



UEPB

UNIVERSIDADE ESTADUAL DA PARAÍBA

CAMPUS II

CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E AMBIENTAIS – CCAA

DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E AMBIENTAIS – DCAA

CURSO DE AGRONOMIA

ANTONIO MANOEL DA SILVA FILHO

RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS E MOLECULARES DE PLANTAS SUBMETIDAS AO ESTRESSE HÍDRICO

LAGOA SECA

2023

ANTONIO MANOEL DA SILVA FILHO

RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS E MOLECULARES DE PLANTAS SUBMETIDAS AO ESTRESSE HÍDRICO

Trabalho de Conclusão de Curso (Artigo) apresentado a Coordenação do Curso de Agronomia da Universidade Estadual da Paraíba, como requisito parcial à obtenção do título de Engenheiro Agrônomo.

Área de concentração: Ciências Agrárias.

Orientador: Prof. Dr. Leandro Oliveira de Andrade

**LAGOA SECA
2023**

É expressamente proibido a comercialização deste documento, tanto na forma impressa como eletrônica. Sua reprodução total ou parcial é permitida exclusivamente para fins acadêmicos e científicos, desde que na reprodução figure a identificação do autor, título, instituição e ano do trabalho.

S586r Silva Filho, Antonio Manoel da.
Respostas ecofisiológicas e moleculares de plantas submetidas ao estresse hídrico [manuscrito] / Antonio Manoel da Silva Filho. - 2023.
35 p. : il. colorido.

Digitado.

Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Agronomia) - Universidade Estadual da Paraíba, Centro de Ciências Agrárias e Ambientais, 2023.

"Orientação : Prof. Dr. Leandro Oliveira de Andrade, Coordenação do Curso de Agroecologia - CCAA. "

1. Fotossíntese. 2. Solutos osmoprotetores. 3. Ajustamento osmótico . 4. Déficit hídrico . I. Título

21. ed. CDD 630

ANTONIO MANOEL DA SILVA FILHO

RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS E MOLECULARES DE PLANTAS SUBMETIDAS
AO ESTRESSE HÍDRICO

Trabalho de Conclusão de Curso (Artigo) apresentado a Coordenação do Curso de Agronomia da Universidade Estadual da Paraíba, como requisito parcial à obtenção do título de Engenheiro Agrônomo.

Área de concentração: Ciências Agrárias.

Aprovada em: 01/12/2023.

BANCA EXAMINADORA



Prof. Dr. Leandro Oliveira de Andrade (Orientador)
Universidade Estadual da Paraíba (UEPB)



Prof. Dr. Mário Sérgio de Araújo
Universidade Estadual da Paraíba (UEPB)



Dra. Elka Costa Santos Nascimento
Instituto Nacional do Semiárido – INSA (Pesquisadora)

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente ao meu Pai Celestial e amigo, que chamo de Deus, pelo dom da vida, pela saúde, força, proteção, oportunidades, e por ter me guiado em todas as minhas decisões.

Aos meu orientador, Prof. Dr. Leandro Oliveira de Andrade pelas suas orientações, conselhos, paciência e pelo tempo dedicado a este trabalho.

A todos que fazem parte do Campus II da Universidade Estadual da Paraíba – UEPB, pela oportunidade de realização do curso, do pessoal da limpeza ao pós-doutor.

Aos membros avaliadores por se disporem à avaliação do trabalho e pelas sugestões para melhoria.

Aos amigos da turma de sala por lutarem junto comigo, para superar as adversidades encontradas e por sempre terem uma palavra de carinho e confiança durante todo o percurso.

A toda a minha família, por todo apoio, carinho e incentivo concedidos durante toda minha formação. Meus sinceros agradecimentos a todos que, de alguma forma, contribuíram com esta conquista. Muito obrigado.

A minha avó Maria Ana Nunes – “Mocinha” (*In memorian*) e meu avô Manoel Josino Ricarte – “Seu Mané” (*In memorian*), por todo amor, carinho, dedicação e ensinamentos que guardarei para sempre, suas memórias viverão continuamente através de mim, do meu amor e da minha eterna saudade.

MINHA HOMENAGEM

Aos meus pais, Antônio Manoel da Silva e Luzia Nunes da Silva e aos meus treze irmãos, como reconhecimento de todo amor, dedicação e incentivo.

OFEREÇO

A minha esposa, Emanuela Soares pelo carinho, compreensão e companheirismo; aos meus filhos Karen Emanuela e Kaio Emanuel, presentes que Deus colocou em minha vida, minha continuidade.

DEDICO

SUMÁRIO

| | |
|---|----|
| 1. INTRODUÇÃO..... | 10 |
| 2. MATERIAIS E MÉTODOS..... | 11 |
| 3. RESULTADOS E DISCUSSÃO | 12 |
| 3.1. Respostas ecofisiológicas das plantas ao estresse hídrico por seca..... | 12 |
| 3.1.1. Crescimento | 13 |
| 3.1.2. Desenvolvimento da raiz | 13 |
| 3.1.3. Redução da expansão celular e foliar | 14 |
| 3.1.4. Fechamento estomático | 15 |
| 3.1.5. Fotossíntese | 15 |
| 3.1.6. Alteração na participação do carbono | 17 |
| 3.2. Mecanismos de respostas moleculares ao estresse hídrico por seca | 18 |
| 3.2.1. Aumento e detoxificação de espécies reativas de oxigênio..... | 18 |
| 3.2.2. Acúmulo de solutos compatíveis..... | 19 |
| 3.2.3. Glicina-Betaina..... | 19 |
| 3.2.4. Prolina..... | 20 |
| 3.2.5. Trealose | 20 |
| 3.2.6. Poliaminas | 21 |
| 3.2.7. Proteínas protetoras de plantas sobre estresse hídrico por seca..... | 22 |
| 3.2.7.1. Aquaporinas..... | 22 |
| 3.2.7.2. Proteínas abundantes na embriogênese tardia (LEA)..... | 23 |
| 3.3. Tópico especial: substâncias elicitoras como mitigadoras do estresse hídrico | 24 |
| 4. CONCLUSÕES | 25 |
| REFERÊNCIAS | 26 |

RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS E MOLECULARES DE PLANTAS SUBMETIDAS AO ESTRESSE HÍDRICO

Antonio Manoel da Silva Filho

Leandro Oliveira de Andrade

RESUMO

O déficit hídrico é o principal fator limitante da produtividade e os efeitos provocados no crescimento e desenvolvimento das plantas têm sido amplamente estudados nos últimos anos, devido principalmente a sua importância para a agricultura. Em condições de baixa disponibilidade de água no solo as plantas desenvolveram mecanismos de adaptações, para compensar as tensões ambientais, e podem responder basicamente de duas formas, evitando o estresse ou tolerando o estresse. As plantas evitam a seca equilibrando a absorção e a perda de água, enquanto os mecanismos de tolerância ao estresse visam proteger as plantas contra danos celulares quando o estresse se torna grave. As plantas podem responder às mudanças ambientais, alterando sua fisiologia ou morfologia para que possam sobreviver ao novo ambiente, envolvendo, também, mecanismos moleculares. Portanto, essa revisão tem como objetivo descrever os mecanismos de respostas ecofisiológicas e moleculares de plantas submetidas ao estresse hídrico por seca. Para tanto, utilizou-se de pesquisa qualitativa e exploratória, de natureza aplicada, classificada como explicativa. Como procedimentos metodológicos, a pesquisa é do tipo bibliográfica e sistemática. A busca de informações foi realizada em quatro base de dados, fazendo uso de várias “strings” na busca dos dados, bem como definição de critérios de seleção dos estudos, após a leitura dos mesmos. Verificou-se, que as plantas apresentam diversas respostas ao estresse hídrico por se, como o ajustamento osmótico, por meio de solutos osmoprotetores; atuação de aquaporinas e LEA; controle da abertura e fechamento estomático; redução da expansão celular e foliar; dentre outros. Conclui-se que os mecanismos das plantas evoluíram para tolerar o estresse hídrico por seca. É importante saber que tais informações esclarecem sobre as formas fundamentais pelas quais as células e tecidos pode sobreviver em condições de limitação água. Os papéis dos solutos compatíveis, espécies reativas de oxigênio e de proteínas LEA neste contexto estão apenas começando a surgir, porém são necessários mais trabalhos *in vivo* para apoiar as inferências importantes de muitos excelentes estudos *in vitro*.

Palavras-chave: Fotossíntese; solutos osmoprotetores; ajustamento osmótico; déficit hídrico.

ECOPHYSIOLOGICAL AND MOLECULAR RESPONSES OF PLANTS SUBMITTED TO DROUGHT WATER STRESS

Antonio Manoel da Silva Filho¹

Leandro Oliveira de Andrade²

ABSTRACT

Plants prevent drought by balancing water uptake and loss, while stress tolerance mechanisms aim to protect plants against cellular damage when stress becomes severe. Plants can respond to environmental changes, changing their physiology or morphology so that they can survive the new environment, also involving molecular mechanisms. Therefore, this review aims to describe the mechanisms of ecophysiological and molecular responses of plants subjected to drought stress. For that, we used qualitative and exploratory research, of an applied nature, classified as explanatory. As methodological procedures, the research is bibliographical and systematic. The search for information was carried out in four databases, using several “strings” in the data search, as well as definition of selection criteria for the studies, after reading them. It was verified that plants present different responses to water stress by themselves, such as osmotic adjustment, by means of osmoprotective solutes; action of aquaporins and LEA; control of stomatal opening and closing; reduced cell and leaf expansion; among others. It is concluded that plant mechanisms have evolved to tolerate drought stress. It is important to know that such information sheds light on the fundamental ways in which cells and tissues can survive under conditions of limited water. The roles of compatible solutes, reactive oxygen species and LEA proteins in this context are just beginning to emerge, but more in vivo work is needed to support the important inferences from many excellent in vitro studies.

Key words: Photosynthesis; osmoprotective solutes; osmotic adjustment; water deficit.

¹ Bacharel em Agroecologia (2014) e Mestre em Ciências Agrárias (2016) pela Universidade Estadual da Paraíba – UEPB; Graduado em Licenciatura Plena em Ciências Biológicas (2020) pelo Instituto Superior de Educação Elvira Dayrell – ISEED. Atualmente é aluno de doutorado em Engenharia Agrícola (Irrigação e Drenagem) pela Universidade Federal de Campina Grande – UFCG; Agente de Desenvolvimento Rural na Prefeitura Municipal de Itaporanga – PB.

² Orientador. É professor permanente do Departamento de Ciências Agrárias e Ambientais, Campus II da Universidade Estadual da Paraíba – UEPB, atuando nas áreas de Ciências Agrárias e Ecologia.

1. INTRODUÇÃO

A água é um dos fatores que mais contribuem para a diversidade e a conservação dos ecossistemas, influenciando na riqueza e na diversidade da vegetação (JUNIOR e LUCENA, 2022). Por outro lado, no cenário mundial de mudanças climáticas, a seca tem se tornado cada vez mais frequente em regiões áridas e semiáridas do planeta. Em tais regiões, a ocorrência de períodos secos, em consequência da baixa ou irregular pluviosidade e altos índices de evapotranspiração, pode causar uma série de alterações morfológicas, fisiológicas e bioquímicas nas plantas, limitando o desenvolvimento de cultivos agrícolas (CHOAT et al., 2018; SOUSA et al., 2021).

Em condições de restrição hídrica, as plantas tendem a diminuir a condutância estomática como estratégia para evitar a perda de água para a atmosfera. No entanto, ao reduzir a abertura estomática impede a entrada de CO₂ e, conseqüentemente, a taxa fotossintética é reduzida à medida que aumenta a severidade do estresse hídrico (LISAR et al., 2012). Além disso, sob tais condições, há redução nos processos fotoquímicos e na eficiência quântica máxima do fotossistema II (SANTOS et al., 2018). Os efeitos provocados pelo déficit hídrico no desenvolvimento das plantas têm sido amplamente estudados nos últimos anos, devido principalmente a sua importância para a agricultura. Estes estudos têm colaborado para a nossa percepção das respostas fisiológicas e moleculares das plantas a escassez de água. Em condições de baixa disponibilidade de água no solo as plantas podem responder basicamente de duas formas, evitando ou tolerando o estresse (LAWLOR, 2013).

O mecanismo pelo qual as plantas evitam o estresse é descrito como a capacidade das plantas em completar o seu ciclo de vida antes de estresses mais severos. As plantas evitam a seca mantendo um alto potencial de água nos tecidos mesmo com déficit hídrico no solo, consiste em equilibrar a absorção e a perda de água. A absorção de água é intensificada durante o estresse pelo acúmulo de solutos dentro das células, o qual reduz o potencial hídrico permitindo a entrada de água na célula, também pode ser proporcionada à partir do crescimento radicular. A maior parte da água perdida pela planta se dá por transpiração através dos estômatos, portanto a perda de água é limitada pelo fechamento estomático, restringindo o crescimento de ramos e acelerando a senescência foliar, reduzindo a superfície de evaporação. Os mecanismos de tolerância ao estresse visam proteger as plantas contra danos celulares quando o estresse se torna grave e mecanismos de evitar o estresse já não são suficientes (CLAEYS e INZÉ, 2013).

As plantas desenvolveram aclimatação específica e mecanismos de adaptação para

responder e sobreviver a tensões causadas pela seca de curta e longa duração. A análise desses mecanismos de proteção irá contribuir para nosso conhecimento sobre tolerância e resistência ao estresse causado pelo déficit hídrico (KRISHNAN e PEREIRA, 2008). Neste sentido, é de suma importância estudos que possam mitigar os efeitos deletérios do déficit hídrico, especialmente em regiões semiáridas, onde a produção, em geral, é prejudicada pela seca. Logo, objetivou-se descrever os mecanismos de respostas ecofisiológicas e moleculares de plantas submetidas ao estresse hídrico.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

O estudo é de cunho qualitativo e exploratório, com o intuito de proporcionar maior familiaridade com o problema, aprimorando e elucidando ideias ou a descoberta de intuições com vistas a torná-lo mais explícito, ou ainda, de construir hipóteses (GIL, 2010). Em relação à natureza, a pesquisa é do tipo aplicada, uma vez que visa reunir atualizações e gerar conhecimento em relação as respostas ecofisiológicas e moleculares das plantas ao estresse hídrico pela seca. Em relação aos objetivos, a pesquisa é classificada como explicativa. Quanto aos procedimentos, a pesquisa é do tipo bibliográfica e sistemática.

A busca sistemática foi realizada em setembro de 2022, sem restrições de data, local e idioma, com auxílio da utilização de filtros. A pesquisa foi realizada nas bases de dados: Scholar Google, Scopus, Science Direct e Banco de Teses e Dissertações da CAPES. Foram utilizadas as seguintes *strings* de busca: “estresse hídrico”, “estresses abióticos”, “LEA”, “seca fisiológica”, “tolerância ao estresse hídrico”, “solutos compatíveis”, “solutos osmoprotetores”, “fechamento estomático”, “espécies reativas de oxigênio”, “proteínas”, “ecofisiologia e estresse hídrico”. Ressalte-se que, as strings utilizadas em português, também foram utilizados nas buscas em inglês.

Os critérios para inclusão de estudos, foram: pesquisas que relatassem sobre a gravidade e duração do estresse hídrico por seca e suas consequências no crescimento, desenvolvimento e sobrevivência das plantas, resultando em respostas ecofisiológicas e moleculares, no metabolismo primário e secundário das plantas, conforme apresentado na Figura 1.

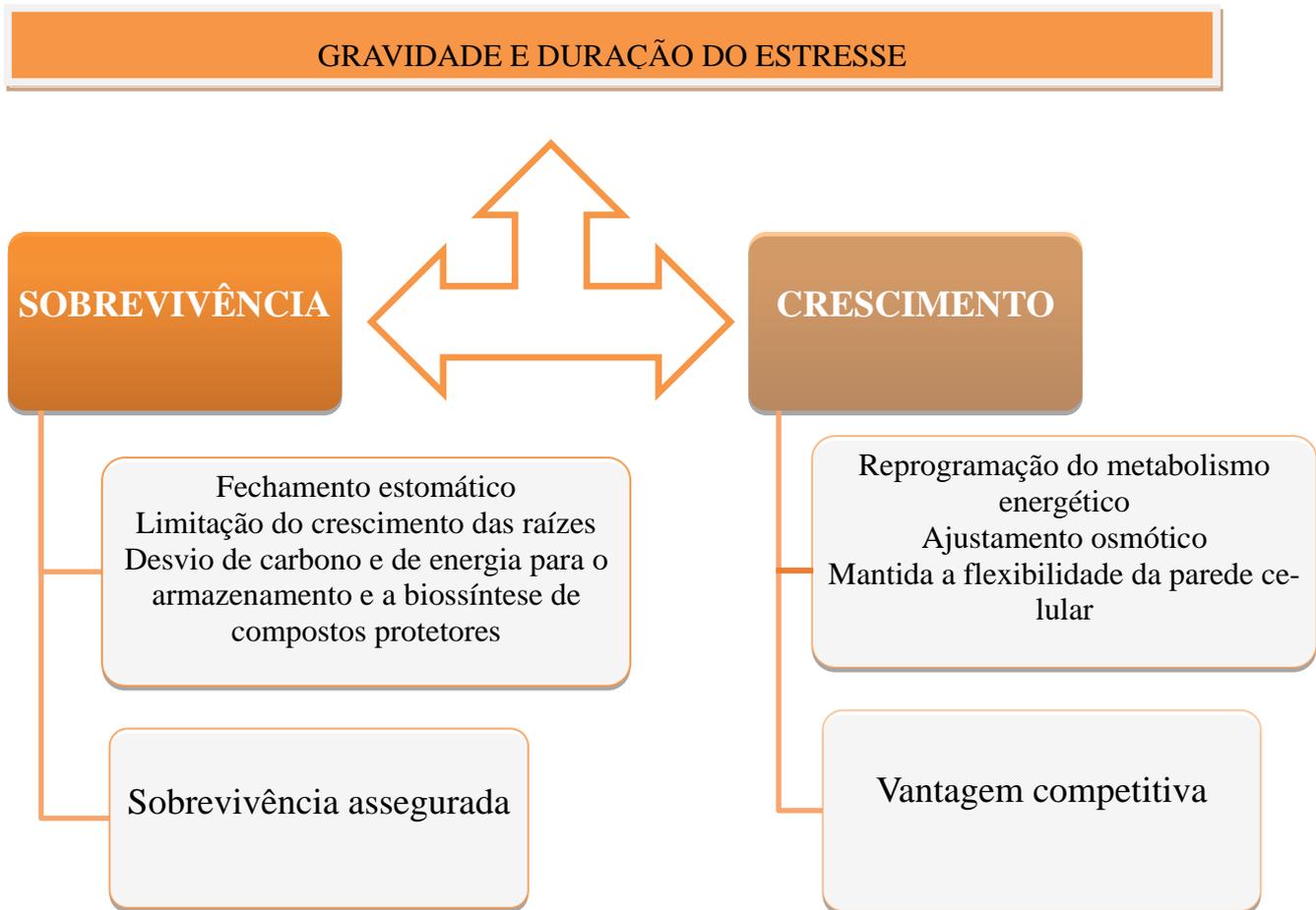


Figura 1: Adaptada: O equilíbrio entre a tolerância, a tensão e a manutenção do crescimento das plantas. Fonte: Claeys e Inzé (2013).

Estes critérios de inclusão, visaram buscar e selecionar trabalhos que relatassem sobre o equilíbrio entre a sobrevivência e manutenção do crescimento das plantas em resposta a limitação de água, demonstrando quais mecanismos de tolerância são ativados para assegurar a sobrevivência das plantas.

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1. Respostas ecofisiológicas das plantas ao estresse hídrico por seca

As principais respostas das plantas ao estresse hídrico por seca estão relacionadas a regulação do crescimento e desenvolvimento das plantas, sobretudo no desenvolvimento das raízes e redução da expansão celular e foliar, fechamento estomático, alterações na fotossíntese e alterações na participação do carbono.

3.1.1. Crescimento

A regulação do crescimento das plantas diminui a superfície de evaporação, caracterizando-se como uma resposta à seca. Possivelmente, esta resposta não é apenas uma consequência de alterações hidráulicas, uma vez que não pode ser extinto quando o potencial de água no xilema é mantido (NONAMI et al., 1997). O crescimento é mais afetado pela limitação de água do que a fotossíntese, como resultado, em plantas estressadas ocorre o acúmulo de carboidratos, o que evidencia que a redução do crescimento não é consequência do déficit de carbono (MULLER et al., 2011).

O crescimento em resposta ao déficit hídrico é caracterizado como uma resposta dinâmica e flexível e em muitas espécies a resposta ao crescimento, não é uma diminuição rápida e acentuada das taxas de alongamento foliar, denominadas de inibição aguda do crescimento. No caso de déficit hídrico algumas plantas respondem com uma aclimação e passam a ter uma nova taxa de crescimento de estado estacionário (SKIRYCH e INZÉ, 2010).

Os problemas gerados durante períodos de seca severa, como a falta de CO₂ devido ao fechamento estomático, a inibição da fotossíntese e redução da turgescência das células, vai limitar o crescimento de forma passiva. Em relação a isso as plantas desenvolveram diferentes mecanismos para suportar o estresse, evitando maiores danos às células (TARDIEU, 2012), como o ajustamento osmótico para manter turgência celular, mesmo em casos de déficit hídrico, mantendo o abastecimento de água para as folhas, produção de folhas menores, ajuste da parede celular, aumento da densidade e profundidade das raízes. (DOSS et al., 1960), além de completar todo seu ciclo vital rapidamente antes que os tecidos atinjam a deficiência hídrica e entrem no ponto de ponto de murcha permanente.

3.1.2. Desenvolvimento da raiz

Acredita-se que o desenvolvimento da raiz seja a solução para amenizar os problemas de déficit hídrico no solo, por isso muitas vezes as características estruturais de raízes são compreendidas como características de tolerância ao estresse hídrico. A importância do crescimento da raiz para manter a produtividade das culturas está sendo reconhecida e de crescente interesse para os melhoristas de plantas (GEWIN, 2010). Porém um maior desenvolvimento radicular não pode ser a resposta para todos os cenários de déficit hídrico. Uma possível contribuição com o aumento do sistema radicular, estrutura importante para a extração de água, em ambientes secos depende também da cultura e das condições de estresse, não sendo uma condição suficiente para a adaptação ao estresse hídrico (PALTA et al., 2011).

Um rápido crescimento radicular pode ser importante em situações específicas, tais como, em que espécies de planta exploram de forma rápida a água do solo em regiões em que a precipitação seja de curta duração, onde o lento crescimento da raiz não permitiria alguns tipos de plantas extraírem toda água disponível no solo (VADEZ et al., 2012), ou em regiões onde a água só está disponível em grandes profundidades do solo (SINCLAIR et al., 2010).

O crescimento do sistema radicular em alguns momentos pode também ser inibido de forma a garantir a sobrevivência da planta. Tanto diretamente através de uma resposta ativa quanto indiretamente através do fechamento estomático, e tem como objetivo melhorar o equilíbrio da água sob tensões de tolerância ao estresse, limitando a perda de água. Entretanto, se a tensão é transitória, limitar o crescimento pode trazer desvantagem competitiva e também levar a perdas de rendimento desnecessárias. Ao contrário, o crescimento constante pode ameaçar a sobrevivência quando as plantas estão submetidas a longos períodos de seca (KIM et al., 2012).

3.1.3. Redução da expansão celular e foliar

Um dos componentes mais importantes para o desenvolvimento de uma planta é o crescimento da folha, que realiza a fotossíntese e assim produzem a biomassa. O crescimento foliar é também uma das principais funções da planta afetada por estresses ambientais, tais como déficit hídrico (HSIAO, 1973), tornando-se o principal órgão na identificação de genótipos tolerantes (TARDIEU e TUBEROSA, 2010). Entre os muitos fatores envolvidos na expansão foliar o controle biofísico, relacionado com o fluxo de água para as células em crescimento e o controle metabólico, relacionado com o fornecimento de carboidratos, se destacam como grandes limitações (DALE, 1988; WALTER et al., 2009).

De acordo com Lockhart (1965), a expansão foliar é predominantemente impulsionada pelo turgor celular que é na maioria das vezes induzido pelo potencial hídrico do solo e transpiração. Níveis crescentes do déficit hídrico no solo e alta demanda evaporativa nas folhas levam a uma inibição do crescimento e diminuição de turgor das células. Tais inibições devido ao déficit hídrico são atribuídas a um colapso do gradiente de potencial hídrico que governa o fluxo de água para dentro das células em crescimento (BOYER, 1988; TANG e BOYER, 2002, 2008).

As condições ambientais desempenham um papel importante no desenvolvimento da área foliar por meio de uma combinação de controles hidráulicos e metabólicas (KUDOYAROVA et al., 2013). O desenvolvimento da folha é sensível ao déficit hídrico, e o

seu crescimento é limitado antes do fim da transpiração (TARDIEU et al., 2010).

Além da água as células em expansão necessitam de energia e esqueletos de carbono para continuarem crescendo, portanto, importa os assimilados fornecidos para os tecidos em crescimento (DALE, 1985; SMITH e STITT, 2007).

3.1.4. Fechamento estomático

A atividade estomática é afetada por estresses ambientais que acabam por influenciar na absorção de CO₂, dessa forma prejudicando a fotossíntese e o crescimento das plantas (BEHNAM et al., 2013). Além disso, o estresse hídrico induz a uma diminuição do potencial hídrico nas folhas e na abertura dos estômatos, limitando a perda de água, causando a diminuição da regulação de genes relacionados à fotossíntese e reduzida disponibilidade de CO₂ (OSAKABE e OSAKABE, 2012).

Em resposta ao déficit hídrico sistemas iônicos e de transporte de água através das membranas atuam de forma a controlar as alterações de pressão de turgescência das células guarda e assim provocar o fechamento estomático. São respostas rápidas especialmente impressionantes, dado o fato de a limitação de água ser detectada pelas raízes e a partir daí serem sinalizada para a parte aérea (SKIRY CZ e INZÉ, 2010).

O fechamento dos estômatos também é parcialmente controlado pelo ácido abscísico - ABA endógeno, que é produzido nas raízes e transportados via xilema para as células guarda, esta resposta é regulada por uma rede de transdução de sinal (TARDIEU et al., 2010; BEHNAM et al., 2013).

A síntese do ácido abscísico (ABA) é uma resposta universal das plantas à seca, e isso provoca reprogramação do transcriptoma, fechamento estomático e conseqüentemente a diminuição da perda de água por transpiração, entretanto essa adaptação para a sobrevivência reduz inevitavelmente a fotossíntese, produtividade e enchimento de grãos (RAGHAVENDRA et al., 2010).

3.1.5. Fotossíntese

O estresse hídrico afeta diretamente as taxas de fotossíntese, que diminui através de vários mecanismos, incluindo o fechamento estomático, redução da condutância de CO₂ no mesófilo foliar, e regulação por feedback pelo acúmulo do produto final (NIKINMAA et al., 2013). Estes mecanismos, são diferentes em cada planta, sendo definidos pelas características

da anatomia foliar e enzimas carboxilativas em plantas C₃, C₄ e CAM (metabolismo ácido das crassuláceas). Em relação a anatomia foliar, as plantas C₃ realizam a fixação do carbono em células do parênquima paliçádico e lacunoso, cujos cloroplastos possuem grana, não possuindo características especiais para combater a fotorrespiração, enquanto que em planta C₄ minimizam a fotorrespiração ao separar, no espaço, a fixação inicial de CO₂ e o ciclo de Calvin, realizando estas etapas em tipos de células diferentes, denominando-se de anatomia de “Kranz”, possuindo células mesofílicas com cloroplastos com grana e células da bainha do feixe vascular, com cloroplastos sem grana. Por outro lado, as plantas CAM minimizam a fotorrespiração e armazenam água separando estas etapas no tempo, entre noite e dia, sendo que usualmente são sem células paliçádicas, e com vacúolos grandes nas células do mesófilo (TAIZ et al., 2017). Os autores descrevem que as enzimas carboxilativas em plantas C₃ é realizado pela RUBISCO em todas as células fotossintéticas, em C₄ há uma separação espacial: PEP-carboxilase nas células mesofílicas; RUBISCO nas células da bainha vascular, enquanto que nas plantas CAM há uma separação temporal: PEP-carboxilase à noite (fase bioquímica); RUBISCO durante o dia (fase fotoquímica).

O principal fator limitante para a fotossíntese durante o estresse hídrico pode variar dependendo da espécie (GALMÉS et al., 2007a; ENNAHLI e EARL, 2005), da intensidade de estresse anterior (FLEXAS et al., 2009), da luz e da temperatura (GALLE et al., 2009), da idade da planta (VARONE et al., 2012), e da aplicação de sucessivos ciclos de seca e de recuperação (GALLE et al., 2011).

Para se entender o processo de aclimação ao estresse e recuperação após o estresse, é necessário entender os processos bioquímicos da fotossíntese bem como os processos que regulamentam a condutância estomática e a condutância do mesófilo foliar (BUCKLEY e MOTT, 2013). A regulamentação do fechamento estomático ainda não é totalmente compreendida, porém existem dois componentes principais que atuam produzindo respostas em relação à condutância estomática aos estímulos ambientais: o sistema hidropassivo que está relacionado com a capacidade hidráulica da planta, e um sistema hidroativo que está ligado à sinalização química e capacidade fotossintética da folha (BUCKLEY et al., 2003).

A condutância no mesófilo é regulada, segundo evidências recentes, por características anatômicas, tais como a espessura da parede celular e distribuição dos cloroplastos (FLEXAS et al., 2012; TOSENS et al., 2012; TOMÁS et al., 2013). Entretanto as aquaporinas e a anidrase carbônica atuam de forma mais rápida na regulamentação da condutância no mesófilo foliar (KAWASE et al., 2013).

Em suas pesquisas, Pou et al. (2013) encontraram uma forte relação entre a condutância estomática e a expressão gênica de algumas aquaporinas específicas durante o estresse hídrico e recuperação em videiras. Apesar de todas estas constatações, a relação entre a expressão gênica de aquaporinas e as variações de condutância estomática e condutância do mesófilo ainda não estão claras, como os padrões de expressão das aquaporinas são complexos e por possuírem formas diferentes podem induzir respostas distintas (GALMÉS et al., 2007b).

A aclimatação ao estresse hídrico pode compreender respostas que envolvem a modificação da expressão de genes, da fisiologia e da morfologia vegetal, ocorrendo ao longo de dias ou semanas. Essas modificações buscam um equilíbrio que levam a uma compensação para os efeitos negativos iniciais do estresse hídrico sobre a fotossíntese (LAMBERS et al., 2008).

3.1.6. Alteração na participação do carbono

O ganho de carbono e o crescimento em expansão das folhas possuem fases opostas. A fotossíntese da folha busca um equilíbrio para adquirir carbono na intensidade de luz e diminuir a transpiração da planta, com valores de pico perto do meio-dia (ESCALONA et al., 2003). Inversamente a taxa de expansão da folha depende do efeito da temperatura, segue o inverso da taxa de transpiração.

A taxa de alongamento foliar é mais alta durante os dias com alta demanda evaporativa, em altas intensidades de luz, e aumento do déficit hídrico leve. Entretanto, o efeito negativo da intensidade de luz no crescimento em expansão só se aplica quando a folha é madura o suficiente para sustentar a sua própria exigência de carbono através da fotossíntese (CALDEIRA et al., 2014).

O déficit hídrico leve possui efeito limitado sobre o metabolismo do carbono. Pesquisas realizadas com *Arabidopsis* demonstrou que o déficit hídrico aumentou a concentração de açúcares, não afetando a atividade de 30 enzimas pertencentes a várias vias de metabolismo do carbono (HUMMEL et al., 2010).

Por isso, se faz referência de que as plantas coordenam as diminuições na taxa de crescimento em expansão e o fluxo de fotoassimilados para os órgãos de crescimento, de tal forma que o metabolismo do carbono não seja interrompido. Para isso é necessário o aborto precoce de sementes para evitar o estresse de carbono em óvulos restantes. Apenas sob estresses hídricos muito graves que o excesso de açúcar provoca aborto das sementes

(McLAUGHLIN e BOYER, 2004).

Portanto, o crescimento em expansão e o ganho de biomassa são independentes ao longo de dias. A dependência entre eles ocorre após longos períodos e acontece através de feedbacks, mas está longe de se tornarem intimamente dependentes em caso de déficit hídrico (MULLER et al., 2011; TARDIEU et al., 2011).

3.2. Mecanismos de respostas moleculares ao estresse hídrico por seca

3.2.1. Aumento e detoxificação de espécies reativas de oxigênio

As espécies reativas de oxigênio (oxigênio singlete (O_2), peróxido de hidrogênio (H_2O_2), radical hidroxila (OH) e ânion superóxido (O_2^-) são subprodutos do metabolismo celular regular, mas podem ser geradas em excesso com a destruição do sistema de transporte de elétrons durante condições de estresse tornando-se tóxicas às plantas (MITTLER, 2002).

A seca é hoje amplamente considerada como indutores de estresse oxidativo. Isto implica que a pouca e limitada disponibilidade de água favorece uma mudança no equilíbrio entre a produção de espécies reativas de oxigênio (EROS) e sua eliminação.

Geralmente assume-se que isto significa um aumento nos níveis de EROS, como peróxido de hidrogênio e oxigênio singlete, motivando muitos autores a tentar medir estes compostos, conduzindo pesquisas sobre a importância de H_2O_2 gerado no cloroplasto durante a deficiência hídrica (CARVALHO, 2013).

Para minimizar os efeitos deletérios do estresse oxidativo, as plantas possuem um complexo sistema antioxidante, sendo as moléculas de glutaniona e ascorbato, superóxido dismutase, catalase e peroxidase, atuando na remoção de EROS em diversos compartimentos celulares, como peroxissomas, glioxissomas, parede celular, cloroplastos, citosol e vacúolo (DUBEY et al., 2010; FERNANDEZ-GARCIA et al., 2010; DINAKARA et al., 2012; NOCTOR et al., 2014).

Deuner et al. (2011) estudando os componentes do sistema antioxidante em mudas de café cv. Catuaí IAC 99, com oito meses de idade, em função do estresse hídrico, verificaram aumentos na resistência estomática e diminuição da taxa transpiratória, ocasionando aumento na formação de peróxido de hidrogênio e nos períodos finais, aumentos na peroxidação de lipídios. Em consequência disso os autores observaram ainda aumentos na atividade das enzimas antioxidantes, bem como nos teores de ascorbato e dehidroascorbato, atuando na detoxificação dos radicais livres formados em função do estresse.

3.2.2. Acúmulo de solutos compatíveis

Em condições de estresse, ocorre aumento na produção de espécies reativas de oxigênio, causando a morte celular (PÉREZ-PÉREZ et al., 2012). Para combater o estresse osmótico, certas plantas, algas marinhas, bactérias e outros organismos acumulam substâncias atóxicas no citoplasma de suas células, os osmoprotetores como glicina betaína, prolina, trealose, sacarose, poliaminas, manitol, pinitol, entre outros (ASHRAF et al., 2011; MARIJUAN e BOSCH, 2013; NOCTOR et al., 2014). Estes autores ainda definem os osmoprotetores como solutos compatíveis porque, mesmo em concentrações elevadas, eles não inibem a atividade de enzimas e, tampouco, interferem na estrutura celular. Aqui estudaremos os três principais solutos osmoprotetores, a glicina betaína, prolina e trealose.

3.2.3. Glicina-Betaína

As betaínas são compostas de amônio quaternário em que o átomo do nitrogênio é metilado totalmente. As betaínas mais comuns nas plantas incluem a glicina betaína, prolina betaína, β -alanina betaína, colina-O-sulfato e 3-dimetilsulfo-niopropionato (RHODES e HANSON, 1993)

A glicina betaína protege as membranas dos tilacóides, o que mantém a eficiência fotoquímica na fotossíntese (ASHRAF e FOOLAD, 2007). Segundo Noctor et al. (2014) a produção de espécies reativas de oxigênio (EROS) nos cloroplastos tem sido proposto como um dos principais motores de sinalização redox ou danos durante a seca, pois quando as plantas se encontram em condições de estresse por seca, ocorrem vários danos ou até mesmo a degradação total das membranas dos tilacóides, assim diminuindo a eficiência fotossintética. Desta forma destaca-se a grande importância no estudo da glicina betaína, pois a mesma atua de forma antagônica (proteção) contra as EROS, em especial ao peróxido de hidrogênio (JOLIOT e JOHNSON, 2011)

Em contrapartida, observa-se pouca literatura, onde se constata limitações de experimentos realizados sob condições controladas, que podem diferir consideravelmente do ambiente natural. É necessário levantar um ponto importante no que diz respeito à regulamentação do transporte de elétrons com o aumento das EROS durante o estresse por falta de água.

Em plantas jovens de arroz, em condições de estresse por seca e de toxidez por alumínio, Sharma e Dubey (2005) observaram aumento significativo nos teores de glicina

betaína.

3.2.4. Prolina

O aminoácido prolina é provavelmente o osmólito mais extensamente distribuído em várias espécies de microrganismos. Além do papel de ajuste osmótico, essa molécula atua na proteção da membrana plasmática, como dissipadora ou ainda redutora de energia, como fonte de carbono e nitrogênio e por fim eliminador de radicais hidroxil (ASHRAF et al., 2011).

Em plantas sob estresse, o conteúdo de prolina pode aumentar em até 100 vezes, em comparação ao observado em plantas cultivada sob condições normais (VERBRUGGEN e HERMANS, 2008). Esse acúmulo fornece um importante parâmetro para a seleção de plantas resistentes (VERBRUGGEN e HERMANS, 2008). Desta forma é comum a constatação de que teores aumentados de prolina diminuem os efeitos do estresse hídrico (CVIKROVÁ et al., 2013; FILIPPOU et al., 2014).

Em estudos realizados por Filippou et al. (2014), foi constatado que o acúmulo desse aminoácido está envolvido na indução de tolerância a estresses osmóticos severos e é uma das estratégias de sobrevivência adotadas pela espécie de importância ornamental *Ailanthus altissima* (Árvore do céu), quando submetida a estresses hídrico e salino.

Resultados publicados por Kumar et al. (2010) sobre plantas transgênicas superprodutivas exibiu aumento a vários estresses ambientais, tais como a congelamento, alta salinidade e seca e altas temperaturas. Entretanto, Lv et al. (2011) cientificou que em *Arabidopsis thaliana* transgênica a acumulação de prolina em estresse por calor diminui a termotolerância, provavelmente por aumento da produção de EROS através do ciclo Pro/P5C e inibição da síntese de etileno e ABA, ocasionando redução nas atividades fisiológicas da planta.

3.2.5. Trealose

Nos últimos anos tem se intensificado a busca pela maior produção de alimento, e à medida que as mudanças climáticas atual irá aumentar a frequência das condições desfavoráveis, como por exemplo, o estresse em plantas por seca.

O principal objetivo na pesquisa agrícola é o desenvolvimento de plantas otimizadas que usam de forma eficiente os recursos hídricos e de nutrientes limitados durante essas condições aberrantes, a fim de manter o crescimento e, de preferência, gerar um alto

rendimento de biomassa (PASSIOURA, 2012).

Nesse contexto vamos nos concentrar em mecanismos de tolerância a seca, mais especificamente, o papel da trealose e seu metabolismo como soluto compatível ou seu papel na tolerância ao estresse.

Nas plantas hidratos de carbono consistem em pequenos açúcares como glicose, frutose, sacarose e trealose (VAN DEN ENDE, 2013).

A trealose tem uma potencial importância para os acontecimentos de sinalização de açúcar em dominância apical de uma lista de outros processos fisiológicos que se crê serem controlados por açúcares ou dos seus derivados fosforilados, tais como a trealose-6-fosfato (T6P), que tem sido sugerida como um importante indicador do estado de hidratos de carbono em plantas e regulador negativo de SnRK1 (ROBAGLIA et al., 2012; XIONG et al., 2013).

O módulo SnRK1 T6P está envolvida em processos de sinalização de açúcar conforme descrito por Li et al. (2014) que controla a acumulação de antocianina, como parte das respostas de defesa plantas aos diferentes estresses.

Estudos realizados por Magazu et al. (2012) foi constatado claramente a excelente capacidade da trealose em proteger as membranas e proteínas de degradação. Já Luyckx e Baudouin. (2011) verificaram que a trealose protege células e organelas de desnaturação, mas apenas quando presente em concentrações elevadas. Nesse contexto, níveis elevados de trealose (acima de 10% do peso seco) ajudam as plantas a sobreviver à desidratação completa (ITURRIAGA et al., 2000). Este forte aumento nos níveis de trealose não está limitado a condições de desidratação, tal como os níveis de trealose também se acumulam em resposta a outros tipos de estresse, tais como calor ou de estresse oxidativo (LI et al., 2014). Consequentemente, estes organismos podem sobreviver por longos períodos de tempo em um estado de repouso onde eles são altamente resistentes à seca, calor e frio.

3.2.6. Poliaminas

As poliaminas (putrescina, espermidina, espermina e cadaverina) ocorrem naturalmente em plantas. Afirmações anteriores de que as poliaminas não ocorrem em procariontes estão incorretos, uma vez que está também está presente em várias células bacterianas (ALCÁZAR et al., 2010). Estas substâncias são de baixo peso molecular, policatiônicas, alifáticas e nitrogenadas (TAKAHASHI e KAKEHI, 2010; HUSSAIN et al., 2011).

Tem sido sugerido que as plantas tinham adquirido uma parte da via biossintética a partir de uma poliamina das cianobactérias que é ancestral precursor do cloroplasto (ILLINGWORTH et al. 2003). Portanto, pode-se assumir que este é um antigo metabólico em plantas, o qual também está presente em todos os organismos (MINGUET et al. 2008).

Muitos resultados sustentam a tese de que as poliaminas são essenciais para a vida, bem como o uso ou aplicação excessiva, induzida quimicamente ou geneticamente é letal em levedura, protistas e plantas (ROBERTS et al., 2001; IMAI et al., 2004; URANO et al., 2005.). Recentemente é evidente que tais substâncias podem ser utilizadas por algumas plantas na defesa contra condições adversas (FARIDUDDIN et al., 2013).

A atenção e o interesse pelas poliaminas se devem ao fato de elas apresentarem vias metabólicas interconectadas com diferentes rotas envolvidas na formação de moléculas e metabólitos relevantes para sinalizar as respostas das plantas ao estresse (TAKAHASHI e KAKEHI, 2010; FARIDUDDIN et al., 2013; GUPTA et al., 2013; FILIPPOU et al., 2014). Trabalhos recentes destacam que as poliaminas estão envolvidas na proteção das plantas à restrição hídrica e à salinidade (TAKAHASHI e KAKEHI, 2010; HUSSAIN et al., 2011; GUPTA et al., 2013; FILIPPOU et al., 2014; KOTAKIS et al., 2014).

Os relatos indicam que, sob condições de estresse hídrico, o conteúdo de poliaminas endógenas em algumas plantas pode diminuir. Nesse sentido, o uso de poliaminas exógenas, em especial da putrescina, pode reduzir o efeito do estresse por seca nas plantas e aumentar a tolerância das culturas (SHARMA et al., 2011; AMRI e MOHAMMADI, 2012; KOTAKIS et al., 2014).

Em estudos realizados por Khan et al. (2012) descrevem aumento no crescimento de plântulas sob estresses com a aplicação de poliaminas. Já Kotakis et al. (2014) registram uma redução nas perdas hídricas por folhas de tabaco submetido à deficiência hídrica. Amri e Mohammadi (2012), observou aumento da massa seca de raízes de plântulas de romã (*Punica granatum* L.) quando submetidas à restrição hídrica. Portanto, deve-se entender que poliaminas em plantas pode ser um indicativo de tolerância ao estresse por seca.

3.2.7. Proteínas protetoras de plantas sobre estresse hídrico por seca

3.2.7.1. Aquaporinas

A família de aquaporinas, também chamados canais de água ou as principais proteínas

intrínsecas, é caracterizado por seis domínios transmembranares que, em conjunto facilitam o transporte de água e de uma variedade de solutos de baixo peso molecular (REUCHER et al., 2013). Ainda segundo estes autores elas são encontradas em todos os domínios da vida, porém a sua maior diversidade é nas plantas.

Crescimento e desenvolvimento das plantas são dependentes da regulamentação rigorosa do movimento da água e a difusão de água através das membranas celulares das plantas é facilitada por aquaporinas (CHAUMONT e TYEMAN, 2014). Recentemente vários estudos identificaram aquaporinas como alvos importantes para melhorar o desempenho das plantas em função de estresse hídrico (AROCA et al., 2012; SANTOS e MAZZAFERA, 2013; VADEZ et al., 2014).

Santos e Mazzafera. (2013), estudando aquaporinas com restrição de água em plantas de café verificaram aumento na expressão de proteínas intrínsecas à membrana plasmática (PIP2;1 e PIP2;2), claramente sobre-regulada nas folhas e raízes por déficit hídrico, sugerindo o possível envolvimento desses genes em controlar a falta da água das plantas e na recuperação após o estresse das plantas irrigadas. Curiosamente, o nível de PIP2;1 em transcritos de raízes continuou a aumentar, mesmo depois que as plantas foram regadas.

3.2.7.2. Proteínas abundantes na embriogênese tardia (LEA)

Muitos organismos que enfrentam escassez de água possuem osmólitos compatíveis, ou seja, possuem solutos de baixo peso molecular acumuladas no compartimento intracelular para o equilíbrio osmótico. Entretanto, macromoléculas de proteção também estão correlacionadas com a resistência à dessecação e são de vários tipos, incluindo as proteínas abundantes na embriogênese tardia (LEA), pequenas proteínas do estresse como P26 Artemia, Hsp 21 e Hsp 22 (FEDER e HOFMANN, 1999; MENZE e HAND, 2009), e anhydrin (BROWNE et al., 2004).

Proteínas LEA foram identificadas pela primeira vez em plantas terrestres (GALAU et al., 1986), e sua expressão está associada à tolerância à dessecação em sementes e plantas (BARTELS, 2005). Como o nome sugere, estas proteínas foram originalmente descobertas em estágios finais de desenvolvimento do embrião em sementes de plantas (GALAU et al., 1986).

Nas plantas, a proteína LEA grupo 3 (PsLEAm) reside na matriz mitocondrial e localização subcelular de sementes e pode ser induzida em folhas de plantas de ervilha *Pisum sativum* (HAND et al., 2011). Ainda segundo estes autores, a proteína de 358 aminoácidos é

composta pela maior parte dos resíduos hidrofílicos e carregada de proteínas típicas LEA, com a exceção de uma pré-sequência hidrofóbica encontrada no terminal N. Uma proteína de fusão composta por esta sequência líder e a proteína fluorescente verde (GFP ou PFV) foi expresso no protoplasto de folha de ervilha.

3.3. Tópico especial: substâncias elicitoras como mitigadoras do estresse hídrico

O elicitor é caracterizado por ser uma substância que, quando aplicada em concentrações adequadas a um sistema vivo, induz ou melhora a biossíntese de compostos que desempenham um papel importante na aclimação e/ou adaptação das plantas a condições estressantes (SILVA, 2022). A elicitação consiste na síntese de metabólitos secundários pelas plantas, para garantir sua sobrevivência em condições adversas (THAKUR et al., 2019).

O ácido salicílico está envolvido no crescimento de plantas e em processos fisiológicos, como a indução floral, a regulação estomática, absorção de íons, fotossíntese e transpiração por meio da intensificação da atividade de enzimas antioxidantes e na proteção de danos às membranas (SILVA et al., 2020; ESAN et al., 2017). Além do ácido salicílico, a aplicação da prolina pode ser uma alternativa para mitigar os efeitos deletérios de estresses abióticos. A prolina promove a atividade enzimática antioxidante e a remoção não enzimática de radicais livres (SANTOS et al., 2022).

Estudos relatam a que aplicação destas substâncias podem atenuar os diversos efeitos do estresse hídrico nas plantas, aumentando os níveis de pigmento fotossintético, a eficiência quântica fotoquímica no fotossistema II em mudas de *Schinus terebinthifolia* (SANTOS et al., 2022) e nas alterações no metabolismo osmótico e antioxidante, o que pode contribuir para os mecanismos de tolerância das plantas de feijão-caupi ao estresse hídrico (JALES FILHO et al., 2022).

Outro elicitor que vem sendo utilizado como atenuante do estresse hídrico e salino, é o peróxido de hidrogênio (H_2O_2). Esta substância, é produzida naturalmente nas plantas, em baixas concentrações, contudo, em situações de estresses abióticos, sua produção é mais acentuada. Portanto, estudos vêm sendo realizados no tratamento de plantas com baixas concentrações de H_2O_2 tem se mostrado promissor (SILVA et al., 2024; SILVA et al., 2022; GONDIM et al., 2011; SOUZA e COLS, 2019). Pra Gondim et al. (2011), a pulverização com peróxido de hidrogênio em plantas de milho, induziu a aclimação das plantas ao estresse salino. Para Reis et al. (2022), o aumento do H_2O_2 no sistema radicular pode atuar como um

sinal de longa distância levando à redução da transpiração, deste modo, controlando a abertura e fechamento estomático, assim melhorando a eficiência no uso da água. Souza e Cols. (2019), trabalhando com cajueiro, verificaram que a utilização da concentração de peróxido de hidrogênio de 20 μM promoveu maior acúmulo de fitomassa e qualidade dos porta-enxertos de cajueiro.

Dentre os solutos orgânicos, o piruvato vem surgindo como um potencial composto no combate ao estresse hídrico, pois pode contribuir para mitigar danos celulares, especialmente em plantas sensíveis à seca (BARBOSA et al., 2021). O piruvato, é uma molécula atuante no ciclo de Krebs, que influencia na ativação dos movimentos estomáticos, promovidos por proteínas transportadoras de piruvato mitocondriais (MPCs), que ativam canais de ânions para desencadear o fechamento estomático em resposta à seca (SHEN et al., 2017). Silva et al. (2023), estudando a aplicação de piruvato em algodoeiro, verificaram que a substância mitigou os efeitos da supressão hídrica sobre a produção de capulhos 31% na BRS Seridó e 34% em CNPA 7MH e FM 966. Já em amendoim, Barbosa et al. (2021) encontraram o efeito mitigador do piruvato exógeno em plantas cultivadas sob estresse hídrico, favorecendo seu crescimento, alterações gasosas e taxa de fotossíntese especialmente em cultivares sensíveis à seca, em baixa concentração.

4. CONCLUSÕES

Os mecanismos das plantas evoluíram para tolerar o estresse hídrico por seca. É importante saber que tais informações esclarecem sobre as formas fundamentais pelas quais as células e tecidos pode sobreviver em condições de limitação água.

Os papéis dos solutos compatíveis, das espécies reativas de oxigênio e de proteínas LEA neste contexto estão apenas começando a surgir, porém são necessários mais trabalhos *in vivo* para apoiar as inferências importantes de muitos excelentes estudos *in vitro*.

Práticas que possam mitigar e/ou amenizar os efeitos deletérios do déficit hídrico são essenciais, uma vez que estes efeitos são comuns em regiões semiáridas. Neste contexto, substâncias elicitoras são uma alternativa que podem mitigar os efeitos nocivos da restrição hídrica.

REFERÊNCIAS

- ALCÁZAR, R.; PLANAS, J.; SAXENA, T.; ZARZA, X.; BORTOLOTTI, C.; CUEVAS, J.; BITRIÁN, M.; TIBURCIO, A.F.; ALTABELLA, Y. Putrescine accumulation confers drought tolerance in transgenic *Arabidopsis* plants overexpressing the homologous Arginine decarboxylase 2 gene. *Plant Physiology and Biochemistry*, v.48, p.547-552, 2010.
- AMRI, E.; MOHAMMADI, M. J. Effects of timing of drought stress on pomegranate seedlings (*Punica granatum* L. cv Atabaki) to exogenous spermidine and putrescine polyamines. *African Journal of Microbiology Research*, v.6, p.5294-5300, 2012.
- AROCA, R.; PORCEL, R.; RUIZ-LOZANO, J.M. Regulation of root water uptake under abiotic stress conditions. *Journal of Experimental Botany*, v.63, p.43-57, 2012.
- ASHRAF, M.; AKRAM, N. A.; ALQURAINY, F.; FOOLAD, M. R. Drought tolerance: roles of organic osmolytes, growth regulators, and mineral nutrients. *Advances in Agronomy*, v.111, p.249-296, 2011.
- ASHRAF, M.; FOOLAD, M.R. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. *Environmental and Experimental Botany*, v.59, p.206-216, 2007.
- BARBOSA, D.D., FERNANDES, P.D., MARCELINO, A.D.A. L., SILVA, F.A., DIAS, M.S., SILVA, C.R.C. and SANTOS, R.C., 2021. Exogenous pyruvate mitigates the detrimental effects of water stress in contrasting peanut genotypes. *Genetics and Molecular Research*, v. 20, n.3, p.1-14. <http://dx.doi.org/10.4238/gmr18907>
- BARTELS, D. Desiccation tolerance studied in the resurrection plant *Craterostigma plantagineum*. *Integrative and Comparative Biology*, v. 45, p.696–701, 2005.
- BEHNAM, B.; IUCHI, S.; FUJITA, M.; FUJITA, Y.; TAKASAKI, H.; OSAKABE, Y. Characterization of the promoter region of an *Arabidopsis* gene for 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase involved in dehydration-inducible transcription. *DNA Research*, v.20, p.315–324, 2013.
- BOYER, J. S. Cell enlargement and growth-induced water potentials. *Physiologia Plantarum*, v.73, p.311–316, 1988.
- BROWNE, J. A.; DOLAN, K. M.; TYSON, T.; GOYAL, K.; TUNNACLIFFE, A.; BURNELL, A. M. Dehydration-specific induction of hydrophilic protein genes in the anhydrobiotic nematode *Aphelenchus avenae*. *Eukaryotic Cell*, v.3, p.966–75, 2004.
- BUCKLEY TN, MOTT KA. 2013. Modelling stomatal conductance in response to environmental factors. *Plant, Cell & Environment* 36, 1691–1699.

- BUCKLEY, T. N.; MOTT, K. A.; FARQUHAR, G. D. 2003. A hydromechanical and biochemical model of stomatal conductance. *Plant, Cell & Environment* 26, 1767–1785.
- CALDEIRA, C. F.; BOSIO, M.; PARENT, B.; JEANGUENIN, L.; CHAUMONT, F.; TARDIEU, F. A hydraulic model is compatible with rapid changes in leaf elongation rate under fluctuating evaporative demand and soil water status. *Plant Physiology*, v.164, p.1718–1730, 2014
- CARVALHO, M.H.C. Drought stress and reactive oxygen species. Production, scavenging and signalling. *Plant Signal Behav*, v.3, p.156–165, 2013.
- CHAUMONT, F.; TYEMAN, S. D. Aquaporins: Highly Regulated Channels Controlling Plant Water Relations. *Plant Physiology*, v.164. p.1600-1618, 2014
- CHOAT, B.; BRODRIBB, T. J.; BRODERSEN, C. R.; DUURSMA, R. A.; LÓPEZ, R.; MEDLYN, B. E. Triggers of tree mortality under drought. *Nature*, v.558, p.531-539, 2018.
- CLAEYS, H.; INZÉ, D. *Plant Physiology*, v.162, p.1768–1779, 2013
- CVIKROVÁ, M.; GEMPERLOVÁ, L.; MARTINCOVÁ, O.; VANKOVÁ, R. Effect of drought and combined drought and heat stress on polyamine metabolism in proline over producing tobacco plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, v.73, p.7-15, 2013.
- DALE, J. E. The carbon relations of the developing leaf. Cambridge University Press, New York, p.239–266, 1985.
- DALE, J. E. The control of leaf expansion. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, v.39, p.267–295, 1988.
- DEUNER, S.; ALVES, J. D.; ZANANDREA, I.; GOULART, P. F. P.; SILVEIRA, N. M.; HENRIQUE, P. C.; MESQUITA, A. C. Stomatal behavior and components of the antioxidative system in coffee plants under water stress. *Scientia Agricola*, v.68, n.1, p.77-85, 2011.
- DINAKARA, C.; DJILIANOV, D.; BARTELS, D. Photosynthesis in desiccation tolerant plants: Energy metabolism and antioxidative stress defense. *Plant Science*, v.182, p.29-41, 2012.
- DOSS B.D.; ASHLEY, D.A.; BENNET, O.L. Effect of soil moisture regime on root distribution of warm season forage species. *Agronomy Journal*, v.52, n.10, p.569-572, 1960.
- DUBEY, R. S. Metal Toxicity, Oxidative stress and antioxidative defense system in plants. In: GUPTA, S. D. *Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants*. Enfield: Science Publishers, v.9, p.178-203, 2010.
- ENNAHLI, S.; EARL, H. J. Physiological limitations to photosynthetic carbon assimilation in

- cotton under water stress. *Crop Science*, v.45, p.2374–2382, 2005.
- ESAN, A. M.; MASISI, K.; DADA, F. A.; OLAIYA, C. O. Comparative effects of indole acetic acid and salicylic acid on oxidative stress marker and antioxidant potential of okra (*Abelmoschus esculentus*) fruit under salinity stress. *Scientia Horticulturae*, v.216, p.278–283, 2017.
- ESCALONA, J.M.; FLEXAS, J.; BOTA, J.; MEDRANO, H. Distribution of leaf photosynthesis and transpiration within grapevine canopies under different drought conditions. *Vitis*, v.42, p.57–64. 2003.
- FARIDUDDIN, Q.; VARSHNEY, P.; YUSUF, M.; AHMAD, A. Polyamines: potent modulators of plant responses to stress. *Journal of Plant Interactions*, v.8, p.1–16, 2013.
- FEDER, M.E.; HOFMANN, G.E. Heat-shock proteins, molecular chaperones, and the stress response: evolutionary and ecological physiology. *Annual Review of Physiology*, v.61, p.243–82, 1999.
- FERNANDEZ-GARCIA, N.; GARMA, J. G.; OLMOS, E. ROS as biomarkers in hyperhydricity. In: GUPTA, S.D. *Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants*. Enfield: Science Publishers, cap. 12, p. 249–274. 2010.
- FILIPPOU, P.; BOUCHAGIER, P.; SKOTTI, E.; FOTOPOULOS, V. Proline and reactive oxygen/nitrogen species metabolism is involved in the tolerant response of the invasive plant species *Ailanthus altissima* to drought and salinity. *Environmental and Experimental Botany*, v.97, p.1–10, 2014.
- FLEXAS, J.; BARBOUR, M.M.; BRENDDEL, O. Mesophyll diffusion conductance to CO₂: an unappreciated central player in photosynthesis. *Plant Science*, v.193, p.70–84, 2012.
- FLEXAS, J.; BARÓN, M.; BOTA, J. Photosynthesis limitations during water stress acclimation and recovery in the drought-adapted *Vitis* hybrid Richter-110 (*V. berlandieri* × *V. rupestris*). *Journal of Experimental Botany*, v.60, p.2361–2377, 2009.
- GALAU, G.A.; HUGHES, D.W.; DURE, L. Abscisic acid induction of cloned cotton late embryogenesis abundant (Lea) mRNAs. *Plant Molecular Biology*, v.7, p.155–70, 1986.
- GALLE, A.; FLOREZ-SARASA, I.; AOUOUAD, H.E.L.; FLEXAS, J. The Mediterranean evergreen *Quercus ilex* and the semi-deciduous *Cistus albidus* differ in their leaf gas exchange regulation and acclimation to repeated drought and re-watering cycles. *Journal of Experimental Botany*, v.62, p.5207–5216. 2011.
- GALLE, A.; FLOREZ-SARASA, I.; TOMAS, M.; POU, A.; MEDRANO, H.; RIBAS-CARBO, M.; FLEXAS, J. The role of mesophyll conductance during water stress and recovery in tobacco (*Nicotiana sylvestris*): acclimation or limitation? *Journal of*

- Experimental Botany, v.60, p.2379–2390, 2009.
- GALMÉS, J.; MEDRANO, H.; FLEXAS, J. Photosynthetic limitations in response to water stress and recovery in Mediterranean plants with different growth forms. *New Phytologist* v.175, p.81–93, 2007a.
- GALMÉS, J.; POU, A.; ALSINA, M.M.; TOMÁS, M.; MEDRANO, H.; FLEXAS, J. Aquaporin expression in response to different water stress intensities and recovery in Richter-110 (*Vitis* sp.): relationship with ecophysiological status. *Planta*, v.226, p.671–681, 2007b.
- GEWIN, V. Food: an underground revolution. *Nature*, v.466, p.552–553, 2010.
- GIL, A. C. Como elaborar projetos de pesquisa. 5. ed. São Paulo: Atlas, 2010. 200p.
- GONDIM, F. A.; GOMES FILHO, E.; MARQUES, E. C.; PRISCO, J. T. Efeitos do H₂O₂ no crescimento e acúmulo de solutos em plantas de milho sob estresse salino. *Revista Ciência Agronômica*, v.42, p.373–381, 2011. <https://doi.org/10.1590/S1806-66902011000200016>
- GUPTA, K.; DEY, A.; GUPTA, B. Plant polyamines in abiotic stress responses. *Acta Physiologiae plantarum*, v.35, p.2015–2036, 2013.
- HAND S. C.; MENZE, M. A.; TONER, M.; BOSWELL, L.; ANNU, D. M. LEA Proteins During Water Stress: Not Just for Plants Anymore. *Annual Review of Physiology*, v.73, P.115–134, 2011.
- HSIAO, T.C. Plant responses to water stress. *Annual Review of Plant Biology*, v.24, p.519–570, 1973.
- HUMMEL, I.; PANTIN, F.; SULPICE, R.; PIQUES, M.; ROLLAND, G.; DAUZAT, M.; CHRISTOPHE, A.; PERVENT.; M.; BOUTEILLÉ, M.; STITT, M. Arabidopsis plants acclimate to water deficit at low cost through changes of carbon usage: an integrated perspective using growth, metabolite, enzyme, and gene expression analysis. *Plant Physiology*, v.154, p.357–372, 2010.
- HUSSAIN, S. S.; ALI, M.; AHMAD, M.; SIDDIQUE, K.H.M. Polyamines: natural and engineered abiotic and biotic stress tolerance in plants. *Biotechnology Advances*, v.29, p.300311, 2011.
- ILLINGWORTH, C.; MAYER, M. J.; ELLIOTT, K.; HANFREY, C.; WALTON, N. J.; MICHAEL, A. J. The diverse bacterial origins of the Arabidopsis polyamine biosynthetic pathway. *FEBS Letters*, v.549, p.26–30, 2003.
- IMAI, A.; AKIYAMA, T.; KATO, T.; SATO, S.; TABATA, S.; YAMAMOTO, K.T.; TAKAHASHI, T. Spermine is not essential for survival of Arabidopsis. *FEBS Letters*, v.556, p.148–152, 2004.

- ITURRIAGA, G.; GAFF, D. F.; ZENTELLA, R. New desiccation-tolerant plants including a grass, in the central highlands of Mexico, accumulate trehalose. *Australian Journal of Botany*, v.48, p.153–158, 2000.
- JALES FILHO, R. C.; MELO, Y. L.; VIÉGAS, P. R.; OLIVEIRA, A. P. D. S.; ALMEIDA NETO, V. E. D.; FERRAZ, R. L. D. S. MELO, A. S. D. Salicylic acid and proline modulate water stress tolerance in a traditional variety of cowpeas. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, v.27, p.18-25, 2022.
- JOLIOT, P.; JOHNSON, G.N. Regulation of cyclic and linear electron flow in higher plants. *Proc Natl Acad Sci*, v.108, p.13317–13322, 2011.
- JUNIOR, S. G. J.; LUCENA, E. M. P. de. Alterações morfofisiológicas e metabólitos secundários produzidos por feijoeiros submetidos ao estresse hídrico: uma revisão integrativa. *Research, Society and Development*, v.11, p.e445111436506-e445111436506, 2022.
- KAWASE, M.; HANBA, Y. T.; KATSUHARA, M. The photosynthetic response of tobacco plants overexpressing ice plant aquaporin McMIPB to a soil water deficit and high vapor pressure deficit. *Journal of Plant Research*, v.126, p.517–527, 2013.
- KHAN, H. A.; ZIAF, K.; AMJAD, M.; IQBAL, Q. Exogenous application of polyamines improves germination and early seedling growth of hot pepper. *Chilean Journal of Agricultural Research*, v.72, p.429-433, 2012.
- KIM, J.S.; MIZOI, J.; KIDOKORO, S.; MARUYAMA, K.; NAKAJIMA, J.; NAKASHIMA K.; MITSUDA, N.; TAKIGUCHI, Y.; OHME-TAKAGI, M.; KONDOU, Y. Arabidopsis growth-regulating factor7 functions as a transcriptional repressor of abscisic acid- and osmotic stress-responsive genes, including DREB2A. *Plant Cell*, v.24, p.3393–3405, 2012.
- KOTAKIS, C.; THEODOROPOULOU, E.; TASSIS, K.; OUSTAMANOLAKIS, C.; LOANNIDIS, N. E.; KOTZABASIS, K. Putrescine, a fastacting switch for tolerance against osmotic stress. *Journal of Plant Physiology*, v.171, p.48-51, 2014
- KRISHNAN, A.; PEREIRA, A. Integrative approaches for mining transcriptional regulatory programs in Arabidopsis. *Brief Funct Genomics Proteomics*, v.7, p.264–274, 2008.
- 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, p.165–175, 2013.
- LAMBERS, H.; CHAPIN, F.S.; PONS, T.L. *Plant physiological ecology*, 2nd edn. New York: Springer. 2008.
- LAWLOR, D.W. Genetic engineering to improve plant performance under drought: physiological evaluation of achievements, limitations, and possibilities. *Journal of*

- Experimental Botany, v.64, p.83–108, 2013.
- LI, Y.; VAN DEN ENDE, W.; ROLLAND, F. Sucrose induction of anthocyanin biosynthesis is mediated by DELLA. *Molecular Plant*, v.7, p.570-572 2014.
- LISAR, S. Y. S.; MOTAFAKKERAZAD, R.; HOSSAIN, M. M.; RAHMAN, I. M. M. Water stress in plants: Causes, effects and responses. In: Rahman, I. M. M. (ed.) *Water stress*. Rijeka: INTECH, 2012. p.1-14.
- LOCKHART, J.A. An analysis of irreversible plant cell elongation. *Journal of Experimental Botany*, v.8, p.264–275, 1965.
- LUYCKX, J.; BAUDOUIN, C. Trehalose: an intriguing disaccharide with potential for medical applications in ophthalmology. *Journal of Clinical Ophthalmology*, v.5, p.577–581, 2011.
- LV, W.T.; LIN, B.; ZHANG, M.; HUA, X.J. Proline Accumulation Is Inhibitory to Arabidopsis Seedlings during Heat Stress. *Plant Physiology*, vol. 156, p. 1921–1933, August 2011.
- MAGAZU, S.; MIGLIARDO, F.; BENEDETTO, A.; LA TORRE, R.; HENNET, L. Bio-protective effects of homologous disaccharides on biological macromolecules. *European Biophysics Journal*, v.41, p.361–367, 2012.
- MARIJUAN, M.P.; BOSCH, S.M. Ecophysiology of invasive plants: osmotic adjustment and antioxidants. *Trends in Plant Science*, v.18, p.660-666, 2013.
- MCLAUGHLIN, J.E.; BOYER, J.S. Glucose localization in maize ovaries when kernel number decreases at low water potential and sucrose is fed to the stems. *Ann Bot*, v.94, p.75–86, 2004.
- MENZE, M. A.; HAND, S.C. How do animal mitochondria tolerate water stress? *Communicative & Integrative Biology*, v.2, p.428–30, 2009.
- MINGUET, E.G.; VERA-SIRERA, F.; MARINA, A.; CARBONELL, J.; BLAZQUEZ, M.A. Evolutionary diversification in polyamine biosynthesis. *Molecular Biology and Evolution*, v.25, p.2119–2128, 2008.
- MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant in Science*, v. 9, p. 405-410, 2002.
- MULLER, B.; PANTIN, F.; GÉNARD, M.; TURC, O.; FREIXES, S.; PIQUES, M.; GIBON, Y. Water deficits uncouple growth from photosynthesis, increase C content, and modify the relationships between C and growth in sink organs. *Journal of Experimental Botany*, v.62, p.1715–1729, 2011.
- MURATA, N., TAKAHASHI, S., NISHIYAMA, Y., & ALLAKHVERDIEV, S.

- MAZZAFERA, P. Estresse hídrico e consequências na composição das sementes de café e qualidade da bebida. In: Garcia Salva, TJ; Guerreiro Filho. *KENIA DE CARVALHO*, 59, 2013.
- NIKINMAA, E.; HÖLTTÄ, T.; HARI, P.; KOLARI, P.; MÄKELÄ, A.; SEVANTO, S.; VESALA T. Assimilate transport in phloem sets conditions for leaf gas exchange. *Plant Cell and Environment*, v.36, p.655–669, 2013.
- NOCTOR, G.; MHAMDI, A.; FOYER, C.H. The Roles of Reactive Oxygen Metabolism in Drought: Not So Cut and Dried. *Plant Physiology*, v.164, p.1636–1648, April 2014.
- NONAMI, H.; WU, Y.; BOYER, J. S. Decreased growth-induced water potential (a primary cause of growth inhibition at low water potentials). *Plant Physiology*, v.114, p.501–509, 1997
- OSAKABE, K.; OSAKABE, Y.(2012).“Plant light stress, ”in *Encyclopaedia of Life Sciences*, ed.S.A. Robinson (London: Nature Publishing Group).
- PALTA, J. A.; CHEN, X.; MILROY, S. P.; REBETZKE, G. J.; DRECCER, M. F.; WATT, M. Large root systems: are they useful in adapting wheat to dry environments. *Functional Plant Biology*, v.38, p.347–354, 2011.
- PASSIOURA, J. Phenotyping for drought tolerance in grain crops: when is it useful to breeders? *Functional Plant Biology*, v.9, p.851–859, 2012.
- PÉREZ-PÉREZ, M.E.; LEMAIRE, S. D. CRESPO, J. L. Reactive Oxygen Species and Autophagy in Plants and Algae1. *Plant Physiology*, v.160, p.156–164, September 2012.
- POU, A.; MEDRANO, H.; FLEXAS, J.; TYERMAN, S.D. A putative role for TIP and PIP aquaporins in dynamics of leaf hydraulic and stomatal conductances in grapevine under water stress and re-watering. *Plant Cell & Environment*, v.36, p.828–843, 2013.
- RAGHAVENDRA, A. S., GONUGUNTA, V. K., CHRISTMANN, A., & GRILL, E. ABA perception and signalling. *Trends in plant science*,v. 15, n.7, p.395-401, 2010.
- REIS, A. D. P; CARVALHO, R. F; COSTA, I. B; GIRIO, R. J. S; GUALBERTO, R; SPERS, R. C; GAION, L. A. Hydrogen peroxide is involved in drought stress long-distance signaling controlling early stomatal closure in tomato plants. *Brazilian Journal of Biology*, n;82: e267343, 2022.
- REUSCHER S.; AKIYAMA, M.; MORI, C.; AOKI, K.; SHIBATA, D.; SHIRATAKE, K. Genome-Wide Identification and Expression Analysis of Aquaporins in Tomato. *PLoS ONE*, v.8, 11p, 2013.
- RHODES, D.; HANSON, A. D. Quaternary ammonium and tertiary sulfonium compounds in higher plants. *Annual Review in Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, v.44, p.

- 357-384, 1993.
- ROBAGLIA, C.; THOMAS, M.; MEYER, C. Sensing alimentar e do estado de energia em SnRK1 e quinases TOR . *Current Opinion in Plant Biology*, v.15, p.301-307, 2012.
- ROBERTS, S. C.; JIANG, Y.Q.; JARDIM, A.; CARTER, N.S.; HEBY. O.; ULLMAN, B. Genetic analysis of spermidine synthase from *Leishmania donovani*. *Molecular and Biochemical Parasitology*, v.115, p.217–226, 2001.
- SANTOS, A. B.; MAZZAFERA, P. Aquaporins and the control of the water. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, v.25, p.79-93, 2013.
- SANTOS, A. R. dos; MELO, Y. L.; OLIVEIRA, L. F. de; CAVALCANTE, I. E.; FERRAZ, R. L. de S.; SÁ, F. V. da S.; LACERDA, C. F. de; MELO, A, S. de. Exogenous silicon and proline modulate osmoprotection and antioxidant activity in cowpea under drought stress. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, v.22, p.1-8, 2022.
- SANTOS, C. C.; LIMA, N. M.; SARACHO, L. C. D. S.; SCALON, S. D. P.; VIEIRA, M. D. C. Salicylic acid alleviates the water stress on photochemical apparatus and quality of *Schinus terebinthifolia* seedlings. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, v.26, p.747-752, 2022.
- SHARMA, D. K.; DUBEY, A. K.; SRIVASTAV, M.; SINGH, A. K.; SAIRAM, R. K.; PANDEY, R. N.; DAHUJA, A.; KAUR, C. Effect of putrescine and paclobutrazol on growth, physiochemical parameters, and nutrient acquisition of salt-sensitive citrus rootstock Karna khatta (*Citrus karna* Raf.) under NaCl stress. *Journal of Plant Growth Regulation*, v.30, p.301-311, 2011.
- SHARMA, P.; DUBEY, R. S. Modulation of nitrate reductase activity in rice seedlings under aluminium toxicity and water stress: role of osmolytes as enzyme protectant. *Journal of Plant Physiology*, v.162, p.854-862, 2005.
- SHEN, J.L., LI, C.L., WANG, M., HE, L.L., LIN, M.Y., CHEN, D.H. and ZHANG, W., 2017. Mitochondrial pyruvate carrier 1 mediates abscisic acid-regulated stomatal closure and the drought response by affecting cellular pyruvate content in *Arabidopsis thaliana*. *BMC Plant Biology*, v.17, n.1, p. 217. <http://dx.doi.org/10.1186/s12870-017-1175-3> PMID:29166881.
- SILVA, A. A. R. D. (2022). *Ácido salicílico na indução à tolerância da gravioleira ao estresse salino*. 116f. Tese (Doutorado em Engenharia Agrícola). Universidade Federal de Campina Grande. Campina Grande, 2022.
- SILVA, A. A. R.; LIMA, G. S. de; AZEVEDO, C. A. V. de; VELOSO, L. L. S. A.; GHEYI, H. R. Salicylic acid as an attenuator of salt stress in soursop. *Revista Caatinga*, v.33,

- p.1092-1101, 2020.
- SILVA, A.A.R.; LIMA, G.S.; AZEVEDO, C.A.V.; CAPITULINO, J.D.; GHEYI, H.R.; SOARES, L.A.A. Multivariate analysis of soursop under salt stress and exogenous application of hydrogen peroxide. *Forest Science Revista Caatinga*, n.35, v.4, 2022. <https://doi.org/10.1590/1983-21252022v35n421rc>
- SILVA, F.A.; DIAS, M.S. FERNANDES, P.D.; MARCELINO, A.D.A.L.; LIMA, A.M.; PEREIRA, R.F.; BARBOSA, D.D.; SILVA, M.F.C.; SILVA, A.A.R.; SANTOS, R.C. Pyruvic acid as attenuator of water deficit in cotton plants varying the phenological stage. *Brazilian Journal of Biology*, v.83, 2023. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.272003>
- SINCLAIR, T.R.; MESSINA, C.D.; BEATTY, A.; SAMPLES, M. Assessment across the United States of the benefits of altered soybean drought traits. *Agronomy Journal*, v.102, p.475–482, 2010.
- SKIRYCH, A.; INZE, D. More from less: plant growth under limited water. *Current Opinion in Biotechnology*, v.21, p.197–203, 2010.
- SOUSA, J. T. M. de; SOUSA, G. G. de; SILVA, E. B. da; SILVA JUNIOR, F. B. da; VIANA, T. V. de A. Physiological responses of peanut crops to irrigation with brackish waters and application of organo-mineral fertilizers. *Revista Caatinga*, v.34, p.682-691, 2021a.
- SOUZA, L. DE P.; NOBRE, R. G.; FATIMA, R. T.; PIMENTA, T. A.; DINIZ, G. L.; BARBOSA, J. L. Morfofisiologia e qualidade de porta-enxerto de cajueiro sob peróxido de hidrogênio e estresse salino. *Revista Brasileira de Agricultura Irrigada*, v.13, p.3477-3486, 2019. <https://doi.org/10.7127/RBAI.V13N301082>
- TAIZ, L., ZEIGER, E., MOLLER, I.M.; MURPHY, A., 2017. *Fisiologia e desenvolvimento vegetal*. 6. ed. Porto Alegre: Artmed. 858p.
- TAKAHASHI, T.; KAKEHI, J. I. Polyamines: ubiquitous polycations with unique roles in growth and stress responses. *Annals of Botany*, v.105, p.1-6, 2010.
- TANG, A. C.; BOYER J. S. Growth-induced water potentials and the growth of maize leaves. *Journal of Experimental Botany*, v.53, p.489–503, 2002.
- TANG, A. C.; BOYER J. S. Xylem tension affects growth-induced water potential and daily elongation of maize leaves. *Journal of Experimental Botany*, v.59, p.753–764, 2008.
- TARDIEU, F. Any trait or trait-related allele can confer drought tolerance: just design the right drought scenario. *Journal of Experimental Botany*, v.63, p.25–31, 2012
- TARDIEU, F.; GRANIER, C.; MULLER, B. Water deficit and growth. Co-ordinating processes without an orchestrator? *Current Opinion in Plant Biology*, v.14, p.283–289.

- 2011.
- TARDIEU, F.; PARENT, B.; SIMONNEAU, T. Control of leaf growth by abscisic acid: hydraulic or non-hydraulic processes? *Plant, Cell & Environment*, v.33, p.636–647, 2010.
- TARDIEU, F.; TUBEROSA, R. Dissection and modelling of abiotic stress tolerance in plants. *Current Opinion in Plant Biology*, v.13, p.206–212, 2010.
- THAKUR, M.; BHATTACHARYA, S.; KHOSLA, P. K.; PURI, S. Improving production of plant secondary metabolites through biotic and abiotic elicitation. *Journal of Applied Research on Medicinal and Aromatic Plants*, v. 12, p. 1-12, 2019.
- TOMÁS, M.; FLEXAS, J.; COPOLOVICI, L.; GALMÉS, J.; HALLIK, L.; MEDRANO, H.; RIBAS-CARBÓ, M.; TOSENS, T.; VISLAP, V.; NIINEMETS, Ü. Importance of leaf anatomy in determining mesophyll diffusion conductance to CO₂ across species: quantitative limitations and scaling up by models. *Journal of Experimental Botany* 64, 2269–2281, 2013.
- TOSENS, T.; NIINEMETS, U.; VISLAP, V.; EICHELMANN, H.; CASTRO-DÍEZ, P. Developmental changes in mesophyll diffusion conductance and photosynthetic capacity under different light and water availabilities in *Populus tremula*: how structure constrains function. *Plant Cell & Environment*, v.35, p.839–856, 2012.
- URANO, K.; HOBBO, T.; SHINOZAKI, K. Arabidopsis ADC genes involved in polyamine biosynthesis are essential for seed development. *FEBS Letters*, v.579, p.1557–1564, 2005.
- VADEZ, V.; KHOLOVA, J.; MEDINA, S.; KAKKERA, A.; ANDERBERG, H. Transpiration efficiency: new insights into an old story. *Journal of Experimental Botany*, v.64, p.60-73, 2014.
- VADEZ, V.; SOLTANI, A.; KRISHNAMURTHY, L.; SINCLAIR, T. R. Modelling possible benefit of root related traits to enhance terminal drought adaption of chickpea. *Field Crops Research*, v.137, p.108–115, 2012.
- VAN DEN ENDE, W. Fructans multifuncionais e oligossacarídeos rafinose família. *Planta Science*, v.4, 247-264, 2013.
- VERBRUGGEN, N.; HERMANS, C. Proline accumulation in plants: a review. *Amino Acids*, v.35, p.753-759, 2008.
- WALTER, A.; SILK, W. K.; SCHURR, U. Environmental effects on spatial and temporal patterns of leaf and root growth. *Annual Review of Plant Biology*, v.60, p.279–304, 2009.
- XIONG, Y.; MCCORMACK, M.; LI, L.; SALÃO, Q.; XIANG, C.; SHEEN, J. Glucose-TOR sinalização reprograma o transcriptoma e ativa meristemas. *Nature*, v.496, v.181-186, 2013.