

DEISY JOHANA CUELLAR LOPEZ

**ETILENO MODULA O CRESCIMENTO, RENDIMENTO E QUALIDADE
NUTRICIONAL DO AMENDOIM (*Arachis hypogaea* L.) EM RESPOSTA À
PROFUNDIDADE DE PLANTIO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

Orientador: Dimas Mendes Ribeiro

**VIÇOSA - MINAS GERAIS
2023**

**Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Campus Viçosa**

T

C965e
2023

Cuellar Lopez, Deisy Johana, 1997-

Etileno modula o crescimento, rendimento e qualidade nutricional do amendoim (*Arachis hypogaea* L.) em resposta à profundidade de plantio / Deisy Johana Cuellar Lopez. – Viçosa, MG, 2023.

1 dissertação eletrônica (54 f.): il. (algumas color.).

Orientador: Dimas Mendes Ribeiro.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Biologia Vegetal, 2023.

Referências bibliográficas: f. 42-49.

DOI: <https://doi.org/10.47328/ufvbbt.2023.481>

Modo de acesso: World Wide Web.

1. Amendoim - Efeito do etileno. 2. Hormônios vegetais.
3. Amendoim - Cultivo. I. Ribeiro, Dimas Mendes, 1977-.
II. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de Biologia Vegetal. Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal.
III. Título.

CDD 22. ed. 633.368

DEISY JOHANA CUELLAR LOPEZ

ETILENO MODULA O CRESCIMENTO, RENDIMENTO E QUALIDADE
NUTRICIONAL DO AMENDOIM (*Arachis hypogaea* L.) EM RESPOSTA À
PROFUNDIDADE DE PLANTIO

Dissertação apresentada à Universidade Federal de
Viçosa, como parte das exigências do Programa de
Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal, para
obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 17 de julho de 2023.

Assentimento:

Deisy Johana Cuellar Lopez

Deisy Johana Cuellar Lopez

Autora

Dimas Mendes Ribeiro

Dimas Mendes Ribeiro

Orientador

**Aos meus pais Juan e Fidelia, meus irmãos Fredy, Yulied,
Fernanda e Alejandro, e meu namorado Andrés,
pelo amor e apoio incondicional.
Vocês são minha força e motivação na vida.**

Dedico.

AGRADECIMENTOS

A Deus pelas bênçãos recebidas e por guiar cada etapa da minha vida.

Ao Professor Dimas Mendes Ribeiro pela orientação, pelo apoio e contribuições para o desenvolvimento deste trabalho.

Aos amigos do Laboratório de Crescimento e Desenvolvimento de Plantas, Lúbia, Carla, Anny, Thaline, Gennaina, Victor e Thiago, pelos bons momentos compartilhados, pela amizade e disposição de me ajudar sempre.

Ao professor Agustin Zsögön e a Doutora Thaline Pimenta pela participação na banca e sugestões ao trabalho.

À Universidade Federal de Viçosa e ao Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal, pelo suporte para a realização deste trabalho e pela oportunidade de realizar meu mestrado.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de estudos.

A minha família pelo apoio incondicional, amor, conselhos e por estar sempre ao meu lado mesmo à distância. Sem vocês essa conquista não seria possível.

A Andrés, pelo amor e apoio incondicional, por se aventurar comigo neste caminho.

Aos amigos que Viçosa me deu, Elen e Wesley, pela amizade, carinho e apoio sempre.

Aos meus amigos da Colômbia, especialmente Laura, pela amizade e apoio durante essa jornada mesmo à distância.

A todas as pessoas que de alguma forma tornaram possível o desenvolvimento deste trabalho e contribuíram para a realização deste sonho, embora não estejam aqui mencionadas, tem meu mais profundo agradecimento.

Muito obrigada!

RESUMO

LOPEZ, Deisy Johana Cuellar, M.Sc, Universidade Federal de Viçosa, julho de 2023. **Etileno modula o crescimento, rendimento e qualidade nutricional do amendoim (*Arachis hypogaea* L.) em resposta à profundidade de plantio.** Orientador: Dimas Mendes Ribeiro.

O amendoim é uma importante cultura agrônômica que serve como fonte de óleo e proteína em todo o mundo. A profundidade de semeadura desempenha um papel importante no estabelecimento da planta e na produtividade da cultura. Têm-se indicações de que o etileno promove a germinação e estabelecimento das plântulas de amendoim. Entretanto, o mecanismo pelo qual tal fenômeno ocorre e se há alguma relação com a profundidade de plantio são hipóteses ainda não examinadas. Assim, o presente estudo objetivou investigar as ações integrativas entre o etileno e a profundidade de plantio no controle do crescimento e desenvolvimento do amendoim. Neste contexto, sementes de amendoim cultivar ‘IAPAR 25’ e ‘Tatu-53’ foram semeadas em condição de campo nas profundidades de 0,5, 2,5, 5, 10 e 15 cm e avaliou-se os parâmetros morfológicos, fisiológicos, metabólicos e de produção. Quando comparado com as plântulas desenvolvidas à profundidade de 5,0 cm, observou-se que a profundidade de plantio de 0,5 cm promoveu uma maior produção de etileno e ACC na parte aérea das mudas, induzindo um menor alongamento do epicótilo e hipocótilo das plântulas de ambas cultivares. Por outro lado, plântulas desenvolvidas a partir de sementes à profundidade de 15 cm apresentaram redução na produção de etileno e ACC, com maior alongamento do epicótilo e hipocótilo, em relação as plântulas desenvolvidas a 5,0 cm. Ademais, quando comparado com a profundidade de plantio de 5,0 cm, os tratamentos de semeadura rasa (0,5 cm) e semeadura profunda (15 cm) promoveram uma redução na taxa de assimilação líquida de carbono, nas concentrações de açúcares nas folhas, bem como redução do número de folhas, área foliar e biomassa foliar. Além disso, promoveram uma redução no número e comprimento de raízes laterais, no rendimento de vagens e sementes bem como na concentração de minerais como Ca, S, Cu e Zn nas sementes. Esses resultados sugerem que as alterações observadas na profundidade de plantio rasa estejam associadas ao efeito do etileno, que em altas concentrações inibe o crescimento da planta, afetando a partição de carbono e o desenvolvimento e produção do amendoim. As mudanças observadas na maior profundidade de plantio podem ser efeitos induzidos pelo maior tempo que as plântulas levaram para emergir do solo e ganhar capacidade fotoautotrófica. Alternativamente, a menor produção de etileno das plantas à profundidade de 15 cm pode ter afetado negativamente o desenvolvimento das plantas de amendoim. Além

disso, as plantas de ambas cultivares desenvolvidas a partir de sementes à profundidade de 5,0 cm apresentaram melhor performance no desenvolvimento da planta, no rendimento de vagens e sementes assim como na qualidade nutricional do grão em relação às profundidades de 0,5, 2,5, 10 e 15 cm. Juntos, os resultados do presente estudo indicam que as plantas de amendoim têm a produção de etileno alterada em função da profundidade de plantio, desencadeando respostas morfofisiológicas e metabólicas nas etapas iniciais de crescimento que refletem na produção e qualidade do grão ao final do ciclo da cultura.

Palavras-chave: Hormônios. Comprimento do hipocótilo. Expansão celular. Produção de amendoim. Fonte-dreno.

ABSTRACT

LOPEZ, Deisy Johana Cuellar, M.Sc, Universidade Federal de Viçosa, July 2023. **Ethylene modulates peanut (*Arachis hypogaea* L.) growth, yield and nutritional quality in response to planting depth.** Advisor: Dimas Mendes Ribeiro.

Peanut is an important agronomic crop that serves as a source of oil and protein worldwide. Sowing depth plays an important role in plant establishment and crop productivity. There are indications that ethylene promotes the germination and establishment of peanut seedlings. However, the mechanism by which this phenomenon occurs and whether there is any relationship with planting depth are hypotheses that have not yet been examined. Thus, the present study aimed to investigate the integrative actions between ethylene and planting depth in controlling peanut growth and development. In this context, 'IAPAR 25' and 'Tatu-53' peanut cultivar seeds were sown in field conditions at depths of 0.5, 2.5, 5, 10 and 15 cm and the morphological, physiological, metabolism and production. When compared with the seedlings developed at a depth of 5.0 cm, it was observed that the planting depth of 0.5 cm promoted a greater production of ethylene and ACC in the aerial part of the seedlings, inducing a smaller elongation of the epicotyl and hypocotyl of the seedlings. seedlings of both cultivars. On the other hand, seedlings developed from seeds at a depth of 15 cm showed a reduction in ethylene and ACC production, with greater epicotyl and hypocotyl elongation, in relation to seedlings developed at 5.0 cm. Furthermore, when compared to a planting depth of 5.0 cm, the shallow sowing (0.5 cm) and deep sowing (15 cm) treatments promoted a reduction in the net carbon assimilation rate, in the sugar concentrations in the leaves, as well as a reduction in the number of leaves, leaf area and leaf biomass. In addition, they promoted a reduction in the number and length of lateral roots, in the yield of pods and seeds, as well as in the concentration of minerals such as Ca, S, Cu and Zn in the seeds. These results suggest that the changes observed in shallow planting depth are associated with the effect of ethylene, which at high concentrations inhibits plant growth, affecting carbon partitioning and peanut development and production. The changes observed in greater planting depth may be effects induced by the longer time that seedlings took to emerge from the soil and gain photoautotrophic capacity. Alternatively, the lower ethylene production of plants at a depth of 15 cm may have negatively affected the development of peanut plants. In addition, the plants of both cultivars developed from seeds at a depth of 5.0 cm showed better performance in plant development, pod and seed yield as well as nutritional quality of the grain in relation to depths of 0.5, 2.5, 10 and 15 cm. Together, the

results of this study indicate that peanut plants have altered ethylene production as a function of planting depth, triggering morphophysiological and metabolic responses in the early stages of growth that reflect on the production and quality of the grain at the end of the crop cycle .

Keywords: Hormones. Hypocotyl length. Cell expansion. Peanut production. Source-sink.

LISTA DE SÍMBOLOS E ABREVIATURAS

ACC = Ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico

ACS = Sintase do ACC

ACO = Oxidase do ACC

1-MCP = 1-metilciclopropeno

A = Taxa de assimilação líquida de CO₂

R_D = Respiração no escuro

DPV = Déficit de Pressão de Vapor

P = Fosforo

K = Potássio

S = Enxofre

Ca = Calcio

Mg = Magnésio

Mn = Manganês

Cu = Cobre

Zn = Zinco

Fe = Ferro

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	11
2. HIPÓTESE	15
3. OBJETIVO	15
4. MATERIAIS E MÉTODOS.....	15
4.1 Material vegetal e condições de cultivo	15
4.2. Experimento I. Avaliação do desenvolvimento vegetativo das plântulas de amendoim... 16	
4.2.1 Quantificação de etileno em plântulas de amendoim	16
4.2.2 Quantificação de ACC em plântulas de amendoim.....	17
4.2.3 Determinação de parâmetros morfológicos em plântulas de amendoim.....	17
4.2.4 Avaliação dos parâmetros fotossintéticos.....	18
4.2.5 Determinação de metabólitos	18
4.3 Experimento II. Avaliação do desenvolvimento reprodutivo das plantas de amendoim. .. 19	
4.3.1 Determinação de parâmetros de produção.....	19
4.3.2 Determinação de macro e micronutrientes na semente	19
4.3.3 Determinação de metabólitos	19
4.4 Delineamento experimental e análise estatística	20
5. RESULTADOS	21
5.1 Regulação do crescimento vegetativo e produção de etileno em resposta à profundidade de plantio	21
5.2 Influência da profundidade de plantio no desenvolvimento da raiz primária e lateral.....	27
5.3 Efeito da profundidade de plantio na produção de vagens e sementes e na composição mineral do grão.....	28
6. DISCUSSÃO	33
7. CONCLUSÕES.....	40
REFERÊNCIAS	42
Material suplementar	50

1. INTRODUÇÃO

O amendoim (*Arachis hypogaea* L.) é uma espécie oleaginosa endêmica da América do Sul, suas sementes são ricas em óleo (48–50%), proteína (25–28%), carboidratos (10–20%) e são uma excelente fonte de aminoácidos, vitaminas e minerais, sendo amplamente utilizadas na indústria de alimentos devido à sua alta qualidade nutricional (Hamza et al., 2021; Xie et al., 2022; Zhou et al., 2022). Ademais, o amendoim é a 13^a cultura alimentar mais importante do mundo e a terceira cultura de oleaginosas de importância econômica (Kadirimangalam et al., 2022; Li et al., 2022). Em 2021, a produção mundial de amendoim foi de 50,3 milhões de toneladas (USDA, 2022). A China é o maior produtor de amendoim do mundo, com uma produção anual de 17,5 milhões de toneladas (Zhou et al., 2022). O Brasil é o 13^a produtor mundial, com uma produção de 718 mil toneladas (USDA, 2022), sendo o estado de São Paulo o principal produtor de amendoim, responsável por 90% da produção nacional (Silva et al., 2022).

O amendoim difere da maioria das outras espécies de plantas devido ao seu crescimento reprodutivo geocárpico (Jain et al., 2011; Zhang et al., 2016). As flores são produzidas na parte aérea da planta, mas a formação do fruto é subterrânea (Figura 1) (Liu et al., 2019; Li et al., 2020). Após a fertilização da flor, as células do meristema intercalar localizadas na região basal do ovário alongam-se e formam um órgão especializado conhecido como ginóforo (Xia et al., 2013; Kumar et al., 2019). O ginóforo se alonga em direção ao solo para o desenvolvimento da vagem subterrânea (Figura 1) (Zhu et al., 2013; Peng et al., 2013). Por fim, os frutos amadurecem em sementes de amendoim na orientação horizontal (Li et al., 2013; Liu et al., 2022). Entretanto, a falha na penetração do ginóforo no solo leva ao aborto das sementes do amendoim, impactando negativamente a produção de amendoim (Chen et al., 2013; Zhu et al., 2014). Além disso, o amendoim é uma espécie de germinação hipógea e a

ocorrência de maiores taxas de produção de etileno foram associadas com o aumento da germinação de suas sementes (Whitehead & Nelson, 1992).

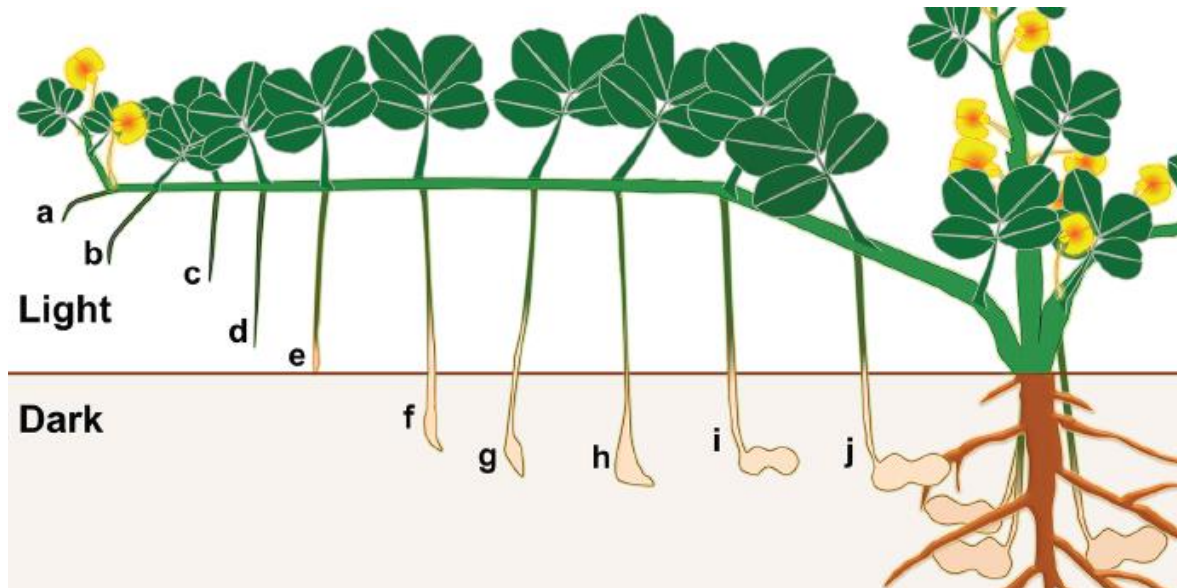


Figura 1. Representação de mudanças morfológicas da planta de amendoim associadas ao desenvolvimento de ginóforos e vagens. (a–b) resposta gravitrópica; (c–d) alongamento do ginóforo; (e) ginóforos tocando o solo que impactam o estímulo mecânico; (f–h) reorientação da ponta do ginóforo contra a gravidade; (i–j) inchaço das vagens e formação de sementes (Kumar et al., 2019).

O etileno é um hormônio gasoso que regula muitos processos de crescimento e desenvolvimento das plantas, incluindo germinação de sementes, emergência de plântulas e esverdeamento de cotilédones, bem como o crescimento da raiz primária e desenvolvimento da raiz lateral através da interação com a auxina (Corbineau et al., 2014; Houben & Van de Poel, 2019). O efeito marcante imposto pelo etileno em plântulas é a chamada “resposta tripla”, caracterizada por inibição do alongamento do hipocótilo e da raiz, crescimento radial das células do hipocótilo e curvatura acentuada do gancho apical (Shen et al., 2016; Kong et al., 2018; Zhang et al., 2018). Essas mudanças morfológicas desempenham um papel crítico na proteção das plântulas à medida que emergem do solo (Wu et al., 2020). A biossíntese de etileno envolve a conversão de S-adenosil-metionina (SAM) em ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico (ACC), catalisado pela enzima sintase do ACC (ACS), e oxidação subsequente de

ACC a etileno, catalisada pela oxidase do ACC (ACO) (Jeong et al., 2016; Hu et al., 2017; Ahmadizadeh et al., 2020). Após a percepção do etileno por uma família de receptores localizados no retículo endoplasmático, a transdução do sinal de etileno envolve os fatores de transcrição ETHYLENE INSENSITIVE 3 (EIN3) e EIN3-Like 1 (EIL1) que se ligam em promotores de genes de resposta ao regulador gasoso (Shi et al., 2016; Ahammed et al., 2020).

Alguns poucos estudos têm mostrado que o etileno parece controlar o estabelecimento e a sobrevivência das plântulas no solo (Zhong et al., 2014; Li et al., 2021). Neste contexto, o etileno parece desempenhar um papel vital na regulação do desenvolvimento vegetativo, atuando como um modulador da expansão e divisão celular na parte aérea durante a emergência das plântulas do solo (Ahammed & Li, 2022). O etileno, também, é conhecido por promover alterações morfológicas no sistema radicular de plântulas (Okamoto et al., 2008), inibindo o crescimento da raiz primária e o desenvolvimento da raiz lateral ao aumentar a biossíntese de auxina no ápice da raiz (Ahammed et al., 2020), seguido pelo subsequente transporte de auxina para a zona de alongamento da raiz, onde o acúmulo de auxina limita a expansão celular (Ruzicka et al., 2007; Swarup et al., 2007). Além disso, a profundidade de plantio apresenta a capacidade de alterar a produção de etileno das sementes, influenciando assim, a germinação e o crescimento das plântulas (Zhong et al., 2014; Li et al., 2021). Em conjunto, estes resultados mostram uma flexibilidade do regulador gasoso no controle do crescimento e desenvolvimento das plantas. Até o momento, no entanto, não é conhecido se o etileno constitui um dos fatores fundamentais para o estabelecimento e desenvolvimento do amendoim em resposta a diferentes profundidades de plantio.

O estabelecimento de plântulas inicia-se com a germinação da semente, seguido da emergência e desenvolvimento heterotrófico, e finaliza-se com o desenvolvimento autotrófico das plântulas (Gommers & Monte, 2018). Por sua vez, o alongamento do hipocótilo é um processo importante durante a germinação das sementes e o estabelecimento das plântulas,

sendo fortemente influenciado por hormônios como auxina e etileno (Yu & Huang, 2017; Zhang et al., 2021). O etileno regula o alongamento do hipocótilo tanto na luz quanto no escuro via ação da proteína EIN3 (Liang et al., 2012; Zhong et al., 2012; Yu et al., 2013). A proteína EIN3 tem sido relatada como integradora chave de sinais ambientais e internos que controlam o desenvolvimento das plântulas durante a emergência do solo por meio da regulação das proteínas PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR 3 (PIF3) e CONSTITUTIVE PHOTOMORPHOGENESIS 1 (COP1) (Shi et al., 2016; Liu et al., 2017; Harkey et al., 2019; Ahammed et al., 2020).

Alguns trabalhos sobre a influência da biossíntese de etileno e da profundidade de plantio no desenvolvimento das plântulas têm produzido resultados interessantes. Por exemplo, em resposta a profundidade de plantio plântulas de *Arabidopsis thaliana* exibiram um aumento na biossíntese de etileno, que foi essencial para o estabelecimento (Zhong et al., 2014). Wu et al. (2020) têm sugerido que o etileno pode induzir importantes mudanças morfológicas no hipocótilo de *Arabidopsis thaliana* que, provavelmente, aumentaria a capacidade das plântulas para superar a resistência física durante a emergência do solo. Li et al. (2021) verificaram um aumento da biossíntese de etileno em plântulas de algodão (*Gossypium hirsutum*) em função do aumento da profundidade de semeadura. Assim, a profundidade de semeadura pode influenciar a capacidade de emergência e o estabelecimento das plântulas (Nadeem et al., 2018). Nesse contexto, Zhen et al. (2021) relataram que a taxa de emergência de plântulas de amendoim diminuiu com o aumento da profundidade de semeadura, mas tanto o alongamento do hipocótilo como a taxa de crescimento das plântulas aumentaram com o aumento da profundidade de plantio. Ademais, a produção de amendoim mostrou-se maior quando as sementes foram semeadas na profundidade de 5 cm em relação a profundidade de 3 cm e 15 cm.

Uma análise dos resultados acima leva a uma visão de como o etileno poderia estar controlando o desenvolvimento das plântulas. Permanece a lacuna sobre o papel do etileno e da profundidade de plantio na regulação do estabelecimento e desenvolvimento das plantas, particularmente no amendoim. Assim, neste trabalho propôs-se investigar se o etileno e a profundidade de plantio afetam o desenvolvimento e a produção da planta de amendoim cultivada em campo.

2. HIPÓTESE

A profundidade de plantio altera a biossíntese de etileno e leva mudanças no desenvolvimento e produção da planta de amendoim.

3. OBJETIVO

O presente trabalho objetivou avaliar o efeito da biossíntese do etileno no desenvolvimento da planta e na produção de plantas de amendoim cultivadas em campo em resposta à profundidade de plantio.

4. MATERIAIS E MÉTODOS

4.1 Material vegetal e condições de cultivo

Foram realizados dois experimentos independentes, objetivando avaliar a influência do etileno e da profundidade de semeadura no estágio vegetativo e reprodutivo de plantas de amendoim. Os experimentos foram conduzidos na Unidade de Ensino Pesquisa e Extensão-Fundão: Horta Nova da Universidade Federal de Viçosa. Sementes de amendoim cultivar

‘IAPAR 25’ e ‘Tatu-53’, amplamente cultivadas no Brasil, foram semeadas nas profundidades de 0,5, 2,5, 5, 10 e 15 cm em solo classificado com argiloso (IN SPA/MAPA 02/2008). As características químicas do solo são descritas na Tabela S1. A irrigação foi feita diariamente de forma a manter-se a umidade do solo próxima à capacidade de campo. No decorrer do trabalho experimental, quando necessário, foi feito o controle de pragas e doenças, obedecendo às recomendações para a cultura do amendoim. Além disso, foi feita a adubação ao começo do período de floração, aproximadamente 30 dias após da semeadura.

4.2. Experimento I. Avaliação do desenvolvimento vegetativo das plântulas de amendoim.

4.2.1 Quantificação de etileno em plântulas de amendoim

Sementes de amendoim foram semeadas em condição de campo nas profundidades de 0,5, 2,5, 5, 10 e 15 cm. Para a determinação do etileno, após 7 dias de plantio as plântulas foram removidas do solo e separadas da raiz, a parte aérea foi lavada com água destilada e transferida para frascos Erlenmeyer de 50 ml de capacidade, contendo ao fundo, duas camadas de papel de filtro Whatman nº 1 umedecidos com água destilada. Após 2 h de incubação, o etileno emanado pelas plântulas foi quantificado de acordo com a técnica descrita por Saltveit & Yang (1987). As amostras foram injetadas em um cromatógrafo a gás Hewlett-Packard 5890, serie II (USA), equipado com um detector de ionização de chama e uma coluna de aço inoxidável, empacotada com Porapak-N (80-100 mesh). A determinação do etileno foi feita comparando-se as áreas das amostras obtidas no Software Peak-2 Simple com áreas de picos de uma mistura padrão de etileno de concentração conhecida.

4.2.2 Quantificação de ACC em plântulas de amendoim

Para avaliar-se o efeito do ACC, precursor imediato do etileno, sobre o desenvolvimento da área foliar das plântulas, amostras de folhas de plântulas de amendoim desenvolvidas às profundidades de 0,5, 2,5, 5, 10 e 15 cm foram coletadas após 15 dias de plantio e o ACC foi quantificado de acordo com a técnica descrita por Bulens et al. (2011). A extração do ACC foi feita triturando-se amostras de folhas em almofariz com pistilo, com 10 ml de etanol (80%) e 5% (m/v) polivinil-polipirrolidona (PVPP). Após centrifugação do extrato original, o sobrenadante foi utilizado para quantificar o ACC por conversão química para etileno (Bulens et al., 2011).

4.2.3 Determinação de parâmetros morfológicos em plântulas de amendoim

Após 15 dias de desenvolvimento das plantas de amendoim desenvolvidas a partir de sementes semeadas em condição de campo nas profundidades de 0,5, 2,5, 5, 10 e 15 cm foram determinados a área foliar das plântulas, mensurada com um medidor de área LI-3100 (Li-Cor, Lincoln, NE, USA), e o número de folhas completamente expandidas. O comprimento do epicótilo, hipocótilo e raiz principal foram determinados com o auxílio de uma régua. As medidas de volume, número e comprimento total de raízes laterais foram realizadas usando o software de processamento de imagem WinRhizo Pro (Regent Instruments Inc; Quebec, Canadá). Os órgãos das plantas foram secos em estufa de circulação forçada, a 70°C, até atingir peso constante. Posteriormente, a massa seca das folhas, epicótilo, hipocótilo e raízes foram determinadas.

4.2.4 Avaliação dos parâmetros fotossintéticos

A taxa de assimilação líquida de carbono (A) foi mensurada na terceira folha completamente expandida, entre 9 h e 11 h, utilizando um analisador de gases a infravermelho modelo LI 6400 XT (LI-COR, Lincoln, NE, USA). As condições na câmara foram controladas em 25°C, DPV de *c.* 1,0 KPa, intensidade luminosa de 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e 410 $\mu\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1} \text{ar}$. A taxa de respiração mitocondrial no escuro (R_D) foi quantificada na terceira folha completamente expandida de acordo com Niinemets et al. (2006).

4.2.5 Determinação de metabólitos

Para verificar a influência dos tratamentos no desenvolvimento da planta, açúcares solúveis foram determinados nas folhas das plantas com 15 dias de idade. As amostras de folhas foram coletadas ao final do período de luz e imediatamente congeladas em nitrogênio líquido e armazenadas a - 80°C, até análise. Uma fração (50 mg) das amostras liofilizadas foi colocada em eppendorfs de 2 mL, onde foi acrescentado 700 μL de metanol e submetidas a agitação vigorosa. Posteriormente os eppendorfs foram levados ao Termomix à 80°C por 20 minutos e centrifugados a 13000 g por 15 minutos. Na fração solúvel em metanol, foram determinados os níveis de açúcares solúveis. Os sobrenadantes foram recolhidos em novos eppendorf e lavados com 375 μL de clorofórmio e 750 μL de água miliQ e centrifugados a 13000 g, a 4°C, por 15 minutos. Glicose, frutose e sacarose foram determinadas usando-se um ensaio de substrato enzimático contínuo (Cross et al., 2006).

4.3 Experimento II. Avaliação do desenvolvimento reprodutivo das plantas de amendoim.

4.3.1 Determinação de parâmetros de produção

Para a determinação dos parâmetros de produção do amendoim, as plantas desenvolvidas em condição de campo foram coletadas e separadas em raízes, parte aérea e frutos ao final do ciclo da cultura, 140 dias após da semeadura. O material vegetal foi submetido à secagem em estufa a 70°C com circulação forçada de ar, até atingir peso constante. Com base no valor de biomassa seca, obtido para cada uma das diferentes partes, foram estimados os parâmetros agrônômicos: Rendimento em casca, rendimento em semente, peso de 100 sementes, porcentagem do rendimento em semente.

4.3.2 Determinação de macro e micronutrientes na semente

Amostras de sementes foram lavadas em água destilada, acondicionados em sacos de papel e levadas para secar em estufa de circulação forçada, a 65°C. Após secagem, as amostras foram maceradas utilizando um almofariz e pistilo. Para quantificar as concentrações de minerais as amostras foram submetidas a digestão nitro-perclórica (65% e 70%), e analisadas em espectrofotômetro de emissão ótica em plasma induzido (ICP-OES, Perkin Elmer Optima 3000 DV) conforme descrito por Perkin Elmer (1993).

4.3.3 Determinação de metabólitos

Para verificar a influência dos tratamentos no desenvolvimento do fruto, as concentrações de proteínas e aminoácidos totais foram determinados na semente aos 140 dias

após da semeadura. Uma fração (50 mg) das amostras liofilizadas foi colocada em eppendorfs de 2 mL, onde foi acrescentado 700 µL de metanol e submetidas a agitação vigorosa. Posteriormente os eppendorfs foram levados ao Termomix à 80°C por 20 minutos e centrifugados a 13000 g por 15 minutos. Na fração solúvel em metanol, foram determinados os níveis de aminoácidos totais. Os sobrenadantes foram recolhidos em novos eppendorf e lavados com 375 µL de clorofórmio e 750 µL de água miliQ e centrifugados a 13000 g, a 4°C, por 15 minutos. O conteúdo de aminoácidos totais foi quantificado de acordo com Gibon et al. (2006). Em uma microplaca foi adicionado 25 µL do extrato metanólico, 25 µL de metanol 70%, 50 µL de tampão citrato pH 5,2 acrescidos de ácido ascórbico 0,2% (p/v) e 100 µL de ninhidrina 1% (p/v) em metanol 70% (v/v), em cada poço. A microplaca foi incubada no escuro por 20 minutos a 95°C e centrifugada por 15 segundos a 12800 g. Posteriormente, foi feita a leitura da placa no comprimento de onda de 570 nm. Para a determinação de aminoácidos totais foi feita uma curva de calibração utilizando leucina como padrão. Para a determinação de proteínas totais foi utilizado a técnica de Bradford (1976), com algumas modificações (Ramagli & Rodriguez, 1985).

4.4 Delineamento experimental e análise estatística

O delineamento experimental foi em blocos casualizados em esquema de parcelas subdivididas; a parcela principal foi a cultivar, e a sub parcela foi a profundidade de plantio das sementes, com três repetições (Figura 2). A subparcela foi composta por 5 linhas de 3 m de comprimento. Para a amostragem de campo aos 15 e 140 dias após o plantio, o conjunto de todas as plantas (11-15 plantas) de cada parcela foi tratado como repetição. Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA), usando a profundidade de plantio das sementes em cada cultivar como um fator. As comparações entre médias foram feitas utilizando-se o teste

parte aérea das plântulas. O alongamento da parte aérea das plântulas mostrou uma forte correlação negativa com a produção de etileno em ambas as cultivares (Figura 3a, b). Neste contexto, as plântulas desenvolvidas na profundidade de 15 cm mostraram uma redução de 82% e 78% na produção de etileno na cultivar Tatu-53 e IAPAR 25, respectivamente, quando comparada com a profundidade de 0,5 cm (Figura 3a, b). No entanto, o crescimento da parte aérea foi aumentado em 6 vezes nas plântulas desenvolvidas na profundidade de 15 cm em relação a 0,5 cm nas duas cultivares (Figura 3a, b). Além disso, o crescimento em comprimento da parte aérea das plântulas foi progressivamente inibido com a redução da profundidade de plantio (Figura 3a, b). Essa redução do crescimento pode estar associada com a maior produção de etileno nas profundidades menores.

Diante desses resultados, avaliou-se o efeito da profundidade de plantio no crescimento do epicótilo e hipocótilo das plântulas. Em comparação com as plântulas cultivadas nas profundidades mais rasas (0,5 e 2,5 cm), as plântulas de ambas cultivares que cresceram nas profundidades maiores exibiram uma morfologia caracterizada por epicótilos e hipocótilos mais alongados (Figura 3c, d). Além disso, observou-se que essas mudanças morfológicas aumentavam gradualmente com o aumento da profundidade de plantio. Considerando a cv. Tatu-53, a profundidade de 15 cm promoveu um aumento de 3 vezes no comprimento do epicótilo e de 9 vezes no comprimento do hipocótilo (Figura 3c, d). Em relação à cv. IAPAR 25, a profundidade de 15 cm também promoveu um aumento de 3 vezes no comprimento do epicótilo e 11 vezes no comprimento do hipocótilo, quando comparadas com a profundidade de 0,5 cm (Figura 3c, d). No entanto, na biomassa do epicótilo houve diferenças apenas na profundidade de 10 cm na cv. Tatu-53 com um aumento de 48% na massa seca em comparação com a profundidade de 0,5 cm (Figura 3e). A biomassa do hipocótilo mostrou-se aumentada em 2,8 vezes para a cv. Tatu-53 e em 3,3 vezes para a cv. IAPAR 25 na profundidade de 15 cm em comparação com a profundidade de 0,5 cm (Figura 3f). Juntos, esses resultados sugerem

que a profundidade de plantio pode alterar a biossíntese de etileno e induzir respostas de crescimento em plântulas de amendoim, regulando o comprimento da parte aérea e alongamento do hipocótilo.

Examinou-se, também, o efeito das profundidades de plantio no tempo de emergência das plântulas. Verificou-se que o tempo de emergência das plântulas aumentou com o aumento da profundidade de plantio (Figura 4a). A profundidade de 15 cm aumentou o tempo de emergência em 5 vezes na cv. Tatu-53 e em 6 vezes na cv. IAPAR 25 em comparação com a profundidade de 0,5 cm (Figura 4a). Por outro lado, foi observada uma diminuição no crescimento da parte aérea das plantas cultivadas na menor (0,5 cm) e maior (15 cm) profundidade de plantio, as quais exibiram uma redução no número de folhas, área foliar e biomassa foliar, quando comparada as profundidades de 2,5, 5 e 10 cm (Figura 4b, c, d). As mudas desenvolvidas na profundidade de 5 cm apresentaram um aumento na área foliar e biomassa foliar de 67% e 53% para a cv. Tatu-53, respectivamente, e de 56% e 86% para a cv. IAPAR 25, respectivamente, em relação a profundidade de 0,5 cm (Figura 4c, d). Dado que a maior parte da biomassa vegetal é derivada da fotossíntese, foi avaliado o desempenho fotossintético. Quando comparado com a profundidade de 0,5 cm, a taxa de assimilação de carbono das plântulas aumentou em 21% para a cv. Tatu-53 e em 17% para a cv. IAPAR 25 nas profundidades de 2,5 cm e 5 cm, respectivamente (Figura 4e). Além disso, a fotossíntese foi reduzida nas plantas cultivadas na menor (0,5 cm) e maior (15 cm) profundidade de plantio em relação á profundidade de 5 cm (Figura 4e). Por outro lado, a respiração da parte aérea das plantas não foi afetada pelas profundidades de plantio para ambas cultivares (Figura 4f).

Para investigar ainda mais a relação entre a profundidade de plantio e o etileno na regulação do crescimento das plantas de amendoim, foi realizada a caracterização metabólica das folhas, determinando as concentrações de açúcares totais e de ACC. Observou-se que na profundidade de 2,5 cm os níveis de açúcares totais nas folhas aumentaram em 40% para a cv.

Tatu-53 e em 62% para a cv. IAPAR 25 em comparação com a profundidade de 0,5 cm (Figura 4g). Além disso, a profundidade de 5 cm também promoveu um aumento nos níveis de açúcares na cv. IAPAR 25, quando comparada a profundidade de 0,5 cm (Figura 4g). Ademais, a produção de açúcares mostrou-se reduzida nas plantas cultivadas a profundidade de 10 cm e 15 cm em ambas cultivares em relação as profundidades de 2,5 cm e 5 cm (Figura 4g). Por outro lado, a produção de ACC nas folhas foi progressivamente inibida com o aumento da profundidade de plantio (Figura 4h). As plantas desenvolvidas na profundidade de 15 cm exibiram uma redução de 68% e 69% na produção de ACC na cv. Tatu-53 e cv. IAPAR 25, respectivamente, em comparação com a profundidade de 0,5 cm (Figura 4h).

Para elucidar se as respostas de crescimento na parte aérea das plantas de amendoim estavam associadas principalmente a biossíntese de etileno, plantas de amendoim desenvolvidas a profundidade de plantio de 5 cm foram tratadas com ethrel, uma substância liberadora de etileno, e com 1-metilciclopropeno (1-MCP), um inibidor da ação do etileno. As plantas tratadas com ethrel e com 1-MCP mostraram uma redução da área foliar e biomassa foliar nas duas cultivares em comparação com as plantas controle (Figura S2). No entanto, o efeito inibitório induzido pelo ethrel e 1-MCP na área foliar foi superado quando mudas de amendoim foram tratadas com ethrel + 1-MCP (Figura S2). Esses resultados sugerem que tanto o etileno como o ACC estão envolvidos na regulação das respostas de crescimento da parte aérea e no metabolismo das folhas de plantas de amendoim.

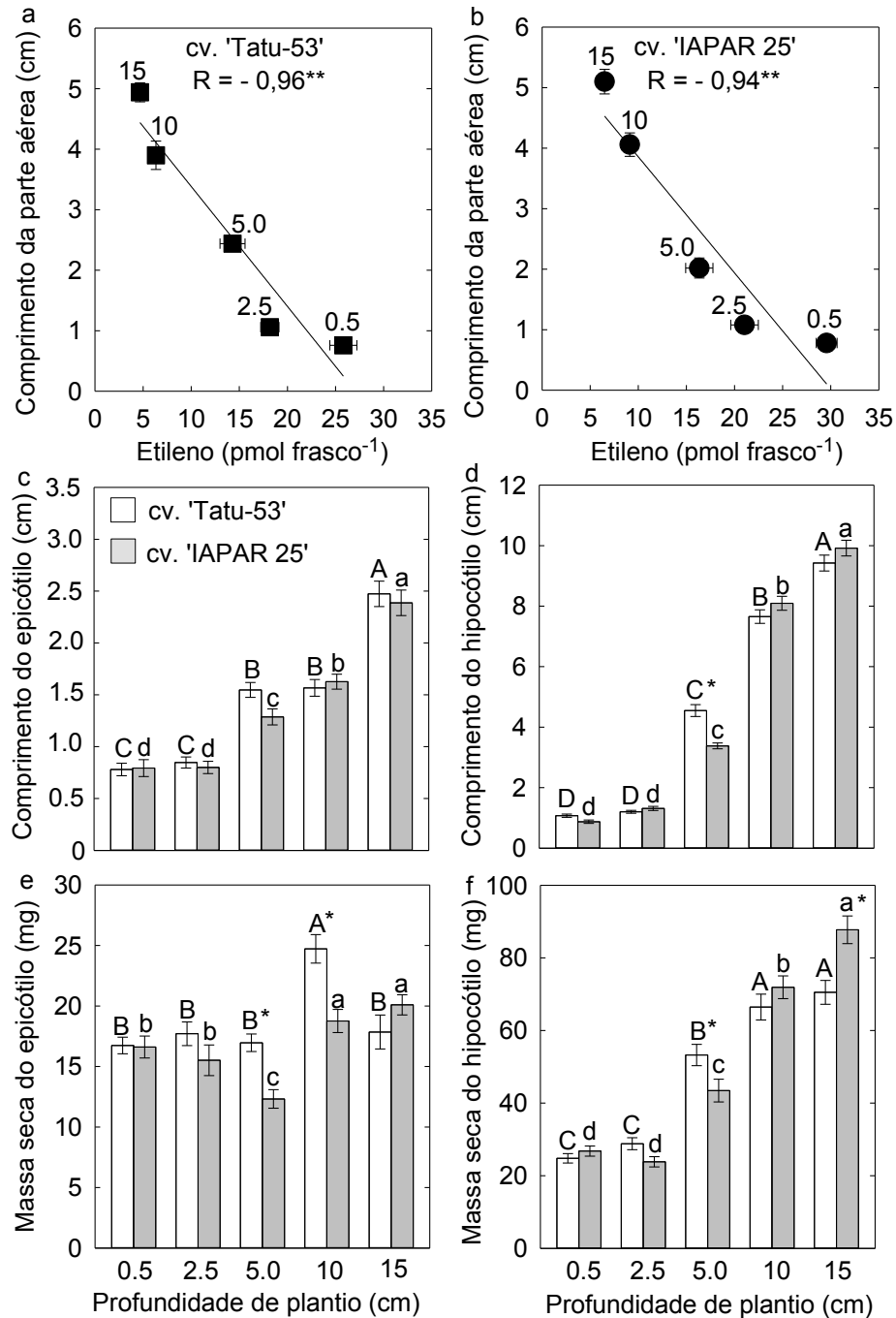


Figura 3. Efeito da profundidade de plantio no crescimento e produção de etileno em plântulas de amendoim. Números denotam a profundidade de plantio em cm. Relação entre etileno e comprimento das plântulas para (a) cv. 'Tatu-53' e (b) cv. 'IAPAR 25'. Comprimento das plântulas e produção de etileno são mostradas com 7 dias de idade. Os dados são médias \pm erro padrão de dois experimentos separados, com cinco réplicas cada. (c) Comprimento do epicótilo, (d) comprimento do hipocótilo, (e) massa seca do epicótilo, (f) massa seca do hipocótilo. Diferentes letras maiúsculas indicam diferenças significativas entre as profundidades de plantio na cv. Tatu-53 pelo Teste Scott Knott ($P < 0,05$). Diferentes letras minúsculas indicam diferenças significativas entre as profundidades de plantio na cv. IAPAR 25 pelo Teste Scott Knott ($P < 0,05$). Os asteriscos indicam diferenças significativas entre cultivares dentro das profundidades de plantio pelo Teste t ($P < 0,05$). Os valores são média \pm erro ($n = 15$). $^{**}P < 0,01$.

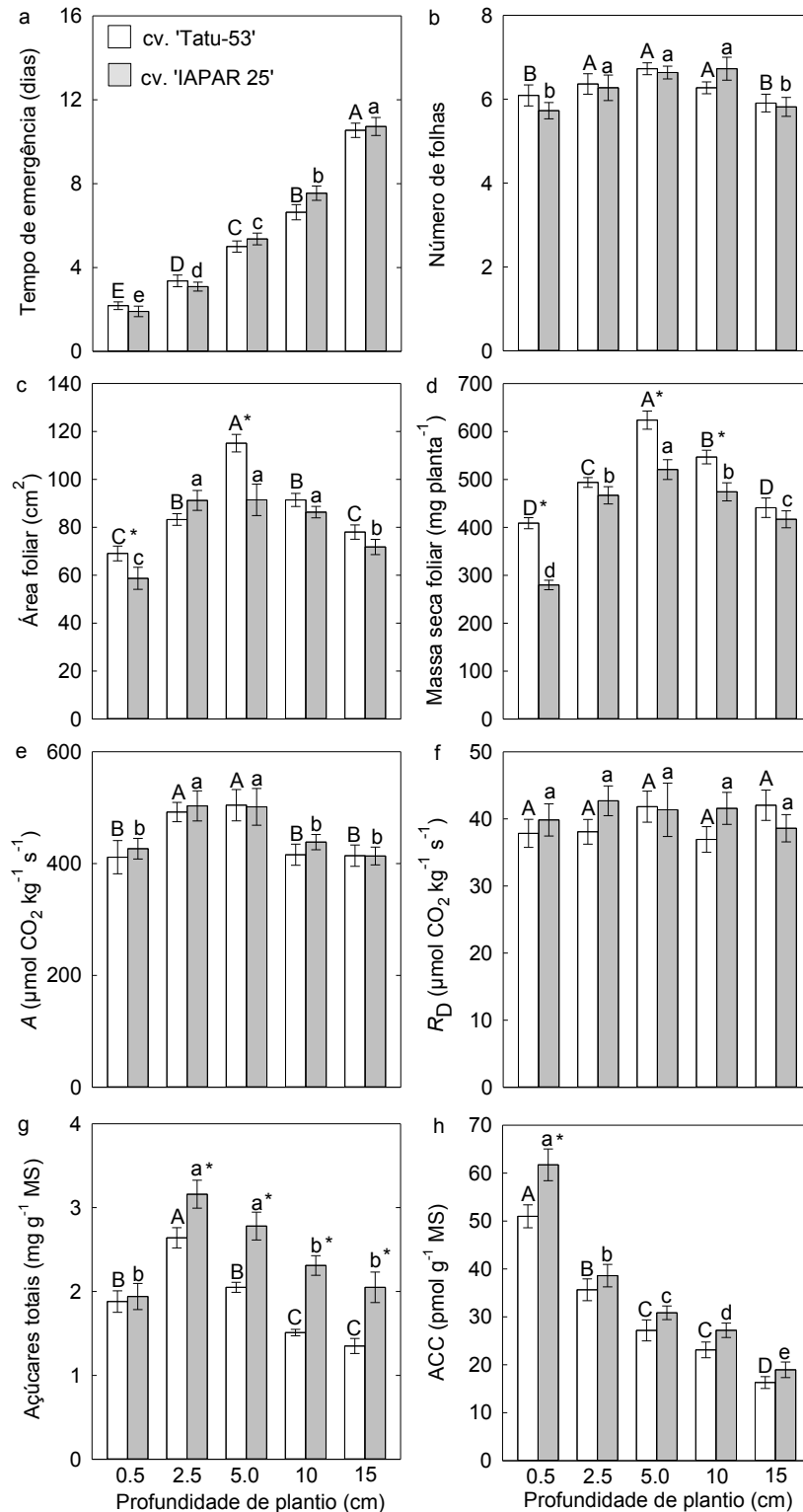


Figura 4. Efeito da profundidade de plantio no desenvolvimento de plântulas de amendoim. (a) Tempo de emergência, (b) número de folhas, (c) área foliar, (d) biomassa foliar, (e) fotossíntese (A), (f) respiração (R_D), (g) açúcares totais, (h) ACC. Diferentes letras maiúsculas indicam diferenças significativas entre as profundidades de plantio na cv. Tatu-53 pelo Teste Scott Knott ($P < 0,05$). Diferentes letras minúsculas indicam diferenças significativas entre as profundidades de plantio na cv. IAPAR 25 pelo Teste Scott Knott ($P < 0,05$). Os asteriscos indicam diferenças significativas entre cultivares dentro das profundidades de plantio pelo Teste t ($P < 0,05$). Os valores são média \pm erro ($n = 15$).

5.2 Influência da profundidade de plantio no desenvolvimento da raiz primária e lateral

Para investigar-se como a profundidade de plantio coordena o desenvolvimento das raízes do amendoim, o comprimento da raiz primária, volume total de raiz, número total de raízes laterais, comprimento total das raízes laterais, biomassa da raiz e razão parte aérea/raiz foi determinado em plântulas crescendo sob diferentes profundidades de plantio. No geral, os resultados mostraram que as maiores profundidades de plantio afetaram o alongamento da raiz primária e volume de raiz, bem como, o número e comprimento das raízes laterais em relação às profundidades mais rasas (Figura 5a-d). Uma redução 36% e 38% no comprimento total da raiz primária foi observado para plântulas de amendoim cv. Tatu-53 e cv. IAPAR 25, respectivamente, quando desenvolvidas na profundidade de 15 cm em comparação com a profundidade de 0,5 cm (Figura 5a). Ademais, o volume total da raiz das plântulas foi reduzido em 60% na cv. Tatu-53 e em 31% na cv. IAPAR 25 na profundidade de 15 cm em relação a profundidade de 0,5 cm (Figura 5b). Na cv. IAPAR 25 foi observado um aumento de 56% no volume de raiz na profundidade de 2,5 cm em comparação com a profundidade de 0,5 cm (Figura 5b). Por outro lado, plântulas de amendoim mostraram um maior número de raízes laterais na cv. IAPAR 25. O efeito significativo máximo ocorreu nas profundidades de 2,5 cm e 5 cm quando o número total de raízes laterais foi aumentado em 69% e 89% respectivamente em comparação com a profundidade de 0,5 cm (Figura 5c). Além disso, o número de raízes laterais foi aumentado em 68% em mudas de amendoim cv. Tatu-53 semeadas na profundidade de 5 cm em relação a profundidade de 0,5 cm (Figura 5c). O comprimento total das raízes laterais em geral mostrou-se maior nas plântulas da cv. Tatu-53. No entanto, um aumento de 75% e 61% no comprimento das raízes laterais foi observado na cv. IAPAR 25 nas profundidades de 2,5 cm e 5 cm quando comparadas com a profundidade de 0,5 cm (Figura 5d). O efeito significativo máximo foi induzido pela profundidade de 15 cm quando o

comprimento das raízes laterais foi reduzido em 62% na cv. Tatu-53 e em 37% na cv. IAPAR 25 em comparação com a profundidade de 0,5 cm (Figura 5d). Nesse contexto, a biomassa de raiz mostrou-se aumentada nas profundidades de 2,5 cm e 5 cm nas plântulas de amendoim para ambas cultivares quando comparadas com as profundidades de 0,5, 10 e 15 cm (Figura 5e). A relação parte aérea/raiz aumentou com o aumento da profundidade de plantio. Observou-se que a profundidade de 15 cm promoveu um aumento na relação parte aérea/raiz das plântulas de amendoim de 159% na cv. Tatu-53 e de 92% na cv. IAPAR 25 em comparação com a profundidade de 0,5 cm (Figura 5f). Esses resultados indicam que a profundidade de plantio pode induzir alterações morfológicas no crescimento da raiz primária e lateral em plantas de amendoim.

5.3 Efeito da profundidade de plantio na produção de vagens e sementes e na composição mineral do grão

A profundidade de plantio afetou a produção de vagens e sementes bem como o peso de sementes e a concentração de minerais no grão (Figuras 6 e 7). No geral, o efeito máximo foi induzido pela profundidade de 0,5 cm que apresentou uma redução no rendimento em casca (75% e 76%), rendimento em semente (76% e 79%) e peso de 100 sementes (43% e 45%) na cv. Tatu-53 e cv. IAPAR 25, respectivamente, em comparação com a profundidade de 5 cm (Figura 6a, b, c). Além disso, a profundidade de 15 cm também promoveu redução no rendimento em casca (30% e 22%) e rendimento em semente (41% e 32%) na cv. Tatu-53 e cv. IAPAR 25, respectivamente, em comparação com a profundidade de 5 cm (Figura 6a, b).

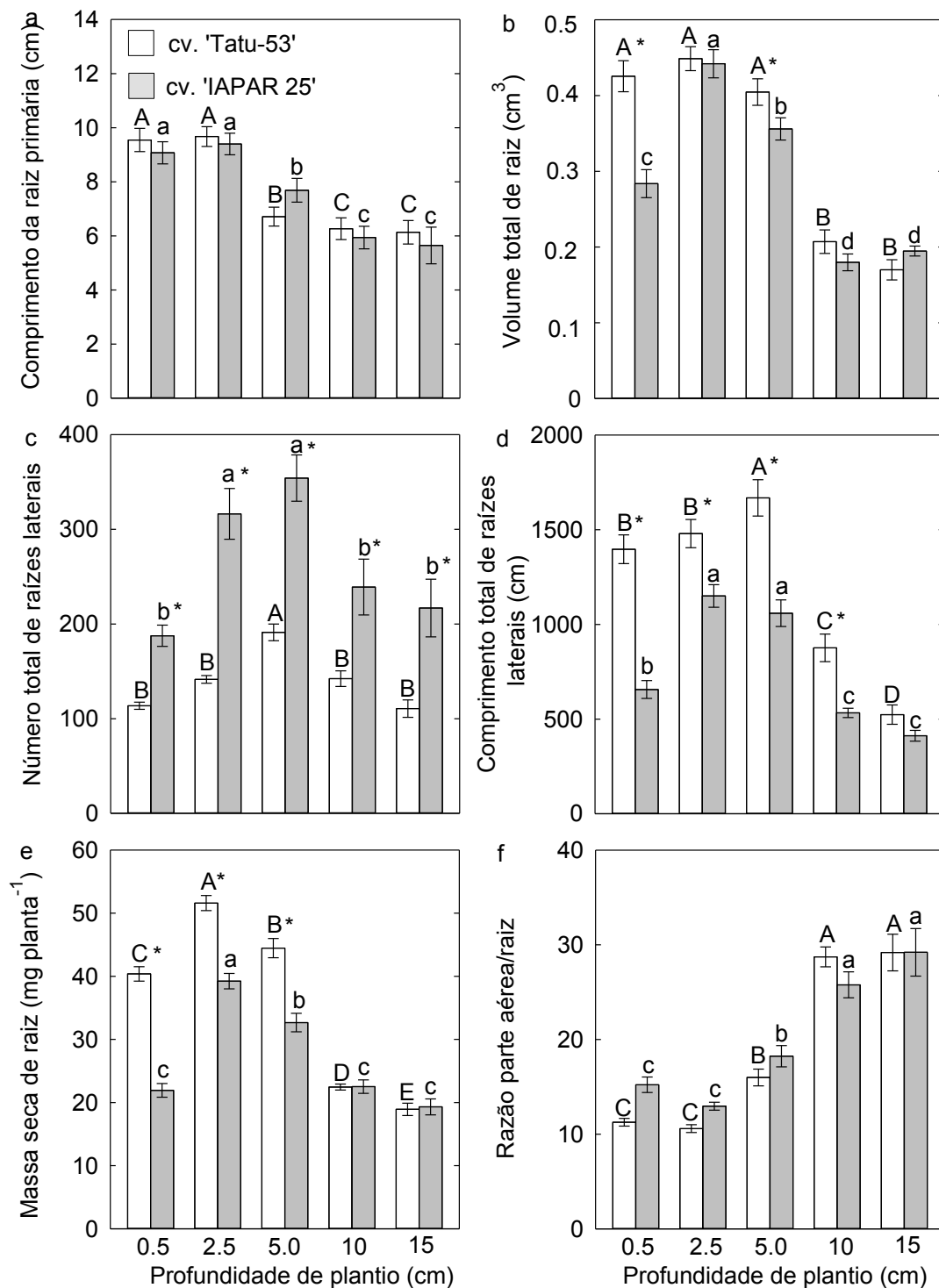


Figura 5. Efeito da profundidade de plantio no desenvolvimento da raiz de plântulas de amendoim. (a) Comprimento da raiz primária, (b) volume total de raiz, (c) número total de raízes laterais, (d) comprimento total das raízes laterais, (e) massa seca de raiz, (f) razão raiz/parte aérea. Diferentes letras maiúsculas indicam diferenças significativas entre as profundidades de plantio na cv. Tatu-53 pelo Teste Scott Knott ($P < 0,05$). Diferentes letras minúsculas indicam diferenças significativas entre as profundidades de plantio na cv. IAPAR 25 pelo Teste Scott Knott ($P < 0,05$). Os asteriscos indicam diferenças significativas entre cultivares dentro das profundidades de plantio pelo Teste t ($P < 0,05$). Os valores são média \pm erro ($n = 15$).

Por outro lado, os resultados revelaram que a profundidade de 5 cm resultou no maior rendimento da cultura, com aumentos entre 4 e 5 vezes no rendimento em casca e em sementes, respectivamente, bem como aumento no peso de 100 sementes em ambas cultivares em comparação com a profundidade de 0,5 cm (Figura 6a, b, c). A porcentagem do rendimento em semente (peso da semente/peso da vagem) mostrou-se reduzido apenas na profundidade de 15 cm em comparação com as outras profundidades de desenvolvimento das plantas (Figura 6d). Em conjunto, esses resultados sugerem que a biossíntese de etileno associada à profundidade de plantio não apenas pode regular o desenvolvimento das plântulas de amendoim nas etapas iniciais, mas também podem afetar a produção e rendimento final da cultura.

Para avaliar-se se as alterações no rendimento de vagens e sementes do amendoim cultivadas sob diferentes profundidades de plantio influenciam o acúmulo de nutrientes minerais, foram determinadas as concentrações de Ca, S, Cu, Zn, P, K, Mg, Fe e Mn nas sementes. Os resultados mostraram um aumento nas concentrações de Ca (37% e 35%), S (22% e 17%), Cu (12% e 13%) e Zn (16% e 20%) na cv. Tatu-53 e cv. IAPAR 25, respectivamente, na profundidade de 5 cm, quando comparada com a profundidade de 0,5 cm (Figura 7a-d). É interessante notar que as concentrações de Ca, S e Cu também foram aumentadas na profundidade de 10 cm nas duas cultivares em comparação com as profundidades de 0,5 cm e 15 cm (Figura 7a, b, c). Curiosamente as profundidades de 0,5 cm e 15 cm apresentaram uma redução na concentração de Ca, S, Cu e Zn nas sementes de amendoim nas duas cultivares em comparação à profundidade de 5 cm (Figura 7a-d). Entretanto, os tratamentos de profundidade de plantio não levaram a mudança significativa nas concentrações de P, K, Mg, Fe e Mn nas sementes de ambas cultivares (Figura S3). Ademais, a concentração de proteína total nas sementes de amendoim de ambas as cultivares não foram afetadas pela profundidade de plantio (Figura S3). Por outro lado, observou-se uma redução de 21% e 24% nas concentrações de aminoácidos totais nas sementes da cv. Tatu-53 nas profundidades de 10 cm e 15 cm,

respectivamente, em comparação com a profundidade de 0,5 cm (Figura 7e). Enquanto para a cv. IAPAR 25, as profundidades de 5 cm e 10 cm promoveram um aumento de 66% e 63%, respectivamente, nas concentrações de aminoácidos totais nas sementes, quando comparadas com a profundidade de 0,5 cm (Figura 7e). Esses resultados parecem indicar que o etileno possivelmente também influencia na qualidade nutricional da semente de amendoim em relação a profundidade de plantio.

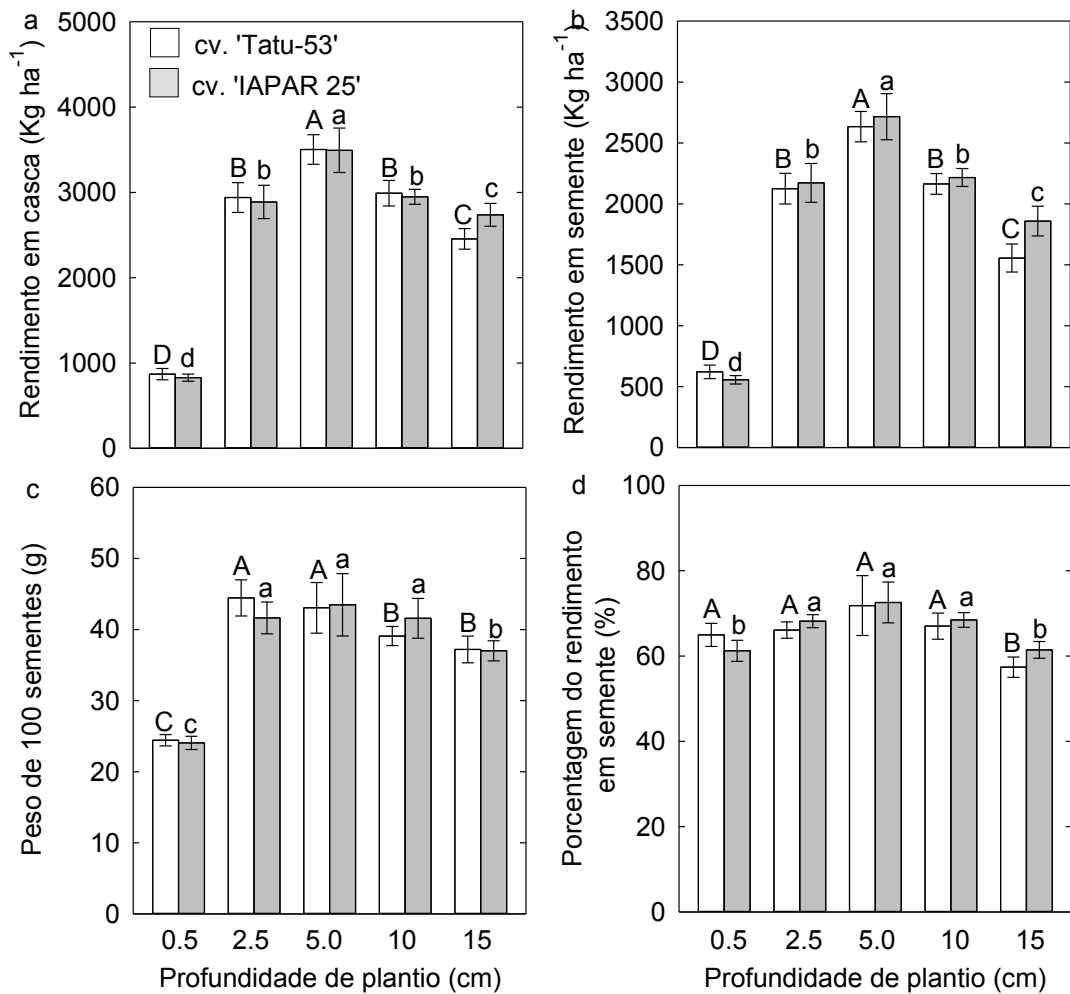


Figura 6. Efeito da profundidade de plantio na produção de amendoim. (a) Rendimento em casca, (b) rendimento em semente, (c) peso de 100 semente, (d) porcentagem do rendimento em semente. Diferentes letras maiúsculas indicam diferenças significativas entre as profundidades de plantio na cv. Tatu-53 pelo Teste Scott Knott ($P < 0,05$). Diferentes letras minúsculas indicam diferenças significativas entre as profundidades de plantio na cv. IAPAR 25 pelo Teste Scott Knott ($P < 0,05$). Os asteriscos indicam diferenças significativas entre cultivares dentro das profundidades de plantio pelo Teste t ($P < 0,05$). Os valores são média \pm erro ($n = 12$).

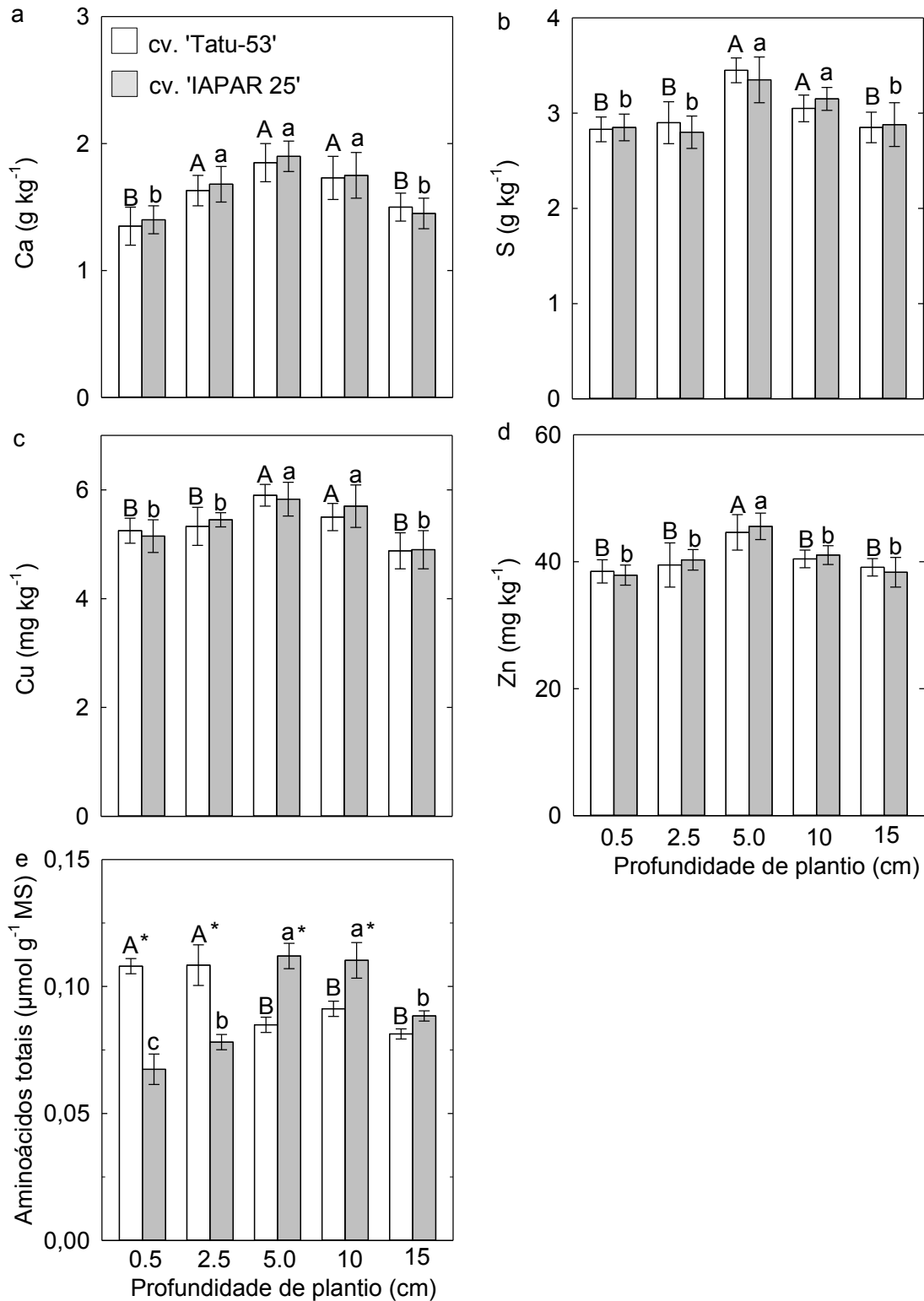


Figura 7. Efeito da profundidade de plantio na composição nutricional do grão de amendoim. (a) Calcio, (b) Enxofre, (c) Cobre, (d) Zinco, (e) aminoácidos totais. Diferentes letras maiúsculas indicam diferenças significativas entre as profundidades de plantio na cv. Tatu-53 pelo Teste Scott Knott ($P < 0,05$). Diferentes letras minúsculas indicam diferenças significativas entre as profundidades de plantio na cv. IAPAR 25 pelo Teste Scott Knott ($P < 0,05$). Os asteriscos indicam diferenças significativas entre cultivares dentro das profundidades de plantio pelo Teste t ($P < 0,05$). Os valores são média \pm erro ($n = 4$).

6. DISCUSSÃO

O crescimento e o desenvolvimento das plantas são controlados tanto por estímulos externos quanto por reguladores do crescimento, como os hormônios vegetais (Wolters & Jürgens, 2009; Depuydt & Hardtke, 2011). O etileno é um importante hormônio que modula muitos processos fisiológicos e de desenvolvimento nas plantas (Zhong et al., 2014; Xiong et al., 2017), como regulação do desenvolvimento foliar e radicular, senescência, amadurecimento dos frutos e germinação de sementes (Dubois et al., 2018). Além disso, o etileno é um fator essencial para a emergência das plântulas do solo, sendo produzido pela maioria dos tecidos vegetais (Locke et al., 2000; Ribeiro et al., 2018). O etileno tem-se mostrado essencial para a germinação de sementes de várias espécies, incluindo colza (*Brassica napus*), algodão (*Gossypium* spp), estilosantes (*Stylosantes humilis*) e amendoim (*Arachis hypogaea*) (Ribeiro & Barros, 2006; Gianinetti et al., 2007; Matilla & Matilla-Vazquez, 2008). Além disso, tem-se proposto que plântulas em desenvolvimento produzem etileno de acordo com as condições de compactação do solo (Zhong et al., 2012; Shen et al., 2016), e que a emergência de plântulas é afetada pela profundidade de semeadura (Zhen et al., 2021). No entanto, relativamente pouco se sabe sobre a relação entre o etileno e a profundidade de plantio na regulação do crescimento do amendoim. Nesse contexto, os resultados do presente estudo mostraram que a produção de etileno está correlacionada com a profundidade de plantio, e essa resposta está associada ao processo de desenvolvimento das plântulas de amendoim. Por exemplo, observou-se que as plântulas produziram uma maior quantidade de etileno quando as sementes foram semeadas em uma menor profundidade de plantio (0,5 cm). Por sua vez, essa elevada produção de etileno provavelmente inibiu o desenvolvimento da parte aérea bem como o alongamento do epicótilo e hipocótilo do amendoim (Figura 3a-d).

Por outra parte, o aumento da profundidade de plantio induziu um aumento no alongamento do epicótilo e do hipocótilo, mas reduziu a biossíntese de etileno (Figura 3a-d). O fato do aumento da profundidade de plantio induzir aumento no alongamento do hipocótilo foi um efeito esperado, já que um estudo anterior mostrou um aumento no comprimento do hipocótilo de amendoim sob profundidade de plantio 15 cm em comparação com a profundidade de 5 cm (Zhen et al., 2021). No entanto, o envolvimento de uma inibição na biossíntese de etileno era desconhecido, e um papel na produtividade das plantas de amendoim cultivadas em campo ainda não tinha sido estabelecido. Esse fato é especialmente importante considerando o amendoim no Brasil é cultivado em sulcos de 5 a 10 cm de profundidade (Embrapa, 2009). Juntos, esses resultados indicam que plântulas de amendoim tem a produção de etileno alterada em função da profundidade de plantio e o etileno parece regular os processos de desenvolvimento do amendoim. O aumento da produção de etileno durante a germinação está associado a um aumento na atividade das enzimas ACS e ACO, bem como a um efeito auto-catalítico do regulador gasoso sobre a atividade daquelas enzimas (Corbineau et al., 2014). Em *Arabidopsis* e outras espécies de plantas, o etileno desencadeia a conhecida resposta tripla, caracterizada pela inibição do alongamento do hipocótilo e da raiz, crescimento radial das células do hipocótilo e curvatura exagerada do gancho apical (Shen et al., 2016). No entanto, os resultados do presente estudo revelaram que não houve uma resposta tripla clássica das plântulas de amendoim desenvolvidas sob diferentes profundidades de plantio, pois o diâmetro do epicótilo e hipocótilo não apresentou diferenças significativas entre os tratamentos que induziram uma maior produção de etileno em relação aos tratamentos no qual a biossíntese do regulador foi reduzida (Figura S1).

A duração do tempo de emergência das plântulas é determinada pela taxa de alongamento do hipocótilo e pela profundidade de semeadura das sementes no solo (Zhong et al., 2014). Neste estudo, a profundidade de semeadura de 15 cm exigiu em média 11 dias para

as plântulas atingirem a taxa máxima de emergência, enquanto a profundidade de 0,5 cm exigiu apenas 2 dias (Figura 4a). Dado que o alongamento do hipocótilo aumentou em função do aumento da profundidade de plantio (Figura 3d), é provável que esse aumento exigiu um maior consumo de energia. Assim, o crescimento do hipocótilo teria esgotado grande parte das reservas armazenadas nas sementes para sustentar a emergência das plântulas do solo (Zhen et al., 2021). Diante disso, o número de folhas, a área foliar e a biomassa foliar foram diminuídas quando a profundidade de plantio foi maior (15 cm) (Figura 4b, c, d). Parece possível, por tanto, que as mudas emergidas a partir desta profundidade tiveram menos investimento inicial para sustentar o crescimento das folhas até o momento da emergência da plântula comprometendo assim o seu desenvolvimento (Zhen et al., 2021). Ademais, foi observado que o número de folhas, a área foliar e a biomassa foliar também foram reduzidos quando a profundidade de plantio foi de 0,5 cm em relação a profundidade de 5 cm (Figura 4b, c, d). Esses resultados parecem indicar que a maior concentração de etileno produzido pelas plântulas nessa profundidade de plantio promoveu a redução no desenvolvimento da aérea foliar, pois o etileno não apenas pode reprimir o crescimento do caule, mas também causar uma inibição da divisão e expansão celular nas folhas (Dugardeyn & Van Der Straeten, 2008; Benigno et al., 2012; Ahammed et al., 2020). Consistente com esses resultados, plântulas de amendoim tratadas com Ethrel apresentaram redução na área foliar e por tanto no acúmulo de biomassa. No entanto, a inibição no desenvolvimento da parte aérea promovida por solução de Ethrel foi superada pelo 1-MCP (Figura S2). Isso indica que altos níveis de etileno inibem o desenvolvimento da área foliar das plantas de amendoim, resultando em folhas menores devido à expansão celular restrita, possivelmente afetando a partição de carbono e o desenvolvimento da plântula (Sarkar et al., 2018; Nascimento et al., 2021).

Observou-se, também, que as concentrações de ACC aumentaram nas folhas das plântulas semeadas na profundidade de 0,5 cm (Figura 4h). Isso poderia também em parte ter

levado à redução da área foliar nessa profundidade de plantio, pois foi demonstrado que o ACC pode atuar como um sinal independente de sua oxidação em etileno e regular o crescimento e desenvolvimento da planta (Nascimento et al., 2018; Wang et al., 2020). Consistente com essa visão, Vanderstraeten et al. (2019) observaram que o ACC reduziu o crescimento geral da parte aérea do *Arabidopsis*, refletida por uma diminuição na área de roseta. Além disso, alguns outros estudos demonstraram que o ACC regula o metabolismo da parede celular (Xu et al., 2008; Tsang et al., 2011), diferenciação de células guarda (Yin et al., 2019) e desenvolvimento vegetativo (Tsuchisaka et al., 2009; Vanderstraeten et al., 2019) em *Arabidopsis* (Pattyn et al., 2020). No entanto, se o ACC atua como um sinal independente da sinalização de etileno no amendoim continua sendo uma questão-chave a ser resolvida em estudos futuros.

O crescimento reduzido observado na parte aérea das plantas semeadas nas profundidades mais rasas e mais profundas, foi acompanhado por uma redução nos parâmetros fotossintéticos e metabólicos. Foi observada uma redução na taxa de assimilação líquida de carbono e nos níveis de açúcares totais nas profundidades de plantio de 0,5 cm e 15 cm em relação as profundidades de 2,5 cm e 5 cm (Figura 4e, g). Essas alterações podem ser explicadas, em parte, pela menor área foliar nessas profundidades de plantio, portanto, as plântulas desenvolvidas nessas condições teriam uma menor área para interceptação de luz e produção de açúcares, levando um menor crescimento final. De fato, o estímulo ao processo de divisão e expansão celular pode estar relacionado ao aumento da disponibilidade de substratos, principalmente sacarose (Huang & Xu, 2015). Além disso, esses resultados, em conjunto, demonstram que a profundidade de plantio altera a biossíntese de etileno e acredita-se que as alterações morfofisiológicas e metabólicas mencionadas sejam resultantes de ambos fatores. Esses resultados sugerem ainda que as alterações no crescimento e no metabolismo das plântulas observadas nas profundidades rasas estejam associadas principalmente ao efeito do etileno e ACC, pois aumentos na produção de etileno afetam as funções fisiológicas e

metabólicas, e leva uma repressão do crescimento geral da planta devido á inibição da expansão celular (Dubois et al., 2018; Ahammed & Li, 2022); enquanto as mudanças observadas no crescimento das plantas nas maiores profundidades pode ser um efeito induzido pelo maior tempo que as plântulas levam para emergir do solo e ganhar capacidade fotoautotrófica, resultando em atraso no crescimento inicial, decorrente pelo maior gasto de energia da plântula, prejudicando seu crescimento final (Zhen et al., 2021).

O desenvolvimento radicular é modulado pela ação de hormônios, entre os quais, auxina, citocinina e etileno têm sido relatados como reguladores na iniciação e crescimento da raiz (Yang et al., 2017; Mao et al., 2020). Além disso, sabe-se que o crescimento das raízes primárias e laterais está sob o controle da disponibilidade de carbono (Malheiros et al., 2019), e os açúcares solúveis produzidos na fotossíntese servem como fontes de carbono entre as folhas fonte e os órgãos dreno (Savage et al., 2013; Ho et al., 2019). Portanto, é importante relacionar o crescimento radicular com as relações fonte/dreno, porque essas relações variam de acordo com o crescimento da parte aérea (Hennion et al., 2019). Neste contexto, os resultados do presente estudo revelaram que o comprimento da raiz primária, o volume de raiz bem como o número e o comprimento das raízes laterais foram reduzidos quando as plântulas de amendoim foram semeadas na maior profundidade (15 cm) (Figura 5a-d). Além disso, foi observado que a menor profundidade de plantio (0,5 cm) também reduziu o número e comprimento das raízes laterais (Figura 5c, d). Acredita-se que essas variações no crescimento da raiz estejam relacionadas a variações na disponibilidade de carboidratos na planta e alterações na alocação de carbono para as raízes (Xu & Huang, 2003). Diante disso, é razoável supor, que o comprometimento do desenvolvimento das raízes seja devido ao fato de que as plântulas desenvolvidas naquelas profundidades de plantio tenham apresentado menor número de folhas, menor área foliar e biomassa, bem como menor taxa de assimilação líquida de carbono e produção de açúcares (Figura 4). Portanto, nessas condições é possível que a partição do

carbono da parte aérea para a raiz seja menor, causando interrupção da divisão celular e redução do crescimento da raiz (Takahashi et al., 2018).

Além disso, o presente estudo revelou que a taxa máxima de crescimento da área foliar e a maior taxa de assimilação líquida de carbono observada em plântulas desenvolvidas a partir da profundidade de 5 cm coincidiu com um maior número e alongamento de raízes laterais (Figura 5c, d). Nesse sentido, a modulação do metabolismo do carbono é um aspecto importante da resposta do crescimento radicular (Malheiros et al., 2019). O aumento do transporte de sacarose da parte aérea para a raiz atua como um sinal para promover o crescimento da raiz (Ribeiro et al., 2018) e varia de acordo com a quantidade de sacarose produzida pela fotossíntese e translocada para as raízes (Mudgil et al., 2016; Takahashi et al., 2018). Consistente com esta visão, plântulas de *Arabidopsis* tratadas com glicose aumentaram as taxas de crescimento da raiz e aumentaram o número de raízes laterais (Sairanen et al., 2012; Mudgil et al., 2016). Além disso, experimentos com raízes de trigo tratadas com açúcar também sugeriram que a taxa de alongamento das raízes responde ao status de carbono (Willaume & Pages 2006). Coletivamente, esses resultados parecem indicar que tanto o comprometimento da fotossíntese quanto a redução do crescimento da parte aérea das plântulas cultivadas as profundidades de 0,5 cm e 15 cm impactaram o crescimento geral das plântulas. Provavelmente, o processo de fotossíntese e o desenvolvimento da parte aérea foi regulado pelo etileno e, assim, comprometeu o desenvolvimento do sistema radicular do amendoim.

Durante os estágios iniciais de desenvolvimento, as folhas e raízes jovens são os principais órgãos dreno (Lemoine et al., 2013). No entanto, o crescimento vegetativo vigoroso é o principal determinante da biomassa e da produção de frutos (Ho et al., 2019). Experimentos que manipularam as relações fonte-dreno demonstraram anteriormente que a limitação de carbono é um componente importante do aborto de flores e frutos em culturas hortícolas (Osorio et al., 2014). Por exemplo, frutos de tomate em desenvolvimento dependem de um suprimento

contínuo de carboidratos das folhas fonte (Pimenta et al., 2023). Em amendoim, as vagens dependem da parte aérea da planta para seu desenvolvimento (Awal et al., 2003). Os resultados do presente estudo revelaram que a profundidade de plantio mais rasa (0,5 cm) e mais profunda (15 cm) afetaram os parâmetros morfológicos e fisiológicos na parte aérea, os quais por sua vez afetaram o desenvolvimento do sistema radicular nas etapas iniciais de crescimento. Assim, parece razoável supor, que esses resultados tenham afetado também a produção de vagens e sementes de amendoim. Neste contexto, observou-se uma diminuição no rendimento em casca e rendimento em sementes nas profundidades de 0,5 cm e 15 cm em relação a profundidade de 5 cm. Por outro lado, a profundidade de 5 cm resultou no maior rendimento em casca e rendimento em semente nas duas cultivares avaliadas, quando comparado com as demais profundidades de plantio (Figura 6a, b). Segundo Gesch et al. (2017), a espécie oleaginosa *Camelina sativa* L. apresentou uma redução na produção de sementes com uma queda média no rendimento de 21% quando a profundidade de semeadura foi aumentada. Isso indica que o transporte e partição de açúcares de folhas fototróficas (fonte) para órgãos heterotróficos (dreno) através do floema são parâmetros importantes no controle da produtividade das culturas (Hennion et al., 2018), e depende da distribuição eficiente e controlada do carbono para os frutos em desenvolvimento (Smith et al., 2018).

As sementes oleaginosas, como o amendoim, são consideradas uma classe de alimentos com alta quantidade de minerais (Rodrigues et al., 2013). No entanto, a concentração de minerais nos frutos depende da absorção pelas raízes, da transferência do xilema para o floema e da redistribuição dos tecidos vegetativos para as sementes (Pimenta et al., 2023). Alguns estudos de quantificação de minerais em sementes de diferentes genótipos de amendoim revelaram que podem existir diferenças significativas na sua composição nutricional de acordo com a cultivar e condições de cultivo (Rodrigues et al., 2013; Toomer, 2018). Nesse sentido, os resultados do presente estudo revelaram que houve uma relação entre a produtividade e a

concentração de minerais no grão com a taxa de crescimento foliar e radicular das plantas de amendoim. Embora os resultados não tenham mostrado diferenças significativas nas concentrações de proteínas totais e minerais como P, K, Mg, Fe e Mn nas sementes em relação às profundidades de plantio e as cultivares (Figura S3), foi observado um aumento nas concentrações de Ca, S, Cu e Zn nas sementes de ambas cultivares na profundidade de plantio de 5 cm quando comparado com as plantas semeadas nas menores e maiores profundidades (Figura 7a-d). Interessantemente a concentração de Ca nas sementes de amendoim apresentou uma redução quando a profundidade foi muito rasa (0,5 cm) ou muito profunda (15 cm) (Figura 7a). Sabe-se que o cálcio é essencial para o desenvolvimento das vagens e sementes, sendo um dos principais fatores limitantes da produção de amendoim (Foloni et al., 2016; Chen et al., 2019; Yang et al., 2022). Assim, as profundidades de 0,5 cm e 15 cm que apresentaram os menores níveis de Ca nas sementes foram as mesmas que apresentaram o menor rendimento de vagens e sementes (Figura 6a, b). Esses dados parecem indicar que a redução na concentração de cálcio afetou negativamente o rendimento e a qualidade do amendoim de ambas cultivares semeadas a profundidade de 0,5 cm e 15 cm. Além disso, os resultados do presente estudo, em conjunto, sugerem que o etileno regula os processos de desenvolvimento do amendoim nas etapas iniciais de crescimento, resultando em plantas menores com rendimento de vagens e sementes reduzido e menor qualidade nutricional das sementes.

7. CONCLUSÕES

O presente estudo revelou que o etileno modula o desenvolvimento de plantas de amendoim em resposta a profundidade de plantio, induzindo alterações morfofisiológicas, metabólicas e de distribuição de assimilados entre folhas, raízes e frutos. A profundidade de plantio rasa (0,5 cm) aumenta a produção de etileno em plântulas de amendoim, afetando o

crescimento da planta e o rendimento da cultura (Figura 8). Por outro lado, a profundidade de plantio maior (15 cm) induz menor produção de etileno, aumenta o tempo de emergência das plântulas e afeta o desenvolvimento e rendimento da cultura (Figura 8). Além disso, profundidades de plantio rasas e profundas afetam o metabolismo das plantas, levando uma menor produção de assimilados na parte aérea das plantas de amendoim, afetando a partição de carbono para raízes e frutos, reduzindo o rendimento da cultura e a qualidade nutricional da semente. Adicionalmente, o presente estudo mostrou que a profundidade de plantio de 5 cm é vantajosa para aumentar o crescimento e rendimento de plantas de amendoim bem como a qualidade nutricional da semente (Figura 8). No entanto, mais investigações são necessárias para avaliar a importância das alterações de desenvolvimento das plantas de amendoim em relação a produção de etileno e a biossíntese de ACC.

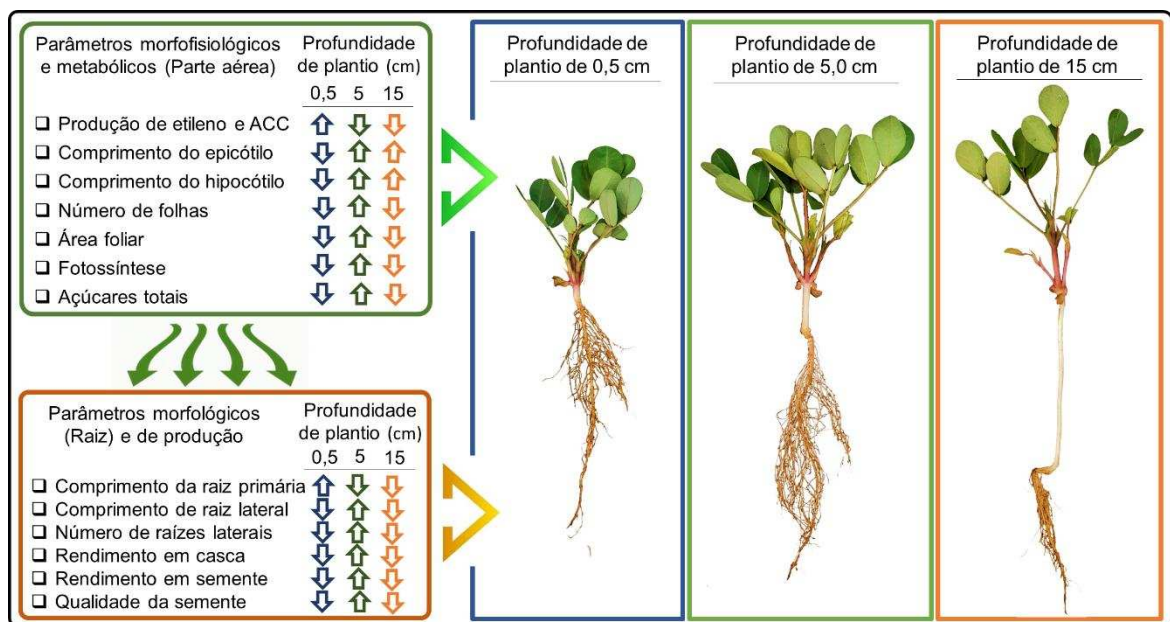


Figura 8. Visão geral do efeito do etileno no desenvolvimento de plântulas de amendoim em resposta a diferentes profundidades de plantio. A produção aumentada de etileno na profundidade de 0,5 cm afeta o crescimento e metabolismo da plântula e reduz o rendimento e qualidade nutricional da semente de amendoim. A profundidade de 5 cm apresenta baixa produção de etileno, aumenta o crescimento geral da planta e leva um maior rendimento em casca e semente assim como maior qualidade nutricional da semente. Por sua vez, a profundidade de 15 cm reduz a produção de etileno, mas afeta o desenvolvimento e rendimento da planta assim como a qualidade da semente.

REFERÊNCIAS

- Ahamed, G., Gantait, S., Mitra, M., Yang, Y., & Lie, X. (2020). Role of ethylene crosstalk in seed germination and early seedling development: A review. **Plant Physiology and Biochemistry**, 151, 124-131.
- Ahamed, G., & Li, X. (2022). Elevated carbon dioxide-induced regulation of ethylene in plants. **Environmental and Experimental Botany**, 202, 1-12.
- Ahmadizadeh, M., Chen, T., Hasanzadeh, S., Ahmar, S., & Heidari, P. (2020). Insights into the genes involved in the ethylene biosynthesis pathway in *Arabidopsis thaliana* and *Oryza sativa*. **Journal of Genetic Engineering and Biotechnology**, 18, 1-20.
- Awal, M., Ikeda, T., & Itoh, R. (2003). The effect of soil temperature on source/sink economy in peanut (*Arachis hypogaea*). **Environmental and Experimental Botany**, 50, 41-50.
- Benigno, S., Cawthray, G., Dixon, K., & Stevens, J. (2012). Soil physical strength rather than excess ethylene reduces root elongation of Eucalyptus seedlings in mechanically impeded sandy soils. **Plant Growth Regul.**, 68, 261-270.
- Bradford, M. M. (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. **Analytical Biochemistry**, 72, 248-254.
- Bulens, I., Van de Poel, B., Hertog, M.L., Proft, M.P., Geeraerd, A.H., & Nicolai, B.M. (2011). Protocol: An updated integrated methodology for analysis of metabolites and enzyme activities of ethylene biosynthesis. **Plant Methods**, 7, 1-10.
- Chen, X., Zhu, W., Azam, S., Li, E., Zhu, F., Li, H., Hong, Y., Liu, H., Zhang, E., Wu, H., Yu, S., Zhou, G., Li, S., Zhong, N., Wen, S., Li, X., Knapp, S. J., Ozias-Akins, P., Varshney, R. K., & Liang, X. (2013). Deep sequencing analysis of the transcriptomes of peanut aerial and subterranean young pods identifies candidate genes related to early embryo abortion. **Plant Biotechnology Journal**, 11, 115-127.
- Chen, H., Yang, Q., Chen, K., Zhao, S., Zhang, C., Pan, R., Cai, T., Deng, Y., Wang, X., Chen, Y., Chu, W., Xie, W and Zhuang, W. (2019). Integrated microRNA and transcriptome profiling reveals a miRNA-mediated regulatory network of embryo abortion under calcium deficiency in peanut (*Arachis hypogaea* L.). **BMC Genomics**, 20, 1-17.
- Corbineau, F., Xia, Q., Bailly, C., & El-Maarouf-Bouteau, H. (2014). Ethylene, a key factor in the regulation of seed dormancy. **Frontiers in Plant Science**, 5, 1-13.
- Cross, J. M., von Korff, M., Altmann, T., Bartzetko, L., Sulpice, R., Gibon, Y., P, N., & Stitt, M. (2006). Variation of enzyme activities and metabolite levels in 24 *Arabidopsis* accessions growing in carbon-limited conditions. **Plant Physiology**, 142, 1574-1588.
- Depuydt, S., & Hardtke, C. (2011). Hormone Signalling Crosstalk in Plant Growth Regulation. **Current Biology**, 21, 365-373.

- Dubois, M., Van der Broeck, L., & Inzé, D. (2018) The pivotal role of ethylene in plant growth. **Trends Plant Science**, 23, 311-323.
- Dugardeyn, J., & Van Der Straeten, D. (2008). Ethylene: Fine-tuning plant growth and development by stimulation and inhibition of elongation. **Plant Science**, 175, 59-70.
- Embrapa. (2009). Peanut BR-1. Information for your cultivation. <https://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/item/25513/1/FolderAmendoimBR1-4ed.pdf>
- Foloni, J., Barbosa, A., Catuchi, T., Calonego, J., Tiritan, C., Dominato, J., & Creste, J. (2016). Efeitos da gessagem e da adubação boratada sobre os componentes de produção da cultura do amendoim. **Scientia Agraria Paranaensis**, 15, 202-208.
- Gesch, R., Dose, H., & Forcella, F. (2017). Camelina growth and yield response to sowing depth and rate in the northern Corn Belt USA. **Industrial Crops and Products**, 95, 416-421.
- Gianinetti, A., Laarhoven, L., Persijn, S., Harren, F., & Petruzzelli, L. (2007). Ethylene production is associated with germination but not seed dormancy in red rice. **Annals of Botany**, 99, 735-745.
- Gibon, Y., Usadel, B., Blaesing, O. E., Kamlage, B., Hoehne, M., Trethewey, R., & Stitt, M. (2006). Integration of metabolite with transcript and enzyme activity profiling during diurnal cycles in *Arabidopsis rosettes*. **Genome Biology**, 7, 1-23.
- Gommers, C. M., & Monte, E. (2018). Seedling establishment: a dimmer switch-regulated process between dark and light signaling. **Plant Physiology**, 176, 1061-1074.
- Hamza, M., Abbas, M., Abd Elrahman, A., Helal, M., & Shahba, M. (2021). Conventional versus Nano Calcium Forms on Peanut Production under Sandy Soil Conditions. **Agriculture**, 11, 1-12.
- Harkey, AF., Yoon, GM., Seo, DH., DeLong, A., & Muday, GK. (2019). Light Modulates Ethylene Synthesis, Signaling, and Downstream Transcriptional Networks to Control Plant Development. **Frontiers in Plant Science**, 10, 1-17.
- Hennion, N., Durand, M., Vriet, C., Doidy, J., Maurousset, L., Lemoine, R., & Pourtau, N. (2019). Sugars en route to the roots. Transport, metabolism and storage within plant roots and towards microorganisms of the rhizosphere. **Physiologia Plantarum**, 165, 44-57.
- Ho, L., Klemens, P., Neuhaus, H., Ko, H., Hsieh, S., & Guo, W. (2019). SISWEET1a is involved in glucose import to young leaves in tomato plants. **Journal of Experimental Botany**, 70, 3241-3254.
- Houben, M., & Van de Poel, B. (2019). 1-Aminocyclopropane-1-Carboxylic Acid Oxidase (ACO): The Enzyme That Makes the Plant Hormone Ethylene. **Frontiers in Plant Science**, 10, 1-15.
- Hu, Y., Vandenbussche, F., Van Der Straeten, D. (2017). Regulation of seedling growth by ethylene and the ethylene–auxin crosstalk. **Planta**, 245, 467-489.

- Huang, B., & Xu, Y. (2015). Cellular and Molecular Mechanisms for Elevated CO₂-Regulation of Plant Growth and Stress Adaptation. **Crop Science**, 55, 1-20.
- Jain, M., Pathak, B., Harmon, A., Tillman, B., & Gallo, M. (2011). Calcium dependent protein kinase (CDPK) expression during fruit development in cultivated peanut (*Arachis hypogaea*) under Ca²⁺-sufficient and -deficient growth regimens. **Journal of Plant Physiology**, 168, 2272-2277.
- Jeong, J., Kim, K., Kim, ME., Kim, HG., Heo, GS., Park, OK., Park, Y., Choi, G., & Oh, E. (2016). Phytochrome and Ethylene Signaling Integration in *Arabidopsis* Occurs via the Transcriptional Regulation of Genes Co-targeted by PIFs and EIN3. **Frontiers in Plant Science**, 7, 1-14.
- Kadirimangalam, S., Sawargaonkar, G., & Choudhari, P. (2022). Morphological and molecular insights of calcium in peanut pod development. **Journal of Agriculture and Food Research**, 9, 1-7.
- Kong, X., Li, X., Lu, H., Li, Z., Xu, S., Li, W., Zhang, Y., Zhang, H., & Dong, H. (2018). Monoseeding improves stand establishment through regulation of apical hook formation and hypocotyl elongation in cotton. **Field Crops Research**, 222, 50-58.
- Kumar, R., Pandey, M., Roychoudhry, S., Nayyar, D., Kepinski, S., & Varshney, R. (2019). Peg biology: deciphering the molecular regulations involved during peanut peg development. **Frontiers in Plant Science**, 10, 1-17.
- Lemoine, R., Camera, S., Atanassova, R., Dédaldéchamp, F., Allario, T., Pourtau, N., Bonnemain, J., Laloi, M., Coutos-Thévenot, P., Maurousset, L., Faucher, M., Girousse, C., Lemonnier, P., Parrilla, J., & Durand, M. (2013). Source-to-sink transport of sugar and regulation by environmental factors. **Frontiers in Plant Science**, 4, 1-21.
- Li, H., Zhu, F., Li, H., Zhu, W., Chen, X., Hong, Y., Liu, H., Wu, H., & Liang, X. (2013). Proteomic identification of gravitropic response genes in peanut gynophores. **Journal of proteomics**, 93, 303-313.
- Li, X., Liu, C., Zhao, Z., Ma, D., Zhang, J., Yang, Y., Liu, Y., & Liu, H. (2020). COR27 and COR28 Are Novel Regulators of the COP1-HY5 Regulatory Hub and Photomorphogenesis in *Arabidopsis*. **The Plant Cell**, 32, 3139-3154.
- Li, X., Kong, X., Zhou, J., Luo, Z., Lu, H., Li, W., Tang, W., Zhang, D., Ma, C., Zhang, H., & Dong, H. (2021). Seeding depth and seeding rate regulate apical hook formation by inducing GhHLS1 expression via ethylene during cotton emergence. **Plant Physiology and Biochemistry**, 164, 92-100.
- Li, C., Lai, X., Luo, K., Zheng, Y., Liu, K., & Wan, X. (2022). Integrated metabolomic and transcriptomic analyses of two peanut (*Arachis hypogaea* L.) cultivars differing in amino acid metabolism of the seeds. **Plant Physiology and Biochemistry**, 185, 132-143.
- Liang, X., Wang, H., Mao, L., Hu, Y., Dong, T., Zhang, Y., Wang, X., & Bi, Y. (2012). Involvement of COP1 in ethylene- and light-regulated hypocotyl elongation. **Planta**, 236, 1791-1802.

- Liu, X., Liu, R., Li, Y., Shen, X., Zhong, S., & Shi, H. (2017). EIN3 and PIF3 Form an Interdependent Module That Represses Chloroplast Development in Buried Seedlings. **The Plant Cell**, 29, 3051-3067.
- Liu, Y., Zhu, J., Sun, S., Cui, F., Han, Y., Peng, Z., Zhang, X., Wan, S., & Li, G. (2019). Defining the function of SUMO system in pod development and abiotic stresses in Peanut. **BMC Plant Biology**, 19, 1-15.
- Liu, Y., Xiao, L., Chi, J., Li, R., Han, Y., Cui, F., Peng, Z., Wan, S., & Li, G. (2022). Genome-wide identification and expression of SAUR gene family in peanut (*Arachis hypogaea* L.) and functional identification of AhSAUR3 in drought tolerance. **BMC Plant Biology**, 22, 1-13.
- Locke, J., Bryce, J., & Morris, P. (2000). Contrasting effects of ethylene perception and biosynthesis inhibitors on germination and seedling growth of barley (*Hordeum vulgare* L.). **Journal of Experimental Botany**, 51, 1843-1849.
- Malheiros, R., Costa, L., Ávila, R., Pimenta, T., Teixeira, L., Brito, F., Zsögön, A., Araújo, W., & Ribeiro, D. (2019). Selenium downregulates auxin and ethylene biosynthesis in rice seedlings to modify primary metabolism and root architecture. **Planta**, 250, 333-345.
- Matilla, A., & Matilla-Vázquez, M. (2008). Involvement of ethylene in seed physiology. **Plant Science**, 175, 87-97.
- Mao, C., He, J., Liu, L., Deng, Q., Yao, X., Liu, C., Qiao, Y., Li, P., & Ming, F. (2020). OsNAC2 integrates auxin and cytokinin pathways to modulate rice root development. **Plant Biotechnology Journal**, 18, 429-442.
- Mudgil, Y., Karve, A., Teixeira, P., Jiang, K., Tunc-Ozdemir, M., & Jones, A. (2016). Photosynthate Regulation of the Root System Architecture Mediated by the Heterotrimeric G Protein Complex in Arabidopsis. **Frontiers in Plant Science**, 7, 1-13.
- Nadeem, M., Mollier, A., & Pellerin, S. (2018). Effects of sowing depth on remobilization and translocation of seed phosphorus reserves. **The Journal of Animal & Plant Sciences**, 28, 934-939.
- Nascimento, F., Rossi, M., & Glick, B. (2018). Ethylene and 1-Aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) in Plant-Bacterial Interactions. **Frontiers in Plant Science**, 9, 1-17.
- Nascimento, V., Pereira, A., Siqueira, J., Pereira, A., Silva, V., Costa, L., Ribeiro, D., Zsogon, A., Nunes-Nesi, A., & Araújo, W. (2021). Exogenous ethylene reduces growth via alterations in central metabolism and cell wall composition in tomato (*Solanum lycopersicum*). **Journal of Plant Physiology**, 263, 1-11.
- Niinemets, Ü., Cescatti, A., Rodeghiero, M., & Tosens, T. (2006) Complex adjustments of photosynthetic potentials and internal diffusion conductance to current and previous light availabilities and leaf age in Mediterranean evergreen species *Quercus ilex*. **Plant Cell Environ**, 29, 1159-1178.

- Okamoto, T., Tsurumi, S., Shibasaki, K., Obana, Y., Takaji, H., Oono, Y., & Rahman, A. (2008). Genetic dissection of hormonal responses in the roots of *Arabidopsis* grown under continuous mechanical impedance. **Plant physiology**, 146, 1651-1662.
- Osorio, S., Ruan, Y., & Fernie, A. (2014). An update on source-to-sink carbon partitioning in tomato. **Frontiers in Plant Science**, 5, 1-11.
- Pattyn, J., Vaughan-Hirsch, J., & Van de Poel, B. (2020). The regulation of ethylene biosynthesis: a complex multilevel control circuitry. **New Phytologist**, 229, 770-782.
- Peng, Q., Wang, H., Tong, J., Kabir, M., Huang, Z., & Xiao, L. (2013). Effects of indole-3-acetic acid and auxin transport inhibitor on auxin distribution and development of peanut at pegging stage. **Scientia Horticulturae**, 162, 76-81.
- Perkin, E. (1993). ICP-OES Perkin Elmer Optima 3000 DV Hardware Guide. Perkin Elmer: Norwalk, Connecticut.
- Pimenta, T., Souza, G., Brito, F., Teixeira, L., Arruda, R., Henschel, J., Zsögön, A., & Ribeiro, D. (2023). The impact of elevated CO₂ concentration on fruit size, quality, and mineral nutrient composition in tomato varies with temperature regimen during growing season. **Plant Growth Regulation**, 100, 519-530.
- Ramagli, L. S., & Rodriguez, L. V. (1985). Quantitation of microgram amounts of protein in two-dimensional polyacrylamide gel electrophoresis sample buffer. **Electrophoresis**, 6, 559-563.
- Ribeiro, DM, & Barros, RS. (2006). Sensitivity to ethylene as a major component in the germination of seeds of *Stylosanthes humilis*. **Seed Science Research**, 16, 37-45.
- Ribeiro, R., Costa, L., Medina, E., Araújo, W., Zsögön, A., & Ribeiro, D. (2018). Ethylene coordinates seed germination behavior in response to low soil pH in *Stylosanthes humilis*. **Plant Soil**, 425, 87-100.
- Rodrigues, A., Stroher, G., Dias, L., Silva, E., Matsushita, M., Visentainer, J., & Souza, N. (2013). Study of the mineral nutrients composition of three genotypes of peanuts. **Nutrition & Food Science**, 43, 17-22.
- Ruzicka, K., Ljung, K., Vanneste, S., Podhorská, R., Beeckman, T., Friml, J., & Benková, E. (2007). Ethylene Regulates Root Growth through Effects on Auxin Biosynthesis and Transport-Dependent Auxin Distribution. **The Plant Cell**, 19, 2197-2212.
- Sairanen, I., Novák, O., Pencík, A., Ikeda, Y., Jones, B., Sandberg, G., & Ljung, K. (2012). Soluble Carbohydrates Regulate Auxin Biosynthesis via PIF Proteins in *Arabidopsis*. **The Plant Cell**, 24, 4907-4916.
- Saltveit, M. E., & Yang, S. F. (1987). Ethylene. The principles and practice of plant hormone analysis. **Academic Press**, London, 367-401.
- Sarkar, A., Kumar, P., Pramanik, K., Mitra, S., Soren, T., Pandey, S., Hossain, M., & Kanti, T. (2018). A halotolerant *Enterobacter* sp. displaying ACC deaminase activity promotes rice seedling growth under salt stress. **Research in Microbiology**, 169, 20-32.

- Savage, J., Zwieniecki, M., & Holbrook, M. (2013). Phloem Transport Velocity Varies over Time and among Vascular Bundles during Early Cucumber Seedling Development. **Plant Physiology**, 163, 1409-1418.
- Shen, X., Li, Y., Pan, Y., & Zhong, S. (2016). Activation of HLS1 by Mechanical Stress via Ethylene-Stabilized EIN3 Is Crucial for Seedling Soil Emergence. **Frontiers in Plant Science**, 7, 1-12.
- Shi, H., Liu, R., Xue, C., Shen, X., Wei, N., Wang, X., & Zhong, S. (2016). Seedlings Transduce the Depth and Mechanical Pressure of Covering Soil Using COP1 and Ethylene to Regulate EBF1/EBF2 for Soil Emergence. **Current Biology**, 26, 139-149.
- Silva, R., da Silva, T., Rodrigues, R., Carvalho, J., Barboza, J., de Lima, L., Cavalcanti, R., Silva, C., Almeida, P., Santiago, A., Vieira, L., & Fernandes, P. (2022). Elite Bradyrhizobium strains boost biological nitrogen fixation and peanut yield in tropical drylands. *Brazilian Journal of Microbiology*. 1-10.
- Smith, M., Rao, I., & Merchant, A. (2018) Source-Sink Relationships in Crop Plants and Their Influence on Yield Development and Nutritional Quality. **Frontiers in Plant Science**, 9, 1-10.
- Swarup, R., Perry, P., Hagenbeek, D., Van Der Straeten, D., Beemster, G., Sandberg, G., Bhalerao, R., Ljung, K., & Bennett, M. (2007). Ethylene Upregulates Auxin Biosynthesis in Arabidopsis Seedlings to Enhance Inhibition of Root Cell Elongation. **The Plant Cell**, 19, 2186-2196.
- Takahashi, H., Xiaohua, Q., Shimamura, S., Yanagawa, A., Hiraga, S., & Nakazono, M. (2018). Sucrose supply from leaves is required for aerenchymatous phellem formation in hypocotyl of soybean under waterlogged conditions. **Annals of Botany**, 21, 723-732.
- Toomer, O. 2018. Nutritional chemistry of the peanut (*Arachis hypogaea*). **Critical Reviews in Food Science and Nutrition**, 58, 3042-3053.
- Tsang, D., Edmond, C., Harrington, J., & Nuhse, T. (2011). Cell wall integrity controls root elongation via a general 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid-dependent, ethylene-independent pathway. **Plant Physiology**, 156, 596-604.
- Tsuchisaka, A., Yu, G., Jin, H., Alonso, JM., Ecker, JR., Zhang, X., Gao, S., & Theologis, A. (2009). A combinatorial interplay among the 1-aminocyclopropane-1-carboxylate isoforms regulates ethylene biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. **Genetics**, 183, 979-1003.
- USDA - United States Department of Agriculture. Available online: https://ipad.fas.usda.gov/cropexplorer/cropview/commodityView.aspx?cropid=2221000&sel_year=2021&rankby=Production (accessed on 20 July 2022).
- Vanderstraeten, L., Depaepe, T., Bertrand, S., & Van Der Straeten, D. (2019). The ethylene precursor ACC affects early vegetative development independently of ethylene signaling. **Frontiers in Plant Science**, 10, 1-14.

- Wang, Y., Diao, P., Kong, L., Yu, R., Zhang, M., Zuo, T., Fan, Y., Niu, Y., Yan, F., & Wuriyanghan, H. (2020) Ethylene Enhances Seed Germination and Seedling Growth Under Salinity by Reducing Oxidative Stress and Promoting Chlorophyll Content via ETR2 Pathway. **Frontiers in Plant Science**, 11, 1-14.
- Whitehead, C. S., & Nelson, R. M. (1992). Ethylene sensitivity in germinating peanut seeds: the effect of short-chain saturated fatty acids. **Journal of Plant Physiology**, 139, 479-483.
- Willaume, M., & Pages, L. (2006). How periodic growth pattern and source/sink relations affect root growth in oak tree seedlings. **Journal of Experimental Botany**, 57, 815-826.
- Wolters, H., & Jürgens, G. (2009). Survival of the flexible: hormonal growth control and adaptation in plant development. **Nature Reviews Genetics**, 10, 305-317.
- Wu, Q., Li, Y., Lyu, M., Luo, Y., Shi, H., & Zhong, S. (2020). Touch-induced seedling morphological changes are determined by ethylene-regulated pectin degradation. **Science Advances**, 6, 1-12.
- Xia, H., Zhao, C., Hou, L., Li, A., Zhao, S., Bi, Y., An, J., Zhao, Y., Wan, S., & Wang, X. (2013). Transcriptome profiling of peanut gynophores revealed global reprogramming of gene expression during early pod development in darkness. **BMC Genomics**, 14, 1-12.
- Xie, M., Yu, M., Zhang, L., & Shi, T. (2022). Transcriptome and proteome analysis of ultrasound pretreated peanut sprouts. **Food Chemistry: Molecular Sciences**, 4, 1-10.
- Xiong, Q., Ma, B., Lu, X., Huang, Y., He, S., Yang, C., Yin, C., Zhao, H., Zhou, Y., Zhang, W., Wang, W., Li, Z., Chen, S., & Zhang, J. (2017). Ethylene-Inhibited Jasmonic Acid Biosynthesis Promotes Mesocotyl/Coleoptile Elongation of Etiolated Rice Seedlings. **The Plant Cell**, 29, 1053-1072.
- Xu, Q., & Huang, B. (2003). Seasonal Changes in Carbohydrate Accumulation for Two Creeping Bentgrass Cultivars. **Crop Sci.** 43, 266-271.
- Xu, S., Rahman, A., Baskin, T., & Kieber, J. (2008). Two leucine-rich repeat receptor kinases mediate signaling, linking cell wall biosynthesis and ACC synthase in *Arabidopsis*. **The Plant Cell**, 20, 3065-3079.
- Yang, Z., Liu, G., Liu, J., Zhang, B., Meng, W., Müller, B., Hayashi, K., Zhang, X., Zhao, Z., De Smet, I., & Ding, Z. (2017). Synergistic action of auxin and cytokinin mediates aluminum-induced root growth inhibition in *Arabidopsis*. **EMBO reports**, 18, 1213-1230.
- Yang, R., Howe, J., Harris, G., & Balkcom, K. (2022). Uptake and timing of calcium in runner peanut (*Arachis hypogaea* L.). **Field Crops Research**, 277, 1-8.
- Yin, J., Zhang, X., Zhang, G., Wen, Y., Liang, G., & Chen, X. (2019). Aminocyclopropane-1-carboxylic acid is a key regulator of guard mother cell terminal division in *Arabidopsis thaliana*. **Journal of Experimental Botany**, 70, 897-907.

- Yu, Y., Wang, J., Zhang, Z., Quan, R., Zhang, H., Wang, X., Ma, L., & Huang, R. (2013). Ethylene Promotes Hypocotyl Growth and HY5 Degradation by Enhancing the Movement of COP1 to the Nucleus in the Light. **PLOS Genetics**, 9, 1-13.
- Yu, Y., & Huang, R. (2017). Integration of Ethylene and Light Signaling Affects Hypocotyl Growth in *Arabidopsis*. **Frontiers in Plant Science**, 8, 1-6.
- Zhang, Y., Wang, P., Xia, H., Zhao, C., Hou, L., Li, C., Gao, C., Zhao, S., & Wang, X. (2016). Comparative transcriptome analysis of basal and zygote-located tip regions of peanut ovaries provides insight into the mechanism of light regulation in peanut embryo and pod development. **BMC Genomics**, 17, 1-13.
- Zhang, X., Ji, Y., Xue, C., Ma, H., Xi, Y., Huang, P., Wang, H., An, F., Li, B., Wang, Y., & Guo, H. (2018). Integrated Regulation of Apical Hook Development by Transcriptional Coupling of EIN3/EIL1 and PIFs in *Arabidopsis*. **The Plant Cell**, 30, 1971-1988.
- Zhang, K., Pan, J., Chen, Y., Wei, Y., Du, H., Sun, J., Lv, D., Wen, H., He, H., Wang, G., & Cai, R. (2021). Mapping and identification of CsSh5.1, a gene encoding a xyloglucan galactosyltransferase required for hypocotyl elongation in cucumber (*Cucumis sativus* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, 134, 979-991.
- Zhen, X., Gao, F., Li, X., Liu, Z., Zhao, J., Li, Y., Wang, Y., Li, Y., Wang, Z., Lai, H., Pan, X., & Yang, D. (2021). Responses of hypocotyl growth and seedling emergence with respect to soil sowing depth stress in peanut (*Arachis hypogaea* L.). **Archives of Agronomy and Soil Science**, 67, 519-535.
- Zhong, S., Shi, H., Xue, C., Wang, L., Xi, Y., Li, J., Quail, P., Wang, X., & Guo, H. (2012). A Molecular Framework of Light-Controlled Phytohormone Action in *Arabidopsis*. **Current Biology**, 22, 1530-1535.
- Zhong, S., Shia, H., Xue, C., Wei, N., Guo, H., & Wang, X. (2014). Ethylene-orchestrated circuitry coordinates a seedling's response to soil cover and etiolated growth. **PNAS**, 111, 3913-3920.
- Zhou, X., Ren, X., Luo, H., Huang, L., Liu, N., Chen, W., Lei, Y., Liao, B., & Jiang, H. (2022). Safe conservation and utilization of peanut germplasm resources in the Oil Crops Middle-term Genebank of China. **Oil Crop Science**, 7, 9-13.
- Zhu, W., Zhang, E., Li, H., Chen, X., Zhu, F., Hong, Y., Liao, B., Liu, S., & Liang, X. (2013). Comparative proteomics analysis of developing peanut aerial and subterranean pods identifies pod swelling related proteins. **Journal of Proteomics**, 91, 172-187.
- Zhu, W., Chen, X., Li, H., Zhu, F., Hong, Y., Varshney, R. K., & Liang, X. (2014). Comparative transcriptome analysis of aerial and subterranean pods development provides insights into seed abortion in peanut. **Plant Molecular Biology**, 85, 395-409.

Material suplementar

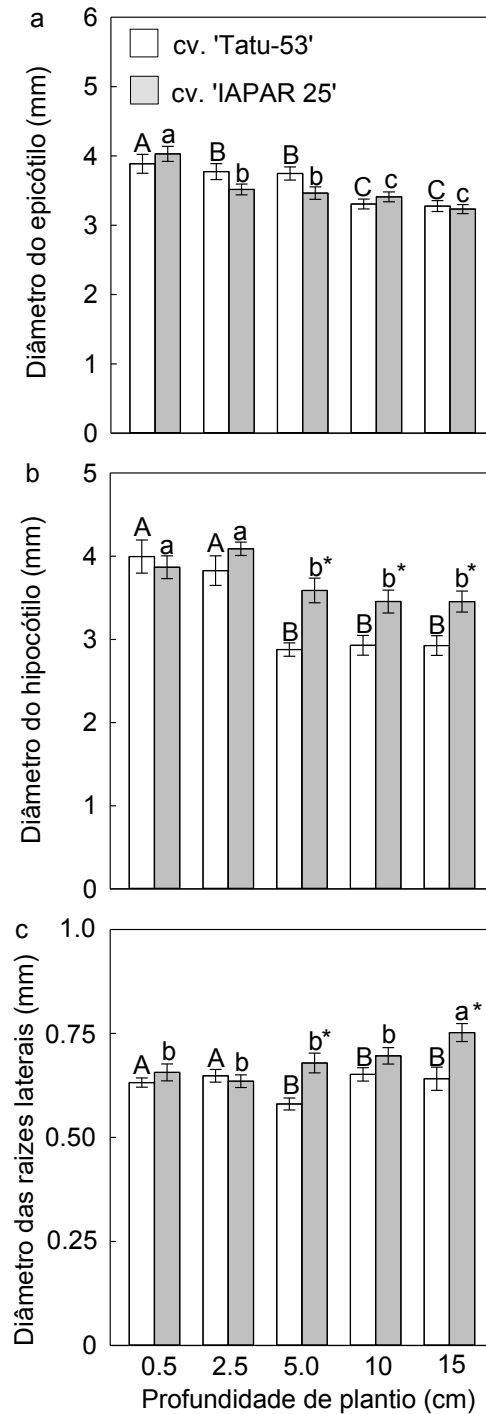


Figura S1. Efeito da profundidade de plantio no desenvolvimento de plântulas de amendoim. (a) Diâmetro do epicótilo, (b) diâmetro do hipocótilo, (c) diâmetro das raízes laterais. Diferentes letras maiúsculas indicam diferenças significativas entre as profundidades de plantio na cv. Tatu-53 pelo Teste Scott Knott ($P < 0,05$). Diferentes letras minúsculas indicam diferenças significativas entre as profundidades de plantio na cv. IAPAR 25 pelo Teste Scott Knott ($P < 0,05$). Os asteriscos indicam diferenças significativas entre cultivares dentro das profundidades de plantio pelo Teste t ($P < 0,05$). Os valores são média \pm erro ($n = 15$).

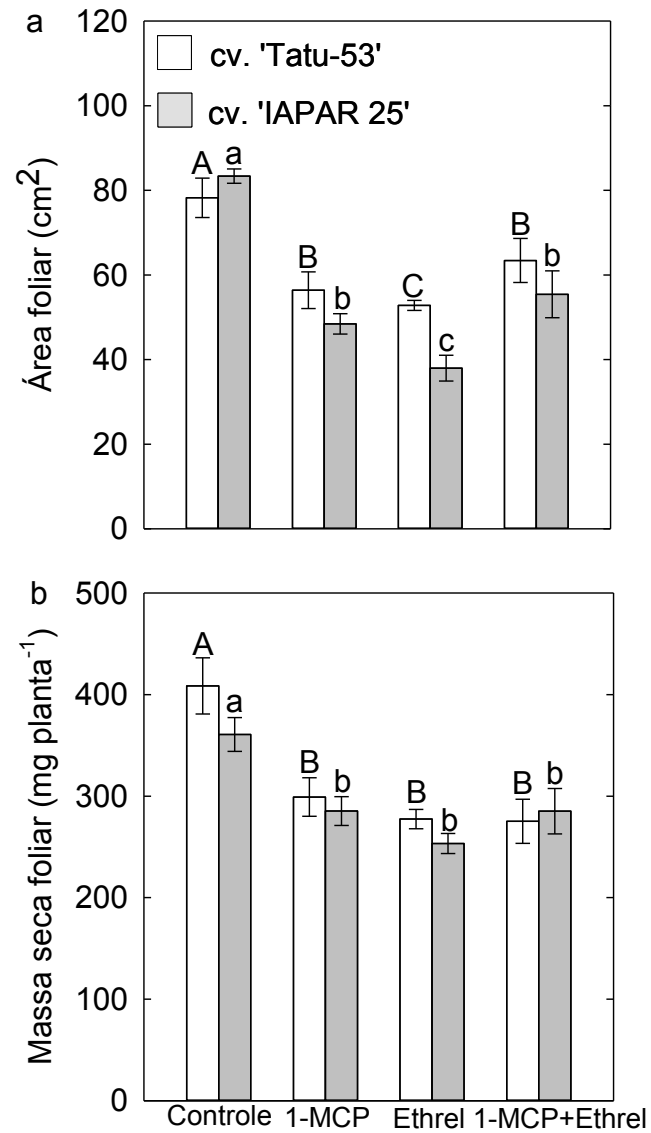


Figura S2. Efeito do etileno no desenvolvimento da parte aérea de mudas de amendoim. (a) Área foliar, (b) biomassa foliar. Diferentes letras maiúsculas indicam diferenças significativas entre as profundidades de plantio na cv. Tatu-53 pelo Teste Scott Knott ($P < 0,05$). Diferentes letras minúsculas indicam diferenças significativas entre as profundidades de plantio na cv. IAPAR 25 pelo Teste Scott Knott ($P < 0,05$). Os valores são média \pm erro ($n = 4$).

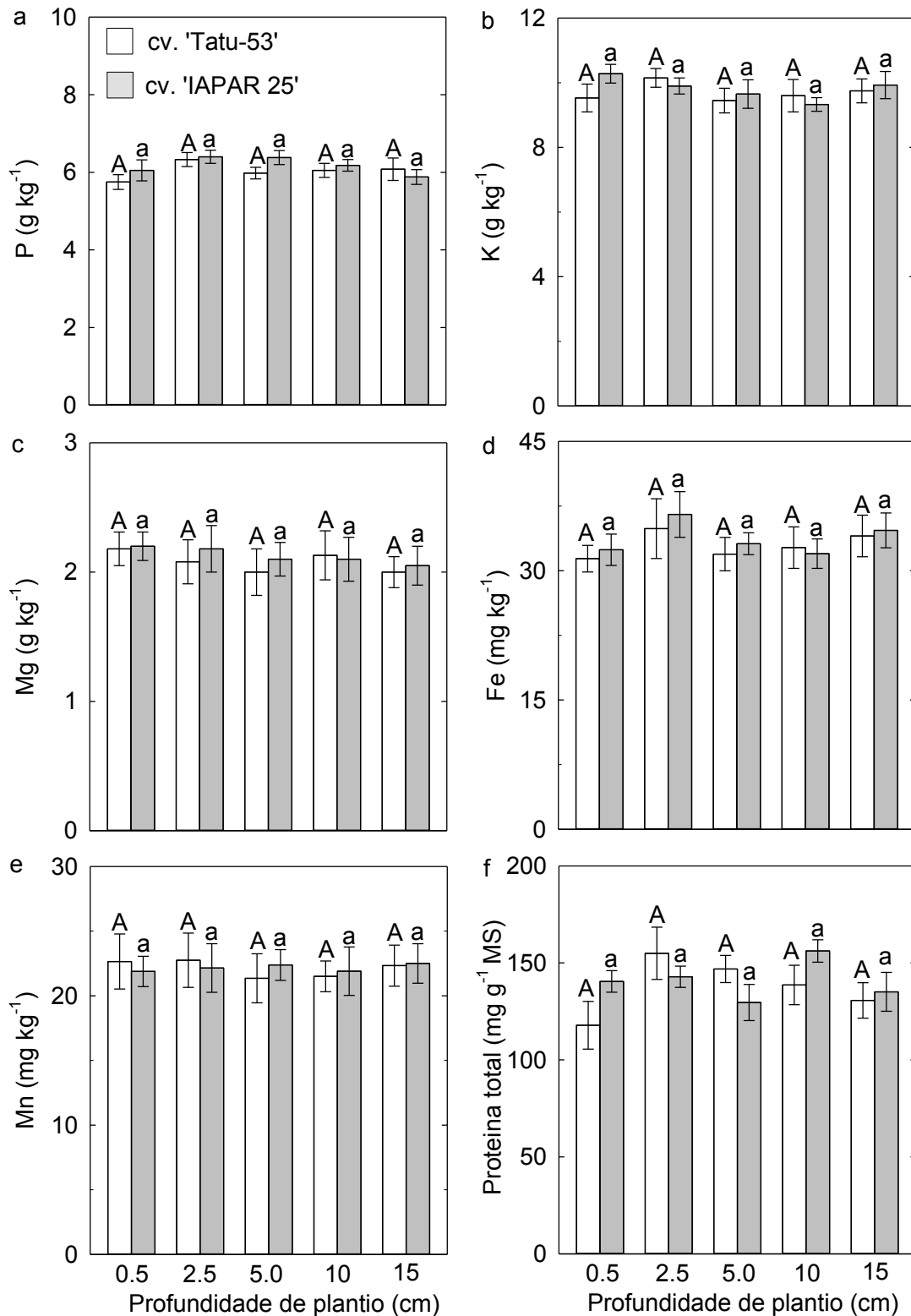


Figura S3. Efeito da profundidade de plantio na composição mineral do grão de amendoim. (a) Fósforo, (b) Potássio, (c) Magnésio, (d) Ferro, (e) Manganês, (f) Proteínas totais. Letras maiúsculas indicam diferenças significativas entre as profundidades de plantio na cv. Tatu-53 pelo Teste Scott Knott ($P < 0,05$). Letras minúsculas indicam diferenças significativas entre as profundidades de plantio na cv. IAPAR 25 pelo Teste Scott Knott ($P < 0,05$). Os valores são média \pm erro ($n = 4$).

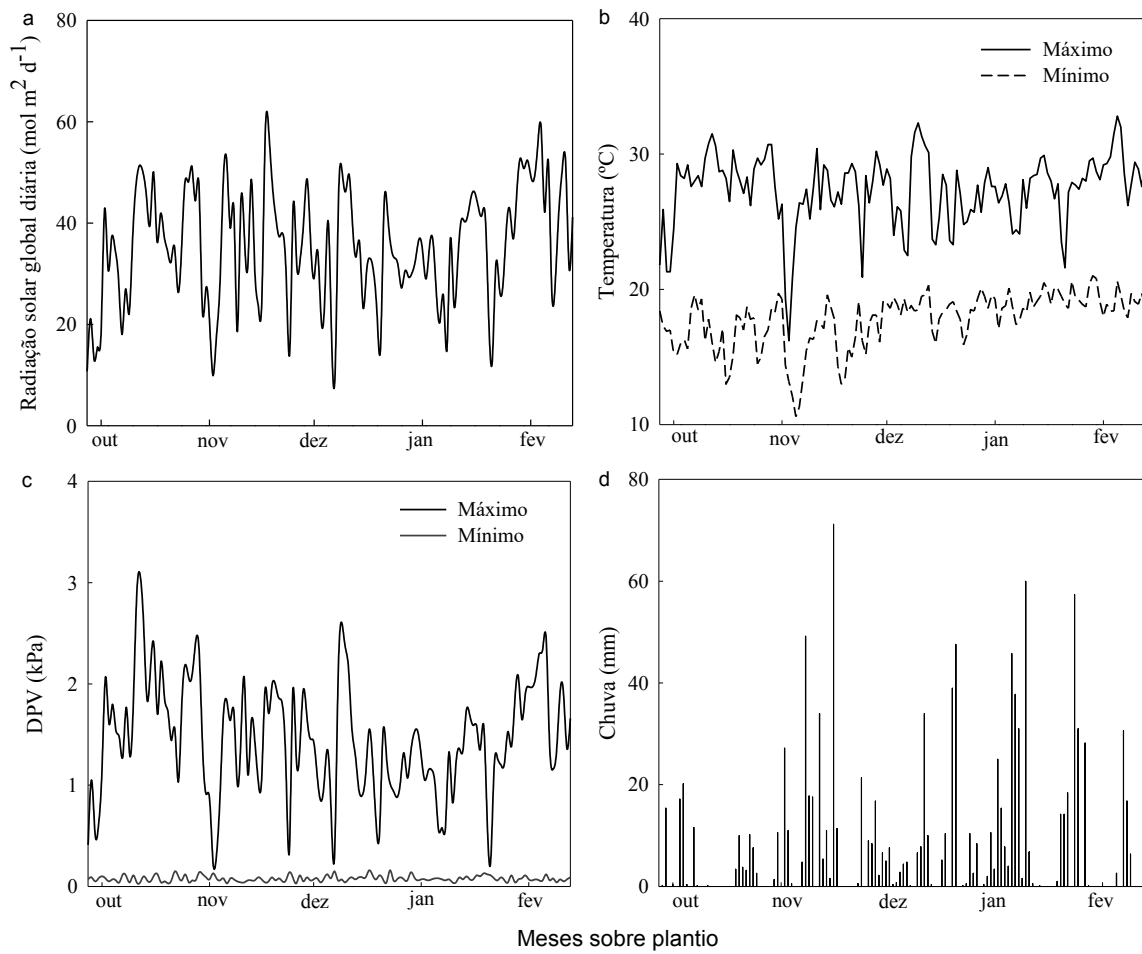


Figura S4. Fatores ambientais diários durante a estação de cultivo de amendoim desde a data de plantio até a data de colheita na Unidade de Ensino, Pesquisa e Extensão-Fundão: Horta Nova da UFV. (a) Radiação solar global diária, (b) temperaturas máximas e mínimas diárias, (c) déficit de pressão de vapor (DPV) máximos e mínimos, (d) chuva diária.

Tabela S1. Propriedades químicas do solo empregado nos experimentos.

Propriedades	Solo
pH	5.6
P (mg dm ⁻³)	98.3
K (mg dm ⁻³)	115
Ca (cmol _c dm ⁻³)	4.48
Mg (cmol _c dm ⁻³)	1.92
Al (cmol _c dm ⁻³)	0.0
H+Al (cmol _c dm ⁻³)	5.6
CEC (cmol _c dm ⁻³)	12.2
m (%)	0.0
V (%)	54.3

P, fósforo; K, potássio; Ca, cálcio; Mg, magnésio; Al, alumínio trocável; H+Al, acidez trocável; CEC, capacidade de troca de catiões; m, saturação de alumínio e V, saturação de base.