














Indução de priming no crescimento e na manutenção do equilíbrio hídrico em mudas de eucalipto submetidas a estresse por alagamento

Iasmim de Paiva ALMEIDA ¹, Juliana Lorrane Maciel de OLIVEIRA ¹, Kleyton Farias BARBOSA ¹, Bianca Borrhalho BRITO ¹, Jasmym da Silva OLIVEIRA ¹, Pedro Alexander VELASQUEZ-VASCONEZ ², Giovanna Maciel de SOUZA ³, Marina Lima NOGUEIRA ¹, Wegliane Campelo da SILVA ¹, Filipe Bittencourt Machado de SOUZA ^{*4}, Fernando Henrique Silva GARCIA ¹

¹ Departamento de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal do Amapá, Macapá, AP, Brasil.

² Department of Production and Plant Protection, BIOGEN research group, University of Nariño, Pasto, Colombia.

³ Departamento de Engenharia Florestal, Universidade de Viçosa, Viçosa, MG, Brasil.

⁴ Faculdade de Agronomia e Medicina Veterinária, Universidade de Brasília, Brasília, DF, Brasil.

*Email: fbmsouza@yahoo.com.br/fernandogarcia@unifap.br

Submetido em: 01/10/2025; Aceito em: 29/04/2026; Publicado em: xx/05/2026.

RESUMO: O estresse hídrico é um dos principais fatores que afetam o desenvolvimento das plantas, podendo ocorrer por alagamento ou déficit hídrico. A sobrevivência das plantas ao estresse hídrico envolve ajustes que otimizam a absorção de água e limitam as perdas por transpiração. Plantas expostas a estresses hídricos recorrentes realizam ajustes morfofisiológicos que aumentam sua tolerância. Contudo, ainda não está claro se a resposta é mais eficiente quando a planta é exposta ao mesmo estresse hídrico ou alternado entre déficit hídrico e alagamento. O objetivo do estudo foi investigar se o *priming* induzido por estresse recorrente de alagamento é mais eficiente do que o *priming* induzido por um evento de déficit hídrico. O experimento foi conduzido com mudas de eucalipto na Universidade Federal do Amapá. O experimento foi realizado em delineamento inteiramente casualizado, submetendo as plantas aos seguintes tratamentos: Controle (C), *priming* por alagamento (PAA), *priming* por déficit hídrico (PDHA) e alagamento (A). Foram analisados a taxa de crescimento e o teor relativo de água (TRA), a biomassa, a alocação de biomassa e a razão raiz/parte aérea. O *priming* minimizou o impacto do alagamento, e as plantas apresentaram menor decréscimo de TRA. As plantas submetidas a PAA apresentaram um menor decréscimo na taxa de crescimento quando comparadas aos outros tratamentos. As plantas submetidas a PAA apresentaram maior alocação de biomassa na raiz, o que pode ter contribuído para a manutenção do estado hídrico e do crescimento. Assim, o estresse recorrente por alagamento induziu ajustes morfológicos, o que aumentou a tolerância das plantas ao alagamento.

Palavras-chave: déficit hídrico; estresse; hipóxia; memória fisiológica; tolerância ao alagamento.

Priming induction on growth and maintenance of water balance in eucalyptus seedlings subjected to flooding stress

ABSTRACT: Water stress is one of the main factors affecting plant development, and can occur due to flooding or water deficit. Plant survival under water stress involves adjustments that optimize water absorption and limit losses through transpiration. Plants exposed to recurrent water stresses make morphophysiological adjustments that increase their tolerance. However, it is still unclear whether the response is more efficient when the plant is exposed to the same water stress or alternating stress between water deficit and flooding. The aim of the study was to investigate whether priming induced by recurrent flooding stress is more efficient than priming induced by a water deficit event. The experiment was carried out with eucalyptus seedlings at the Federal University of Amapá to the following treatments: Control (C), flooding priming (PAA), water deficit priming (PDHA), and flooding (A). Growth rate and relative water content (RWC), biomass, biomass allocation and root/shoot ratio were analyzed. Data were subjected to analysis of variance (ANOVA) and means were compared by Tukey's test ($p < 0.05$) using SISVAR software. Priming minimized the impact of flooding, and plants showed a smaller decrease in RWC. Plants subjected to PAA showed a smaller reduction in growth rate when compared to the other treatments. Plants subjected to PAA showed greater biomass allocation in the root, which may have contributed to the maintenance of water status and growth. Thus, recurrent flooding stress induced morphological adjustments, which increased plant tolerance to flooding.

Keywords: water deficit; stress; hypoxia; physiological memory; tolerance to flooding.

1. INTRODUÇÃO

O eucalipto é a espécie florestal mais plantada no Brasil, ocupando uma área de 7,6 milhões de hectares, onde a região Norte representa 5% dessa área de cultivo (IBÁ, 2023; IBGE, 2024). Esta planta arbórea possui um notável potencial industrial, em razão do seu rápido crescimento e da sua alta produtividade, servindo como matéria-prima para as indústrias madeireira, bioenergética e para produção de biocombustíveis (AMORIM et al., 2021; SANTOS; REICHERT, 2022).

A produção de madeira e o crescimento do eucalipto estão diretamente relacionados com a disponibilidade de água no solo. Estudos mostram que o estresse hídrico causado pelo déficit hídrico ou por condições de hipóxia é o principal fator que inibe o eucalipto ao longo do seu desenvolvimento (TAFUR et al., 2017; AMRUTHA et al., 2019; PITA et al., 2023). No Amapá, o eucalipto enfrenta ambas as condições de estresse hídrico: alagamento durante o inverno chuvoso e déficit hídrico no verão (CODEVASF, 2021; IEPA, 2010). Dessa forma, o eucalipto pode enfrentar diferentes condições ambientais que prejudicam seu crescimento ao longo de todo o ano.

Entre os estresses abióticos, o estresse hídrico é um dos principais fatores limitantes no crescimento das plantas, o qual pode ser causado pelas condições de alagamento ou déficit hídrico (LAMERS et al., 2020; WANG; KOMATSU, 2022; ZHANG et al., 2023). A inibição do crescimento é uma das primeiras respostas morfofisiológicas ao estresse hídrico causado pela redução da produção de energia química (LAMERS et al., 2020). O estresse por déficit hídrico é causado quando a disponibilidade de água no solo é inferior à demanda hídrica da planta. As respostas ao déficit hídrico são coordenadas pela produção e sinalização do ácido abscísico (ABA), que induz o fechamento estomático para reduzir a transpiração foliar (IMRAN et al., 2021; CHEN et al., 2023).

O estresse por alagamento decorre da baixa disponibilidade de oxigênio gerada pelo encharcamento de água no solo, que consequentemente limita as trocas gasosas entre o solo e a raiz da planta (CHEN et al., 2023). As condições de hipóxia afetam drasticamente o metabolismo da planta, pela redução da respiração celular devido à inibição das rotas do Ciclo de Krebs e da cadeia de transporte de elétrons mitocondrial (BAILEY-SERRES; VOESENEK, 2008; SAUTER, 2013; DANIEL; HARTMAN, 2024). A aquisição de energia em condições de hipóxia ocorre pelo aumento das reações da glicólise, sustentada pela ativação da rota da respiração anaeróbica, a qual é fundamental para reciclar o NADH (BAILEY-SERRES; VOESENEK, 2008; WANG; KOMATSU, 2022; DANIEL; HARTMAN, 2024).

Além disso, a sinalização molecular sob hipóxia é regulada pelo sistema de detecção de oxigênio mediado pelas Plant Cysteine Oxidases (PCOs), que controlam a estabilidade dos fatores de transcrição ERF-VIIs via via N-degron dependente de oxigênio (RENZIEHAUSEN et al., 2025). A estabilização desses fatores sob hipóxia induz genes de resposta ao estresse, otimizando a sobrevivência da planta durante o alagamento.

A baixa produção de energia ocasionada pela respiração celular leva à redução na síntese de DNA, RNA e proteínas, e entre outros, causando consequentemente a inibição do crescimento da planta (BAILEY-SERRES; VOESENEK,

2008; DANIEL; HARTMAN, 2024). A aclimação das plantas à hipóxia envolve respostas morfológicas, fisiológicas e anatômicas, as quais são coordenadas pela produção e sinalização do etileno nas raízes (LIU et al., 2022; WANG; KOMATSU, 2022). Algumas espécies em situações de alagamento induzem a formação de aerênquima para aumentar a disponibilidade e difusão de oxigênio (PEDERSEN et al., 2020; FAGERSTEDT et al., 2024).

Essas respostas morfoanatômicas incluem formação de aerênquima, hipertrofia de lenticelas e emissão de raízes adventícias, amplamente documentadas em plantas lenhosas submetidas ao alagamento (MURTIĆ; HADŽIĆ, 2025; JERVIN-ANANTH et al., 2025). Além disso, espécies arbóreas podem combinar respostas estruturais com ajustes bioquímicos, como o aumento de atividades antioxidantes e o redirecionamento do metabolismo energético, garantindo maior tolerância ao acúmulo de ROS durante a hipóxia e reoxigenação (BIANUCCI et al., 2025; CHEN et al., 2025).

A aclimação ao estresse envolve modulações morfofisiológicas que permitem às plantas sobreviverem sob condições de estresse, geralmente à custa do seu crescimento (ZHANG et al., 2023). Uma das estratégias evolutivas desenvolvidas pelas plantas é a aquisição de memória a partir da exposição prévia a um estresse ambiental. O *priming* é um estado fisiológico que prepara a planta para enfrentar um estressor biótico ou abiótico (BALMER et al., 2015; LIU et al., 2022; ROSSATTO et al., 2023). Esse processo é desencadeado pela formação de memória, que induz uma resposta mais rápida e eficiente, minimizando os danos causados por eventos estressantes recorrentes (BALMER et al., 2015; NÓIA-JÚNIOR et al., 2020).

Estudos recentes mostram que o *priming* pode intensificar a prontidão fisiológica ao modular vias antioxidantes, metabolismo energético e sinalização hormonal, incluindo etileno e ABA, especialmente sob condições de hipóxia (BIANUCCI et al., 2025; MURTIĆ; HADŽIĆ, 2025).

O mecanismo do *priming* envolve alterações moleculares, bioquímicas, metabólicas e estruturais baseadas na experiência da planta com o estresse anterior que podem permanecer mesmo após a recuperação da planta (MENEZES-SILVA et al., 2017; GALVIZ et al., 2020; GARCIA et al., 2021b;). Entre essas alterações, destacam-se os mecanismos epigenéticos, como as modificações nas histonas e o remodelamento da cromatina que permitem um acesso mais rápido a genes relacionados ao estresse, acelerando as respostas de defesa, além da metilação do DNA, que atua na manutenção da memória do estresse ao longo do tempo (ASWATHI et al., 2025).

Embora alguns estudos tenham explorado como o *priming* facilita a aclimação aos estresses em diferentes fases do desenvolvimento das plantas (Li et al., 2011; Wang et al., 2015), ainda foi pouco investigado se a exposição a um tipo específico de estresse pode beneficiar a resposta da planta a outros tipos de estresse (QUINONES-MARTORELLO et al., 2023; ROSSATTO et al., 2023).

Além disso, há lacunas importantes na literatura sobre como espécies lenhosas (incluindo o eucalipto) integram mecanismos de memória para enfrentar múltiplos estresses em sequência, especialmente em ambientes onde déficit hídrico e alagamento ocorrem recorrentemente (CHEN et al., 2025; NGUMBI, 2025).

Considerando-se que as plantas de eucalipto estão expostas aos estresses recorrentes de alagamento e déficit hídrico no campo, o objetivo do estudo foi avaliar se as respostas morfofisiológicas das plantas são mais eficientes em um estresse hídrico recorrente de alagamento ou em alternância entre déficit hídrico e alagamento. A hipótese do estudo supõe que o *priming* nas plantas por estresse recorrente de alagamento promove uma maior tolerância ao alagamento do que a alternância ao *priming* induzido pelo déficit hídrico.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Condições de campo

O experimento foi conduzido na Universidade Federal do Amapá (UNIFAP) no Campus Marco Zero entre os meses de fevereiro a maio de 2023. Foram utilizadas mudas de eucalipto com 100 dias de crescimento do híbrido *Eucalyptus pellita* F. Muell x *Eucalyptus brassiana* S.T. Blake, fornecidas pela empresa Amapá Florestal e Celulose S.A. (AMCEL) em condições de casa de vegetação.

As mudas de eucalipto foram transplantadas para vasos de 6L preenchidos com Latossolo vermelho-amarelo. Após o transplante as plantas foram cultivadas por 65 dias conforme descrito em Mateus et al., 2021 para aclimação ao ambiente. Após este período as plantas foram submetidas aos seguintes tratamentos (Figura 1), com três repetições: Controle (C), plantas induzidas ao *priming* por alagamento submetidas ao alagamento (PAA), Plantas induzidas ao *priming* por déficit hídrico submetidas ao alagamento (PDHA), e Plantas sem *priming* submetidas ao alagamento (A).



Figura 1. Mudanças de eucalipto submetidas às condições de estresse hídrico: controle (C), *priming* por alagamento submetido ao alagamento (PAA), *priming* por déficit hídrico submetido ao alagamento (PDHA) e somente alagamento (A).

Figure 1. Eucalyptus seedlings subjected to water stress conditions: control (C), flooding priming followed by flooding (FPF), water-deficit priming followed by flooding (WDPF), and flooding only (F).

O *priming* foi induzido com base em protocolos que promovam estresse leve o suficiente para manter a integridade das mudas, mas capaz de desencadear respostas de aclimação. Assim, o *priming* desencadeado por déficit hídrico durou quatro dias, devido ao aparecimento de murcha visível, sendo as plantas reidratadas imediatamente para evitar danos irreversíveis. As plantas induzidas ao *priming* por alagamento foram mantidas em condições de alagamento por 17 dias, mantendo o nível de água de 2 cm acima do substrato, até que apresentassem sinais de estresse. A falta de água induz

um estado de estresse que tende a ser mais rápido e severo do que pelo alagamento, o que justifica a assimetria no período de exposição dos tratamentos. Após a remoção do estresse nos tratamentos PAA e PDHA as plantas foram mantidas por 16 dias na mesma condição do controle. Posteriormente as plantas foram submetidas aos tratamentos PAA, PDHA e A, permanecendo nestas condições por 30 dias, sendo realizadas análises fisiológicas com 8, 15 e 30 dias após a imposição do alagamento. As plantas foram colhidas para obtenção da biomassa com 30 dias após imposição do alagamento.

2.2. Análise de crescimento

A altura das plantas foi mensurada a partir da base do caule até seu ápice em três tempos: antes da imposição do *priming* por alagamento, depois da imposição do *priming* por alagamento e após 30 dias de exposição ao alagamento final, utilizando uma régua. A partir da medição da altura, foi calculada a taxa de crescimento relativo (TCR) pela seguinte fórmula: $TCR = \ln(HI - HF) / (TI - TF)$, sendo altura final (HF), altura inicial (HI), tempo final (TF) e tempo inicial (TI). Foram calculadas duas taxas de crescimento relativo: a TCR1 avaliou o efeito do *priming* (estresse por alagamento ou déficit hídrico) na inibição do crescimento, e a TCR2 objetivou comparar a taxa de crescimento das plantas com e sem *priming* submetidas ao alagamento final.

2.3. Teor Relativo de Água

O teor relativo de água (TRA) foi realizado com 8, 15 e 30 dias após a imposição do alagamento. Foram coletados discos foliares de folhas localizadas no terço médio da planta, entre 8:00 e 9:00 horas da manhã. Os discos foliares foram pesados numa balança de alta precisão 0,1mg – 320g (Shimadzu AUX320) para determinação da massa fresca (Mf). Em seguida, o material vegetal foi deixado em água destilada por 24 horas no escuro, após este período, os discos foliares foram pesados para determinação da massa túrgida (Mt). O material vegetal foi secado durante 2 dias em uma estufa a 55°C e pesado para obtenção da massa seca (Ms). O TRA foi calculado pela seguinte fórmula (Sharp et al., 1990):

$$TRA = \frac{(Mf - Ms)}{(Mt - Ms)} * 100 \quad (01)$$

em que: Mf representa a matéria fresca (g), Ms representa a matéria seca (g) e Mt, a matéria túrgida (g).

2.4. Produção de Biomassa

No 30º dia após exposição ao alagamento, as mudas foram colhidas, e os órgãos separados e colocados para secar em uma estufa a 55°C durante 4 dias para obtenção da matéria seca da planta. Em seguida, foram feitas pesagens para determinar a biomassa da raiz (BR), do caule (BC), das folhas (BF) e biomassa total (BT = BR + BC + BF). A partir da biomassa dos órgãos da planta foi calculada a alocação de biomassa através da fórmula (GARCIA et al., 2021b):

$$ALCB = \frac{(BO)}{(BT)} * 100 \quad (02)$$

em que: BO é a biomassa do órgão (g) e BT representa a biomassa total (g).

A razão raiz/parte aérea foi determinada dividindo a biomassa da raiz (BR) pela biomassa da parte aérea da planta (BC + BF).

2.4. Análise Estatística

O experimento foi realizado em delineamento inteiramente casualizado com quatro tratamentos e três repetições. Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA). Para todos os parâmetros que apresentaram diferenças significativas, as médias foram comparadas pelo teste de Tukey ($p < 0,05$) utilizando o software SISVAR. A homogeneidade de variâncias e a normalidade dos resíduos foram verificadas previamente.

3. RESULTADOS

3.1. Avaliação do estresse hídrico durante a indução do priming

Durante a indução do priming por alagamento as plantas sob PAA apresentaram redução significativa do TRA para $85\% \pm 2$, em comparação aos tratamentos que não estavam sob estresse de alagamento no momento da medição: C ($98\% \pm 2$), A ($93\% \pm 3,38$) e PDHA ($100\% \pm 0,33$) ($p < 0,05$; Figura 2). Não houve diferença significativa no TRA entre os tratamentos durante a indução do priming por déficit hídrico ($p = 0,1354$).

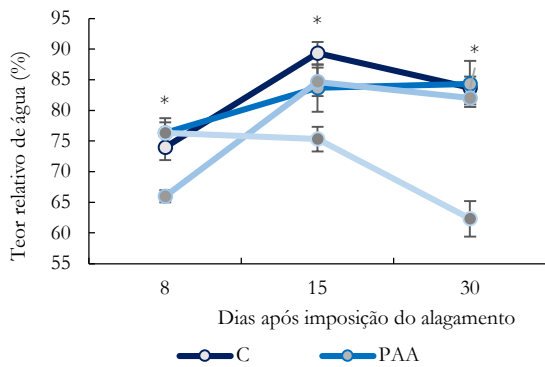


Figura 2. Teor relativo de água (TRA) de mudas de eucalipto avaliadas em 8, 15 e 30 dias após a imposição do alagamento. As plantas foram expostas a quatro tratamentos: C (controle); PAA (induzidas ao priming por alagamento e submetidas ao alagamento final); PDHA (induzidas ao priming por déficit hídrico e submetidas ao alagamento final) e A (submetidas ao alagamento final). * indicam diferenças significativas entre os tratamentos por teste de Tukey, $p < 0,05$ ($n=3 \pm SEM$).

Figure 2. Relative water content (RWC) of eucalyptus seedlings evaluated at 8, 15, and 30 days after flooding imposition. Plants were subjected to four treatments: C (control); FPF (flooding priming followed by final flooding); WDPF (water-deficit priming followed by final flooding); and F (final flooding only). * indicates significant differences among treatments according to Tukey's range test, $p < 0,05$ ($n = 3 \pm SEM$).

3.2. Efeito do priming no teor relativo de água sob alagamento prolongado

As respostas das plantas submetidas ao alagamento final foram avaliadas aos 8, 15 e 30 dias. Na primeira avaliação (8 dias), as plantas PDHA apresentaram TRA de $66\% \pm 1$ (redução de 34%), enquanto os demais tratamentos apresentaram: C = $74\% \pm 2,08$ (redução de 26%), A = $76\% \pm 1,76$ (redução de 24%) e PAA = $76,33\% \pm 2,4$ (redução de 23,7%). Aos 15 dias, o tratamento A apresentou o menor TRA ($75\% \pm 2,03$) em comparação com PAA ($84\% \pm 4$), PDHA ($85\% \pm 2,33$) e C ($89\% \pm 1,86$).

A continuidade do alagamento até o 30º dia provocou uma queda no TRA para $62\% \pm 2,91$ nas plantas sob A,

enquanto as plantas submetidas ao priming por déficit hídrico (PDHA, $82\% \pm 1$) e ao priming por alagamento (PAA, $84\% \pm 3$) não diferiram do controle (C = $84\% \pm 2$) (Figura 1). Tanto o priming por alagamento quanto o priming por déficit hídrico atenuaram a queda do TRA durante o alagamento final.

3.3. Respostas de crescimento ao priming e ao alagamento

Antes da imposição dos tratamentos foi observado que as plantas não apresentavam diferenças nas alturas. Esses resultados corroboram com Vellini et al. (2008) que não observaram variação na altura de *Eucalyptus grandis* x *E. urophylla* e de *E. camaldulensis* x *E. spp* submetidos a diferentes regimes hídricos. As plantas PAA tiveram uma menor altura de caule de 62,67 cm, crescendo apenas 4,33% em relação à altura anterior, enquanto A exibiu uma altura do caule de 80 cm, C de 80 cm e PDHA de 76,67cm, crescendo 31,33%, 19,60% e 22,79% em relação à altura inicial. Após a imposição do alagamento, foi verificado que as plantas sob alagamento tiveram uma menor altura do caule ($p=0,05$) quando comparada ao tratamento C (Figura 3).

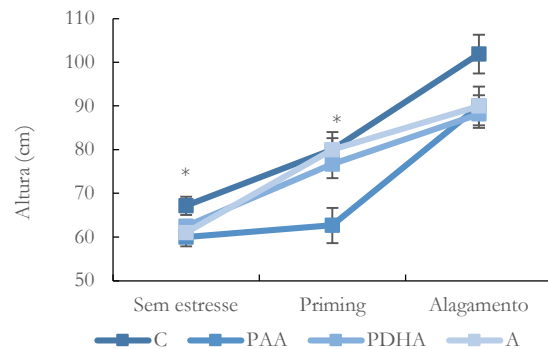


Figura 3. Altura (cm) de mudas de eucalipto avaliadas no início do experimento (0 dias), após indução do priming (17 dias) e após exposição ao alagamento (41 dias). As plantas foram submetidas aos seguintes tratamentos: C (controle); PAA (induzidas ao priming por alagamento e submetidas ao alagamento final); PDHA (induzidas ao priming por déficit hídrico e submetidas ao alagamento final) e A (submetidas ao alagamento final). * indicam valores significativos por teste de Tukey, $p < 0,05$ ($n=3 \pm SEM$).

Figure 3. Plant height (cm) of eucalyptus seedlings measured at the beginning of the experiment (0 days), after priming induction (17 days), and after flooding exposure (41 days). Plants were subjected to the following treatments: C (control); FPF (flooding priming followed by final flooding); WDPF (water-deficit priming followed by final flooding); and F (final flooding only). * indicates significant differences according to Tukey's range test ($p < 0,05$; $n = 3 \pm SEM$).

Em relação à TCR1 não foram observadas diferenças significativas entre os tratamentos ($p=0,0798$). Com a imposição do alagamento final, foi observado que PAA apresentou uma maior TCR2 em relação aos outros tratamentos expostos ao estresse. As plantas sob A apresentaram a menor TCR2 (Figura 4). Segundo Pereira et al. (2010), a TCR é uma estimativa da eficiência da planta em acumular matéria seca, sendo assim, pode-se inferir que as plantas com maiores acúmulos possuem maior possibilidade de tolerar o estresse hídrico. Em situações de estresse, as plantas diminuem o investimento no seu crescimento em favor de estratégias de sobrevivência, ou seja, quando expostas a alagamentos, a não ser em alguns casos de submersão, as plantas reduzem o crescimento das partes

aéreas (BAILEY-SERRES; VOESENEK, 2008). Na Figura 5, observa-se a condição final de desenvolvimento das mudas de eucaliptos expostas aos diferentes regimes hídricos delineados no presente trabalho.

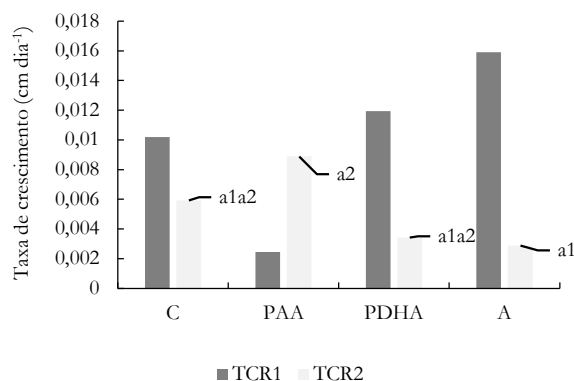


Figura 4. Taxa de crescimento (dia⁻¹) de mudas de eucalipto para avaliação do crescimento durante a indução do *priming* (TCR1) e durante a exposição ao alagamento (TCR2). As plantas foram submetidas aos seguintes tratamentos: C (controle); PAA (induzidas ao *priming* por alagamento e submetidas ao alagamento final); PDHA (induzidas ao *priming* por déficit hídrico e submetidas ao alagamento final) e A (submetidas ao alagamento final). Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos por teste de Tukey, $p < 0.05$ ($n=3 \pm \text{SEM}$).

Figure 4. Growth rate (day⁻¹) of eucalyptus seedlings assessed during the priming induction phase (RGR1) and during flooding exposure (RGR2). Plants were subjected to the following treatments: C (control); FPF (flooding priming followed by final flooding); WDPF (water-deficit priming followed by final flooding); and F (final flooding only). Different letters indicate significant differences among treatments according to Tukey's range test ($p < 0.05$; $n = 3 \pm \text{SEM}$).



Figura 5. Fotografias ilustrativas da condição final de desenvolvimento das mudas de eucalipto que foram expostas as quatro condições hídricas, após o encerramento do experimento. A = Controle (C); B = Plantas sem *priming* submetidas ao alagamento (A); C = Plantas induzidas ao *priming* por déficit hídrico submetidas ao alagamento (PDHA); D = plantas induzidas ao *priming* por alagamento submetidas ao alagamento (PAA).

Figure 5. Representative photographs showing the final developmental status of eucalyptus seedlings exposed to four water-regime treatments at the end of the experiment. (A) Control (C); (B) non-primed plants subjected to flooding (F); (C) plants subjected to water-deficit priming followed by flooding (WDPF); and (D) plants subjected to flooding priming followed by flooding (FPF).

3.4. O *priming* altera a partição de biomassa favorecendo as raízes

Foi observado que o efeito do *priming* causou alteração na alocação de biomassa na raiz e na relação raiz/parte aérea.

Não houve efeito do *priming* na biomassa da raiz ($p = 0,38$), caule ($p = 0,38$), folha ($p = 0,47$) e na alocação de biomassa no caule ($p = 0,34$) e na folha ($p = 0,11$). Dessa forma, foi verificado que o *priming* apenas causou alterações no investimento de biomassa para o sistema radicular das mudas de eucalipto. As plantas sob tratamento PAA apresentaram maior relação raiz/parte aérea ($0,33 \text{ g g}^{-1}$), seguido por PDHA ($0,27 \text{ g g}^{-1}$), A ($0,22 \text{ g g}^{-1}$) e C ($0,19 \text{ g g}^{-1}$). A alocação de biomassa na raiz foi superior em PAA (25%), seguido por PDHA (21%), A (18%) e C (16%) (Figuras 6 a 8).

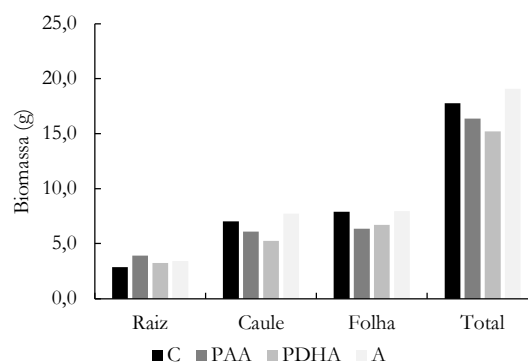


Figura 6. Produção de biomassa (g) de mudas de eucalipto. As plantas foram submetidas aos seguintes tratamentos: C (controle); PAA (induzidas ao *priming* por alagamento e submetidas ao alagamento final); PDHA (induzidas ao *priming* por déficit hídrico e submetidas ao alagamento final) e A (submetidas ao alagamento final). Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos por teste de Tukey, $p < 0.05$ ($n=3 \pm \text{SEM}$).

Figure 6. Biomass production (g) of eucalyptus seedlings. Plants were subjected to the following treatments: C (control); FPF (flooding priming followed by final flooding); WDPF (water-deficit priming followed by final flooding); and F (final flooding only). Different letters indicate significant differences among treatments according to Tukey's range test, $p < 0.05$ ($n=3 \pm \text{SEM}$).

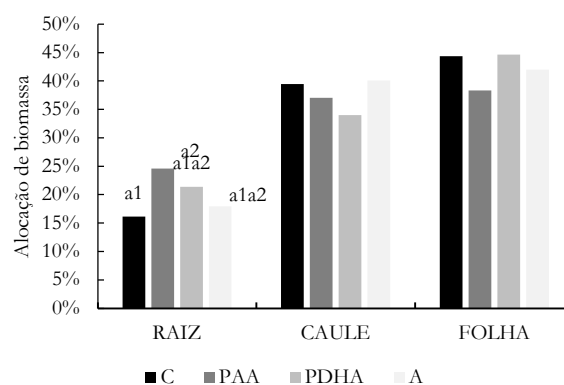


Figura 7. Alocação de biomassa (%) na raiz, caule e folha de mudas de eucalipto. As plantas foram submetidas aos seguintes tratamentos: C (controle); PAA (induzidas ao *priming* por alagamento e submetidas ao alagamento final); PDHA (induzidas ao *priming* por déficit hídrico e submetidas ao alagamento final) e A (submetidas ao alagamento final). Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos por teste de Tukey, $p < 0.05$ ($n=3 \pm \text{SEM}$).

Figure 7. Biomass allocation (%) in roots, stems, and leaves of eucalyptus seedlings. Plants were subjected to the following treatments: C (control); FPF (flooding priming followed by final flooding); WDPF (water-deficit priming followed by final flooding); and F (final flooding only). Different letters indicate significant differences among treatments according to Tukey's range test, $p < 0.05$ ($n=3 \pm \text{SEM}$).

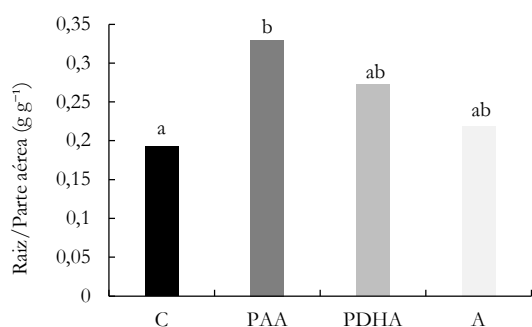


Figura 8. Relação raiz/parte aérea (g g^{-1}) de mudas de eucalipto. As plantas foram submetidas aos seguintes tratamentos: C (controle); PAA (induzidas ao *priming* por alagamento e submetidas ao alagamento final); PDHA (induzidas ao *priming* por déficit hídrico e submetidas ao alagamento final) e A (submetidas ao alagamento final). Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos por teste de Tukey, $p < 0,05$ ($n=3 \pm \text{SEM}$).

Figure 8. Root-to-shoot ratio (g g^{-1}) of eucalyptus seedlings. Plants were subjected to the following treatments: C (control); FPF (flooding priming followed by final flooding); WDPF (water-deficit priming followed by final flooding); and F (final flooding only). Different letters indicate significant differences among treatments according to Tukey's range test, $p < 0,05$ ($n=3 \pm \text{SEM}$).

4. DISCUSSÃO

4.1. Aumento da biomassa radicular e o papel do *priming* na tolerância à hipoxia

De acordo com estes resultados é possível inferir que o efeito do *priming* nas mudas de eucalipto reduziu o impacto do estresse por alagamento, devido ao aumento da alocação de biomassa na raiz e da relação raiz/parte aérea. A raiz é o primeiro órgão da planta a perceber o estresse por alagamento através da diminuição do nível de oxigênio (hipóxia), induzindo o aumento da produção do etileno. Este hormônio desencadeia a sinalização ao estresse por alagamento que resulta na expressão de genes que coordenam as respostas de tolerância (LANGAN et al., 2022; DANIEL; HARTMAN, 2024).

Além do papel do etileno, estudos recentes demonstram que a percepção molecular da hipóxia depende da estabilidade dos fatores de transcrição ERF-VIIs, regulados pelas Plant Cysteine Oxidases (PCOs), que funcionam como sensores diretos de oxigênio. Sob baixa disponibilidade de O_2 , a menor atividade das PCOs impede a degradação dos ERF-VIIs via via N-degron, permitindo a ativação de genes hipóxia-responsivos e aumentando a sobrevivência durante o alagamento (RENZIEHAUSEN et al., 2025). Essa integração entre etileno, PCOs e ERF-VIIs complementa a explicação fisiológica para a maior resiliência observada nas mudas primadas.

O aumento na alocação de biomassa nas mudas sob PAA pode ter favorecido as plantas ao reduzir os efeitos do estresse hídrico por alagamento, tomando como hipótese explicativa a formação de novas raízes contendo aerênquimas (PEDERSEN et al., 2020; SAUTER, 2013).

Embora este estudo não tenha realizado análises anatômicas, a literatura demonstra que o alagamento pode induzir aerênquima, hipertrofia de lenticelas e emissão de raízes adventícias como estratégias centrais para melhorar a difusão interna de oxigênio em espécies lenhosas (MURTIĆ; HADŽIĆ, 2025; JERVIN-ANANTH et al., 2025). Esses mecanismos aumentam a oxigenação dos tecidos e sustentam a manutenção do metabolismo energético durante a hipóxia.

A presença de aerênquimas aumenta as reservas de oxigênio para a planta, proporcionando uma maior produção de energia, a qual favorece a manutenção do transporte hídrico pela maior ativação das aquaporinas.

Sob condições de alagamento, a condutividade hidráulica das plantas é reduzida devido à queda na produção de ATP, à acidificação citosólica e ao aumento de espécies reativas de oxigênio, resultantes do acesso limitado ao oxigênio (TOURNAIRE-ROUX et al., 2003; TAN et al., 2018; KAPILAN et al., 2018; KUDOYAROVA et al., 2022; HAVERROTH et al., 2024). Esses processos inibem a expressão gênica e a atividade das aquaporinas e, como consequência, a absorção de água pelas raízes é limitada, levando à desidratação da planta (TOURNAIRE-ROUX et al., 2003; KUDOYAROVA et al., 2022; HAVERROTH et al., 2024).

Esse efeito pode ser parcialmente mitigado quando o *priming* ativa antecipadamente sistemas antioxidantes, como demonstrado por Bianucci et al. (2025), que observaram maior controle de ROS, acúmulo de moléculas redox protetoras e manutenção da integridade celular em plantas submetidas a estresses combinados. Assim, o *priming* pode ter reduzido danos oxidativos durante o alagamento final neste estudo.

Quiñones Martorello et al. (2023) observaram a formação de aerênquima e redução da biomassa radicular em *Eucalyptus camaldulensis*, enquanto os clones de *Salix* apresentaram aumento radicular além de aerênquimas que os ajudaram a tolerar quando expostos a estresses sequenciais de alagamento e seca. Efeito semelhante ao observado neste trabalho foi relatado por Wang et al. (2015), que observaram que em plantas de trigo o *priming* melhorou o estado hídrico da planta frente às condições de estresse.

O presente estudo sugere que a pré-exposição ao alagamento pode ter desencadeado não apenas alterações estruturais potenciais (aerênquima como hipótese), mas também ativação antecipada de defesas metabólicas, como observado em outras espécies lenhosas expostas a estresses recorrentes (CHEN et al., 2025). Desta forma, os resultados indicam que a exposição prévia a condições de alagamento e déficit hídrico aumentou a tolerância da planta ao alagamento.

É importante considerar que as exposições aos estresses diferiram em duração e severidade: o *priming* por déficit hídrico foi mais curto (4 dias até a murcha) porém mais severo do que o *priming* por alagamento (17 dias). Essa diferença pode afetar a comparação entre os tratamentos. Além disso, o baixo teor relativo de água observado nas plantas PDHA merece atenção. O TRA de 66% nas plantas PDHA ao oitavo dia de alagamento indica estresse severo, próximo à murcha permanente. Isso pode refletir a maior severidade do déficit hídrico ou que o período de recuperação de 16 dias foi insuficiente para a reidratação completa antes do alagamento final. Não foram feitas medições do TRA antes do início de exposição ao alagamento final, portanto não se pode afirmar que as plantas PDHA estavam totalmente recuperadas, sendo uma limitação a ser explorada em estudos futuros.

Essa distinção na intensidade dos estímulos de *priming* é coerente com observações em plantas lenhosas, nas quais eventos estressantes severos podem gerar “efeitos legados” fisiológicos duradouros, alterando a capacidade de resposta ao estresse subsequente (NGUMBI, 2025). A severidade do déficit hídrico pode ter desencadeado alterações metabólicas

profundas que não foram totalmente revertidas durante o período de recuperação, como também observado em espécies sob estresses sequenciais, sugerindo que a memória fisiológica negativa pode limitar respostas adaptativas posteriores (BIANUCCI et al., 2025).

Diferentemente do observado neste estudo, alguns trabalhos que analisaram o efeito do alagamento em eucalipto verificaram reduções na matéria seca da raiz sob condições de hipóxia (ARGUS et al., 2015; TAFUR et al., 2017b). Isla et al. (2014), por exemplo, ao avaliarem as respostas de cinco espécies arbóreas à salinidade e ao alagamento, notaram que *Acacia salicina*, *Eucalyptus camaldulensis* e *E. occidentalis* tiveram redução na massa seca da raiz em condição de alagamento, enquanto as duas plantas tolerantes, *Casuarina obesa* e *C. glauca*, aumentaram a matéria seca na raiz. Esses resultados divergentes podem indicar que estas respostas morfológicas são coordenadas pelas características genéticas dos genótipos de eucalipto.

Esse padrão de variação interespecífica é amplamente descrito em plantas lenhosas submetidas ao alagamento, onde a formação de aerênquima, o remodelamento do sistema radicular, a eficiência antioxidante e o ajuste hormonal diferem substancialmente entre genótipos (BU et al., 2025; MURTIĆ; HADŽIĆ, 2025; JERVIN-ANANTH et al., 2025). Assim, é plausível que os materiais genéticos utilizados neste estudo apresentem maior propensão à reestruturação radicular sob hipóxia, o que explicaria o aumento de biomassa observado nas raízes primadas por alagamento.

4.2. O *priming* atenuou os efeitos do alagamento no crescimento das mudas

Embora a biomassa aérea total não tenha apresentado redução estatística, a tendência de menor crescimento em altura sugere que a planta prioriza a manutenção metabólica em vez da expansão vertical.

O crescimento do caule das mudas de eucalipto foi reduzido quando as plantas foram expostas às condições de alagamento. Outros estudos também observaram inibição do crescimento do eucalipto quando submetido ao alagamento (ARGUS et al., 2015; TAFUR et al., 2017b; QUEIROZ et al., 2017). A inibição do crescimento sucede em resposta à produção e sinalização do etileno na planta, o qual inibe a divisão, a expansão celular, a síntese de DNA e proteínas, e limita a quebra de amido e o metabolismo de carboidratos (BAILEY-SERRES; VOESENEK, 2008; VOESENEK; BAILEY-SERRES, 2015).

A inibição no crescimento da planta também é uma consequência da crise energética causada pela baixa disponibilidade de O₂, o que reduz os processos que demandam muita energia. As plantas sob alagamento induzem o fechamento estomático para diminuir a perda de água por transpiração, o que consequentemente reduz a síntese de fotoassimilados em razão da menor entrada e fixação de CO₂ (ARGUS et al., 2015; VOESENEK; BAILEY-SERRES, 2015; TAFUR et al., 2017a;).

Esse padrão é típico da estratégia de quiescência descrita para plantas sob hipóxia, na qual o crescimento é temporariamente reduzido para conservar oxigênio e energia, permitindo a manutenção de funções essenciais (LORETI et al., 2016; BU et al., 2025).

É possível que as plantas induzidas ao *priming* por alagamento tenham tido uma maior taxa de crescimento devido à produção de raízes novas com aerênquima que

reduziram a inibição fotossintética pela maior condutividade hidráulica, além de uma maior respiração pelo maior suprimento de oxigênio, como observado em outros estudos (PEDERSEN et al., 2020; DANIEL; HARTMAN, 2024).

Além disso, o *priming* pode ter permitido a ativação precoce de mecanismos antioxidantes e ajustes no metabolismo energético, reduzindo danos associados à formação de ROS durante a hipóxia e reoxigenação - um fenômeno amplamente descrito em espécies submetidas a estresses sequenciais (BIANUCCI et al., 2025; MURTIĆ; HADŽIĆ, 2025), conforme Figura 9.

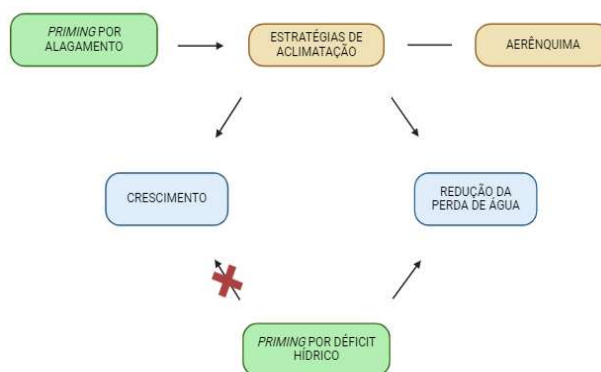


Figura 9. Esquema representativo do efeito do *priming* por alagamento e do *priming* por déficit hídrico no crescimento e no estado hídrico do eucalipto frente ao estresse por alagamento.

Figure 9. Schematic representation of the effects of flooding priming and water-deficit priming on the growth and water status of eucalyptus under flooding stress.

5. CONCLUSÕES

A indução do *priming* por alagamento em mudas de eucalipto pode ser uma estratégia prática para aumentar a tolerância ao alagamento, reduzindo o dano ao crescimento da planta. Do ponto de vista do manejo, recomenda-se submeter as mudas a um período prévio de alagamento controlado, seguido de uma fase de recuperação, que é fundamental para o desenvolvimento da tolerância da planta antes do plantio em áreas sujeitas a alagamento sazonal, como as várzeas do Amapá. Esse condicionamento prévio promove alterações morfológicas, especialmente o aumento da alocação de biomassa para as raízes, o que contribui para a manutenção do equilíbrio hídrico e do crescimento sob condições de hipóxia.

Estudos adicionais são necessários para confirmar esses achados em campo, entender melhor os mecanismos moleculares envolvidos nesse comportamento, se o padrão se repete em outras cultivares, espécies e também entender melhor se existe uma memória epigenética relacionada aos ganhos observados.

Apesar dessas limitações, o *priming* por estresse recorrente de alagamento mostra-se como uma prática viável para a produção de mudas mais resilientes em cultivos de regiões sujeitas a alagamentos periódicos.

Considerando o aumento da frequência de eventos extremos associados às mudanças climáticas, estratégias de condicionamento prévio como o *priming* tornam-se ainda mais relevantes para sistemas florestais sustentáveis, contribuindo para a resiliência das plantações, a redução de perdas e a melhoria do desempenho de mudas plantadas em ambientes suscetíveis ao alagamento.

6. REFERÊNCIAS

- AMORIM, V. da S. S. de; MONTEIRO, K. M. S.; SOUSA, G. O.; DAMASCENA, J. F.; PEREIRA, J. A.; MORAES, W. dos S. Os benefícios ambientais do plantio de eucalipto: revisão de literatura. **Research, Society and Development**, v. 10, n. 11, e19604, 2021. <https://doi.org/10.33448/rsd-v10i11.19604>
- AMRUTHA, S.; PARVEEN, A. B. M.; MUTHUPANDI, M.; SIVAKUMAR, V.; NAUTYAL, R.; DASGUPTA, M. G. Variation in morpho-physiological, biochemical and molecular responses of two *Eucalyptus* species under short-term water stress. **Acta Botanica Croatica**, v. 78, n. 2, p. 125-134, 2019. <https://doi.org/10.2478/botcro-2019-0021>
- ARGUS, R. E.; COLMER, T. D.; GRIERSON, P. F. Early physiological flood tolerance is followed by slow post-flooding root recovery in the dryland riparian tree *Eucalyptus camaldulensis* subsp. *refulgens*. **Plant Cell and Environment**, v. 38, n. 6, p. 1189-1199, 2015. <https://doi.org/10.1111/pce.12473>
- ASWATHI, K. P. R. et al. The plant mind: unraveling abiotic stress priming, memory, and adaptation. **Physiologia Plantarum**, v. 177, n. 4, jul. 2025. <https://doi.org/10.1111/ppl.70372>
- BAILEY-SERRES, J.; VOESENEK, L. A. C. J. Flooding stress: acclimations and genetic diversity. **Annual Review of Plant Biology**, v. 59, p. 313-339, 2008. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092752>
- BALMER, A.; PASTOR, V.; GAMIR, J.; FLORS, V.; MAUCH-MANI, B. The “prime-ome”: Towards a holistic approach to priming. **Trends in Plant Science**, v. 20, n. 7, p. 443-452, 2015. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.04.002>
- BIANUCCI, E.; FURLAN, A. L.; LLUGANY, M.; POSCHENRIEDER, C.; TOLRÁ, R. Insights into the physiological and biochemical responses of peanut plants under combined arsenic and flooding stress. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 228, e110266, 2025. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2022.110266>
- BU, W.; AHMAD, I.; FEI, H.; IBRAHIM, M. E. H.; XU, Y.; MENG, T.; ZUO, Q.; LEI, T.; ZHOU, G.; ZHU, G. Current status of studying on physiological mechanisms of rice response to flooding stress and flooding-resistant cultivation regulation. **Plants**, v. 14, n. 18, e2863, 2025. <https://doi.org/10.3390/plants14182863>
- CHEN, S.; TUSSCHER, K. H. W. J. TEN; SASIDHARAN, R.; DEKKER, S. C.; BOER, H. J. de. Parallels between drought and flooding: An integrated framework for plant eco-physiological responses to water stress. **Plant-Environment Interactions**, v. 4, p. 175-187, 2023. <https://doi.org/10.1002/pei3.10117>
- CHEN, Y.; YANG, Z.; ZHANG, J. Combined waterlogging/submergence and salinity stress in woody plants: current understanding and future perspectives. **Plant and Soil**, v. 515, p. 23-49, 2025. <https://doi.org/10.1007/s11104-025-07625-x>
- CODEVASF. **Caderno de Caracterização Estado do Amapá**. Brasília: 2021. 105p. Disponível em: <https://www.codevasf.gov.br/aceso-a-informacao/institucional/biblioteca-geral-do-rocha/publicacoes/outras-publicacoes/caderno-de-caracterizacao-estado-do-amapa.pdf>. Acessado em: 18 jan. 2025.
- DANIEL, K.; HARTMAN, S. How plant roots respond to waterlogging. **Journal of Experimental Botany**, v. 75, n. 2, p. 511-525, 2024. <https://doi.org/10.1093/jxb/erad332>
- FAGERSTEDT, K. V.; PUCCIARIELLO, C.; PEDERSEN, O.; PERATA, P. Recent progress in understanding the cellular and genetic basis of plant responses to low oxygen holds promise for developing flood-resilient crops. **Journal of Experimental Botany**, v. 75, n. 4, p. 1217-1233, 2024. <https://doi.org/10.1093/jxb/erad457>
- GALVIZ, Y. C. F.; RIBEIRO, R. V.; SOUZA, G. M. Yes, plants do have memory. **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, v. 32, p. 195-202, 2020.
- GARCIA, F. H. S.; DANELUZZI, G. S.; MAZZAFERA, P.; ALMEIDA, M.; NYHEIM, Ø. S.; AZEVEDO, R. A.; KIRCH, J. L.; MARTINS, S. J.; KLUGE, R. A. Ratoon Stunting Disease (*Leifsonia xyli* subsp. *xyli*) affects source-sink relationship in sugarcane by decreasing sugar partitioning to tillers. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, v. 116, e101723, 2021a. <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2021.101723>
- GARCIA, F. H. S.; RODRIGUES, M.; PENNACCHI, J. P.; MENDONÇA, A. M. C.; GONÇALVES, D. A. R.; MELO, N. C.; BARBOSA, J. P. R. A. D. Sugarcane resilience to recurrent water deficit is dependent on the systemic acclimation of leaf physiological traits. **Tropical Plant Biology**, v. 14, n. 4, p. 408-418, 2021b. <https://doi.org/10.1007/s12042-021-09303-5>
- HAVERROTH, E. J.; DA-SILVA, C. J.; TAGGART, M.; OLIVEIRA, L. A.; CARDOSO, A. A. Shoot hydraulic impairments induced by root waterlogging: parallels and contrasts with drought. **Plant Physiology**, 2024. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiad336/7691841>
- IBÁ_Industria Brasileira de Árvores. **Relatório Anual**. 2023. 91p. Disponível em: <https://iba.org/wp-content/uploads/2025/05/relatorio-anual-iba2023-r.pdf>. Acessado em: 18 jan. 2025.
- IBGE_Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Sistema IBGE de Recuperação Automática (SIDRA) – Produção da extração vegetal e da silvicultura**. Disponível em: <https://sidra.ibge.gov.br/pesquisa/pevs/tabelas>. Acessado em: 18 jan. 2025.
- IEPA_Instituto de Pesquisas Científicas e Tecnológicas do Estado do Amapá. **Tempo, Clima e Recursos Hídricos: Resultados do Projeto REMETAP no Estado do Amapá**. Macapá: IEPA, 2010. 216p. Disponível em: http://www.iepa.ap.gov.br/meteorologia/publicacoes/Livro_Remetap.pdf. Acessado em: 18 jan. 2025.
- IMRAN, Q. M.; FALAK, N.; HUSSAIN, A.; MUN, B. G.; YUN, B. W. Abiotic stress in plants, stress perception to molecular response and role of biotechnological tools in stress resistance. **Agronomy**, v. 11, n. 8, e1579, 2021. <https://doi.org/10.3390/agronomy11081579>
- ISLA, R.; GUILLEN, M.; ARAGÜÉS, R. Response of five tree species to salinity and waterlogging: Shoot and root biomass and relationships with leaf and root ion concentrations. **Agroforestry Systems**, v. 88, n. 3, p.

- 461-477, 2014. <https://doi.org/10.1007/s10457-014-9705-6>
- JERVIN-ANANTH, S. R.; KURIEN, S.; SURESH, V.; RAMESH KUMAR, P.; INDIRA PETCHIAMMAL, K. Flood stress and its effects on fruit crops: A critical review. **Journal of Applied Biology & Biotechnology**, v. 13, n. 5, p. 22-34, 2025. <https://doi.org/10.7324/JABB.2025.243581>
- KAPILAN, R.; VAZIRI, M.; ZWIAZEK, J. J. Regulation of aquaporins in plants under stress. **Biological Research**, v. 51, n. 4, 2018. <https://doi.org/10.1186/s40659-018-0152-0>
- KUDOYAROVA, G.; VESELOV, D.; YEMEL'YANOV, V.; SHISHOVA, M. The role of aquaporins in plant growth under conditions of oxygen deficiency. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 23, n. 17, e10159, 2022. <https://doi.org/10.3390/ijms231710159>
- LAMERS, J.; MEER, T. V. M.; TESTERINK, C. How plants sense and respond to stressful environments. **Plant Physiology**, v. 182, n. 4, p. 1624-1635, 2020. <https://doi.org/10.1104/PP.19.01464>
- LANGAN, P.; BERNÁD, V.; WALSH, J.; HENCHY, J.; KHODAEIAMINJAN, M.; MANGINA, E.; NEGRÃO, S. Phenotyping for waterlogging tolerance in crops: current trends and future prospects. **Journal of Experimental Botany**, v. 73, n. 15, p. 5149-5169, 2022. <https://doi.org/10.1093/jxb/erac243>
- LI, C.; JIANG, D.; WOLLENWEBER, B.; LI, Y.; DAI, T.; CAO, W. Waterlogging pretreatment during vegetative growth improves tolerance to waterlogging after anthesis in wheat. **Plant Science**, v. 180, n. 5, p. 672-678, 2011. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2011.01.009>
- LIU, X.; QUAN, W.; BARTELS, D. Stress memory responses and seed priming correlate with drought tolerance in plants: an overview. **Planta**, v. 255, n. 45, 2022. <https://doi.org/10.1007/s00425-022-03828-z>
- LIU, Z.; HARTMAN, S.; VAN VEEN, H.; ZHANG, H.; LEEGGANGERS, H. A. C. F.; MARTOPAWIRO, S.; BOSMAN, F.; DEUGD, F.; SU, P.; HUMMEL, M.; RANKENBERG, T.; HASSALL, K. L.; BAILEY-SERRES, J.; THEODOULOU, F. L.; VOESENEK, L. A. C. J.; SASIDHARAN, R. Ethylene augments root hypoxia tolerance via growth cessation and reactive oxygen species amelioration. **Plant Physiology**, v. 190, p. 1365-1383, 2022. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiac245>
- LORETI, E.; VAN VEEN, H.; PERATA, P. Plant responses to flooding stress. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 33, p. 64-71, 2016. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2016.06.005>
- MATEUS, N. de S.; LEITE, A. F.; SANTOS, E. F.; FERRAZ, A. de V.; GONCALVES, J. L. de M.; LAVRES, J. Partial Substitution of K by Na alleviates drought stress and increases water use efficiency in eucalyptus species seedlings. **Frontiers in Plant Science**, v. 12, 2021. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.632342>
- MENEZES-SILVA, P. E.; SANGLARD, L. M. V. P.; ÁVILA, R. T.; MORAIS, L. E.; MARTINS, S. C. V.; NOBRES, P.; PATREZE, C. M.; FERREIRA, M. A.; ARAÚJO, W. L.; FERNIE, A. R.; DAMATTA, F. M. Photosynthetic and metabolic acclimation to repeated drought events play key roles in drought tolerance in coffee. **Journal of Experimental Botany**, v. 68, n. 15, p. 4309-4322, 2017. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx211>
- MURTIĆ, S.; HADŽIĆ, A. Plant response to soil waterlogging: physiological, morphological and biochemical adaptations - a review. **Scientific Papers. Series E. Land Reclamation, Earth Observation & Surveying, Environmental Engineering**, 14, 1-10, 2025.
- NGUMBI, E. N. Could flooding undermine progress in building climate-resilient crops? **Trends in Plant Science**, v. 30, n. 1, p. 1-12, 2025. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2024.07.017>
- NÓIA JÚNIOR, R. de S.; AMARAL, G. C.; PEZZOPANE, J. E. M.; FONSECA, M. D. S.; SILVA, A. P. C.; XAVIER, T. M. T. Ecophysiological acclimatization to cyclic water stress in Eucalyptus. **Journal of Forestry Research**, v. 31, n. 3, p. 797-806, 2020. <https://doi.org/10.1007/s11676-019-00926-9>
- PEDERSEN, O.; SAUTER, M.; COLMER, T. D.; NAKAZONO, M. Regulation of root adaptive anatomical and morphological traits during low soil oxygen. **New Phytologist**, v. 229, n. 1, p. 42-49, 2020. <https://doi.org/10.1111/nph.16375>
- PEREIRA, M. R. R.; SOUZA, G. S. F. D.; RODRIGUES, A. C. P.; KLAR, A. E. Análise de crescimento em clones de eucalipto submetidos a estresse hídrico. **Irriga**, v. 15, n. 1, p. 98-110, 2010. <https://doi.org/10.15809/irriga.2010v15n1p98>
- PITA, P.; HERNÁNDEZ, M. J.; PARDOS, M. Contrasting ethylene-mediated responses to waterlogging in four *Eucalyptus globulus* Labill. clones. **Environmental and Experimental Botany**, v. 215, e105503, 2023. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2023.105503>
- QUEIROZ, T. B.; ROCHA, S. M. G.; FONSECA, F. S. A.; ALVARENGA, I. C. A.; MARTINS, E. R. Efeitos do déficit hídrico no cultivo de mudas de eucalipto. **Irriga**, v. 22, n. 4, p. 659-674, 2017. <https://doi.org/10.15809/irriga.2017v22n4p659-674>
- QUINONES MARTORELLO, A. S.; GYENGE, J. E.; COLABELLI, M. N.; PETIGROSSO, L. R.; FERNÁNDEZ, M. E. Functional responses to multiple sequential abiotic stress (waterlogging-drought) in three woody taxa with different root systems and stress tolerance. **Physiologia Plantarum**, v. 175, n. 4, e13958, 2023. <https://doi.org/10.1111/pp.13958>
- RENZIEHAUSEN, T.; DIRR, A.; SCHMIDT-SCHIPPERS, R.; FLASHMAN, E.; SCHIPPERS, J. Oxygen sensing and plant adaptation to flooding in a changing climate. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, v. 380, e20240238, 2025. <https://doi.org/10.1098/rstb.2024.0238>
- ROSSATTO, T.; SOUZA, G. M.; AMARAL, M. N.; AULER, P. A.; PÉREZ-ALONSO, M. M.; POLLMANN, S.; BRAGA, E. J. B. Cross-stress memory: Salt priming at vegetative growth stages improves tolerance to drought stress during grain-filling in rice plants. **Environmental and Experimental Botany**, v. 206, e105187, 2023. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2022.105187>
- SANTOS, K. F.; REICHERT, J. M. Best tillage practices for eucalyptus growth and productivity: A review on the

Brazilian experience. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 46, e0210091, 2022. <https://doi.org/10.36783/18069657rbcS20210091>

SAUTER, M. Root Responses to Flooding. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 16, n. 3, p. 282-286, 2013. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2013.03.013>

SHARP, R. E.; HSIAO, T. C.; SILK, W. K. Growth of the maize primary root at low water potentials: II. Role of growth and deposition of hexose and potassium in osmotic adjustment. **Plant Physiology**, v. 9, p. 1337-1346, 1990. <https://doi.org/10.1104/pp.93.4.1337>

TAFUR, M. S. M.; HERRERA, N. M. R.; MESA, J. B. U.; ESPINOSA, D. M. I.; DUQUE, C. M. Z. Effect of soil water availability on gas exchange in young trees of *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden. **Acta Agronomica**, v. 66, n. 4, p. 549-557, 2017a. <https://doi.org/10.15446/acag.v66n4.58194>

TAFUR, M. S. M.; ZAPATA, C. M.; URREGO, J. B.; IBARRA, D. M.; LEAL, J. J. Efecto del estrés hídrico sobre la acumulación y distribución de biomasa en *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden. **Acta Agronomica**, v. 66, n. 1, p. 56-62, 2017b. <https://doi.org/10.15446/acag.v66n1.52628>

TAN, X.; XU, H.; KHAN, S.; EQUIZA, M. A.; LEE, S. H.; VAZIRIYEGANEH, M.; ZWIAZEK, J. J. Plant water transport and aquaporins in oxygen-deprived environments. **Journal of Plant Physiology**, v. 227, p. 20-30, 2018. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2018.05.003>

TOURNAIRE-ROUX, C.; SUTKA, M.; JAVOT, H.; GOUT, E.; GERBEAU, P.; LUU, D. T.; BLIGNY, R.; MAUREL, C. Cytosolic pH regulates root water transport during anoxic stress through gating of aquaporins. **Nature**, v. 425, p. 393-397, 2003. <https://doi.org/10.1038/nature01853>

VELLINI, A. L. T. T.; PAULA, N. F. D.; ALVES, P. L. D. C. A.; PAVANI, L. C.; BONINE, C. A. V.; SCARPINATI, E. A.; PAULA, R. C. D. Respostas fisiológicas de diferentes clones de eucalipto sob diferentes regimes de irrigação. **Revista Árvore**, v. 32, p. 651-663, 2008.

VOESENEK, L. A. C. J.; BAILEY-SERRES, J. Flood adaptive traits and processes: An overview. **New Phytologist**, v. 206, n. 1, p. 57-73, 2015. <https://doi.org/10.1111/nph.13209>

WANG, X.; KOMATSU, S. The role of phytohormones in plant response to flooding. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 23, n. 12, e6383, 2022. <https://doi.org/10.3390/ijms23126383>

WANG, X.; VIGNJEVIC, M.; LIU, F.; JACOBSEN, S.; JIANG, D.; WOLLENWEBER, B. Drought priming at vegetative growth stages improves tolerance to drought and heat stresses occurring during grain filling in spring wheat. **Plant Growth Regulation**, v. 75, n. 3, p. 677-687, 2015. <https://doi.org/10.1007/s10725-014-9969-x>

ZHANG, Y.; XU, J.; LI, R.; GE, Y.; LI, Y.; LI, R. Plants' response to abiotic stress: mechanisms and strategies. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 24, n. 13, e10915, 2023. <https://doi.org/10.3390/ijms241310915>

Agradecimentos: À CAPES e CNPq, pelo aporte financeiro e concessão de bolsa PRODOC. A Fundação do estado do Amapá (FAPEAP) e Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPQ): Projeto Amazônia +10, processo:401521/2023-0. A AMAPÁ FLORETAL E CELULOSE S.A. (AMCEL) pela doação das mudas de eucalipto para realização do estudo.

Contribuições dos autores: Conceitualização: F.H.S.G.; Obtenção de financiamento: F.H.S.G. e M.L.N.; Metodologia: F.H.S.G. e I.P.A.; Investigação ou coleta de dados: J.L.M.O.; Análise estatística: F.H.S.G. e W.C.S.; Administração ou supervisão: F.H.S.G.; Validação: F.B.M.S. e G.M.S.; Redação (rascunho original): F.H.S.G., F.B.M.S., K.F.B., B.B.B., J.S.O. e P.A.V.; Redação (revisão e edição): F.B.M.S., M.L.N. e W.C.S.; Tradução: F.H.S.G. Todos os autores leram e concordaram com a versão publicada do manuscrito.

Financiamento: À CAPES e CNPq, pelo aporte financeiro e concessão de bolsa PRODOC. A Fundação do estado do Amapá (FAPEAP) e Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPQ): Projeto Amazônia +10, processo:401521/2023-0.

Disponibilidade de dados: Dataset available on request from the corresponding authors.

Conflito de interesses: The authors declare that they have no conflict of interest.



Copyright: © 2026 by the authors. This article is an Open-Access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons **Attribution-NonCommercial (CC BY-NC)** license (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).