

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 21/02/2022.



unesp

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



MEMÓRIA FISIOLÓGICA INDUZ RESPOSTAS FOTOQUÍMICAS E BIOQUÍMICAS EM PLANTAS DE SORGO SOB DÉFICE HÍDRICO RECORRENTE

LÍVIA CARVALHO LEITE

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências, *campus* de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Mestre no Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), área de concentração Fisiologia e Bioquímica Vegetal.

BOTUCATU – SP

2020



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

“Julio de Mesquita Filho”

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DE BOTUCATU

MEMÓRIA FISIOLÓGICA INDUZ RESPOSTAS
FOTOQUÍMICAS E BIOQUÍMICAS EM PLANTAS DE
SORGO SOB DÉFICE HÍDRICO RECORRENTE

LÍVIA CARVALHO LEITE

PROF. DR. LUIZ FERNANDO ROLIM DE ALMEIDA

ORIENTADOR

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências, *campus* de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Mestre no Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), área de concentração Fisiologia e Bioquímica Vegetal

BOTUCATU – SP

2020

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP

BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSEMEIRE APARECIDA VICENTE-CRB 8/5651

Leite, Livia Carvalho.

Memória fisiológica induz respostas fotoquímicas e bioquímicas em plantas de sorgo sob déficit hídrico recorrente / Livia Carvalho Leite. - Botucatu, 2020

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de Botucatu
Orientador: Luiz Fernando Rolim de Almeida
Capes: 20303033

1. Sorgo. 2. Fotossíntese. 3. Desidratação (Hídrica).
4. Secas. 5. Aclimação (Plantas).

Palavras-chave: Aclimação; Estresse hídrico; Fotossíntese; Seca; *Sorghum bicolor*.

AGRADECIMENTOS

A Deus, pelo alento, conforto e essência de vida.

Aos meus pais Cynthia e Maurício, pelos investimentos fraternos e materiais a mim concedidos.

Ao meu parceiro de vida Pedro, pelo amor e incansável companheirismo incondicional.

Ao meu professor Dr. Luiz Fernando Rolim de Almeida pela confiança e credibilidade a mim depositadas, permitindo-me a realização de um sonho.

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

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

Aos docentes e funcionários do Departamento de Botânica, especialmente ao funcionário Auro Pires, quem me ajudou ativamente na preparação do experimento.

Aos funcionários da UNESP que trabalham para a sustentação desta universidade.

Aos amigos e colegas de equipe do Laboratório de Ecofisiologia Thais, Felipe; Luís Paulo, Angelo, Tatiana e Jerônimo, os quais me ajudaram e me apoiaram nesta caminhada.

Ao amigo Felipe Giroto, por todo auxílio prestado para a execução deste trabalho.

À Geane e ao Kim, que me auxiliaram nas análises bioquímicas.

À Rafaela, pelo auxílio nas análises estatísticas.

Aos professores Dr. João Domingos Rodrigues, Dra. Camila Kissman e especialmente à amiga Dra. Angélica Rodrigues que, além das contribuições na banca de qualificação, intermediou o primeiro contato com meu orientador e me auxiliou de diversas formas para a concretização desta pesquisa.

Ao professor Dr. João Pessoa que me concedeu a oportunidade de realizar parte do meu experimento no Instituto de Biotecnologia (IBTEC) e sua equipe, especialmente Camila, Leila e Jaqueline, as quais me auxiliaram e orientaram quanto às análises moleculares.

À minha amiga Larissa, quem me orientou e apoiou ativamente no planejamento e execução das análises moleculares, tanto de longe quanto de perto.

Aos colegas e amigos Carla, Jonas, Andressa, Tayeme, Diana, Fernanda, Juan e tantos outros que tive o prazer de conhecer ao longo deste processo.

À todas as pessoas que acreditaram e de alguma forma contribuíram para a conclusão desta etapa.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1: Delineamento experimental da condução dos tratamentos em plantas de sorgo em casa de vegetação. A: primeiro evento de déficit hídrico para o grupo DHR (14 dias sem irrigação); B: 9 dias sob irrigação; C: 8 dias sem irrigação; realização das coletas. Botucatu, 2018..... 24
- Figura 2: Diferença visual entre os tratamentos de déficit hídrico recorrente (A) e único (B); Botucatu, outubro/2019..... 30
- Figura 3: Conteúdo relativo de água (CRA; %) em *predawn* (A) e *midday* (B); potencial hídrico (Ψ_{H_2O} ; MPa) em *predawn* (C) e *midday* (D) de *Sorghum bicolor*: com disponibilidade hídrica (C); durante primeiro evento de déficit hídrico (DHU); e durante segundo evento de déficit hídrico (DHR). Valores são médias \pm erro-padrão de seis repetições. Letras distintas indicam diferenças significativas entre os regimes hídricos ($p \leq 0,05$; teste Tukey)..... 31
- Figura 4: Rendimento quântico efetivo do PSII (ϕ_{II} ; A); dissipação fotoquímica (qP; B); dissipação não-fotoquímica (NPQ; C); taxa de transporte de elétrons (ETR; $\mu\text{mol.elétrons.m}^{-2}\text{s}^{-1}$; D); fluorescência inicial (F_0 ; E); rendimento quântico máximo do PSII (F_v/F_m ; F); fluorescência máxima não adaptada ao escuro (F_m' ; G); dissipação de calor pelas antenas (D; H) em *Sorghum bicolor*: com disponibilidade hídrica (C); durante primeiro evento de déficit hídrica (DHU); e durante segundo evento de déficit hídrica (DHR). Valores são médias \pm erro-padrão de seis repetições. Letras distintas indicam diferenças significativas entre os regimes hídricos ($p \leq 0,05$; teste Tukey)..... 32
- Figura 5: Taxa transpiratória (E ; $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$; A); taxa de assimilação líquida de carbono (A ; $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; B); concentração interna de CO_2 (C_i ; $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$; C); uso eficiente da água (EUA ; $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$; D) em *S. bicolor*: com disponibilidade hídrica (C); durante primeiro evento de déficit hídrico (DHU); e durante segundo evento de déficit hídrico (DHR). Valores são médias \pm erro-padrão de seis repetições. Letras distintas indicam diferenças significativas entre os regimes hídricos ($p \leq 0,05$; teste Tukey)..... 33

Figura 6: Concentrações foliares de açúcares solúveis totais (AST; A); amido (AMI; B); sacarose (SAC; C) em mg de açúcares solúveis totais/g de massa foliar de *Sorghum bicolor*: com disponibilidade hídrica (C); durante primeiro evento de déficit hídrico (DHU); e durante segundo evento de déficit hídrico (DHR). Valores são médias \pm erro-padrão de seis repetições. Letras distintas indicam diferenças significativas entre os regimes hídricos ($p \leq 0,05$; teste Tukey)..... 34

Figura 7: Concentrações foliares de clorofila *a* (Chl *a*; A), clorofila *b* (Chl *b*; B), antocianina (ANT; C) e carotenoides (CAR; D) em $\mu\text{g/g}$ de massa foliar de *Sorghum bicolor*: com disponibilidade hídrica (C); durante primeiro evento de déficit hídrico (DHU); e durante segundo evento de déficit hídrico (DHR). Valores são médias \pm erro-padrão de seis repetições. Letras distintas indicam diferenças significativas entre os regimes hídricos ($p \leq 0,05$; teste Tukey)..... 35

Figura 8: Concentrações foliares de peróxido de hidrogênio (PER; μM /massa foliar; A); peroxidação lipídica (LIP; nmol/g de massa foliar; B); atividade das enzimas peroxidase (POD; $\mu\text{mol/min/mg}$ de proteína; C) e superóxido dismutase (SOD; U/mg de proteína; D) em indivíduos de *Sorghum bicolor*: com disponibilidade hídrica (C); durante primeiro evento de déficit hídrico (DHU); e durante segundo evento de déficit hídrico (DHR). Valores são médias \pm erro-padrão de seis repetições. Letras distintas indicam diferenças significativas entre os regimes hídricos ($p \leq 0,05$; teste Tukey)..... 36

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Tabela de primers contendo o codificante dos genes selecionados, a identificação e as sequências dos pares de primer nos sentidos direto (F) e reverso (R)..... 28

Tabela 2: Expressão relativa dos genes codificantes das proteínas PsbR e PsbS em indivíduos de *Sorghum bicolor*: com disponibilidade hídrica (C); durante primeiro evento de déficit hídrico (DHU); e durante segundo evento de déficit hídrico (DHR). Valores são médias \pm erro-padrão de seis repetições. Letras distintas indicam diferenças significativas entre os regimes hídricos ($p \leq 0,05$; teste Tukey)..... 37

SUMÁRIO

RESUMO	9
ABSTRACT	10
LISTA DE ABREVIACÕES	11
1. INTRODUÇÃO	20
1.1. Consequência do déficit hídrico nos vegetais	
1.1.1. Proteínas fotossintéticas	13
1.1.2. Etapa fotoquímica	13
1.1.3. Metabolismo bioquímico	17
1.2. Memória fisiológica	19
1.3. Justificativa e objetivos	21
2. MATERIAL E MÉTODOS	22
2.1. Material vegetal e delineamento experimental	22
2.2. Análise das variáveis	24
2.2.1. Relações hídricas	24
2.2.2. Trocas gasosas	25
2.2.3. Fluorescência da clorofila <i>a</i>	25
2.2.4. Metabolismo bioquímico	25
2.2.5. Análises moleculares	27
2.3. Análises estatísticas	29
3. RESULTADOS	30
3.1. Relações hídricas	30
3.2. Fluorescência da clorofila <i>a</i>	31
3.3. Trocas gasosas	33
3.4. Metabolismo bioquímico	34
3.4.1. Açúcares	34
3.4.2. Pigmentos	35
3.4.3. Metabolismo oxidativo	36
3.5. Expressão gênica	37
4. DISCUSSÃO	37
5. CONCLUSÃO	44
6. BIBLIOGRAFIA	45

LEITE, L. C. **MEMÓRIA FISIOLÓGICA INDUZ RESPOSTAS FOTOQUÍMICAS E BIOQUÍMICAS EM PLANTAS DE SORGO SOB DÉFICE HÍDRICO RECORRENTE.** 2020. 54 p. DISSERTAÇÃO (MESTRADO) – INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS, UNESP – UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA, BOTUCATU.

RESUMO - O desenvolvimento das plantas é controlado por vários fatores ambientais dentre os quais a água, cujo papel vital determina o sucesso no estabelecimento vegetal. Embora as intervenções abióticas as quais estão sujeitas ao longo de seu desenvolvimento possam prejudicá-las, os eventos de estresse anteriores podem induzir seu metabolismo contra posteriores, influenciando respostas. Memória de estresse envolve múltiplas modificações em níveis fisiológicos, proteômicos, transcricionais e mecanismos epigenéticos em plantas em resposta às essas mudanças no ambiente. Neste estudo, sugeriu-se a hipótese de que as plantas de sorgo previamente expostas a ciclos de déficit hídrico terão melhor desempenho fisiológico do que as que nunca enfrentaram esta condição, quando ambos grupos estão sujeitos à baixa disponibilidade de água. Este trabalho propôs identificar algumas das possíveis contribuições fisiológicas para com o desempenho fotoquímico de indivíduos da espécie *Sorghum bicolor* (L.) Moench submetidos a dois eventos de déficit hídrico, em comparação com indivíduos expostos a apenas um evento, além do grupo controle mantido sob irrigação. As respostas fisiológicas observadas em plantas submetidas a déficit hídrico recorrente indicam ajustes fisiológicos distintos das plantas do grupo submetido a esta condição apenas uma vez. Os resultados de relações hídricas, taxas fotossintéticas e conservação do aparato fotoquímico sugerem que experiência de estresse anterior pode desenvolver memória fisiológica. Os dados sugerem que as plantas foram capazes de armazenar informações do evento de restrição hídrica anterior, influenciando respostas durante o segundo evento de déficit.

Palavras-chave: fotossíntese, estresse hídrico, aclimação, *Sorghum bicolor*, seca.

LEITE, L. C. **PHYSIOLOGICAL MEMORY INDUCES PHOTOCHEMICAL AND BIOCHEMICAL RESPONSES IN SORGHUM PLANTS UNDER RECURRENT WATER DEFICIT**. 2020. 54 p. MASTER THESIS (MASTER DEGREE) – INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS, UNESP – UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA, BOTUCATU.

ABSTRACT - The development of plants is controlled by several environmental factors including water, whose vital role determines success in plant establishment. Notwithstanding the abiotic stresses that are subject throughout their development can harm them, stress events earlier tend to induce metabolism against further tensions in order to improve responses. Stress memory involves multiple changes in physiological, proteomic, transcriptional levels and epigenetic mechanisms in plants in response to these changes in the environment. In this study, the hypothesis was suggested that sorghum plants previously exposed to water deficit cycles will have a better physiological performance than those that never faced this condition, when both groups are subject to low water availability. This work proposed to identify some of the possible physiological contributions to the photochemical performance of individuals of the species *Sorghum bicolor* (L.) Moench submitted to two water deficit events, in comparison with individuals exposed to only one event, in addition to the control group kept under irrigation. The physiological responses observed in plants submitted to recurrent water deficit indicate physiological adjustments different from plants in the group submitted to this condition only once. The parameters of water relations, photosynthetic rates and conservation of the photochemical apparatus suggest that previous stress experience may develop physiological memory. The data suggest that the plants were able to store information from the previous water restriction event, as well as some changes during the acclimatization period improved responses during the second deficit event.

Keywords: photosynthesis, water stress, acclimatization, *Sorghum bicolor*, drought.

LISTA DE ABREVIACOES

A/Ci: eficincia aparente de carboxilao

A/E: eficincia do uso da gua

A: taxa de assimilao de CO₂

ABA: cido abscsico

AF: rea foliar

AFE: rea foliar especfica

cDNA: DNA complementar

Chl: clorofila

Ci: concentrao interna de CO₂

CRA: contedo relativo de gua da folha

Ct: Cycle Threshold

DPVar: dfice de presso de vapor do ar

E: taxa de transpirao

ETR: taxa de transporte de eltrons

EUA: eficincia do uso da gua

F₀: fluorescncia inicial

Fm': fluorescncia mxima no adaptada ao escuro

Fv/Fm: eficincia quntica mxima do PSII

Fv'/Fm': eficincia de captura de excitao pelos centros de reao

gs: condutncia estomtica

IRGA: Infra Red Gas Analyser

LHC: complexo antena (Light-harvesting complex)

MDA: malondialdedo

MF: massa fresca

MPa: Mega Pascal

mRNA: RNA mensageiro

MST: massa seca total

NPQ: dissipaco no – fotoqumica

PARamb: radiao fotossinteticamente ativa

PCR: reao em cadeia da polimerase

PhANG: Photosynthesis-Associated Nuclear Genes (Genes Nucleares Associados à Fotossíntese)

POD: peroxidase

PS: peso seco

PSI: fotossistema I

PSII: fotossistema II

PT: peso total

QA: quinona A

qE : quenching dependente de energia

qP: dissipação fotoquímica

qPCR: Real-Time PCR (PCR em tempo real)

RNA-seq: RNA sequenciamento

RT-qPCR: reação da transcriptase reversa, seguida de PCR

Rubisco: ribulose 1,5 bifosfato carboxilase/ oxigenase

SOD: superóxido dismutase

T: temperatura

UR: umidade relativa

Φ II: rendimento quântico efetivo do PSII

Ψ_{H_2O} : potencial químico da água

1. INTRODUÇÃO

1.1. Consequências do déficit hídrico nos vegetais

Os ambientes nos quais as plantas se desenvolvem são caracterizados por frequentes flutuações dos fatores externos, possibilitando a ocorrência de estresses sucessivos, frequentemente influenciando o desempenho da planta de forma interativa, amplificando ou melhorando as respostas da planta (Mittler, 2006). Uma das condições mais relevantes dentre estes fatores é o déficit hídrico, o qual se estabelece quando a absorção de água pelo sistema radicular não atende à demanda hídrica da planta (Fan *et al.*, 2006). A deficiência hídrica no solo afeta as trocas gasosas foliares através do decréscimo na transpiração e fotossíntese, sendo ambas reguladas pela condutância estomática, a qual diminui em plantas submetidas à seca, o que evita a perda de água por transpiração (Inman-Bamber e Smith, 2005). Apesar disso, muitos vegetais conseguem manter suas atividades fisiológicas e bioquímicas adequadas, capazes de estabilizar e proteger sua integridade celular e metabólica mesmo sob déficit hídrico (Xiong *et al.*, 2006; Levitt, 1980). Quando submetidos a esta condição, acionam mecanismos responsivos a partir da percepção de sinais, respostas moleculares e, conseqüentemente, morfofisiológicas. Durante a fase perceptiva, no início do distúrbio, ocorre instabilidade de proteínas e membranas, promovendo ativação de processos de reparo como a síntese proteica e organelas com função de proteção, possibilitando sua sobrevivência (Nathan *et al.*, 2016).

1.1.1. Proteínas fotossintéticas

A fotossíntese é um dos processos bioquímicos mais complexos da natureza, com o qual muitas proteínas estão envolvidas (Ganeteg *et al.*, 2004). Composta por duas etapas principais, o transporte de elétrons e o ciclo de Calvin-Benson, demanda diversos transcritos para seu funcionamento, os quais são codificados a partir de genes nucleares e plastidiais (Berry *et al.*, 2013), sendo os primeiros conhecidos como “PhANGs” (Ruckle *et al.*, 2007). O fotossistema II (PSII) é um complexo pigmentar-proteico encontrado nas membranas dos tilacóides de plantas, algas e cianobactérias, que catalisa, por indução luminosa, a transferência de elétrons provindos da água, resultando em oxigênio e prótons (Allahverdiyeva *et al.*, 2013). Muitas proteínas e alguns polipeptídeos fosforilados pertencentes a este complexo já foram identificadas (Hansson e Vener, 2003) e as expressões de seus respectivos genes são influenciadas por diferentes fatores metabólicos e ambientais (Foyer *et al.*, 2012).

Pesquisas demonstram que os fotossistemas são afetados pelo estresse hídrico, diminuindo a eficiência do transporte de elétrons através deles. A estabilidade das proteínas D1

e D2 e do complexo antena (LHCII) do PSII e os correspondentes níveis de seus transcritos também diminuem drasticamente sob estresse osmótico, o que pode ser atribuído à diminuição das taxas de transcrição e tradução e à degradação acelerada de proteínas e mRNAs (He *et al.*, 1995; Yuan *et al.*, 2005). Há evidências de que a ausência da proteína PsbR, importante elo do PSII que promove a estabilidade estrutural das proteínas PsbP (relacionada ao Complexo de Evolução do Oxigênio) e PsbQ, também componentes do complexo, promovida à partir do silenciamento de seu gene codificante (mutante *Arabidopsis psbR*), induziu à redução do conteúdo destas subunidades, sendo que sob condições de baixa luminosidade estes níveis quase atingiram esgotamento (Suorsa *et al.*, 2006). Allahverdiyeva *et al.* (2013), através da mesma metodologia, constataram que indivíduos nos quais a subunidade PsbR estava ausente, apresentaram maiores defeitos na atividade do PSII, possivelmente pelo prejuízo causado no transporte de elétrons através do centro de reação.

Exposta a importância do papel das proteínas do complexo do PSII para sua estabilidade estrutural, sem a qual é improvável a realização da fotossíntese e seus fenômenos dependentes, alguns estudos indicam o acervo preliminar teórico que nortearam a escolha dos alvos desta proposta de investigação. Chen *et al.* (2016) constataram que exemplares de *Arabidopsis thaliana* L. sob diferentes níveis de restrição hídrica apresentaram conteúdos relativo de água e de clorofila (Chl) e fluorescência de Chl reduzidos gradualmente e estrutura dos tilacóides danificadas. Também ocorreu desconfiguração do LHCII, no entanto, os dímeros do PSII mantiveram-se estáveis e diminuíram significativamente somente após 15 dias nesta condição. As taxas das proteínas Lhcb5, Lhcb6 e PsbQ diminuíram, porém a de PsbS aumentou significativamente após seca de longo prazo, o que é consistente com o aumento substancial da dissipação do excesso de energia em forma de calor apresentado, demonstrando a participação das proteínas do PSII e outros complexos da membrana tilacoide na resposta ao déficit hídrico de longo prazo.

Ganeteg *et al.* (2004) desenvolveram fenótipos diferentes em relação às composições de proteínas do complexo antena do aparelho fotossintético de plantas através da repressão dos respectivos genes individuais. Eles observaram que as linhagens transgênicas sem a proteína PsbS, que participa na ligação da clorofila ao PSII, foram as que mais exibiram fotoinibição da fotossíntese comparadas ao tipo selvagem correspondente. Li *et al.* (2000) demonstraram, através de ensaios com tratamentos luminosos, que a PsbS é parte essencial para a ocorrência do mecanismo de qe. Sui *et al.* (2015) analisaram perfis transcritos de duas linhagens endogâmicas de sorgo sacarino a fim de elucidar os mecanismos moleculares que acarretam em

altos níveis de açúcar durante o estresse salino. Os genes responsáveis por manter a estrutura do fotossistema e para regular o transporte de elétrons foram menos afetados pelo tratamento na linhagem tolerante. O gene codificante da proteína PsbR apresentou maior taxa de expressão no cultivar tolerante após tratamento de estresse salino.

1.1.2. Etapa fotoquímica

A conservação das proteínas estruturais do PSII é premissa para promoção da fotossíntese, pois é através destas que ocorre a etapa fotoquímica, o princípio de todo o processo. Para completá-la, é necessário que a planta apresente condições moleculares e fisiológicas que proporcionem o aproveitamento eficiente da energia solar, o qual permeia o transporte de elétrons entre os fotossistemas. O fenômeno que concorre com este mecanismo é o Quenching Dependente de Energia (q_e), componente principal do processo Quenching Não Fotoquímico (NPQ), que funciona alternando o complexo antena para um estado de dissipação térmica ao invés da propulsão do início da fotossíntese (Li *et al.*, 2000). A dissipação fotoquímica (qP) e não-fotoquímica (NPQ) são afetadas em caso de fotoinibição, fato que consiste em dano foto-oxidativo prejudicial para ambos processos, indicando sua função de fotoproteção (Horton *et al.*, 1996). Ou seja, a descompensação do processo de dissipação torna-se vantajosa pelo papel protetor que exerce sobre o mecanismo de interesse: a fotossíntese.

Estudos demonstraram que esta restrição promove danos do PSII (Sperdoui e Moustakas, 2012), especialmente aos pigmentos fotossintéticos (Brestic *et al.*, 2015) e a fosforilação de proteínas (Liu *et al.*, 2009). A energia residual capturada pelos complexos antena deve ser dissipada sem causar danos (Asada, 2006), do contrário, sob condições estressantes, acarreta na transferência dos elétrons para o O₂ molecular, formando as Espécies Reativas de Oxigênio (ERO). Essas moléculas podem afetar as propriedades da membrana celular e causar danos oxidativos aos ácidos nucleicos, lipídios e proteínas, podendo torná-los não funcionais (Gill e Tuteja, 2010; Giovagnetti e Ruban, 2018).

Os pigmentos fotossintéticos, clorofilas (a e b) e carotenoides, localizados nas membranas dos tilacoides dos cloroplastos, absorvem a energia luminosa, utilizada no processo fotossintético, alterando, assim, temporariamente suas configurações eletrônicas. Tais pigmentos passam do estado energético basal para o estado excitado e então dissipam esta energia por diferentes vias, sendo primariamente destinada à fotossíntese, mas também pode ser dissipada na forma de calor e/ou reemitida por fluorescência. Estes processos ocorrem simultaneamente e competem entre si, de forma que o aumento de um acarreta em redução do

outro. Deste modo, a fluorescência da clorofila a é usada no monitoramento do processo fotossintético, podendo expressar o nível de estresse de plantas (Maxwell e Johnson, 2000; Strasser, Srivastava e Tsimilli-Michael, 2004; Calatayud, Roca e Martínez, 2006). Nestas condições, é possível ocorrer interferência na eficiência quântica potencial do fotossistema II (PSII) e inativação da cadeia transportadora de elétrons, responsável pela formação de ATP e NADPH. A fluorescência inicial (F_0) é resultante da condição onde Q_A , quinona receptora primária de elétrons do PSII, está totalmente oxidada e o centro de reação do PSII está aberto em função da adaptação ao escuro, antes da energia ser dissipada para o centro de reação do PSII (Mathis e Paillotin, 1981). Quando a luz actínica é alta o suficiente para garantir uma taxa de redução de Q_A , que é mais rápida que a reoxidação de Q_A , o estado F_m é alcançado, representando redução total de Q_A (Krause e Weis, 1991).

A fluorescência pode também fornecer informações sobre o rendimento quântico, o fluxo de elétrons e sobre o estado de oxirredução da membrana do tilacoide (Winter e Demmig, 1987), mesmo que nenhuma fixação do CO_2 ou liberação do oxigênio ocorra. Neste caso qP está relacionado com a estimativa da disponibilidade de dissipação de energia para o metabolismo do carbono (Bolhar-Nordenkampf *et al.*, 1989). Além disso, quando a planta está com seu aparelho fotossintético intacto, a razão F_v/F_m deve variar entre 0,75 e 0,85, enquanto que a queda deste valor caracteriza condição de dano fotoinibitório nos centros de reação do PSII. Uma transformação (de tipo desconhecido) de uma fração dos centros para "*quencher*s" foi postulada (Cleland, Melis e Neale, 1986). Tais centros transformados ainda atuariam como captadores de energia, mas estariam incapazes de prosseguir com a reação fotoquímica normal e converteriam a energia de excitação em calor (Krause e Weis, 1991). A fotoinibição da fotossíntese se manifesta na folha através da perda de fixação de CO_2 e na membrana tilacóide dos cloroplastos através da diminuição da capacidade de transporte de elétrons do PSII (Cleland, Melis e Neale, 1986). Portanto, o *quenching* fotoinibitório é frequentemente expresso pela diminuição na relação F_v/F_m , registrada após um período escuro de vários minutos que precede alta exposição à luz (Krause e Weis, 1991).

O rendimento quântico potencial do PSII (F_v/F_m) e o rendimento quântico efetivo (ϕ_{II}) podem estimar a integridade do PSII de uma determinada folha, pois revela o nível energético de excitação dos pigmentos que promovem a fotossíntese (O'Neill, Shanahan e Schepers, 2006). Em um sentido geral, o termo "*quenching*" denota todos os processos que reduzem o rendimento de fluorescência abaixo de seu máximo. O *quenching* fotoquímico depende da presença de Q_A no estado oxidado. O coeficiente qP indica a proporção de elétrons capturados

sendo convertidos em energia química no centro de reação do PSII. Além deste, o rendimento de fluorescência também pode ser reduzido por mecanismos não diretamente relacionados ao estado redox de Q_A (Krause e Weis, 1991).

A dissipação não-fotoquímica (NPQ) representa o quanto de energia está sendo dispersada pelas vias não fotoquímicas. O *quenching* não-fotoquímico (NPQ) pode ser causado *in vivo* sob condições fisiológicas, por três mecanismos principais, dos quais destaca-se o *quenching* "fotoinibitório", relacionado à fotoinibição da fotossíntese, e o *quenching* não-fotoquímico dependente de energia (q_e). É sabido que este último é o principal componente do *quenching* não-fotoquímico (Briantais, *et al*, 1979; Giovagnetti e Ruban, 2018), o qual está relacionado com o gradiente de prótons através da membrana do tilacoide, que por sua vez está associado à formação de zeaxantina, carotenoide com propriedade dissipativa no sistema antena (Goss e Lepetit, 2015). A proteína PsbS está diretamente relacionada ao complexo antena e atua como um sensor de H^+ . Quando a PsbS está protonada, devido à queda no pH luminal, a zeaxantina pode se ligar a essa proteína. Graças a essa proximidade entre a zeaxantina com as clorofilas do LHC, ocorre a excisão de energia para esse carotenoide, o qual irá dissipar a energia na forma de calor (Wilhelm e Selma, 2011). Esse mecanismo é caracterizado pelo *quenching* de energia (q_e) o qual é o maior componente do *quenching* não-fotoquímico (NPQ) e tem uma importante função fotoprotetora.

1.1.3. Metabolismo bioquímico

Compostos podem se acumular nas células durante estresse hídrico, sem interferir nas reações metabólicas normais e equilibrar o ajuste osmótico celular (Barnawal, Singh e Singh, 2019). Dentre os metabólitos que comumente participam deste processo, Hoekstra, Golovina e Buitink (2001) constataram que os açúcares são extremamente significativos na preservação da estrutura e funcionalidade de proteínas e membranas. Sendo moléculas quimicamente diversas, os açúcares, especialmente durante a última década, têm sido estudados por seu papel crucial na tolerância ao estresse abiótico (Gangola e Ramadoss, 2018). O aumento do transporte de polióis, tanto no floema quanto no xilema, ocorre frequentemente como resultado do estresse salino ou da seca. Álcoois de açúcar (também chamados álcoois poliídricos, poliálcoois, alditóis ou glicitolis) são compostos orgânicos, tipicamente derivados de açúcares, compreendendo uma classe de polióis, os quais são solúveis em água, podem ocorrer naturalmente ou serem produzidos industrialmente a partir de açúcares (Awuchi, 2017). Em comparação com a sacarose, os polióis são produtos diretos da fotossíntese em folhas maduras (Noiraud,

Maurousset e Lemoine, 2001), mais frequentemente sequestrados metabolicamente, o que implica importante papel fisiológico na translocação e armazenamento de carboidratos (Chibbar *et al.*, 2015), sugerindo proporcionar acesso mais imediato à energia, especialmente em situações estressantes. Durante desidratação celular, os grupos hidroxila desta classe de substâncias efetivamente substituem a água no estabelecimento de pontes de hidrogênio e ajudam a manter as atividades enzimáticas e a proteção das estruturas de membrana (Noiraud, Maurousset e Lemoine, 2001).

Da composição dos açúcares solúveis totais por açúcares-fosfato, compostos intermediários do processo fotossintético como a trealose, sintetizada parte no citosol e parte no cloroplasto, é considerada o dissacarídeo mais eficaz na osmoproteção (Nahar, Hasanuzzaman e Fujita, 2015; Slama *et al.*, 2015). Este açúcar tem potencial de estabilização através da ligação de hidrogênio de seus grupos hidroxila aos grupos fosfatos das membranas e polares das proteínas (Kawai *et al.*, 1992). Durante a desidratação ou congelamento, através de um mecanismo especial denominado de vitrificação, a trealose pode formar uma estrutura higroscópica semelhante a vidro que possui baixa reatividade e a torna mais estável pelo seu caráter não redutor (Nahar, Hasanuzzaman e Fujita, 2015).

Como discutido, a clorofila *a* é responsável pela realização da fotoquímica, enquanto que os demais auxiliam na absorção de luz e na transferência da energia radiante para os centros de reação, sendo assim chamados de pigmentos acessórios. A degradação de clorofila é a consequência da fotoinibição durante déficit hídrico (Silva *et al.*, 2007). Os carotenoides situam-se em íntima associação com as clorofilas, o que permite a transferência de energia para as mesmas (Taiz *et al.*, 2017). Em *X. humilis*, Beckett *et al.* (2012) observaram diminuição dos níveis de violaxantina e aumento de zeaxantina, alterações devido à conversão de violaxantina em zeaxantina (ciclo das xantofilas), a qual se liga às proteínas do sistema antena, levando a alterações na conformação e dissipação de energia na forma de calor e consequente ação antioxidante e de fotoproteção. As antocianinas fazem parte de um grupo de compostos denominado flavonóides os quais desempenham funções diversas nos vegetais, incluindo pigmentação e defesa. Durante a expansão foliar, senescência e em resposta a estresses abióticos, ocorre síntese de antocianina nas camadas epidérmicas das folhas de sorgo, sendo relacionadas à função fotoprotetora (Close e Beadle, 2003).

Organismos aeróbicos utilizam oxigênio como aceptor final de elétrons nos processos metabólicos, tais como a respiração e fotossíntese, acarretando na formação de espécies reativas de oxigênio (Pitzschke, Forzani e Hirt, 2006). Estas moléculas compõem a fisiologia do

metabolismo regular da planta, porém quando ocorre absorção de excesso de energia, resultante do aumento da fração do fluxo de fótons fotossintéticos não utilizados pela fotossíntese e nem dissipados através de calor, excede-se o limite entre os níveis citostático e citotóxico (Huang *et al.*, 2019). Estas substâncias reduzem o metabolismo habitual das plantas através de danos oxidativos nas estruturas celulares (Hasanuzzaman *et al.*, 2014; Huang *et al.*, 2019). As plantas desenvolveram mecanismos que limitam a formação de ERO e promovem sua remoção (Alscher, Erturk e Heath, 2002), sendo as enzimas antioxidantes potenciais defesas para esta atividade, as quais atuam conjuntamente, promovendo a proteção e mitigação de efeitos tóxicos (Rahman, Biswas e Kode, 2006).

O ânion superóxido ($O_2^{\cdot-}$) é o precursor de várias ERO devido à sua instabilidade e forte oxidação/reduzibilidade (Zeng *et al.*, 2017). Pode ser produzido por cadeias de transporte de elétrons fotossintetizantes, cadeias de transporte de elétrons respiratórios mitocondriais e sistemas NADPH oxidase dependentes de membrana, que reagem com íons de hidrogênio para formar moléculas de oxigênio ou dismutação do $O_2^{\cdot-}$ pela (SOD) para formar H_2O_2 (Mittler, 2017). Apesar de não ser um radical livre, pela ausência de elétrons desapareados na última camada, o H_2O_2 é uma ERO extremamente deletéria (Ngumbi e Kloepper, 2016), capaz de atravessar camadas lipídicas (Comhair e Erzurum, 2002) podendo ser transportada por aquaporinas localizadas na membrana celular, causando danos oxidativos de longa distância e inibição da fixação de carbono (Wudick *et al.*, 2015). Por outro lado, as ERO podem promover alterações nas estruturas morfológicas de plantas, aumentando a resistência a estresse (Frederickson Matika e Loake, 2013).

1.2. Memória fisiológica

Aclimação vegetal pode ser caracterizada por uma melhora na resposta mediante exposição repetida ao estresse ambiental. Esta denominação representa uma mudança não permanente na fisiologia ou morfologia do indivíduo, podendo ser revertida se as condições prevalentes se alterarem. Além disso, os mecanismos epigenéticos que alteram a expressão de genes, sem mudar o código genético de um organismo, podem estender a duração das respostas de aclimação e torná-las herdáveis. Quando as mudanças epigenéticas, em uma população vegetal inteira, são fixadas ao longo de muitas gerações por pressão ambiental seletiva, elas são denominadas como adaptação (Taiz *et al.*, 2017). Nos últimos anos, reconheceu-se que as modificações da cromatina, o posicionamento do nucleossomo e a metilação do DNA são componentes importantes nessas aclimações e adaptações. Tais modificações podem fornecer

condições para uma memória de estresse, permitindo que as plantas respondam de maneira mais eficiente ao estresse futuro (Lämke e Bäurle, 2017). A estrutura da cromatina regula a acessibilidade dos genes para a maquinaria transcricional e, portanto, parte integrante da expressão gênica regulada em respostas e desenvolvimento de estresse (Zentner e Henikoff, 2013).

Walter et al. (2011) conclui que estudos adicionais devem elucidar os processos de aclimação em nível molecular e bioquímico mais profundamente, a fim de relacioná-los aos parâmetros funcionais. Os mecanismos de aclimação a longo prazo ainda precisam ser examinados para melhor compreensão das respostas das plantas às mudanças climáticas, possibilitando conjecturar projeções para adaptação mediante estresses. Zhang et al. (2018) sugerem em pesquisa com *Panicum virgatum* L., através de parâmetros fisiológicos, análises químicas e informações transcricionais, que esta espécie melhorou sua resposta ao segundo estresse de desidratação alterando as vias de biossíntese de ABA, ácido jasmônico e transdução de sinal, aumentando a biossíntese de osmólitos (l-prolina, rafinose, estaquiose e trealose) e modificando seus sistemas de metabolismo energético (especificamente, aqueles envolvidos na fotossíntese, glicólise e ciclo do ácido tricarbóxico).

Visto que as plantas apresentam sofisticados mecanismos de defesa, foi recentemente demonstrado que são capazes de “lembrar” eventos ambientais passados, mesmo muito depois que ele tenha terminado (Kinoshita e Seki, 2014). Esse processo frequentemente é referido como “memória” ou “*plant priming*”, pois tende a responder mais rápido à recorrência do estresse, em comparação com a primeira vez que o enfrentou (Bruce et al., 2007). Portanto, as respostas das plantas à seca recorrente, isto é, ciclos repetidos de seca, diferem daquelas sob incidências únicas de seca (Fleta-Soriano e Munné-Bosch, 2016). Contudo, poucos estudos têm demonstrado a comparação entre as respostas do PSII ao déficit hídrico de evento repetido, especialmente em relação ao seu complexo proteico do PSII.

Mediante estímulo ambiental, as plantas expressam diferentes tipos de reação e são capazes de produzir e emitir sinais elétricos em todas as células do seu organismo. A maior parte das moléculas responsáveis pela comunicação e pelas atividades neuronais no cérebro humano também se encontram presentes nas plantas, com um funcionamento muito semelhante. O processo é muito parecido e implica de certo modo que as plantas também possuem processos de informação, de memória, de decisões e de resolução de problemas” (Alpi et al., 2007). Diferentes definições de inteligência foram postuladas e, de maneira geral, pressupõem a capacidade dos organismos de solucionar problemas experimentados durante o ciclo de vida.

Portanto, o sucesso da sobrevivência ocorre através de formas de aprendizado e memória e, conseqüentemente, são reconhecidos como inteligentes. Não apenas organismos dotados de terminações nervosas são capazes de comportamentos inteligentes, visto que as interações planta-ambiente também se baseiam por sinais elétricos e demonstram ser suficientes para seu estabelecimento. Ao se comparar a cognição das plantas com a de um ser humano, ambos são capazes de perceber e coletar diversas informações do ambiente, integrá-las ao seu organismo e conciliar respostas ao seu bem-estar (Trewavas, 2017).

5. CONCLUSÃO

As evidências deste trabalho sustentam a suposição de que a memória desenvolvida a partir de experiência prévia influenciou ajustes que minimizaram impactos, tais como: manutenção hídrica; conservação de estruturas celulares; diminuição da atuação de mecanismos de defesa (sistema antioxidante, expressões gênicas, recomposição de organelas; pigmentos). As respostas ao déficit hídrico são influenciadas pela memória, visto que os padrões responsivos durante os eventos, entre os tratamentos de déficit, não são os mesmos, sendo, portanto, um dos sucessos da sobrevivência ocorra a partir do aprendizado e memória.

6. BIBLIOGRAFIA

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, p.1337–1344, 2001.

ALLAHVERDIYEVA, Y.; SUORSA, M.; ROSSI, F.; PAVESI, A.; KATER, M. M.; ANTONACCI, A.; TADINI, L.; PRIBIL, M.; SCHNEIDER, A.; WANNER, G.; LEISTER, D.; ARO, E. M.; BARBATO, R.; PESARESI, P. ALLAHVERDIYEVA, Y. *et al.* Arabidopsis plants lacking PsbQ and PsbR subunits of the oxygen-evolving complex show altered PSII super-complex organization and short-term adaptive mechanisms. **Plant Journal**, v. 75, n. 4, p. 671–684, 2013.

ALPI, A. *et al.* Plant neurobiology: no brain, no gain? **Trends in Plant Science**, v. 12, n. 4, p. 135–136, 2007.

ALSCHER, R. G.; ERTURK, N.; HEATH, L. S. Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress in plants. **Journal of Experimental Botany**, v. 53, n. 372, p. 1331–1341, 2002.

ARAUS, J. L.; AMARO, T.; VOLTAS, J.; NAKKOUL, H.; NACHIT, M. M. Chlorophyll fluorescence as a selection criterion for grain yield in durum wheat under Mediterranean conditions. **Field Crops Research**, v. 55, n. 3, p. 209–223, 1998.

ASADA, K. Production and Scavenging of Reactive Oxygen Species in Chloroplasts and Their Functions. **Plant Physiology**, v. 141, n. 2, p. 391–396, 2006.

AVRAMOVA, Z. Transcriptional “memory” of a stress: Transient chromatin and memory (epigenetic) marks at stress-response genes. **Plant Journal**, v. 83, n. 1, p. 149–159, 2015.

AWUCHI, C. G. Sugar Alcohols: Chemistry, Production, Health Concerns and Nutritional Importance. n. April, 2017.

BAKER, N. R. Chlorophyll Fluorescence: A Probe of Photosynthesis In Vivo. **Annual Review of Plant Biology**, v. 59, n. 1, p. 89–113, 2008.

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.

BARNAWAL, D.; SINGH, R.; SINGH, R. P. **Role of Plant Growth Promoting Rhizobacteria in Plant Drought Tolerance: Regulating Growth Hormones and Osmolytes.** [s.l.] Elsevier Inc., 2019.

BECKETT, M.; LORETO, F.; VELIKOVA, V.; BRUNETTI, C.; FERDINANDO, M. DI; TATTINI, M.; CALFAPIETRA, C.; FARRANT, J. M. Photosynthetic limitations and volatile and non-volatile isoprenoids in the poikilochlorophyllous resurrection plant *Xerophyta humilis* during dehydration and rehydration. **Plant, Cell and Environment**, v. 35, n. 12, p. 2061–2074, 2012.

BERRY, J. O.; YERRAMSETTY, P.; ZIELINSKI, A. M.; MURE, C. M. Photosynthetic gene expression in higher plants. **Photosynthesis Research**, v. 117, n. 1–3, p. 91–120, 2013.

BOLHAR-NORDENKAMPF, H. R.; LONG, S. P.; BAKER, N. R.; OQUIST, G.; SCHREIBER, U.; LECHNER, E. G. Chlorophyll Fluorescence as a Probe of the Photosynthetic Competence of Leaves in the Field: A Review of Current Instrumentation. **Functional Ecology**, v. 3, n. 4, p. 497, 1989.

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.

BRESTIC, M.; ZIVCAK, M.; KUNDERLIKOVA, K.; SYTAR, O.; SHAO, H.; KALAJI, H. M.; ALLAKHVERDIEV, S. I. Low PSI content limits the photoprotection of PSI and PSII in early growth stages of chlorophyll b-deficient wheat mutant lines. **Photosynthesis Research**, v. 125, n. 1–2, p. 151–166, 2015.

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.

BUSTIN, S. A. *et al.* The MIQE guidelines: Minimum information for publication of quantitative real-time PCR experiments. **Clinical Chemistry**, v. 55, n. 4, p. 611–622, 2009.

CALATAYUD, A.; ROCA, D.; MARTÍNEZ, P. F. Spatial-temporal variations in rose leaves under water stress conditions studied by chlorophyll fluorescence imaging. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 44, n. 10, p. 564–573, 2006.

CARMO-SILVA, A. E.; SOARES, A. S.; MARQUES DA SILVA, J.; BERNARDES DA SILVA, A.; KEYS, A. J.; ARRABAÇA, M. C. Photosynthetic responses of three C4 grasses of different metabolic subtypes to water deficit. **Functional Plant Biology**, v. 34, n. 3, p. 204–213, 2007.

CHEN, Y.-E.; LIU, W.-J.; SU, Y.-Q.; CUI, J.-M.; ZHANG, Z.-W.; YUAN, M.; ZHANG, H.-Y.; YUAN, S. Different response of photosystem II to short and long-term drought

stress in *Arabidopsis thaliana*. **Physiologia Plantarum**, v. 158, n. 2, p. 225–235, 2016.

CHIBBAR, R. N.; JAISWAL, S.; GANGOLA, M.; BÅGA, M. Carbohydrate Metabolism. **Encyclopedia of Food Grains: Second Edition**, v. 2–4, p. 161–173, 2015.

CLELAND, R. E.; MELIS, A.; NEALE, P. J. Mechanism of photoinhibition: photochemical reaction center inactivation in system II of chloroplasts. **Photosynthesis Research**, v. 9, n. 1–2, p. 79–88, 1986.

CLOSE, D. C.; BEADLE, C. L. The ecophysiology of foliar anthocyanin. **The Botanical Review**, v. 69, n. 2, p. 149–161, 2003.

COMHAIR, S. A. A.; ERZURUM, S. C. Antioxidant responses to oxidant-mediated lung diseases. **American Journal of Physiology-Lung Cellular and Molecular Physiology**, v. 283, n. 2, p. L246–L255, 2002.

DEMMIG-ADAMS, B.; ADAMS, W. W. The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. **Trends in Plant Science**, v. 1, n. 1, p. 21–26, 1996.

DIETZ, K.-J. P Lant P Eroxioredoxins . **Annual Review of Plant Biology**, v. 54, n. 1, p. 93–107, 2003.

DU, Y. C.; KAWAMITSU, Y.; NOSE, A.; HIYANE, S.; MURAYAMA, S.; WASANO, K.; UCHIDA, Y. Effects of water stress on carbon exchange rate and activities of photosynthetic enzymes in leaves of sugarcane (*Saccharum* sp.). **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 23, n. 6, p. 719–726, 1996.

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.

FAN, L.; LINKER, R.; GEPSTEIN, S.; TANIMOTO, E.; YAMAMOTO, R.; NEUMANN, P. M. Progressive inhibition by water deficit of cell wall extensibility and growth along the elongation zone of maize roots is related to increased lignin metabolism and progressive stelar accumulation of wall phenolics. **Plant Physiology**, v. 140, n. 2, p. 603–612, 2006.

FAROOQ, M.; WAHID, A.; KOBAYASHI, N.; FUJITA, D.; BASRA, S. M. A. Plant drought stress: Effects, mechanisms and management. **Sustainable Agriculture**, v. 29, p. 153–188, 2009.

FLETA-SORIANO, E.; MUNNÉ-BOSCH, S. Stress Memory and the Inevitable Effects of Drought: A Physiological Perspective. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, n. February, p. 1–6, 2016.

FOYER, C. H.; NEUKERMANS, J.; QUEVAL, G.; NOCTOR, G.; HARBINSON, J. Photosynthetic control of electron transport and the regulation of gene expression. **Journal of Experimental Botany**, v. 63, n. 4, p. 1637–1661, 2012.

FREDERICKSON MATIKA, D. E.; LOAKE, G. J. Redox Regulation in Plant Immune Function. **Antioxidants & Redox Signaling**, v. 21, n. 9, p. 1373–1388, 2013.

GANETEG, U.; KU, C.; ANDERSSON, J.; JANSSON, S. Is Each Light-Harvesting Complex Protein Important for Plant Fitness ? 1 [w]. **Society**, v. 134, n. January, p. 502–509, 2004.

GANGOLA, M. P.; RAMADOSS, B. R. **Sugars Play a Critical Role in Abiotic Stress Tolerance in Plants**. [s.l.] Elsevier Inc., 2018.

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 - General Subjects**, v. 990, n. 1, p. 87–92, 1989.

GHANNOUM, O. C4 photosynthesis and water stress. **Annals of Botany**, v. 103, n. 4, p. 635–644, 2008.

GIANNOPOLITIS, C. N.; RIES, S. K. Superoxide dismutases. **Annual review of biochemistry**, v. 44, p. 147–159, 1975.

GILL, S. S.; TUTEJA, N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 48, n. 12, p. 909–930, 2010.

GIOVAGNETTI, V.; RUBAN, A. V. The evolution of the photoprotective antenna proteins in oxygenic photosynthetic eukaryotes. **Biochemical Society Transactions**, v. 46, n. 5, p. 1263–1277, 2018.

GOSS, R.; LEPETIT, B. Biodiversity of NPQ. **Journal of Plant Physiology**, v. 172, p. 13–32, 2015.

HANSSON, M.; VENER, A. V. Identification of Three Previously Unknown *in Vivo* Protein Phosphorylation Sites in Thylakoid Membranes of *Arabidopsis thaliana*. **Molecular & Cellular Proteomics**, v. 2, n. 8, p. 550–559, 2003.

HE, J. M.; WANG, J.; LIANG, H. G. Effects of water stress on photochemical function and protein metabolism of photosystem II in wheat leaves. **Physiologia Plantarum**, v. 93, n. 4, p. 771–777, 1995.

HOEKSTRA, F. A.; GOLOVINA, E. A.; BUITINK, J. Mechanism of plant desiccation tolerance. **Trends in Plant Science**, v. 6, n. 9, p. 431–438, 2001.

HORTON, P.; RUBAN, A. V.; WALTERS, R. G. Regulation of Light Harvesting in Green Plants. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 47, n. 1, p. 655–684, 1996.

HUANG, H.; ULLAH, F.; ZHOU, D.-X.; YI, M.; ZHAO, Y. Mechanisms of ROS Regulation of Plant Development and Stress Responses. **Frontiers in Plant Science**, v. 10, n. June, p. 1–10, 2019.

ISHIKAWA, N.; TAKABAYASHI, A.; SATO, F.; ENDO, T. Accumulation of the components of cyclic electron flow around photosystem I in C4 plants, with respect to the requirements for ATP. **Photosynthesis Research**, v. 129, n. 3, p. 261–277, 2016.

KAWAI, H.; SAKURAI, M.; INOUE, Y.; CHÛJÔ, R.; KOBAYASHI, S. Hydration of oligosaccharides: Anomalous hydration ability of trehalose. **Cryobiology**, v. 29, n. 5, p. 599–606, 1992.

KINOSHITA, T.; SEKI, M. Epigenetic memory for stress response and adaptation in plants. **Plant and Cell Physiology**, v. 55, n. 11, p. 1859–1863, 2014.

KRAUSE, G.; WEIS, E. Chlorophyll Fluorescence And Photosynthesis: The Basics. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 42, n. 1, p. 313–349, 1991.

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.

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. 1–11, 2017.

LI, X. P.; BJÖRKMAN, O.; SHIH, C.; GROSSMAN, A. R.; ROSENQUIST, M.; JANSSON, S.; NIYOGI, K. K. A pigment-binding protein essential for regulation of photosynthetic light harvesting. **Nature**, v. 403, n. 6768, p. 391–5, 2000.

LI, Y.; MEHTA, R.; MESSING, J. A new high-throughput assay for determining soluble sugar in sorghum internode-extracted juice. **Planta**, v. 248, n. 4, p. 785–793, 2018.

LIU, W. J.; CHEN, Y. E.; TIAN, W. J.; DU, J. B.; ZHANG, Z. W.; XU, F.; ZHANG, F.; YUAN, S.; LIN, H. H. Dephosphorylation of photosystem II proteins and phosphorylation of CP29 in barley photosynthetic membranes as a response to water stress. **Biochimica et Biophysica Acta - Bioenergetics**, v. 1787, n. 10, p. 1238–1245, 2009.

LLANES, A.; BERTAZZA, G.; PALACIO, G.; LUNA, V. Different sodium salts cause

different solute accumulation in the halophyte *Prosopis strombulifera*. **Plant Biology**, v. 15, n. SUPPL.1, p. 118–125, 2013.

MAROCO, J. P.; PEREIRA, J. S.; MANUELA CHAVES, M. Growth, photosynthesis and water-use efficiency of two C₄ Sahelian grasses subjected to water deficits. **Journal of Arid Environments**, v. 45, n. 2, p. 119–137, 2000.

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

MITTLER, R. Abiotic stress, the field environment and stress combination. **Trends in Plant Science**, v. 11, n. 1, p. 15–19, 2006.

MITTLER, R. ROS Are Good. **Trends in Plant Science**, v. 22, n. 1, p. 11–19, 2017.

NAHAR, K.; HASANUZZAMAN, M.; FUJITA, M. **Osmolytes and plants acclimation to changing environment: Emerging omics technologies**. [s.l: s.n.].

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. 419–429, 2016.

NGUMBI, E.; KLOEPPER, J. Bacterial-mediated drought tolerance: Current and future prospects. **Applied Soil Ecology**, v. 105, p. 109–125, 2016.

NOCTOR, G.; MHAMDI, A.; FOYER, C. H. The Roles of Reactive Oxygen Metabolism in Drought: Not So Cut and Dried. **Plant Physiology**, v. 164, n. 4, p. 1636–1648, 2014.

NOIRAUD, N.; MAUROUSSET, L.; LEMOINE, R. Transport of polyols in higher plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 39, n. 9, p. 717–728, 2001.

O'NEILL, P. M.; SHANAHAN, J. F.; SCHEPERS, J. S. Use of chlorophyll fluorescence assessments to differentiate corn hybrid response to variable water conditions. **Crop Science**, v. 46, n. 2, p. 681–687, 2006.

PALATNIK, J. F.; CARRILLO, N.; VALLE, E. M. The role of photosynthetic electron transport in the oxidative degradation of chloroplastic glutamine synthetase. **Plant Physiology**, v. 121, n. 2, p. 471–478, 1999.

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, 2002.

PITZSCHKE, A.; FORZANI, C.; HIRT, H. Pitzschke (2006) ROS signaling in plants. v. 8, n. 10, 2006.

PONTES, M. H.; SEVOSTYANOVA, A.; GROISMAN, E. A. When Too Much ATP Is Bad for Protein Synthesis. **Journal of Molecular Biology**, v. 427, n. 16, p. 2586–2594, 2015.

RAHMAN, I.; BISWAS, S. K.; KODE, A. Oxidant and antioxidant balance in the airways and airway diseases. **European Journal of Pharmacology**, v. 533, n. 1–3, p. 222–239, 2006.

RUCKLE, M. E.; DEMARCO, S. M.; LARKIN, R. M. Plastid Signals Remodel Light Signaling Networks and Are Essential for Efficient Chloroplast Biogenesis in Arabidopsis. **the Plant Cell Online**, v. 19, n. 12, p. 3944–3960, 2007.

SANCHEZ, A. C.; SUBUDHI, P. K.; ROSENOW, D. T.; NGUYEN, H. T. Mapping QTLs associated with drought resistance in sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench). **Plant Molecular Biology**, v. 48, n. 5–6, p. 713–726, 2002.

SILVA, M. D. A.; JIFON, J. L.; SILVA, J. A. G. DA; SHARMA, V. Use of physiological parameters as fast tools to screen for drought tolerance in sugarcane. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 19, n. 3, p. 193–201, 2007.

SLAMA, I.; ABDELLY, C.; BOUCHEREAU, A.; FLOWERS, T.; SAVOURÉ, A. Diversity, distribution and roles of osmoprotective compounds accumulated in halophytes under abiotic stress. **Annals of Botany**, v. 115, n. 3, p. 433–447, 2015.

SMART, R. E.; BINGHAM, G. E. Rapid Estimates of Relative Water Content. **Plant Physiology**, v. 53, n. 2, p. 258–260, 1974.

SPERDOULI, I.; MOUSTAKAS, M. Differential response of photosystem II photochemistry in young and mature leaves of *Arabidopsis thaliana* to the onset of drought stress. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 34, n. 4, p. 1267–1276, 2012.

STRASSER, R. J.; SRIVASTAVA, A.; TSIMILLI-MICHAEL, M. Analysis of the Fluorescence Transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples. **Photosynthesis Research**, n. 1, p. 445–483, 2004.

SUDHAKAR REDDY, P.; SRINIVAS REDDY, D.; SIVASAKTHI, K.; BHATNAGAR-MATHUR, P.; VADEZ, V.; SHARMA, K. K. Evaluation of Sorghum [*Sorghum bicolor* (L.)] Reference Genes in Various Tissues and under Abiotic Stress Conditions for Quantitative Real-Time PCR Data Normalization. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, n. April, p. 1–14, 2016.

SUI, N.; YANG, Z.; LIU, M.; WANG, B. Identification and transcriptomic profiling of genes involved in increasing sugar content during salt stress in sweet sorghum leaves. **BMC Genomics**, v. 16, n. 1, p. 1–18, 2015.

SUORSA, M.; SIRPIÖ, S.; ALLAHVERDIYEVA, Y.; PAAKKARINEN, V.; MAMEDOV, F.; STYRING, S.; ARO, E. M. PsbR, a missing link in the assembly of the oxygen-evolving complex of plant photosystem II. **Journal of Biological Chemistry**, v. 281, n. 1, p. 145–150, 2006.

TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MOLLER, I. M.; MURPHY, A.; MASTROBERBI, A. (TRADUÇÃO); OLIVEIRA, P. L. (TRADUÇÃO) DE. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. [s.l: s.n.].

TEZARA, W.; MITCHELL, V. J.; DRISCOLL, S. D.; LAWLOR, D. W. Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. **Nature**, v. 401, n. 6756, p. 914–917, 1999.

TREWAVAS, A. The foundations of plant intelligence. **Interface Focus**, v. 7, n. 3, 2017.

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.

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.

WILLIAMS, D. G.; GEMPKO, V.; FRAVOLINI, A.; LEAVITT, S. W.; WALL, G. W.; KIMBALL, B. A.; PINTER, P. J.; LAMORTE, R.; OTTMAN, M. Carbon isotope discrimination by *Sorghum bicolor* under CO₂ enrichment and drought. **New Phytologist**, v. 150, n. 2, p. 285–293, 2001.

WINTER, K.; DEMMIG, B. Reduction State of Q and Nonradiative Energy Dissipation during Photosynthesis in Leaves of a Crassulacean Acid Metabolism Plant, *Kalanchoë daigremontiana* Hamet et Perr. **Plant Physiology**, v. 85, n. 4, p. 1000–1007, 1987.

WU, J.; NEIMANIS, S.; HEBER, U. Photorespiration is More Effective than the Mehler Reaction in Protecting the Photosynthetic Apparatus against Photoinhibition. **Botanica Acta**, v. 104, n. 4, p. 283–291, 1991.

WUDICK, M. M.; LI, X.; VALENTINI, V.; GELDNER, N.; CHORY, J.; LIN, J.; MAUREL, C.; LUU, D. T. Subcellular Redistribution of Root Aquaporins Induced by Hydrogen Peroxide. **Molecular Plant**, v. 8, n. 7, p. 1103–1114, 2015.

XIN, Z.; AIKEN, R.; BURKE, J. Genetic diversity of transpiration efficiency in

sorghum. **Field Crops Research**, v. 111, n. 1–2, p. 74–80, 2009.

XIONG, L.; WANG, R.-G.; MAO, G.; KOCZAN, J. M. Identification of Drought Tolerance Determinants by Genetic Analysis of Root Response to Drought Stress and Abscisic Acid. **Plant Physiology**, v. 142, n. 3, p. 1065–1074, 2006.

YUAN, S.; LIU, W.; ZHANG, N.; WANG, M.; LIANG, H.; LIN, H. Effects of water stress on major photosystem II gene expression and protein metabolism in barley leaves. **Physiologia Plantarum**, p. 464–473, 2005.

ZEGADA-LIZARAZU, W.; MONTI, A. Photosynthetic response of sweet sorghum to drought and re-watering at different growth stages. **Physiologia Plantarum**, v. 149, n. 1, p. 56–66, 2013.

ZENG, J.; DONG, Z.; WU, H.; TIAN, Z.; ZHAO, Z. Redox regulation of plant stem cell fate. **The EMBO Journal**, v. 36, n. 19, p. 2844–2855, 2017.

ZENTNER, G. E.; HENIKOFF, S. Regulation of nucleosome dynamics by histone modifications. **Nature Structural and Molecular Biology**, v. 20, n. 3, p. 259–266, 2013.

ZHANG, C.; PENG, X.; GUO, X.; TANG, G.; SUN, F.; LIU, S.; XI, Y. Transcriptional and physiological data reveal the dehydration memory behavior in switchgrass (*Panicum virgatum* L.). **Biotechnology for Biofuels**, v. 11, n. 1, p. 1–22, 2018.