

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo deste trabalho será disponibilizado somente a partir de 24/02/2019.



unesp

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



UNESP - UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
CÂMPUS DE BOTUCATU
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

COMUNICAÇÃO RADICULAR INDUZIDA POR DIFERENTES TIPOS DE SUBSTÂNCIAS QUÍMICAS

DANILO MIRALHA FRANCO

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas – Botânica, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista – UNESP, Campus de Botucatu, para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Botânica), Área de concentração: Fisiologia e Bioquímica Vegetal.

BOTUCATU - SP

2017



unesp

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



UNESP - UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

CÂMPUS DE BOTUCATU

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

**COMUNICAÇÃO RADICULAR INDUZIDA POR
DIFERENTES TIPOS DE SUBSTÂNCIAS QUÍMICAS**

DANILO MIRALHA FRANCO

**PROF. DR. LUIZ FERNANDO ROLIM DE ALMEIDA
ORIENTADOR**

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas – Botânica, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista – UNESP, Campus de Botucatu, para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Botânica), Área de concentração: Fisiologia e Bioquímica Vegetal.

BOTUCATU - SP

2017

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

Franco, Danilo Miralha.

Comunicação radicular induzida por diferentes tipos de substâncias químicas / Danilo Miralha Franco. - Botucatu, 2017

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

Orientador: Luiz Fernando Rolim de Almeida

Capes: 20303009

1. Plantas - Fisiologia. 2. Estresse fisiológico. 3. Expressão gênica. 4. Fisiologia vegetal.

Palavras-chave: Crescimento; Estresse; Expressão gênica; Modificação de respostas; Sinalização de raiz.

Dedico a minha família

Agradecimentos

À CAPES pela bolsa de pesquisa concedida.

Ao Prof. Dr. Luiz Fernando Rolim de Almeida, pela orientação e amizade. Obrigado pela confiança depositada ao longo desse período de mestrado e doutorado e por todos os ensinamentos passados.

A Prof. Dr. Rodrigo de Souza Poletto, primeiro orientador e amigo, pelos diversos incentivos ao longo dessa jornada. Que a nossa parceria na pesquisa nunca acabe.

Ao Departamento de Botânica: docentes e técnico-administrativos que contribuíram para o crescimento profissional e para a realização deste trabalho. Um agradecimento especial a Maria Helena, José Eduardo e Kleber, sempre disponíveis e prestativos a qualquer momento.

Aos companheiros de laboratório Angélica Lino Rodrigues, Angelo da Silva Bertholdi, Luís Paulo Benetti Mantoan, Thayssa Schley, Roberto Portella, Thais Arruda Joca e Gabriela Vasconcellos pelo companheirismo e auxiliarem em etapas cruciais da pesquisa. Aos alunos de Iniciação Científica Lediane Coffaci, Felipe Yamashita, Gustavo Henrique Camargo.

Aos companheiros de Botucatu e Toca do Lobo, os prof. Luiz Gustavo e Danillo Pinhal, o amigo Bruno Castilho, Lucas, Marcos e Pinda por ajudarem com momentos de descontração, pois a saúde mental é sempre necessária para a melhor execução das etapas necessárias.

Aos amigos pós-graduandos e ex pós-graduandos do departamento de botânica, em especial Sérgio Adashi, Jennifer Bufalo, Felipe Giroto, Juliana Iassia, Luiz Leonardo Saldanha, Yve Canaveze, Luiz Ricardo Tozin pela disponibilidade em compartilhar as experiências.

Ao pessoal do IBTEC, em especial ao Prof. Dr. João Pessoa de Araújo Jr, pela disponibilização de laboratório.

Ao Prof. Dr. Fábio Nogueira e Dr. Eder Marques Silva, por todos ensinamentos sobre biologia molecular.

Aos amigos de fora de Botucatu, Igor, Tatiane, Fabio e Debora.

A todos os outros amigos de UNESP.

Aos meus pais Neide e Aparecido, as minhas irmãs Amanda e Michele, aos cunhados Ronaldo e Douglas e ao meu sobrinho Guilherme.

A minha namorada Camila sempre disposta aos debates sobre as demandas da área acadêmica.

Agradeço a todos que de alguma forma colaboraram para este trabalho. Obrigado!

*“How many roads must a man walk down,
Before you can call him a man?
How many seas must a white dove sail,
Before she sleeps in the sand?
Yes, and how many times must cannonballs fly,
Before they're forever banned?
The answer, my friend, is blowin' in the wind
The answer is blowin' in the wind*

*Yes, and how many years can a mountain exist,
Before it's washed to the seas (sea)
Yes, and how many years can some people exist,
Before they're allowed to be free?
Yes, and how many times can a man turn his head,
And pretend that he just doesn't see?
The answer, my friend, is blowin' in the wind
The answer is blowin' in the wind.*

*Yes, and how many times must a man look up,
Before he can see the sky?
Yes, and how many ears must one man have,
Before he can hear people cry?
Yes, and how many deaths will it take till he knows
That too many people have died?
The answer, my friend, is blowin' in the wind
The answer is blowin' in the wind”*

Blowin' in the wind – Bob Dylan

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	10
LISTA DE TABELAS	11
LISTA DE ABREVIACÕES	12
RESUMO E ABSTRACT	14
1. INTRODUÇÃO	17
2. OBJETIVOS	21
3. HIPÓTESE	22
4. REVISÃO DE LITERATURA.....	23
4.1. <i>Comunicação vegetal</i>	23
4.2. <i>Alterações abióticas suas implicações</i>	25
4.3. <i>Marcadores moleculares</i>	29
5. MATERIAL E MÉTODOS	33
5.1. <i>Aplicação dos tratamentos para estímulo de respostas em raízes</i>	35
5.2. <i>Comprimento de raízes e parte aérea</i>	36
5.3. <i>Condutância estomática</i>	37
5.4. <i>Fluorescência da clorofila a</i>	37
5.5. <i>Conteúdo relativo de água</i>	38
5.6. <i>Trocas gasosas</i>	38
5.7. <i>Determinação da atividade de enzimas antioxidantes</i>	39
5.7.1 <i>Determinação de proteínas totais</i>	39
5.7.2 <i>Catalase (CAT, EC. 1.11.1.6)</i>	40
5.7.3 <i>Peroxidase (POD, EC. 1.11.1.7)</i>	40
5.7.4 <i>Superoxido dismutase (SOD, EC. 1.15.1.1)</i>	41
5.7.5 <i>Extravasamento de eletrólitos e análise da clorofila a</i>	41
5.8. <i>Análises da expressão de genes do desenvolvimento de raiz</i>	42
5.8.1 <i>Isolamento, quantificação do RNA total e síntese de cDNA RT-PCR</i>	42
5.8.2 <i>Avaliação da expressão gênica por RT-qPCR</i>	43
5.9. <i>Obtenção dos dados e análise estatística</i>	44
7. RESULTADOS.....	45
7.1. <i>Efeitos no crescimento vegetal</i>	45
7.2. <i>Trocas gasosas e relações hídricas</i>	48
7.3. <i>Fluorescência da clorofila a</i>	52
7.4. <i>Atividade de enzimas antioxidantes</i>	54
7.5. <i>Expressão de genes relacionados ao desenvolvimento radicular</i>	55

8. DISCUSSÃO	58
8.1 <i>A deficiência hídrica e a comunicação radicular</i>	58
8.2 <i>Ação herbicida induz a sinalização e comunicação</i>	59
8.3 <i>Efeito da alelopatia na comunicação de raízes</i>	60
8.4 <i>Ácido indol-3-butírico (IBA) e suas implicações comunicação radicular</i>	62
8.5 <i>Implicações dos diferentes mecanismos indutores na comunicação entre raízes</i>	63
9. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	69
10. REFERÊNCIAS	70
11. MATERIAL SUPLEMENTAR	81

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Modelo experimental para o estudo de comunicação entre raízes. Adaptado de Toledo (2015).....33
- Figura 2.** Condição de crescimento de plântulas de sorgo com 25 dias após a germinação em meio hidropônico com aeração constante em solução nº2 de Hoagland e Arnon (1950) com 50% de força iônica mantida e condutividade elétrica em 1,2mS e pH em 6,2. Botucatu, São Paulo, 2016.....34
- Figura 3.** Caracterização da temperatura e umidade relativa do ar na casa de vegetação durante o experimento. Botucatu, São Paulo, Brasil.....35
- Figura 4.** Comprimento de raízes em plantas de sorgo submetidas a diferentes tratamentos. A diferença ($P < 0,05$) é representada pelo *. A ausência indica que não houve diferença significativa.....46
- Figura 5.** Comprimento da parte aérea em plantas de sorgo submetidas a diferentes tratamentos. A diferença ($P < 0,05$) é representada pelo *. A ausência indica que não houve diferença significativa.....47
- Figura 6.** Comparação da condutância estomática das plantas tratadas, plantas controle e plantas vizinhas ao longo dos dias de tratamento. **DAAT:** dias após aplicação do tratamento. As diferenças ($P < 0,05$) são representadas pelas letras: ^A que indica diferença em relação ao controle, letra ^B que indica diferença relativa a planta vizinha e letra ^C que indica diferença em relação ao controle e a planta vizinha. A ausência das letras indica que não houve diferença significativa.....49
- Figura 7.** Conteúdo relativo de água de folhas de sorgo estimado no último dia de experimento. A diferença ($P < 0,05$) é representada pelo *. A ausência indica que não houve diferença significativa.....51

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1.** Taxa de assimilação de líquida de CO₂ em plantas de sorgo, após o sétimo dia sob efeito dos diferentes tratamentos aplicados.....50
- Tabela 2** Taxa de transporte de elétrons em plantas de sorgo submetidas a diferentes tratamentos em relação ao controle.....52
- Tabela 3:** Média do rendimento quântico efetivo (Φ_{PSII}), dissipação fotoquímica (qP), dissipação não fotoquímica (NPQ), rendimento quântico máximo (F_v/F_M) e conteúdo de clorofila *a* ($\mu\text{g}/\text{cm}^2$) no sétimo DAAT, em sorgo comparadas com o controle e entre as plantas tratadas e vizinhas de cada tratamento aplicado.....53
- Tabela 4.** Atividade específica de enzimas antioxidantes: catalase (CAT), peroxidase (POD) e superóxido dismutase (SOD) em folhas e raízes.....55
- Tabela 5.** Expressão relativa dos genes *SHR*, *PHB*, *PHV* e *REV* em raízes de sorgo sobre diferentes tratamentos. A expressão genica é representada pela razão (expressão relativa) dos valores absolutos de cada gene comparados com os valores de expressão no tratamento controle normalizados pelos genes do RNA ribossomal *18S* e pelo gene Fator de Iniciação em Eucarióticos 4A-1 *EIF4a* (*Eukaryotic Initiation Factor 4A-1*).....57

LISTA DE ABREVIACES

EPSPS	5-enolpiruvil-chiquimato-3-fosfato-sintase
ABA	cido abscsico
IBA	cido indol-3-butrico
CAT	catalase
HD-ZIP III	classe III homeodomain leucine zipper
<i>g_s</i>	condutncia estomtica
CRA	Contedo Relativo de gua
DREB1A	<i>DEHYDRATION-RESPONSIVE ELEMENT-BINDING 1A</i>
DFFFA	Densidade de fluxo de ftons fotossintticamente ativos
DMF	dimetilformamida
CO₂	Dixido de carbono
<i>qP</i>	dissipao fotoqumica
NPQ	dissipao no fotoqumica
WUE	eficincia do uso da gua
<i>F_v/F_M</i>	eficincia quntica mxima do PSII
EROs	espcies reativas de oxignio
FT	Fatares de transcrio
<i>EIF-1</i>	<i>fator de alongamento em eucariotos 1</i>
<i>F_M</i>	fluorescncia mxima da folha adaptada ao escuro
<i>F_O</i>	fluorescncia mnima da folha adaptada ao escuro
PEP – carboxilase	fosfoenol-piruvato carboxilase
PSII	fotossistema II
GRAS	GIBBERELLIN INSENSITIVE (GAI), REPRESSOR OF GA1–3 (RGA), SCR
<i>GAPDH</i>	<i>gliceraldedo-3-fosfato desidrogenase</i>
ROOH	hidroperxido orgnico
<i>shr</i>	mutantes do gene SHORT-ROOT
 O₂	oxignio singleto
POD	peroxidase
H₂O₂	perxido de hidrognio
<i>PHB</i>	<i>PHABULOSA</i>
<i>PHV</i>	<i>PHAVOLUTA</i>
PVPP	polivinilpolipirrolidona
QA	quinona A
RO•	radical alkoxy
OH•	radical hidroxila
HO₂•–	radical perhidroxila
ROO•	radical perxido

Φ_{PSII}	rendimento quântico efetivo do fotossistema II
<i>REV</i>	<i>REVOLUTA</i>
RuBP	Ribulose 1,5- bifosfato
RuBisCo	ribulose-1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase
rRNA 18S	RNA Ribossomal 18S
<i>SCR</i>	<i>SCARECROW</i>
<i>SHR</i>	<i>SHORT- ROOT</i>
SOD	superoxido dismutase
$O_2^{\bullet-}$	superóxidos
A_{net}	taxa de assimilação líquida de CO ₂
ETR	taxa de transportes de elétrons
<i>E</i>	taxa transpiratória
Tm	temperatura de fusão
Ct	Threshold Cycle

RESUMO E ABSTRACT

FRANCO, D.M. **COMUNICAÇÃO RADICULAR INDUZIDA POR DIFERENTES TIPOS DE SUBSTÂNCIAS QUÍMICAS**. 2017. 82p. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas – Botânica) – Instituto de Biociências, UNESP - Universidade Estadual Paulista, Botucatu.

RESUMO - Devido à natureza sésil, os vegetais estão sujeitos a modificações no ambiente que podem levar a deficiência hídrica, atividade alelopática e herbicida, e necessitam de respostas específicas para responder a elas. As respostas são induzidas pelas modificações, e demandam tempo e energia para serem ativadas. A comunicação vegetal pode ter importante função de processamento de informação, sinalizando sobre um evento estressante de uma planta para outra. Essa sinalização pode otimizar a aptidão de aclimação ao estresse ambiental. Portanto, investigamos se diferentes tipos de substâncias podem induzir comunicação radicular em plantas de *Sorghum bicolor* (sorgo). Observando como a sinalização recebida por plantas vizinhas reflete alterações nos parâmetros avaliados, como o crescimento de raiz e parte aérea, trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a*, atividade de enzimas antioxidantes e expressão de genes do desenvolvimento de raiz. Para isso submetemos plantas de sorgo com 25 dias após semeadura aos tratamentos com manitol, glifosato, extrato de *Copaifera langsdorffii* (copaíba), ácido indol-3-butírico (IBA) e rutina por 168 horas. Apenas a planta do primeiro vaso teve contato direto com as substâncias, caracterizando-a como planta tratada e a planta sem tratamento como planta vizinha. Os resultados indicam que as plantas vizinhas ao receberem comunicação apresentam redução do desenvolvimento de raiz. Com exceção do tratamento com extrato de copaíba, todas as plantas apresentaram alteração da condutância estomática. A sinalização induzida por plantas com manitol e extrato de copaíba podem alterar a taxa de transporte de elétrons no fotossistema II. Quanto ao conteúdo relativo de água, apenas o glifosato não induziu comunicação para alteração nesse parâmetro. Os resultados da expressão dos genes de desenvolvimento de raiz, indica a divisão dos tratamentos em dois grupos, com substâncias intrínsecas (IBA e rutina) ao metabolismo vegetal que não induzem expressão diferencial dos genes e as extrínsecas (manitol, glifosato e extrato de copaíba) que alteram a expressão dos genes. A sinalização para alteração desses genes só transmitida para plantas vizinhas quando as plantas tratadas também apresentam alteração. Apenas os tratamentos com manitol e glifosato induziram a atividade da enzima peroxidase transmitindo sinalização para as plantas vizinhas que também apresentaram aumento na atividade desta enzima. Para que ocorra a comunicação radicular de uma planta com a outra é necessário que uma das plantas receba um estímulo externo, como a aplicação de substâncias de natureza e atividades distintas. Substâncias com atividade características vão induzir o vegetal a produzir respostas, que podem alterar diferentes vias no vegetal e estimular a produção de sinalizadores para a planta vizinha que não foi afetada por aquela substância. Podemos concluir que as plantas de sorgo ao serem afetadas com as diferentes substâncias aplicadas como tratamentos, transmitem sinal para as plantas vizinhas sobre as condições em que se encontram expostas no ambiente. A experiência prévia de estresse ou a memória compartilhada através da comunicação entre plantas é um importante mecanismo de adaptação ao ambiente, pois na natureza nem todos os indivíduos da população serão expostos as alterações ambientais ao mesmo tempo. Porém a inter-relação entre eles pode levar a uma rede de respostas. As plantas vizinhas ao receberem esse sinal podem antecipar respostas aumentando as chances de tolerância às alterações ambientais, o que garante a versatilidade para lidar com estresses abióticos equilibrando as respostas de defesa com o desenvolvimento.

Palavras-chave: crescimento, modificação de respostas, expressão gênica, estresse e sinalização de raiz.

FRANCO, D.M. **ROOT COMMUNICATION INDUCED BY DIFFERENT TYPES OF CHEMICAL SUBSTANCES**. 2017. 82p. Thesis (PhD in Biological Sciences - Botany) – Institute of Biosciences, UNESP – São Paulo State University, Botucatu.

ABSTRACT - Due to the sessile nature, the plants are subject to changes in the environment that can lead to water deficiency, allelopathic activity and herbicide, and require specific responses to respond to them. Responses are induced by modifications, and it takes time and energy to activate. Plant communication can have an important information processing function, signaling a stressful event from one plant to another plant nearby. This signaling can optimize acclimatization ability to environmental stress. Therefore, we investigate whether different types of substances can induce root communication in sorghum plants. Observing how the signaling received by neighboring plants reflects changes in the parameters evaluated, such as root and shoot growth, gas exchange, chlorophyll a fluorescence, antioxidant enzyme activity and expression of root development genes. In order to do this, we submitted *Sorghum bicolor* (sorghum) plants 25 days after sowing the treatments with mannitol, glyphosate, *Copaifera langsdorffii* (copaíba), indole-3-butyric acid (IBA) and rutin for 168 hours. Only the plant that had direct contact with the substances, characterizing it as a treated plant and the untreated plant as a neighboring plant. The results indicate that neighboring plants receiving communication present reduced root development. With the exception of the treatment with copaiba extract, all the plants showed a change in stomatal conductance. Signaling induced by plants with mannitol and copaiba extract may alter the rate of electron transport in photosystem II. Regarding the relative water content, only glyphosate did not induce communication to alter this parameter. The results of the expression of the root development genes indicate the division of the treatments into two groups with intrinsic substances (IBA and rutin) to plant metabolism that do not induce differential expression of the genes and the extrinsic ones (mannitol, glyphosate and copaiba extract) which alter the expression of the genes. Signaling for alteration of these genes is only transmitted to neighboring plants when the treated plants also change. Only treatments with mannitol and glyphosate induced the activity of the peroxidase enzyme, transmitting signaling to neighboring plants that also showed an increase in the activity of this enzyme. For root, communication to occur from one plant to another it is necessary for one of the plants to receive an external stimulus, such as the application of substances of different nature and activities. Substances with characteristic activity will induce the vegetable to produce responses, which can alter different pathways in the plant and stimulate the production of flags for the neighboring plant that has not been affected by that substance. We can conclude that the sorghum plants, when affected with the different substances applied as treatments, transmit signals to neighboring plants about the conditions in which they are exposed in the environment. Previous stress experience or shared memory through plant-to-plant communication is an important mechanism of adaptation to the environment, since in nature not all individuals in the population will be exposed to environmental changes at the same time. However, the interrelationship between them can lead to a network of responses. Neighboring plants receiving this signal can anticipate responses by increasing the chances of tolerance to environmental changes, which ensures the versatility to deal with abiotic stresses by balancing defense responses with development.

Keywords: growth, response modification, gene expression, stress e root signaling.

1. INTRODUÇÃO

Os vegetais, caracterizados por serem sésseis, estão sujeitos a adversidades ambientais que podem lhes causar dano. Assim, a capacidade de resistir aos eventos estressantes aos quais estão sujeitos durante seu ciclo de vida é fundamental para o sucesso da espécie. A comunicação vegetal pode ter importante função de processamento de informação (GROSS, 2016), pois a sinalização sobre um evento estressante de uma planta para outra planta vizinha, pode levar à ativação de mecanismos de tolerância, antes de ser exposta a condição adversa.

Porém tanto os mecanismos de defesa quanto de comunicação entre os vegetais, são mediados por compostos químicos produzidos em diferentes tecidos e órgãos e um dos mecanismos de liberação desses compostos é a exsudação radicular (NADIN, 2016; VENTURI; KEEL, 2016). Um fator importante para que ocorra comunicação radicular é a co-ocorrência espacial de raízes de plantas vizinhas, pois, apesar do distanciamento da parte aérea, o crescimento radial permite o contato com raízes de outras plantas e possibilita a comunicação química.

Alterações abióticas, como a deficiência hídrica, compostos do metabolismo secundário (alelopatia), compostos herbicidas aplicados em cultivares agrícolas, podem alterar a homeostase aumentando a produção de espécies reativas de oxigênio (EROs) e causar estresse, acarretando na baixa produtividade e degradação das reservas, levando o vegetal a morte (DAT et al., 2000; GASPAR et al., 2002; CRISP et al., 2016). Na natureza a deficiência hídrica pode ocorrer pela baixa disponibilidade de água ou por alterações no potencial osmótico do solo, provocado por altas concentrações salinas ou por substâncias osmoticamente ativas como o manitol, levando a redução do potencial hídrico, diminuindo a eficiência de absorção de água pelas raízes (GIMENEZ; GALLARDO; THOMPSON, 2005). Os processos fisiológicos em plantas são dependentes do nível de hidratação das células e tecidos. Na fotossíntese, a absorção das moléculas de carbono é possibilitada através da

pressão de turgor nas células guardas, abrindo os ostíolos estomáticos, permitindo a perda de água pela transpiração e a entrada do CO₂ (CHAVES et al., 2002).

A produção e liberação de compostos do metabolismo secundário ou especializado em plantas (aleloquímicos) podem causar o fenômeno da alelopatia (INDERJIT; CALLAWAY; VIVANCO, 2006; BELZ, 2007), mecanismo de interação química pelo qual uma planta inibe ou promove o desenvolvimento de outra planta para o próprio benefício, na competição por luz, água e nutrientes (RICE, 1984; BAIS et al., 2003; BELZ, 2007). Dentre os aleloquímicos mais estudados temos o grupo dos flavonoides, compostos polifenólicos mais comuns em plantas (OTEIZA et al., 2005; BUER; IMIN; DJORDJEVIC, 2010). Na natureza, os flavonoides são encontrados sob a forma de glicosídeos, porém podem apresentar formas glicosiladas devido a transformações fotoquímicas (WILHELM FILHO; SILVA; BOVERIS, 2001; SISA et al., 2010). A atividade biológica desempenhada pelos flavonoides com maior destaque é a antioxidante, que pode ser demonstrada através da limitação da produção de EROs e/ou eliminação delas e está associada a substituição da hidroxila do anel B (RICE – EVANS; PACKER, 1998; BAIS et al., 2003; TAYLOR; GROTEWOLD, 2005; PEER; MURPHY, 2007; AGATI et al., 2012). Também apresentam propriedades estimulantes para a comunicação entre membranas, regulação do crescimento celular, indução de enzimas de detoxificação, inibição da germinação e crescimento de plântulas (MACÍAS et al., 1997; HOAGLAND; WILLIAMS, 2004; FRANCO et al., 2015b, 2016). Muitos autores relatam que o padrão de substituição do anel B dos flavonoides é provavelmente responsável pela atividade alelopática e a associação estrutura-atividade está relacionada à fitotoxicidade destes compostos (BAIS et al., 2003; ALMEIDA et al., 2008; DE MARTINO et al., 2012).

Dentre as substâncias com atividade herbicida, o glifosato é uma comumente usada na agricultura, e atua principalmente na via do ácido chiquímico inibindo a enzima 5-enolpiruvil-chiquimato-3-fosfato-sintase (EPSPS), que catalisa a condensação do ácido chiquímico e do

fosfoenolpiruvato, afetando a síntese de aminoácidos essenciais e compostos fenólicos (STEINRÜCKEN; AMRHEIN, 1980; PIOTROWICZ-CIESLAK; ADOMAS; MICHALCZYK, 2010; MAEDA; DUDAREVA, 2012). É também acumulado em regiões meristemáticas afetando diretamente o desenvolvimento vegetal (DUKE, 2016).

De modo geral, moléculas com potencial estressante podem alterar a produção e o acúmulo de EROs, geralmente acompanhada da ativação de sistemas celulares de defesa, como a produção de enzimas antioxidantes (BAIS et al., 2003; GNIAZDOWSKA; BOGATEK, 2005). A alteração metabólica resultante da produção de EROs, leva a inibição do desenvolvimento do vegetal, pois a demanda energética para produção de moléculas de defesa é alta e assim, a inibição do crescimento de raiz é um dos primeiros parâmetros de desenvolvimento afetado (FERREIRA; AQUILA, 2000; PRATES et al., 2000).

A via regulatória do desenvolvimento radicular é dependente da atividade de genes que induzem a sinalização bioquímica e fisiológica necessária para o processo. Foram identificados diferentes genes que regulam o crescimento indeterminado das raízes. Um destes genes codifica a proteína SHORT- ROOT (SHR), um fator de transcrição da família GRAS [GIBBERELLIN INSENSITIVE (GAI), REPRESSOR OF GA1-3 (RGA), SCR] e componente chave no caminho de desenvolvimento que regulam a especificação do grupo de células meristemáticas da raiz, bem como a padronização radial em *Arabidopsis* (BENFEY et al., 1993; NAKAJIMA et al., 2001). Fatores de transcrição da classe III homeodomain leucine zipper (*HD-ZIP III*) – *REVOLUTA (REV)*, *PHABULOSA (PHB)* e *PHAVOLUTA (PHV)* controlam a formação do meristema apical e lateral (OTSUGA et al., 2001; EMERY et al., 2003). A expressão destes fatores de transcrição especifica os tipos de tecidos vasculares no início do desenvolvimento nas regiões apicais (CARLSBECKER et al., 2010).

Neste contexto, a comunicação radicular se caracteriza como um importante sistema de sinalização aos diferentes tipos de alterações abióticas. Pois, as plantas vizinhas ao

receberem o sinal sobre a alteração, podem antecipar respostas, aumentando as chances de tolerar essa alteração e não sofrerão estresse. Com essa estratégia, apesar de alguns indivíduos sofrerem com a alteração mais do que outros, a população é mantida. Portanto, com a aplicação de manitol (deficiência hídrica), extrato vegetal, rutina (alelopatia), glifosato (herbicida) e ácido indol-3-butírico (regulador vegetal) poderemos observar se plantas sob efeito de alguma dessas moléculas, ao receber sinalização, comunicam-se com plantas vizinhas.

9. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Neste estudo testamos nossa hipótese observamos que:

- As plantas de sorgo ao serem afetadas com as diferentes substâncias aplicadas como tratamentos, transmitem sinal para as plantas vizinhas sinalizando sobre as condições em que se encontram expostas no ambiente.

- As plantas vizinhas ao receberem esse sinal podem antecipar respostas aumentando as chances de tolerância às alterações ambientais. Uma vez que, essas plantas, apresentam alterações na expressão dos genes do desenvolvimento de raiz, parâmetros de crescimento, condutância estomática e conteúdo de água, porém não apresentam alteração em parâmetros da fluorescência da clorofila a e na taxa de assimilação de CO₂.

10. REFERÊNCIAS

- AGATI, G.; AZZARELLO, E.; POLLASTRI, S.; TATTINI, M. **Flavonoids as antioxidants in plants: Location and functional significance** *Plant Science*, 2012. .
- ALMANSOURI, M.; KINET, J. M.; LUTTS, S. Effect of salt and osmotic stresses on germination in durum wheat (*Triticum durum* Desf.). **Plant and Soil**, v. 231, n. 2, p. 243–254, 2001.
- ALMEIDA, L. F. R. de; DELACHIAVE, M. E.; SANNOMIYA, M.; VILEGAS, W.; SANTOS, L. C. dos; MANCINI, E.; FEO, V. De. In Vitro Allelopathic Potential of *Leonurus Sibiricus* L. Leaves. **Journal of Plant Interactions**, 4 abr. 2008. Disponível em: <<http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/17429140701749906#.V0w0cb4QFaU>>. Acesso em: 30 maio. 2016.
- ARBONA, V.; FLORS, V.; JACAS, J.; GARCÍA-AGUSTÍN, P.; GÓMEZ-CADENAS, A. Enzymatic and non-enzymatic antioxidant responses of Carrizo citrange, a salt-sensitive citrus rootstock, to different levels of salinity. **Plant and cell physiology**, v. 44, n. 4, p. 388–394, 2003.
- ARIMURA, G.; KÖPKE, S.; KUNERT, M.; VOLPE, V.; DAVID, A.; BRAND, P.; DABROWSKA, P.; MAFFEI, M. E.; BOLAND, W. Effects of feeding *Spodoptera littoralis* on lima bean leaves: IV. Diurnal and nocturnal damage differentially initiate plant volatile emission. **Plant physiology**, v. 146, n. 3, p. 965–73, mar. 2008. Disponível em: <<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=2259069&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>>. Acesso em: 29 maio. 2016.
- ARMENGOT, L.; MARQUÈS-BUENO, M. M.; JAILLAIS, Y. Regulation of polar auxin transport by protein and lipid kinases. **Journal of experimental botany**, v. 67, n. 14, p. 4015–4037, 2016.
- ÁVILA, M. R.; BRACCINI, A. D. L. E.; SCAPIM, C. A.; FAGLIARI, J. R.; SANTOS, J. L. DOS. Influência Do Estresse Hídrico Simulado Com Manitol Na Germinação De Sementes E Crescimento De Plântulas De Canola. **Revista Brasileira de Sementes**, v. 29, n. 1, p. 98–106, 2007.
- BAIS, H. P.; PARK, S. W.; WEIR, T. L.; CALLAWAY, R. M.; VIVANCO, J. M. How plants communicate using the underground information superhighway. **Trends in Plant Science**, v. 9, n. 1, p. 26–32, 2004.
- BAIS, H. P.; VEPACHEDU, R.; GILROY, S.; CALLAWAY, R. M.; VIVANCO, J. M. Allelopathy and Exotic Plant Invasion: From Molecules and Genes to Species Interactions. **Science (New York, N.Y.)**, v. 301, n. 5638, p. 1377–80, 5 set. 2003. Disponível em: <<http://science.sciencemag.org/content/301/5638/1377.abstract>>. Acesso em: 21 abr. 2016.
- BAIS, H. P.; WEIR, T. L.; PERRY, L. G.; GILROY, S.; VIVANCO, J. M. the Role of Root Exudates in Rhizosphere Interactions With Plants and Other Organisms. **Annual Review of Plant Biology**, v. 57, n. 1, p. 233–266, 2006. Disponível em: <<http://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105159>>.
- BAKER, N. R. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. **Annual review of plant biology**, v. 59, p. 89–113, 2008.

BEAUCHAMP, C.; FRIDOVICH, I. Superoxide dismutase: Improved assays and an assay applicable to acrylamide gels. **Analytical Biochemistry**, v. 44, n. 1, p. 276–287, 1971.

BELZ, R. G. Allelopathy in crop/weed interactions--an update. **Pest management science**, v. 63, n. 4, p. 308–26, abr. 2007. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17195966>>. Acesso em: 1 maio. 2016.

BENFEY, P. N.; LINSTEAD, P. J.; ROBERTS, K.; SCHIEFELBEIN, J. W.; HAUSER, M.-T.; AESCHBACHER, R. A. Root development in *Arabidopsis*: four mutants with dramatically altered root morphogenesis. **Development**, v. 119, p. 57–70, 1993. Disponível em: <<http://dev.biologists.org/cgi/content/abstract/119/1/57>>.

BETH KIRKHAM, M.; GARDNER, W. R.; GERLOFF, G. C. Regulation of cell division and cell enlargement by turgor pressure. **Plant physiology**, v. 49, n. 6, p. 961–962, 1972.

BHATTACHARJEE, S. **Reactive oxygen species and oxidative burst: Roles in stress, senescence and signal transduction in plants** *Current Science*, 2005. .

BHATTACHARJEE, S. The Language of Reactive Oxygen Species Signaling in Plants. **Journal of Botany**, v. 2012, p. 1–22, 2012.

BJÖRKMAN, O.; DEMMIG, B. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. **Planta**, v. 170, n. 4, p. 489–504, abr. 1987. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/24233012>>. Acesso em: 30 maio. 2016.

BOR, M.; ÖZDEMİR, F.; TÜRKAN, I. The effect of salt stress on lipid peroxidation and antioxidants in leaves of sugar beet *Beta vulgaris* L. and wild beet *Beta maritima* L. **Plant Science**, v. 164, n. 1, p. 77–84, jan. 2003. Disponível em: <<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0168945202003382>>. Acesso em: 24 mar. 2016.

BOYER, J. S. Measurement of the Water Status of Plants. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 20, n. 1, p. 351–364, 1969. Disponível em: <<http://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.pp.20.060169.002031%5Cnhttp://www.annualreviews.org/doi/pdf/10.1146/annurev.pp.20.060169.002031>>.

BRADFORD, M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein using the principle of protein dye binding. **Analytical Biochemistry**, v. 72, p. 248–254, 1976.

BRAZMA, A.; HINGAMP, P.; QUACKENBUSH, J.; SHERLOCK, G.; SPELLMAN, P.; STOECKERT, C.; AACH, J.; ANSORGE, W.; BALL, C. A.; CAUSTON, H. C.; GAASTERLAND, T.; GLENISSON, P.; HOLSTEGE, F. C.; KIM, I. F.; MARKOWITZ, V.; MATESE, J. C.; PARKINSON, H.; ROBINSON, A.; SARKANS, U.; SCHULZE-KREMER, S.; STEWART, J.; TAYLOR, R.; VILO, J.; VINGRON, M. Minimum information about a microarray experiment (MIAME)-toward standards for microarray data. **Nature genetics**, v. 29, n. 4, p. 365–71, dez. 2001. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1038/ng1201-365>>. Acesso em: 24 mar. 2016.

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.

BUER, C. S.; IMIN, N.; DJORDJEVIC, M. A. Flavonoids: New roles for old molecules. **Journal of Integrative Plant Biology**, v. 52, n. 1, p. 98–111, 2010.

BUSTIN, S. Quantification of mRNA using real-time reverse transcription PCR (RT-PCR): trends and problems. **Journal of Molecular Endocrinology**, v. 29, n. 1, p. 23–39, 1 ago. 2002. Disponível em: <<http://jme.endocrinology-journals.org/cgi/doi/10.1677/jme.0.0290023>>.

CALATAYUD, A.; BARRENO, E. Chlorophyll a fluorescence, antioxidant enzymes and lipid peroxidation in tomato in response to ozone and benomyl. **Environmental Pollution**, v. 115, n. 2, p. 283–289, dez. 2001. Disponível em: <<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0269749101001014>>. Acesso em: 31 maio. 2016.

CARLSBECKER, A.; LEE, J.-Y.; ROBERTS, C. J.; DETTMER, J.; LEHESRANTA, S.; ZHOU, J.; LINDGREN, O.; MORENO-RISUENO, M. A.; VATÉN, A.; THITAMADEE, S.; CAMPILHO, A.; SEBASTIAN, J.; BOWMAN, J. L.; HELARIUTTA, Y.; BENFEY, P. N. Cell signalling by microRNA165/6 directs gene dose-dependent root cell fate. **Nature**, v. 465, n. 7296, p. 316–321, 2010. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1038/nature08977>>.

CHAVES, M. M.; PEREIRA, J. S.; MAROCO, J.; RODRIGUES, M. L.; RICARDO, C. P. P.; OSÓRIO, M. L.; CARVALHO, I.; FARIA, T.; PINHEIRO, C. How plants cope with water stress in the field. Photosynthesis and growth. **Annals of Botany**, v. 89, n. SPEC. ISS., p. 907–916, 2002.

CHEONG, Y. H.; CHANG, H.-S.; GUPTA, R.; WANG, X.; ZHU, T.; LUAN, S. Transcriptional profiling reveals novel interactions between wounding, pathogen, abiotic stress, and hormonal responses in Arabidopsis. **Plant physiology**, v. 129, n. 2, p. 661–677, 2002.

CORNIC, G. Drought Stress Inhibits Photosynthesis by Decreasing Stomatal Aperture – Not by Affecting ATP Synthesis. **Trends in Plant Science**, v. 5, n. 5, p. 187–188, 1 maio 2000. Disponível em: <<http://www.cell.com/article/S1360138500016253/fulltext>>. Acesso em: 10 maio. 2016.

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. Disponível em: <<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=4788475&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>>.

CZARNOTA, M. A.; RIMANDO, A. M.; WESTON, L. A. Evaluation of Root Exudates of Seven Sorghum Accessions. **Journal of Chemical Ecology**, v. 29, n. 9, p. 2073–2083, 2003. Disponível em: <<http://link.springer.com/article/10.1023/A%253A1025634402071>>. Acesso em: 31 maio. 2016.

CZECHOWSKI, T.; STITT, M.; ALTMANN, T.; UDVARDI, M. K.; SCHEIBLE, W.-R. Genome-wide identification and testing of superior reference genes for transcript normalization in Arabidopsis. **Plant physiology**, v. 139, n. 1, p. 5–17, 2005. Disponível em: <<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=1203353&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>>.

DAT, J.; VANDENABEELE, S.; VRANOVÁ, E.; VAN MONTAGU, M.; INZÉ, D.; VAN BREUSEGEM, F. Dual action of the active oxygen species during plant stress responses.

Cellular and molecular life sciences : CMLS, v. 57, n. 5, p. 779–795, 2000.

DAVIS, D. G.; SWANSON, H. R. Activity of stress-related enzymes in the perennial weed leafy spurge (*Euphorbia esula* L.). **Environmental and Experimental Botany**, v. 46, n. 2, p. 95–108, 2001.

DE MARTINO, L.; MENCHERINI, T.; MANCINI, E.; AQUINO, R. P.; DE ALMEIDA, L. F. R.; DE FEO, V. In Vitro phytotoxicity and antioxidant activity of selected flavonoids. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 13, n. 5, p. 5406–5419, 2012.

DEPUYDT, S.; HARDTKE, C. S. **Hormone signalling crosstalk in plant growth regulation** **Current Biology**, 2011. .

DI LAURENZIO, L.; WYSOCKA-DILLER, J.; MALAMY, J. E.; PYSH, L.; HELARIUTTA, Y.; FRESHOUR, G.; HAHN, M. G.; FELDMANN, K. A.; BENFEY, P. N. The SCARECROW gene regulates an asymmetric cell division that is essential for generating the radial organization of the Arabidopsis root. **Cell**, v. 86, n. 3, p. 423–433, 1996.

DODD, G. L.; DONOVAN, L. A. Water potential and ionic effects on germination and seedling growth of two cold desert shrubs. **American Journal of Botany**, v. 86, n. 8, p. 1146–1153, 1999.

DUKE, S. Secondary effects of glyphosate on plants. **Book Chapter**, p. 87–96, 2016.

DUKE, S. O.; SCHEFFLER, B. E.; DAYAN, F. E.; WESTON, L. A.; OTA, E. Strategies for using transgenes to produce allelopathic crops. **Weed Technology**, v. 15, n. 4, p. 826–834, 2001. Disponível em: <<http://wssa.allenpress.com/pdfserv/i0890-037X-015-04-0826.pdf>>.

EINHELLIG, F. A.; RASMUSSEN, J. A.; HEJL, A. M.; SOUZA, I. F. Effects of root exudate sorgoleone on photosynthesis. **Journal of chemical ecology**, v. 19, n. 2, p. 369–75, mar. 1993. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/24248881>>. Acesso em: 31 maio. 2016.

EKE, P.; CHATUE, G. C.; WAKAM, L. N.; KOUIPOU, R. M. T.; FOKOU, P. V. T.; BOYOM, F. F. Mycorrhiza consortia suppress the fusarium root rot (*Fusarium solani* f. sp. *Phaseoli*) in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Biological Control**, v. 103, p. 240–250, 2016.

ELSHEERY, N. I.; CAO, K. F. Gas exchange, chlorophyll fluorescence, and osmotic adjustment in two mango cultivars under drought stress. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 30, n. 6, p. 769–777, 2008.

EMERY, J. F.; FLOYD, S. K.; ALVAREZ, J.; ESHED, Y.; HAWKER, N. P.; IZHAKI, A.; BAUM, S. F.; BOWMAN, J. L. Radial Patterning of Arabidopsis Shoots by Class III HD-ZIP and KANADI Genes. **Current Biology**, v. 13, n. 20, p. 1768–1774, 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.

EXPÓSITO-RODRÍGUEZ, M.; BORGES, A. A.; BORGES-PÉREZ, A.; PÉREZ, J. A. Selection of internal control genes for quantitative real-time RT-PCR studies during tomato development process. **BMC plant biology**, v. 8, p. 131, 2008. Disponível em: <<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=2629474&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>>.

FERREIRA, A. G.; AQUILA, M. E. A. Alelopatia: uma área emergente da ecofisiologia.

Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal, v. 12, n. Edição especial, p. 175–204, 2000. Disponível em: <<http://www.uv.mx/personal/tcarmona/files/2010/08/Gui-y-Alvez-1999.pdf>>.

FRANCO, D. M.; SALDANHA, L. L.; NETO, J. de S. L.; SANTOS, L. C. dos; DOKKEDAL, A. L.; ALMEIDA, L. F. R. de. Seasonal variation in allelopathic potential of the leaves of *Copaifera langsdorffii* Desf. **Acta Botanica Brasilica**, n. ahead, p. 0–0, 2016. Disponível em: <http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0102-33062016005001102&lng=en&nrm=iso&tlng=en>.

FRANCO, D. M.; SALDANHA, L. L.; SILVA, E. M.; SANTOS, C.; ALMEIDA, L. F. R. D. E.; PAULO, S. Effects of leaf extracts of *Myrcia guianensis* (Aubl.) DC.: on growth and gene expression during root development of *Sorghum bicolor* (L.) Moench. **Allelopathy Journal**, v. 35, n. 2, p. 237–248, 2015a.

FRANCO, D. M.; SILVA, E. M.; SALDANHA, L. L.; ADACHI, S. A.; SCHLEY, T. R.; RODRIGUES, T. M.; DOKKEDAL, A. L.; NOGUEIRA, F. T. S.; ROLIM DE ALMEIDA, L. F. Flavonoids modify root growth and modulate expression of SHORT-ROOT and HD-ZIP III. **Journal of Plant Physiology**, v. 188, p. 89–95, 2015b. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.jplph.2015.09.009>>.

GAGNÉ-BOURQUE, F.; BERTRAND, A.; CLAESSENS, A.; ALIFERIS, K. A.; JABAJI, S. Alleviation of Drought Stress and Metabolic Changes in Timothy (*Phleum pratense* L.) Colonized with *Bacillus subtilis* B26. v. 7, n. May, p. 1–16, 2016.

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.

GENTY, B.; BRIANTAIS, J.-M.; BAKER, N. R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - General Subjects**, v. 990, n. 1, p. 87–92, 1989. Disponível em: <[http://dx.doi.org/10.1016/S0304-4165\(89\)80016-9](http://dx.doi.org/10.1016/S0304-4165(89)80016-9)>.

GHANASHYAM, C.; JAIN, M. Role of auxin-responsive genes in biotic stress responses. **Plant signaling & behavior**, v. 4, n. 9, p. 846–848, 2009.

GILROY, S.; BIAŁASEK, M.; SUZUKI, N.; GÓRECKA, M.; DEVIREDDY, A. R.; KARPINSKI, S.; MITTLER, R. ROS, calcium, and electric signals: key mediators of rapid systemic signaling in plants. **Plant physiology**, v. 171, n. 3, p. 1606–1615, 2016.

GIMENEZ, C.; GALLARDO, M.; THOMPSON, R. B. Plant – Water Relations. p. 231–238, 2005.

GLEASON, H. A. The individualistic concept of the plant association. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, p. 7–26, 1926.

GNIĄZDOWSKA, A.; BOGATEK, R. Allelopathic interactions between plants. Multi site action of allelochemicals. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 27, n. 3B, p. 395–407, 2005.

GREEN, T. G. A.; SCHROETER, B.; KAPPEN, L.; SEPPELT, R. D.; MASEYK, K. An assessment of the relationship between chlorophyll a fluorescence and CO₂ gas exchange from field measurements on a moss and lichen. **Planta**, v. 206, n. 4, p. 611–618, 7 out. 1998. Disponível em: <<http://link.springer.com/10.1007/s004250050439>>. Acesso em: 30 maio. 2016.

GROSS, M. Could plants have cognitive abilities? **Current Biology**, v. 26, n. 5, p. R181–R184, mar. 2016. Disponível em: <<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0960982216301269>>. Acesso em: 8 mar. 2016.

HAGEN, G.; GUILFOYLE, T. Auxin-responsive gene expression: Genes, promoters and regulatory factors. **Plant Molecular Biology**, v. 49, n. 3–4, p. 373–385, 2002.

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 - Bioenergetics**, v. 1706, n. 1–2, p. 68–80, 2005.

HAO, Y.; WEI, W.; SONG, Q.; CHEN, H.; ZHANG, Y.; WANG, F.; ZOU, H.; LEI, G.; TIAN, A.; ZHANG, W. Soybean NAC transcription factors promote abiotic stress tolerance and lateral root formation in transgenic plants. **The Plant Journal**, v. 68, n. 2, p. 302–313, 2011.

HARB, A.; KRISHNAN, A.; AMBAVARAM, M. M. R.; PEREIRA, A. Molecular and physiological analysis of drought stress in Arabidopsis reveals early responses leading to acclimation in plant growth. **Plant physiology**, v. 154, n. 3, p. 1254–1271, 2010.

HAWKER, N. P.; BOWMAN, J. L. Roles for Class III HD-Zip and KANADI genes in Arabidopsis root development. **Plant Physiology**, v. 135, n. 4, p. 2261–2270, 2004.

HELARIUTTA, Y.; FUKAKI, H.; WYSOCKA-DILLER, J.; NAKAJIMA, K.; JUNG, J.; SENA, G.; HAUSER, M. T.; BENFEY, P. N. The SHORT-ROOT gene controls radial patterning of the Arabidopsis root through radial signaling. **Cell**, v. 101, n. 5, p. 555–567, 2000. Disponível em: <[http://eutils.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/eutils/elink.fcgi?dbfrom=pubmed&id=10850497&retmode=ref&cmd=prlinks%5Cnpapers3://publication/doi/10.1016/S0092-8674\(00\)80865-X](http://eutils.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/eutils/elink.fcgi?dbfrom=pubmed&id=10850497&retmode=ref&cmd=prlinks%5Cnpapers3://publication/doi/10.1016/S0092-8674(00)80865-X)>.

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. Disponível em: <<http://www.cabdirect.org/abstracts/19500302257.html>>.

HOAGLAND, R. E.; WILLIAMS, R. D. Bioassays - useful tools for the study of allelopathy. In: Section Title: Biochemical Methods, **Anais...2004**.

HUANG, L.; RAATS, D.; SELA, H.; KLYMIUK, V.; LIDZBARSKY, G.; FENG, L.; KRUGMAN, T.; FAHIMA, T. Evolution and Adaptation of Wild Emmer Wheat Populations to Biotic and Abiotic Stresses. **Annual review of phytopathology**, v. 54, p. 279–301, 2016.

HUNG, K. T.; KAO, C. H. Nitric oxide counteracts the senescence of rice leaves induced by abscisic acid. **Journal of plant physiology**, v. 160, p. 871–879, 2003.

INDERJIT; CALLAWAY, R. M.; VIVANCO, J. M. Can plant biochemistry contribute to understanding of invasion ecology? **Trends in plant science**, v. 11, n. 12, p. 574–80, dez. 2006. Disponível em: <<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1360138506002792>>. Acesso em: 29 maio. 2016.

JUAREZ, M. T.; KUI, J. S.; THOMAS, J.; HELLER, B. A.; TIMMERMANS, M. C. P. microRNA-mediated repression of rolled leaf1 specifies maize leaf polarity. **Nature**, v. 428, n. 6978, p. 84–8, 2004. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/14999285>>.

KANG, J.; LONG, R.; CUI, Y.; ZHANG, T.; XIONG, J.; YANG, Q.; YAN, S. U. N. Proteomic analysis of salt and osmotic-drought stress in alfalfa seedlings. **Journal of Integrative Agriculture**, v. 15, n. 10, p. 2266–2278, 2016.

KLEIN, T. The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. **Functional Ecology**, v. 28, n. 6, p. 1313–1320, 2014.

KRISHNAMURTHY, A.; RATHINASABAPATHI, B. Auxin and its transport play a role in plant tolerance to arsenite-induced oxidative stress in *Arabidopsis thaliana*. **Plant, cell & environment**, v. 36, n. 10, p. 1838–49, out. 2013. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/23489261>>. Acesso em: 23 maio. 2016.

KUDO, M.; KIDOKORO, S.; YOSHIDA, T.; MIZOI, J.; TODAKA, D.; FERNIE, A. R.; SHINOZAKI, K.; YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K. Double overexpression of DREB and PIF transcription factors improves drought stress tolerance and cell elongation in transgenic plants. **Plant Biotechnology Journal**, 2016.

KUDOYAROVA, G. R.; KHOLODOVA, V. P.; VESELOV, D. S. Current state of the problem of water relations in plants under water deficit. **Russian Journal of Plant Physiology**, v. 60, n. 2, p. 165–175, 2013. Disponível em: <<http://link.springer.com/10.1134/S1021443713020143>>.

LI, Q.-M.; LIU, B.-B.; WU, Y.; ZOU, Z.-R. Interactive effects of drought stresses and elevated CO₂ concentration on photochemistry efficiency of cucumber seedlings. **Journal of integrative plant biology**, v. 50, n. 10, p. 1307–17, out. 2008. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/19017118>>. Acesso em: 30 maio. 2016.

LUDWIG-MÜLLER, J. Indole-3-butyric acid in plant growth and development. **Plant Growth Regulation**, v. 32, n. 2/3, p. 219–230, 2000. Disponível em: <<http://link.springer.com/10.1023/A:1010746806891>>.

MACÍAS, F. A.; MOLINILLO, J. M. G.; TORRES, A.; VARELA, R. M.; CASTELLANO, D. Bioactive flavonoids from *Helianthus annuus* cultivars. **Phytochemistry**, v. 45, n. 4, p. 683–687, jun. 1997. Disponível em: <<http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0031942297000113>>.

MAEDA, H.; DUDAREVA, N. The Shikimate Pathway and Aromatic Amino Acid Biosynthesis in Plants. **Annual Review of Plant Biology**, v. 63, p. 73–105, 2012. Disponível em: <www.annualreviews.org>.

MANQUIAN-CERDA, K.; ESCUDEY, M.; ZUNIGA, G.; ARANCIBIA-MIRANDA, N.; MOLINA, M.; CRUCES, E. Effect of cadmium on phenolic compounds, antioxidant enzyme activity and oxidative stress in blueberry (*Vaccinium corymbosum* L.) plantlets grown in vitro. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, v. 133, p. 316–326, 2016.

MAXWELL, K.; JOHNSON, G. N. Chlorophyll fluorescence--a practical guide. **Journal of experimental botany**, v. 51, n. 345, p. 659–668, 2000.

MELONI, D. A.; OLIVA, M. A.; MARTINEZ, C. A.; CAMBRAIA, J. Photosynthesis and activity of superoxide dismutase, peroxidase and glutathione reductase in cotton under salt stress. **Environmental and Experimental Botany**, v. 49, n. 1, p. 69–76, 2003.

MUNNS, R. **Physiological processes limiting plant growth in saline soils: some dogmas and hypotheses** *Plant, Cell & Environment*, 1993. Disponível em:

<<http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-3040.1993.tb00840.x>>.

NADIN, M. (ed.). **Anticipation across disciplines**. Cham: Springer International Publishing, 2016. v. 29

NAKAJIMA, K.; SENA, G.; NAWY, T.; BENFEY, P. N. Intercellular movement of the putative transcription factor SHR in root patterning. **Nature**, v. 413, n. 6853, p. 307–311, 2001. Disponível em: <<http://www.nature.com/articles/35095061%5Cpapers3://publication/doi/10.1038/35095061>>.

NASER, V.; SHANI, E. Auxin response under osmotic stress. **Plant Molecular Biology**, v. 91, n. 6, p. 661–672, 2016.

NATHAN, J.; OSEM, Y.; SHACHAK, M.; MERON, E. Linking functional diversity to resource availability and disturbance: a mechanistic approach for water limited plant communities. **Journal of Ecology**, v. 104, n. 2, p. n/a-n/a, 17 dez. 2016. Disponível em: <<http://doi.wiley.com/10.1111/1365-2745.12525>>. Acesso em: 16 dez. 2015.

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 - Bioenergetics*, 2006. .

NOBEL, P. S. **Biophysical plant physiology and ecology**. San Francisco: W. H. Freeman, 1983.

NOGUEIRA, F. T. S.; MADI, S.; CHITWOOD, D. H.; JUAREZ, M. T.; TIMMERMANS, M. C. P. Two small regulatory RNAs establish opposing fates of a developmental axis. **Genes and Development**, v. 21, n. 7, p. 750–755, 2007.

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.

OTEIZA, P. I.; ERLEJMAN, A. G.; VERSTRAETEN, S. V.; KEEN, C. L.; FRAGA, C. G. Flavonoid-membrane Interactions: A Protective Role of Flavonoids at the Membrane Surface? **Clinical and Developmental Immunology**, v. 12, n. 1, p. 19–25, 2005. Disponível em: <<http://journalsonline.tandf.co.uk/>>.

OTSUGA, D.; DEGUZMAN, B.; PRIGGE, M. J.; DREWS, G. N.; CLARK, S. E. REVOLUTA regulates meristem initiation at lateral positions. **Plant Journal**, v. 25, n. 2, p. 223–236, 2001.

PEER, W. A.; MURPHY, A. S. **Flavonoids and auxin transport: modulators or regulators?***Trends in Plant Science*, 2007. .

PFAFFL, M. W. A new mathematical model for relative quantification in real-time RT-PCR. **Nucleic Acids Research**, v. 29, n. 9, p. 45e–45, 1 maio 2001. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11328886>>.

PFAFFL, M. W.; HORGAN, G. W.; DEMPFLER, L. Relative expression software tool (REST©) for group-wise comparison and statistical analysis of relative expression results in real-time PCR. **Nucleic acids research**, v. 30, n. 9, p. e36–e36, 2002.

PIOTROWICZ-CIESLAK, A. I.; ADOMAS, B.; MICHALCZYK, D. J. Different glyphosate

phytotoxicity of seeds and seedlings of selected plant species. **Polish Journal of Environmental Studies**, v. 19, n. 1, p. 123–129, 2010.

PRATES, H. T.; PAES, J. M. V.; PIRES, N. D. M.; PEREIRA FILHO, I. A.; MAGALHÃES, P. C. Efeito do extrato aquoso de leucena na germinação e no desenvolvimento do milho. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 35, n. 5, p. 909–914, maio 2000. Disponível em: <http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0100-204X2000000500007&lng=en&nrm=iso&tlng=pt>. Acesso em: 30 maio. 2016.

RAKUSOVÁ, H.; ABBAS, M.; HAN, H.; SONG, S.; ROBERT, H. S.; FRIML, J. Termination of Shoot Gravitropic Responses by Auxin Feedback on PIN3 Polarity. **Current Biology**, v. 26, n. 22, p. 3026–3032, 2016.

RAO, D. E.; CHAITANYA, K. V. Photosynthesis and antioxidative defense mechanisms in deciphering drought stress tolerance of crop plants. **Biologia Plantarum**, v. 60, n. 2, p. 201–218, 2016.

REBRIKOV, D. V.; TROFIMOV, D. Y. Real-time PCR: A review of approaches to data analysis. **Applied Biochemistry and Microbiology**, v. 42, n. 5, p. 455–463, 2006.

RICE, E. L. **Allelopathy**. 2nd. ed. Orlando, Florida: Academic Press, 1984.

RICE – EVANS, C. A.; PACKER, L. **Flavonoids in health and disease**. 1st. ed. New York: Marcel Dekker, 1998.

RIZVI, S. J. H.; RIZVI, V. **Allelopathy: basic and applied aspects**. London: Chapman and Hall, 1992.

SCHERES, B.; DILAURENZIO, L.; WILLEMSSEN, V.; HAUSER, M. T.; JANMAAT, K.; WEISBEEK, P.; BENFEY, P. N. Mutations affecting the radial organisation of the Arabidopsis root display specific defects throughout the embryonic axis. **Development**, v. 121, n. 1, p. 53–62, 1995. Disponível em: <<http://dev.biologists.org/cgi/content/abstract/121/1/53>>.

SCHIEFELBEIN, J. W.; MASUCCI, J. D.; WANG, H. Building a root: the control of patterning and morphogenesis during root development. **The Plant cell**, v. 9, n. 7, p. 1089–1098, 1997.

SILVESTRE, W. V. D.; SILVA, P. A.; PALHETA, L. F.; DE OLIVEIRA NETO, C. F.; DE MELO SOUZA, R. O. R.; FESTUCCI-BUSELLI, R. A.; PINHEIRO, H. A. Differential tolerance to water deficit in two açaí (*Euterpe oleracea* Mart.) plant materials. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 39, n. 1, p. 4, 2017. Disponível em: <<http://link.springer.com/10.1007/s11738-016-2301-9>>.

SINCLAIR, T. R.; LUDLOW, M. M. Who Taught Plants Thermodynamics? The Unfulfilled Potential of Plant Water Potential. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 12, n. 3, p. 213–217, 1985.

SISA, M.; BONNET, S. L.; FERREIRA, D.; VAN DER WESTHUIZEN, J. H. **Photochemistry of flavonoids** *Molecules*, 2010. .

SLAVIK, B. **Methods of studying plant water relations**. Prague: Academia, 1974.

SMART, R. E.; BINGHAM, G. E. Rapid Estimates of Relative Water Content. **PLANT PHYSIOLOGY**, v. 53, n. 2, p. 258–260, 1 fev. 1974. Disponível em: <<http://www.plantphysiol.org/cgi/doi/10.1104/pp.53.2.258>>.

SOUZA FILHO, A. P. S.; GURGEL, E. S. C.; QUEIROZ, M. S. M.; SANTOS, J. U. M. Allelopathic Activity of Crude Extracts from Three Species of Copaifera (Leguminosae-Caesalpinioideae). **Planta Daninha**, v. 28, p. 743–751, 2010.

STEINRÜCKEN, H. C.; AMRHEIN, N. The herbicide glyphosate is a potent inhibitor of 5-enolpyruvylshikimic acid-3-phosphate synthase. **Biochemical and Biophysical Research Communications**, v. 94, n. 4, p. 1207–1212, jun. 1980. Disponível em: <<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0006291X80905471>>. Acesso em: 8 fev. 2015.

SUZUKI, N.; KOUSSEVITZKY, S.; MITTLER, R.; MILLER, G. **ROS and redox signalling in the response of plants to abiotic stress** *Plant, Cell and Environment*, 2012. .

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. Disponível em: <http://jxb.oxfordjournals.org/content/49/Special_Issue/419.abstract>.

TAYLOR, L. P.; GROTEWOLD, E. **Flavonoids as developmental regulators** *Current Opinion in Plant Biology*, 2005. .

TOLEDO, G. R. A. **Trasmissão de sinal de falta de água entre plantas: efeitos sobre a temperatura e a pressão de turgor foliar**. 2015. Universidade do Oeste Paulista, 2015.

TU, M.; HURD, C.; ROBISON, R.; RANDALL, J. M. Glyphosate. **Weed Control Methods Handbook**, p. 1–10, 2000.

VAN DAM, N. M.; BOUWMEESTER, H. J. Metabolomics in the Rhizosphere: Tapping into Belowground Chemical Communication. **Trends in plant science**, v. 21, n. 3, p. 256–265, 29 jan. 2016. Disponível em: <<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1360138516000091>>. Acesso em: 3 fev. 2016.

VAN LOON, L. C. The intelligent behavior of plants. **Trends in plant science**, v. 21, n. 4, p. 286–294, 2016.

VANLERBERGHE, G. C.; MARTYN, G. D.; DAHAL, K. Alternative oxidase: a respiratory electron transport chain pathway essential for maintaining photosynthetic performance during drought stress. **Physiologia plantarum**, v. 157, n. 3, p. 322–337, 2016.

VAUGHN, K. C.; DUKE, S. O. Ultrastructural effects of glyphosate on Glycine max seedlings. **Pesticide Biochemistry and Physiology**, v. 26, n. 1, p. 56–65, 1986.

VAZ, M.; PEREIRA, J. S.; GAZARINI, L. C.; DAVID, T. S.; DAVID, J. S.; RODRIGUES, A.; MAROCO, J.; CHAVES, M. M. Drought-induced photosynthetic inhibition and autumn recovery in two Mediterranean oak species (*Quercus ilex* and *Quercus suber*). **Tree Physiology**, v. 30, n. 8, p. 946–956, 2010.

VENTURI, V.; KEEL, C. Signaling in the Rhizosphere. **Trends in plant science**, v. 21, n. 3, p. 187–98, mar. 2016. Disponível em: <<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1360138516000066>>. Acesso em: 17 maio. 2016.

WALKER, T. S.; BAIS, H. P.; GROTEWOLD, E.; VIVANCO, J. M. Root exudation and rhizosphere biology. **Plant physiology**, v. 132, n. 1, p. 44–51, 1 maio 2003. Disponível em:

<<http://www.plantphysiol.org/content/132/1/44.short>>. Acesso em: 18 abr. 2016.

WANG, Z.; GERSTEIN, M.; SNYDER, M. RNA-Seq: a revolutionary tool for transcriptomics. **Nature reviews genetics**, v. 10, n. 1, p. 57–63, 2009.

WILHELM FILHO, D.; SILVA, E. L.; BOVERIS, A. Plantas medicinais sob a ótica da química medicinal moderna. In: CALIXTO, J. B.; YUNES, R. A. (Ed.). **Flavonoides antioxidantes de plantas medicinais e alimentos: importância e perspectivas terapêuticas**. Chapecó: Argos, 2001. p. 317–334.

XIA, X.-J.; ZHOU, Y.-H.; SHI, K.; ZHOU, J.; FOYER, C. H.; YU, J.-Q. Interplay between reactive oxygen species and hormones in the control of plant development and stress tolerance. **Journal of experimental botany**, v. 66, n. 10, p. 2839–56, 1 maio 2015. Disponível em: <<http://jxb.oxfordjournals.org/content/66/10/2839.short>>. Acesso em: 30 maio. 2016.

YAMAUCHI, A.; PARDALES JR, J. R.; KONO, Y. Root system structure and its relation to stress tolerance. **Roots and nitrogen in cropping systems of the semi-arid tropics**, p. 211–233, 1994.

YU, N. I.; LEE, S. A.; LEE, M. H.; HEO, J. O.; CHANG, K. S.; LIM, J. Characterization of SHORT-ROOT function in the Arabidopsis root vascular system. **Molecules and Cells**, v. 30, n. 2, p. 113–119, 2010.

ZHONG, R.; YE, Z.-H. Regulation of cell wall biosynthesis. **Current opinion in plant biology**, v. 10, n. 6, p. 564–72, 2007. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17950657>>.

ZHOU, Y. H.; YU, J. Q. Allelochemicals and photosynthesis. In: **Allelopathy**. [s.l.] Springer, 2006. p. 127–139.