

# RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 31/08/2024.



# EFEITO DO DÉFICE HÍDRICO NA ETAPA FOTOQUÍMICA EM *Pereskia aculeata* E *Pereskia grandifolia* (CACTACEAE)

**RAFAEL GUERREIRO SERAPHIM**

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências, Câmpus de Botucatu, UNESP, no Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, área de concentração: Fisiologia Vegetal, para obtenção do título de mestrado.

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

“Júlio de Mesquita Filho”

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DE BOTUCATU

EFEITO DO DÉFICE HÍDRICO NA ETAPA FOTOQUÍMICA EM  
*Pereskia aculeata* E *Pereskia grandifolia* (CACTACEAE)

**RAFAEL GUERREIRO SERAPHIM**

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

**Orientador**

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências, Câmpus de Botucatu, UNESP, no Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, área de concentração: Fisiologia Vegetal, para obtenção do título de mestrado.

**BOTUCATU – SP**

**2022**

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

Seraphim, Rafael Guerreiro.

Efeito do déficit hídrico na etapa fotoquímica em *Pereskia aculeata* e *Pereskia grandifolia* / Rafael Guerreiro Seraphim. - Botucatu, 2022

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

1. Ecofisiologia. 2. Desidratação (Hídrica). 3. Fisiologia vegetal. 4. Fotossíntese. 5. Pereskia.

Palavras-chave: Ecofisiologia; Estresse hídrico; Fisiologia vegetal; Fotossíntese; Plantas alimentícias não-convencionais.

**”Que a biodiversidade seja a biotecnologia da agricultura sustentável.”**

**(Paulo Kageyama)**

Dedico:  
aos povos originários dessa terra,  
às plantas,  
aos animais,  
aos fungos,  
enfim, à toda rica e exuberante sociobiodiversidade brasileira,  
tão ameaçada pela ignorância e pelo egoísmo do capital.

## **AGRADECIMENTOS**

Ao meu marido, Matheus, pelo suporte e pela imensa ajuda nas coletas de dados.

À minha mãe pelas palavras e abraços de conforto. Ao meu irmão pelo companheirismo. Ao meu pai pelo incentivo.

Ao meu orientador, professor Dr. Luiz Fernando Rolim de Almeida, pela oportunidade, ensinamentos, apoio e compreensão.

Ao Victor, que conheci durante o mestrado, pela amizade, apoio e ajuda no processamento das amostras e à Isabelly pelo auxílio nas análises das proteínas.

À UNESP, ao Instituto de Biociências e ao departamento de Bioestatística, Biologia Vegetal, Parasitologia e Zoologia, pela estrutura e possibilidade de desenvolver este trabalho.

À professora Dr<sup>a</sup>. Maria Márcia Pereira Sartori pelo grande auxílio nas análises estatísticas.

## Sumário

|                                                                                        |    |
|----------------------------------------------------------------------------------------|----|
| RESUMO                                                                                 | 5  |
| ABSTRACT                                                                               | 6  |
| 1. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA                                                               | 7  |
| <b>1.1. Plantas alimentícias não-convencionais no contexto das mudanças climáticas</b> | 7  |
| <b>1.2. Espécies de estudo</b>                                                         | 10 |
| <b>1.3. Fotossíntese e estresse hídrico</b>                                            | 11 |
| 2. INTRODUÇÃO                                                                          | 14 |
| <b>2.1. Objetivos</b>                                                                  | 15 |
| 3. MATERIAL E MÉTODOS                                                                  | 16 |
| <b>3.1. Local e condições ambientais</b>                                               | 16 |
| <b>3.2. Condução das plantas</b>                                                       | 16 |
| <b>3.3. Delineamento</b>                                                               | 17 |
| <b>3.4. Variáveis analisadas, coleta e análise de dados</b>                            | 18 |
| 4. RESULTADOS E DISCUSSÃO                                                              | 20 |
| <b>4.1. Relações hídricas</b>                                                          | 20 |
| <b>4.2. Etapa fotoquímica da fotossíntese</b>                                          | 23 |
| <b>4.3. Análise proteica</b>                                                           | 27 |
| 5. CONCLUSÃO                                                                           | 29 |
| 6. REFERÊNCIAS                                                                         | 30 |

## RESUMO

As mudanças climáticas vêm promovendo a diminuição da disponibilidade hídrica e aumento dos eventos de seca. Além disso, a baixa diversidade nos sistemas produtivos e a destruição ecossistêmica colocam em risco a segurança alimentar da população. Frente a tal crise socioambiental, estão ganhando atenção as plantas alimentícias não convencionais (PANC), que recebem este nome pois não são habitualmente consumidas em determinada cultura ou região. Espécies de PANC nativas do Brasil e de relevante importância são as do gênero *Pereskia*, conhecidas popularmente como ora-pro-nobis, as quais são naturalmente resistentes a eventos de restrição hídrica e possuem elevado potencial alimentício. Sendo assim, o principal objetivo deste estudo foi compreender ecofisiologia das espécies *Pereskia aculeata* e *P. grandifolia* (Cactaceae) sob condições de déficit hídrico. O experimento foi realizado com plantas cultivadas em casa de vegetação em um período de 55 dias. Os grupos experimentais foram: 1) controle (C): com disponibilidade de água durante todo o período; 2) déficit moderado (DM): irrigado a cada quatro dias e; 3) déficit severo (DS): irrigado a cada dez dias. Variáveis relacionadas ao metabolismo fotossintético foram medidas durante todo o experimento, sendo elas a condutância estomática, o potencial hídrico do solo e aquelas relacionadas à etapa fotoquímica. Ao final do experimento, folhas foram coletadas para análise da quantidade de proteínas solúveis totais. Os resultados demonstraram que ambas as espécies com déficit hídrico severo apresentaram a transição metabólica do tipo C<sub>3</sub> para o tipo CAM *idling*, sendo essa a forma de tolerância. O estresse hídrico não afetou significativamente a quantidade de proteínas nas folhas, sinalizando um ajuste metabólico em relação ao perfil enzimático das espécies. Conclui-se que as espécies apresentam elevada relevância para o cultivo objetivando a alimentação humana, já que conseguiram manter-se em condições de restrição hídrica, tolerando um contexto de mudança climática.

Palavras-chave: ecofisiologia; fisiologia vegetal; fotossíntese; estresse hídrico; plantas alimentícias não-convencionais



## ABSTRACT

Climate change will promote a decrease in water availability and an increase in drought events. The low diversity in production systems and ecosystem destruction puts global food security at risk. Faced with such a socio-environmental crisis, unconventional food plants (PANC) are gaining attention. They receive this name because they are not habitually consumed in a particular culture or region. PANC species native to Brazil and of relevant importance are those of the *Pereskia* genus (Cactaceae), popularly known as lemonvine, which are naturally resistant to water restriction events and have high food potential. Therefore, the main objective of this study was to understand the ecophysiology of the species *Pereskia aculeata* and *P. grandifolia* under water deficit conditions, relating to nutritional quality with regard to the protein content of the leaves. The experiment was carried out with plants grown in a greenhouse for a period of 55 days. The experimental groups were: 1) control (C): with water availability throughout the period; 2) moderate deficit (DM): irrigated every four days and; 3) severe deficit (DS): irrigated every ten days. Variables related to photosynthetic metabolism were measured throughout the experiment, namely stomatal conductance, soil water potential and those related to the photochemical. At the end of the experiment, leaves were collected for analysis of the amount of total soluble proteins. The results showed that both species with severe water deficit showed the metabolic transition from the C3 type to the CAM idling type, which is the form of tolerance. Water stress did not significantly affect the amount of proteins in the leaves, signaling a metabolic adjustment in relation to the enzymatic profile of the species. It is concluded that the species have high relevance for cultivation aiming at human food, since they were able to remain in conditions of water restriction, tolerating a context of climate change.

Keywords: ecophysiology; plant physiology; photosynthesis; drought stress; unconventional food plants

## 1. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

### 1.1. Plantas alimentícias não-convencionais no contexto das mudanças climáticas

As mudanças climáticas são componentes da crise socioambiental vivida atualmente. Uma das grandes causas de tal crise é o modelo predatório de agropecuária praticado hegemonicamente ao redor do planeta (MORAND, 2020). Este modelo, que teve suas origens na Revolução Verde<sup>1</sup>, caracteriza-se pela substituição – leia-se também destruição – de ecossistemas complexos e diversos por ecossistemas agrícolas de baixíssima diversidade: as monoculturas. A minimização da agrobiodiversidade<sup>2</sup> teve como argumento maximizar a produção em condições favoráveis e aumentar o controle e previsibilidade do sistema. Dessa forma, para que tais sistemas consigam se manter e apresentar sua elevada produção, é necessário um enorme aporte energético na forma de tecnologias dependentes de petróleo e de agroquímicos, além de um elevado consumo hídrico. A agricultura em larga escala é a atividade que mais utiliza água em todo o mundo (FAO, 2020), podendo chegar a 72% da água utilizada no Brasil. Ao mesmo tempo, ela é a atividade que mais desperdiça água: segundo o Fundo das Nações Unidas para Agricultura e Alimentação (FAO), quase metade de toda a água empregada no campo é desperdiçada e, caso o meio rural diminuísse o consumo em 10%, o volume seria suficiente para abastecer duas vezes a população mundial (FAO, 2020).

Existe consenso na comunidade científica acerca do crescente declínio da biodiversidade no planeta e que esse declínio pode prejudicar o funcionamento e os serviços ecossistêmicos (HOOPER et al., 2005; BUTCHART, 2010). As tecnologias propostas pela engenharia genética, muitas vezes, defendidas como a solução para aumento da produtividade (CARDONA et al., 2018; BASLAM et al., 2020; HUSSAIN et al., 2021), pressupõem a manutenção da baixa diversidade, já que as plantas geneticamente modificadas são clones que não apresentam variabilidade genética capaz de subsidiar a adaptação natural neste contexto em mudança. Além disso, a dependência dos produtores de alimentos sobre a alta tecnologia

---

<sup>1</sup> Processo histórico iniciado entre as décadas de 1950 e 1960 que consistiu na transferência da tecnologia bélica para a produção agrícola. Como resultado, temos o modelo da “agricultura convencional”, caracterizado pelo abusivo gasto energético e hídrico, pela dependência química na forma de fertilizantes sintéticos e agrotóxicos e, mais recentemente, pela transgenia. Este modelo, cada vez mais, tem mostrado inúmeros impactos socioambientais negativos, seja na qualidade ambiental ou na saúde humana, apesar de ter proporcionado o aumento da produtividade agrícola.

<sup>2</sup> Diversidade biológica, considerada nos mais diversos aspectos – genético, interespecífico, ecológico, paisagístico, entre outros - presente nos agroecossistemas (ou ecossistemas agrícolas). A agrobiodiversidade consiste na biodiversidade inserida de forma antrópica e, também, àquela que se associa ao agroecossistema, dada a Ecologia da paisagem.

monopolizada por grandes corporações coloca-se como mais um impacto social a ser considerado.

Neste estudo, é adotada outra perspectiva: a diversificação dos agroecossistemas<sup>3</sup> pela valorização de espécies nativas, o que pode ser necessário para garantir e estabilizar os rendimentos em um clima cada vez mais imprevisível (ISBELL, 2015).

Segundo dados do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE, 2018), aproximadamente 78% (61.434.033 ha) da área cultivada no Brasil destina-se a somente três espécies vegetais, em ordem de predominância: soja, milho e cana-de-açúcar. Nenhuma delas é nativa e todas passaram por um intenso processo de erosão genética<sup>4</sup> e/ou transgenia, fazendo com que haja grande redução na biodiversidade intraespecífica. Apesar da grande área ocupada, a menor parte da produção dessas espécies é destinada à alimentação humana. Se considerarmos somente as espécies para alimentação humana e excluindo a área destinada às *commodities*, temos metade da área cultivada (8.758.724 ha) destinada a quatro espécies: feijão, trigo, café e arroz. Atualmente, somente vinte espécies vegetais fornecem 90% do alimento humano do planeta, sendo que apenas três delas — trigo, milho e arroz — fornecem mais da metade (WILSON, 2012). Como consequência, aproximadamente 75% da diversidade agrícola mundial já foram perdidas no último século (FAO, 2013).

Entretanto, o Brasil, um dos países com maior biodiversidade do planeta, apresenta grande riqueza de plantas que podem ser utilizadas na alimentação, contribuindo para a segurança alimentar, principalmente de pessoas em situação de maior vulnerabilidade social. Milhões de anos de adaptação a ambientes variados e muitas vezes extremos resultaram em rica diversidade de espécies de plantas e ampla variabilidade genética em linhagens selvagens de cultivos modernos. Essas plantas representam um imenso banco de germoplasma para características valiosas com o potencial de melhorar a qualidade e a resiliência das culturas modernas (GRUBER, 2017).

Em um contexto de mudança climática, no qual haverá diminuição da disponibilidade hídrica e aumento dos eventos de seca, a baixa diversidade nos sistemas produtivos, aliada à destruição ecossistêmica para ocupação com pastagens (MORAND, 2020), coloca em risco a segurança alimentar global, incluindo o Brasil. O estudo de Bierbaum e colaboradores (2007)

---

<sup>3</sup> Também chamados de ecossistemas agrícolas. São ecossistemas de origem antrópica que visam suprir necessidades humanas. Diferem-se dos demais ecossistemas não antrópicos por apresentarem aporte energético auxiliar, reduzida biodiversidade, seleção artificial, intencionalidade humana, entre outras características (ODUM & BARRET, 2011).

<sup>4</sup> Processo de redução da diversidade genética intraespecífica ocorrida, principalmente, pela intervenção humana. As espécies de cultivo agrícola, ao longo do tempo, pela uniformização dos agroecossistemas e, mais intensamente, pela modificação genética (transgenia), perdem sua variabilidade genética, com genes sendo extintos. A erosão genética é um grave problema que diminui a resiliência e a capacidade de adaptação das espécies, resultando em um risco para a segurança alimentar de comunidades humanas.

estima a perda de produtividade agrícola em decorrência das mudanças climáticas em mais de 50% até 2050. Isto ocorreria em decorrência do aumento em intensidade, frequência e duração da seca em muitas partes do mundo, principalmente nos trópicos (IPCC, 2014). A seca, que representa um estresse hídrico, geralmente, tem efeito negativo para as plantas, basicamente porque pode ameaçar a sobrevivência, a taxa fotossintética e o crescimento (ROSA, 2020).

O aspecto da biodiversidade raramente é considerado como um fator de aumento de produtividade, resistência e resiliência da produção agrícola. Ecossistemas altamente diversificados são mais produtivos e estáveis do que a soma de suas espécies constituintes isoladamente devido às interações complementares dessas diferentes espécies (PRIETO et al., 2015). A adição de parte da diversidade de plantas, que foi perdida durante a conversão do ecossistema, poderia, portanto, reduzir os custos ambientais e aumentar os benefícios da agricultura. Prieto e colaboradores (2015) pesquisaram o impacto de eventos de seca em tratamentos com diferentes níveis de biodiversidades em pastagens. A produção de forragem aumentou com o maior número de espécies presentes nas parcelas e/ou interações benéficas entre espécies em diversas comunidades. Além disso, a estabilidade dos rendimentos aumentou com a diversidade de genótipos por espécie.

Tal estratégia de diversificação dos agroecossistemas exige planejar e desenvolver conjuntos de espécies complementares e genótipos de culturas que possam ter um bom desempenho no ambiente em mudança, à medida que os eventos climáticos extremos se tornam cada vez mais comuns. A biodiversidade das plantas alimentícias é vital para a capacidade da humanidade de enfrentar os desafios da sustentabilidade (ZIMMERER; HAAN, 2017). A agrobiodiversidade, portanto, se configura como uma característica não só de resiliência dos ecossistemas antrópicos como também de promoção da segurança alimentar (THRUPP, 2000; KAHANE et al. 2013).

Frente a tais premissas abordadas e outros fatores, estão ganhando atenção as plantas alimentícias não convencionais (PANC), que recebem este nome pois não são habitualmente consumidas em determinada cultura ou região. As PANC podem apresentar qualidade nutricional dezenas de vezes superior às plantas convencionais (KINUPP; BARROS, 2008; TAKEITI, 2009). No entanto, elas não são consumidas em decorrência da homogeneização e globalização alimentar, o que decorre do modelo agrícola trazido pela Revolução Verde. Muitas das espécies de PANC deixaram de ser consumidas em decorrência da colonização na cultura alimentar. Já outras nunca foram habitualmente consumidas, tendo um potencial ainda a ser descoberto pela ciência. O Brasil, país da megadiversidade biológica, possui, já descritas, 35.539 espécies de angiospermas (REFLORA, 2020). Considerando a estimativa de que 25% da riqueza de um ecossistema pode ter potencial alimentício (RAPOPORT et al.,

2009), teríamos mais de 8.800 espécies vegetais a serem utilizadas. O conhecimento acerca da identificação e uso das PANC vem sendo perdido à medida que as pessoas perdem o contato com o meio ambiente e estratégias que as valorizem são essenciais para evitar a perda de tão importante conhecimento etnobotânico (LEAL et al., 2018).

Outra vantagem das PANC é seu cultivo rústico, muito mais simples e com menor impacto negativo no ambiente. Por exemplo, demandam menor consumo de água e não necessitam de agrotóxicos, devido à maior resistência natural a doenças e insetos - já que são plantas adaptadas ao clima e solo locais e que não passaram pelo processo de erosão genética.

## 1.2. Espécies de estudo

Espécies de PANC nativas do Brasil e de relevante importância são as do gênero *Pereskia*, conhecidas popularmente como ora-pro-nobis ou lobrobó, as quais são naturalmente resistentes a eventos de restrição hídrica e possuem elevado potencial alimentício. A compreensão mais detalhada da ecofisiologia de tais espécies sob condições de estresse pode contribuir para definir formas eficientes de cultivo, assim como sua relação com a qualidade nutricional. Além disso, a pesquisa acerca da flora nativa pode ser uma forma de incentivar sua inserção e consolidação na alimentação habitual da população.

Seus usos alimentícios são tradicionais em algumas regiões de Minas Gerais, porém, elas se caracterizam como PANC no restante da sua área de ocorrência. De forma geral, o gênero apresenta alto teor de proteínas nas folhas quando comparado com outros vegetais convencionais, podendo chegar de 17,45% a 40,68% da massa seca (ALMEIDA-FILHO; CAMBRAIA, 1974; ALBUQUERQUE et al., 1991; TAKEITI et al., 2009; SOBRINHO et al., 2015). Os níveis de aminoácidos essenciais podem ser acima da quantidade mínima diária recomendada pela FAO como necessária para o consumo humano (DAYRELL; VIEIRA, 1977).

O gênero *Pereskia* possui 9 espécies com ocorrência no Brasil, sendo 5 delas endêmicas do país (REFLORA, 2022). Trata-se de um gênero basal, ou seja, mais antigo na filogenia da família Cactaceae. Sendo assim, as espécies do gênero mantêm características morfológicas ancestrais, como caules lenhosos e folhas com limbo desenvolvido, destoando do padrão de cladódios áfilos das demais cactáceas (EDWARDS et al., 2005). O hábito pode ser arbustivo, arbóreo ou escandente, podendo apresentar plasticidade intraespecífica dependendo das condições de crescimento. As espécies deste estudo são: a) *Pereskia aculeata* Mill., de ocorrência nos domínios fitogeográficos da Caatinga, Cerrado e Mata Atlântica e; b) *Pereskia grandifolia* Haw. (figura 1), de ocorrência no domínio da Mata Atlântica somente.



**Figura 1.** Flor e folhas de *Pereskia grandifolia* Haw.

No que diz respeito a informações fisiológicas das espécies, pouco é conhecido, já que estudos nessa área são bastante escassos, sendo o de Rayder e Ting (1981) um dos únicos encontrados com relevância científica e cujas conclusões são trazidas ao longo deste texto. Podemos considerar que as espécies de *Pereskia*, além das características morfológicas, também mantêm características fisiológicas ancestrais, já que apresentam o metabolismo ácido das crassuláceas (CAM) intermediário em relação ao CAM típico bastante comum em outros gêneros de Cactaceae.

O estudo de Venter e colaboradores (2022) avaliou a taxa de crescimento e eficiência do uso da água em *P. aculeata* em diferentes condições de umidade, simulando o cenário de aumento de concentração de CO<sub>2</sub> atmosférico. Os resultados mostraram o aumento da eficiência no uso da água quando a planta estava com menos irrigação, significando uma preocupação com a invasão da espécie para áreas mais secas. Outra conclusão bastante interessante desse estudo foi que, também em concentrações maiores de CO<sub>2</sub>, a maior disponibilidade de água resultou em menor concentração de nitrogênio foliar, logo, também de proteínas.

### **1.3. Fotossíntese e estresse hídrico**

A fotossíntese é um processo complexo que se inicia com a excitação da clorofila pela energia luminosa e a transferência dos elétrons para os centros de reação dos fotossistemas

(PSII e PSI) (BAKER, 2008). Ela é o processo fundamental do metabolismo das plantas, o qual é bastante sensível e fortemente influenciado pelas condições ambientais (BLANKENSHIP, 2014; KALAJI et al., 2014). Por exemplo, estresses como radiação ultravioleta, seca, altas temperaturas e alta intensidade de luz podem causar redução da cadeia de transporte de elétrons, o que leva à fotoinibição do fotossistema II (FOYER et al., 2012; KANGASJARVI et al., 2012; ROCHAIX, 2011).

Atualmente, a seca é um dos fatores mais conhecidos que inibe a fotossíntese, sendo uma das maiores causas de perda de culturas em todo o mundo, reduzindo a produtividade das principais plantas cultivadas em 50% (BRAY et al., 2000; WANG et al., 2003). Essa redução de rendimento decorre dos efeitos do estresse hídrico na fotossíntese, uma vez que a falta de água danifica estruturas básicas dos fotossistemas e, por sua vez, diminui a assimilação de carbono (ALI; ASHRAF, 2011; GOLLDACK et al., 2011). A falta de água reduz o crescimento vegetativo devido ao seu efeito de reduzir o teor de clorofila e deformar os cloroplastos, o que acaba por afetar os PSII (YANG et al., 2001), causando redução de sua eficiência na transferência de elétrons (KANNAN; KULANDAIVELU, 2011). No que diz respeito à síntese proteica, o estresse hídrico causa grandes alterações no perfil proteico, decorrentes de mudanças significativas na expressão gênica (PAN et al., 2018). Tais mudanças nas proteínas estão envolvidas nas respostas de resistência ao estresse, ajustes na fotossíntese, metabolismo de carbono e eliminação de espécies reativas de oxigênio (ROS), já que se torna necessária a retomada da homeostase na planta.

Um dos processos de proteção das plantas contra diversos tipos de estresse é a fluorescência da clorofila, que protege os fotossistemas, regulando a distribuição de energia entre eles e ativando rotas alternativas de dissipação de elétrons (ZIVCAK et al., 2013). A fluorescência da clorofila é um fenômeno natural, característico de todos os organismos fotossintéticos (KALAJI et al. 2017). A energia da luz absorvida pelas moléculas de clorofila pode sofrer um de três destinos: pode ser usada para impulsionar a fotossíntese, o excesso de energia pode ser dissipado como calor ou pode ser reemitido como luz – a fluorescência da clorofila. Esses três processos ocorrem em competição, de modo que qualquer aumento de um resultará na diminuição dos outros dois. Assim, medindo a fluorescência da clorofila, podem ser obtidas informações sobre as mudanças na eficiência da fotossíntese (ELSHEERY; CAO, 2008). Explicando de outra forma, a fluorescência é uma radiação eletromagnética emitida pela molécula de clorofila, que não é utilizada na fotossíntese e nem dissipada como calor (ZUREK et al., 2014).

A análise da fluorescência tem potencial para fornecer dados relativos à modificação do complexo fotossintético em diferentes condições de estresse, representando um método para

avaliar as condições fisiológicas, direta ou indiretamente, de todos os processos da etapa fotoquímica: fotólise da água, transporte de elétrons, criação do gradiente de prótons através das membranas dos tilacóide e síntese de ATP (KALAJI et al., 2017). A comparação utilizando-se tal fenômeno pode ser realizada entre plantas estressadas e plantas em condições ideais, sendo uma forma não invasiva para analisar os efeitos de diferentes estresses no fotossistema II e na eficiência fotossintética (PAPAGEORGIOU et al., 2007; GOLTSEV et al., 2012; RANJAN et al., 2014).

Outra principal razão para a baixa assimilação de carbono sob o estresse hídrico é a limitação estomática (ARAÚJO; DEMINICIS, 2009). De modo geral, sob baixa disponibilidade de água e altas temperaturas, as plantas tendem a fechar rapidamente seus estômatos, evitando a transpiração excessiva e consequente desidratação e auxiliando na proteção da integridade do aparato fotossintético. Porém, no caso de plantas com metabolismo do tipo  $C_3$ , o fechamento estomático faz cessar a fotossíntese, já que impede a difusão do  $CO_2$  atmosférico para o mesófilo foliar (WINTER; ZIEGLER, 1992; WINTER; HOLTUM, 2011). Já no metabolismo ácido das crassuláceas (CAM), esse problema é contornado com a alteração do padrão de abertura estomática e ajustes em vias metabólicas da fixação do  $CO_2$ .

Sendo assim, a capacidade de transição do metabolismo  $C_3$  para CAM, também chamado de CAM facultativo, se torna uma característica vantajosa para plantas de locais com alta variação na disponibilidade de água. Sob déficit hídrico, mesmo com o fechamento estomático durante o dia, a planta, ao abrir os estômatos durante o período noturno para a fixação do  $CO_2$ , mantém sua taxa fotossintética. Por outro lado, quando há disponibilidade hídrica, a transição inversa - de CAM para  $C_3$  - pode ser realizada e a planta volta a abrir os estômatos durante o dia, garantindo maior fixação de  $CO_2$  com menor investimento energético (HARTSOCK; NOBEL, 1976; ANDRADE et al., 2007).

A plasticidade fisiológica na alteração do tipo de metabolismo, como muitas das características biológicas, nem sempre é uma variação discreta, mas sim, um contínuo de possibilidades. No que diz respeito à diversidade fenotípica e plasticidade metabólica do CAM, a revisão de Winter (2019) apresenta a ampla variação de respostas fisiológicas, contrastando características de CAM constitutivo e CAM facultativo, assim como os critérios que configuram a transição entre  $C_3$  e CAM, seja ela total ou parcial.

As duas espécies deste estudo, *Pereskia aculeata* Mill. e *Pereskia grandifolia* Haw., apresentam certa plasticidade do tipo de metabolismo fotossintético dependendo das condições hídricas nas quais estão se desenvolvendo, podendo mudar características de  $C_3$  para CAM em condições de restrição de água (RAYDER; TING, 1981). No entanto, não apresentam a abertura estomática durante a noite, característica típica das plantas CAM



tradicionais, possuindo, portanto, um metabolismo intermediário que pode ser classificado como: CAM-“*idling*” que, segundo a revisão de Winter (2019), neste ajuste metabólico, o CO<sub>2</sub> fixado provém somente da respiração, já que os estômatos permanecem a maior parte do tempo fechados, praticamente cessando as trocas gasosas com a atmosfera. Trata-se de uma estratégia adaptativa extrema para a manutenção do metabolismo celular basal.

## 2. INTRODUÇÃO

As mudanças climáticas globais irão promover a diminuição da disponibilidade hídrica e aumento dos eventos de seca ao redor do mundo. Este contexto simboliza grande vulnerabilidade da produção agrícola (BIERBAUM et al, 2007), colocando em risco a segurança alimentar da população. Aliado a isso e, também, como uma de suas causas, está a destruição ecossistêmica e a perda da biodiversidade. Diversas soluções propostas para o enfrentamento desses problemas ambientais partem da biotecnologia de manipulação gênica, que representa grande redução da biodiversidade, inclusive na escala genética. Porém, outra perspectiva, ecológica, que valoriza a biodiversidade, também é possível para enfrentar os efeitos deletérios das mudanças climáticas (ISBELL, 2015).

No sentido de valorizar a diversidade local e por outros motivos, como a diversificação alimentar e a busca por alternativas ao consumo de alimentos de origem animal, estão ganhando atenção as chamadas plantas alimentícias não convencionais (PANC). Tais espécies de plantas recebem este nome pois deixaram de ser habitualmente consumidas em determinada região ou porque ainda não foram utilizadas com a finalidade alimentícia, carecendo de estudos nutricionais. Muitas PANC são espécies com elevado potencial de suprir demandas proteicas na dieta humana, sendo inclusive muito mais nutritivas do que as plantas convencionais (KINUPP; BARROS, 2008). Outra vantagem das PANC é seu cultivo mais fácil e que demanda menores recursos econômicos, já que muitas são nativas e adaptadas àquele clima e ecossistema.

Nativas do Brasil, temos plantas do gênero *Pereskia*, conhecidas popularmente como ora-pro-nobis, de relevante importância alimentar em algumas regiões do país, como em Minas Gerais, onde é tradicionalmente consumida na culinária. Das nove espécies nativas, duas possuem seu uso mais popularizado: *Pereskia aculeata*, de ocorrência em grande diversidade de domínios fitogeográficos e *Pereskia grandifolia*, de ocorrência na Mata Atlântica. Ambas apresentam a característica de serem naturalmente resistentes a eventos de restrição hídrica, assim como outras cactáceas. O gênero é basal dentro da família, possuindo

## 5. CONCLUSÃO

De modo geral, ambas espécies apresentaram resultados que indicam que o estresse hídrico impactou significativamente o metabolismo fotoquímico. Apesar disso, ambas também apresentaram mecanismos de tolerância a esse estresse, como a transição para o CAM *idling*. A espécie *P. aculeata* se mostrou mais tolerante aos possíveis efeitos prejudiciais do estresse hídrico do que a *P. grandifolia*. Tal resultado pode justificar a distribuição geográfica das espécies, já que *P. aculeata* ocorre naturalmente em domínios fitogeográficos mais sujeitos à seca. Ao final do experimento, o estresse não interferiu significativamente na quantidade de proteínas solúveis, evidenciando a alteração no perfil enzimático como mecanismo de tolerância. Como conclusão prática, podemos considerar as espécies como muito relevantes ao cultivo, inclusive em condições de mudança climática, já que a elevada

tolerância apresentada significa determinada segurança na produção de alimento para consumo humano com menor desperdício de água.

## 6. REFERÊNCIAS

ADAMS III, W. W. et al. Energy dissipation and photoinhibition: a continuum of photoprotection. In: DEMMIG-ADAMS, B. et al. (eds). **Photoprotection, Photoinhibition, Gene Regulation, and Environment**. Dordrecht: Springer, p. 49–64, 2006.

ADIREDO, A. L. et al. Leaf carbon isotope discrimination as an accurate indicator of water-use efficiency in sunflower genotypes subjected to five stable soil water contents. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 200, n. 6, p. 416–424, 2014.

AKHZARI, D.; PESSARAKLI, M. Effect of drought stress on total protein, essential oil content, and physiological traits of *Levisticum officinale* Koch. **J. Plant Nutr.** v. 39, p. 1365–1371, 2016.

ALBUQUERQUE, M. G. P. T., et al. Composição centesimal e escore de aminoácidos em três espécies de ‘ora-pro-nobis’ (*Pereskia aculeata* Mill., *P. bleu* De Candolle e *P. pereskia* (L) Karsten). **Boletim SBCTA**, v. 25, p. 7-12, 1991

ALI, Q.; ASHRAF, M. Induction of drought tolerance in maize (*Zea mays* L.) due to exogenous application of trehalose: Growth, photosynthesis, water relations and oxidative defense mechanism. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 7, n. 197, p. 258–271, 2011.

ALMEIDA FILHO, J.; CAMBRAIA, J. Estudo do valor nutritivo do “ora-pro-nobis” (*Pereskia aculeata* Mill.). **Revista Ceres**, v. 21, n. 114, p. 105-111, 1974.

ARAÚJO, S. A. C.; DEMINICIS, B. B. Fotoinibição da fotossíntese. **R. Bras. Bioci.**, v. 7, n. 4, p. 463-472, 2009.

ASHRAFI PARCHIN, R.; SHABAN, M. Study on protein changes in wheat under drought stress. **Int. J. Adv. Biol. Biomed. Res.**, v. 2, p. 317–320, 2014.

BAI, L. P. et al. Effect of soil drought stress on leaf water status, membrane permeability and enzymatic antioxidant system of maize. **Pedosphere**, v. 16, p. 326–332, 2006.

BAKER, N. R. Chlorophyll fluorescence a probe of photosynthesis in Vivo Review of Plant Biology, **Annual Review of Plant Biology**, v. 59, p. 89-113, 2008.

BAKER, N. R.; ROSENQVIST, E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. **J Exp Bot**, v. 55, p. 1607–1621, 2004.

BASLAM, M. et al. Photosynthesis in a changing global climate: scaling up and scaling down in crops. **Front. Plant Sci**, v. 11, n. 882, 2020.

BERNACCHI et al. Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. **Plant, Cell and Environment**, v. 24, n. 2, p. 253-259, 2001.

BERNACCHI et al. *In vivo* temperature response functions of parameters required to model RuBP-limited photosynthesis. **Plant, Cell and Environment**, v. 26, n. 9, p. 1419-1430, 2003.

BIEHLER, K.; FOCK, H. Evidence for the contribution of the Mehler peroxidase reaction in dissipating excess electrons in drought-stressed wheat. **Plant Physiol**, v. 112, p. 265-272, 1996.

BIERBAUM, R. M. et al. **Confronting climate change**: avoiding the unmanageable and managing the unavoidable. Washington, DC: The United Nations Foundation. 2007.

BJÖRKMAN, O.; DEMMIG, B. Photon yield of O<sub>2</sub> evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plant of diverse origins. **Planta**, v. 170, n. 4, p. 489–504, 1987.

BLANKENSHIP, R. E. **Molecular mechanisms of photosynthesis**, 2 ed. Wiley, Chichester, 2014.

BOO, Y. C.; JUNG, J. Water deficit induced oxidative stress and antioxidative defence in rice plants. **J. Plant Physiol**. n. 51, p. 255–261, 1999.

BRADFORD, M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. **Analytical biochemistry**, v. 72, n. 1- 2, p. 248-254, 1976.

BRAY, E. A. et al. Responses to abiotic stresses. In W. Gruissem, B. Buchnnan, & R. Jones (Eds.), **Biochemistry and Molecular Biology of Plants**, p. 1158–1249. American Society of Plant Physiologists, 2000.

BUTCHART, S. H. M. et al. Global biodiversity: indicators of recent declines. **Science**, v. 328, p. 1164–1168, 2010.

CARDONA, T. et al. Enhancing photosynthesis in plants: the light reactions. **Essays In Biochemistry**, v. 62, n. 1, p. 85–94, 2018.

DAMOUR, G. et al. An overview of models of stomatal conductance at the leaf level. **Plant Cell Environ**, n. 33, p. 1419–1438, 2010.

DAYRELL, M. S.; VIEIRA, E. C. Leaf protein concentrate of the cactacea *Pereskia aculeata* Mill. I. extraction and composition. **Nutr Rep Int**, v. 15, p. 529-537, 1977.

DEMMIG-ADAMS, B. et al. Non-photochemical fluorescence quenching in contrasting plant species and environments. In: Demmig-Adams, B. et al. (ed). **Non-photochemical quenching and energy dissipation in plants**. Dordrecht: Springer Science and Business Media, p. 531– 552, 2014.

DUARTE, M. R.; HAYASHI, S. S. Estudo anatômico de folha e caule de *Pereskia aculeata* Mill. (Cactaceae). **Brazilian Journal of Pharmacognosy**, v. 15, n. 2, p. 103-109, 2005.

EDWARDS, E. J. et al. Basal cactus phylogeny: implications of *Pereskia* (Cactaceae) paraphyly for the transition to the cactus life form. **Am. J. Bot.**, v. 92, p. 1177–1188, 2005.

ELSHEERY, N.I.; CAO, E.K.F. Gas exchange, chlorophyll fluorescence, and osmotic adjustment in two mango cultivars under drought stress. **Acta Physiol Plant**, v. 30, p. 769-777, 2008.

EPRON, D. et al. Photosynthesis of oak trees (*Quercus petraea* (Matt) Liebl.) during drought stress under field conditions: diurnal course of net CO<sub>2</sub> assimilation and photochemical efficiency of photosystem II. **Plant, Cell and Environment**, n. 15, p. 809–820, 1992.

FAO. **Statistical Yearbook**: World Food and Agriculture. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations. 2013.

FAO. **The State of Food and Agriculture 2020**: Overcoming water challenges in agriculture. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations. 2020.

FARAGO, P. V. et al. Análise morfo-anatômica de folhas de *Pereskia grandifolia* Haw., Cactaceae. **Acta Farm. Bonaerense**, v. 23, n. 3, p. 323-7, 2004.

FOYER, C. H. et al. Photosynthetic control of electron transport and the regulation of gene expression. **Journal of Experimental Botany**, v. 4, n. 63, p. 1637–1661, 2012.

FRYER M. J. et al. Relationship between CO<sub>2</sub> assimilation, photosynthetic electron transport, and active O<sub>2</sub> metabolism in leaves of maize in the field during periods of low temperature. **Plant Physiology**, v. 116, p. 571–580, 1998.

GAMON, J. A.; PEARCY R. W. Leaf movement, stress avoidance and photosynthesis in *Vitis californica*. **Oecologia**, v. 79, p. 475–481, 1989.

GENTY, B. et al. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. **Biochim. Biophys Acta**, v. 990, p. 87-92, 1989.

GOGORCENA, Y. et al. Antioxidant defenses against activated oxygen in pea nodules subjected to water stress. **Plant Physiol.**, n. 108, p. 753–759, 1995.

GOLLDACK, D. et al. Plant tolerance to drought and salinity: Stress regulating transcription factors and their functional significance in the cellular transcriptional network. **Plant Cell Reports**, v. 8, n. 30, p. 1383–1391, 2011.

GOLTSEV, V. et al. Drought-induced modifications of photosynthetic electron transport in intact leaves: Analysis and use of neural networks as a tool for a rapid non-invasive estimation. **Biochimica et biophysica acta**, v. 8, n. 1817, p. 1490–1498, 2012.

GOOD, A. G.; ZAPLACHINSKI, S. T. The effects of drought stress on free amino acid accumulation and protein synthesis in *Brassica napus*. **Physiologia Plantarum**, v. 90, p. 9-14, 1994.

GRUBER, K. Agrobiodiversity: the living library. **Nature**, v. 544, p. 8-10, 2017.

HARTSOCK, T. I.; NOBEL, P. S. Watering converts a CAM plant to daytime CO<sub>2</sub> uptake. **Nature**, v. 262, p. 574-576, 1976.

HENCKEL, P. A. Role of protein synthesis in drought resistance. **Canadian Journal of Botany**, v. 48, p. 1235-1241, 1970.

HERMIDA-CARRERA et al. Rubisco catalytic properties and temperature response in crops. **Plant Physiology**, v. 171, n. 4, p. 2549–2561, 2016.

HOOVER, D. U. et al. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. **Ecol. Monogr**, v. 75:3, p. 35, 2005.

HUBBART, S. et al. Enhanced thylakoid photoprotection can increase yield and canopy radiation use efficiency in rice. **Commun. Biol.**, v. 1, 2018.

HUSSAIN, S. et al. Photosynthesis research under climate change. **Photosynthesis Research**, 2021.

IPCC. Climate Change 2014. Synthesis report, Summary for Policy Makers. 2014.

ISELL, F. Agroecology: agroecosystem diversification. **Nature Plants**, n. 1, p. 1-2, 2015.

KAHANE, R. et al. Agrobiodiversity for food security, health and income. **Agronomy for Sustainable Development**, n. 33, p. 671–693, 2013.

KALAJI, H. M. et al. Frequently asked questions about in vivo chlorophyll fluorescence: practical issues. **Photosynth Res**, v. 122, p. 121–158, 2014.

KALAJI, H. M. et al. Chlorophyll fluorescence as a tool for nutrient status identification in rapeseed plants. **Photosynth. Res**, v. 136, p. 329-343, 2017

KANGASJARVI, S. et al. Photosynthesis, photorespiration and light signaling in defense responses. **Journal of Experimental Botany**, v. 4, n. 63, p. 1619–1636, 2012.

KANNAN, N. D., & KULANDAIVELU, G. Drought induced changes in physiological, biochemical and phytochemical properties of *Withania somnifera* Dun. **Journal of Medicinal Plants Research**, v. 5, n. 16, p. 3929–3935, 2011.

KE, Y., et al. Differential regulation of proteins and phosphoproteins in rice under drought stress. **Biochem. Biophys. Res. Commun.**, n. 379, p. 133–138, 2009.

KINUPP, V. F.; BARROS, I. B. I. Teores de proteína e minerais de espécies nativas, potenciais hortaliças e frutas. **Ciência Tecnol. Aliment.**, v. 28, n. 4, p. 846-857, 2008.

KUMAR, P. K.; SINGH, R. A. Germination and metabolism in susceptible and tolerant mung bean genotypes under moisture stress. **Indian J. Plant Physiol.** v. 34, p. 267–270, 1991.

LEAL, M. L. et al. Knowledge, use, and disuse of unconventional food plants. **Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine**, v. 14, n. 6, 2018.

LEAVITT, S. W. et al. Spatial expression of ENSO, drought, and summer monsoon in seasonal  $\delta^{13}\text{C}$  of ponderosa pine tree rings in southern Arizona and New Mexico. **Journal of Geophysical Research Atmospheres**, v. 107, n. 18, 2002.

MAXWELL, K.; JOHNSON, G.N. Chlorophyll fluorescence: a practical guide. **J Exp Bot**, v. 51, p. 659-668, 2000.

MCDOWELL, N. G. et al. Growth, carbon-isotope discrimination, and drought-associated mortality across a *Pinus ponderosa* elevational transect. **Global Change Biology**, v. 16, n. 1, p. 399–415, 2010.

MORAND, S. Emerging diseases, livestock expansion and biodiversity loss are positively related at global scale. **Biological Conservation**, v. 248, 2020.

NOBEL, P. S. Water relations and photosynthesis of a desert CAM plant, *Agave deserti*. **Plant Physiol.**, v. 58, p. 576-582, 1976

NOBEL, P. S. **Physicochemical and environmental plant physiology**. New York: Academic, 1999. 474p.

ODUM, E. P.; BARRET, G. W. **Fundamentos de ecologia**. São Paulo: Cengage Learning, 2011.

PAN, J. et al. Comparative proteomic investigation of drought responses in foxtail Millet. **BMC Plant Biol**, v. 18, n. 315, 2018.

PAPAGEORGIOU, G. C. et al. The fast and slow kinetics of chlorophyll a fluorescence induction in plants, algae and cyanobacteria: A viewpoint. **Photosynthetic Research**, v. 1, n. 94, p. 275–290, 2007.

PRIETO, I. et al. Complementary effects of species and genetic diversity on productivity and stability of sown grasslands. **Nature Plants**, n. 1, p. 1-4, 2015.

RAI, V. K. et al. Protein and amino acid relationship during water stress in relation to drought resistance. **Plant Physiol. Biochem.** v. 10, p. 161–167, 1983.

RANJAN, S. et al. Characterizing photoinhibition and photosynthesis in juvenile-red versus mature-green leaves of *Jatropha curcas* L. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 1, n. 79, p. 48–59, 2014.

RAPOPORT, E. H. et al. **Malezas comestibles del Cono Sur y otras partes del planeta**. Bariloche: INTA. 2009.

RAYDER, L.; TING, I. P. Carbon metabolism in two species of *Pereskia* (Cactaceae). **Plant Physiol.** n. 68, p. 139-142, 1981.

REFLORA. Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>. Acesso em: 25 jan. 2022.

ROCHAIX, J. D. Regulation of photosynthetic electron transport. **Biochimica et biophysica acta**, v. 3, n. 1807, p. 375–383, 2011.

ROSA, L. et al. Global agricultural economic water scarcity. **Science Advances**, v. 6, n. 18, 2020.

RUBAN, A.V. et al. Identification of a mechanism of photoprotective energy dissipation in higher plants. **Nature**, v. 450, p. 575– 582, 2007.

RUBAN, A.V. et al. The photoprotective molecular switch in the photosystem II antenna. **Biochim. Biophys. Acta Bioenerg.**, v. 1817, p. 167– 181, 2012.

SHAN et al. Physiological and proteomic analysis on long-term drought resistance of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). *Sci Rep*, v. 8, n. 17982, 2018.

SHARMA, P.; DUBEY, R. S. Drought induces oxidative stress and enhances the activities of antioxidant enzymes in growing rice seedlings. **Plant Growth Regul.**, n. 46, p. 209–221, 2005.

SHARMA, P.; DUBEY, R. S. Protein synthesis by plants under stressful conditions. In: **Handbook of plant and crop stress**. CRC Press, 4 ed., p. 45, 2019.

SAYED et al. Growth, water relations, and CAM induction in *Sedum album* in response to water stress. **Biologia Plantarum**, v. 36, n. 3, p. 383-388, 1994.

SOBRINHO, S. S. et al. Emulsified cooked sausages enriched with flour from ora-pro-nobis leaves (*Pereskia aculeata* Miller). **International Food Research Journal**, v. 22, n. 1, p. 318–323, 2015.

TAKEITI, C. Y. et al. Nutritive evaluation of a non-conventional leafy vegetable (*Pereskia aculeata* Miller). **International Journal of Food Sciences and Nutrition**, v. 60, n. 1, p. 148–160, 2009.



TAY, Y. Y. I. et al. Metabolic modelling of CAM cycling, CAM idling and the C<sub>3</sub>-CAM continuum. **Frontiers in Plant Science**, 2019.

TEISSEIRE, H.; GUY, V. Copper-induced changes in antioxidant enzymes activities in fronds of duckweed (*Lemna minor*). **Plant science**, v. 153, n. 1, p. 65-72, 2000.

THRUPP, L. A. Linking agricultural biodiversity and food security: the valuable role of agrobiodiversity for sustainable agriculture. *International Affairs*, v. 76, n. 2, p. 265–281, 2000.

VENTER, N. et al. The interactive effects of CO<sub>2</sub> and water on the growth and physiology of the invasive alien vine *Pereskia aculeata* (Cactaceae): Implications for its future invasion and management. **Environmental and Experimental Botany**, v. 194, 2022.

VON CAEMMERER, S.; FARQUHAR, G. D. Some relationship between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. **Planta**, n. 153, p. 376-387, 1981.

WANG, W. et al. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: Towards genetic engineering for stress tolerance. **Planta**, v. 1, n. 218, p. 1–14, 2003.

WILSON, E.O. **Diversidade da vida**. São Paulo: Companhia das Letras. 2012.

WINTER, K. Ecophysiology of constitutive and facultative CAM photosynthesis. **Journal of Experimental Botany**, v. 70, n. 22, p. 6495–6508, 2019.

WINTER K., HOLTUM, J. A. Induction and reversal of crassulacean acid metabolism in *Calandrinia polyandra*: effects of soil moisture and nutrients. **Functional Plant Biology**, v. 38, n. 7, p. 576-582, 2011.

WINTER, K.; ZIEGLER, H. Induction of crassulacean acid metabolism in *Mesembryanthemum crystallinum* increases reproductive success under conditions of drought and salinity stress. **Oecologia**, v. 92, p. 475–479, 1992.

XIE, H. et al. iTRAQ-based quantitative proteomic analysis reveals proteomic changes in leaves of cultivated tobacco (*Nicotiana tabacum*) in response to drought stress. **Biochem. Biophys. Res. Commun**, v. 469, p. 768–775, 2016.

YANG, J. et al. Water deficit induced senescence and its relationship to the remobilization of pre-stored carbon in wheat during grain filling. **Agronomy Journal**, v. 1, n. 93, p. 196–206, 2001.

YU, L. X., et al. Negative regulation of gene expression of a novel proline-, threonine- and glycine-rich protein by water stress in *Lycopersicon chilense*. **Genome**, n. 39, p. 1185–1193, 1996.

ZIMMERER, K. S.; HAAN, S. Agrobiodiversity and a sustainable food future. **Nature Plants**, v. 3, n. 17047, 2017.

ZIVCAK, M. et al. Photosynthetic electron transport and specific photoprotective responses in wheat leaves under drought stress. **Photosynthesis Research**, v. 1-3, n. 117, p. 529–546, 2013.

ŽUREK, G. et al. Chlorophyll a fluorescence in evaluation of the effect of heavy metal soil contamination on perennial grasses. **PLoS ONE**, v. 9, 2014