)/qP ou ***Yexc***: Eficiência de excitação

Y(II): Rendimento quântico efetivo do PSII

Y(NO): Rendimento quântico da perda não-regulada de energia não-fotoquímica do PSII

Y(NPQ): rendimento quântico da perda regulada de energia não-fotoquímica do PSII

RESUMO

A dormência de gemas é um mecanismo metabólico e fisiológico do ciclo de vida de plantas, regulado pelo ambiente e pelos hormônios vegetais. A partir disso, nesse estudo foram investigados dois momentos cruciais no ciclo da dormência de *Curcuma zedoaria* (Christm.) Roscoe. O primeiro momento se trata da ação dos reguladores vegetais ethephon (ETH) e cinetina (Kt) na superação da dormência de gemas e na alteração do perfil metabólico volátil nos primeiros dias após as gemas superarem a dormência. O segundo momento consiste da ação do défice hídrico na mudança dos padrões metabólicos da planta e na comparação dos ajustes metabólicos durante a perda da parte aérea ocasionada pelo défice hídrico. Diante da primeira etapa da investigação, altas concentrações de ETH (600 $mg.L^{-1}$) atrasam a brotação das gemas de rizomas e as demais concentrações diminuem o crescimento de raízes. Ethephon aumenta a proporção relativa de sesquiterpenos oxigenados e diminui a proporção de hidrocarbonetos monoterpênicos. Cinetina manteve a brotação de gemas semelhante às condições normais de crescimento. Além disso, Kt promoveu aumento das proporções relativas de monoterpenos e queda de sesquiterpenos. Na segunda etapa da investigação, as plantas que sofreram défice hídrico apresentaram tolerância ao estresse até o 17º dia de experimento. Plantas totalmente irrigadas também entraram em dormência, apresentando perda total da parte aérea após 99 dias de experimento. Além disso, a variação na fluorescência da clorofila *a* dessas plantas foi semelhante às plantas que sofreram défice hídrico. Apesar do défice hídrico causar degradação do amido, após a entrada da dormência e a reidratação desses rizomas, o metabolismo nesse órgão de resistência retoma as funções originais na formação de reservas de amido. Logo, reguladores vegetais e o défice hídrico modificam os padrões metabólicos no ciclo da dormência. Além disso, os padrões metabólicos auxiliam na interpretação das respostas ambientais expressas nas plantas e abrem novas perspectivas nas áreas da comunicação vegetal, ecofisiologia e bioquímica vegetal.

Palavras-chave: dormência, metabolismo, ecofisiologia vegetal, aparato fotoquímico

ABSTRACT

Bud dormancy is a metabolic and physiologic mechanism occurring during the plant life cycle, which is regulate by environment and plant hormones. In this study, we investigated two crucial points of dormancy cycle on *Curcuma zedoaria* (Christm.) Roscoe. The first one focused on the action of ethephon (ETH) and kinetin (Kt) on bud break and the alterations on volatile metabolic profile during the days after releasing of bud dormancy. The second aspect focused on the action of drought in changes of plant metabolic patterns and comparing the metabolic adjustments during leaf shedding provoked by water deficit. The first investigation showed that high concentrations on ETH (600 $mg.L^{-1}$) delays the rhizome bud flush and the other concentrations of ETH decrease root growth. Ethephon enhances oxygenated sesquiterpenes and decreases monoterpene production. Kinetin maintains bud sprout similarly to control. Further, Kt increases the relative proportions of monoterpenes and decrease the relative proportions of sesquiterpenes. The second step of this investigation showed that plants under water stress presented drought tolerance until the 17^{th} day of experiment. Plants totally irrigated also enter in dormancy, showing total aboveground loss after 99 days of experiment. Furthermore, the variation of chlorophyll *a* fluorescence of those plants was similar between plants that went through drought. Instead of water stress causes starch degradation, after dormancy entrance and rehydration of *C. zedoaria* rhizomes, the metabolism in this organ returns to your original functionality of starch synthesis. Thus, plant regulators and drought modify the metabolic patterns during dormancy cycle. Furthermore, metabolic patterns are useful for interpret the environmental responses expressed in plants and open new perspectives on plant communication, ecophysiology and plant biochemistry.

Keywords: dormancy, metabolism, plant ecophysiology, photochemical apparatus

I-INTRODUÇÃO GERAL

O ambiente atua de forma complexa na produção de sinais, os quais são captados por receptores específicos nas plantas. A interpretação e a transformação das informações ambientais em sinais químicos são realizados por diferentes estruturas distribuídas no organismo vegetal. Esses sinais químicos são transportados por diferentes vias, desencadeando ajustes metabólicos e conferindo a manutenção da homeostase na planta (LARCHER, 2000; BABY et al., 2010; BERTOLLI et al., 2014; SOUZA & LUETTGE, 2015). A dormência de gemas é alvo de grande interesse na ciência, dado sua característica de desencadear padrões metabólicos complexos. Além disso, o mecanismo da dormência é regulado por uma cascata de vias metabólicas, as quais recebem sinais do ambiente e dos hormônios vegetais (ROHDE & BHALERAO, 2007). Tanto os hormônios vegetais, quanto o ambiente controlam a entrada da planta à dormência em condições desfavoráveis e sua superação durante os períodos favoráveis de crescimento (SUTTLE, 2007; RÍOS et al., 2014). Para plantas que apresentam dormência, seu ciclo normal de vida ocorre com a brotação das gemas no verão; o cessar do crescimento, a formação de gemas e a senescência e abscisão foliar no outono e a dormência no inverno (RINNE et al., 2010; DING & NILSSON, 2016).

O estado da dormência de gemas está envolvido com o controle do crescimento, do desenvolvimento e da divisão celular, processos regulados pelas mesmas vias de sinalização (HORVATH et al., 2003). Tanto a entrada, quanto a superação da dormência de gemas são influenciados por diversos fatores ambientais, como a temperatura, o fotoperíodo e o défice hídrico (RÍOS et al., 2014). Além disso, os hormônios vegetais são os fatores-chave que desempenham papel no controle endógeno da entrada, manutenção e superação da dormência (ANDERSON et al., 2001). Logo, oscilações no ambiente e nos teores dos hormônios vegetais regem o ciclo da dormência das plantas.

Durante a entrada da dormência, o fotoperíodo regula o relógio endógeno das plantas, o armazenamento e a distribuição de reservas (HORVATH et al., 2003; SUTTLE, 2007; ROHDE & BHALERAO, 2007). Os dias curtos influenciam a síntese do ácido abscísico (ABA), hormônio que aumenta a expressão de genes da família *DMR1*/*DRP* (*DORMANCY-ASSOCIATED GENE-1*/*AUXIN-REPRESSED PROTEIN*), responsáveis pela entrada e manutenção da dormência (RAE et al., 2013). Além disso, baixas temperaturas promovem quedas no funcionamento do metabolismo e a falta de água no ambiente altera o balanço hormonal (ROHDE & BHALERAO, 2007), desencadeando a entrada da dormência (DURYEA, 1985; ROHDE & BHALERAO, 2007).

Contudo, a elevação das temperaturas (DURYEA, 1985; KUEHNY et al., 2005) e os dias longos (HORVATH et al., 2003; KUEHNY et al., 2005) conduzem à superação da

dormência de gemas. Nas etapas finais da dormência, o conteúdo de ABA nos meristemas declina e o aumento dos níveis de citocininas (CK) acompanham o começo da brotação (SUTTLE, 2007). As auxinas (Ax), giberelinas (GA) e CKs controlam as cascatas de fosforilação das proteínas quinases (MAPK), as quais liberam o ciclo celular, retomando a divisão das células, o crescimento e a brotação de gemas (ANDERSON et al., 2001; ROHDE & BHALERAO, 2007). Logo, os hormônios vegetais são primordiais no controle do ciclo da dormência de gemas. Além disso, reguladores vegetais aplicados em diversos experimentos desempenham papel fisiológico semelhante aos hormônios vegetais. Portanto, aplicações desses reguladores vegetais podem estimular ou atrasar a brotação de gemas em rizomas dormentes.

Os reguladores vegetais também atuam na modificação da síntese de metabólitos especializados nas plantas. A benzilamino-purina promove quedas na produção de citral (PRINS et al., 2013), o etileno provoca a redução nas proporções relativas de terpinoleno (KRAMER et al., 2012) e as citocininas aumentam o rendimento do óleo essencial em *Mentha arvensis* L. (FAROOQI et al., 2003; PRINS et al., 2010). Além disso, a produção de mono e sesquiterpenos nos frutos de manga segue a tendência de produção do etileno (LALEL et al., 2003). Dessa forma, a sinalização de reguladores vegetais também deverá alterar o padrão de produção de substâncias voláteis, dias após a superação da dormência de gemas.

Não somente os fatores endógenos, mas também os fatores ambientais controlam o ciclo da dormência. A dinâmica da água nos ambientes sazonais afeta o ajuste das espécies vegetais (ASBJORSEN et al., 2011) e a deficiência hídrica é um dos eventos ambientais que mais promove mudanças na fisiologia das plantas (YADOLLAHI et al., 2011; RAKIĆ et al., 2015). Consequentemente, esses ajustes fisiológicos agem para evitar, tolerar e resistir aos possíveis danos causados pela desidratação, mantendo a homeostase da planta durante períodos de défice hídrico (GASPAR et al., 2002; FLEXAS et al., 2006; SOUZA & LUETTGE, 2015).

A falta de água no ambiente pode causar alterações no estado hídrico das plantas (FLEXAS et al., 2006; FAVARETTO et al., 2011; EPPEL et al., 2013), na dinâmica no balanço de carbono e no transporte de minerais (LARCHER. 2000; VARONE et al., 2012), na inibição da síntese de amido e no estímulo de sua degradação (RIZHSKY et al., 2004; STITT & ZEEMAN, 2012), nos ajustes da etapa fotoquímica da fotossíntese, representada pela fluorescência da clorofila *a* (ORT & BAKER. 2002; BAKER & ROSENQVIST. 2004; RAKIĆ et al., 2015) e a entrada das plantas à dormência (RÍOS et al., 2014).

A senescência da parte aérea é outro mecanismo controlado endogenamente, fazendo parte do ciclo normal de vida das plantas (QUIRINO et al., 2000; THOMAS & OUGHAM, 2014) e também pelo ambiente, principalmente pelo défice hídrico (NAGY et al., 2013). Durante a senescência das folhas, há a degradação da clorofila (QUIRINO et al., 2000), provocando queda na eficiência do aparato fotoquímico (LU et al., 2001; MOHAPATRA et al., 2013). A perda total das folhas vai de encontro com a dormência, uma vez que plantas de regiões semi-áridas investem na formação de órgãos-estoque em detrimento à manutenção da parte aérea (PATTY et al., 2010; PUMISUTAPON et al., 2012). Sob essa linha de raciocínio, é essencial compreender como os padrões metabólicos durante o ciclo normal de vida das plantas se alteram. Mais interessante, é observar se os padrões expressados nos momentos de perda das folhas durante o ciclo normal de vida da planta e em plantas que passaram por um período de défice hídrico serão semelhantes entre si.

Para o desenvolvimento desse estudo, utilizamos a espécie *Curcuma zedoaria* (Christm.) Roscoe, nativa do Bangladesh, Sri Lanka e Índia e cultivada no Brasil (LOBO et al., 2009; SHAHRIAR, 2010). *C. zedoaria* é uma planta herbácea, perene, com rizomas (LOBO et al., 2009) e apresenta dormência em períodos desfavoráveis. Essa espécie é amplamente usada na medicina tradicional (RIAZ et al., 2011) e a literatura trás poucos relatos sobre a variação na sua composição química (PURKAYASTHA et al., 2006; LOBO et al., 2009).

O foco multidisciplinar, o qual aborda as áreas da ecofisiologia, fitoquímica e bioquímica levantaram perguntas sobre a manutenção dos aspectos metabólicos e fisiológicos de *Curcuma zedoaria* (Christm.) Roscoe. Essa planta, ao apresentar rizomas como órgãos de resistência ao ambiente desfavorável, deve ser capaz de tolerar a deficiência hídrica e apresentar dormência como um mecanismo que supera momentos de baixa disponibilidade hídrica. Além disso, os reguladores vegetais devem estar envolvidos com a superação da dormência das gemas, mas também com a modificação na produção de substâncias voláteis.

Portanto, temos dois aspectos na investigação do ciclo da dormência. O primeiro aspecto diz respeito à interferência dos reguladores vegetais no estímulo/atraso na brotação de gemas e suas consequências no padrão de produção de substâncias voláteis. O segundo aspecto dessa investigação tem por finalidade avaliar a performance fotoquímica, a síntese de amido e açúcares e a entrada da dormência em plantas que sofrem com deficiência hídrica. Assim, as hipóteses a serem comprovadas por este estudo são:

H_0: Baixas concentrações de cinetina e altas concentrações de ethephon apresentarão o melhor crescimento dos rizomas, as maiores brotações de gemas e comprimento de raízes;

H_0: A sinalização dos reguladores vegetais que inibem a brotação de gemas causarão modificações drásticas no perfil químico volátil dos rizomas. Em contrapartida, reguladores vegetais que estimulam a brotação de gemas causarão modificações pontuais no perfil químico volátil dos rizomas;

H_0: A restrição hídrica modificará drasticamente os padrões metabólicos do estado hídrico e a performance fotoquímica das plantas, elevando os teores de amido nos rizomas;

H_0: A restrição hídrica diminuirá os teores de açúcares redutores, açúcares solúveis e provocará a entrada da dormência dos rizomas.

V-CONSIDERAÇÕES FINAIS

O mecanismo da dormência em *Curcuma zedoaria* (Christm.) Roscoe é controlado pelos reguladores vegetais, pela deficiência hídrica e pelo seu ciclo de vida. Durante a superação da dormência, cinetina (Kt) apenas mantém o crescimento ótimo dos rizomas, mas causa modificações no perfil químico volátil. As drásticas alterações nas proporções relativas dos mono e sesquiterpenos são relacionados com a ação de Kt no controle do crescimento e na disponibilização de açúcares. Em contrapartida, as altas concentrações de ethephon atrasam o crescimento dos rizomas após a superação da dormência. Apesar disso, sua sinalização não atrasa o perfil químico volátil, mas aumenta a produção de sesquiterpenos oxigenados e diminui a produção de hidrocarbonetos monoterpênicos. Logo, ethephon e cinetina expressaram padronizações distintas no perfil metabólico volátil. A novidade desse estudo é a dinâmica na produção de substâncias voláteis nos rizomas após a superação da dormência. Essa investigação abre novos horizontes sobre a ação dos reguladores vegetais na regulação do metabolismo da dormência e ao mesmo tempo, no metabolismo especializado. Outros estudos com foco no metaboloma dos rizomas dessa planta deverão ser realizados a fim de verificar quais as rotas de biossíntese de metabólitos especializados são influenciados direta e indiretamente, pela ação desses reguladores vegetais.

A segunda etapa dessa investigação tem como novidade a comprovação de que a deficiência hídrica força os rizomas de *C. zedoaria* a entrarem em dormência. Além disso, utilizamos da fluorescência da clorofila *a* como ferramenta para amostrar a interferência da deficiência hídrica e do ciclo de vida da planta na dinâmica do metabolismo vegetal. Chegamos a conclusão de que, independente do evento que desencadeie a perda da parte aérea, momento vital para o fechamento do ciclo de vida da planta, os padrões metabólicos expressos pela fluorescência da clorofila *a* e pela formação de reservas de amido serão semelhantes. Apesar disso, outras investigações deverão ser realizadas a fim de observar o aparecimento desses padrões em outras espécies. Além disso, o uso de outras ferramentas, como a modelagem matemática, podem extrapolar o que foi observado nesse estudo para outros táxons botânicos.

VI. REFERENCIAL BIBLIOGRÁFICO DA INTRODUÇÃO GERAL

ANDERSON. J.V.; CHAO. W.S.; HORVATJ. D.P. A current review on the regulation of dormancy in vegetative buds. **Weed Science**, v. 49, p. 581-589, 2001.

ASBJORNSEN. H.; GOLDSMITH. G.R.; ALVARADO-BARRIENTOS. M.S.; REBEL. K.; OSCH. F.P.V.; RIETKERK. M.; CHEN. J.; GOTSCH. S.; TOBÓN. C.; GEISSERT. D.R.; GÓMEZ-TAGLE. A.; VACHE. K.; DAWSON. T.E. Ecohydrological advances and applications in plant–water relations research: a review. **Journal of Plant Ecology**, v. 4, p. 3-22, 2011.

BABY, S.; RAJ, G.; THAHA, A.R.M.; DAN, M. Volatile chemistry of a plant: mono-sesquiterpenoid pattern in the growth cycle of *Curcuma haritha*. **Flavour and Fragrance Journal**, v. 25, p. 35–40, 2010.

BAKER. N.R.; ROSENQVIST. E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. **Journal of Experimental Botany**, v. 55 (403), p .1607–1621, 2004.

BERTOLLI, S.C.; MAZZAFERA, P.; SOUZA, G.M. Why is it so difficult to identify a single indicator of water stress in plants? A proposal for a multivariate analysis to assess emergent properties. **Plant Biology**, n. 16 (3), p. 578-585, 2014.

DING, J.; NILSSON, O. Molecular regulation of phenology in trees — because the seasons they are a-changin'. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 29, p. 73–79, 2016.

DURYEA. M.L. **Proceedings: Evaluating seedling quality: principle. procedures and predictive abilities of major tests**. Workshop held October 16-18. 1984. Forest Research Laboratory. Oregon State University. Corvallis. ISBN 0-87437-000-0.

EPPEL. A.; KEREN. N.; SALOMON. E.; VOLIS. S.; RACHMILEVITCH. S. The response of *Hordeumspontaneum* desert ecotype to drought and excessive light intensity is characterized by induction of O_2 dependent photochemical activity and anthocyanin accumulation**. Plant Science**, v. 201-202, p.74-80, 2013.

EVIATAR-RIBAK, T., SHALIT-KANEH, A., CHAPPELL-MAOR, L., AMSELLEM, Z., ESHED, Y., LIFSCHITZ, E. A cytokinin-activating enzyme promotes tuber formation in tomato. **Current Biology**, v. 23, p. 1057-1064, 2013.

FAVARETTO. V.F.; MARTINEZ. C.A.; SORIANI. H.H.; FURRIEL. R.P.M. Differential responses of antioxidant enzymes in pioneer and late-successional tropical tree species grown under sun and shade conditions. **Environmental and Experimental Botany**, v. 70, p.20-28, 2011.

FAROOQI. A.H.A.; KHAN. A.; SHARMA. S. Effect of kinetin and chlormequat chloride on growth. leaf abscission and essential oil yield in *Mentha arvensis***. Indian Perfumer**, v. 47 (4), p. 359-363, 2003.

FLEXAS. J.; BOTA. J.; GALMÉS. J.; MEDRANO. H.; RIBAS-CARBO. M. Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. **Physiologia Plantarum**, v. 127, p. 343–352, 2006.

GASPAR, T.; FRANCK, T.; BISBIS, B.; KEVERS, C.; JOUVE, L.; HAUSMAN, J.F. DOMMES, J. Concepts in plant stress physiology. Application to plant tissue cultures. **Plant Growth Regulation**, v. 37, p. 263–285, 2002.

HORVATH, D.P.; ANDERSON, J.V.; CHAO, W.S.; FOLEY, M.E. Knowing when to grow: signals regulating bud dormancy. **TRENDS in Plant Science**, v.8, (11), p. 534-540, 2003.

KRAMER, M.; BUFLER, G.; ULRICH, D.; LEITENBERGER, M.; CONRAD, J.; CARLE, R., KAMMERER, D.R. Effect of ethylene and 1-methylcyclopropene on bitter compounds in carrots (*Daucus carota* L.). **Postharvest Biology and Technology**, v. 73, p. 28–36, 2012.

KUDOYAROVA. G.S.; KHOLODOVA. V.P.; VESELOV. D.S. Current state of the problem of water relations in plants under water deficit. **Russian Journal of Plant Physiology**, v. 60 (2), p. 165–175, 2013.

KUEHNY, J.S.; SARMIENTO, M.; PAZ, M.P.; BRANCH, P.C. Effect of light intensity, photoperiod and plant growth retardants on production of Zingiberacea as pot plants. **Acta Horticulturae**, v. 683, p. 145-154, 2005.

LALEL, H.J.D.; SINGH, Z.; TAN, S.C. Aroma volatiles production during fruit ripening of 'Kensington Pride' mango. **Postharvest Biology and Technology**, v. 27, p. 323-336, 2003.

LARCHER. W. **Ecofisiologia Vegetal**. Ed. RiMa Artes e Textos. São Carlos. 2000. p 341.

LOBO. R.; PRABHU. K.S.; SHIRWAIKAR. A.; SHIRWAIKAR A. *Curcuma zedoaria* Rosc. (white turmeric): a review of its chemical. pharmacological and ethnomedicinal properties. **Journal of Pharmacy and Pharmacology**, v. 61, p. 13-21, 2009.

LU, C.; LU, Q.; ZHANG, J.; KUANG, T. Characterization of photosynthetic pigment composition, photosystem II photochemistry and thermal energy dissipation during leaf senescence of wheat plants grown in the field. **Journal of Experimental Botany**, v. 52, p. 1805-1810, 2001.

MOHAPATRA, P.K.; JOSHI, P.; RAMASWAMY, N.K.; RAVAL, M.K.; BISWAL, U.C.; BISWAL, B. Damage of photosynthetic apparatus in the senescing basal leaf of *Arabidopsis thaliana*: A plausible mechanism of inactivation of reaction center II. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 62, p. 116-121, 2013.

NAGY, Z.; NÉMET, E.; GUÓTH, A.; BONA, L.; WODALA, B.; PÉCSVÁRADI, A. Metabolic indicators of drought stress tolerance in wheat: Glutamine synthetase isoenzymes and Rubisco. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 67, p. 48 – 54, 2013.

ORT. D.; BAKER. N.R. A photoprotective role for O_2 as an alternative electron sink in photosynthesis? **Current Opinion in Plant Biology**, v. 5, p. 193–198, 2002.

PATTY. L.; HALLOY. S.R.P.; HILTBRUNNER. E.; KÖRNER, C. Biomass allocation in herbaceous plants under grazing impact in the high semi-arid Andes. **Flora**, v. 205, p. 695-703, 2010.

PRINS. C.L.; VIEIRA. I.J.C.; FREITAS. S.P. Growth regulators and essential oil production. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 22 (2), p. 91-102, 2010.

PRINS. C.L.; FREITAS. S.P.; GOMES. M.M.A.; VIEIRA. I.J.C.; GRAVINE. G.A. Citral accumulation in *Cymbopogon citratus* plant as influenced by N6-benzylaminopurine and light intensity. **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, v. 25 (2), p. 159-166, 2013.

PUMISUTAPON. P.; VISSER. R.G.F.; DE KLERK. G.-J. Moderate abiotic stresses increase rhizome growth and outgrowth of axillary buds in *Alstroemeria* cultured in vitro. **Plant Cell, Tissue and Organ Culture**, v. 110, p. 395–400, 2012.

PURKAYASTHA. J.; NATH. S.C.; KLINKBY. N. Essential oil of the rhizome of *Curcuma zedoaria* (Christm.) Rose. native to northeast India. **Journal of Essential Oil Research**, v. 18, p. 154-155, 2006.

QUIRINO, B.F.; NOH, Y.-S.; HIMELBLAU, E.; AMASINO, R.M. Molecular aspects of leaf senescence. **TRENDS in Plant Science**, v. 5, p. 278-282, 2000.

RAKIĆ. T.; GAJIĆ. G.; LAZAREVIĆ. M.; STEVANOVIĆ. B. Effects of different light intensities. CO2 concentrations. temperatures and drought stress on photosynthetic activity in two paleoendemic resurrection plant species *Ramonda serbica* and *R. nathaliae*. **Environmental and Experimental Botany**, v. 109, p. 63–72, 2015.

RAE. G.M.; DAVID. K.; WOOD. M. The dormancy marker *DRM1*/*ARP* associated with dormancy but a broader role *in planta*. **Developmental Biology Journal**, v. 2013, p. 1-12, 2013.

RIAZ. T.; ABBASI. M.A.; REHMAN. A.-U.R.; SHAHZADI. T.; QURESHI. M.Z.; KLAN. K.M. Antioxidant activity and radical scavenging effects of various fractions from *Curcuma zedoaria*. **Asian Journal of Pharmaceutical and Biological Research**, v. 1, p. 525-533, 2011.

RÍOS. G.; LEIDA. C.; CONEJERO. A.; BANEDES. M.L. Epigenetic regulation of bud dormancy events in perennial plants. **Frontiers in Plant Science**, v. 5, p. 1-6, 2014.

RINNE, P.L.H.; WELLING, A.; VAN DER SCHOOT. C. 2010. Perennial Life Style of *Populus*: Dormancy Cycling and Overwintering. In: Jasson S, Bhalerao R, Groover A**.** eds. **Genetics and Genomics of *Populus*.** Ed. Springer, New York, 171-200.

RIZHSKY, L.; LIANG, H.; SHUMAN, J.; SHULAEV, V.; DAVLETOVA, S.; MITTLER, R. When defense pathways collide. The response of arabidopsis to a combination of drought and heat stress. **Plant Physiology**, v. 134, p. 1683-1696, 2004.

ROHDE. A.; BHALERAO. R.P. Plant dormancy in the perennial context. **TRENDS in Plant Science**, v. 12, p. 217-223, 2007.

SHAHRIAR. M. Antimicrobial activity of the rhizomes of *Curcuma zedoaria*. **Journal of Bangladesh Academy of Sciences**, v. 34, p. 201-203, 2010.

SOUZA. G. M.; LUETTGE. U. Stability as a Phenomenon Emergent from Plasticity Complexity Diversity in Eco-Physiology. **Progress in Botany**, v. 76, p. 211-239, 2015.

STITT, M.; ZEEMAN, S.C. Starch turnover: pathways, regulation and role in growth. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 15, p. 282–292, 2012.

SUTTLE. J.C. **Potato Biology and Biotechnology: Advances and Perspectives**. in: Dormancy and Sprouting. Elsevier B.V., Northern Crop Science Laboratory. 2007.

THOMAS, H.; OUGHAM, H. The stay-green trat. **Journal of Experimental Botany**, v. 65, p. 3889-3900, 2014

VARONE. L.; RIBAS-CARBO. M.; CARDONA. C.; GALLÉ. A.; MEDRANO. H.; GRATANI. L.; FLEXAS. J. Stomatal and non-stomatal limitations to photosynthesis in seedlings and saplings of Mediterranean species pre-conditioned and aged in nurseries: different response to water stress. **Environmental and Experimental Botany**, v. 75, p. 235–247, 2012.

YADOLLAHI, A.; ARZANI, K.; EBADI, A.; WIRTHENSOHN, M.; KARIMI, S. The response of different almond genotypes to moderate and severe water stress in order to screen for drought tolerance. **Scientia Horticulturae**, v. 129 (3), p. 401-413, 2011.