



**UEPB**

**UNIVERSIDADE ESTADUAL DA PARAÍBA  
CAMPUS I  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA  
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

**YURI LIMA MELO**

**ELICIADORES EXÓGENOS COMO ALTERNATIVAS PARA A MITIGAÇÃO DOS  
EFEITOS DA SECA SOBRE O FEIJÃO-CAUPI**

**CAMPINA GRANDE  
2022**

YURI LIMA MELO

**ELICIADORES EXÓGENOS COMO ALTERNATIVAS PARA A MITIGAÇÃO DOS  
EFEITOS DA SECA SOBRE O FEIJÃO-CAUPI**

Trabalho de Conclusão de Curso (Artigo)  
apresentado a Coordenação  
/Departamento do Curso de Ciências  
Biológicas da Universidade Estadual da  
Paraíba, como requisito parcial à  
obtenção do título de Licenciatura Plena  
em Ciências Biológicas.

**Orientador:** Prof. Dr. Alberto Soares de Melo

**CAMPINA GRANDE  
2022**

É expressamente proibido a comercialização deste documento, tanto na forma impressa como eletrônica. Sua reprodução total ou parcial é permitida exclusivamente para fins acadêmicos e científicos, desde que na reprodução figure a identificação do autor, título, instituição e ano do trabalho.

M528e Melo, Yuri Lima.  
Eliciaadores exógenos como alternativas para a mitigação dos efeitos da seca sobre o feijão-caupi [manuscrito] / Yuri Lima Melo. - 2022.  
37 p. : il. colorido.

Digitado.  
Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Ciências Biológicas) - Universidade Estadual da Paraíba, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, 2022.  
"Orientação : Prof. Dr. Alberto Soares de Melo, Coordenação de Curso de Biologia - CCBS."

1. Déficit hídrico. 2. Produção agrícola. 3. Metabolismo vegetal. 4. *Vigna unguiculata* (L) Walp. I. Título

21. ed. CDD 635.652

YURI LIMA MELO

ELICIADORES EXÓGENOS COMO ALTERNATIVAS PARA A MITIGAÇÃO DOS  
EFEITOS DA SECA SOBRE O FEIJÃO-CAUPI

Trabalho de Conclusão de Curso (Artigo) apresentado a Coordenação /Departamento do Curso de Ciências Biológicas da Universidade Estadual da Paraíba, como requisito parcial à obtenção do título de Licenciatura Plena em Ciências Biológicas.

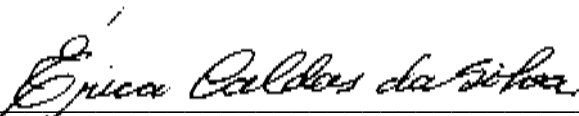
Aprovada em: 25/03/2022.

**BANCA EXAMINADORA**



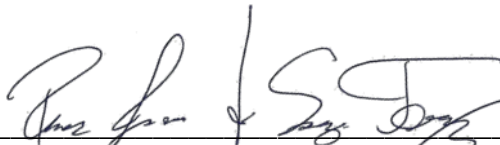
---

Prof. Dr. Alberto Soares de Melo (Orientador)  
Universidade Estadual da Paraíba (UEPB)



---

Profa. Dra. Érica Caldas Silva de Oliveira  
Universidade Estadual da Paraíba (UEPB)



---

Prof. Dr. Rener Luciano de Souza Ferraz  
Universidade Federal de Campina Grande (UFCG)

Ao meu filho Gael, por me ensinar o verdadeiro significado da palavra AMOR.  
DEDICO.

*“A disciplina é a parte mais importante do êxito.”*

*(Truman Capote)*

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 –	Mudanças climáticas causam o aumento da temperatura, desregula os padrões de precipitação no mundo e influenciam diretamente cerca de 26 milhões de habitantes da região Nordeste do Brasil, sendo 28% destes agricultores.....	11
Figura 2 –	Estima-se que até o ano de 2030, uma a cada dez pessoas no mundo sofra com a fome e para suprir a demanda global por alimentos a produção agrícola deverá dobrar até o ano de 2050.....	12
Figura 3 –	As regiões entre os trópicos apresentam as condições climáticas mais favoráveis para o cultivo de feijão-caupi.....	13
Figura 4 –	Em regiões semiáridas, diferentes fatores abióticos provocam respostas nas plantas, mas que dependem sobretudo das características do estresse (duração, número de exposições, severidade e combinação de estresses) e das características da planta (órgão/tecido, estágio de desenvolvimento e espécie/genótipo) .....	13
Figura 5 –	Mecanismos fisiológicos, bioquímicos e agromorfológicos que contribuem para a resistência das variedades de feijão-caupi à seca .....	15
Figura 6 –	Aplicações de eliciadores bióticos e abióticos protegem as plantas através da mitigação dos efeitos dos estresses. UV: Ultravioleta; T °C: Temperatura; M: Metais pesados .....	16
Figura 7 –	Possíveis rotas de biossíntese para o ácido salicílico em plantas. As linhas cheias são etapas de conversão, as linhas pontilhadas são o transporte do cloroplasto para o citosol, a linha tracejada é uma rota de biossíntese alternativa e desconhecida .....	17
Figura 8 –	Benefícios do ácido salicílico no metabolismo morfofisiológico e bioquímico do feijão-caupi em condições de restrição hídrica .....	18
Figura 9 –	Benefícios da aplicação exógena de silício em plantas de feijão-caupi submetidas à restrição hídrica .....	19
Figura 10 –	Modelo da seção transversal de uma lâmina de folíolo de caule principal de feijão-caupi afetado pelos tratamentos interativos de aplicação foliar de silício e três níveis de regimes hídricos. A: água adequada (60% de capacidade de campo - CC); B: estresse de deficit hídrico (40% de CC) + pulverização com água destilada; C: estresse de deficit hídrico (40% de CC) + pulverização com 2 mM de silício; D: estresse de deficit hídrico (20% de CC) + pulverização água destilada; e E: estresse de deficit hídrico (20% de CC) + pulverização com 2 mM de Si .....	20
Figura 11 –	Via simplificada da biossíntese de prolina. GSA: glutamato-semialdeído; P5C: pirrolina-5-carboxilato .....	21
Figura 12 –	Benefícios da aplicação de prolina em plantas submetidas à restrição hídrica .....	22
Figura 13 –	Via simplificada de biossíntese da Glicina betaína (GB) e sua ação na mitigação de estresses abióticos em plantas. SAM: S-adenosilmetionina; ROS: espécies reativas de oxigênio .....	23
Figura 14 –	Via simplificada de biossíntese do Metal jasmonato em plantas ..	24
Figura 15 –	Ação da aplicação de Metil jasmonato em feijão-caupi submetido ao deficit hídrico .....	25

Figura 16 –	Processo de infecção e desenvolvimento do nódulo. Um nódulo indeterminado maduro contém uma zona de meristema (I), uma zona de infecção (II), uma interzona (IZ), uma zona de fixação de nitrogênio (III) e uma zona senescente (IV) .....	26
Figura 17 –	Sistema radicular (A) e nódulos indeterminados maduros (B) em plantas de feijão-caupi [ <i>Vigna unguiculata</i> (L.) Walp.] .....	26



## LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

APX	Ascorbato peroxidase
AS	Ácido salicílico
CAT	Catalase
CC	Capacidade de campo
FAO	Organização das Nações Unidas para a Alimentação e a Agricultura
GB	Glicina betaína
GSA	Glutamato-semialdeído
H <sub>2</sub> O <sub>2</sub>	Peróxido de hidrogênio
IPCC	Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas
ISR	Resistência sistêmica induzida
JA	Ácido jasmônico
JA-Ile	Iso-leucina de jasmonato
MDA	Malonaldeído
MeJA	Metil jasmonato
<sup>1</sup> O <sub>2</sub>	Oxigênio <i>singlet</i>
OH <sup>*</sup>	Íon hidroxila
P5C	Pirrolina-5-carboxilato
PGPR	Rizobactérias promotoras do crescimento em plantas
ROS	Espécies reativas de oxigênio
Si	Silício
SOD	Superóxido dismutase

## SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO .....	11
2	RESTRIÇÃO HÍDRICA NO FEIJÃO-CAUPI .....	14
3	UTILIZAÇÃO DE ELICIADORES ABIÓTICOS E BIÓTICOS.....	15
4	ÁCIDO SALICÍLICO.....	16
5	SILÍCIO .....	18
6	PROLINA.....	20
7	GLICINA BETAÍNA.....	22
8	METIL JASMONATO.....	24
9	RIZOBACTÉRIAS.....	25
10	CONSIDERAÇÕES FINAIS .....	27
	REFERÊNCIAS .....	28

## ELICIADORES EXÓGENOS COMO ALTERNATIVAS PARA A MITIGAÇÃO DOS EFEITOS DA SECA SOBRE O FEIJÃO-CAUPI

Yuri Lima Melo\*  
Alberto Soares de Melo

### RESUMO

A indisponibilidade hídrica é um problema atual que se agrava com as mudanças climáticas globais, principalmente na região semiárida brasileira, o que impacta diretamente a produção agrícola e a população rural. Como alternativa agrícola para a região, o feijão-caupi é uma das culturas com moderada tolerância à restrição hídrica que apresenta grande importância socioeconômica no semiárido, pois é cultivado predominantemente em regime de sequeiro. A espécie apresenta mecanismos fisiológicos e bioquímicos de adaptação aos fatores de estresse, que ainda não estão completamente compreendidos, mas que respondem à aplicação de eliciadores exógenos. Os eliciadores estimulam modificações no metabolismo vegetal e conferem tolerância a diferentes estresses ambientais, incluindo o déficit hídrico. No feijão-caupi, diferentes eliciadores, seja abiótico (ácido salicílico, silício, prolina, glicina betaína, metil jasmonato), seja biótico (rizobactérias), apresentaram resultados promissores na mitigação dos efeitos da restrição hídrica. O presente capítulo discute sobre os principais efeitos da restrição hídrica no feijão-caupi e a eficiência dos eliciadores exógenos mais comuns aplicados na cultura em diferentes cenários hídricos. Dentre os diferentes mecanismos que contribuem para a resistência da espécie, a epinastia das folhas, o ajustamento osmótico celular, o fechamento estomático, a redução da transpiração, a remoção de radicais livres e a redução no volume radicular são modulações comuns observadas em plantas de feijão-caupi. Como forma de intensificar os mecanismos de resistência do feijão-caupi, a aplicação de eliciadores é uma alternativa para aumentar a sustentabilidade da produção em sistemas de sequeiro no semiárido sem degradar o meio ambiente, já que são agentes simuladores de compostos naturais que intensificam e aceleram as respostas do metabolismo vegetal. No entanto, o uso de substâncias eliciadoras na espécie ainda apresenta grande potencial para ser explorada, mas com cautela, pois algumas dificuldades causadas pela variabilidade genotípica e edafoclimática, em diferentes condições de cultivo, devem ser exaustivamente testadas para posterior validação com segurança.

**Palavras-chave:** *Vigna unguiculata* (L.) Walp., déficit hídrico, ajustamento osmótico, metabolismo antioxidante.

---

\*Curso de Licenciatura em Ciências Biológicas da Universidade Estadual da Paraíba (UEPB). Programa de Pós-graduação em Ciências Agrárias da UEPB. Laboratório de Ecofisiologia de Plantas Cultivadas da UEPB. Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

## EXOGENOUS ELICITORS AS ALTERNATIVES FOR MITIGATION OF DROUGHT EFFECTS ON COWPEA

### ABSTRACT

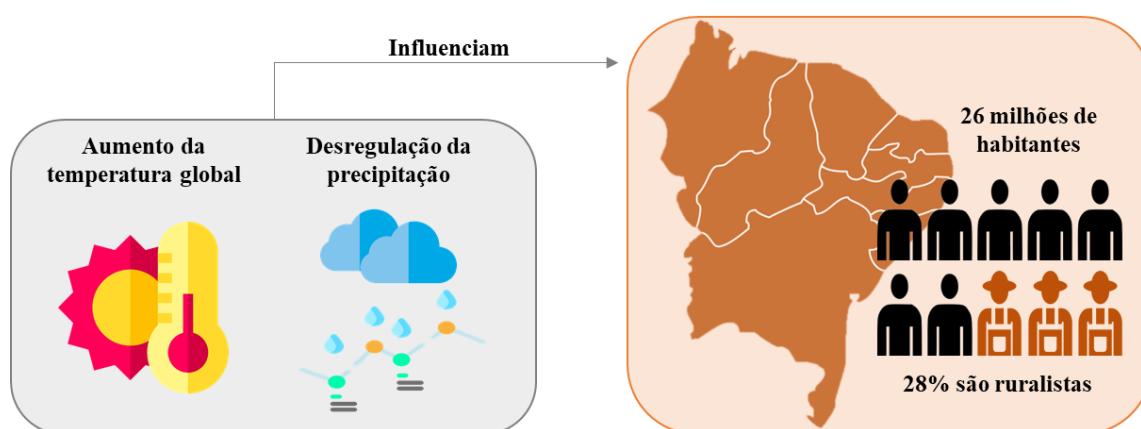
Water unavailability is a current problem that is aggravated by global climate change, especially in the Brazilian semi-arid region, which directly impacts agricultural production and the rural population. As an agricultural alternative for the region, cowpea is one of the crops with moderate tolerance to water restriction that has great socio-economic importance in the semi-arid region, as it is predominantly cultivated under rainfed conditions. The species presents physiological and biochemical mechanisms of adaptation to stress factors, which are not yet fully understood, but which respond to the application of exogenous elicitors. The elicitors stimulate changes in plant metabolism and provide tolerance to different environmental stresses, including water deficit. In cowpea, different elicitors, whether abiotic (salicylic acid, silicon, proline, glycine betaine, methyl jasmonate), or biotic (rhizobacteria), showed promising results in mitigating the effects of water restriction. This chapter discusses the main effects of water restriction on cowpea and the efficiency of the most common exogenous elicitors applied to the crop in different water scenarios. Among the different mechanisms that contribute to the resistance of the species, leaf epinasty, cellular osmotic adjustment, stomatal closure, reduction of transpiration, removal of free radicals, and reduction in root volume are common modulations observed in cowpea plants. As a way for intensifying the resistance mechanisms of cowpea, the application of elicitors is an alternative to increase the production sustainability in rainfed systems in semi-arid regions without degrading the environment, since they are simulating agents of natural compounds that intensify and accelerate the responses of plant metabolism. However, the use of eliciting substances in the species still has great potential to be explored, but with caution, since some difficulties caused by genotypic and edaphoclimatic variability, in different cultivation conditions, must be exhaustively tested for further validation with safety.

**Keywords:** *Vigna unguiculata* (L.) Walp., water deficit, osmotic adjustment, antioxidant metabolism.

## 1 INTRODUÇÃO

O planeta atravessa um período crítico de mudanças climáticas que afeta o sistema agrícola. Apesar dos eventos naturais do planeta contribuírem para essas mudanças, as ações humanas são responsáveis por afetar diretamente mais de 70% da superfície não congelada do globo (IPCC, 2019). Os cenários de mudanças climáticas globais resultam em temperaturas cada vez mais altas e desregulam os padrões de precipitação, o que intensifica os problemas de escassez de recursos hídricos e prejudica todos os setores da economia (DEL BUONO, 2020), notadamente de regiões semiáridas (MARENGO et al., 2017) (Figura 1).

**Figura 1** – Efeitos das mudanças climáticas no aumento da temperatura e nos padrões de precipitação e suas consequências para os habitantes da região Nordeste do Brasil.



**Imagem:** Yuri L. Melo (freepik.com). **Fonte:** Del Buono (2020); Marengo; Cunha; Nobre, (2020)

Dentre as áreas mais sensíveis às mudanças climáticas, as terras semiáridas merecem atenção especial por abrangerem 38% da população mundial, caracterizadas pela pobreza e subdesenvolvimento, o que os tornam mais vulneráveis aos riscos das mudanças climáticas (GUAN et al., 2019; IPCC 2014 a, b). No Brasil, o clima semiárido abrange praticamente toda a região nordeste do país, que possui uma população de 26 milhões de habitantes, dos quais 28% são rurais e devem sua subsistência principalmente à agricultura familiar (MARENGO; CUNHA; NOBRE, 2020) (Figura 1).

Para garantirmos a subsistência dessa população, o fornecimento de alimentos e água potável são insumos indispensáveis para a manutenção da vida, mas compromete o uso da terra. A intensificação do uso da terra para a agricultura tem sido justificada pela necessidade do aumento na produção de alimentos de maneira geral. Segundo informações da Organização das Nações Unidas para a Alimentação e Agricultura (FAO, 2017) estima-se que, até 2050, a produção agrícola venha a ser dobrada para suprir a demanda alimentícia. Em termos percentuais, a fome atualmente afeta 7,4% da população e deve aumentar para 9,5% até 2030 (FAO, 2020) (Figura 2). Dados do Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas (IPCC) de 2019 indicam que desde 1961, a produção total de alimentos (safras de cereais) aumentou 240% até 2017, devido à expansão de áreas agricultáveis e ao aumento da produtividade. Especificamente para o feijão-caupi, a área cultivada no Brasil foi de 1.3 milhões de ha na safra 2019/2020, com produtividade de 545 kg ha<sup>-1</sup> e 712,6 mil toneladas de produção. Estimativas para a

safra de 2020/2021 é que a produção do feijão-caupi atinja a marca de 686,7 mil toneladas (CONAB, 2021).

**Figura 2** – Projeção do cenário da fome e a necessidade de produção alimentícia prevista para o ano de 2050.



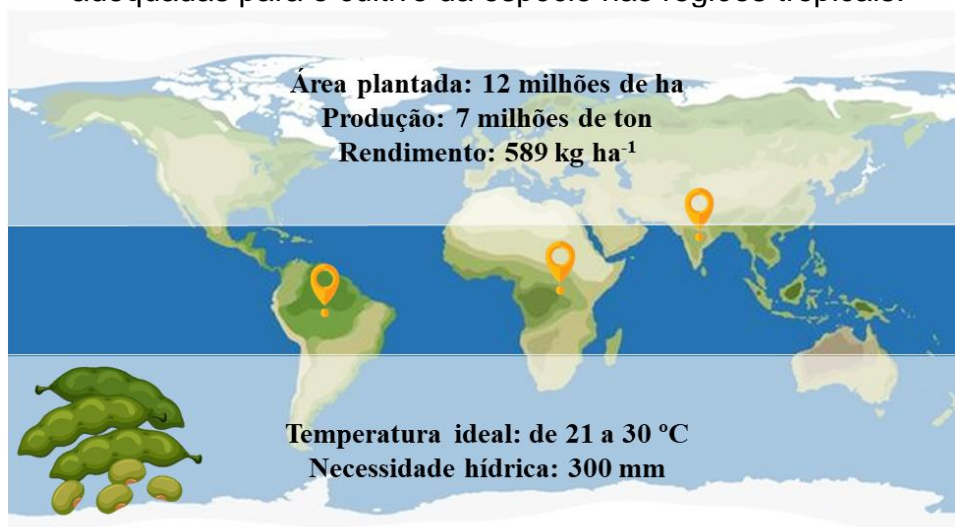
**Imagem:** Yuri L. Melo (freepik.com). **Fonte:** FAO (2017; 2020).

O feijão-caupi (*Vigna unguiculata* L. Walp) é uma pulse de essencial fonte alimentar para as regiões Norte e Nordeste do Brasil, principalmente para o semiárido nordestino. A espécie é amplamente cultivada por pequenos agricultores e confirma sua relevância por suprir as necessidades nutricionais básicas para a manutenção da vida no campo (KOBELITZ, 2011). Suas sementes e vagens contêm aproximadamente 25% de conteúdo proteico de alta qualidade na forma de aminoácidos, além de carboidratos, ácido fólico, clorofila, carotenóides, compostos fenólicos e minerais essenciais (MOREIRA et al., 2008; CARVALHO et al., 2019).

O feijão-caupi é cultivado em mais de 12 milhões de hectares, localizados principalmente nas regiões tropicais e subtropicais da América, Ásia e África, com produção global de cerca de 7 milhões de toneladas e um rendimento médio de 589 kg ha<sup>-1</sup> (FAOSTAT, 2020). Esta cultura é predominantemente cultivada em regiões áridas e semiáridas, desenvolve-se regularmente em uma faixa de temperatura de 21 a 30 °C e requer 300 mm de chuva para uma produção satisfatória sem o uso de irrigação (BARROS et al., 2012) (Figura 3).

Apesar da baixa necessidade hídrica em relação a outras culturas, o feijão-caupi enfrenta uma condição adversa no semiárido, principalmente devido às altas temperaturas e chuvas irregulares durante seu ciclo, o que na maioria das vezes inviabiliza uma produção satisfatória (DIDONET; VITÓRIA, 2006; FREIRE-FILHO et al., 2011). O rendimento médio global no campo do agricultor está abaixo do potencial ótimo de rendimento do feijão-caupi, estimado em 6.000 kg ha<sup>-1</sup> (FAOSTAT, 2020). Adicionalmente, a Organização das Nações Unidas para a Alimentação e a Agricultura (FAO) relatou o declínio do cultivo do feijão-caupi em 19% entre os anos de 2012 e 2017, mesmo considerando o nível de resistência da cultura ao deficit hídrico (FAOSTAT, 2020). Estudos anteriores relacionaram os déficits de produção do feijão-caupi com o estresse hídrico (GOUFO et al., 2017; NADEEM et al., 2019).

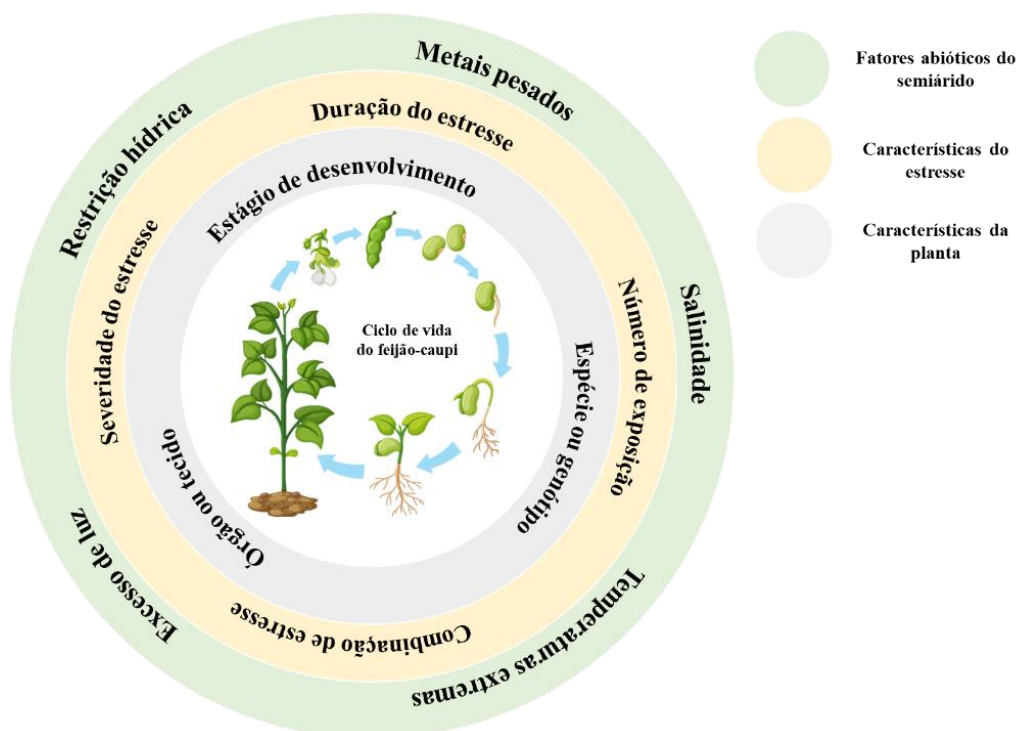
**Figura 3** – Dados da produção e produtividade mundial do feijão-caupi e condições adequadas para o cultivo da espécie nas regiões tropicais.



**Imagem:** Yuri L. Melo (freepik.com). **Fonte:** Barros et al. (2012); FAOSTAT (2020).

Durante seu ciclo de vida, as plantas vivenciam muitos estresses ambientais, que afetam de forma diferente seu desenvolvimento, crescimento e rendimento, dependendo do estágio de crescimento, sensibilidade das espécies de plantas e duração do estresse (MIRZAMOHAMMADI et al., 2020; SADIQ et al. 2020; ZAID et al. 2020) (Figura 4).

**Figura 4** – Diagrama dos fatores abióticos do semiárido, características do estresse e características da planta em condições ambientais adversas.



**Imagem:** Yuri L. Melo. **Fonte:** freepik.com.

Neste sentido, esforços são requeridos para aumentar o nível de tolerância às condições adversas do semiárido, nos genótipos adaptados à região e atualmente cultivados pelos agricultores (GOMES et al., 2020; PRAXEDES et al., 2020). Também há espaço para o desenvolvimento de cultivares com melhor desempenho, ou ainda, a utilização de técnicas que minimizem os efeitos causados pelos estresses ambientais e confirmam tolerância ao feijão-caupi, tais como o uso de eliciadores bióticos e abióticos (BOUKAR et al., 2019; ANDRADE et al., 2021).

## 2 RESTRIÇÃO HÍDRICA NO FEIJÃO-CAUPI

Plantas de feijão-caupi com irrigação adequada às necessidades da espécie, a cada ciclo da cultura, podem produzir mais de 1.000 kg de grãos ha<sup>-1</sup>. No entanto, a escassez de água, comum em regiões semiáridas, pode reduzir esse potencial para aproximadamente 360 kg ha<sup>-1</sup> (BASTOS et al., 2011). A influência da indisponibilidade hídrica no Nordeste do Brasil pode ser representada pela redução de 33%, tanto na área plantada quanto na produtividade do feijão-caupi entre as safras de 2010/2011 e 2018/2019 (CONAB, 2019). Esta diminuição se sobrepõe aos cenários de seca moderada e severa nesta região entre os anos de 2012 e 2016, associada a chuvas irregulares e mal distribuídas durante a estação chuvosa (MARENGO et al., 2017; MARTINS; VASCONCELOS JÚNIOR, 2017).

De fato, o déficit hídrico parece suprimir o rendimento de plantas de feijão-caupi, pois causam redução nas características que contribuem para a produção, como o número de vagens por planta, sementes por vagem, peso de 1000 sementes e rendimento da cultura, incluindo também prejuízos às características foliares, como número de folhas (BASARAN et al., 2011). As interferências da restrição hídrica sobre plantas de feijão-caupi vão além de características agronômicas, que são reflexos de prejuízos causados principalmente às características fisiológicas, a exemplo da redução no conteúdo relativo de água, concentrações de pigmentos fotossintéticos e aumento nos danos às membranas. Percebe-se que o feijão-caupi é mais sensível ao déficit hídrico na fase reprodutiva do que na fase vegetativa, resultado do impacto da restrição hídrica em reduções sobretudo na biomassa vegetal (MIRI et al., 2021a).

Apesar dos prejuízos causados pela restrição hídrica ao cultivo do feijão-caupi no semiárido brasileiro, a cultura é considerada moderadamente tolerante ao déficit hídrico. Tal entendimento vai além da compreensão dos mecanismos fisiológicos, bioquímicos e agromorfológicos que podem explicar a resistência das variedades de feijão-caupi à seca (Figura 5). Em condições desfavoráveis de água no solo, os mecanismos fisiológicos incluem principalmente o fechamento estomático, que diminuem as taxas de transpiração e fotossíntese (Figura 5). Enquanto que os mecanismos bioquímicos envolvem o ajuste osmótico, que se caracteriza pelo acúmulo de solutos orgânicos para manter o turgor celular e o mecanismo antioxidante pela atividade de enzimas como a ascorbato peroxidase, catalase e a superóxido dismutase (SILVA et al., 2019; ANDRADE et al., 2021). Já os processos agromorfológicos incluem a epinastia, no qual as folhas se posicionam de maneira a diminuir a incidência luminosa sobre a superfície foliar, protegendo-as do aumento excessivo da temperatura; além da redução do volume radicular (PEREIRA et al., 2020) (Figura 5).



**Figura 5:** Mecanismos fisiológicos, bioquímicos e agromorfológicos que contribuem para a resistência das variedades de feijão-caupi à seca.

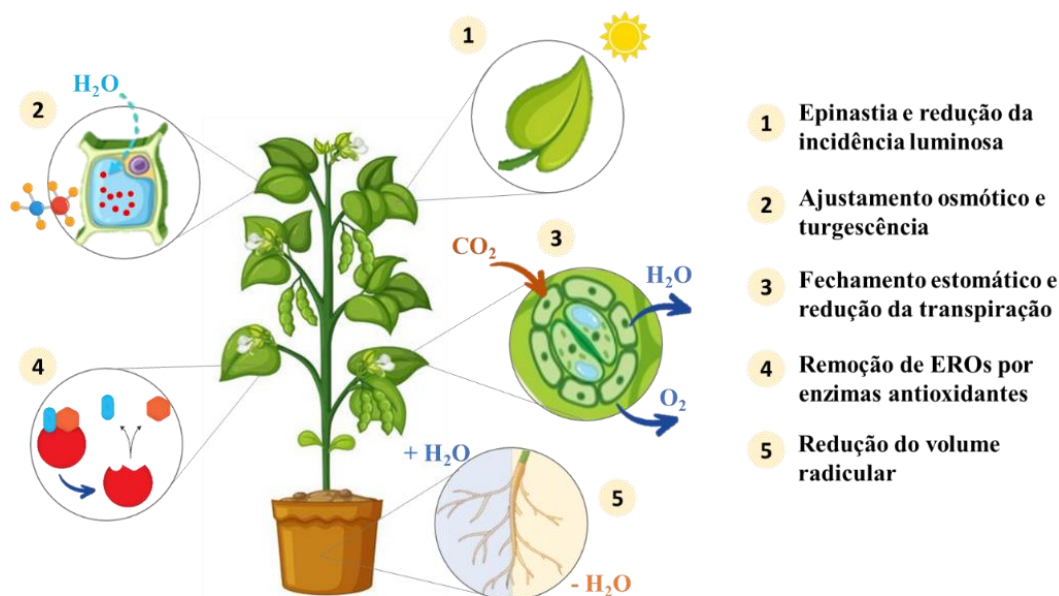


Imagem: Yuri L. Melo (freepik.com; stock.adobe.com).

### 3 UTILIZAÇÃO DE ELICIADORES ABIÓTICOS E BIÓTICOS

Os eliciadores podem ser definidos como compostos que estimulam modificações no metabolismo vegetal, repercutindo em alterações morfológicas, fisiológicas, bioquímicas e/ou moleculares. Eles podem ser classificados como eliciadores bióticos, de origem biológica com composição definida ou complexa (derivados da própria planta ou de patógenos); e abióticos, de origem não biológica com características químicas ou físicas (compostos químicos e fatores físicos) (RADMAN et al., 2003; SÁK et al., 2021).

Os eliciadores baseados em plantas são chamados de eliciadores endógenos, ao passo que os eliciadores baseados em patógenos ou que simulam um composto químico externo à planta são chamados de eliciadores exógenos. Independente da classificação do eliciador, a maioria é capaz de estimular o metabolismo secundário, geralmente envolvido em respostas de defesa, desencadeadas por uma cascata de sinalização intracelular (RADMAN et al., 2003; KUMARI et al., 2020). Muitos desses compostos apresentam interesse comercial, já que desempenham importante papel na via biossintética para aumentar a produção de diferentes culturas. Aplicações de eliciadores adequados às combinações de diferentes estímulos por estresse podem aumentar a produção dos metabólitos secundários desejados por efeito sinérgico (SÁK et al., 2021).

Alguns hormônios vegetais, a exemplo do ácido salicílico (AS) (ANDRADE et al., 2021) e elementos químicos como o silício (Si) (SILVA et al., 2019) atuam como eliciadores abióticos em plantas de feijão-caupi, submetidas a condições de restrição hídrica. Da mesma maneira, rizobactérias podem ser consideradas eliciadores naturais, por induzirem uma resistência sistêmica em diferentes culturas, também em feijoeiro (ANDRADE et al., 2021; KASHYAP et al., 2017).

Dentre os principais usos de compostos eliciadores, destacam-se o seu efeito protetor, relacionado à presença de muitos sistemas de defesa na resistência

induzida a fatores bióticos e abióticos; além da segurança ecológica, através da indução do potencial imunológico endêmico da expressão gênica (KUMARI et al., 2020) (Figura 6).

**Figura 6:** Mitigação dos efeitos dos estresses do semiárido através da aplicação de eliciadores bióticos e abióticos. UV: Ultravioleta; T °C: Temperatura; M: Metais pesados.

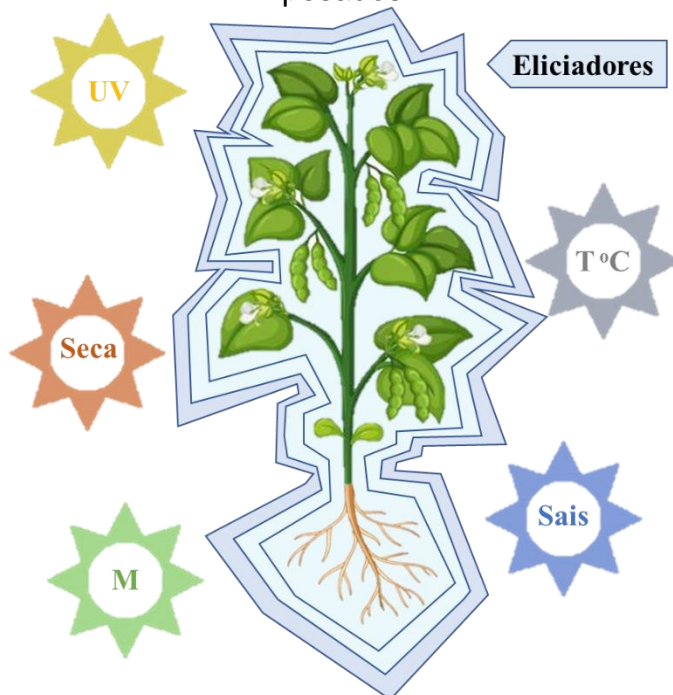


Imagem: Yuri L. Melo (freepik.com).

O uso de substâncias eliciadoras exógenas tem sido vantajoso e pode ser uma nova estratégia para induzir respostas adaptativas em plantas, sejam elas constitutivas ou induzidas na natureza. No entanto, o manejo agrícola de tais compostos apresenta ainda um campo a ser mais explorado, tendo em vista as dificuldades ocasionadas pela variedade de agentes eliciadores, diferentes respostas do metabolismo secundário vegetal às adversidades ambientais e necessidade de suprir a demanda da agricultura e indústria de forma sustentável destas biomoléculas. Apesar disso, suas vantagens sobrepõem suas dificuldades já que a sua utilização colabora para a redução de compostos nocivos ao meio ambiente e à saúde humana (MELO et al., 2022).

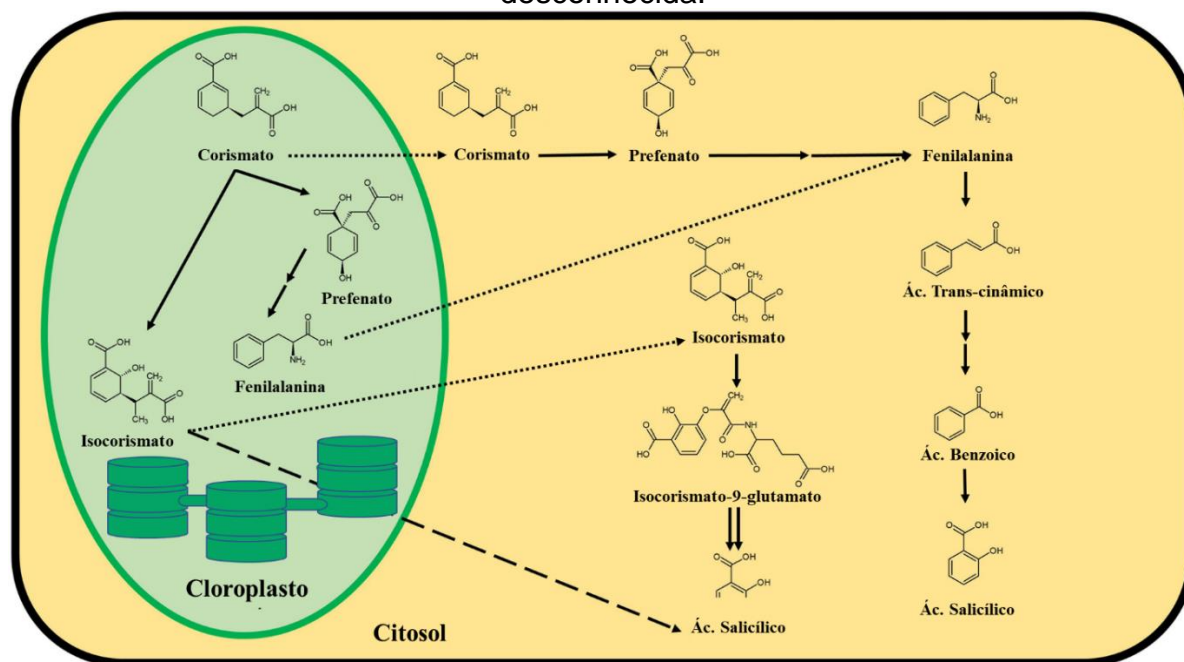
#### 4 ÁCIDO SALICÍLICO

Considerado um hormônio vegetal e um dos compostos fenólicos mais importantes em plantas, o ácido salicílico (AS) desperta o interesse recente de pesquisadores por estar envolvido em diversas respostas fisiológicas e de desenvolvimento dos vegetais. O AS está intimamente relacionado à germinação de sementes, movimentos estomáticos, acúmulo de pigmento, fotossíntese, biossíntese de etileno, produção de calor, atividades enzimáticas, reversão de abscisão, absorção de nutrientes, indução de flores, funções de membrana, nodulação de leguminosas e crescimento e desenvolvimento geral da planta (ALI, 2020).

É amplamente aceito que as duas principais vias de síntese do AS em plantas acontece a partir da via de isochorismato sintase e da fenilalanina amônia-liase,

ambas a partir do corismato (LEFEVERE et al., 2020) (Figura 7). Tanto o AS como seus análogos são fundamentalmente conhecidos por seu papel na resistência sistêmica adquirida (TRIPATHI et al., 2019) e na tolerância ao estresse abiótico, sobretudo à restrição hídrica (ALI, 2020; ANDRADE et al., 2021).

**Figura 7:** Possíveis rotas de biossíntese para o ácido salicílico em plantas. As linhas cheias são etapas de conversão, as linhas pontilhadas são o transporte do cloroplasto para o citosol, a linha tracejada é uma rota de biossíntese alternativa e desconhecida.



Adaptado de: Lefevere; Bauters; Gheysen (2020).

Durante a etapa de germinação do feijão-caupi, o AS é capaz de reduzir os efeitos nocivos da restrição hídrica, pois a sua utilização em baixas concentrações, como pré-tratamento antes da semeadura, aumenta a porcentagem de germinação, incrementa o crescimento inicial das plântulas e os teores de clorofila 'a', 'b' e carotenóides (ARAÚJO et al., 2018). O AS também desempenha um importante papel no ajuste do vazamento de eletrólitos celulares e no aumento do conteúdo do osmorregulador prolina, em condições de estresse hídrico induzido (ARAÚJO et al., 2018). É provável que os efeitos variem de acordo com a cultivar avaliada, mas a ação do AS em plantas de feijão-caupi sob restrição hídrica também estão frequentemente associadas a um aumento da atividade de enzimas antioxidantes, como a superóxido dismutase (SOD), a catalase (CAT) e a ascorbato peroxidase (APX) (DUTRA et al., 2017).

Em diferentes estágios do crescimento inicial do feijão-caupi, aplicações de ácido salicílico mitigam os efeitos da restrição hídrica sobre o potencial hídrico e o conteúdo relativo de água de algumas cultivares (Figura 8). A ação do AS acaba por contribuir com a retomada do crescimento da área foliar, do conteúdo de clorofilas, do restabelecimento da fotossíntese, a manutenção da taxa de transpiração, redução da temperatura foliar, além de induzir a biossíntese de prolina. Tais melhorias estão frequentemente associadas à indução de tolerância à seca nas plantas de feijão-caupi (AFSHARI et al., 2013; ANDRADE et al., 2021). A atuação do AS no metabolismo vegetal parece estar ligada à via de biossíntese da prolina, já

que sua aplicação exógena aumenta o acúmulo deste osmorregulador, o que pode ser considerada, por alguns autores, como uma reação antiestresse (UMEBESE et al., 2013).

**Figura 8:** Destaque dos principais benefícios do ácido salicílico no metabolismo morfofisiológico e bioquímico do feijão-caupi em condições de restrição hídrica.

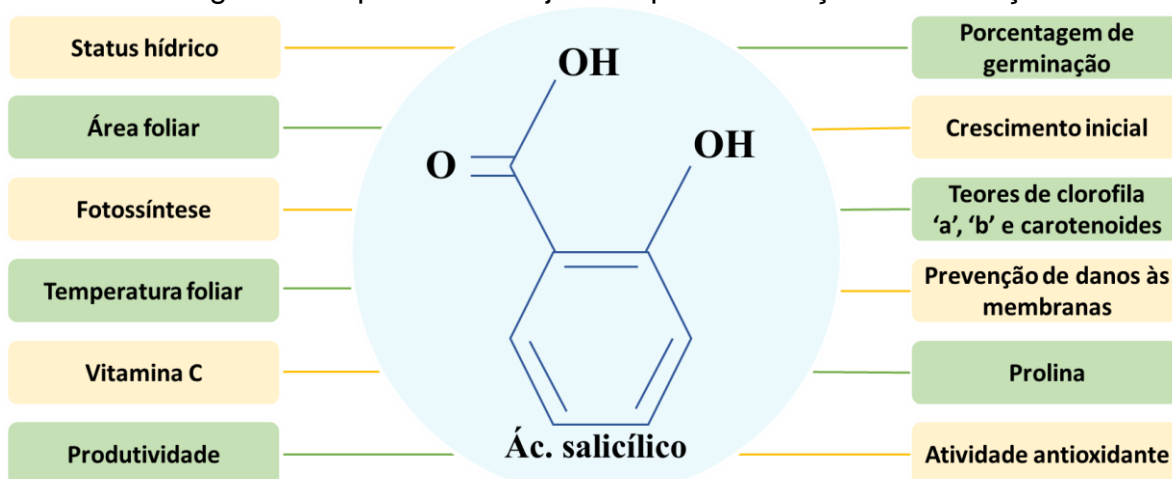


Imagem: Yuri L. Melo.

A aplicação de AS em plantas de feijão-caupi sujeitas ao déficit hídrico, em diferentes estádios de crescimento, estimula a síntese de diferentes tipos de antioxidantes, inclusive dependendo da cultivar avaliada. Durante a fase vegetativa, a aplicação de AS aumenta o potencial hídrico foliar de alguns cultivares de feijão-caupi sob restrição hídrica, provavelmente por influenciar o aumento nos níveis de prolina e mitigar os efeitos tóxicos do estresse oxidativo, seja pela redução nos níveis de enzimas antioxidantes, a exemplo da catalase, ascorbato peroxidase e superóxido dismutase nas cultivares BRS Marataoã e BRS 17 Gurguéia; ou mesmo através do aumento na atividade da superóxido dismutase e na catalase, na BRS Rouxinol e BRS Aracê, respectivamente (ANDRADE et al., 2021).

Na fase reprodutiva, por exemplo, o aumento na produção da vitamina C é estimulado pela ação do AS que intensifica a atividade da redutase do nitrato (UMEBESE et al., 2013). Ao final da fase reprodutiva, a aplicação de AS induz a expressão de 11 novas proteínas no feijão-caupi sob déficit hídrico, as quais estão relacionadas à incrementos nos atributos de crescimento e de produção desta espécie, com valores próximos a 2.732 e 2.640 kg ha<sup>-1</sup> no primeiro e segundo ciclos da safra, respectivamente (NASSEF, 2017).

## 5 SILÍCIO

Considerado o segundo elemento mais abundante da crosta terrestre, o silício (Si) compreende até 10% do peso seco de muitas plantas (PANG et al., 2019). A relação de essencialidade do Si no ciclo de vida dos vegetais foi recentemente comprovada por Epstein e Bloom (2005), que recomendaram como necessária, adequada e significativa a presença do elemento Si no desenvolvimento e crescimento normal das plantas. A partir de então, inúmeras pesquisas demonstram que o Si mitiga os efeitos deletérios dos diferentes estresses abióticos sobre as espécies vegetais, com destaque para a restrição hídrica (BIJU et al., 2017;

HASANUZZAMAN et al., 2018; TAYYAB et al., 2018), inclusive em feijão-caupi (SILVA et al., 2019).

A aplicação exógena de silício na fase vegetativa do feijão-caupi pode produzir efeitos benéficos no metabolismo primário do carbono em plantas sob restrição hídrica, a exemplo de incrementos nos teores de proteínas e carboidratos, importantes componentes estruturais dos vegetais, quando comparados aqueles submetidos à restrição hídrica, mas sem aplicação do Si (HAMID et al., 2012). Adicionalmente, aplicações de silício no estágio V5 do feijão-caupi podem minimizar os efeitos deletérios do deficit hídrico em diferentes cultivares da espécie, contribuindo inclusive para a manutenção do seu crescimento, principalmente através do aumento no potencial hídrico foliar, dos níveis do osmorregulador prolina e da atividade das enzimas antioxidantes, como a ascorbato peroxidase (SILVA et al., 2019) (Figura 9).

**Figura 9:** Benefícios da aplicação exógena de silício em plantas de feijão-caupi submetidas à restrição hídrica.

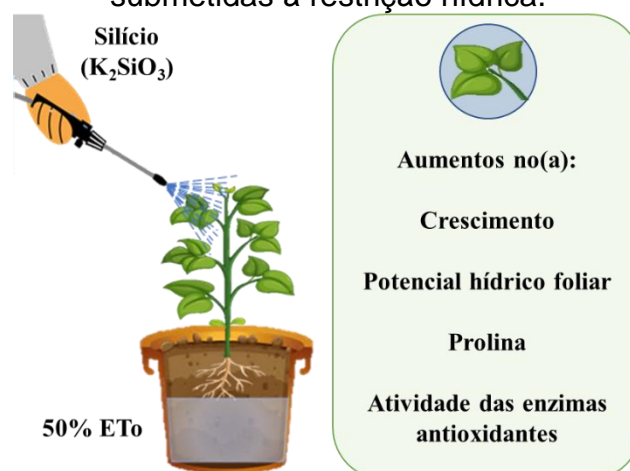
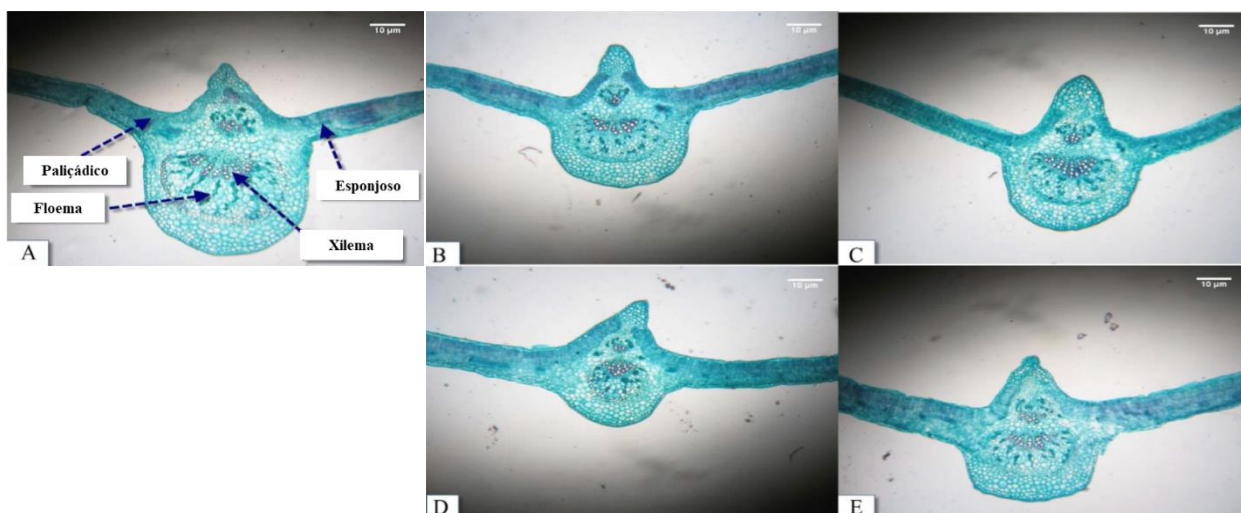


Imagem: Yuri L. Melo (freepik.com).

O Si promove modificações anatômicas na folha do feijão-caupi, a exemplo do aumento das espessuras da lâmina e da veia média, da largura da veia média, da espessura dos tecidos do floema e xilema, do diâmetro dos vasos do xilema, além das espessuras do tecido paliçádico e lacunoso, que contribuem para o aumento da tolerância do feijão-caupi ao deficit hídrico (Figura 10). Tais modificações garantem melhor translocação de fotoassimilados e nutrientes a serem utilizados em diferentes processos metabólicos, que contribuem para o crescimento vigoroso e resulta em rendimentos satisfatórios sob deficit hídrico moderado ou severo (MERWAD, DESOKY; RADY, 2018) (Figura 10).

Devido a sua grande importância na agricultura sustentável, o Si pode ser utilizado como fertilizante de alta qualidade por possuir natureza não corrosiva e por não poluir o meio ambiente. Como suplemento nutricional para as plantas, o referido elemento contribui para o aumento da tolerância à seca, pois apresenta importante participação na correção do solo (PANG et al., 2019), o que de maneira direta ou indireta, acaba por aumentar o rendimento de grãos por planta de feijão-caupi (MERWAD, DESOKY; RADY, 2018).

**Figura 10:** Modelo da seção transversal de uma lâmina de folíolo de caule principal de feijão-caupi afetado pelos tratamentos interativos de aplicação foliar de silício e três níveis de regimes hídricos. A: água adequada (60% de capacidade de campo - CC); B: estresse de deficit hídrico (40% de CC) + pulverização com água destilada; C: estresse de deficit hídrico (40% de CC) + pulverização com 2 mM de silício; D: estresse de deficit hídrico (20% de CC) + pulverização água destilada; e E: estresse de deficit hídrico (20% de CC) + pulverização com 2 mM de Si.



Adaptado de: Merwad; Desoky; Rady (2018).

## 6 PROLINA

A prolina é um aminoácido essencial para a síntese de proteínas e o desenvolvimento das plantas (FURLAN et al., 2020) (Figura 11). As plantas sob estresse acumulam prolina e outros sais para garantir a manutenção do turgor celular (equilíbrio osmótico) de modo a diminuir seu potencial hídrico a fim de aumentar seu conteúdo de água para evitar a dessecação. O tratamento com o aminoácido prolina desempenha um papel positivo entre o seu acúmulo e a mitigação dos efeitos do estresse sobre os vegetais, participando ativamente de três mecanismos na planta: como quelante de metal, molécula de defesa antioxidante e molécula de sinalização.

Em condições adversas de restrição hídrica, as plantas cultivadas de maneira geral iniciam um processo de superprodução de prolina como resposta fisiológica, no intuito de aumentar a tolerância ao estresse. Estudos sugerem que as variações nas concentrações endógenas de prolina sejam utilizadas como índice de resistência ao estresse (VICENTE et al., 2016).

Além de ser considerado um aminoácido essencial para a síntese de proteínas, a prolina contribui para a estabilização das membranas, o que minimiza as concentrações de espécies reativas de oxigênio (ROS) intracelular. Recentemente, estudos evidenciaram que a prolina aplicada em baixa concentração, de maneira exógena, pode aumentar a tolerância ao deficit hídrico. Contudo, se fornecida em altas concentrações pode induzir efeitos tóxicos e nos casos mais graves causar a morte do vegetal (AL-SHAMMARI; AL-JBOORY, 2021).

A prolina ainda pode atuar diretamente na remoção de espécies reativas de oxigênio (HUANG, 2018) (Figura 12). Na sua forma livre ou ligada a um polipeptídeo, a prolina pode reagir com  $H_2O_2$  e  $OH^*$  (em pH 7-8) para formar aditivos estáveis de radicais livres de prolina e derivados de hidroxiprolina, como por exemplo a 4-

hidroxiprolina e a 3-hidroxiprolina. Sua ação na remoção de ROS e proteção contra o estresse oxidativo é conhecida em muitos organismos, incluindo plantas (SZABADOS; SAVOURE, 2010; SORKHEH et al., 2012). No entanto, a sua real contribuição na remoção de ROS ainda é controversa, pois estudos evidenciam a reação eficiente da prolina na eliminação de  $\text{OH}^{\bullet}$  (SIGNORELLI et al., 2014) e  $^1\text{O}_2$  (ALIA et al., 2001); enquanto que outros estudos afirmam que a prolina não participa da remoção direta de  $\text{H}_2\text{O}_2$  (ZHANG et al., 2015).

**Figura 11:** Via simplificada da biossíntese de prolina. GSA: glutamato-semialdeído; P5C: pirrolina-5-carboxilato.

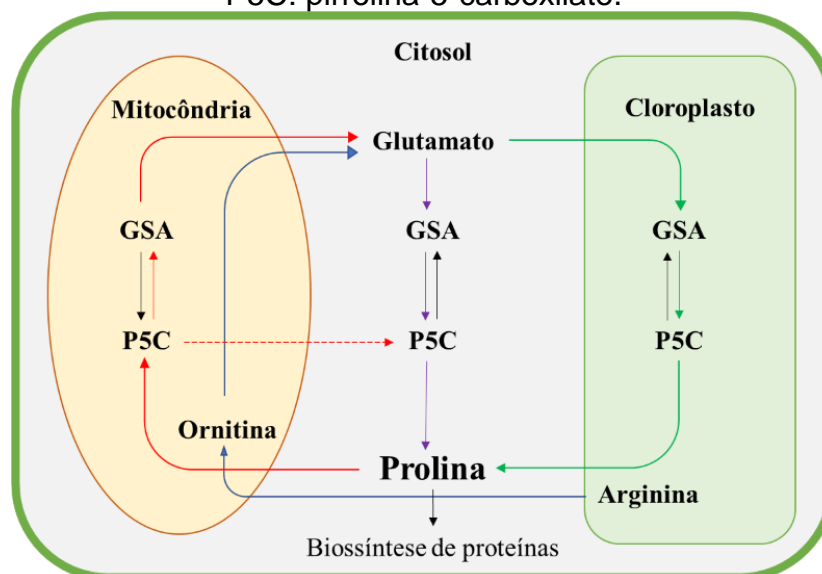


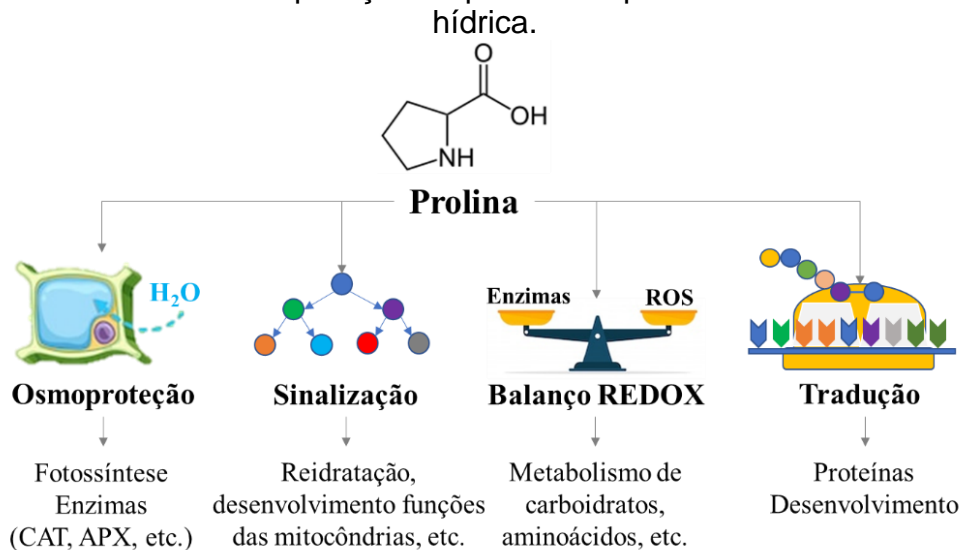
Imagem: Yuri L. Melo. Adaptado de: Szabados; Savoure (2010).

De maneira geral, a utilização da prolina como pré-tratamento de 12 h de embebição em sementes de feijão-caupi, em diferentes concentrações, apresentaram resultados promissores relacionados a indicadores de crescimento e desenvolvimento da espécie. As respostas positivas da espécie à embebição das sementes com prolina estão relacionadas ao aumento no número de vagens por planta, ao número de sementes por vagem, peso de 1000 sementes, no rendimento de grãos, biomassa da planta, índice de colheita e altura da planta (ARDABILI; SADEGHIPOUR; ASL, 2013). O mesmo estudo afirma que a pulverização foliar com prolina em dois estágios (com 6 folhas e floração) também incrementam os mesmos indicadores de produção do feijão-caupi mencionados anteriormente, tanto em condições de irrigação normal quanto de restrição hídrica, diminuindo os efeitos adversos da seca principalmente na fase reprodutiva.

Sob restrição hídrica, a aplicação exógena de prolina eleva seus níveis endógenos em plantas de feijão-caupi, o que pode antecipar etapas da sua via de síntese e favorecer a economia de energia, sendo possível ainda consumir o carbono extra oferecido por sua aplicação exógena para o crescimento e produção. O papel da prolina na mitigação dos efeitos da restrição hídrica envolvem principalmente o mecanismo de ajustamento osmótico, que regula os níveis de conteúdo relativo de água através da manutenção da integridade da membrana e contribui para um melhor uso eficiente da água, evitando a desidratação (Figura 12). Com o aporte hídrico adequado, por intermédio da sua aplicação, as plantas recuperam seu estado nutricional, favorecido pela absorção de nitrogênio, fósforo e

potássio, mesmo em condições de déficit hídrico (MERWAD, DESOKY; RADY, 2018).

**Figura 12:** Benefícios da aplicação de prolina em plantas submetidas à restrição hídrica.



**Imagem:** Yuri L. Melo (freepik.com). **Adaptado de:** Szabados; Savoure (2010).

É importante destacar que a contribuição da aplicação de prolina exerce efeito relevante na estabilização de membranas e proteínas do feijão-caupi, o que repercute em um bom funcionamento das cadeias transportadoras de elétrons em mitocôndrias e cloroplastos. Tal função reduz os níveis de ROS não somente pela estabilização das membranas, mas também por sua ação no aumento da atividade de enzimas antioxidantes como a catalase, peroxidases, superóxido dismutase; e nas enzimas do ciclo da glutatona ascorbato (AsA-GSH), representadas pela monohidro ascorbato redutase, diidro ascorbato redutase e ascorbato peroxidase (HOQUE et al., 2007; MERWAD, DESOKY; RADY, 2018).

## 7 GLICINA BETAÍNA

A glicina betaína (GB) é um dos aminoácidos mais comuns e amplamente utilizados em plantas que desempenham um papel osmorregulador na melhoria da tolerância da planta ao estresse (Figura 13). Por ser considerado um osmólito compatível, sua ação envolve diversos mecanismos de atuação, a exemplo da manutenção da osmorregulação celular, proteção e estabilização de proteínas e membranas celulares, remoção de espécies reativas de oxigênio, redução do dano celular e proteção de diferentes enzimas sob condições de estresse (SADEGHIPOUR, 2020).

Diferentes respostas podem ser atribuídas à aplicação de GB ao feijão-caupi submetido à restrição hídrica. Tanto no estresse moderado quanto no severo, a aplicação exógena de glicina betaína diminui a concentração de malondialdeído, da atividade das enzimas antioxidantes catalase, superóxido dismutase, guaiacol peroxidase e ascorbato peroxidase, que são indicadores do estresse oxidativo. Reduções nos parâmetros anteriormente mencionados sugerem um equilíbrio efetivo do GB sobre a síntese e remoção das espécies reativas de oxigênio (Figura 13). A ação da aplicação de GB ainda promove o aumento nos níveis de prolina, da própria glicina betaína e do ácido giberélico, contribuindo assim para incrementos



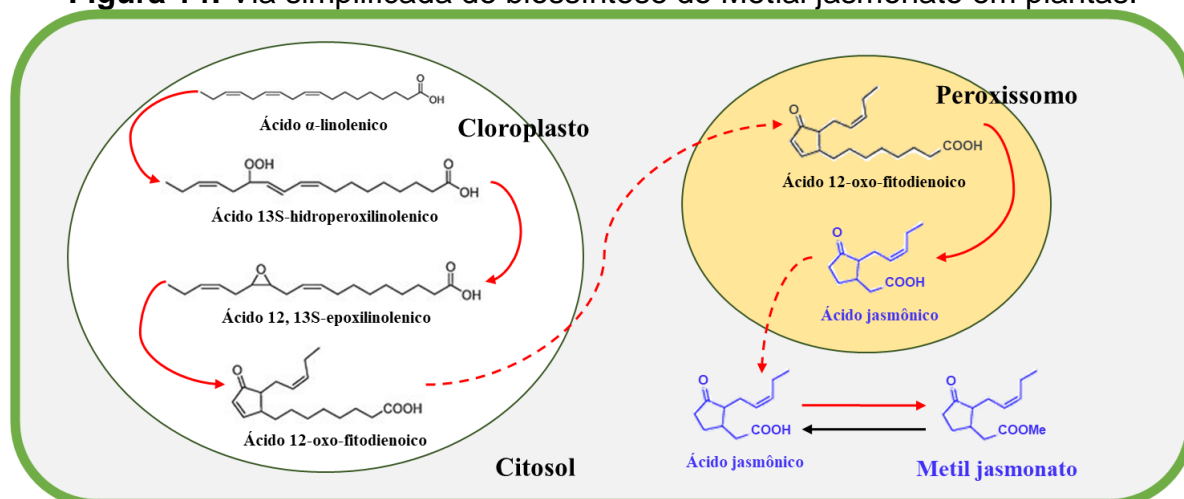


crescimento e o desenvolvimento, contudo, a melhoria das relações hídricas no feijão-caupi também pode ser rapidamente percebida após a aplicação de GB, inclusive através de incrementos na sua produtividade (MIRI et al., 2021b).

## 8 METIL JASMONATO

Os jasmonatos são derivados do ácido graxo, incluindo compostos básicos como o ácido jasmônico (JA), o conjugado de iso-leucina de jasmonato (JA-Ile) e o metil jasmonato (MeJA) (WASTERACK; STRNAD, 2018; WANG et al., 2020) (Figura 14). O metil jasmonato, por exemplo, é um hormônio vegetal de ocorrência natural que funciona como uma molécula sinalizadora que regula várias funções bioquímicas e fisiológicas e provoca vários efeitos na tolerância da planta aos estresses bióticos e abióticos (TAKAHASHI; HARA, 2014).

**Figura 14:** Via simplificada de biossíntese do Metil jasmonato em plantas.



**Imagem:** Yuri L. Melo. **Adaptado de:** Ali; Baek (2020).

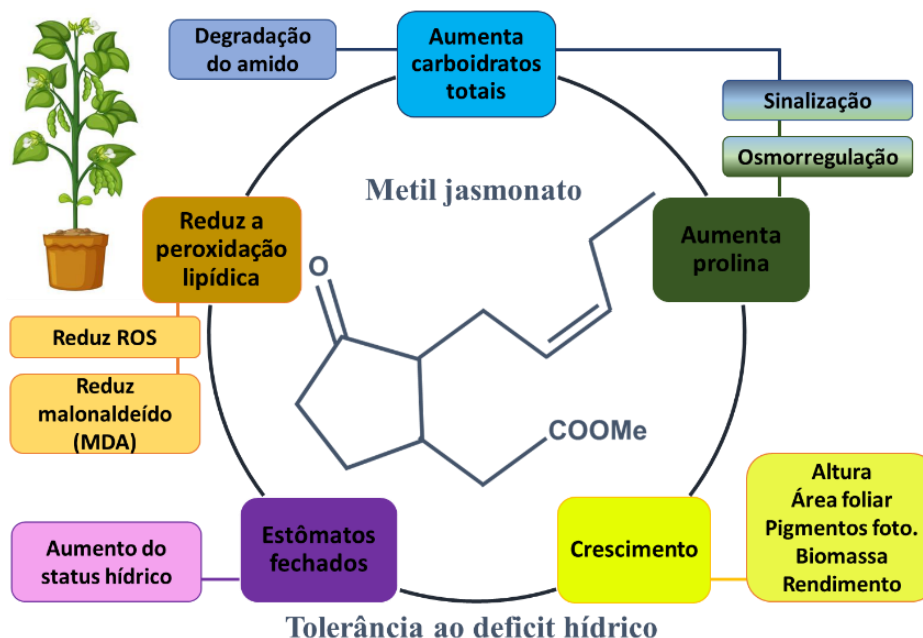
Há evidências de que o MeJA influencia o desenvolvimento de embriões, a germinação de sementes, o desenvolvimento de mudas, crescimento de raízes, formação de tubérculos, o gravitropismo, a formação de tricomas, movimento e senescência de folhas, amadurecimento de frutos, além de afetar o acúmulo de compostos fenólicos, em diferentes espécies (GUMEROVA et al. 2015; WASTERACK; STRNAD, 2018; YU et al., 2018).

Especificamente em condições de restrição hídrica, acionam a reprogramação da expressão gênica, permitindo que as células vegetais contornem os problemas gerados pela condição adversa (WOLUCKA; GOOSSENS, 2005). Um exemplo é a regulação da expressão dos genes da proteína CPRD46 pela ação do MeJA, aplicado de maneira exógena em feijão-caupi submetido a condições de seca. Esta proteína pode promover o acúmulo de jasmonato e, portanto, pode afetar as respostas fisiológicas das plantas ao estresse (IUCHI et al., 1996).

A ação do MeJA sobre plantas de feijão-caupi em condições de déficit hídrico reduz a peroxidação lipídica através da diminuição nas concentrações de malonaldeído (MDA), o que indiretamente sugere uma redução nos níveis de ROS intracelular (Figura 15). O referido hormônio vegetal também induz o aumento nos níveis de carboidratos solúveis totais, que podem advir da degradação do amido; e da prolina, moléculas que certamente atuam como osmorreguladores ou moléculas

de sinalização metabólica no processo de tolerância à seca da espécie (SADEGHIPOUR, 2018) (Figura 15).

**Figura 15:** Mecanismo de ação do Metil jasmonato após aplicação em feijão-caupi submetido ao déficit hídrico.



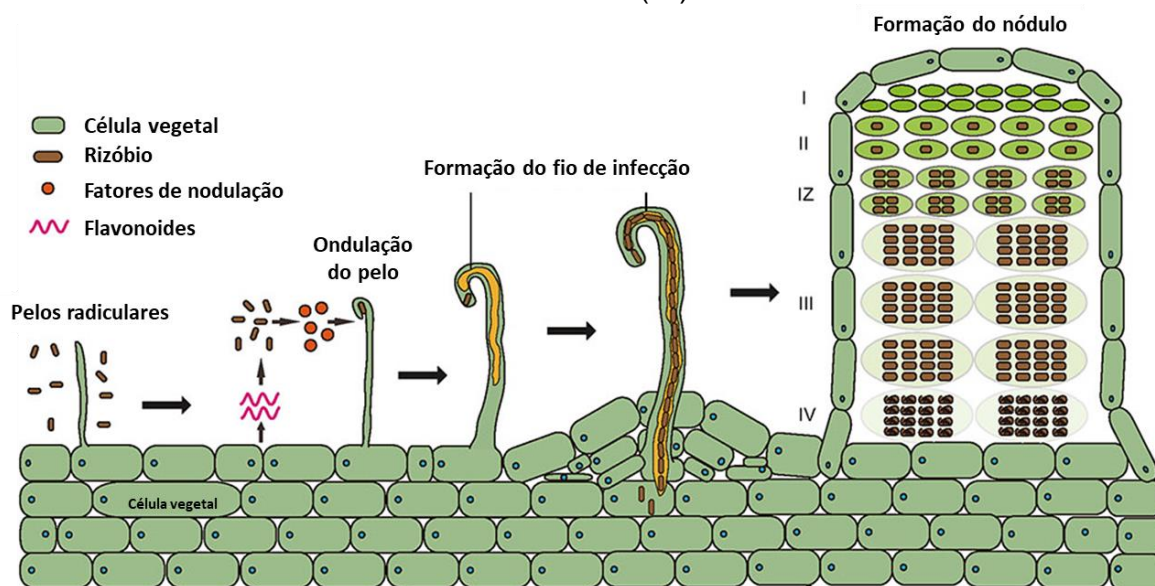
A manutenção do status hídrico de plantas de feijão-caupi ocorre sobretudo através do fechamento estomático, mecanismo auxiliado pela ação do MeJA em condições de restrição hídrica (Figura 15). Com a reidratação dos tecidos, processos vitais ao desenvolvimento e crescimento da espécie são mantidos, a exemplo da reposição de estruturas como os pigmentos fotossintéticos. Todos os mecanismos mencionados anteriormente são influenciados pela aplicação exógena de MeJA e resultam no aumento de características de crescimento como a altura da planta, área foliar, biomassa e rendimento de sementes em plantas de feijão-caupi em condições de seca (Figura 15). Destaca-se ainda que a aplicação foliar do eliciador durante a fase reprodutiva apresenta-se como a mais eficiente, pois aumenta sobretudo a biomassa e produção de sementes (SADEGHIPOUR, 2018).

## 9 RIZOBACTÉRIAS

As bactérias noduladoras da família Rhizobiaceae são comuns nos trópicos semiáridos de todo o mundo. As espécies de plantas da família Fabaceae (Leguminosae), a exemplo do feijão-caupi, formam uma relação simbiótica, definida como a formação de nódulos por bactérias em raízes e caules a depender da espécie, com bactérias fixadoras do nitrogênio atmosférico (bactérias indutoras de nódulos) também conhecidas como Rhizobium (PANDEY; VERMA; CHAKRABORTY, 2016) (Figura 16).

A fixação biológica de nitrogênio associada ao feijão-caupi é capaz de melhorar o crescimento das plantas e a produção de grãos, o que evita o aumento dos custos de produção associados à aplicação de fertilizantes nitrogenados, além de ser um sistema de cultivo sustentável, mesmo em condições de déficit hídrico (Figura 17).

**Figura 16:** Processo de infecção e desenvolvimento do nódulo. Um nódulo indeterminado maduro contém uma zona de meristema (I), uma zona de infecção (II), uma interzona (IZ), uma zona de fixação de nitrogênio (III) e uma zona senescente (IV).



Adaptado de: Wang; Liu; Zhu (2018).

As tendências recentes na produção agrícola sustentável buscam bioinoculantes aprimorados que possam melhorar a adaptação e a produção das lavouras e reduzir os insumos externos de compostos que prejudicam o meio ambiente, especialmente sob condições de estresse abiótico e biótico. Atualmente, é amplamente discutido que algumas cepas de rizobactérias, que promovem o crescimento de plantas (PGPR), estimulam o crescimento e a aptidão dos vegetais. Muitos PGPR estimulam o crescimento das plantas, seja melhorando sua nutrição, promovendo o ajuste osmótico, incrementando o metabolismo antioxidante ou através da modulação de fitormônios, liberando reguladores de crescimento das plantas (SOLANO et al., 2008; ROCHA et al., 2019). Este tipo de resistência é frequentemente referido como resistência sistêmica induzida mediada por rizobactérias (ISR), que começa nas raízes e se estende até as regiões apicais.

**Figura 17:** Sistema radicular (A) e nódulos indeterminados maduros (B) em plantas de feijão-caupi [*Vigna unguiculata* (L.) Walp.].

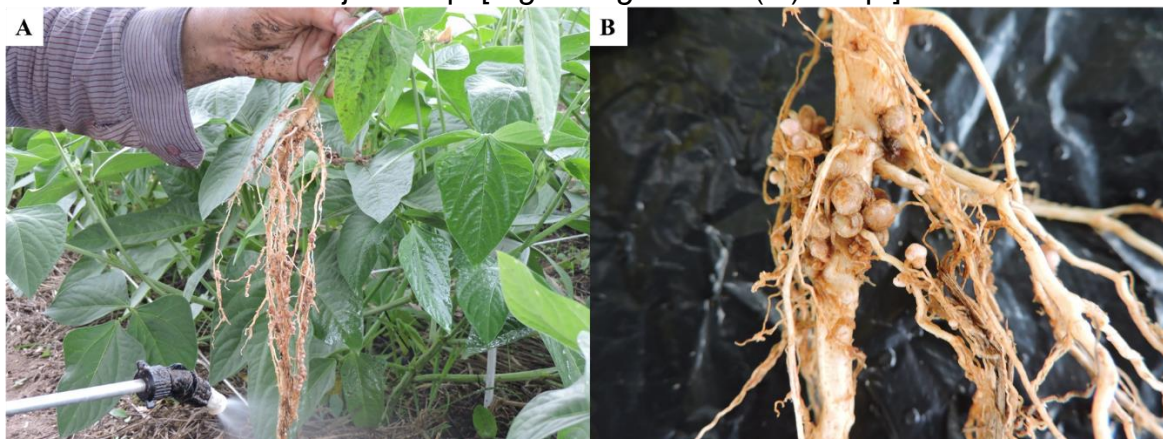


Imagem: EcoLab (2020).

Estudos que verificam a eficiente relação simbiótica entre feijão-caupi e rizóbio na mitigação dos efeitos da seca não são recentes (ZABLOTOWICZ; FOCHT, 1981). A inoculação com rizóbio favorece a manutenção do status hídrico de diferentes cultivares de feijão-caupi, isso porque o suprimento de N, facilitado pelo rizóbio, pode promover melhorias na homeostase hídrica, o que contribui para a consequente produção de matéria seca e manutenção do crescimento da cultura (BARBOSA et al., 2013; ANDRADE et al., 2021). Plantas de feijão-caupi inoculadas com rizobactéria proporcionam incrementos na concentração de clorofila a + b em folhas, o que sugere maior potencial fotossintético da espécie em condições de restrição hídrica (OLIVEIRA et al., 2017).

A associação simbiótica do feijão-caupi às Rizobactérias também pode ser considerada uma importante ferramenta que garante a manutenção do metabolismo antioxidante, pois preserva baixos níveis de ROS e aumenta a atividade de enzimas como SOD, CAT e APX, melhorando a fotossíntese e o desenvolvimento da espécie sob restrição hídrica. A contribuição da inoculação de Rizobactérias não se limita apenas a regulação do sistema redox. Há evidências de que a interação planta + rizóbio mitiguem os efeitos da restrição hídrica por sua participação no metabolismo osmorregulador, pois o maior aporte nutricional favorece a síntese de osmólitos compatíveis, como o nitrato e a prolina, que regulam o potencial hídrico e promovem melhorias no turgor celular (BARBOSA et al., 2013; ANDRADE et al., 2021).

Todas as modificações fisiológicas e bioquímicas mediadas direta ou indiretamente pela interação simbiótica entre o feijão-caupi e as Rizobactérias em condições de restrição hídrica favorecem indicadores de produção e produtividade da espécie. São exemplos o incremento no rendimento de sementes, peso seco da parte aérea e radicular, no número de sementes, peso de 1000 sementes, no conteúdo e no rendimento de proteína bruta, além de aumentar o número e o peso de nódulos formados após a inoculação (OLIVEIRA et al., 2017; PEREIRA et al., 2020). Neste sentido, o uso de bioinoculantes é uma estratégia biológica que mitiga os efeitos das rápidas mudanças climáticas e reduz as necessidades hídricas das plantas. A identificação de isolados que contribuam para a produção de biofertilizantes que incrementem o desenvolvimento do feijão-caupi pode se tornar uma estratégia barata e eficaz na produção sustentável de feijão-caupi em agroecossistemas (NYAGA; NJERU, 2020).

## **10 CONSIDERAÇÕES FINAIS**

Com os efeitos das mudanças climáticas acontecendo de maneira precoce e cada vez mais intensos, os episódios de seca e escassez hídrica tornam-se mais frequentes e avançam em áreas com características de clima árido e semiárido, como o nordeste brasileiro. A restrição hídrica afeta sobremaneira a cultura do feijão-caupi, importante commodity que contribui não apenas para o aporte nutricional, mas também como fonte de renda para a população dessa região. Assim, novas estratégias são necessárias para superar este grande desafio nos sistemas de produção agrícola, como o desenvolvimento de novos sistemas de cultivo e o uso de variedades de culturas subvalorizadas.

É fato que diversas variedades e cultivares de feijão-caupi apresentam diferentes níveis de tolerância às condições de seca, expressando diferentes mecanismos de respostas em combate às condições adversas do estresse abiótico. A grande variabilidade de genótipos do feijão-caupi fornece um excelente recurso de germoplasma para a identificação de novos genes candidatos envolvidos nas

respostas à tolerância ao estresse hídrico e também para uso em futuros programas de melhoramento genético. No entanto, o processo de melhoramento genético é dispendioso e demanda tempo, sendo necessária a busca por alternativas a curto prazo, de maneira segura e que apresentem resultados promissores para a sua rápida e fácil utilização no cultivo do feijão-caupi.

Neste sentido, a utilização de eliciadores, sejam eles bióticos ou abióticos, mostra-se como uma eficiente estratégia para mitigar os efeitos da restrição hídrica em feijão-caupi por simular a atuação de compostos naturais e desenvolver respostas mais rápidas no metabolismo vegetal. Os desafios para o futuro envolvem a produção de mais estudos que devem ser realizados para o aprimoramento de protocolos de aplicação dos eliciadores quanto ao estágio de crescimento, dose e relação sinérgica ou antagônica com outros fitormônios, no intuito de identificar os reais mecanismos de tolerância à restrição hídrica. Apesar do seu caráter promissor, a aplicação dos eliciadores em larga escala, em experimentos de campo, é uma importante etapa a ser desenvolvida em diferentes localidades para atestar a efetividade desses agentes.

## REFERÊNCIAS

- AFSHARI, M.; SHEKARI, F.; AZIMKHANI, R.; HABIBI, H.; FOTOKIAN, M. H. Effects of foliar application of salicylic acid on growth and physiological attributes of cowpea under water stress conditions. **Iran Agricultural Research**, v. 32, n. 1, p. 55-70, 2013.
- AL-SHAMMARI, M. Z. F.; AL-JBOORY, W. S. H. Effect of amino acid proline on some growth characteristics of cowpea which exposed to drought stress. **In Journal of Physics: Conference Series**, v. 1879, n. 2, p. 022024, 2021.
- ALI, B. Salicylic acid: An efficient elicitor of secondary metabolite production in plants. **Biocatalysis and Agricultural Biotechnology**, v. 31, n. 101884, p. 1-41, 2020.
- ALI, M.; BAEK, K. H. Jasmonic acid signaling pathway in response to abiotic stresses in plants. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 21, n. 621, p. 1-19, 2020.
- ANDRADE, W. L. DE; MELO, A. S. DE; MELO, Y. L.; SÁ, F. V. DA S.; ROCHA, M. M.; OLIVEIRA, A. P. DA S.; FERNANDES-JÚNIOR, P. I. *Bradyrhizobium* inoculation plus foliar application of salicylic acid mitigates water deficit effects on cowpea. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 40, p. 656-667, 2021.
- ARAÚJO, E. D. DE; MELO, A. S. DE; ROCHA, M. DO S.; CARNEIRO, R. F.; ROCHA, M. DE M. Germination and initial growth of cowpea cultivars under osmotic stress and salicylic acid. **Revista Caatinga**, v. 31, p. 80-89, 2018.
- ARDABILI, A. A.; SADEGHIPOUR, O.; ASL, A. R. The effect of proline application on drought tolerance of cowpea (*Vigna unguiculata* L.). **Advances in Environmental Biology**, v. 7, n. 14, p. 4689-4696, 2013.
- BARBOSA, M. A. M.; SILVA LOBATO, A. K. DA; TAN, D. K. Y.; VIANA, G. D. M.; COELHO, K. N. N.; BARBOSA, J. R. S.; MORAES, M. DE C. H. DOS S.; COSTA, R.

C. L. DA; SANTOS FILHO, B. G. DOS; OLIVEIRA NETO, C. F. DE. '*Bradyrhizobium*' improves nitrogen assimilation, osmotic adjustment and growth in contrasting cowpea cultivars under drought. **Australian Journal of Crop Science**, v. 7, n. 13, p. 1983-1989, 2013.

BARROS, A. H. C.; VAREJAO-SILVA, M. A.; TABOSA, J. N. **Aptidão climática do Estado de Alagoas para culturas agrícolas**. Relatório Técnico. Convênios SEAGRI-AL/Embrapa Solos n.10200.04/0126-6 e10200.09/0134-5. Embrapa Solos, Recife. p. 86, 2012.

BASARAN, U.; AYAN, I.; ACAR, Z.; MUT, H.; ASCI, O. O. Seed yield and agronomic parameters of cowpea (*Vigna unguiculata* L.) genotypes grown in the Black Sea region of Turkey. **African Journal of Biotechnology**, v. 10, n. 62, p. 13461-13464, 2011.

BASTOS, E. A.; NASCIMENTO, S. P. D.; SILVA, E. M. D.; FREIRE FILHO, F. R.; GOMIDE, R. L. Identification of cowpea genotypes for drought tolerance. **Revista Ciência Agrônômica**, v. 42, p. 100-107, 2011.

BIJU, S.; FUENTES, S.; GUPTA, D. Silicon improves seed germination and alleviates drought stress in lentil crops by regulating osmolytes, hydrolytic enzymes and antioxidant defense system. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 119, p. 250-264, 2017.

BOUKAR, O.; BELKO, N.; CHAMARTHI, S.; TOGOLA, A.; BATIENO, J.; OWUSU, E.; HARUNA, M.; DIALLO, S.; UMAR, M. L.; OLUFAJO, O.; FATOKUN, C. Cowpea (*Vigna unguiculata*): Genetics, genomics and breeding. **Plant Breeding**, v. 138, n. 4, p. 415-424, 2019.

CARVALHO, M.; CASTRO, I.; MOUTINHO-PEREIRA, J.; CORREIA, C.; EGEE-CORTINES, M.; MATOS, M.; ROSA, E.; CARNIDE, V.; LINO-NETO, T. Evaluating stress responses in cowpea under drought stress. **Journal of Plant Physiology**, v. 241, p. e153001, 2019.

CHEN, T. H.; MURATA, N. Glycinebetaine: an effective protectant against abiotic stress in plants. **Trends in plant science**, v. 13, n. 9, p. 499-505, 2018.

CONAB - **Companhia Nacional de Abastecimento. Acompanhamento da Safra Brasileira: Décimo segundo levantamento de grãos. Safra 2018/2019**. Brasília: Conab, v. 6, 2019. 126p.

CONAB - **Companhia Nacional de Abastecimento. 2021. Acompanhamento da safra brasileira: grãos**. CONAB 5th evaluation, Brasília-DF. p. 1-94.

DEL BUONO, D. Can biostimulants be used to mitigate the effect of anthropogenic climate change on agriculture? It is time to respond. **Science of the Total Environment**, v. 751, p. 1-12, 2020.

DIDONET A. D.; VITORIA, T. B. Common bean response to heat stress in different phenological stages. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 36, p. 199-204, 2006.

DUTRA, W. F.; MELO, A. S. DE; SUASSUNA, J. F.; DUTRA, A. F.; SILVA, D. C. DA; MAIA, J. M. Antioxidative responses of cowpea cultivars to water deficit and salicylic acid treatment. **Agronomy Journal**, v. 109, p. 895-905, 2017.

DUTTA, P. Seed Priming: New Vistas and Contemporary Perspectives. **Advances in Seed Priming, Springer: Singapore**, p. 3–22, 2018.

ESTEIN, E.; BLOOM, A. J. **Mineral nutrition of plants: principles and perspectives**. 2.ed. Massachussets: Sinauer, 2005. 380 p.

FAO. **Organização das Nações Unidas para a Alimentação e a Agricultura, 2017**. Disponível em: <http://www.fao.org/news/archive/news-by-date/2017/pt/>. Acesso em: 9 fev. 2020.

FAO. **Organização das Nações Unidas para a Alimentação e a Agricultura, 2020**. Disponível em: <http://www.fao.org/brasil/noticias/detail-events/pt/c/1297922/>. Acesso em: 18 ago. 2021.

FAOSTAT, 2020. **FAOSTAT: food and agriculture data**. Available at: <http://www.fao.org/faostat/en/#home>, Acesso em: 4 mar. 2021.

FREIRE-FILHO, F. R.; RIBEIRO, V. Q.; ROCHA, M. M.; SILVA, K. J. D.; NOGUEIRA, M. S. R.; RODRIGUES, E. V. **Feijão-caupi no Brasil: Produção, melhoramento genético, avanços e desafios**. Embrapa Meio-Norte, Terezina. p. 84, 2011.

FURLAN, A. L.; BIANUCCI, E.; GIORDANO, W.; CASTRO, S.; BECKER, D. F. Proline metabolic dynamics and implications in drought tolerance of peanut plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 151, p. 566-578, 2020.

GOMES, A. M.; RODRIGUES, A. P.; ANTÔNIO, C.; RODRIGUES, A. M.; LEITÃO, A. E.; BATISTA-SANTOS, P.; NHANTUMBOB, N.; MASSINGAB, R.; RIBEIRO-BARROSA, A. I.; RAMALHO, J. C. Drought response of cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) landraces at leaf physiological and metabolite profile levels. **Environmental and Experimental Botany**, v. 175, p. 1040-1060, 2020.

GOUFO, P.; MOUTINHO-PEREIRA, J. M.; JORGE, T.F.; CORREIA, C.M.; OLIVEIRA, M.R.; ROSA, E.A.S.; ANTÔNIO, C.; TRINDADE, H. Cowpea (*Vigna unguiculata* L. Walp.) Metabolomics: osmoprotection as a physiological strategy for drought stress resistance and improved yield. **Front in Plant Science**, v. 8, n. 586, 2017.

GUAN, X.; MA, J.; HUANG, J.; HUANG, R.; ZHANG, L.; MA, Z. Impact of oceans on climate change in drylands. **Science China Earth Sciences**, v. 62, 2019.

GUMEROVA, E.A.; AKULOV, A. N.; RUMYANTSEVA, N. I. Effect of methyl jasmonate on growth characteristics and accumulation of phenolic compounds in suspension culture of tartary buckwheat. **Russian Journal of Plant Physiology: a Comprehensive Russian Journal on Modern Phytophysiology**, v. 62, n. 2, p. 195–203, 2015.



HAMID, N.; NAZ, B.; REHMAN, A. Effect of Exogenous Application of Silicon with Drought Stress on Protein and Carbohydrate Contents of Edible Beans (*Vigna radiate* & *Vigna unguiculata*). **Pakistan Journal of Chemistry**, v. 2, n. 2, p. 99-105, 2012.

HASANUZZAMAN, M.; NAHAR, K.; ANEE, T. I.; KHAN, M. I. R.; FUJITA, M. Silicon mediated regulation of antioxidant defense and glyoxalase systems confers drought stress tolerance in *Brassica napus* L. **South African Journal of Botany**, v. 115, p. 50–57, 2018.

HOQUE, M. A.; BANU, M. N. A.; OKUMA, E.; AMAKO, K.; NAKAMURA, Y.; SHIMOISHI, Y.; MURATA, Y. Exogenous proline and glycine betaine increase NaCl-induced ascorbate–glutathione cycle enzyme activities, and proline improves salt tolerance more than glycine betaine in tobacco Bright Yellow-2 suspension-cultured cells. **Journal of plant physiology**, v. 164, n. 11, p. 1457-1468, 2007.

HUANG, R. D. Research progress on plant tolerance to soil salinity and alkalinity in sorghum. **Journal of Integrative Agriculture**, v. 17, n. 4, p. 739-746. 2018.

IPCC, et al. J.S.P.R. Shukla, E. Calvo Buendia, V. Masson-Delmotte, H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, P. Zhai, R. Slade, S. Connors, R. van Diemen, M. Ferrat (Eds.), **Climate Change and Land: an IPCC Special Report on Climate Change, Desertification, Land Degradation, Sustainable Land Management, Food Security, and Greenhouse Gas Fluxes in Terrestrial Ecosystems**, 2019, 1300p.

IPCC. **Central and South America. In: Climate change 2014: impacts, adaptation, and vulnerability. Part B: regional aspects. Contribution of working group II to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change** [BARROS, V. R.; FIELD, C. B.; DOKKEN, D. J.; MASTRANDREA, M. D.; MACH, K. J.; BILIR, T. E.; CHATTERJEE, M.; EBI, K. L.; ESTRADA, Y. O.; GENOVA, R. C.; GIRMA, B.; KISSEL, E. S.; LEVY, A. N.; MACCRACKEN, S.; MASTRANDREA, P. R.; WHITE, L. L. (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, p. 1499–1566, 2014a.

IPCC. **Summary for policymakers in climate change (2014) mitigation of climate change. Contribution of working group III to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change**, eds. O. Edenhofer, R. Pichs-Madruga, Y. Sokona, E. Farahani, S. Kadner, K. Seyboth, et al. (Cambridge, UK, and New York, NY, USA: Cambridge University Press), p. 1–30, 2014b.

IUCHI, S.; YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K.; URAO, T.; SHINOZAKI, K. Characterization of two cDNAs for novel drought-inducible genes in the highly drought-tolerant cowpea. **Journal of Plant Research**, v. 109, n. 4, p. 415-424, 1996.

KASHYAP, A. S.; PANDEY, V. K.; MANZAR, N.; KANNOJIA, P.; SINGH, U. B.; SHARMA, P. K. Role of plant growth-promoting rhizobacteria for improving crop productivity in sustainable agriculture. In: **Plant-microbe interactions in agro-ecological perspectives**. Springer, Singapore, p. 673-693, 2017.

KHADOURI, H. K.; KANDHAN, K.; SALEM, M. A. Effects of glycine betaine on plant growth and performance of *Medicago sativa* and *Vigna unguiculata* under water deficit conditions. **Journal of Phytology**, v. 12, p. 1-8, 2020.

KOBLITZ, M. G. B. **Matérias-primas alimentícias: composição e controle de qualidade**. (In Portuguese.) GUANABARA KOOGAN, Rio de Janeiro. p. 301, 2011. KUMARI, N.; VARGHESE, B. A.; KHAN, M. A.; JANGRA, S.; KUMAR, A. Abiotic elicitation: a tool for producing bioactive compounds. **Plant Arch**, v. 20, p. 2683-2689, 2020.

KUREPIN, L. V.; IVANOV, A. G.; ZAMAN, M.; PHARIS, R. P.; HURRY, V.; HÜNER, N. P. A. Interaction of Glycine Betaine and Plant Hormones: Protection of the Photosynthetic Apparatus During Abiotic Stress. **Photosynthesis: Structures, Mechanisms, and Applications**, p. 185–202, 2017.

LEFEVERE, H.; BAUTERS, L.; GHEYSEN, G. Salicylic acid biosynthesis in plants. **Frontiers in plant science**, v. 11, n. 338, p. 1-7, 2020.

LUTTS, S.; BENINCASA, P.; WOJTYLA, L.; KUBALA, S.; PACE, R.; LECHOWSKA, K.; QUINET, M.; GARNCZARSKA, M. Seed priming: new comprehensive approaches for an old empirical technique. **New challenges in seed biology-basic and translational research driving seed technology**, p. 1-46, 2016.

MARENGO, J. A.; TORRES, R. R.; ALVES, L. M. Drought in Northeast Brazil - past, present, and future. **Theoretical and Applied Climatology**, v. 129, p. 1189-1200, 2017.

MARENGO, J. A.; CUNHA, A. P. M. A.; NOBRE, C. A.; RIBEIRO NETO, G. G.; MAGALHAES, A. R.; TORRES, R. R.; SAMPAIO, G.; ALEXANDRE, F.; ALVES, L. M.; CUARTAS, L. A.; DEUSDARÁ, K. R. L. Assessing drought in the drylands of northeast Brazil under regional warming exceeding 4 °C. **Natural Hazards**, v. 103, p. 2589–2611, 2020.

MARTHANDAN, V.; GEETHA, R.; KUMUTHA, K.; RENGANATHAN, V. G.; KARTHIKEYAN, A.; RAMALINGAM, J. Seed priming: a feasible strategy to enhance drought tolerance in crop plants. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 21, n. 21, p. 8258, 2020.

MARTINS, E. S. P. R.; VASCONCELOS JÚNIOR, F. DAS C. O clima da Região Nordeste entre 2009 e 2017: Monitoramento e previsão. **Parcerias Estratégicas**, v. 22, p. 63-79, 2017.

MELO, A. S. DE; MELO, Y. L.; DE LACERDA, C. F.; VIÉGAS, P. R.; FERRAZ, R. L. D. S.; GHEYI, H. R. Water restriction in cowpea plants [*Vigna unguiculata* (L.) Walp.]: Metabolic changes and tolerance induction. **Brazilian Journal of Agricultural and Environmental Engineering**, v. 26, n. 3, p. 190-197, 2022.

MERWAD, A. R. M.; DESOKY, E. S. M.; RADY, M. M. Response of water deficit-stressed *Vigna unguiculata* performances to silicon, proline or methionine foliar application. **Scientia Horticulturae**, v. 228, p. 132-144, 2018.

MIRI, M.; GHOOSHCHI, F.; MOGHADDAM, H. T.; LARIJANI, H.; KASRAIE, P. Evaluation of the effects of glycine betaine and gibberellic acid on antioxidant and biochemical traits of cowpea under drought stress conditions. **Journal of Plant Process and Function**, v. 10, n. 42. P. 313-334, 2021a.

MIRI, M.; GHOOSHCHI, F.; TOHIDI-MOGHADAM, H. R.; LARIJANI, H. R.; KASRAIE, P. Ameliorative effects of foliar spray of glycine betaine and gibberellic acid on cowpea (*Vigna unguiculata* L. Walp.) yield affected by drought stress. **Arabian Journal of Geosciences**, v. 14, n. 10, p. 1-9, 2021b.

MIRZAMOHAMMADI, H. K.; MODARRES-SANAVY, S. A. M.; SEFIDKON, F.; MOKHTASSI-BIDGOLI, A.; MIRJALILI, M. H. Irrigation and fertilizer treatments affecting rosmarinic acid accumulation, total phenolic content, antioxidant potential and correlation between them in peppermint (*Mentha piperita* L.). **Irrigation Science**, p. 1-13, 2021.

MOHANTY, A. P.; MATYSIK, J. Effect of proline on the production of singlet oxygen. **Amino Acids**, v. 21, n. 2, p. 195–200, 2001.

MOREIRA, P. X.; BARBOSA, M. M.; GALLÃO, M. I.; LIMA, A. C.; AZEREDO, H. M. C.; BRITO, E. S. Estrutura e composição química do feijão-caupi (*Vigna unguiculata* (L.) Walp). Feijão-caupi. Embrapa Agroindústria Tropical, Fortaleza, p. 11-23, 2008. NADEEM, M.; LI, J.; YAHYA, M.; SHER, A.; MA, C.; WANG, X.; QIU, L. Research progress and perspective on drought stress in legumes: a review. **International Journal of Molecular Science**, v. 20, p. 2541, 2019.

NASSEF, D. M. Impact of irrigation water deficit and foliar application with salicylic acid on the productivity of two cowpea cultivars. **Egyptian Journal of Horticulture**, v. 44, n. 1, p. 75-90, 2017.

NAWAZ, J.; HUSSAIN, M.; JABBAR, A.; NADEEM, G. A.; SAJID, M.; SUBTAIN, M. U.; SHABBIR, I. Seed priming a technique. **International Journal of Agriculture and Crop Sciences**, v. 6, n. 20, p. 1373, 2013.

NYAGA, J. W.; NJERU, E. M. Potential of native rhizobia to improve cowpea growth and production in semi-arid regions of Kenya. **Frontiers in Agronomy**, v. 2, n. 606293, 2020.

OLIVEIRA, R. S.; CARVALHO, P.; MARQUES, G.; FERREIRA, L.; PEREIRA, S.; NUNES, M.; ROCHA, I.; MA, Y.; CARVALHO, M. F.; VOSÁTKA, M.; FREITAS, H. Improved grain yield of cowpea (*Vigna unguiculata*) under water deficit after inoculation with *Bradyrhizobium elkanii* and *Rhizophagus irregularis*. **Crop and Pasture Science**, v. 68, n. 11, p. 1052-1059, 2017.

PANDEY, S.; VERMA, A.; CHAKRABORTY, D. Potential use of rhizobacteria as biofertilizer and its role in increasing tolerance to drought stress. **Recent Trends in Biofertilizers**, p. 115-140, 2016.

- PANG, Z.; TAYYAB, M.; ISLAM, W.; TARIN, M. W. K.; SARFA-RAZ, R.; NAVEED, H.; ZAMAN, S.; ZHANG, B.; YUAN, Z.; ZHANG, H. Silicon mediated improvement in tolerance of economically important crops under drought stress. **Applied Ecology and Environmental Research**, v. 17, n. 3, p. 6151-6170, 2019.
- PAPARELLA, S.; ARAUJO, S.S.; ROSSI, G.; WIJAYA, S.M.; CARBONERA, D.; BALESTRAZZI, A. Seed priming: State of the art and new perspectives. **Plant Cell Reports**, v. 34, p. 1281–1293, 2015.
- PARVEEN, A.; LIU, W.; HUSSAIN, S.; ASGHAR, J.; PERVEEN, S.; XIONG, Y. Silicon priming regulates morpho-physiological growth and oxidative metabolism in maize under drought stress. **Plants**, v. 8, n. 10, p. 431, 2019.
- PEREIRA, S.; SINGH, R. S.; OLIVEIRA, L.; FERREIRA, E.; ROSA, E.; MARQUES, G. Co-inoculation with rhizobia and mycorrhizal fungi increases yield and crude protein content of cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) under drought stress. **Landbauforschung Journal of Sustainable and Organic Agricultural Systems**, v. 70, p. 56-65, 2020.
- PRAXEDES, S. S. C.; DA SILVA SÁ, F. V.; NETO, M. F.; LOIOLA, A. T.; REGES, L. B. L.; JALES, G. D.; DE MELO, A. S. Tolerance of seedlings traditional varieties of cowpea (*Vigna unguiculata*) to salt stress. **Semina: Ciências Agrárias**, v. 41(5sup1), p. 1963-1974, 2020.
- RADMAN, R.; SACZ, T.; BUCKE, C.; KESHVARTZ, T. Elicitation of plants and microbial cell systems. **Biotechnology and Applied Biochemistry**, v. 37: p. 91-102, 2003.
- RAKSHIT, A.; SUNITA, K.; PAL, S.; SINGH, A.; SINGH, H. B. Bio-priming mediated nutrient use efficiency of crop species. In **Nutrient Use Efficiency: From Basics to Advances**; Springer: New Delhi, India, p. 181–191, 2015.
- ROCHA, I.; MA, Y.; VOSÁTKA, M.; FREITAS, H.; OLIVEIRA, R. S. Growth and nutrition of cowpea (*Vigna unguiculata*) under water deficit as influenced by microbial inoculation via seed coating. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 205, n. 5, p. 447-459, 2019.
- SADEGHIPOUR, O. Drought tolerance of cowpea enhanced by exogenous application of methyl jasmonate. **International Journal of Modern Agriculture**, v. 7, n. 4, p. 51-57, 2018.
- SADEGHIPOUR, O. Cadmium toxicity alleviates by seed priming with proline or glycine betaine in cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.). **Egyptian Journal of Agronomy**, v. 42, n. 2, p. 163-170, 2020.
- SADIQ, Y.; ZAID, A.; KHAN, M. M. A. Adaptive physiological responses of plants under abiotic stresses: role of phytohormones. In: **Plant Ecophysiology and Adaptation under Climate Change: Mechanisms and Perspectives I**. Springer, Singapore, p. 797–824, 2020.

SÁK, M.; DOKUPILOVÁ, I.; KAŇUKOVÁ, Š.; MRKVOVÁ, M.; MIHÁLIK, D.; HAUPTVOGEL, P.; KRAIC, J. Biotic and Abiotic Elicitors of Stilbenes Production in *Vitis vinifera* L. Cell Culture. **Plants**, v. 10, n. 3, p. 490, 2021.

SIGNORELLI, S.; COITINO, E. L.; BORSANI, O.; MONZA, J. Molecular mechanisms for the reaction between OH radicals and proline: insights on the role as reactive oxygen species scavenger in plant stress. **The Journal of Physical Chemistry B**, v. 118, p. 37–347, 2014.

SINGH, A.; DAHIRU, R.; MUSA, M.; HALIRU, B. S. Effects of osmo-priming duration on germination, emergence and early growth of cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) in the Sudan savanna Nigeria. **International Journal of Agronomy**, v. 4, n. 841238, 2014.

SINGH, H.; JASSAL, R. K.; KANG, J. S.; SANDHU, S. S.; KANG, H.; GREWAL, K. Seed priming techniques in field crops - A review. **Agricultural Reviews**, v. 36, p. 251–264, 2015.

SILVA, D. C. DA; MELO, A. S. DE; MELO, Y. L.; ANDRADE, W. L. DE; LIMA, L. M. DE; SANTOS, A. R. Silicon foliar application attenuates the effects of water suppression on cowpea cultivars. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 43, p. 1-10, 2019.

SOLANO, B. R.; BARRIUSO MAICAS, J.; PEREYRA DE LA IGLESIA, M. T.; DOMENECH, J.; GUTIÉRREZ MAÑERO, F. J. Systemic disease protection elicited by plant growth promoting rhizobacteria strains: relationship between metabolic responses, systemic disease protection, and biotic elicitors. **Phytopathology**, p. 98, n. 4, p. 451-457, 2008.

SORKHEH, K.; SHIRAN, B.; KHODAMBASHI, M.; ROUHI, V.; MOSAVEI, S.; SOFO, A. Exogenous proline alleviates the effects of H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>-induced oxidative stress in wild almond species. **Russian Journal of Plant Physiology**, v. 59, p. 788–798, 2012.

SWAPNIL, P.; SINGH, M.; SINGH, S.; SHARMA, N. K.; RAI, A. K. Recombinant glycinebetaine improves metabolic activities, ionic balance and salt tolerance in diazotrophic freshwater cyanobacteria. **Algal Research**, v. 11, p. 194-203, 2015.

SZABADOS, L.; SAVOURE, A. Proline: a multifunctional amino acid. **Trends Plant Science**, v. 15, p. 89–897, 2010.

TAKAHASHI, I.; HARA, M. Enhancement of starch accumulation in plants by exogenously applied methyl jasmonate. **Plant biotechnology reports**, v. 8, n. 2, 143-149, 2014.

TAYYAB, M.; ISLAM, W.; ZHANG, H. Communications in Soil Science and Plant Analysis Promising role of silicon to enhance drought resistance in wheat. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, p. 1-11, 2018.

TRIPATHI, D.; RAIKHY, G.; KUMAR, D. Chemical elicitors of systemic acquired resistance - Salicylic acid and its functional analogs. **Current Plant Biology**, v. 17, p. 48–59, 2019.

- UMEBESE, C. E.; BANKOLE, A. E. Impact of salicylic acid on antioxidants, biomass and osmotic adjustments in *Vigna unguiculata* L. Walp. during water deficit stress. **African Journal of Biotechnology**, v. 12, n. 33, 2013.
- VALENZUELA-SOTO, E. M.; FIGUEROA-SOTO, C. G. Biosynthesis and degradation of glycine betaine and its potential to control plant growth and development. In: **Osmoprotectant-mediated abiotic stress tolerance in plants**. Springer, Cham, p. 123-140, 2019.
- VICENTE, O.; AL HASSAN, M.; BOSCAIU, M. Contribution of osmolyte accumulation to abiotic stress tolerance in wild plants adapted to different stressful environments. In **Osmolytes and plants acclimation to changing environment: emerging omics technologies**. Springer, New Delhi, p. 13-25, 2016.
- WANG, J.; SONG, L.; GONG, X.; XU, J.; LI, M. Functions of jasmonic acid in plant regulation and response to abiotic stress. **International journal of molecular sciences**, v. 21, n. 4, p. 1446, 2020.
- WANG, Q.; LIU, J.; ZHU, H. Genetic and molecular mechanisms underlying symbiotic specificity in legume-rhizobium interactions. **Frontiers in Plant Science**, v. 9, p. 313, 2018.
- WASTERNAK, C.; STRNAD, M. Jasmonates: News on occurrence, biosynthesis, metabolism and action of an ancient group of signaling compounds. **International journal of molecular sciences**, v. 19, n. 9, p. 2539, 2018.
- WOLUCKA, B. A.; GOOSSENS, A. D. Methyl jasmonate stimulates the de novo biosynthesis of vitamin C in plant cell suspensions. **Journal of Experimental Botany**, v. 56, p. 2527–2538, 2005.
- YU, X.; ZHANG, W.; ZHANG, Y.; ZHANG, X.; LANG, D.; ZHANG, X. The roles of methyl jasmonate to stress in plants. **Functional Plant Biology**, v. 46, n. 3, p. 197-212, 2018.
- ZABLOTOWICZ, R. M.; FOCHT, D. D. Physiological characteristics of cowpea rhizobia: evaluation of symbiotic efficiency in *Vigna unguiculata*. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 41, n. 3, p. 679-685. 1981.
- ZAID, A.; ASGHER, M.; WANI, I. A.; WANI, S. H. Role of triacontanol in overcoming environmental stresses. **Protective Chemical Agents in the Amelioration of Plant Abiotic Stress: Biochemical and Molecular Perspectives**, p. 491–509, 2020.
- ZHANG, L.; ALFANO, J. R.; BECKER, D. F. Proline metabolism increases katG expression and oxidative stress resistance in *Escherichia coli*. **Journal of Bacteriology**, v. 197, p. 431–440, 2015.

## AGRADECIMENTOS

À Universidade Estadual da Paraíba (UEPB) pela oportunidade de cursar a licenciatura em Ciências Biológicas e contribuir com a minha formação profissional. Adicionalmente aos seus professores, estudantes e funcionários pelos momentos compartilhados, conselhos, conhecimentos e apoio concedidos.

Em especial ao meu orientador, o professor Dr. Alberto Soares de Melo, profissional que tanto admiro. Me sinto honrado por nossa amizade. Sou grato pela cumplicidade, incentivo e paciência durante nossa jornada. Nossas discussões foram além das atividades acadêmicas e aprender um pouco mais sobre a vida sempre enriquecerá minha trajetória. Obrigado pelas oportunidades concedidas e por sempre acreditar no meu potencial. Tenho certeza de que nossa parceria apenas se fortalece a cada etapa concluída.

À Profa. Dra. Érica Caldas Silva de Oliveira e ao Prof. Dr. Rener Luciano de Souza Ferraz por aceitarem o convite de participação como membros da banca de avaliação do presente trabalho e contribuírem com a minha formação profissional.

Aos integrantes do Laboratório de Ecofisiologia de Plantas Cultivadas da UEPB (ECOLAB). Nunca os esquecerei. Excelentes momentos foram compartilhados. A união e coesão da equipe sempre será a maior virtude desse ambiente de estudo e pesquisa.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo auxílio financeiro aos projetos de pesquisa do ECOLAB.

À Coordenação do Curso de Ciências Biológicas da UEPB, sempre prestativos e eficientes no atendimento às solicitações e questionamentos proferidos.

Ao meu amado filho Gael, que me inspira a sempre ser e oferecer o melhor de mim. Somente através de você pude compreender a dimensão do que é o verdadeiro amor. À minha esposa Camila Catarina, pelo amor, paciência e apoio em todos os momentos. Seu otimismo sempre me traz conforto e coragem. Agradeço por estar comigo em mais uma etapa conquistada. Te amo!

Aos meus pais, José Luiz e Lúcia Cristina, a quem devo simplesmente tudo. Obrigado pelo amor e apoio incondicional, educação e formação moral. Tudo o que for feito nesta vida em prol de orgulhá-los não será suficiente para retribuir a benção de ser seu filho. Aos meus irmãos Yugo e Yani, pelo companheirismo, carinho, amizade e auxílio em todas as etapas da minha vida. Amo vocês! À minha cunhada Ariana e cunhado Arquimedes pela amizade.

Aos meus avós maternos, Vandete e Laelson, pelo amor, carinho e atenção, tudo por vocês. Aos meus avós paternos, Fernandina (*in memoriam*) e Ildefonso, pelo exemplo de força e humildade; Cesarina (*in memoriam*) e Vicente (*in memoriam*), pelo exemplo de bondade. Tios e primos que fazem parte da minha jornada. Ao meu sogro Gilson e sogra Margareth, pelo respeito, afeto e sempre ter acreditado nos nossos sonhos.

À Deus, porque nada seria possível se não fosse da Sua vontade. Obrigado Senhor por tudo o que tens me proporcionado, por sempre ter iluminado meus caminhos, pelas benções diárias, por ter colocado pessoas tão especiais na minha vida, por termos passado com saúde pela Pandemia.