



unesp

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



RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo desta tese será disponibilizado somente a partir de 27/02/2021.



unesp

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



TOLERÂNCIA AO DÉFICE HÍDRICO RECORRENTE MODULADO POR PADRÕES FISIOLÓGICOS, BIOQUÍMICOS E EPIGENÉTICOS

LUÍS PAULO BENETTI MANTOAN

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

BOTUCATU - SP

- 2019 -



unesp

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



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

"Julio de Mesquita Filho"

INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS DE BOTUCATU

TOLERÂNCIA AO DÉFICE HÍDRICO RECORRENTE
MODULADO POR PADRÕES FISIOLÓGICOS, BIOQUÍMICOS E
EPIGENÉTICOS

LUÍS PAULO BENETTI MANTOAN

PROF. DR LUIZ FERNANDO ROLIM DE ALMEIDA

ORIENTADOR

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

BOTUCATU - SP

- 2019 -

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSANGELA APARECIDA LOBO-CRB 8/7500

Mantoan, Luís Paulo Benetti.

Tolerância ao déficit hídrico recorrente modulado por padrões fisiológicos, bioquímicos e epigenéticos / Luís Paulo Benetti Mantoan. - Botucatu, 2019

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de Botucatu

Orientador: Luiz Fernando Rolim de Almeida
Capes: 20303033

1. Hidratação. 2. Secas. 3. Sorgo. 4. Estresse vegetal. 5. Desidratação (Hídrica). 6. Epigenética.

Palavras-chave: H3K4me3; reidratação; seca recorrente; sorgo; "memória" do estresse.

Agradecimentos

À Deus por toda a força, ajuda e conforto que tem me dado e por sempre estar ao meu lado nos momentos difíceis.

À minha família, em especial aos meus pais Rafael Aparecido Mantoan e Sônia Maria Benetti Mantoan pelo carinho, compreensão e amor.

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

Ao professor Dr. Luiz Fernando Rolim de Almeida pela orientação e apoio durante o desenvolvimento do doutorado e por todo o apoio e auxílio que recebi durante o período do mestrado.

Ao programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica).

Aos docentes do Departamento de Botânica.

Aos funcionários do Departamento de Botânica Inara Moreira, Auro Pires, Kleber Campos, Heloíza Cassola e, em especial, ao José Eduardo Costa por todo o auxílio durante o período que estive na Pós-Graduação e principalmente pelos momentos de descontração.

À professora Dr.^a Tatiane Maria Rodrigues que disponibilizou o laboratório de anatomia vegetal, bem como os instrumentos utilizados na análise de densidade estomática.

Ao professor Dr. Fernando Broetto pelo auxílio durante o desenvolvimento da tese, especialmente por ter disponibilizado o uso do laboratório e equipamentos nos momentos de maior necessidade.

À professora Dr.^a Claudia Aparecida Rainho cuja colaboração e conhecimentos foram excepcionais para a adaptação e realização do método de imunoprecipitação da cromatina utilizado nesta tese. Por ser um grande exemplo de dedicação e amor a pesquisa e ensino, o qual terei como base para minha vida profissional.

À minha namorada Carla Verônica Corrêa por todo seu amor, companheirismo, lealdade e paciência. Por estar ao meu lado em todos os momentos do doutorado me auxiliando e confortando nos momentos mais difíceis e por fazer parte da minha vida.

Aos amigos e colegas de Pós-Graduação Angelo Bertholdi, Angélica Rodrigues, Danilo Miralha, Felipe Yamashita, Lívia Leite, Roberto Portella, Tais Arruda, Thayssa Schley,

Fabricio Custodio, Felipe Giroto, Sérgio Adachi, Diana Pacheco, Príncilla Pâmela, Janaina Cruz, Barbara Mitsuyasu, João Henrique, Fernanda, Magda, Diogo, Mariana Arcuri, Henrique, Edilson e outros que de alguma forma me auxiliaram no doutorado ou estiveram presentes.

Aos youtubers Wilson Rafael (Sr. Wilson) e Matheus Canella cujos vídeos sempre proporcionaram momentos de alegria ao final de cada dia de trabalho.

À todas as pessoas que de alguma forma colaboraram, incentivaram e me apoiaram durante todo o doutorado.

SUMÁRIO

| | |
|--|----|
| RESUMO | 1 |
| ABSTRACT | 2 |
| 1. INTRODUÇÃO GERAL | 3 |
| 2. REVISÃO DE LITERATURA | 4 |
| ESTRESSE E DÉFICE HÍDRICO EM PLANTAS | 4 |
| IMPRESSÃO DO ESTRESSE E EPIGENÉTICA..... | 9 |
| <i>SORGHUM BICOLOR</i> | 12 |
| 3. OBJETIVO | 13 |
| 4. HIPÓTESES | 14 |
| 5. CAPÍTULO I: IMPRESSÃO DO ESTRESSE E SUAS CONSEQUÊNCIAS EM <i>SORGHUM BICOLOR</i> (L.) MOENCH: RESPOSTAS FISIOLÓGICAS, BIOQUÍMICAS E EPIGENÉTICAS AO DÉFICE HÍDRICO RECORRENTE. | 15 |
| <i>Resumo</i> | 16 |
| <i>Introdução</i> | 17 |
| <i>Material e métodos</i> | 20 |
| <i>Área experimental e cultivo</i> | 20 |
| <i>Delineamento experimental</i> | 21 |
| <i>Irrigação e conteúdo de água no solo (CAS)</i> | 23 |
| <i>Conteúdo relativo de água na folha (CRA_{Folha})</i> | 24 |
| <i>Densidade estomática e densidade estomática relativa à área foliar</i> | 24 |
| <i>Trocas gasosas e fluorescência da clorofila a</i> | 25 |
| <i>Área foliar e massa seca da parte aérea</i> | 26 |
| <i>Conteúdo de peróxido de hidrogênio e nível de peroxidação lipídica</i> | 27 |
| <i>Obtenção do extrato bruto para determinação de proteínas solúveis totais e atividade enzimática foliar</i> | 28 |
| <i>Conteúdo de proteínas solúveis totais</i> | 29 |
| <i>Atividade da enzima superóxido dismutase (SOD)</i> | 29 |
| <i>Atividade da enzima peroxidase (POD)</i> | 30 |
| <i>Atividade da enzima catalase (CAT)</i> | 30 |
| <i>Extração e determinação do conteúdo de açúcares solúveis totais e sacarose</i> | 31 |
| <i>Imunoprecipitação da cromatina</i> | 32 |
| <i>Análises estatísticas</i> | 33 |
| <i>Resultados</i> | 34 |
| <i>Conteúdo de água no solo (CAS) e conteúdo relativo de água na folha (CRA_{Folha})</i> | 34 |
| <i>Densidade estomática e densidade estomática relativa à área foliar</i> | 35 |
| <i>Trocas gasosas e fluorescência da clorofila a</i> | 37 |
| <i>Crescimento da parte aérea</i> | 42 |

| | |
|---|----|
| <i>Açúcares solúveis totais e sacarose</i> | 44 |
| <i>Conteúdo de H₂O₂ e peroxidação lipídica</i> | 45 |
| <i>Atividade da enzima peroxidase (POD), superóxido dismutase (SOD) e catalase (CAT)</i> | 47 |
| <i>Ocorrência de trimetilação na lisina 4 da histona 3 (H3K4me3) no nucleossomo do gene Sb04g038610</i> | 47 |
| <i>Discussão</i> | 49 |
| <i>Conclusão</i> | 57 |
| <i>Reconhecimento</i> | 58 |
| <i>Material suplementar</i> | 59 |
| 6. CONSIDERAÇÕES FINAIS | 63 |
| 7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS | 63 |

Lista de figuras

| | |
|--|----|
| Figura 1: Média do conteúdo relativo de água no solo (CAS)..... | 35 |
| Figura 2: Média das trocas gasosas e fluorescência da clorofila <i>a</i> do primeiro experimento. | 39 |
| Figura 3: Média das trocas gasosas e fluorescência da clorofila <i>a</i> do segundo experimento . | 40 |
| Figura 4: Média do conteúdo de açúcares solúveis totais | 44 |
| Figura 5: Média do conteúdo de sacarose | 45 |
| Figura 6: Média do conteúdo de H ₂ O ₂ | 46 |
| Figura 7: Média do nível de peroxidação lipídica | 46 |
| Figura 8: Média da atividade da enzima peroxidase (POD)..... | 47 |
| Figura 9: Média da ocorrência da H3K4me3 no gene Sb04g038610, comparação entre tratamentos | 48 |
| Figura 10: Média da ocorrência da H3K4me3 no gene Sb04g038610, comparação ao longo do tempo | 49 |
| Figura suplementar 1: Média da temperatura do ar e umidade relativa do ar do primeiro experimento | 59 |
| Figura suplementar 2: Média da temperatura do ar e umidade relativa do ar do segundo experimento | 59 |

Lista de tabelas

| | |
|--|----|
| Tabela 1: Média do do potencial hídrico da parte aérea de <i>Sorghum bicolor</i> aos 15 dias após semeadura do primeiro e segundo experimento | 21 |
| Tabela 2: Média do conteúdo relativo de água na folha (CRA_{Folha}) | 35 |
| Tabela 3: Média da densidade estomática relativa à área foliar | 36 |
| Tabela 4: Média do rendimento quântico máximo do PSII (F_v/F_M)..... | 41 |
| Tabela 5: Média da massa seca do caule (MSC), massa seca da folha (MSF), massa seca total (MST) e área foliar (AF) | 43 |
| Tabela suplementar 1: Sequência de primers para a quantificação da H3K4me3 | 60 |
| Tabela suplementar 2: Média da densidade estomática após 27 dias de reidratação..... | 60 |
| Tabela suplementar 3: Média das trocas gasosas e da fluorescência da clorofila <i>a</i> no primeiro dia de reidratação do primeiro experimento | 61 |
| Tabela suplementar 4: Média das trocas gasosas e da fluorescência da clorofila <i>a</i> no primeiro dia de reidratação do segundo experimento | 61 |
| Tabela suplementar 5: Média da eficiência do uso da água (<i>EUA</i>), “quenching” fotoquímico (<i>qP</i>) e fração do excesso de energia não dissipada pelas antenas e não utilizadas fotoquimicamente na condição de luz (<i>Ex</i>) no último dia de déficit hídrico | 62 |
| Tabela suplementar 6: Média da atividade da enzima superóxido dismutase e da atividade da enzima catalase no último dia de déficit hídrico e no segundo dia de reidratação | 62 |

Lista de abreviaturas

- ANOVA – Análise de variância
- AF – Área foliar
- A_{Net} – Assimilação de CO₂
- g_s – Condutância estomática
- CAS – Conteúdo de água no solo
- CRA_{Folha} – Conteúdo relativo de água na folha
- CAT – Catalase
- DHFA – Déficit Hídrico na Fase Adulta
- DHFJ – Déficit Hídrico na Fase Juvenil
- DHR – Déficit Hídrico Recorrente
- DFFFA – Densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos
- DAS – Dias após a semeadura
- EUA – Eficiência de uso da água
- ERO – Espécies reativas de oxigênio
- PSII – Fotossistema II
- D – Fração da energia dissipada pelas antenas como calor na condição de luz
- Ex – Fração do excesso de energia não dissipada pelas antenas e não utilizadas fotoquimicamente na condição de luz
- Sb04g038610 – Gene de *Sorghum bicolor* (similar to Class III peroxidase 32 precursor)
- Sb03g040880 – Gene de *Sorghum bicolor* (Actin 1)
- MDA – Malondialdeído
- MSC – Massa seca do caule
- MSF – Massa seca de folha
- MST – Massa seca total
- H₂O₂ – Peróxido de hidrogênio
- Reid. (1 dia) – Primeiro dia de reidratação
- qP – “quenching” fotoquímico
- Reid. (4 dias) – Quarto dia de reidratação
- Φ_{PSII} – Rendimento quântico efetivo
- F_v/F_m – Rendimento quântico máximo do fotossistema II
- F_v'/F_m' – Rendimento quântico máximo do fotossistema II sob condição de luz
- Reid. (2 dias) – Segundo dia de reidratação

Reid. (6 dias) – Sexto dia de reidratação

SOD – Superóxido dismutase

E – Transpiração

H3K4me3 – Trimetilação do aminoácido lisina na posição 4 da cauda amino terminal da histona 3

DH – Último dia de déficit hídrico

MANTOAN, L.P.B. **TOLERÂNCIA AO DÉFICE HÍDRICO RECORRENTE MODULADO POR PADRÕES FISIOLÓGICOS, BIOQUÍMICOS E MOLECULARES.** 2019. 79P. TESE (DOUTORADO) – INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DE BOTUCATU, UNESP – UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA.

RESUMO

Plantas que presenciam a seca podem armazenar informações sobre esta experiência, tal como uma memória ao estresse. As informações adquiridas com a memória do estresse podem ser utilizadas para aumentar a tolerância a futuros eventos de déficit hídrico, porém, o crescimento das plantas pode ser limitado. O objetivo deste estudo foi investigar as respostas fisiológicas, bioquímicas e epigenéticas de *Sorghum bicolor* (L.) Moench durante e após o primeiro e segundo evento de déficit hídrico, bem como as vantagens e desvantagens de eventos recorrentes de seca para a tolerância e crescimento. Neste estudo foram utilizados quatro tratamentos que foram: Controle, onde a irrigação foi mantida, Déficit Hídrico na Fase Juvenil, onde as plantas foram submetidas a desidratação na fase juvenil seguido de reidratação, Déficit Hídrico na Fase Adulta, onde a irrigação foi suspensa na fase adulta seguido de reidratação e Déficit Hídrico Recorrente, onde a irrigação foi suspensa na fase juvenil e adulta seguido de reidratação. Foram avaliadas as trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a*, conteúdo relativo de água na folha, densidade estomática, crescimento, enzimas atioxidativas, conteúdo de açúcares totais e sacarose e ocorrência da H3K4me3 no gene Sb04g038610. Mesmo com o intervalo entre o primeiro e o segundo evento de seca, o que poderia resultar na remoção da memória do estresse formada no primeiro evento, as respostas fotossintéticas, antioxidativas, morfo-anômicas e de estado hídrico demonstraram que plantas de *S. bicolor* apresentaram maior tolerância a seca durante o déficit recorrente em relação às plantas submetidas a apenas um evento de déficit. Além disso, plantas sob déficit hídrico recorrente apresentaram maior ocorrência da marca epigenética H3K4me3 no gene Sb04g038610 durante a seca e reidratação, sendo a H3K4me3 mantida durante a reidratação de plantas submetidas ao déficit hídrico único e recorrente por seis dias. Contudo, a massa seca da parte aérea e a área foliar de plantas sob seca recorrente foi reduzida em relação a plantas sob déficit hídrico único. Desta forma, concluiu-se que *S. bicolor* apresenta impressão do estresse por déficit hídrico a longo prazo, pois durante o segundo evento de seca as plantas apresentam maior tolerância e presença, com posterior manutenção, da H3K4me3. Entretanto, o crescimento destas plantas é prejudicado.

Palavras-chave: H3K4me3, “Memória” do estresse, Reidratação, Seca recorrente, Sorgo, Planta cultivada.

MANTOAN, L.P.B. **TOLERANCE TO THE RECURRENT WATER DEFICIT MODULATED BY PHYSIOLOGICAL, BIOCHEMICAL AND MOLECULAR PATTERNS.** 2019. 79P. THESIS (DOCTORATE DEGREE) – INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DE BOTUCATU, UNESP – UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA.

ABSTRACT

Plants that experience drought can store information about this experience, such as a memory of stress. Information acquired with stress memory can be used to increase tolerance to future water deficit events, however, plant growth may be limited. The objective of this study was to investigate the physiological, biochemical and epigenetic responses of *Sorghum bicolor* (L.) Moench during and after the first and second water deficit event, as well as the advantages and disadvantages of recurrent drought events for tolerance and growth. Four treatments were used: Control, where irrigation was maintained, Water Deficit in the Juvenile Phase, where the plants were submitted to dehydration in the juvenile phase followed by rehydration, Water Deficit in the Adult Phase, where irrigation was suspended in the adult phase followed by rehydration and Recurrent Water Deficit, where irrigation was suspended in the juvenile and adult phases followed by rehydration. Gas exchanges, chlorophyll *a* fluorescence, relative leaf water content, stomatal density, plant growth, antioxidative enzymes, total sugar and sucrose content and the occurrence of H3K4me3 in the Sb04g038610 gene were evaluated. Even with the interval between the first and second drought events, which could result in the removal of the stress memory, the photosynthetic, antioxidative, morpho-anatomical and water status responses demonstrated that *S. bicolor* plants showed increased tolerance to drought during recurrent water deficit in relation to plants submitted to only one water deficit event. In addition, plants under recurrent drought presented a higher occurrence of the epigenetic mark H3K4me3 in the gene Sb04g038610 during drought and rehydration, with H3K4me3 being maintained during the rehydration of plants submitted to a single and recurrent drought for six days. However, dry shoot mass and leaf area of plants under recurrent drought was reduced in relation to plants under single drought conditions. In this way, it is concluded that *S. bicolor* presents stress imprint to water deficit to long-term, because during the second drought event the plants present greater tolerance and presence of H3K4me3, with subsequent maintenance of this epigenetic mark in rehydration.

Key words: H3K4me3, “Stress memory”, Rehydration, Recurring drought, Sorghum, Cultivated plant.

1. INTRODUÇÃO GERAL

A seca está entre os eventos ambientais mais preocupantes para a agricultura. Sendo assim, eventos de seca podem afetar a segurança alimentar de um grande número de pessoas gerando uma cascata de consequências na economia, geopolítica e sociedade (WILHITE, 2000; GRAYSON, 2013; TOMBESI *et al.*, 2018). Acredita-se que a frequência e severidade dos eventos de seca serão maiores no futuro devido à redução na precipitação e ao aumento da evapotranspiração ocasionada pelo aumento da temperatura global (SHEFFIELD; WOOD, 2008; DAI, 2011; SHEFFIELD; WOOD; RODERICK, 2012; TOMBESI *et al.*, 2018). Em resposta ao aquecimento global, alguns pesquisadores acreditam que haverá mudanças no padrão de distribuição das chuvas, as quais ocorrerão de modo desuniforme. Além disso, os eventos de seca irão acontecer mais cedo e de forma mais longa e intensa (TRENBERTH *et al.*, 2014; TOMBESI *et al.*, 2018).

A seca coloca em perigo a sobrevivência de espécies nativas e agrícolas que são anuais e perenes. Entretanto, as espécies anuais, tal como a espécie *Sorghum bicolor* (L.) Moench, apresentam maior número de estratégias para resistir e se adaptar as mudanças climáticas do que espécies perenes. As espécies anuais podem mudar seu fenótipo de acordo com as mudanças climáticas devido alta plasticidade e capacidade evolutiva, sendo esta última proporcionada pelo rápido ciclo reprodutivo das plantas anuais (FRANKS; WEBER; AITKEN, 2014; TOMBESI *et al.*, 2018). Contudo, com as mudanças no clima, as plantas estão enfrentando períodos de seca cada vez mais frequentes e intensos. Isto representa um sério perigo para as comunidades vegetais, pois o curto intervalo de recuperação entre um período e outro de seca pode não ser suficiente para as plantas se recuperarem do primeiro evento de estresse. Desta forma, durante o segundo evento de seca, a planta apresenta ajustes aos danos causados pelo evento atual e pelos eventos anteriores (WALTER *et al.*, 2013).

Segundo Bruce *et al.* (2007) as plantas são capazes de armazenar informações sobre eventos anteriores de estresse. Tais informações podem ser utilizadas durante o evento recorrente, tornando a resposta a este segundo evento mais eficiente. Neste sentido, pode-se dizer que as plantas apresentam mecanismos para armazenar tais informações ambientais, tal como uma “memória” para o estresse (BRUCE *et al.*, 2007). A “memória” do estresse, também chamada de impressão do estresse, ocorre quando a planta, a qual foi submetida anteriormente a um determinado evento estressante, apresenta respostas mais eficientes e rápidas durante o segundo evento do mesmo estresse, o que confere maior tolerância a eventos recorrentes (BRUCE *et al.*, 2007; WALTER *et al.*, 2013; CRISP *et al.*, 2016). A impressão do estresse

pode atuar para estabilizar uma comunidade de plantas sobre frequentes extremos climáticos de forma a aumentar a resiliência e reduzir a mortalidade das plantas (WALTER *et al.*, 2013). Entretanto, a manutenção da impressão do estresse pode apresentar desvantagens para o crescimento, pois a planta acaba utilizando seus recursos em favor da sobrevivência (CHINNUSAMY; ZHU, 2009; SKIRYCZ; INZÉ, 2010; MARTINEZ-MEDINA *et al.*, 2016).

Dentre os possíveis mecanismos envolvidos na formação da impressão do estresse estão o acúmulo de fatores de transcrição, proteínas sinalizadoras e modificações epigenéticas (BRUCE *et al.*, 2007; CRISP *et al.*, 2016). Estudos realizados em *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. tem apontado os mecanismos epigenéticos como responsáveis pela impressão do estresse (DING; FROMM; AVRAMOVA, 2012; KIM *et al.*, 2012). Entretanto, a maioria das pesquisas sobre a impressão do estresse é focada em estudos genéticos e epigenéticos (WALTER *et al.*, 2013). Sendo assim, estudos que relacionem as respostas moleculares, bioquímicas e os demais parâmetros funcionais são necessários para a real compreensão das respostas das plantas aos recorrentes eventos de estresse, bem como as possíveis consequências da manutenção da impressão do estresse para o crescimento (CHINNUSAMY; ZHU, 2009; WALTER *et al.*, 2011; WALTER *et al.*, 2013; VRIET; HENNIG; LALOI, 2015; MARTINEZ-MEDINA *et al.*, 2016).

2. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Neste estudo a combinação de avaliações fisiológicas, bioquímicas, morfo-anatômicas e epigenéticas possibilitaram a ampla compreensão dos padrões de respostas das plantas aos eventos recorrentes de seca, bem como dos mecanismos envolvidos na formação da impressão do estresse. Além disso, é importante ressaltar que tais resultados foram obtidos na espécie *S. bicolor*, a qual apresenta comprovada habilidade de tolerância a seca, o que permitiu avaliar a real capacidade e duração do efeito de impressão do estresse, uma vez que a maioria dos estudos sobre a impressão do estresse tem utilizado como modelo plantas sem capacidade de tolerância a seca.

Embora este experimento tenha ocorrido em condições de casa de vegetação, os resultados poderão servir de base em futuros experimentos sobre a impressão do estresse em condições de campo. Além disso, o delineamento experimental utilizado neste estudo abre a possibilidade para um novo tipo de manejo de mudas de espécies agrícolas e nativas. A indução do déficit hídrico em plântulas por algumas horas, tal como foi realizado em *S. bicolor*, poderia resultar na produção de mudas comerciais de espécies olerícolas, florestais e nativas com a impressão do estresse, o que por sua vez resultaria na redução das perdas agrícolas e na redução da mortalidade de mudas nativas em áreas de restauração em situações de seca recorrente.

3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABDALLAH, M. BEN; METHENNI, K.; NOUAIRI, I.; ZARROUK, M.; YOUSSEF, N. BEN. Drought priming improves subsequent more severe drought in a drought-sensitive cultivar of olive cv. Chétoui. **Scientia Horticulturae**, v. 221, n. September 2016, p. 43–52, 2017.

ALEXIEVA, V.; SERGIEV, I.; MAPELLI, S.; KARANOV, E. The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat. **Plant, Cell and Environment**, v. 24, n. 12, p. 1337–1344, 2001.

ALLEN, R. D. Dissection of Oxidative Stress Tolerance Using Transgenic Plants. **Plant physiology**, v. 107, n. 4, p. 1049–1054, 1995.

ALMAGRO, L.; GÓMEZ ROS, L. V.; BELCHI-NAVARRO, S.; BRU, R.; ROS BARCELÓ, A.; PEDREÑO, M. A. Class III peroxidases in plant defence reactions. **Journal of Experimental Botany**, v. 60, n. 2, p. 377–390, 2009.

- AMZALLAG, G. N.; LERNER, H. R.; POLJAKOFF-MAYBER, A. Induction of Increased Salt Tolerance in *Sorghum bicolor* by NaCl Pretreatment. **Journal of Experimental Botany**, v. 41, n. 222, p. 29–34, 1990.
- APEL, K.; HIRT, H. Reactive oxygen species: Metabolism, Oxidative Stress, and Signal Transduction. **Annual Review of Plant Biology**, v. 55, n. 1, p. 373–399, 2004.
- ARAÚJO, S. A. DO C.; DEMINICIS, B. B. Fotoinibição da Fotossíntese. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 7, n. 4, 2009.
- AVRAMOVA, Z. Transcriptional ‘memory’ of a stress: transient chromatin and memory (epigenetic) marks at stress-response genes. **The Plant Journal**, v. 83, n. 1, p. 149–159, 2015.
- BAKER, N. R.; ROSENQVIST, E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. **Journal of experimental botany**, v. 55, n. 403, p. 1607–1621, 2004.
- BALUŠKA, F.; GAGLIANO, M.; WITZANY, G. **Memory and Learning in Plants**. Cham: Springer International Publishing, 2018.
- BANNISTER, A. J.; KOUZARIDES, T. Regulation of chromatin by histone modifications. **Cell research**, v. 21, n. 3, p. 381–395, 2011.
- BAROUX, C.; RAISSIG, M. T.; GROSSNIKLAUS, U. Epigenetic regulation and reprogramming during gamete formation in plants. **Current Opinion in Genetics & Development**, v. 21, n. 2, p. 124–133, 2011.
- BECKERS, G. J. M.; JASKIEWICZ, M.; LIU, Y.; UNDERWOOD, W. R.; HE, S. Y.; ZHANG, S.; CONRATH, U. Mitogen-Activated Protein Kinases 3 and 6 Are Required for Full Priming of Stress Responses in *Arabidopsis thaliana*. **The Plant Cell Online**, v. 21, n. 3, p. 944–953, 2009.
- BERGER, S. L. The complex language of chromatin regulation during transcription. **Nature**, v. 447, n. 7143, p. 407–412, 2007.
- BIRD, A. Perceptions of epigenetics. **Nature**, v. 447, n. 7143, p. 396–398, 2007.
- BLUM, A. **Plant Breeding for Water-Limited Environments**. New York, NY: Springer New York, 2011.

- BOWLER, C.; MONTAGU, M. V; INZE, D. Superoxide Dismutase and Stress Tolerance. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 43, n. 1, p. 83–116, 1992.
- BOYER, J. S. Plant productivity and environment. **Science**, v. 218, n. 4571, p. 443–448, 1982.
- BOYKO, A.; KOVALCHUK, I. Genome instability and epigenetic modification--heritable responses to environmental stress? **Current opinion in plant biology**, v. 14, n. 3, p. 260–266, 2011.
- BRADFORD, M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. **Analytical Biochemistry**, v. 72, n. 1–2, p. 248–254, 1976.
- BRAY, E. A. Plant responses to water deficit. **Trends in Plant Science**, v. 2, n. 2, p. 48–54, 1997.
- BRUCE, T. J. A.; MATTHES, M. C.; NAPIER, J. A.; PICKETT, J. A. Stressful “memories” of plants: Evidence and possible mechanisms. **Plant Science**, v. 173, n. 6, p. 603–608, 2007.
- BUCHANAN, C. D.; LIM, S.; SALZMAN, R. A.; KAGIAMPAKIS, I.; MORISHIGE, D. T.; WEERS, B. D.; KLEIN, R. R.; PRATT, L. H.; CORDONNIER-PRATT, M.-M.; KLEIN, P. E.; MULLET, J. E. *Sorghum bicolor*'s Transcriptome Response to Dehydration, High Salinity and ABA. **Plant Molecular Biology**, v. 58, n. 5, p. 699–720, 2005.
- CALATAYUD, A.; BARRENO, E. Chlorophyll a fluorescence, antioxidant enzymes and lipid peroxidation in tomato in response to ozone and benomyl. **Environmental pollution (Barking, Essex : 1987)**, v. 115, n. 2, p. 283–289, 2001.
- CENTRITTO, M.; WAHBI, S.; SERRAJ, R.; CHAVES, M. Effects of partial rootzone drying (PRD) on adult olive tree (*Olea europaea*) in field conditions under arid climateII. Photosynthetic responses. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 106, p. 303–311, 2005.
- CHANDRA, A.; BHATT, R. K.; MISRA, L. P. Effect of Water Stress on Biochemical and Physiological Characteristics of Oat Genotypes. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 181, n. 1, p. 45–48, 1998.

CHAVES, M. M.; FLEXAS, J.; PINHEIRO, C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. **Annals of botany**, v. 103, n. 4, p. 551–560, 2009.

CHAVES, M. M.; MAROCO, J. P.; PEREIRA, J. S. Understanding plant responses to drought — from genes to the whole plant. **Functional Plant Biology**, v. 30, n. 3, p. 239–264, 2003.

CHEN, H.-X.; GAO, H.-Y.; AN, S.-Z.; LI, W.-J. Dissipation of Excess Energy in Mehler-Peroxidase Reaction in Rumex Leaves During Salt Shock. **Photosynthetica**, v. 42, n. 1, p. 117–122, 2004.

CHINNUSAMY, V.; ZHU, J.-K. Epigenetic regulation of stress responses in plants. **Current opinion in plant biology**, v. 12, n. 2, p. 133–139, 2009.

CHINNUSAMY, V.; GONG, Z.; ZHU, J.-K. Abscisic acid-mediated epigenetic processes in plant development and stress responses. **Journal of integrative plant biology**, v. 50, n. 10, p. 1187–1195, 2008.

CONRATH, U.; BECKERS, G. J. M.; FLORS, V.; GARCÍA-AGUSTÍN, P.; JAKAB, G.; MAUCH, F.; NEWMAN, M.-A.; PIETERSE, C. M. J.; POINSSOT, B.; POZO, M. J.; PUGIN, A.; SCHAFFRATH, U.; TON, J.; WENDEHENNE, D.; ZIMMERLI, L.; MAUCH-MANI, B. Priming: getting ready for battle. **Molecular plant-microbe interactions : MPMI**, v. 19, n. 10, p. 1062–1071, 2006.

CRISP, P. A.; GANGULY, D.; EICHTEN, S. R.; BOREVITZ, J. O.; POGSON, B. J. Reconsidering plant memory: Intersections between stress recovery, RNA turnover, and epigenetics. **Science Advances**, v. 2, n. 2, p. e1501340–e1501340, 2016.

DAI, A. Drought under global warming: a review. **Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change**, v. 2, n. 1, p. 45–65, 2011.

DANON, A.; MIERSCH, O.; FELIX, G.; CAMP, R. G. L.; APEL, K. Concurrent activation of cell death-regulating signaling pathways by singlet oxygen in *Arabidopsis thaliana*. **The Plant Journal**, v. 41, n. 1, p. 68–80, 2005.

DEVNARAIN, N.; CRAMPTON, B. G.; CHIKWAMBA, R.; BECKER, J. V. W.; O’KENNEDY, M. M. Physiological responses of selected African sorghum landraces to progressive water stress and re-watering. **South African Journal of Botany**, v. 103, p. 61–69, 2016.

DING, Y.; VIRLOUVET, L.; LIU, N.; RIETHOVEN, J.-J.; FROMM, M.; AVRAMOVA, Z. Dehydration stress memory genes of *Zea mays*; comparison with *Arabidopsis thaliana*. **BMC Plant Biology**, v. 14, n. 1, p. 141, 2014a.

DING, Y.; LAPKO, H.; NDAMUKONG, I.; XIA, Y.; AL-ABDALLAT, A.; LALITHAMBIKA, S.; SADDER, M.; SALEH, A.; FROMM, M.; RIETHOVEN, J.-J.; LU, G.; AVRAMOVA, Z. The Arabidopsis Chromatin Modifier ATX1, the Myotubularin-like AtMTM, and the response to Drought; a view from the other end of the pathway. **Plant Signaling & Behavior**, v. 4, n. 11, p. 1049–1058, 2014b.

DING, Y.; FROMM, M.; AVRAMOVA, Z. Multiple exposures to drought “train” transcriptional responses in Arabidopsis. **Nature Communications**, v. 3, p. 740, 2012.

DING, Y.; NDAMUKONG, I.; XU, Z.; LAPKO, H.; FROMM, M.; AVRAMOVA, Z. ATX1-Generated H3K4me3 Is Required for Efficient Elongation of Transcription, Not Initiation, at ATX1-Regulated Genes. **PLoS Genetics**, v. 8, n. 12, p. e1003111, 2012.

DING, Y.; AVRAMOVA, Z.; FROMM, M. The Arabidopsis trithorax-like factor ATX1 functions in dehydration stress responses via ABA-dependent and ABA-independent pathways. **The Plant journal : for cell and molecular biology**, v. 66, n. 5, p. 735–744, 2011.

DITMAROVÁ, L.; KURJAK, D.; PALMROTH, S.; KMET, J.; STRELCOVÁ, K. Physiological responses of Norway spruce (*Picea abies*) seedlings to drought stress. **Tree Physiology**, v. 30, p. 205–213, 2010.

DUBEY, A.; CHANDRA, A. Differential changes in enzyme activities caused by water stress in *Cenchrus* species. **Indian Journal Plant Physiology**, v. 8, p. 339–345, 2003.

ENNAHLI, S.; EARL, H. J. Physiological Limitations to Photosynthetic Carbon Assimilation in Cotton under Water Stress. **Crop Science**, v. 45, n. 6, p. 2374–2382, 2005.

EVANS, J. R. Improving photosynthesis. **Plant physiology**, v. 162, n. 4, p. 1780–1793, 2013.

FAROOQ, M.; HUSSAIN, M.; WAHID, A.; SIDDIQUE, K. H. M. Drought Stress in Plants: An Overview. *In: Plant Responses to Drought Stress*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2012. p. 1–33.

FEDDES, R.; DAM, J. Plant-Soil-Water Relations. *In: Encyclopedia of Soils in the Environment*. [s.l.] Elsevier, 2005. v. null p. 222–230.

- FENG, X. J.; LI, J. R.; QI, S. L.; LIN, Q. F.; JIN, J. B.; HUA, X. J. Light affects salt stress-induced transcriptional memory of P5CS1 in Arabidopsis. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 113, n. 51, p. E8335–E8343, 2016.
- FLEXAS, J.; BOTA, J.; CIFRE, J.; MARIANO ESCALONA, J.; GALMES, J.; GULIAS, J.; LEFI, K.; FLORINDA MARTINEZ-CANELLAS, S.; TERESA MORENO, M.; RIBAS-CARBO, M.; RIERA, D.; SAMPOL, B.; MEDRANO, H. Understanding down-regulation of photosynthesis under water stress: future prospects and searching for physiological tools for irrigation management. **Annals of Applied Biology**, v. 144, n. 3, p. 273–283, 2004.
- FLEXAS, J.; ESCALONA, J.; MEDRANO, H. Water stress induces different levels of photosynthesis and electron transport rate regulation in grapevines. **Plant, Cell and Environment**, v. 22, n. 1, p. 39–48, 1999.
- FOYER, C. H.; LELANDAIS, M.; KUNERT, K. J. Photooxidative stress in plants. **Physiologia Plantarum**, v. 92, n. 4, p. 696–717, 1994.
- FRANKS, S. J.; WEBER, J. J.; AITKEN, S. N. Evolutionary and plastic responses to climate change in terrestrial plant populations. **Evolutionary Applications**, v. 7, n. 1, p. 123–139, 2014.
- GALMÉS, J.; MEDRANO, H.; FLEXAS, J. Photosynthetic limitations in response to water stress and recovery in Mediterranean plants with different growth forms. **The New phytologist**, v. 175, n. 1, p. 81–93, 2007.
- GARCIA, B. A.; HAKE, S. B.; DIAZ, R. L.; KAUER, M.; MORRIS, S. A.; RECHT, J.; SHABANOWITZ, J.; MISHRA, N.; STRAHL, B. D.; ALLIS, C. D.; HUNT, D. F. Organismal Differences in Post-translational Modifications in Histones H3 and H4. **Journal of Biological Chemistry**, v. 282, n. 10, p. 7641–7655, 2007.
- GARCIA, I. S.; SOUZA, A.; BARBEDO, C. J.; DIETRICH, S. M. C.; FIGUEIREDO-RIBEIRO, R. C. L. Changes in soluble carbohydrates during storage of *Caesalpinia echinata* LAM. (Brazilwood) seeds, an endangered leguminous tree from the Brazilian Atlantic Forest. **Brazilian Journal of Biology**, v. 66, n. 2b, p. 739–745, 2006.
- GASPAR, T.; FRANCK, T.; BISBIS, B.; KEVERS, C.; JOUVE, L.; HAUSMAN, J. F.; DOMMES, J. Concepts in plant stress physiology. Application to plant tissue cultures. **Plant Growth Regulation**, v. 37, n. 3, p. 263–285, 2002.
- GEORGE-JAEGGLI, B.; MORTLOCK, M. Y.; BORRELL, A. K. Bigger is not always better: Reducing leaf area helps stay-green sorghum use soil water more slowly. **Environmental and Experimental Botany**, v. 138, p. 119–129, 2017.

- GIANNOPOLITIS, C. N.; RIES, S. K. Superoxide dismutases: I. Occurrence in higher plants. **Plant physiology**, v. 59, n. 2, p. 309–314, 1977.
- GILBERT, M. E.; MEDINA, V. Drought Adaptation Mechanisms Should Guide Experimental Design. **Trends in Plant Science**, v. 21, n. 8, p. 639–647, 2016.
- GIMENEZ, C.; GALLARDO, M.; THOMPSON, R. Plant–Water Relations. *In*: HILLEL, D.; HATFIELD, J. L.; POWLSON, D. S.; ROSENZWEIG, C.; SCOW, K. M.; SINGER, M. J.; SPARKS, D. L. (Eds.). **Encyclopedia of Soils in the Environment**. [s.l.] Elsevier, 2005. p. 231–238.
- GRAYSON, M. Agriculture and drought. **Nature**, v. 501, n. 7468, p. S1–S1, 2013.
- GRENNAN, A. K. A Transcriptomic Footprint of Reactive Oxygen Species. **Plant Physiology**, v. 148, n. 3, p. 1187–1188, 2008.
- HAKALA, M.; TUOMINEN, I.; KERÄNEN, M.; TYYSTJÄRVI, T.; TYYSTJÄRVI, E. Evidence for the role of the oxygen-evolving manganese complex in photoinhibition of Photosystem II. **Biochimica et biophysica acta**, v. 1706, n. 1-2, p. 68–80, 2005.
- HAN, S.; WAGNER, D. Role of chromatin in water stress responses in plants. **Journal of Experimental Botany**, v. 65, n. 10, p. 2785–2799, 2014.
- HASANUZZAMAN, M.; NAHAR, K.; GILL, S. S.; FUJITA, M. Drought Stress Responses in Plants, Oxidative Stress, and Antioxidant Defense. *In*: **Climate Change and Plant Abiotic Stress Tolerance**. Weinheim, Germany: Wiley-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, 2013. p. 209–250.
- HE, Y.; LI, Z. Epigenetic Environmental Memories in Plants: Establishment, Maintenance, and Reprogramming. **Trends in Genetics**, v. 34, n. 11, p. 856–866, 2018.
- HEGERL, G. C.; HANLON, H.; BEIERKUHNLEIN, C. Climate science: Elusive extremes. **Nature Geoscience**, v. 4, n. 3, p. 142–143, 2011.
- HEIMANN, L.; HORST, I.; PERDUNS, R.; DREESEN, B.; OFFERMANN, S.; PETERHANSEL, C. A Common histone modification code on C4 genes in maize and its conservation in *Sorghum* and *Setaria italica*. **Plant physiology**, v. 162, n. 1, p. 456–69, 2013.
- HETHERINGTON, A. M.; WOODWARD, F. I. The role of stomata in sensing and driving environmental change. **Nature**, v. 424, n. 6951, p. 901–908, 2003.

HIDEG, É.; SPETEA, C.; VASS, I. Superoxide radicals are not the main promoters of acceptor-side-induced photoinhibitory damage in spinach thylakoids. **Photosynthesis Research**, v. 46, n. 3, p. 399–407, 1995.

HOAGLAND, D. R.; ARNON, D. I. The water-culture method for growing plants without soil. **California Agricultural Experiment Station Circular**, v. 347, n. 347, p. 1–32, 1950.

HULTEN, M. VAN; PELSER, M.; LOON, L. C. VAN; PIETERSE, C. M. J.; TON, J. Costs and benefits of priming for defense in Arabidopsis. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 103, n. 14, p. 5602–5607, 2006.

ISHIKAWA, C.; HATANAKA, T.; MISOO, S.; FUKAYAMA, H. Screening of High k cat Rubisco among Poaceae for Improvement of Photosynthetic CO₂ Assimilation in Rice. **Plant Production Science**, v. 12, n. 3, p. 345–350, 2009.

JANERO, D. R. Malondialdehyde and thiobarbituric acid-reactivity as diagnostic indices of lipid peroxidation and peroxidative tissue injury. **Free Radical Biology and Medicine**, v. 9, n. 6, p. 515–540, 1990.

JASKIEWICZ, M.; CONRATH, U.; PETERHÄNSEL, C. Chromatin modification acts as a memory for systemic acquired resistance in the plant stress response. **EMBO reports**, v. 12, n. 1, p. 50–55, 2011.

KIM, J.-M.; SASAKI, T.; UEDA, M.; SAKO, K.; SEKI, M. Chromatin changes in response to drought, salinity, heat, and cold stresses in plants. **Frontiers in Plant Science**, v. 6, p. 114, 2015.

KIM, J.-M.; TO, T. K.; ISHIDA, J.; MATSUI, A.; KIMURA, H.; SEKI, M. Transition of chromatin status during the process of recovery from drought stress in *Arabidopsis thaliana*. **Plant & cell physiology**, v. 53, n. 5, p. 847–856, 2012.

KIM, J.-M.; TO, T. K.; NISHIOKA, T.; SEKI, M. Chromatin regulation functions in plant abiotic stress responses. **Plant, cell & environment**, v. 33, n. 4, p. 604–611, 2010.

KIM, J.-M.; TO, T. K.; ISHIDA, J.; MOROSAWA, T.; KAWASHIMA, M.; MATSUI, A.; TOYODA, T.; KIMURA, H.; SHINOZAKI, K.; SEKI, M. Alterations of lysine modifications on the histone H3 N-tail under drought stress conditions in *Arabidopsis thaliana*. **Plant & cell physiology**, v. 49, n. 10, p. 1580–1588, 2008.

- KOUZARIDES, T. Chromatin Modifications and Their Function. **Cell**, v. 128, n. 4, p. 693–705, 2007.
- KRANNER, I.; MINIBAYEVA, F. V.; BECKETT, R. P.; SEAL, C. E. What is stress? Concepts, definitions and applications in seed science. **New Phytologist**, v. 188, n. 3, p. 655–673, 2010.
- KREPS, J. A.; WU, Y.; CHANG, H.-S.; ZHU, T.; WANG, X.; HARPER, J. F. Transcriptome changes for Arabidopsis in response to salt, osmotic, and cold stress. **Plant physiology**, v. 130, n. 4, p. 2129–2141, 2002.
- LÄMKE, J.; BÄURLE, I. Epigenetic and chromatin-based mechanisms in environmental stress adaptation and stress memory in plants. **Genome Biology**, v. 18, n. 1, p. 124, 2017.
- LARCHER, W. Stress bei Pflanzen. **Naturwissenschaften**, v. 74, n. 4, p. 158–167, 1987.
- LAWLOR, D. W. Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role of ATP. **Annals of botany**, v. 89, p. 871–885, 2002.
- LEMOS FILHO, J. P. DE. Fotoinibição em três espécies do cerrado (*Annona crassifolia*, *Eugenia dysenterica* e *Campomanesia adamantium*) na estação seca e na chuvosa. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 23, n. 1, p. 45–50, 2000.
- LI, X.; CAI, J.; LIU, F.; DAI, T.; CAO, W.; JIANG, D. Cold priming drives the sub-cellular antioxidant systems to protect photosynthetic electron transport against subsequent low temperature stress in winter wheat. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 82, p. 34–43, 2014.
- LICHTENTHALER, H. K. Vegetation Stress: an Introduction to the Stress Concept in Plants. **Journal of Plant Physiology**, v. 148, n. 1–2, p. 4–14, 1996.
- LIJSEBETTENS, M. VAN; GRASSER, K. D. Transcript elongation factors: shaping transcriptomes after transcript initiation. **Trends in plant science**, v. 19, n. 11, p. 717–726, 2014.
- LIM, T. K. **Edible Medicinal And Non-Medicinal Plants**. 1. ed. Dordrecht: Springer Netherlands, 2013.
- LIU, C.; LU, F.; CUI, X.; CAO, X. Histone methylation in higher plants. **Annual review of plant biology**, v. 61, p. 395–420, 2010.

- LIU, Y.; QIN, L.; HAN, L.; XIANG, Y.; ZHAO, D. Overexpression of maize SDD1 (*ZmSDD1*) improves drought resistance in *Zea mays* L. by reducing stomatal density. **Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)**, v. 122, n. 1, p. 147–159, 2015.
- LIVAK, K. J.; SCHMITTGEN, T. D. Analysis of Relative Gene Expression Data Using Real-Time Quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta CT}$ Method. **Methods**, v. 25, n. 4, p. 402–408, 2001.
- LOIDL, P. A plant dialect of the histone language. **Trends in plant science**, v. 9, n. 2, p. 84–90, 2004.
- LUNA, C. M.; PASTORI, G. M.; DRISCOLL, S.; GROTEN, K.; BERNARD, S.; FOYER, C. H. Drought controls on H₂O₂ accumulation, catalase (CAT) activity and CAT gene expression in wheat. **Journal of Experimental Botany**, v. 56, p. 417–423, 2005.
- MADLUNG, A.; COMAI, L. The effect of stress on genome regulation and structure. **Annals of botany**, v. 94, n. 4, p. 481–495, 2004.
- MAEJI, H.; NISHIMURA, T. Epigenetic Mechanisms in Plants. *In: Advances in Botanical Research*. Academic Press, 2018. v. 88p. 21–47.
- MAHAJAN, S.; TUTEJA, N. Cold, salinity and drought stresses: An overview. **Archives of Biochemistry and Biophysics**, v. 444, n. 2, p. 139–158, 2005.
- MARTINEZ-MEDINA, A.; FLORS, V.; HEIL, M.; MAUCH-MANI, B.; PIETERSE, C. M. J.; POZO, M. J.; TON, J.; DAM, N. M. VAN; CONRATH, U. Recognizing Plant Defense Priming. **Trends in Plant Science**, v. 21, n. 10, p. 818–822, 2016.
- MAXWELL, K.; JOHNSON, G. N. Chlorophyll fluorescence--a practical guide. **Journal of Experimental Botany**, v. 51, n. 345, p. 659–668, 2000.
- MEDRANO, H.; ESCALONA, J. M.; BOTA, J.; GULIAS, J.; FLEXAS, J. Regulation of photosynthesis of C-3 plants in response to progressive drought: stomatal conductance as a reference parameter. **Annals of Botany**, v. 89, p. 895–905, 2002.
- MEI, X.; ZHONG, X.; VINCENT, V.; LIU, X. Improving Water Use Efficiency of Wheat Crop Varieties in the North China Plain: Review and Analysis. **Journal of Integrative Agriculture**, v. 12, n. 7, p. 1243–1250, 2013.
- MELIS, A. Photosystem-II damage and repair cycle in chloroplasts: what modulates the rate of photodamage in vivo? **Trends in Plant Science**, v. 4, n. 4, p. 130–135, 1999.

- MIN, S.-K.; ZHANG, X.; ZWIERS, F. W.; HEGERL, G. C. Human contribution to more-intense precipitation extremes. **Nature**, v. 470, n. 7334, p. 378–381, 2011.
- MISHRA, A. K.; SINGH, V. P. A review of drought concepts. **Journal of Hydrology**, v. 391, n. 1–2, p. 202–216, 2010.
- MORENO-SOTOMAYOR, A.; WEISS, A.; PAPAROZZI, E. T.; ARKEBAUER, T. J. Stability of leaf anatomy and light response curves of field grown maize as a function of age and nitrogen status. **Journal of Plant Physiology**, v. 159, n. 8, p. 819–826, 2002.
- MORRIS, D. L. Quantitative Determination of Carbohydrates With Dreywood's Anthrone Reagent. **Science**, v. 107, n. 2775, p. 254–255, 1948.
- MOSA, K. A.; ISMAIL, A.; HELMY, M. **Plant Stress Tolerance**. Cham: Springer International Publishing, 2017.
- MUCHOW, R. C.; SINCLAIR, T. R. Epidermal conductance, stomatal density and stomatal size among genotypes of *Sorghum bicolor* (L.) Moench. **Plant, Cell and Environment**, v. 12, n. 4, p. 425–431, 1989.
- MYERS, S. S.; SMITH, M. R.; GUTH, S.; GOLDEN, C. D.; VAITLA, B.; MUELLER, N. D.; DANGOUR, A. D.; HUYBERS, P. Climate Change and Global Food Systems: Potential Impacts on Food Security and Undernutrition. **Annual Review of Public Health**, v. 38, n. 1, p. 259–277, 2017.
- NADEAU, J.; SACK, F. D. Stomatal development: cross talk puts mouths in place. **Trends in Plant Science**, v. 8, n. 6, p. 294–299, 2003.
- NADEAU, J. A.; SACK, F. D. Control of Stomatal Distribution on the Arabidopsis Leaf Surface. **Science**, v. 296, n. 5573, p. 1697–1700, 2002.
- NEVES, D. M.; ALMEIDA, L. A. DA H.; SANTANA-VIEIRA, D. D. S.; FRESCHI, L.; FERREIRA, C. F.; SOARES FILHO, W. DOS S.; COSTA, M. G. C.; MICHELI, F.; COELHO FILHO, M. A.; GESTEIRA, A. DA S. Recurrent water deficit causes epigenetic and hormonal changes in citrus plants. **Scientific Reports**, v. 7, n. 1, p. 13684, 2017.
- NG, H. H.; ROBERT, F.; YOUNG, R. A.; STRUHL, K. Targeted Recruitment of Set1 Histone Methylase by Elongating Pol II Provides a Localized Mark and Memory of Recent Transcriptional Activity. **Molecular Cell**, v. 11, n. 3, p. 709–719, 2003.

NGARA, R.; NDIMBA, B. K. Model plant systems in salinity and drought stress proteomics studies: a perspective on Arabidopsis and Sorghum. **Plant biology (Stuttgart, Germany)**, v. 16, n. 6, p. 1029–1032, 2014.

NISHIYAMA, Y.; ALLAKHVERDIEV, S. I.; MURATA, N. A new paradigm for the action of reactive oxygen species in the photoinhibition of photosystem II. **Biochimica et biophysica acta**, v. 1757, n. 7, p. 742–749, 2006.

NOCTOR, G.; REICHHELD, J.-P.; FOYER, C. H. ROS-related redox regulation and signaling in plants. **Seminars in Cell & Developmental Biology**, v. 80, p. 3–12, 2018.

NOROUZITALLAB, P.; BARUAH, K.; VANROMPAY, D.; BOSSIER, P. Can epigenetics translate environmental cues into phenotypes? **Science of The Total Environment**, v. 647, p. 1281–1293, 2019.

OHNISHI, N.; ALLAKHVERDIEV, S. I.; TAKAHASHI, S.; HIGASHI, S.; WATANABE, M.; NISHIYAMA, Y.; MURATA, N. Two-step mechanism of photodamage to photosystem II: step 1 occurs at the oxygen-evolving complex and step 2 occurs at the photochemical reaction center. **Biochemistry**, v. 44, n. 23, p. 8494–8499, 2005.

ONELE, A. O.; CHASOV, A.; VIKTOROVA, L.; BECKETT, R. P.; TRIFONOVA, T.; MINIBAYEVA, F. Biochemical characterization of peroxidases from the moss *Dicranum scoparium*. **South African Journal of Botany**, v. 119, p. 132–141, 2018.

PAN, X.; GENG, Y.; ZHANG, W.; LI, B.; CHEN, J. The influence of abiotic stress and phenotypic plasticity on the distribution of invasive *Alternanthera philoxeroides* along a riparian zone. **Acta Oecologica**, v. 30, n. 3, p. 333–341, 2006.

PAPAEFTHIMIOU, D.; TSAFTARIS, A. S. Characterization of a drought inducible trithorax-like H3K4 methyltransferase from barley. **Biologia Plantarum**, v. 56, n. 4, p. 683–692, 2012.

PASSOS, L. P. **Métodos analíticos e laboratoriais em fisiologia vegetal**. Coronel Pacheco: Embrapa – CNPGL, 1996.

PATERSON, A. H.; BOWERS, J. E.; BRUGGMANN, R.; DUBCHAK, I.; GRIMWOOD, J.; GUNDLACH, H.; HABERER, G.; HELLSTEN, U.; MITROS, T.; POLIAKOV, A.; SCHMUTZ, J.; SPANNAGL, M.; TANG, H.; WANG, X.; WICKER, T.; BHARTI, A. K.; CHAPMAN, J.; FELTUS, F. A.; GOWIK, U.; GRIGORIEV, I. V.; LYONS, E.; MAHER, C. A.; MARTIS, M.; NARECHANIA, A.; OTILLAR, R. P.; PENNING, B. W.; SALAMOV, A. A.; WANG, Y.; ZHANG, L.; CARPITA, N. C.; FREELING, M.; GINGLE, A. R.; HASH, C. T.; KELLER, B.; KLEIN, P.; KRESOVICH, S.; MCCANN, M. C.; MING, R.; PETERSON, D. G.; MEHBOOB-UR-RAHMAN; WARE, D.; WESTHOFF, P.; MAYER, K. F. X.; MESSING, J.; ROKHSAR, D. S. The *Sorghum bicolor* genome and the diversification of grasses. **Nature**, v. 457, n. 7229, p. 551–556, 2009.

- PEIXOTO, P. H. P.; CAMBRAIA, J.; SANT'ANNA, R.; MOSQUIM, P. R.; MOREIRA, M. A. Aluminum Effects on Lipid Peroxidation and on the Activities of Enzymes of Oxidative Metabolism in Sorghum. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 11, n. 3, p. 137–143, 1999.
- QIN, F.; XU, H.; CI, D. Drought stimulation by hypocotyl exposure altered physiological responses to subsequent drought stress in peanut seedlings. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 39, n. 7, p. 152, 2017.
- REA, S.; EISENHABER, F.; O'CARROLL, D.; STRAHL, B. D.; SUN, Z. W.; SCHMID, M.; OPRAVIL, S.; MECHTLER, K.; PONTING, C. P.; ALLIS, C. D.; JENUWEIN, T. Regulation of chromatin structure by site-specific histone H3 methyltransferases. **Nature**, v. 406, n. 6796, p. 593–599, 2000.
- ROMERO-PUERTAS, M. C.; TERRÓN-CAMERO, L. C.; PELÁEZ-VICO, M. Á.; OLMEDILLA, A.; SANDALIO, L. M. Reactive oxygen and nitrogen species as key indicators of plant responses to Cd stress. **Environmental and Experimental Botany**, 2018. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2018.10.012.
- SANDA, S.; YOSHIDA, K.; KUWANO, M.; KAWAMURA, T.; MUNEKAGE, Y. N.; AKASHI, K.; YOKOTA, A. Responses of the photosynthetic electron transport system to excess light energy caused by water deficit in wild watermelon. **Physiologia plantarum**, v. 142, n. 3, p. 247–264, 2011.
- SANI, E.; HERZYK, P.; PERRELLA, G.; COLOT, V.; AMTMANN, A. Hyperosmotic priming of Arabidopsis seedlings establishes a long-term somatic memory accompanied by specific changes of the epigenome. **Genome Biology**, v. 14, n. 6, p. R59, 2013.
- SANTOS, M. G.; RIBEIRO, R. V.; OLIVEIRA, R. F. DE; MACHADO, E. C.; PIMENTEL, C. The role of inorganic phosphate on photosynthesis recovery of common bean after a mild water deficit. **Plant Science**, v. 170, n. 3, p. 659–664, 2006.
- SASAKI, T.; ANTONIO, B. A. Sorghum in sequence. **Nature**, v. 457, n. 7229, p. 547–548, 2009.
- SEGATTO, F. B.; BISOGNIN, D. A.; BENEDETTI, M.; COSTA, L. C. DA; RAMPELOTTO, M. V.; NICOLOSO, F. T. Técnica para o estudo da anatomia da epiderme foliar de batata. **Ciência Rural**, v. 34, n. 5, p. 1597–1601, 2004.
- SHEFFIELD, J.; WOOD, E. F.; RODERICK, M. L. Little change in global drought over the past 60 years. **Nature**, v. 491, n. 7424, p. 435–438, 2012.

- SHEFFIELD, J.; WOOD, E. F. Projected changes in drought occurrence under future global warming from multi-model, multi-scenario, IPCC AR4 simulations. **Climate Dynamics**, v. 31, n. 1, p. 79–105, 2008.
- SILVA, J. M. DA; ARRABACA, M. C. Photosynthesis in the water-stressed C4 grass *Setaria sphacelata* is mainly limited by stomata with both rapidly and slowly imposed water deficits. **Physiologia Plantarum**, v. 121, n. 3, p. 409–420, 2004.
- SKIRY CZ, A.; INZÉ, D. More from less: plant growth under limited water. **Current Opinion in Biotechnology**, v. 21, n. 2, p. 197–203, 2010.
- SLAMA, I.; GHNAYA, T.; MESSEDI, D.; HESSINI, K.; LABIDI, N.; SAVOURE, A.; ABDELLEY, C. Effect of sodium chloride on the response of the halophyte species *Sesuvium portulacastrum* grown in mannitol-induced water stress. **Journal of Plant Research**, v. 120, n. 2, p. 291–299, 2007.
- SOFO, A.; DICHIO, B.; XILOYANNIS, C.; MASIA, A. Effects of different irradiance levels on some antioxidant enzymes and on malondialdehyde content during rewatering in olive tree. **Plant Science**, v. 166, n. 2, p. 293–302, 2004a.
- SOFO, A.; DICHIO, B.; XILOYANNIS, C.; MASIA, A. Lipoxygenase activity and proline accumulation in leaves and roots of olive trees in response to drought stress. **Physiologia Plantarum**, v. 121, n. 1, p. 58–65, 2004b.
- SOUZA, R. P.; MACHADO, E. C.; SILVA, J. A. B.; LAGÔA, A. M. M. A.; SILVEIRA, J. A. G. Photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and some associated metabolic changes in cowpea (*Vigna unguiculata*) during water stress and recovery. **Environmental and Experimental Botany**, v. 51, n. 1, p. 45–56, 2004.
- SPEROTTO, R. A. **Protocolos e métodos de análise em laboratórios de biotecnologia agroalimentar e de saúde humana**. 1. ed. Lajeado - RS: Editora Univates, 2014.
- STIEF, A.; ALTMANN, S.; HOFFMANN, K.; PANT, B. D.; SCHEIBLE, W.-R.; BAURLE, I. Arabidopsis miR156 Regulates Tolerance to Recurring Environmental Stress through SPL Transcription Factors. **The Plant Cell**, v. 26, n. 4, p. 1792–1807, 2014.
- SUDAN, J.; RAINA, M.; SINGH, R. Plant epigenetic mechanisms: role in abiotic stress and their generational heritability. **3 Biotech**, v. 8, n. 3, p. 172, 2018.
- SUTKA, M. R.; MANZUR, M. E.; VITALI, V. A.; MICHELETTO, S.; AMODEO, G. Evidence for the involvement of hydraulic root or shoot adjustments as mechanisms underlying

water deficit tolerance in two *Sorghum bicolor* genotypes. **Journal of Plant Physiology**, v. 192, p. 13–20, 2016.

TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MØLLER, I. M.; MURPHY, A. **Plant physiology and development**. 6. ed. [s.l.] Sinauer, 2014.

TARDIEU, F.; SIMONNEAU, T. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. **Journal of Experimental Botany**, v. 49, n. Special, p. 419–432, 1998.

TARI, I.; LASKAY, G.; TAKÁCS, Z.; POÓR, P. Response of Sorghum to Abiotic Stresses: A Review. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 199, n. 4, p. 264–274, 2013.

TAO, Z.; SHEN, L.; GU, X.; WANG, Y.; YU, H.; HE, Y. Embryonic epigenetic reprogramming by a pioneer transcription factor in plants. **Nature**, v. 551, n. 7678, p. 124–128, 2017.

TOMBESI, S.; FRIONI, T.; PONI, S.; PALLIOTTI, A. Effect of water stress “memory” on plant behavior during subsequent drought stress. **Environmental and Experimental Botany**, v. 150, p. 106–114, 2018.

TRENBERTH, K. E.; DAI, A.; SCHRIER, G. VAN DER; JONES, P. D.; BARICHIVICH, J.; BRIFFA, K. R.; SHEFFIELD, J. Global warming and changes in drought. **Nature Climate Change**, v. 4, n. 1, p. 17–22, 2014.

TREWAVAS, A. Aspects of Plant Intelligence. **Annals of Botany**, v. 92, n. 1, p. 1–20, 2003.

URAO, T.; YAKUBOV, B.; SATOH, R.; YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K.; SEKI, M.; HIRAYAMA, T.; SHINOZAKI, K. A Transmembrane Hybrid-Type Histidine Kinase in Arabidopsis Functions as an Osmosensor. **The plant cell online**, v. 11, n. 9, p. 1743–1754, 1999.

VRANOVÁ, E.; INZÉ, D.; BREUSEGEM, F. VAN. Signal transduction during oxidative stress. **Journal of experimental botany**, v. 53, n. 372, p. 1227–1236, 2002.

VRIET, C.; HENNIG, L.; LALOI, C. Stress-induced chromatin changes in plants: of memories, metabolites and crop improvement. **Cellular and Molecular Life Sciences**, v. 72, n. 7, p. 1261–1273, 2015.

WALTER, J.; JENTSCH, A.; BEIERKUHNLEIN, C.; KREYLING, J. Ecological stress memory and cross stress tolerance in plants in the face of climate extremes. **Environmental and Experimental Botany**, v. 94, p. 3–8, 2013.

WALTER, J.; NAGY, L.; HEIN, R.; RASCHER, U.; BEIERKUHNLEIN, C.; WILLNER, E.; JENTSCH, A. Do plants remember drought? Hints towards a drought-memory in grasses. **Environmental and Experimental Botany**, v. 71, n. 1, p. 34–40, 2011.

WAN, J.; GRIFFITHS, R.; YING, J.; MCCOURT, P.; HUANG, Y. Development of Drought-Tolerant Canola (*L.*) through Genetic Modulation of ABA-mediated Stomatal Responses. **Crop Science**, v. 49, n. 5, p. 1539–1554, 2009.

WANG, S.; JIA, S.; SUN, D.; FAN, H.; CHANG, X.; JING, R. Mapping QTLs for stomatal density and size under drought stress in wheat (*Triticum aestivum* L.). **Journal of Integrative Agriculture**, v. 15, n. 9, p. 1955–1967, 2016.

WANG, Y.; CHEN, X.; XIANG, C.-B. Stomatal Density and Bio-water Saving. **Journal of Integrative Plant Biology**, v. 49, n. 10, p. 1435–1444, 2007.

WANG, B.; LÜTTGE, U.; RATAJCZAK, R. Specific regulation of SOD isoforms by NaCl and osmotic stress in leaves of the C3 halophyte *Suaeda salsa* L. **Journal of Plant Physiology**, v. 161, n. 3, p. 285–293, 2004.

WATERBORG, J. H. Plant histone acetylation: in the beginning ... **Biochimica et biophysica acta**, v. 1809, n. 8, p. 353–359, 2011.

WEATHERLEY, P. E. Studies in the water relations of the cotton plant. i. the field measurement of water deficits in leaves. **New Phytologist**, v. 49, n. 1, p. 81–97, mar. 1949.

WIETHÖLTER, S.; CERETTA, C. A.; FREIRE, C. J. S.; SCHERER, E. E.; ANGHINONI, I.; FIOREZE, I.; FIORIN, J. E.; VAHL, L. C.; ERNANI, P. R.; SCIVITTARO, W. B. **Manual de adubação e de calagem para os Estados do Rio Grande do Sul e de Santa Catarina**. 10. ed. Porto Alegre - SC: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo - Núcleo Regional Sul, 2004.

WILHITE, D. A. Drought as a Natural Hazard: Concepts and Definitions. *In: Drought: A Global Assessment*. London: Routledge, 2000. p. 3–18.

WINGLER, A.; LEA, P. J.; QUICK, W. P.; LEEGOOD, R. C. Photorespiration: metabolic pathways and their role in stress protection. **Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences**, v. 355, n. 1402, p. 1517–1529, 2000.

- WU, X.; BAO, W. Leaf growth, gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters in response to different water deficits in wheat cultivars. **Plant Production Science**, v. 14, n. 3, p. 254–259, 2011.
- XU, Z.; ZHOU, G.; SHIMIZU, H. Are plant growth and photosynthesis limited by pre-drought following rewatering in grass? **Journal of experimental botany**, v. 60, n. 13, p. 3737–3749, 2009.
- YEMM, E. W.; WILLIS, A. J. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. **The Biochemical journal**, v. 57, n. 3, p. 508–514, 1954.
- YIN, C.; PENG, Y.; ZANG, R.; ZHU, Y.; LI, C. Adaptive responses of *Populus kangdingensis* to drought stress. **Physiologia Plantarum**, v. 123, n. 4, p. 445–451, 2005.
- YOUSFI, N.; SLAMA, I.; GHNAYA, T.; SAVOURÉ, A.; ABDELLY, C. Effects of water deficit stress on growth, water relations and osmolyte accumulation in *Medicago truncatula* and *M. laciniata* populations. **Comptes Rendus Biologies**, v. 333, n. 3, p. 205–213, 2010.
- ZHAO, W.; SUN, Y.; KJELGREN, R.; LIU, X. Response of stomatal density and bound gas exchange in leaves of maize to soil water deficit. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 37, n. 1, p. 1704, 2015.
- ZHOU, Y.; LAM, H. M.; ZHANG, J. Inhibition of photosynthesis and energy dissipation induced by water and high light stresses in rice. **Journal of experimental botany**, v. 58, n. 5, p. 1207–1217, 2007
- ZHU, J.-K. Epigenome sequencing comes of age. **Cell**, v. 133, n. 3, p. 395–397, 2008.
- ZHU, J.; JEONG, J. C.; ZHU, Y.; SOKOLCHIK, I.; MIYAZAKI, S.; ZHU, J.-K.; HASEGAWA, P. M.; BOHNERT, H. J.; SHI, H.; YUN, D.-J.; BRESSAN, R. A. Involvement of Arabidopsis HOS15 in histone deacetylation and cold tolerance. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 105, n. 12, p. 4945–4950, 2008.
- ZONG, W.; ZHONG, X.; YOU, J.; XIONG, L. Genome-wide profiling of histone H3K4-trimethylation and gene expression in rice under drought stress. **Plant Molecular Biology**, v. 81, n. 1–2, p. 175–188, 2012.