

Marcos Marchesi da Silva

Mudanças no perfil metabólico de *Guzmania monostachia* (Bromeliaceae)
resultantes do estresse hídrico e cultivo em nitrato como fonte única de
nitrogênio

Changes in the metabolic profile of *Guzmania monostachia* (Bromeliaceae)
resulting from drought stress and cultivation in nitrate as the sole nitrogen
source

São Paulo

2021

Marcos Marchesi da Silva

Mudanças no perfil metabólico de *Guzmania monostachia* (Bromeliaceae)
resultantes do estresse hídrico e cultivo em nitrato como fonte única de
nitrogênio

Changes in the metabolic profile of *Guzmania monostachia* (Bromeliaceae)
resulting from drought stress and cultivation in nitrate as the only nitrogen
source

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências
da Universidade de São Paulo para a obtenção de
Título de Mestre em Ciências, na Área de Botânica.

Orientadora: Profa. Dra. Helenice Mercier

Coorientadora: Dra. Ana Zangirolame Gonçalves

São Paulo

2021

Ficha Catalográfica

Marchesi da Silva, Marcos

Mudanças no perfil metabólico de *Guzmania monostachia* (Bromeliaceae) resultantes do estresse hídrico e cultivo em nitrato como fonte única de nitrogênio / Marcos Marchesi da Silva ; orientadora Helenice Mercier ; coorientadora Ana Zangirolame Gonçalves -- São Paulo, 2021.

83 p.

Dissertação (Mestrado) -- Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Programa de Pós-Graduação em Botânica.

1. bromélia epífita. 2. estresse hídrico. 3. fotossíntese CAM. I. Mercier, Helenice, orient. II. Zangirolame Gonçalves, Ana, coorient. III. Título.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Profa. Dra. Helenice Mercier

Orientadora

Dedicatória

Dedico à minha amada mãe que me ensinou com amor que a educação constrói pontes para transformação do ser!

Epígrafe

AO MESTRE, A FLOR

Adubar a terra
com números e letras
asas e poemas.
Para colher lírios,
cravos e alfazemas.
Agricultor,
o bom mestre sabe,
que espinhos e pétalas
fazem parte da primavera.
Porque ensinar
é regar a semente
sem afogar a flor.

Sérgio Vaz

Livro "Colecionador de pedras"

Agradecimentos

Meus sinceros agradecimentos!

À minha amada mãe Margarete M. e ao meu amado pai Francisco B. pelo amor, atenção, carinho, força, incentivo e por sempre me apoiarem nos meus sonhos.

Às minhas amadas irmãs Ahfia D. e Dra. Aline M. pela parceria, amor, apoio e por sempre me darem todo o suporte para o meu crescimento.

À minha amada companheira Maíra A. por todo apoio, amor e por ser meu porto seguro.

À querida Profa. Dra. Helenice Mercier pela oportunidade, confiança, aprendizado, paciência e apoio.

À querida amiga e coorientadora Dra. Ana Z. por me mostrar o caminho das pedras e também por me inspirar a ser sempre, uma pessoa e pesquisador melhor a cada dia.

Aos Professores Dr. Gilberto Barbante, Dr. Luciano Freschi e Dra. Magdalena Rossi pelo apoio, confiança, amizade e também por sempre compartilharem seus conhecimentos.

Às técnicas Aline e Ana Maria pelos aprendizados, risos, amizade, apoio e disponibilidade em me ajudar.

Aos queridos amigos da Pós Ana Z., Scarlet M., Aline P., Patricia R., Renata D., Aline L., Renata F., Valéria F., Antônio C., Paulo M., Filipe P., Rafael Z., Renata F., Patrícia L., Letícia L. e Larissa S. por todos momentos bons compartilhados.

A todos meus professores que compartilharam seus conhecimentos e sabedorias durante todos esses anos, me guiando até aqui.

Ao Laboratório de Ecofisiologia do Núcleo de Fisiologia e Bioquímica do Instituto de Botânica por disponibilizar a utilização de seus equipamentos.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior pela bolsa concedida.

Sem cada um de vocês, nada disso seria possível!

Índice

Resumo.....	1
Abstract.....	3
Introdução.....	5
Conclusões.....	18
Referências Bibliográficas.....	19

Resumo

Durante o desenvolvimento das bromélias epífitas, em seu ambiente natural, elas podem ser expostas a vários estresses ambientais. Entre os tipos de estresses abióticos, o hídrico é um dos mais severos, podendo afetar principalmente as epífitas que normalmente não estão em contato direto com o solo. Ao longo da evolução, surgiram e foram selecionados mecanismos morfo-fisiológicos específicos que permitiram a essas plantas adaptarem-se e sobreviverem a eventos de escassez hídrica intermitentes. A bromélia *Guzmania monostachia* (L.) Rusby ex Mez. é uma planta epífita com tanque que possui facultatividade em relação à sua fotossíntese, podendo variar de C₃ para CAM dependendo das condições ambientais. Além disso, suas folhas apresentam regiões com funcionalidades bem distintas: a porção apical tem funções mais relacionadas à fotossíntese enquanto a porção basal absorve nutrientes. Em estudos anteriores, foi averiguado que a fonte de N pode afetar a indução do CAM quando as plantas estão submetidas à escassez hídrica. Observou-se que a forma amoniacal aumentou a expressão do CAM, enquanto a nítrica reduziu. Em decorrência desse intrigante resultado de inibição do CAM pela nutrição com nitrato, surgiram novos questionamentos para a realização do presente estudo: qual seria o modo de ação do nitrato combinado à escassez hídrica sobre a fotossíntese CAM? Estaria a absorção de nitrato influenciando a absorção de outros nutrientes (p.ex., potássio) quando a planta está sujeita à limitação hídrica, fazendo com que houvesse mudanças no perfil metabólico e *status* hídrico das folhas? Foi descrito para algumas espécies que a absorção de nitrato pode estar associada com a de potássio, auxiliando o equilíbrio de cargas dentro da célula, também regulando a expressão de genes transportadores de K⁺. Logo, hipotetizamos no presente estudo que *G. monostachia* que recebessem maiores concentrações de NO₃⁻ no tanque teriam incrementos significativos de potássio endógeno. A absorção conjunta desses nutrientes permitiria o ajuste osmótico das plantas, acarretando a redução do potencial hídrico e favorecendo a absorção de água a partir do tanque ou sua manutenção no interior das células foliares. Assim, como consequência de um melhor *status* hídrico, mesmo após a aplicação de sete dias de escassez de água, haveria um atraso ou até mesmo inibição da passagem do metabolismo C₃ para o CAM. Nesse contexto, o presente trabalho teve como objetivos (1) caracterizar as mudanças no perfil metabólico e no *status* hídrico das folhas, comparando-se as porções apical e basal de plantas de *G. monostachia* que foram cultivadas na presença de nitrato previamente à aplicação do estresse hídrico; e (2) compreender o efeito do nitrato sobre a modulação do CAM nos ápices foliares. Para tanto, as plantas foram cultivadas em câmara de crescimento com

condições ambientais controladas sendo apenas regadas diariamente com água destilada nos tanques durante o período de aclimação (30 dias). Após isso, as plantas receberam nitrato compreendendo dois tratamentos (0,05 ou 2,5mM de N total na forma de nitrato). Ao final de 30 dias, as bromélias foram submetidas à restrição hídrica durante sete dias, esvaziando-se seus tanques. Os resultados demonstraram que houve mudanças significativas no perfil metabólico das plantas cultivadas com 2,5mM de N total na forma de nitrato sob estresse hídrico, resultando em bases foliares com maior conteúdo relativo de água e maior acúmulo dos nutrientes K^+ e Ca^{2+} . Por outro lado, os ápices sob essa mesma condição apresentaram diminuição do seu potencial osmótico, menor conteúdo relativo de água e maior acúmulo de NH_4^+ . O estresse hídrico induziu também aumento significativo na concentração de malato e houve uma forte tendência de acúmulo noturno de ácidos orgânicos, principalmente nos ápices das folhas cultivadas na maior concentração de N, sugerindo que as folhas mudaram sua fotossíntese de C_3 para CAM. A maior concentração oferecida de nitrato em restrição hídrica proporcionou um menor transporte de água da base foliar para o ápice, possivelmente pela maior lignificação e/ou suberização das paredes celulares (via apoplástica), diminuindo assim o potencial osmótico do ápice foliar. Ao mesmo tempo, a deficiência hídrica pode ter ativado o canal de membrana responsivo à seca (OSCA1), responsável pelo aumento da absorção de Ca^{2+} na base foliar. Uma maior quantidade de Ca^{2+} citossólico pode ter levado a uma regulação positiva do complexo protéico CBL/CIPK, aumentando assim a absorção de outros nutrientes, como o K^+ , por meio da indução de transportadores de alta afinidade desse nutriente (HAK5). O K^+ , por sua vez, pode ter funcionado como um osmólito, ajudando na retenção da água nos tecidos basais foliares. Assim, observamos nesta pesquisa que o *status* hídrico e o perfil metabólico de *G. monostachia* podem ser modulados pela absorção do nitrato, interferindo na passagem da fotossíntese C_3 para CAM sob efeito da deficiência hídrica.

Abstract

During the development of epiphytic bromeliads, they can be exposed to numerous environmental stresses. Among the abiotic stresses, water is one of the most severe, affecting mainly epiphytes because they are not in direct contact with the soil. Throughout evolution, specific morphophysiological mechanisms that allowed these plants to adapt and survive to intermittent water scarcity events emerged and were selected. The bromeliad *Guzmania monostachia*, for example, is an epiphytic plant with a tank that has facultative photosynthesis which can vary from C₃ to CAM depending on the environmental conditions. Its leaves have regions with very different functions: while the apical portion is related to photosynthesis, the basal portion absorbs nutrients. In previous studies, it was found that the source of N can affect the induction of CAM when plants were under water scarcity. It was observed that the ammonium increased CAM expression, while nitrate reduced it. As a result of this intriguing CAM inhibition by nitrate, new questions arose for the conduction of this study: what would be the action of nitrate combined with water scarcity on CAM photosynthesis? Is nitrate uptake influencing the uptake of other nutrients (e.g., potassium) when the plant is water-limited, causing changes in the metabolic profile and water status of the leaves? It has been described for some species that nitrate uptake may be associated with potassium uptake, helping charge balance within the cell, also regulating the expression of K⁺ transporter genes. Therefore, we hypothesized in the present study that *G. monostachia* that received higher concentrations of NO₃⁻ would have significant increases in endogenous potassium. The joint absorption of these nutrients would allow the osmotic adjustment of the plants, reducing the water potential and favoring the absorption of water from the tank or its maintenance inside the leaf cells. As a consequence of better water status, there would be a delay or even inhibition of the CAM even after the application of seven days of water scarcity. In this context, the present work aimed to (1) characterize the changes in the metabolic profile and water status of *G. monostachia* leaves, comparing the apical and basal portions that were cultivated in the presence of nitrate before the application of water stress; and (2) evaluate the effect of nitrate on CAM modulation in leaf apices. For that, the plants were cultivated in a growth chamber with controlled environmental conditions, being only watered daily with distilled water during the acclimation period (30 days). After that, the plants received two treatments of nitrate (0.05 or 2.5mM of total N). At the end of 30 days, the bromeliads were subjected to water restriction for seven days. The results showed that there were significant

changes in the metabolic profile of plants grown with 2.5 mM of total N in the form of nitrate under water stress, resulting in leaf bases with higher relative water content and higher accumulation of K^+ and Ca^{2+} . On the other hand, the apex under this same condition presented decreased osmotic potential, lower relative water content, and greater accumulation of NH_4^+ . Water stress also induced a significant increase in malate concentration and there was a strong tendency for nocturnal accumulation of organic acids, especially in the apical leaf portion cultivated in the highest concentration of N, suggesting that the leaves changed their photosynthesis from C_3 to CAM. The higher concentration of nitrate offered previously to water restriction provided less water translocation from the leaf base to the apex, possibly due to greater lignification and/or suberization of cell walls (apoplastic pathway), decreasing the osmotic potential of the leaf apex. At the same time, water deficit may have activated the drought-responsive membrane channel (OSCA1), responsible for the increased absorption of Ca^{2+} at the leaf base. A greater amount of cytosolic Ca^{2+} may have led to an up-regulation of the CBL/CIPK protein complex, increasing the absorption of other nutrients, such as K^+ through the induction of high-affinity transporters of this nutrient (HAK5). In turn, K^+ may have acted as an osmolyte, helping to retain water in the leaf's basal tissues. Thus, we observed in this research that the water status and metabolic profile of *G. monostachia* can be modulated by the absorption of nitrate, interfering in the modulation of C_3 to CAM photosynthesis under water deficit.

Introdução

Ao longo da vida e do desenvolvimento das plantas, elas podem ser expostas a vários estresses ambientais em condições naturais e agrícolas. Entre os tipos de estresses abióticos, o hídrico é um dos mais severos e que afetam a produtividade das plantas. Isso acontece, pois a água é a principal constituinte da planta, constituindo cerca de 80-95% da biomassa total das mesmas e desempenhando um papel vital em vários processos fisiológicos, como crescimento, desenvolvimento e metabolismo (Abbasi & Abbasi, 2010; Brodersen et al. 2019).

Com as mudanças climáticas que vem ocorrendo por atividades antrópicas não ecológicas, como o desmatamento e o aumento da liberação de CO₂ para atmosfera, está havendo um rápido incremento das temperaturas médias globais da superfície, trazendo efeitos danosos aos padrões de precipitação, os quais apresentam períodos de estresse hídrico mais recorrentes e, portanto, ocasionando uma menor disponibilidade de água para as plantas (Gray & Brady, 2016; Bulgari et al. 2019; Fatima et al. 2020).

As plantas são organismos sésseis que precisam lidar com vários e complexos tipos de interações envolvendo fatores ambientais. No curso da evolução, elas desenvolveram mecanismos específicos que lhes permitem adaptar-se e sobreviver a eventos estressantes. A exposição de plantas aos estresses biótico e abiótico induz uma interrupção no crescimento vegetal, implicando em custos fisiológicos (Swarbrick et al. 2006; Bolton, 2009; Massad & Dyer, 2012).

Para sobreviver aos estresses é importante que assim que a planta perceba as variações ambientais, comece a responder de maneira rápida e eficiente. Após o reconhecimento do estresse, os mecanismos de defesa basal constitutivos das plantas levam à ativação de cascatas de sinalização complexas de defesa que variam de um estresse para outro (Chinnusamy et al. 2004; Andreasson & Ellis, 2009; Abou et al. 2009). Com isso, uma série de respostas acontecem, como ativação de canais iônicos específicos e cascatas de cinase (Fraire et al. 2011), produção de espécies reativas de oxigênio (ROS) (Laloi et al. 2004), acumulação e realocação de nutrientes (Upadhyaya et al. 2011; Pottosin et al. 2014) causando uma reprogramação do maquinário genético que resulta em reações de defesa adequadas que

podem aumentar a tolerância das plantas, a fim de minimizar os danos biológicos causados pelo estresse (Fujita et al. 2006).

Os estresses abióticos mais citados são os provocados por deficiência hídrica e nutricional, podendo ser deflagrados por condições ambientais que provocam a redução do crescimento e a biomassa abaixo dos níveis ideais para a espécie (Cramer, 2010). As respostas das plantas aos estresses dependem do tecido ou órgão afetados, pois as respostas transcricionais ao estresse podem ser específicas do tecido ou da célula e podem ser bastante diferentes dependendo do estresse envolvido (Dinneny et al. 2008). Além disso, o nível e a duração do estresse podem ter um efeito significativo na complexidade dos eventos desencadeados (Tattersall et al. 2007; Pinheiro & Chaves, 2011).

As respostas das plantas aos estresses abióticos podem envolver interações e sinais com muitas vias moleculares (Takahashi et al 2004). É recorrente que em muitos estresses abióticos resultem em maior produção das espécies reativas de oxigênio (ROS da sigla em inglês), que podem modificar a atividade enzimática e regulação de genes (Mittler et al. 2011). As espécies reativas de oxigênio podem desempenhar distintos papéis na célula vegetal, atuando como sinalizadores em concentrações equilibradas, mas em altas concentrações, atuam como agente oxidante (Foyer, 2020). As ROS podem ser geradas de diversas formas nas células vegetais, como durante o processo respiratório nas mitocôndrias ou durante a fotossíntese nos cloroplastos (Sies et al. 2017).

Algumas das ROS geradas pelas células vegetais são H_2O_2 (peróxido de hidrogênio), HO_2^- (hidroperoxila), OH^* (hidroxila), $ROOH$ (hidroperóxidos) e radicais superóxido (O_2^-) (Foyer, 2018). As ROS podem ser consideradas formas altamente reativas de oxigênio que têm pelo menos um elétron desemparelhado em seu arranjo, podendo interagir com vários constituintes celulares, como lipídios, proteínas, DNA, RNA e oxidá-los. Para que haja uma regulação e equilíbrio das espécies reativas de oxigênio dentro das plantas, há mecanismos eficientes para diminuição dos mesmos que envolvem enzimas antioxidantes (Pandy et al. 2016 ; Silva et al. 2020), como superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase (APx), glutatona peroxidase (GPx), glutatona S-transferase (GST), catalase (CAT) e metabólitos não enzimáticos, como ácido ascórbico (ASH), glutatona (GSH), alfa-tocoferol, carotenóides, flavonóides e também o aminoácido prolina (Mittler et al. 2011; Chen & Dickman, 2004; Gill & Tuteja, 2010).

Outro mecanismo importante de tolerância ao estresse hídrico ou osmótico é a síntese e o acúmulo de osmoprotetores, que podem ser definidos como moléculas pequenas, não tóxicas em concentração molar, que podem proteger as membranas e proteínas do efeito desnaturante induzido por estresses abióticos, como o hídrico (Munns, 2002). Os osmoprotetores podem ajudar a superar os estresses osmótico ou hídrico, pelo evento denominado ajuste osmótico que pode reduzir o potencial de soluto, aumentando as concentrações dos osmólitos e, assim, melhorando a retenção e a captação de água (Fang & Xiong, 2015; Blum, 2017). Um dos osmólitos que podem ser sintetizados e acumulados sob déficit hídrico em plantas é o aminoácido prolina, sendo um dos aminoácidos mais importantes para as plantas (Bouchareb, 2008).

Acredita-se que acumulação de prolina pode desempenhar função importante na adaptação das plantas ao ambiente seco. Segundo Rhodes et al. (1999) e Ashraf & Harris (2004), este aminoácido pode ser considerado um composto compatível, ou seja, não danifica as estruturas celulares em altas concentrações, e diminui o potencial osmótico celular. Além disso, pode ser uma das formas de armazenar carbono e nitrogênio nas plantas (Hare & Cress 1997).

Foi demonstrado que células e tecidos vegetais com elevada concentração de prolina, sob estresses osmótico e hídrico, têm degradações significativamente diminuídas das membranas plasmáticas e menor desnaturação das proteínas da membrana (Taey et al. 2010). Foi proposto por Smirnoff & Cumbes (1989) que a prolina pode ser um eliminador de ROS, funcionando como agente tamponante citosólico de pH e também como um estabilizador do estado redox celular. Logo, a acumulação de prolina pode influenciar positivamente na melhor adaptação das plantas às respostas aos estresses (Maggio et al. 2002).

Os estresses hídrico, nutricional ou osmótico também podem desencadear aumento da suberização e lignificação das paredes celulares, sendo uma das estratégias mais comuns e eficientes para diminuir a difusão de água em condições adversas (Lux et al. 2004; Kotula et al. 2009; Krishnamurthy et al. 2009, 2011; Ranathunge et al. 2011; Kreszies et al. 2019).

A suberina é um biopoliéster complexo que pode formar barreiras na via apoplástica, podendo ser depositada na camada interna da parede celular da endoderme ou também na exoderme. (Nawrath et al. 2013). As suberinas das paredes podem ter dois tipos de

domínios, os polialifáticos e poliaromáticos (Bernards, 2002; Kolattukudy et al. 1975). A suberina alifática é a principal barreira no transporte de água devido à sua característica hidrofóbica (Hose et al. 2001; Zimmermann et al. 2000), enquanto a suberina aromática representa a principal barreira para solutos e entrada de patógenos (Enstone et al. 2002 ; Lulai et al. 1998). Já a lignina, é um biopolímero aromático complexo (Lupoi et al. 2015), que constitui grande parte das estrias de Caspary, juntamente com a suberina (Zeier & Schreiber, 1998).

Uma vez que as plantas podem responder aos estresses com aumento da lignificação e/ou suberização das paredes e banda de Caspary formando barreiras no transporte apoplástico, a água, deve continuar seu caminho pelo transporte simplástico de célula para célula, por aquaporinas e/ou plasmodesmos (Roberts & Oparka, 2003; Ranathunge et al. 2004; Tyerman et al, 2017).

As aquaporinas são proteínas localizadas em diversas células e tecidos das plantas e podem desempenhar papéis importantes no melhor uso da água (Maurel et al. 2015). Segundo a revisão de Gaspar (2011), a identificação funcional da primeira aquaporina de plantas ocorreu em 1993, tendo grande aumento atualmente das quantidades de informações sobre a estrutura, localização e a função dos diferentes membros desta família multigênica de proteínas de membrana. Devido à semelhança dos genes que codificam para aquaporinas e às suas diversas presenças nos órgãos e tecidos vegetais, essas proteínas têm sido consideradas essenciais na manutenção de funções fisiológicas, como movimento de água e soluto, carga e descarga de floema, controle da abertura estomática, manutenção da condutância hidráulica de raízes, caule e folhas (Gaspar, 2011; Ayadi et al., 2019).

Segundo Jaykumar & Avinash (2021), as aquaporinas podem ser classificadas de acordo com suas características estruturais e sua localização em cinco grupos: proteínas intrínsecas da membrana plasmática (PIPs), proteínas intrínsecas do tonoplasto (TIPs), proteínas intrínsecas do tipo nodulina (NIPs), pequenas proteínas intrínsecas (SIPs) e proteínas X intrínsecas (XIPs) (Maurel et al. 2008). Há vários fatores como estresses abióticos, nutrição nitrogenada, hormônios vegetais e luz que ajustam e controlam as atividades biológicas e nível de expressão, transcrição, pós-transcrição, tradução e pós-tradução das aquaporinas (Kaldenhoff & Fischer, 2006; Li et al. 2016).

Recentemente Li et al. (2016) e Tyerman et al. (2017), evidenciaram que a condutividade hidráulica de raízes pode ser regulada por aquaporinas ligadas à membrana plasmática, sob diferentes tratamentos de NO_3^- usando plantas de *Arabidopsis*. Esses pesquisadores observaram que tanto a transcrição dos genes *PIP1;1*, *PIP1;2*, *PIP2;1* e *PIP2;3* aumentaram, quanto a abundância de proteínas PIP1 e PIP2 incrementaram, melhorando assim o fluxo simplástico de água. Em consonância, Darren et al. (2020) acrescentaram que a forma, concentração de N, espécie vegetal e exposição ao estresse hídrico podem mudar a condução de água nas plantas por meio das aquaporinas. Dessa forma, tem sido relacionado que a presença e função das aquaporinas e sua plasticidade podem melhorar a condutividade hidráulica, permitindo que a água seja transportada através das membranas celulares, seguindo gradientes de pressão osmótica e hidrostática (Wang et al. 2019).

Outro mecanismo que pode ser utilizado pelas plantas em situação de escassez hídrica no ambiente é a modificação na concentração de certos nutrientes (Waraich et al. 2011). Foi demonstrado que os macronutrientes podem mitigar os impactos negativos do estresse hídrico em diferentes culturas, incluindo milho (Kaya et al. 2006; Aslam et al. 2013; Usmani et al. 2020), arroz (Chen et al. 2011), sorgo (Hattori et al. 2005; Asgharipour e Heidari 2011), soja (Dimkpa et al. 2017) e trigo (Karim et al. 2012; Shabbir et al. 2016; Shah et al. 2017; Alzahrani et al. 2018; Maghsoudi et al. 2019).

Segundo Façanha et al. (2019), classicamente os nutrientes têm sido classificados de acordo com a quantidade exigida pelas plantas, sendo que os necessários em maiores concentrações são nomeados de macronutrientes, como o nitrogênio (N), fósforo (P), potássio (K^+), cálcio (Ca^{2+}), magnésio (Mg^+), enxofre (S). Já os micronutrientes, que tem grande importância fisiológica, mas são requeridos em menores quantidades são o boro (B), cloro (Cl), cobre (Cu), ferro (Fe), manganês (Mn), zinco (Zn), molibdênio (Mo) e níquel (Ni) que podem estar em maior ou menor quantidade nos ecossistemas e são suscetíveis a intempéries como a seca (Lambers e Oliveira, 2019; Terrer et al. 2020; Isbell et al. 2019).

A baixa precipitação diminui a disponibilidade de nutrientes no solo (Delgado-Baquerizo *et al.* 2013), mas ao mesmo tempo, pode provocar respostas adaptativas das plantas fazendo com que elas aumentem a absorção de N, K^+ e Ca^{2+} e melhorem com isso sua resistência à seca (Tripler *et al.* 2006 ; Sardans *et al.* 2012; Sardans & Penuelas, 2015).

Dentre os macronutrientes, o nitrogênio é fundamental para o ciclo e manutenção da vida (Oosterhuis et al. 2014). Este nutriente compõe uma vasta gama de metabólitos e compostos estruturais, incluindo proteínas, ácidos nucleicos, clorofila, co-enzimas, fitohormônios e metabólitos secundários, sendo disponíveis no ambiente sob diferentes formas, como amônio (NH_4^+), nitrato (NO_3^-), aminoácidos, dentre outros (Cordeiro, 2004; Evans & Wildes 1971; Leigh & Wyn, 1984; Britto & Kronzucker 2008; Marschner, 2011).

A absorção de N através da membrana plasmática pode ocorrer por dois tipos de carregadores (Siddiqi et al. 1990; Lea, 1993; Von et al. 1997). Os transportadores de baixa afinidade (Low Affinity Transport System - LATS) que absorvem N quando sua concentração externa é alta e são caracterizados como constitutivos, e os carregadores de alta afinidade (High Affinity Transport System - HATS), os quais absorvem menores concentrações de N externos (Aslam et al. 1992; Lea, 1993; Von et al. 1997). Para o nitrato, sob concentrações externas inferiores de $100\text{-}200\ \mu\text{M}^{-1}$, o transporte pela membrana ocorre via carregadores de alta afinidade (HATS). Acima dessas concentrações, a absorção de nitrato ocorre pelos carregadores de baixa afinidade (Von et al. 1997).

O N pode também ajudar na tolerância à seca, melhorando a eficiência do fotossistema II (PSII), diminuindo o grau de fotoinibição e auxiliando na eficiência fotossintética (F_v/F_m) (Zhou et al. 2012). Em mudas de algodão estressadas pela seca, a resistência ao estresse hídrico é influenciada pela concentração de nitrogênio e tem uma forte associação com as atividades de enzimas antioxidantes, aumentando a atividade das mesmas e resultando na redução da peroxidação lipídica (Zhou et al. 2012). Segundo Saneoka et al. (2004), o estresse hídrico aumenta a concentração o malondialdeído (MDA) nas folhas, das quais ao serem suplementadas com nitrogênio reduziram este composto (Saneoka et al. 2004).

Outro macronutriente essencial para o desenvolvimento das plantas em escassez hídrica é o potássio (Cakmak, 2005). O potássio desempenha funções vitais na manutenção do status hídrico da planta, movimento estomático, atividade enzimática, osmorregulação e estabilidade da membrana (Farooq et al. 2009; Marschner, 2011; Ahmad et al. 2014; Jatav et al. 2014; Cherel et al. 2014). É um nutriente com alta mobilidade em transporte de longa distância, através do xilema e floema (Marschner, 1995), sendo o mais abundante cátion no citoplasma e desempenhando importante função na diminuição do potencial osmótico celular (Shabala & Pottosin, 2014).

O potássio pode ser absorvido de duas maneiras. A primeira é realizada por um transportador de baixa afinidade e a outra possibilidade por um transportador de alta afinidade, sendo ambos localizados na membrana plasmática (Epstein; Rains; Elzam, 1963; Vale; Jackson; Volk, 1987; Santa; Danna; Czibener, 2000; Bañuelos *et al.* 2002; Martinez & Cordero; Matinez; Rubio, 2005).

O sistema de absorção de alta afinidade opera principalmente em baixas concentrações externas (<1 mM) de K^+ , contra um gradiente eletroquímico, e pode ocorrer tanto pelos transportadores simporte de K^+/H^+ da família (KT/HAK/KUP) e transportadores simporte de K^+/Na^+ da família *HKT1*. (Vale; Jackson; Volk, 1987; Hirsch *et al.* 1998; Spalding *et al.* 1999; Santa; Danna; Czibener, 2000; Véry & Sentenac, 2003; Martinez & Cordero; Matinez; Rubio, 2005). Já o sistema de transporte de baixa afinidade (LATS), domina em concentrações externas mais altas (> 1 mM), principalmente por meio da atividade dos canais de potássio, como os da família (*AKT*) (Maathuis e Sanders, 1997).

A absorção de potássio também está envolvida em respostas fisiológicas e mecanismos moleculares que melhoram as condições das plantas em estresse hídrico pelo melhor uso da água (Eakes *et al.* 1991; Egilla *et al.* 2001; Jatav *et al.* 2014). Maiores concentrações endógenas de potássio podem facilitar a sobrevivência das plantas em ambientes secos por meio de diferentes mecanismos, como ajuste osmótico, alongamento celular, estabilidade da membrana plasmática, regulação estomática, bem como, desintoxicação de espécies reativas de oxigênio, resultando assim, na melhor tolerância ao estresse hídrico (Wang *et al.* 2010). Os transportadores de potássio também são essenciais para maior eficiência no uso da água (Bañuelos *et al.*, 2002), tendo em vista que transportadores de K^+ podem atuar como fatores-chave no ajuste osmótico em *Arabidopsis thaliana*, uma vez que maiores concentrações endógenas de K^+ melhoraram a retenção de água por baixar o potencial hídrico, garantindo melhor regulação estomática e mantendo a atividade fotossintética via translocação de fotoassimilados (Römheld & Kirkby, 2010; Zörb *et al.* 2014).

Além dos nutrientes N e K^+ , o cálcio (Ca^{2+}) também pode participar de uma ampla gama de resposta a fatores ambientais estressantes, como a seca, cujo processo de sinalização endógena das plantas é acompanhado por alterações na concentração citossólica de cálcio (Gilroy & Trewavas, 2001).

O cálcio desempenha funções primordiais em processos celulares, cujas alterações na sua concentração intracelular modulam respostas a estresses como hídrico, nutricional, fótico, patogênico e hormonal (Harper, 2001; Knight & Knight, 2001). Para que haja a modulação de respostas, assinaturas específicas de cálcio codificam as informações para o estímulo de respostas eficientes (McAinsh & Hetherington, 1998; Allen et al. 2001; Hetherington & Brownlee 2004). As informações codificadas por essas assinaturas podem ser reconhecidas por proteínas sensoras que as transmitem em respostas a jusante, como cascatas de fosforilação e regulação da expressão gênica (Luan et al. 2002; Scrase et al. 2003).

As proteínas sensoras de cálcio podem ser diferenciadas em proteínas semelhantes à calcineurina B (CBLs) e proteínas cinases dependentes de cálcio (CDPKs). As CBLs interagem com um grupo específico de proteínas cinases, designadas, proteínas cinases de interação com CBL (CIPKs), desempenhando funções essenciais (Cheong et al. 2007). Uma dessas funções é a ativação da CIPK (uma proteína cinase), pelos sensores de cálcio CBL que auxiliam a CIPK a formar o complexo CBL / CIPK que, por sua vez, podem fosforilar, regular e ativar os transportadores de outros nutrientes na membrana plasmática, como o K^+ e o NO_3^- , aumentando o influxo desses nutrientes (Behera et al. 2017).

Segundo Manishankar et al. (2018), há um notável papel multifuncional da cinase CIPK23, que em combinação com os sensores de Ca^{2+} , CBL1 e / ou CBL9 podem coordenar a nutrição de plantas para alguns nutrientes como é o caso da nutrição de K^+ , cuja CIPK23 regula a entrada de K^+ tanto pelo canal AKT1, quanto pelo transportador de alta afinidade HAK5 de potássio (Ragel et al. 2015; Xu et al. 2006). Além disso, a CIPK23 pode regular o canal TPK para facilitar a liberação de K^+ que está dentro do vacúolo para o citoplasma (Tang et al. 2020). Segundo Ho et al. (2009), a cinase CIPK23 pode formar um complexo com CBL1, chamado complexo CBL1-CIPK23 da cinase sensor Ca^{2+} que pode fosforilar o resíduo Thr101 do transportador de nitrato NPF6.3 / NRT1.1, que em seu status fosforilado determina o modo de afinidade de transporte desta proteína, para alta ou baixa afinidade em relação à absorção do nitrato (Ho et al. 2009). Segundo Liu et al. (2020), já foi verificado que o mesmo complexo CBL1/2-CIPK23 pode ser ativado pelo aumento de cálcio intracelular, que pode passar através de proteínas de membrana do tipo OSCA1, que por sua vez, é ativada por estresses como o hídrico ou o osmótico.

Um dos ambientes que comumente apresentam grandes variações na disponibilidade de água, luz e nutrientes e que pode ocasionar periodicamente estresses, como hídrico, fótico e nutricional, é o ambiente epifítico (Benzing, 2000). Esse ambiente é habitado por plantas epífitas podendo esse hábito ser descrito como, uma forma de vida que compreende espécies de plantas vasculares e não vasculares que podem utilizar troncos e galhos de árvores como apoio para se estabelecerem e crescerem, sem depender do solo para a obtenção de água e nutrientes (Zotz, 2013). A disponibilidade de água pode influenciar fortemente o estabelecimento e o crescimento das epífitas em seu habitat, podendo causar estresse hídrico nessas plantas em tempos de pouca chuva (Zotz, 2016).

Uma das plantas que normalmente pode ser encontrada nesse habitat epifítico é a bromélia (Benzing, 2000). A família Bromeliaceae possui 75 gêneros e 3600 espécies (Abrahamczyk & Kessler, 2015; Gouda & Butcher, 2019) que apresentam grande diversidade morfológica e ecológica, colonizando desde ambientes áridos até florestas ombrófilas densas com distribuição nas regiões tropicais e subtropicais da América. Aproximadamente 900 espécies podem ser encontradas na Floresta Atlântica (Luther & Sieff 1994, 1997; Luther 2001).

Para poderem habitar o dossel das árvores, as bromélias, ao longo da evolução, desenvolveram adaptações morfológicas, tais como, conter folhas dispostas em roseta, formando um tanque que permite uma certa retenção da água de chuva e detritus (Benzing, 2000). Uma solução nutritiva é formada, principalmente, por meio da água que escorre das folhas e galhos da planta hospedeira, carregando consigo, nutrientes inorgânicos e orgânicos que ficam contidos no tanque. Há também associações com anfíbios, formigas, invertebrados e uma vasta flora microbiana que contribuem para a nutrição das bromélias (Leme, 1993; Benzing, 2000; Leroy *et al.* 2019).

Além de possuírem adaptações morfológicas, as bromélias epífitas, geralmente, possuem adaptações metabólicas, como poder ajustar o potencial osmótico por meio da acumulação de alguns nutrientes e/ou compostos orgânicos, poder mudar o tipo de fotossíntese de C₃ para CAM. Essas adaptações ajudam a reduzir a perda de água por transpiração, auxiliando no uso da água de maneira mais eficiente sob déficit hídrico e mantendo assim, maior conteúdo de água nos tecidos em condição de seca (Nievola *et al.* 2005; Yue *et al.* 2006; Freschi *et al.* 2010, Castillo *et al.* 2016; Basu *et al.* 2016).

Em relação ao ajuste osmótico, muitas bromélias epífitas diminuíram os potenciais osmóticos dos tecidos, chegando a valores mais negativos que -1,0 MPa (Lüttge et al. 1986; Zott & Andrade, 1998). Essa redução pode ser causada pelo aumento da concentração celular de certos compostos orgânicos, através da síntese ou acúmulo de osmólitos, como a prolina, os açúcares ou de certos nutrientes, como K^+ e Ca^{2+} , causando diminuição do potencial hídrico e contribuindo para maior entrada de água nas células (Barathi et al. 2001, Garg et al. 2001; Morgan, 2003; Parida et al. 2007).

Segundo Garg et al. e Barathi et al. (2001), o estresse hídrico aumentou os teores de açúcar solúveis totais e prolina livres em plantas de *Vigna aconitifolia* (Fabaceae), ajudando na melhor retenção de água. Da mesma forma, a espécie *Acanthostachys strobilacea* (Bromeliaceae), teve o conteúdo endógeno aumentado de prolina, permitindo a ação eficiente das enzimas antioxidantes e promovendo vias alternativas de desintoxicação das ROS o que dominou a formação de ROS em restrição hídrica (Szabados & Saviouré, 2010).

Outro mecanismo que pode aparecer em algumas bromélias e que permite o melhor uso da água sob restrição hídrica, é ter uma fotossíntese flexível e serem capazes de mudar de C_3 para o CAM (Larcher, 2006; Borland et al. 2011). A fotossíntese é o sistema fisiológico mais importante na manutenção da vida na Terra, quando plantas com fotossíntese C_3 utilizam uma molécula com três carbonos (i.e., 3-fosfoglicerato) para sintetizar carboidratos. Já o sistema fotossintético CAM utiliza um mecanismo com baixo custo de transpiração, abrindo seus estômatos no período noturno, assimilando CO_2 e acumulando ácidos orgânicos no vacúolo, que, subsequentemente, serão descarboxilados no período diurno, quando seus estômatos se encontram fechados e incorporando o carbono ao 3-fosfoglicerato via Rubisco (Osmond & Holtum, 1981).

O modo de fotossíntese CAM é expresso em aproximadamente 300 gêneros de 24 famílias, e em aproximadamente 50% das espécies de bromélias epífitas (Larcher, 2006; Borland et al. 2011). Segundo Osmond (1978) e Lüttge (2004), o CAM pode ser dividido em quatro fases: na primeira, os estômatos estão abertos no período noturno, fixando o CO_2 atmosférico pela enzima fosfoenolpiruvato carboxilase (PEPC) e formando oxaloacetato, que pela ação da enzima malato desidrogenase (MDH) é transformado em malato. Este é armazenado no vacúolo na forma de ácido málico (Ranson & Thomas, 1960; Lüttge et al. 1986). A segunda fase inicia-se no começo do período diurno, quando os estômatos estão se

fechando, ocorrendo a diminuição da atividade da PEPC e aumento da atividade da enzima ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase oxigenase (RUBISCO), podendo o carbono ser fixado pelas duas enzimas (RUBISCO e PEPC) (Winter & Tenhunen, 1982). A terceira fase ocorre durante o período luminoso, quando os estômatos se encontram fechados e o ácido málico é descarboxilado ao ser exportado do vacúolo, liberando o CO₂ que poderá ser fixado pela RUBISCO (Cushman & Borland, 2002; Lüttge, 2004). A fase quatro ocorre no início do período escuro, quando a RUBISCO diminui sua atividade e a PEPC começa a fixar o CO₂ atmosférico, retomando novamente o CAM (Osmond, 1978; Lüttge, 2004).

Existem três tipos principais de CAM, que podem ser identificados como CAM clássico, CAM *cycling* e CAM *idling*. Enquanto as plantas que apresentam CAM clássico possuem as características descritas nas 4 fases acima, as plantas caracterizadas como CAM *cycling* apresentam um comportamento estomático semelhante ao de uma planta C₃, mas com um pequeno acúmulo noturno de ácido orgânico. Durante o dia, seus estômatos permanecem abertos e os ácidos são descarboxilados, liberando CO₂ para a enzima Rubisco (Cushman, 2001; Herrera, 2009). No caso das plantas CAM *idling*, os estômatos permanecem fechados praticamente durante 24 horas e apresentam acidificação pela síntese noturna de ácidos orgânicos por meio da refixação do CO₂ respiratório. Esse tipo de CAM se expressa, geralmente, em condições ambientais muito estressantes (Borland et al. 2011).

Uma das espécies que apresenta facultatividade fotossintética, podendo transitar entre C₃-CAM em diferentes condições ambientais, é a bromélia *Guzmania monostachia* (L.) Rusby ex Mez. Essa espécie pode ser encontrada no nordeste do Brasil, com maiores registros no Ceará e Pernambuco (Martinelli, 2008). Durante o seu crescimento a *G. monostachia* pode mudar sua morfologia, desenvolvendo um tanque formado pela sobreposição das bases foliares na fase adulta (Freschi et al. 2010).

Segundo Freschi et al. (2010), as folhas dessa espécie podem ser divididas em diferentes porções: apical, mediana e basal, as quais apresentam algumas adaptações morfo-fisiológicas distintas, permitindo a elas desempenharem diferentes funções, sendo essas muito importantes para a sobrevivência da mesma em diversos ambientes. Enquanto o ápice de suas folhas tem maior concentração de estômatos, clorofilas e carotenóides, possuindo maior capacidade de expressão do CAM, sua base foliar apresenta maior espessura de hidrênquima,

menor expressão do CAM e maior concentração de tricomas absorventes que ficam em contato direto com a solução do tanque.

Segundo Pereira et al. (2018), em pesquisa que averiguou o efeito de formas de nitrogênio (nitrato e amônio) sobre a modulação da intensidade do CAM em escassez hídrica (utilização de PEG), foi encontrado que folhas destacadas de *G. monostachia* tiveram maior expressão do CAM quando cultivadas na presença exclusiva de amônio (5,0 mM total de N), comparativamente aos outros tratamentos (nitrato ou nitrato de amônio). Esses autores observaram que o amônio estimula o transporte de ácido málico para o vacúolo através da ação do transportador ALMT9, fazendo com que o CAM seja mais pronunciado. Em contrapartida, quando o nitrato foi disponibilizado na mesma concentração do amônio (5 mM de N), a intensidade do CAM foi reduzida e o conteúdo relativo de água na parte apical foi aumentado. Segundo Ota (1988a), o nitrato é conhecido por inibir a atividade da enzima V-ATPase, que juntamente com a V-PPiase são responsáveis pelo transporte de ácidos orgânicos para o vacúolo e pela saída de prótons dessa organela. Entretanto, não há estudos mostrando o efeito negativo do nitrato sobre a indução do CAM em plantas facultativas, como na bromélia *G. monostachia*. Assim, algumas questões surgiram: estaria a absorção de nitrato influenciando a aquisição de outros nutrientes fazendo com que houvesse mudanças no perfil metabólico das folhas? O K^+ poderia estar sendo absorvido conjuntamente como o NO_3^- influenciando, por exemplo, o abaixamento do potencial osmótico e a acumulação de água nos tecidos foliares, o que causaria um atraso ou uma inibição do CAM quando as plantas fossem submetidas à escassez hídrica?

Segundo observações de Rubio et al. (2014), a nutrição com nitrato pode intensificar a absorção líquida de potássio, visando ao equilíbrio de cargas dentro da célula. Assim, o fornecimento de NO_3^- poderia regular a expressão de genes transportadores de K^+ em algumas espécies, ocorrendo uma coregulação no transporte e equilíbrio entre NO_3^- e K^+ (Wang et al, 2012; Rubio et al, 2014).

Logo, se a absorção de nitrato estiver associada à de potássio em *G. monostachia*, as plantas com maiores concentrações de NO_3^- no tanque teriam incrementos significativos de potássio endógeno. A absorção conjunta desses nutrientes permitiria o ajuste osmótico das plantas, acarretando a redução do potencial hídrico e favorecendo a absorção de água a partir do tanque ou sua manutenção nas células foliares. Assim, como consequência de um melhor

status hídrico, mesmo após a aplicação de 7 dias de escassez de água, haveria um atraso ou até mesmo uma certa inibição da passagem do metabolismo C_3 para o CAM.

Conclusões

A restrição hídrica, após as plantas serem nutridas com N unicamente na forma de nitrato, causou mudanças significativas no perfil metabólico das folhas de *Guzmania monostachia*, além de alterar o *status* hídrico. A porção apical foliar foi a mais afetada pelos 7 dias sem suplementação de água no tanque, em relação ao conteúdo relativo de água, resultado esse confirmado pelos valores mais baixos de potencial osmótico medidos nessa região. A condutividade específica aumentou cerca de duas vezes em relação aos tecidos hidratados e o fornecimento de nitrato (2,5mM de N total) pareceu aliviar significativamente o estresse hídrico, por, talvez, diminuir as ROS nos ápices, causando menos danos às membranas plasmáticas. O transporte de água da porção basal para a apical, pelas vias apoplástica e simplástica, parece ter sido afetado. Supõe-se que a deposição de lignina e/ou suberina aumentou nas paredes celulares e/ou a indução de aquaporinas diminuiu quando as plantas foram cultivadas na presença de nitrato (2,5mM N total), anteriormente à aplicação da restrição hídrica. O nitrato, após ser absorvido pelos tricomas da base, pode ter sido reduzido a amônio pela enzima nitrato redutase. Entretanto, este parece não ter prosseguido na sua rota de assimilação via GS/GOGAT, localizada predominantemente no ápice, durante o período de seca, acumulando-se no ápice. Por sua vez, o nível de cálcio endógeno aumentou na base, provavelmente, pela ação do canal de entrada OSCA1 que é responsivo à seca. Esse incremento pode ter se originado pela remobilização de cálcio da parede celular. Este, por sua vez, pode ter sinalizado positivamente a entrada de potássio nas células basais por meio da estimulação dos transportadores de alta afinidade (HAK5). O estresse hídrico induziu também aumento significativo na concentração de malato e houve uma forte tendência de acúmulo noturno de ácidos orgânicos, principalmente nos ápices das folhas cultivadas em 2,5mM de N total na forma de NO_3^- , sugerindo que as folhas mudaram sua fotossíntese de C_3 para CAM.

Referências Bibliográficas

- Abbasi, T. & Abbasi, S. (2010). Biomass energy and the environmental impacts associated with its production and utilization. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 14; p. 919–937.
- Véry, A. & Sentenac, H. (2003). Molecular mechanisms and regulation of K⁺ transport in higher plants. *Annu Rev Plant Biol.* 54; p. 575–603.
- Maathuis, F. & Sanders, D. (1997) Regulation of K⁺ absorption in plant root cells by external K⁺: interplay of different plasma membrane K⁺ transporters. *J Exp Bot.* 48; p. 451–458.
- Abrahamczyk, S. & Kessler M. (2015). Morphological and behavioural adaptations to feed on nectar: how feeding ecology determines the diversity and composition of hummingbird assemblages. *Journal of Ornithology*, 156; p. 333–347.
- Ahmad, I. & Maathuis, F. J. (2014). Cellular and tissue distribution of potassium: physiological relevance, mechanisms and regulation. *J. Plant Physiol*, 171; p. 708–714. doi: 10.1016/j.jplph.2013.10.016.
- Akinci, S. & Lösel D. (2019). Effects of water stress and recovery periods on total lipid and fatty acids in cucumis melo var. flexuosus (l.) naudin and related species. *Pak. J. Bot.*, 51; p. 845-854.
- Alia, P. & Saradhi, P. (1991). Proline accumulation under heavy-metal stress. *Journal of Plant Physiology*, 138; p. 554– 558.
- Allen, G., Chu, S., Harrington, C., Schumacher, K., Hoffmann, T., Tang, Y., Grill, E., Schroeder, J. (2001). A defined range of guard cell calcium oscillation parameters encodes stomatal movements. *Nature*, 411; p. 1053–1057.

- Alzahrani, Y., Kusvuran, A., Alharby, H., Kusvuran, S., Rady, M. (2018). The defensive role of silicon in wheat against stress conditions induced by drought, salinity or cadmium. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 154; p. 187–196.
- Aroca, R., Porcel, R., Ruiz-Lozano, J. M. (2012). Regulation of root water uptake under abiotic stress conditions. *J. Exp. Bot.*, 63; p. 43–57. doi: 10.1093/jxb/err266.
- Asgharipour, M. & Heidari, M. (2011). Effect of potassium supply on drought resistance in sorghum: Plant growth and macronutrient content. *Pakistan Journal of Agricultural Sciences*, 48; p. 197–204.
- Ashraf, M. & Harris, P. (2004). Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants. *Plant Sci*, 166; p. 3–16.
- Aslam, M., Travis, R., Huffaker, R. (1992). Comparative kinetics and reciprocal inhibition of nitrate and nitrite uptake in roots of uninduced and induced barley (*Hordeum vulgare* L.) seedlings. *Plant Physiology, Lancaster*, 99; p. 1124-1133.
- Aslam, M., Zamir, M., Afzal, I., Yaseen, M. (2013). Morphological and physiological response of maize hybrids to potassium application under drought. *Journal of Agricultural Research*, 51; p. 443–454.
- Ayadi, M., Brini, F., Masmoudi, K. (2019). Overexpression of a wheat aquaporin gene, TdPIP2;1, enhances salt and drought tolerance in transgenic durum wheat cv. Maali. *International Journal of Molecular Sciences*, 20; p. 23-89.
- Bañuelos, M., Garcíadeblas, B., Cubero, B., Rodríguez, N. (2002). Inventory and functional characterization of the HAK potassium transporters of rice. *Plant Physiology*, 130; p. 784-795.
- Bañuelos, M., García D., Cubero, B., Rodríguez N. (2002). Inventory and Functional Characterization of the HAK Potassium Transporters of Rice. *Plant Physiology*, 130; p. 784-795.
- Barathi, P., Sundar, D., Reddy, A.R. (2001). Changes in mulberry leaf metabolism in response to water stress *Biol. Plant*, 44; p. 83-87.

- Basu, S., Ramegowda, V., Kumar, A., Pereira, A. (2016). Adaptação da planta ao estresse hídrico. *F1000 Research*, 5; p.1-10.
- Behera, S., Long, Y., Schmitz, T., Wang, X., Zhang, C., Li, H., Steinhorst, L., Manishankar, P., Ren, X., Offenborn, J., Wu, W., Kudla, J., Wang, Y., (2017). Two spatially and temporally distinct Ca²⁺ signals convey *Arabidopsis thaliana* responses to K⁺ deficiency. *New Phytol*, 213; p. 739–750. <https://doi.org/10.1111/nph.14145>.
- Benzing, D. (2000). *Bromeliaceae: profile of in adaptative radiation*. Cambridge. Cambridge University.
- Bernards, M. (2002). Demystifying suberin *Can. J. Bot.*, 80; p. 227-240.
- Bhattacharjee, S. (2005). Reactive oxygen species and oxidative burst: Roles in stress, senescence and signal transduction in plants. *Current Science Association*, 89; p. 1113-1121.
- Blum, A. (2017). Osmotic adjustment is a prime drought stress adaptive engine in support of plant production. *Plant, Cell and Environment*, 40; p. 4-10.
- Borland, A., Zambrano, V., Ceusters, J., Shorrocks, K. (2011). The photosynthetic plasticity of Crassulacean acid metabolism: an evolutionary innovation for sustainable productivity in a changing world. *New Phytologist*, 191; p. 619-633.
- Bouchareb, R. (2008). The extent of the balance of nucleic and amino acids in durum wheat (*Triticum durum* Desf) grown under saline conditions. Master's thesis, University of Mentouri, Constantinople, Algeria.
- Britto, D. & Kronzucker, H. (2008). Cellular mechanisms of potassium transport in plants. *Physiologia Plantarum*, 133; p. 637–650.
- Brodersen, C., Roddy, A., Wason, J., McElrone, A. (2019). Functional status of xylem through time. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 70; p. 407–433.
- Buckley, T. (2015). The contributions of apoplastic, symplastic and gas phase pathways for water transport outside the bundle sheath in leaves. *Plant Cell Environ*, 38; p. 7–22. doi: 10.1111/pce.12372.

- Cakmak, I. (2005). The role of potassium in alleviating detrimental effects of abiotic stresses in plants. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 168; p. 521-530.
- Carillo, P., Danila, P., Pasqualina, W., Giovanni, P., Giuseppina, M., Maria, G., Amodio F., Ronan S. (2011). Salt-induced accumulation of glycine betaine is inhibited by high light in durum wheat. *Functional Plant*, 38; p. 139-150.
- Castillo, R., Cervera, C., Navarro, A. (2016). Drought and extreme temperature tolerance for *Tillandsia dasylyriifolia*, an epiphytic bromeliad from the northern coastal dune scrubland in Yucatan, Mexico. *Botanical Sciences*, 94; p. 121-126.
- Chen, C. & Dickman, M. (2005). A prolina suprime a apoptose no fungo patógeno *Colletotrichum trifolii*. *Proceedings of the National Academy of Sciences dos Estados Unidos da América*, 102; p. 3459–3464. <https://doi.org/10.1073/pnas.0407960102>.
- Chen, W., Yao, X., Cai, K., Chen, J. (2011). Silicon alleviates drought stress of rice plants by improving plant water status, photosynthesis and mineral nutrient absorption. *Biological Trace Element Research*, 142; p. 67–76.
- Cheong, Y., Pandey, G., Grant, J., Batistic, O., Li, L., Kim, B., Lee, S., Kudla, J., Luan, S. (2007). Two calcineurin B-like calcium sensors, interacting with protein kinase CIPK23, regulate leaf transpiration and root potassium uptake in *Arabidopsis*. *Plant J.*, 52; p. 223–239. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2007.03236.x>.
- Cheong, Y., Sung, S., Kim, B. (2010). Constitutive overexpression of the calcium sensor CBL5 confers osmotic or drought stress tolerance in *Arabidopsis*. *Mol Cells*, 29; p. 159–165.
- Cherel, I., Lefoulon, C., Boeglin, M., Sentenac, H. (2014). Molecular mechanisms involved in plant adaptation to low K (+) availability. *J. Exp. Bot.*, 65; p. 833–848. doi: 10.1093/jxb/ert402.
- Cordeiro, L. & Kerbauy, G. (2004). *Fisiologia Vegetal*. Primeira edição. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, RJ; p. 73-93.

- Coursolle, C., Francine, J., Hank, A. (2000). Assessment of Root Freezing Damage of Two-year-old White Spruce, Black Spruce and Jack Pine Seedlings. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 15; p. 343-353.
- Cramer, G. (2010). Abiotic stress & plant responses from the whole vine to the genes. *Aust. J. Grape Wine Res*, 16; p. 86-93.
- Cushman, J. & Borland, A. (2002). Induction of Crassulacean acid metabolism by water limitation. *Plant, Cell and Environment*, 25; p. 295-310.
- Cushman, J. (2001). Crassulacean acid metabolism. A plastic photosynthetic adaptation to arid environments. *Plant Physiology*, 127; p. 1439-1448.
- Darren, W., Stefano, L., Angela, C. (2020). Aquaporin-driven hydrogen peroxide transport: a case of molecular mimicry? *RSC Chem. Biol*, 1; p. 390-394.
- Delauney, A. & Verma, D. (1993). Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. *The Plant Journal*, 4; p. 215– 223.
- Delgado, B., Maestre, F., Gallardol, A., Bowker, M., Wallenstein, M., Quero, J., Ochoa, V., Gozalo, B., Garcia, G., Soliveres, S., et al. (2013). Decoupling of soil nutrient cycles as a function of aridity in global drylands. *Nature*, 502; p. 672.
- Dimkpa, C., Bindraban, P., Fugice, J., Agyin, B., Singh, U., Hellums, D. (2017). Composite micronutrient nanoparticles and salts decrease drought stress in soybean. *Agronomy for Sustainable Development*, 37; p. 5.
- Ding, L., Gao, C., Li, Y., Li, Y., Zhu, Y., Xu, G., et al. (2015). The enhanced drought tolerance of rice plants under ammonium is related to aquaporin (AQP). *Plant Sci*, 234; p. 14–21. doi: 10.1016/j.plantsci.2015.01.016.
- Dinneny, J., Long, T., Wang, J., Jung, J., Mace, D., Pointer, S., Barron, C., Brady, S., Schiefelbein, J., Benfey, P. (2008). Cell identity mediates the response of Arabidopsis roots to abiotic stress. *Science*, 320; p. 942-945. 10.1126/science.1153795.
- Dioceni, M. (2017). Respostas à deficiência hídrica relacionadas à ontogenia foliar em *Guzmania monostachia* (Bromeliaceae): variações do potencial hídrico e expressão de

diferentes padrões do Metabolismo Ácido das Crassuláceas (CAM). Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Botânica.

- Eakes, D., Wright, R., Seiler, J. (1991). Water Relations of *Salvia splendens* 'Bonfire' as Influenced by Potassium Nutrition and Moisture Stress Conditioning, *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 116; p. 712-715.
- Egilla, J., Davies, F., Drew, M. (2001). Effect of potassium on drought resistance of *Hibiscus rosa-sinensis* cv. Leprechaun: Plant growth, leaf macro- and micronutrient content and root longevity. *Plant and Soil*, 229; p. 213–224.
- Enstone, D., Peterson, C., Ma, F. (2002). Root endodermis and exodermis: structure, function, and responses to the environment *J. Plant Growth Regul*, 21; p. 335-351, 10.1007/s00344-003-0002-2.
- Epstein, E., Rains, D., Elzam, O. (1963). Resolution of dual mechanisms of potassium absorption by barley roots. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 49; p. 684–692.
- Epstein, E. & Bloom, A. (2006). *Nutrição Mineral de plantas. Princípios e Perspectivas*. Brasil: Editora Planta, 2; p. 403.
- Evans, H. & Wildes, R. (1971). Potassium and its role in enzyme activation. In *Proc. Colloq. Int. Potash Inst. Bern*, 8; p. 13–39.
- Foyer, C. & Wilson, M. (2018). Wright Redox regulation of cell proliferation: Bioinformatics and redox proteomics approaches to identify redox-sensitive cell cycle regulators *Free Radic. Biol. Med*, 122; p. 137-149.
- Foyer, C. (2020). Making sense of hydrogen peroxide signals *Plant Biol*, 578; p. 518-519.
- Foyer, C. & Graham, N. (2005). Oxidant and antioxidant signalling in plants: a re-evaluation of the concept of oxidative stress in a physiological context. *Plant, Cell & Environment*, 28; p. 1056-1071.

- Freschi, L. & Mercier, H. (2012). Connecting environmental stimuli and crassulacean acid metabolism expression: phytohormones and other signaling molecules. D. Francis (Ed.), *Progress in botany*, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg; p. 231-255.
- Freschi, L., Takahashi, C., Cambui, C., Cruz, T., Mito, P., Versieux, L., Calvente, A., Latansio, A., Aidar, A. (2010). Specific leaf areas of the tank bromeliad *Guzmania monostachia* perform distinct functions in response to water shortage. *J Plant Physiol.*
- Freschi, L., Rodrigues, M., Domingues, D., Purgatto, E., Sylus, V., Magalhães, J. (2010b). Nitric oxide mediates the hormonal control of crassulacean acid metabolism expression in young pineapple plants. *Plant Physiology*.
- Fujita, M., Fijita, Y., Noutoshi, Y., Takahashi, F., Narusaka Y., Yamaguchi, S., Shinozaki, K. (2006). Crosstalk between abiotic and biotic stress responses: A current view from the points of convergence in the stress signaling networks. *Curr. Opin. Plant Biol*, 9; p. 436–442. doi: 10.1016/j.pbi.2006.05.014.
- Gambetta, G., Knipfer, T., Fricke, W., Mcelrone, A. (2017). “Aquaporins and Root Water Uptake,” in *Plant Aquaporins: From Transport to Signaling*, eds F. Chaumont and S. D. Tyerman (Cham: Springer); p. 133–153. doi: 10.1007/978-3-319-49395-4_6.
- Gao, Y., Li, Y., Yang, X., Li, H., Shen, Q., Guo, S. (2010). Ammonium nutrition increases water absorption in rice seedlings (*Oryza sativa* L.) under water stress. *Plant Soil*, 331; p. 193–201. doi: 10.1007/s11104-009-0245-1.
- Garg, B., Kathju, S., Burman, U. (2001). Influence of water stress on water relations, photosynthetic parameters and nitrogen metabolism of moth bean genotypes *Biol. Plant*, 44; p. 289-292.
- Garg, N. & Manchanda, G. (2009). ROS generation in plants: Boon or bane? *Plant Biosystems*, 143; p. 81-96. DOI: 10.1080/11263500802633626.
- Garnett, T., Plett, D., Heuer, S., Okamoto, M. (2015). Genetic approaches to enhancing nitrogen-use efficiency (NUE) in cereals: challenges and future directions. *Functional Plant Biology*, 42; p. 921–941.

- Garty, J., Weissman, L., Tamir, O., Beer, S., Cohen, Y., Karnieli, A. et al. (2000). Comparação de cinco parâmetros fisiológicos para avaliar a vitalidade do líquen *Ramalina lacera* exposto à poluição do ar. *Physiol. Plantar*, 109; p. 410–418.
- Gaspar, M. (2011). Aquaporinas: de canais de água a transportadores multifuncionais em plantas. *Revista Brasil. Bot.*, 34. 4; p. 481-491.
- George, D. & Mallery, P. (2018). *IBM SPSS Statistics 25 Step by Step: A Simple Guide and Reference* (15th ed.). Routledge. <https://doi.org/10.4324/9781351033909>.
- Gill S. & Tuteja, N. (2010). Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiol. Biochem*, 48; p. 909–930. 10.1016/j.plaphy.2010.08.016.
- Gilroy, S. & Trewavas, A. (2001). Signal processing and transduction in plant cells: the end of the beginning? *Nat Rev Mol Cell Biol*, 2; p. 307–314.
- Gonçalves, A., Paulo, M., Coutinho, A., Mercier, H. (2020). Thinking of the leaf as a whole plant: how does N metabolism occur in a plant with foliar nutrient uptake? *Environmental and Experimental Botany*.
- Gouda, E., Butcher, D., Gouda, C. (2019). *Enciclopédia de bromélias, versão 4*. Utrecht: Jardim Botânico da Universidade. Disponível em: <http://bromeliad.nl/encyclopedia>.
- Guo, S., Chen, G., Zhou, Y., Shen, Q. (2007a). Ammonium nutrition increases photosynthesis rate under water stress at the early development stage of rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Soil*, 296; p. 115–124. doi: 10.1007/s11104-007-9302-9.
- Hachiya, T., Terashima, I., Noguchi, K. (2007). Increase in respiratory cost at high growth temperature is attributed to high protein turnover cost in *Petunia x hybrida* petals. *Plant Cell Environ*, 30; p. 1269–1283.
- Hadi, M. & Karimi, N. (2012). The role of calcium in plants' salt tolerance, *Journal of Plant Nutrition*, 35; p. 2037-2054. Doi: 10.1080/01904167.2012.717158.
- Hare, P. & Cress, W. (1997). Metabolic implications of stress-induced proline accumulation in plants. *Plant Growth Regul*, 21; p. 79–102.

- Harper, J. (2001). Dissecting calcium oscillators in plant cells. *Trends Plant Sci*, 6; p. 395–397.
- Hattori, T., Inanaga, S., Araki, H., An, P., Morita, S., Luxova, M., et al. (2005). Application of silicon enhanced drought tolerance in *Sorghum bicolor*. *Physiologia Plantarum*, 123; p. 459–466. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2005.00481.x>.
- Herrera, A. (2009). Crassulacean acid metabolism and fitness under water deficit stress: if not for carbon gain, what is facultative CAM good for? *Annals of Botany*, 103; p. 645–653.
- Hirsch, R., Lewis, B., Spalding, E., Sussman, M. (1998). A role for the AKT1 potassium channel in plant nutrition. *Science*, 280; p. 918-921.
- Ho, C., Lin, S., Hu, H., Tsay, Y. (2009). CHL1 funciona como um sensor de nitrato em plantas. *Cell*, 138; p. 1184 - 1194, 10.1016 / j.cell.2009.07.004.
- Hose, E., Clarkson, D., Steudle, E.L., Schreiber, W. (2001). The exodermis: a variable apoplastic barrier *J. Exp. Bot*, 52; p. 2245-2264.
- Huang, J., Chang, X., Ridoutt, B.G., XueChun, W., PinAn, R. (2017). Nitrogen and phosphorus losses and eutrophication potential associated with fertilizer application to cropland in China, *Journal of Cleaner Production*, 159; p. 171-179.
- Prášil, I. & Zamecnik, J. (1998). The use of a conductivity measurement method for assessing freezing injury: I. Influence of leakage time, segment number, size and shape in a sample on evaluation of the degree of injury. *Environmental and Experimental Botany*, 40; p. 1-10.
- Isbell, F., Tilman, D., Reich, P., et al. (2019). Deficits of biodiversity and productivity linger a century after agricultural abandonment. *Nat Ecol Evol*, 3; p. 1533–1538. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-1012-1>.
- Jatav, K., Agarwal, R., Nisha S., Shiv, R. (2014). Nitrogen metabolism, growth and yield responses of wheat (*triticum aestivum* l.) to restricted water supply and varying potassium treatments. *J. Indian bot. Soc*, 93; p. 177-189.

- Javot, H. & Maurel, C. (2002). The role of aquaporins in root water uptake. *Ann. Bot.*, 90; p. 301–313. doi: 10.1093/aob/mcf199.
- Jaykumar, P. & Mishra, A. (2021). Plant aquaporins alleviate drought tolerance in plants by modulating cellular biochemistry, root-architecture, and photosynthesis. *Physiologia Plantarum*, 172; p. 2.
- Kaldenhoff, R. & Fischer, M. (2006). Functional Aquaporin Diversity in Plants. *Biochim. Biophys. Acta*, 1758; p. 1134–1141.
- Luther, H. & Sieff, E. (1994). De Rebus Bromeliacearum I. *Selbyana*, 15; p. 9-93.
- Luther, H. & Sieff, E. (1997). De Rebus Bromeliacearum II. *Selbyana*, 18; p.103- 140.
- Luther, H. & Sieff, E. (2001). De Rebus Bromeliacearum III. *Selbyana*, 22; p. 34-67.
- Karim, M., Zhang, Y., Zhao, R., Chen, X., Zhang, F., Zou, C. (2012). Alleviation of drought stress in winter wheat by late foliar application of zinc, boron, and manganese. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 175; p. 142–151.
<https://doi.org/10.1002/jpln.201100141>.
- Kaya, C., Tuna, L., Higgs, D. (2006). Effect of silicon and plant growth and mineral nutrition of maize grown under water-stress conditions. *Journal of Plant Nutrition*, 29; p. 1469–1480. <https://doi.org/10.1080/01904160600837238>.
- Façanha, A., Canellas, L., Dobbss, L. (2019). *Nutrição Mineral*. Kerbauy, Gilberto B. *Fisiologia Vegetal -Rio de Janeiro: Guanabara Koogan*, 3; p. 33- 49.
- Kishor, P. & Kavi, N. (2014). Is proline accumulation per se correlated with stress tolerance or is proline homeostasis a more critical issue? *Plant, cell & Environment*, 37; p. 300-311.
- Kishor, P., Sangam, S., Amrutha, R., Laxmi, P., Naidu, K., Rao, K., Rao, S., Reddy, K., Theriappan P., Sreenivasulu, N. (2005). Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants: its implications in plant growth and abiotic stress tolerance. *Current Science*, 88; p. 424– 438.

- Knight, H. & Knight, M. (2001). Abiotic stress signalling pathways: specificity and cross-talk. *Trends Plant Sci*, 6; p. 262–267.
- Knudson, L. (1946). A new nutrient solution for germination for orchid seed. *American Orchid Society Bulletin*, 15; p. 214–217.
- Kolattukudy, P., Kronman, K., Poulouse, A. (1975). Determination of structure and composition of suberin from the roots of carrot, parsnip, rutabaga, turnip, red beet, and sweet potato by combined gas-liquid chromatography and mass spectrometry *Plant Physiol*, 55; p. 567-573. 10.1104/pp.55.3.567.
- Kotula, L., Ranathunge, K., Schreiber, L., Steudle, E. (2009). Functional and chemical comparison of apoplastic barriers to radial oxygen loss in roots of rice (*Oryza sativa* L.) grown in aerated or deoxygenated solution. *Journal of Experimental Botany*, 60; p. 2155–2167.
- Kreszies, T., Shellakkutti, N., Osthoff, A., Yu, P., Baldauf, J., ZeislerDiehl, V., Ranathunge, K., Hochholdinger, F., Schreiber, L. (2019). Osmotic stress enhances suberization of apoplastic barriers in barley seminal roots: analysis of chemical, transcriptomic and physiological responses. *New Phytologist*, 221; p. 180–194.
- Krishnamurthy, P., Ranathunge, K., Franke, R., Prakash, H., Schreiber, L., Mathew, M. (2009). The role of root apoplastic transport barriers in salt tolerance of rice (*Oryza sativa* L.). *Plant*, 230; p. 119–134.
- Krishnamurthy, P., Ranathunge, K., Nayak, S., Schreiber, L., Mathew, M. (2011). Root apoplastic barriers block Na⁺ transport to shoots in rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Experimental Botany*, 62; p. 4215–4228.
- Laloi, C., Appel, K., Danon, A. (2004). Reactive oxygen signalling: The latest news. *Curr. Opin. Plant Biol*, 7; p. 323–328. doi: 10.1016/j.pbi.2004.03.005.
- Lambers, H. & Oliveira, R. (2019). *Nutrição Mineral*. In: *Plant Physiological Ecology*. Springer, 3; p. 173-186. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-29639>.

- Lea, P. (1993). Nitrogen metabolism. In: LEA, P.J., LEEGOOD, R.C. Plant biochemistry and molecular biology Chichester: John Wiley and Sons, 7; p.155-180.
- Lee, B., Jin, Y., Avice, J., Cliquet, J., Ourry, A., Kim, T. (2009). Increased proline loading to phloem and its effects on nitrogen uptake and assimilation in water-stressed white clover (*Trifolium repens*). *New Phytologist*, 182; p. 654– 663.
- Leigh, R. & Wyn, J. (1984). A hypothesis relating critical potassium concentrations for growth to the distribution and functions of this ion in the plant cell. *New Phytologist.*, 97; p. 1–13.
- Leme, E. & MARIGO, L. (1993). Bromélias na natureza, Rio de Janeiro, Marigo comunicação visual; p. 183.
- Leroy, C., Gril, E., Ouali, L.S., Coste, S., Gérard, B., Maillard, P., Mercier, H., Stahl, C. (2019). Water and nutrient uptake capacity of leaf-absorbing trichomes vs. roots in epiphytic tank bromeliads. *Environmental and Experimental Botany*, 163; p. 112–123.
- Li, W., Xu, G., Ali, A., Yu, I. (2017). Plant HAK/KUP/KT K⁺ transporters: function and regulation. *Semin. Cell Dev. Biol.* 74; p. 133-141.
- Li, Y., Kronzucker, H., Shi, W. (2016). Microprofiling of nitrogen patches in paddy soil: analysis of spatiotemporal nutrient heterogeneity at the microscale. *Scientific Reports*, 6.
- Li, Y., Gao, Y., Ding, L., Shen, Q., Guo, S. (2009a). Ammonium enhances the tolerance of rice seedlings (*Oryza sativa* L.) to drought condition. *Agric. Water Manag.* 96; p. 1746–1750. doi: 10.1016/j.agwat.2009.07.008.
- Liu, X., Wang, J., Sun, L. (2018). Structure of the hyperosmolality-gated calcium-permeable channel OSCA1.2. *Nat Commun.* 9: 5060.
- Luan, S., Kudla, J., Rodriguez, C., Yalovsky, S., Gruissem, W. (2002). Calmodulins and calcineurin B-like proteins: calcium sensors for specific signal response coupling in plants. *Plant Cell [Suppl]*, 14; p.389–400.

- Lulai, E. & Corsini, D.N. (1998). Crop Differential deposition of suberin phenolic and aliphatic domains and their roles in resistance to infection during potato tuber (*Solanum tuberosum* L.) wound-healing *Physiol. Mol. Plant Pathol*, 53, p. 209-222. 10.1006/pmpp.1998.0179.
- Lupoi, J., Singh, S., Parthasarathi, R., Simmons, B., Henry, R. (2015). Recent innovations in analytical methods for the qualitative and quantitative assessment of lignin *Renew. Sustain. Energy Rev*, 49; p. 871-906. 10.1016/j.rser.2015.04.091.
- Lüttge, U., Stimmel, K., Smith, J., Griffiths, H. (1986). Comparative ecophysiology of CAM and C3 bromeliads. II. Field measurements of gas exchange of CAM bromeliads in the humid tropic *Plant, Cell and Environment*, 9; p. 377-383.
- Lüttge, U. (2004). Ecophysiology of Crassulacean acid metabolism (CAM) *Annals of Botany*, 93; p. 629-652.
- Lüttge, K., Stimmel, J., Smith, H. (1986). Griffiths *Ecofisiologia comparativa de bromélias CAM e C₃*. II. Medições de campo das trocas gasosas de bromélias CAM nos trópicos úmidos. *Plant Cell Environ*, 9; p. 377–383.
- Lux, A., Sotníková, A., Opatrná, J., Greger, M. (2004). Differences in structure of adventitious roots in *Salix* clones with contrasting characteristics of cadmium accumulation and sensitivity. *Physiologia Plantarum*, 120; p. 537–545.
- Maggio, A., Miyazaki, S., Veronese, P., Fujita, T., Ibeas, J., Damsz, B., Narasimhan M., Hasegawa, P., Joly, R., Bressan, R. (2002). Does proline accumulation play an active role in stress-induced growth reduction? *Plant J.*, 31; p.699–712.
- Maghsoudi, K., Emam, Y., Ashraf, M., Arvin, M. (2019). Alleviation of field water stress in wheat cultivars by using silicon and salicylic acid applied separately or in combination. *Crop & Pasture Science*, 70.
- Malavolta, E., Vitti, G., Oliveira, S. (1997). Avaliação do estado nutricional das plantas: princípios e aplicações. Piracicaba: POTAFOS, 2; p. 319.

- Manishankar, P., Wang, N., Koster, P., Alatar, A.A., Kudla, J. (2018). Calcium signaling during salt stress and in the regulation of ion homeostasis. *J. Exp. Bot.*, 69; p. 4215–4226. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery201>.
- Marschner, H. (2011). *Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants*. Academic Press, London.
- Marschner, P. (2011). *Mineral nutrition of higher plants*. 3. ed. London, U.K.: Academic Press, 672.
- Martin, C. E. & Schmitt, A. K. (1989). Unusual water relations in the CAM atmospheric epiphyte *Tillandsia usneoides* L (Bromeliaceae) *Botanical Gazette* 150; p. 1-8.
- Martinelli, G., Vieira, C. M, Gonzalez, M., Leitman, P., Piratininga, A., Costa, F. A., Forzza, R. C. (2008). “Bromeliaceae Da Mata Atlântica Brasileira: Lista De Espécies, Distribuição e Conservação.” *Rodriguésia*, 59; p. 209–258.
- Martinez, C., Martinez, V., Rubio, F. (2015). High-affinity K⁺ uptake in pepper plants. *Journal of Experimental Botany*. Larcher W. (2006). *Ecofisiologia Vegetal*. Ed. Rima. 56; p. 1553-1562.
- Massad, T.J., Dyer, L.A., Vega, C.G. (2012). Cost of defense and a test of the carbon-nutrient balance and growth-differentiation balance hypotheses for two co-occurring classes of plant defense. *PLoS One.*, 7: e7554.
- Matiz, A., Miotto, P.T., Mayorga, A.Y., Freschi, L., Mercier, H. (2013). Cam photosynthesis in Bromeliads and Agaves: What can we learn from these plants? *INTECH. C.*, 4; p. 91 – 134.
- Matysik, J., Alia, B.B., Mohanty, P. (2002). Molecular mechanisms of quenching of reactive oxygen species by proline under stress in plants. *Current Science*, 82; p. 525– 532.
- Maurel, C., Boursiac, Y., Luu, D.-T., Santoni, V., Shahzad, Z., Verdoucq, L. (2015). Aquaporins in plants *Physiol. Rev.*, 95; p. 1321-1358. [10.1152/physrev.00008.2015](https://doi.org/10.1152/physrev.00008.2015).
- Maurel, C., Verdoucq, L., Luu, D.-T., Santoni, V. (2008). Plant Aquaporins: Membrane Channels with Multiple Integrated Functions. *Annu. Rev. Plant. Biol.*, 59; p. 595–624.

- McAinsh, M.R. & Hetherington, A.M. (1998). Encoding specificity in Ca²⁺ signaling systems. *Trends Plant Sci*, 3; p. 32–36.
- Mercier, H., Rodrigues, M.A., Andrade, S.C.do S., Coutinho, L.L., Gobara, B.N.K., Matiz, A., et al. (2019). Perfil foliar transcricional da bromélia C₃-CAM *Guzmania monostachia*. *PLoS ONE*, 14(10).
- Mittler, R., Vanderauwera, S., Suzuki, N., Miller, G., Tognetti, V.B., Vandepoele, K., Gollery, M., Shulaev, V., Van, B.F. (2011). ROS signaling: the new wave? *Trends Plant Sci*, 16 (6); p. 300-309. 10.1016/j.tplants.2011.03.007.
- Mittler, R., Vanderauwera, S., Gollery, M., Van Breusegem, F. (2004). Reactive oxygen gene network of plants. *Trends in Plant Science*, 9; p. 490– 498.
- Montillet, J. L, Chamnongpol, S., Rustérucchi, C., Dat, J., Van de Cotte, B., Agnel, J-P., Battesti, C., Inzé, D., Breusegem, F.V., Triantaphylidès, C. (2005). Fatty Acid Hydroperoxides and H₂O₂ in the Execution of Hypersensitive Cell Death in Tobacco Leaves, *Plant Physiology*, 138; p. 1516–1526. <https://doi.org/10.1104/pp.105.059907>.
- Morgan, J.M. (2003). Osmoregulation and water stress in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 35; p. 299-319.
- Munns, R. (2002). Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell and Environment*, 25(2); p. 239-250.
- Murashige, T. & Skoog, F. (1962). A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue culture. *Physiologia Plantarum*, 15; p. 473–479.
- Natarajan, S.K., Zhu, W.D., Liang, X.W., Zhang, L., Demers, A.J., Zimmerman, M.C., Simpson, M.A., Becker, D.F. (2012) Proline dehydrogenase is essential for proline protection against hydrogen peroxide-induced cell death. *Free Radical Biology and Medicine*, 53; p. 1181– 1191.
- Nawrath, C., Schreiber, L., Franke, R.B., Geldner, N., Reina-Pinto, J.J., Kunst, L. (2013). Apoplastic diffusion barriers in *Arabidopsis Arab*. *Book*, 11; e0167, 10.1199/tab.0167.

- Nievola, C. C., Kraus, J. E., Freschi, L., Souza, B. M., Mercier, H. (2005). Temperature determines the occurrence of CAM or C3 photosynthesis in pineapple plantlets grown in vitro. *In Vitro Cell. Dev. Biol. Plant*, 41; p. 832-387.
- Oosterhuis, D. M., Loka, D. A., Kawakami, E. M., Pettigrew, W. T. (2014). The physiology of potassium in crop production. *Advances in Agronomy*, 126; p. 203–233.
- Osmond, C. (1978). Crassulacean acid metabolism: a curiosity in context *Annual Review Plant Physiology*, 29; p. 379-414.
- Osmond, C.B. & J.A.M. Holtum. (1981). 7 - Crassulacean Acid Metabolism, Editor(s): M.D. Hatch, N.K. Boardman, *Photosynthesis*, Academic Press; p. 283-328.
- Ota, K. (1988). Stimulation of CAM photosynthesis in *Kalanchoë blossfeldiana* by transferring to nitrogen-deficient conditions. *Plant Physiol*, 87; p. 454–457.
- Pandy, P. K., Srisvastava, R., Rajpoot, A., Rani, A.K., Pandey, R.S. (2016). Dubey Water deficit and aluminum interactive effects on generation of reactive oxygen species and responses of antioxidative enzymes in the seedlings of two rice cultivars differing in stress tolerance *Environ. Sci. Pollut. Control Ser.*, 23; p. 1516-1528.
- Parida, A.K., Dagaonkar, V.S., Phalak, M., Umalkar, G.V., Aurangabadkar, L.P. (2007). Alterations in photosynthetic pigments, protein and osmotic components in cotton genotypes subjected to short-term drought stress followed by recovery. *Plant Biotechnol. Rep.* 1; 37–48.
- Pereira, N. P., Gaspar, M., Smith, A. C. J., Mercier, H. (2018). Ammonium intensifies CAM photosynthesis and counteracts drought effects by increasing malate transport and antioxidant capacity in *Guzmania monostachia*. *Journal of Experimental Botany*, 69, No. 8; p. 1993–2003.
- Pereira, P.N., Smith, J.A.C., Mercier, H. (2017). Nitrate enhancement of CAM activity in two *Kalanchoë* species is associated with increased vacuolar proton transport capacity. *Physiol Plant*, 160; p. 361–372.

- Pinheiro, C. & Chaves, M.M. (2011). Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data? *J Exp Bot.*, 62; p. 869-882.
- Pottosin, I., Velarde-Buendía, A.M., Bose, J., Fuglsang, A.T., Shabala, S. (2014). Polyamines depolarize the membrane and initiate a cross-talk between plasma membrane Ca^{2+} and H^+ pumps. *Biophysical Journal*, 106; p. 586a.
- Ragel, P., Rodenas, R., García-Martín, E., Andrés, Z., Villalta, I., Nieves-Cordones, M., Rivero, R.M., Martínez, V., Pardo, J.M., Quintero, F.J., Rubio, F. (2015). CIPK23 regulates HAK5-mediated high-affinity K^+ uptake in *Arabidopsis* roots. *Plant Physiol*, 169; p. 2863–2873. <https://doi.org/10.1104/pp.15.01401>.
- Ranathunge, K., Kim, Y.X., Wassmann, F., Kreszies, T., Zeisler, V., Schreiber, L. (2017). The composite water and solute transport of barley (*Hordeum vulgare*) roots: effect of suberized barriers *Ann. Bot.*, 119; p. 629-643. [doi = 10.1093/aob/mcw252](https://doi.org/10.1093/aob/mcw252).
- Ranathunge, K., Kotula, L., Steudle, E., Lafitte, R. (2004). Water permeability and reflection coefficient of the outer part of young rice roots are differently affected by closure of water channels (aquaporins) or blockage of apoplastic pores. *Journal of Experimental Botany*, 55; p. 433– 447.
- Ranathunge, K., Lin, J., Steudle, E., Schreiber, L. (2011a). Stagnant deoxygenated growth enhances root suberization and lignifications, but differentially affects water and NaCl permeabilities in rice (*Oryza sativa* L.) roots. *Plant, Cell & Environment*, 34; p. 1223–1240.
- Ranson, S. L. & Thomas, M. (1960). Crassulacean Acid Metabolism *Annual Review Plant*.
- Raven, P.H., Evert, R.F., Eichhorn, S.E. (1936). *Biologia Vegetal*. Coordenação da tradução Jane Elizabeth Kraus; revisão técnica Jane Elizabeth Kraus, Neuza Maria de Castro; tradução Ana Cláudia de Macêdo Vieira...et al. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2010.
- Rhodes, D., Verslues, P.E., Sharp, R.E. (1999). Role of Amino Acids in Abiotic Stress Resistance. In *Plant Amino Acids. Biochemistry and Biotechnology*; Singh, B.K., Ed.;

Marcel Dekker, Inc.: New York, NY, USA; Basel, Switzerland; Hong Kong, China; p. 319–356.

Roberts, A. G. & Oparka, K. J. (2003). Plasmodesmata and the control of symplastic transport. *Plants, Cell & Environment*, 26; p. 103-124.

Rodrigues, M. A., Freschi, L., Pereira, P. N., Mercier, H. (2014). Interactions between nutrients and crassulacean acid metabolism. In: Lüttge U et al. (eds.) *Progress in botany*. Springer-Verlag, Berlin; p. 167–186.

Rodrigues, M.L., Chaves, M.M., Wendler, R., David, M.M., Quick, W.P., Leegood, R. C., Stitt, M., Pereira, J.S. (1993). Osmotic Adjustment in Water Stressed Grapevine Leaves in Relation to Carbon Assimilation. *Australian Journal of Plant Physiology*, 20; p. 309-321.

Römheld, V. & Kikby, E. A. (2010). Research on potassium in agriculture: needs and prospects. *Plant and Soil*, Dordrecht, 335; p. 155-158.

Rubio, F., Fon, M., Ródenas, R., Nieves, C. M., Alemán, F., Rivero, R. M., Martínez, V. (2014). A low K⁺ signal is required for functional highaffinity K⁺ uptake through HAK5 transporters. *Physiologia Plantarum*, 152; p. 558–570.

Rubio, F., Aleman, F., Nieves-Cordones, M., Martinez, V. (2010). Studies on *Arabidopsis* *athak5*, *atakt1* double mutants disclose the range of concentrations at which AtHAK5, AtAKT1 and unknown systems mediate K uptake. *Physiol. Plant.* 139, 220–228. doi: 10.1111/j.1399-3054.2010.01354.x.

Sade, N. & Moshelion, M. (2017). “Plant aquaporins and abiotic stress,” in *Plant Aquaporins*, eds F. Chaumont and S. D. Tyerman (Berlin: Springer); p. 185–206.

Saneoka, H., Moghaieb, R., Premachandra, G.S., Fujita, K. (2004). Nitrogen nutrition and water stress effects on cell membrane stability and leaf water relations in *Agrostis palustris* Huds. *Environmental and Experimental Botany*, 52; p. 131-138.

- Santa-Cruz, A., Martinez, R. M. M., Perez, A. F., Romero, A. R., Bolarin, M. C. (2002). The rootstock effect on the tomato salinity response depends on the shoot genotype. *Plant Science*, 162; p. 825-831.
- Santa-maria, G.E., Danna, C.H., Czibener, C. (2000). High-affinity Potassium Transport in Barley Roots. Ammonium-Sensitive and –Insensitive Pathways. *Plant Physiology*, 123; p. 297-306.
- Saradhi, P.P., Alia, Arora S., Prasad K.V. (1995). Proline accumulates in plants exposed to UV radiation and protects them against UV induced peroxidation. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 209; p. 1– 5.
- Sardans, J., Penuelas, J., Coll, M., Vayreda, J., Rivas-Ubach, A. (2012). Stoichiometry of potassium is largely determined by water availability and growth in Catalanian forests. *Functional Ecology*, 26; p. 1077–1089.
- Sardans, J. & Penuelas, J. (2015). Potassium: a neglected nutrient in global change. *Global Ecology and Biogeography*, 24; p. 261–275.
- Scoffoni, C., Mckown, A. D., Rawls, M., Sack, L. (2011a). Dynamics of leaf hydraulic conductance with water status: quantification and analysis of species differences under steady state. *J. Exp. Bot*, 63; p. 643–658.
- Scrase-Field, S. A. & Knight, M.R. (2003). Calcium: just a chemical switch? *Curr Opin Plant Biol*, 6; p. 500–506.
- Shabala, S. & Pottosin, I.I. (2010) Potassium and Potassium-Permeable Channels in Plant Salt Tolerance. In: Demidchik V., Maathuis F. (eds) *Ion Channels and Plant Stress Responses. Signaling and Communication in Plants*. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Shabala, S. & Pottosin, I. (2014). Regulation of potassium transport in plants under hostile conditions: implications for abiotic and biotic stress tolerance. *Physiol. Plant*, 151; p. 257–279.
- Shabbir, R. N., Waraich, E. A., Ali, H., Nawaz, F., Ashraf, M. Y., Ahmad, R., et al. (2016). Supplemental exogenous NPK application alters biochemical processes to improve

- yield and drought tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Environmental Science and Pollution Research*, 23; p. 2651–2662.
- Shah, T., Khan, A. Z., Numan, M., Ahmad, W., Zahoor, M., Ullah, M., et al. (2017). Nutrient uptake and yield of wheat varieties as influenced by foliar potassium under drought conditions. *Agronomic Research in Moldova*, 2; p. 5–20.
- Siddiqi, M. Y., Glass, A. D. M., Ruth, T. J., et al. (1990). Studies of the uptake of nitrate in barley. I. Kinetics of $^{13}\text{NO}_3^-$ influx. *Plant Physiology*, Lancaster, 93; p. 1426-1432.
- Sies, H. C. & Berndt, D. P. (2017). Jones Oxidative stress *Annu. Rev. Biochem.*, 86; p. 715-748.
- Silva, V. M., Tavanti, R., Gratão, P. L., Alcock, T. D., Reis, A. R. (2020). Selenate and selenite affect photosynthetic pigments and ROS scavenging through distinct mechanisms in cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) walp) plants *Ecotoxicol. Environ. Saf.*, 201.
- Siripornadulsil, S., Traina, S., Verma, D. P., Sayre, R. T. (2002) Molecular mechanisms of proline-mediated tolerance to toxic heavy metals in transgenic microalgae. *The Plant Cell*, 14; p. 2837– 2847.
- Sleslak, I., Karpinska, B., Surówka, E., Miszalski, Z., Karpinski, S. (2003). Redox changes in the chloroplast and hydrogen peroxide are essential for regulation of C3- CAM transition and photooxidative stress responses in the facultative CAM plant *Mesembryanthemum crystallinum* L. *Plant Cell Physiol*, 44; p. 573-581.
- Smirnoff, N. & Cumbes, Q. J., (1989). Hydroxyl radical scavenging activity of compatible solutes. *Phytochemistry*, 28; p. 1057–1060.
- Smith, J. A. C., Griffiths, H., Bassett, M., Griffiths N. M. (1985). Day-night changes in the leaf water relations of epiphytic bromeliads in the rain forests of Trinidad *Oecologia*, 67; p. 475-485.
- Smith, L. B & Downs, R. J. (1974). *Pitcairnioideae (Bromeliaceae) Flora Neotropica Monograph 14*, 1–662.

- Smith, L. B. & Downs, R. J. (1977). Tillandsioideae (Bromeliaceae) Flora Neotropica Monograph, 14; p. 663–1492.
- Smith L. B. & Downs R. J. (1979). Bromelioideae (Bromeliaceae) Flora Neotropica Monograph 14, 1493–2142.
- Souza, E. R., Freire, M. B. G. dos S., Cunha, K. P. V. da, Nascimento, C. W. A. do, Ruiz, H. A., Lins, C. M. T. (2012). Biomass, anatomical change and osmotic potential in *Atriplex nummularia* L. cultivated in sodic saline soil under water stress. *Environmental and Experimental Botany*, 82; p. 20-27.
- Spalding, E.P., Hirsch, R.E., Lewis, D.R., Qi, Z., Sussman, M.R., Lewis, B.D. (1999). Potassium uptake supporting plant growth in the absence of AKT1 channel activity. *Journal of General Physiology*, 113; p. 909-918.
- Spoel, S.H. & Dong, X. (2008). Making sense of hormone crosstalk during plant immune response. *Cell Host Microbe*, 3; p. 348–351.
- Steudle, E. (1994b). Water transport across roots. *Plant and Soil*, 167; p. 79–90.
- Steudle, E., JAC, S., Griffiths H. (1993). Pressure probe techniques: basic principles and applications to studies of water and solute relations at the cell, tissue and organ level *Water Deficits: Plant Responses from Cell to Community*. Oxford. Bios Scientific Publishers. p. 5-36.
- Steudle, E. (2000). Water uptake by roots: an integration of views. *Plant Soil*, 226; p. 45-56.
- Steudle, E. & Peterson, C. (1998). How does water get through roots? *J. Exp. Bot.*, 49; p. 775-788.
- Swarbrick, P., Schulze-Lefert, P., Scholes, J.D. (2006). Metabolic consequences of susceptibility and resistance in barley leaves challenged with powdery mildew. *Plant Cell Environ*, 29; p. 1061–1076.
- Szabados, L., & Savouré, A. (2010). Prolina: um aminoácido multifuncional *Trends Plant Sci*, 15; p. 89 – 97.

- Szczerba, M.W., Britto, D.T, Ali, S.A., Balkos, K.D., Kronzucker, H.J. (2008) NH_4^+ -stimulated and -inhibited components of K^+ transport in rice (*Oriza sativa* L.). *Journal of Experimental Botany*, 59; p. 3415-3423.
- Taey, D.K.A., AlAzawi, S., Husien, M. (2010). Effect of Spraying Acetyl Salicylic Acid on the Plant Tolerance for Salt Stress & Survival Percentage after Transplanting of Orange (*Citrus sinensis*). *Babylon Journal University - Pure and Applied science*, 18(4); p. 1513-1520.
- Takahashi, C., Ceccantini, G., Mercier, H. (2007). Differential capacity of nitrogen assimilation between apical and basal leaf portions of a tank epiphytic bromeliad. *Braz J Plant Physiol*, 19; p. 119–126.
- Takahashi, S., Seki, M., Ishida, J., Satou, M., Sakurai, T., Narusaka, M., Kamiya, A., Nakajima, M., Enju, A., Akiyama, K., Yamaguchi-Shinozaki, K., Shinozaki, K. (2004) Monitoring the expression profiles of genes induced by hyperosmotic, high salinity, and oxidative stress and abscisic acid treatment in *Arabidopsis* cell culture using a full-length cDNA microarray. *Plant Mol Biol*, 56; p. 29-55.
- Tamura, A. (2000). Evaluation of freezing tolerance of whole plants in komatsuna (*Brassica campestris* L.) and spinach (*Spinacia oleraceae* L.). *J. Jap. Soc. Hort. Sci.*, 69; p. 332–338.
- Tuncurk, R. & Tuncurk, M. (2006). Effects of different phosphorus levels on the yield and quality components of cumin (*Cuminum cyminum* L.). *Research Journal of Agriculture and Biological Sciences*, 2; p. 336-340.
- Tang, R.J., Zhao, F.G., Yang, Y., Wang, C., Li, K., Kleist, T.J., Lemaux, P.G., Luan, S., (2020). A calcium signalling network activates vacuolar K^+ remobilization to enable plant adaptation to low-K environments. *Nat. Plants*, 6. p. 384–393. <https://doi.org/10.1038/s41477-020-0621-7>.
- Tattersall, E., Grimplet, J., Deluc, L., Wheatley, M., Vincent, D., Osborne, C., Ergul, A., Lomen, E., Blank, R., Schlauch, K., Cushman, J. (2007). Cramer GR: Transcript abundance profiles reveal larger and more complex responses of grapevine to chilling

- compared to osmotic and salinity stress. *Funct Integr Genomics*, 7(4); p. 317-333.
10.1007/s10142-007-0051-x.
- Terrer, C., Jackson, R.B., Prentice, I.C. et al. (2020). Author Correction: Nitrogen and phosphorus constrain the CO₂ fertilization of global plant biomass. *Nat. Clim. Chang*, 10; p. 696–697. <https://doi.org/10.1038/s41558-020-0808-y>.
- Tripler, C., Kaushal, S., Likens, G., Walter, M. (2006). Patterns in potassium dynamics in forest ecosystems. *Ecology Letters*, 9; p. 451–466.
- Tundisi, J. (2003). *Água no século XXI: Enfrentando a escassez*. São Carlos: RiMa, IIE; p. 247.
- Tyerman, S., Wignes, J., Kaiser, B. (2017). Respostas da raiz hidráulica e aquaporina para N disponibilidade. *Plant Aquaporins. Sinalização e comunicação em Plantas*. Springer. p. 207-236.
- Tyerman, S., Bohnert, H., Maurel, C., Steudle, E., Smith, J. (1999). Plant aquaporins: their molecular biology, biophysics and significance for plant water relations. *Journal of Experimental Botany*, 50; p. 1055–1071.
- Upadhyaya, C., Venkatesh, J., Gururani, M., Asnin, L., Sharma, K., Ajappala, H., Park, S. (2011). Transgenic potato overproducing L-ascorbic acid resisted an increase in methylglyoxal under salinity stress via maintaining higher reduced glutathione level and glyoxalase enzyme activity. *Biotechnol Lett*, 33; p. 2297–2307.
- Usmani, M. M., Nawaz, F., Majeed, S. (2020). Sulfate-mediated drought tolerance in maize involves regulation at physiological and biochemical levels. *Scientific Reports*, 10; p. 1147. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-58169-2>.
- Vainola, A. (2000) Genetic and physiological aspects of cold hardiness in *Rhododendron*. Dissertation of masters. Department of Plant Biology Plant Breeding University of Helsinki FINLAND.
- Vale, F. R., Jackson, W. A., Volk, R.J. (1987). Potassium Influx into Maize Root System. *Plant Physiology*, 84; p. 1416-1420.

- Vieira, E. A., Centeno, D., Freschi, L., Silva, E., Braga, M. (2017). The dual strategy of the bromeliad *Pitcairnia burchellii* Mez to cope with desiccation. *Environmental and Experimental Botany*, 143; p. 135-148.
- Von Wirén, N., Gazzarrini, S., Frommer, W.B. (1997). Regulation of mineral nitrogen uptake in plants. *Plant and Soil*, The Hague, v.196; p. 191-199.
- Wang, M.Y., Siddiqi, M.Y., Glass, A. D. M. (1996). Interactions between K^+ and NH_4^+ : effects on ion uptake by rice roots. *Plant, Cell & Environment*, 19; p. 1037–1046.
- Wang, X., Gao, F., Bing, J., Sun, W., Feng, X., Ma, X., Zhou, Y., Zhang, G. (2019). Overexpression of the Jojoba Aquaporin Gene, ScPIP1, Enhances Drought and Salt Tolerance in Transgenic Arabidopsis. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(1); p. 153. <https://doi.org/10.3390/ijms20010153>.
- Wang, Y.Y., Hsu, P. K., Tsay, Y. F. (2012). Uptake, allocation and signaling of nitrate. *Trends in Plant Science*, 17; p. 458–467.
- Wang, Y., He, L., Li, H. D., Xu, J., Wu, W. H. (2010). Potassium channel alpha-subunit AtKCC1 negatively regulates AKT1-mediated K^+ uptake in Arabidopsis roots under low- K^+ stress. *Cell Res*, 20; p. 826–837. doi: 10.1038/cr.2010.74.
- Waraich, E., Muhammad, Y., Saifullah, U. (2011). Role of mineral nutrition in alleviation of drought stress in plants. *Article in Australian Journal of Crop Science*, 6; p. 764-777.
- Weatherle, Y. P. E. (1950). Studies in the water relations of the cotton plant I: the field measurements of water deficits in leaves. *New Phytologist*, Cambridge, 49; p. 81-97.
- Weatherley, P. E. (1950). Studies in the water relations of the cotton plant. *New Phytologist*, 49; p. 81-97.
- Weih, M., Nordh, N. E., Manzoni, S., Hoerber, S. (2021). Functional traits of individual varieties as determinants of growth and nitrogen use patterns in mixed stands of willow (*Salix* spp.). *Forest Ecology and Management*; V. 479.
- West, E. M. J., Smith, J. A. C., Winter, K. (2011). Photosynthesis, reorganized. *Science*, 332; p. 311– 312.

- Wilkinson, S., Bacon, M., Davies, W. (2007). Nitrate signalling to stomata and growing leaves: interactions with soil drying, ABA, and xylem sap pH in maize. *J. Exp. Bot.* 58; p. 1705–1716. doi: 10.1093/jxb/erm021.
- Winter, K., Aranda, J., Holtum J. (2005). Carbon isotope composition and water-use efficiency in plants with crassulacean acid metabolism. *Functional Plant Biology*, 32; p. 381–388.
- Winter, K., Garcia, M., Holtum, J. (2008). On the nature of facultative and constitutive CAM: environmental and developmental control of CAM expression during early growth of *Clusia*, *Kalanchoë* and *Opuntia*. *Journal of Experimental Botany*, 59; p. 1829–1840.
- Winter, K. & Tenhunen J. (1982). Light-stimulated burst of carbon dioxide uptake following nocturnal acidification in the Crassulacean acid metabolism plant *Kalanchoe daigremontiana*. *Plant Physiology*, 70; p. 1718-1722.
- Xu, J., Li, H., Chen, L., Wang, Y., Liu, L., He, L., Wu, W. (2006). A protein kinase, interacting with two Calcineurin B-like proteins, regulates K⁺ transporter AKT1 in *Arabidopsis*. *Cell* 125; p. 1347–1360. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2006.06.011>.
- Yang, X., Li, Y., Ren, B., Ding, L., Gao, C., Shen, Q. (2012). Drought-induced root aerenchyma formation restricts water uptake in rice seedlings supplied with nitrate. *Plant Cell Physiol*, 53; p. 495–504. doi: 10.1093/pcp/pcs003.
- Yilancioglu, K., Cokol, M., Pastirmaci, I., Erman, B., Cetiner, S. (2014). Oxidative stress is a mediator for increased lipid accumulation in a newly isolated *Dunaliella salina* strain. *PLoS ONE*, 9(3): e91957.
- Yue Bing, Weiya Xue, Lizhong Xiong, Xinqiao Yu, Lijun Luo, Kehui Cui, Deming Jin, Yongzhong Xing, Qifa Zhang. (2006). Base Genética de Resistência à Seca no Estágio Reprodutivo em Arroz: Separação da Tolerância à Seca da Prevenção à Seca. *Genética*, 172, Ed. 2, (2006); p. 1213–1228.
- Zeier, J. & Schreiber, L. (1998). Comparative investigation of primary and tertiary endodermal cell walls isolated from the roots of five monocotyledoneous species:

chemical composition in relation to fine structure. *Planta*, 206(1998); p. 349-361; 10.1007/s004250050410.

Zhao, W., Wang, Y., Zhou, Z., Meng, Y., Chen, B., Oosterhuis, D. M. (2012). Effect of Nitrogen Rates and Flowering Dates on Fiber Quality of Cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Journal of Experimental Agriculture International*, 2(2); p. 133-159.

Zimmermann, H., Hartmann, L., Schreiber, E. (2000). Steudle Chemical composition of apoplastic transport barriers in relation to radial hydraulic conductivity of corn roots (*Zea mays* L.). *Planta*, 210; p. 302-311; 10.1007/PL00008138.

Zörb, C., Senbayram, M., Peiter, E. (2014). Potassium in agriculture – status and perspectives. *Journal of Plant Physiology*, 171; p. 656-669.

Zotz, G. & Andrade, J. (1998). Relações hídricas de duas bromélias epifíticas co-ocorrentes. *Journal Plant Physiol*, 152 (1998); p. 545 – 554.

Zotz, G. & Thomas, V. (1999). How much water is in the tank? Model calculations for two epiphytic bromeliads. *Annals of Botany*, 83; p. 183–192.

Zotz, G. & Zotz, A. (2013). A distribuição sistemática de epífitas vasculares - uma atualização crítica. *J. Linn. Soc*, 171(2013); p. 453 – 481.

Zotz, G. (2016). *Plants on plants: The biology of vascular epiphytes*. Springer.