

# ADAPTAÇÕES METABÓLICAS, MOLECULARES E GENÉTICAS DAS CULTURAS AGRÍCOLAS ÀS MUDANÇAS CLIMÁTICAS

*Data de aceite: 03/06/2024*

**Juliana Lopes Souza**

**RESUMO:** A água é um dos elementos mais limitantes para o desenvolvimento das culturas agrícolas. Entretanto, as plantas possuem mecanismos desenvolvidos evolutivamente para tolerar períodos de déficit hídrico ou até mesmo o crescimento em zonas áridas. Esses mecanismos de sobrevivência buscam a manutenção do turgor celular, ajuste osmótico, menor perda de água e aumento na eficiência no uso. E podem ocorrer devido à síntese diferencial de compostos do metabolismo secundário, seja pela ativação de genes ou pela expressão de poliploidia. Entre os compostos secundários, os fenóis apresentam importante papel na defesa contra o estresse hídrico. Neste capítulo serão abordados os principais mecanismos de adaptabilidade e tolerância ao estresse hídrico relacionados ao metabolismo secundário e a ação de compostos fenólicos. **PALAVRAS-CHAVE:** estresses abióticos, metabolismo secundário, tolerância.

As previsões de mudanças climáticas indicam a intensificação e expansão de áreas acometidas pela seca, afetando a produtividade e capacidade de sobrevivência de diversas culturas vegetais (Dai, 2013; Huang et al., 2016). As limitações para a produção agrícola nessas condições climática adversas são ocasionadas devido aos estresses abióticos impostos às plantas. Os estresses são caracterizados como condições climáticas adversas ao desenvolvimento normal das plantas, como a indisponibilidade de água, temperaturas extremas ou altas concentrações de sais. No entanto, esses organismos desenvolveram evolutivamente mecanismos para tolerar tais condições. A compreensão sobre a base molecular da resposta vegetal a condições ambientais adversas é aplicada para a sustentabilidade e melhorias das culturas agrícolas. Diversos genes, rotas metabólicas e adaptações fisiológicas estão relacionados a tolerância das plantas à seca.

## EFEITOS DO ESTRESSE HÍDRICO NAS PLANTAS

O estresse hídrico, em nível celular nas plantas, força a redução do potencial hídrico intercelular e, para isso, as plantas estimulam a produção de solutos no citosol e matrizes extracelulares. Portanto, em toda a planta, a seca afeta o metabolismo, crescimento e desenvolvimento (Su *et al.*, 2013). Além disso, a seca afeta a homeostase iônica nas células, ocasionando o conseqüente fechamento de estômatos que causa a redução das taxas de transpiração e fotossíntese. Logo, as plantas apresentam um decréscimo na expansão foliar e senescência foliar prematura (Pessarakli, 2005).

Nos tecidos, o desequilíbrio entre produção e gasto de elétrons gera inibição da atividade fotossintética e proporciona a produção de espécies reativas de oxigênio (ERO), como o peróxido de hidrogênio ( $H_2O_2$ ) e o radical hidroxila ( $OH^-$ ) (Peltzer, Dreyer e Polle, 2002). Respostas fotossintéticas à seca afetam muitos eventos metabólicos como síntese de açúcares, eliminação de EROs por atividade antioxidante e produção hormônios (Pinheiro e Chaves, 2011). As plantas lidam com a seca ao iniciar atividades nos tecidos como a indução da expressão de genes de tolerância, produção de osmólitos antioxidantes e ativação de algumas enzimas.

Com o déficit hídrico, à medida que o solo seca, seu potencial matricial se torna mais negativo. As plantas conseguem continuar a absorver água se o seu potencial hídrico for menor (mais negativo) que o potencial do solo. Para isso, as plantas possuem o mecanismo de ajuste osmótico com o acúmulo de solutos nas células. No citosol são acumulados os solutos compatíveis, ou osmólitos, como a prolina e nos vacúolos há aumento de concentração de íons. Isso ocorre devido à sensibilidade de enzimas no citosol à concentração de íons. Assim, permite-se a redução do potencial hídrico celular sem perda em turgor ou volume celular. O ajuste osmótico é uma característica importante para o retardo de danos por desidratação em ambientes com disponibilidade de água limitada através da manutenção do turgor e condutância estomática, o que leva a manutenção da taxa fotossintética crescimento (Taiz *et al.*, 2017).

A inibição no crescimento vegetativo pela seca é atribuída primordialmente ao status hídrico reduzido, que é medido pelo conteúdo relativo de água ou pelo potencial hídrico. Ambos são bons indicadores do status hídrico em plantas em relação à tolerância à seca. O conteúdo relativo de água mede o conteúdo volumétrico de água nas folhas relativo à concentração de água em pressão de turgor máxima. Quando o conteúdo relativo de água atinge 70% depois do estresse hídrico, o processo de fotossíntese é reduzido. O potencial hídrico foliar no ponto de perda de turgor é definido como o potencial hídrico do solo tão baixo que a planta não consegue absorver água suficiente para se recuperar da murcha, atingindo o ponto de murcha permanente. Várias espécies fecham os estômatos antes de o potencial hídrico foliar tornar-se menos negativo que o ponto de perda de turgor, permitindo a sobrevivência com a água armazenada, que é lentamente transpirada com a baixa condutância após o fechamento dos estômatos (Bartlett, Scoffoni e Sack, 2012).

Além desse mecanismo, os fitormônios possuem função vital na tolerância à seca. Geralmente, quando o conteúdo de ABA e etileno aumentam, o estresse hídrico limita a produção de auxinas. As auxinas possuem uma função importante na tolerância à seca pela indução da proliferação do crescimento do sistema radicular. ABA está ligado a regulação de vários genes relacionados ao estresse hídrico, além de controlar a abertura de estômatos pela relação entre o seu conteúdo e no xilema e a condutância estomática (Ashraf e Harris, 2013; Taiz *et al.*, 2017).

## IMPACTO DO ESTRESSE HÍDRICO NA NUTRIÇÃO E FOTOSÍNTESE

A redução no crescimento devido ao estresse hídrico também é atribuída à redução na absorção de nutrientes e redistribuição (Aranda *et al.*, 2012). Nutrientes como nitrogênio, fósforo, potássio e cálcio são essenciais para o crescimento das plantas, atividades metabólicas e manutenção da integridade de membranas. A redução da absorção de nutrientes em plantas sob estresse hídrico pode estar relacionada à redução da taxa de transpiração e menor solubilidade de nutrientes em pouca quantidade de água disponível no solo. O déficit nutricional causa várias alterações fisiológicas, como distúrbios metabólicos, resultando em redução do crescimento ou morte de órgãos vegetais, como folhas (Ashraf, 2010). O crescimento das plantas sob déficit hídrico também é reduzido devido ao balanço de carbono, que é amplamente baseado na performance fotossintética. No entanto, a primeira reação induzida pelo estresse hídrico é o fechamento estomático para preservar água. A regulação estomática possui função vital na regulação do status hídrico das plantas (Aranda *et al.*, 2012). O fechamento parcial ou completo dos estômatos é a causa principal na assimilação de CO<sub>2</sub> devido a redução de entrada de CO<sub>2</sub> nos locais de carboxilação nas folhas (Flexas *et al.*, 2014).

A redução da entrada de CO<sub>2</sub> devido ao fechamento dos estômatos leva à elevada excitação dos centros de reação do fotossistema II e a formação de espécies reativas de oxigênio (Ashraf e Harris, 2013). Produção em excesso de EROs é prejudicial à lipídeos, proteínas e ácidos nucleicos, cuja oxidação pode levar a efeitos danosos como inibição enzimas, degradação de clorofila, danos à integridade de membranas, danos à funções de organelas e redução da fixação e carbono e metabolismo (Ashraf, 2010). Os fotossistemas I e II do cloroplasto são os principais alvos de EROs (Foyer e Shigeoka, 2011). As plantas respondem com sistemas de defesa antioxidantes enzimáticos e não-enzimáticos contra a produção e os efeitos danosos de EROs como resposta ao estresse hídrico (Sairam *et al.*, 2011). Durante a seca, EROs possuem dupla função, como um produto tóxico, mas também como molécula sinalizadora para mecanismos de defesa e tolerância.

## MECANISMOS DE DEFESA DAS PLANTAS CONTRA O ESTRESSE HÍDRICO

Durante a seca, EROs possuem dupla função, como um produto tóxico, mas também como molécula sinalizadora para mecanismos de defesa e tolerância. Como defesa contra esses oxigênios tóxicos, as plantas possuem enzimas antioxidantes como superóxido dismutase, catalase, ascorbato peroxidase, glutatona redutase, glutatona peroxidase, monodeidroascorbato redutase, deidroascorbato redutase e glutatona-S-transferase, e sistemas de defesa antioxidante não enzimáticos, como ácido ascórbico, glutatona, compostos fenólicos e aminoácidos não proteicos (Tuteja e Gill, 2014; Verslues *et al.*, 2006).

Os polifenóis, compostos fenólicos originados a partir da via biossintética do fenilpropanóide, estão relacionados às adaptações das plantas a estresses abióticos e bióticos. Os polifenóis participam na defesa contra ERO, possuindo forte atividade antioxidante e, portanto, são produzidos em quase todas as situações de estresse ambiental quando as reações fotossintéticas são afetadas, por meio do estímulo da fenilalanina amônia liase e outras enzimas importantes (Frei *et al.*, 2010; Oh, Trick e Rajashekar, 2009).

Plantas de alface expostas a estresse hídrico moderado apresentaram resposta significativa na concentração total de compostos fenólicos e capacidade antioxidante (Eichholz *et al.*, 2014; Oh, Carey e Rajashekar, 2010). Em termos de compostos fenólicos específicos, o ácido chicórico (dominante entre os ácidos fenólicos) tende a acumular enquanto os níveis de ácido clorogênico e ácido cafeico permanecem inalterados (Oh, Carey e Rajashekar, 2010). Outro estudo indica aumento significativo nos limites de ácido cafeico, caftarico, chicórico e rutina (Galieni *et al.*, 2015) i.e. no phosphorus fertilization (0\_P. Isso pode estar relacionado ao aumento na lignificação da parede celular, que ocorre sob diversos estresses bióticos e abióticos, e o acúmulo de polifenóis na parede celular é um importante aspecto das respostas de tolerância/defesa relacionadas à lignificação (Terzi *et al.*, 2013).

Em oliveiras, *Cuminum cyminum* L. e *Withania somnifera* Dun. um aumento no conteúdo de polifenol pode ser estimulado ao se aplicar déficit hídrico durante toda a estação (Bettaieb *et al.*, 2011; Bettaieb Rebey *et al.*, 2012; Gómez-Rico, Salvador e Fregapane, 2009; Kannan e Kulandaivelu, 2011) based on the measurement of the stem water potential (SWP. Em *Trachyspermum ammi* L. observou-se o maior conteúdo de fenóis totais com 60% da capacidade de campo do que em 100% (Azhar *et al.*, 2011). Resultados similares foram observados em *Prunella vulgaris* L., folhas de plântulas de triticale, e brotos e raízes de *Hypericum brasiliense* Choisy (Abreu e Mazzafera, 2005; Chen *et al.*, 2011; Hura, Hura e Grzesiak, 2009).

A via biossintética de flavonoides, outro grupo de compostos fenólicos, é favorecida pela restrição hídrica, principalmente em videiras (Stefanelli, Goodwin e Jones, 2010). Em geral, um aumento em antocianinas nos frutos e vinho foi observado para videiras de

vinho tinto sujeitas a restrição hídrica independentemente do tempo e nível de estresse (Castellarin *et al.*, 2007; Esteban, Villanueva e Lissarrague, 2001). Isso está provavelmente relacionado a regulação positiva da atividade de chalcona sintase e flavonona-3-hidroxilase (enzimas importantes da via de flavonoides) em plantas sob estresse hídrico, resultando em maiores concentrações do conteúdo total de antocianina.

Em extratos de *Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze, fortes propriedades antioxidantes são atribuídas a flavanóis monoméricos (catequinas), epicatequina (EC), epigallocatequina (EGC) e outros ésteres galato, como epigallocatequina galato (EGCG) (Hernández, Alegre e Munné-Bosch, 2006). Esses resultados são consistentes com a identificação de flavan-3-ols, principalmente EGCG, como integrantes da bicamada lipídica, agindo como antioxidantes em membranas (Saffari e Sadrzadeh, 2004).

Plantas de *Cucumis sativus* L. expostas a diferentes regimes hídricos apresentaram aumento significativo em antocianina devido ao estímulo da hidroxilação, ao regular o gene que codifica sua enzima ou como resultado do aumento do acúmulo de açúcares (Castellarin *et al.*, 2007; Sonnenberg, Ndakidemi e Laubscher, 2013).

Além disso, variações genômicas, como a poliploidia podem apresentar importante função na sobrevivência das plantas às modificações climáticas, agindo na especiação e divergência evolutiva de angiospermas durante o tempo (Weiss-Schneeweiss *et al.*, 2013). Espécies poliploides podem apresentar maior atividade gênica, diversidade enzimática, acúmulo de biomassa e resistência melhorada a estresses bióticos e abióticos (Hegarty *et al.*, 2013; Schoenfelder e Fox, 2015).

As espécies poliploides podem apresentar alterações na concentração de hormônios, no conteúdo de metabólitos secundários, nas relações hídricas, na taxa de transpiração e na função estomática, na atividade fotossintética e na tolerância à estresses (Beest *et al.*, 2012). Há também a alteração na quantidade e qualidade de metabólitos secundários, como o aumento em alcaloides e terpenos. Essas plantas podem ainda apresentar menos estômatos, resultando em menor taxa respiratória e redução de perda de água pelas folhas, além de maior eficiência do uso de água.

A alopoliploidia, caracterizada pela combinação de dois ou mais genomas completos diferentes, proporcionou evolutivamente o surgimento de plantas mais adaptadas e com maior desenvolvimento quando comparadas aos genomas parentais (Chen, 2013; Sattler, Carvalho e Clarindo, 2016). Algumas plantas alopoliploides são mais ricas em compostos fenólicos e apresentam maior diversidade enzimática quando comparadas com aos parentais (Khlestkina, Röder e Salina, 2008). A produção de compostos híbridos em alopoliploides é explicada pelas modificações nos produtos pela interação dos dois genomas parentais. Ocorre uma complementação entre os genomas e a ação de fatores de limitação ou bloqueio de expressão em vias biossintéticas. Essa interação dos genomas leva ao aumento em produção de compostos importantes pela suplementação de passos da biossíntese ou a produção de novos compostos pela complementação da via biossintética (Dhawan e Lavania, 1996).

Em trigo, espécie conhecida pela alopoliploidia, foram estudadas as reações ao estresse hídrico em plantas tetra e hexaploides. As plantas hexaploides apresentaram o aumento mais expressivo em prolina, aminoácido associado à tolerância ao estresse. Entretanto, as plantas tetraploides apresentaram maior acúmulo de ABA, hormônio relacionado à tolerância a estresse e síntese de compostos fenólicos, menor redução do conteúdo relativo de água, maior acúmulo de carotenoides e maior estabilidade de membranas. Essas características conferiram uma melhor tolerância ao estresse hídrico em plantas tetraploides, evidenciando que a tolerância ao estresse envolve vários processos metabólicos e que a maior síntese de prolina não é suficiente para conferir essa tolerância (Chandrasekar, Sairam e Srivastava, 2000).

Outra espécie conhecida pela alopoliploidia, a triticales combina a alta produção e qualidade de grãos de trigo hexaploide com a tolerância à estresses do centeio (Chen, 2010). Sob condições de estresse hídrico, plantas de triticales apresentaram maior produção de compostos antioxidantes e prolina ao comparadas com plantas em condições ideais de desenvolvimento. Essa produção também foi maior ao comparada com cultivares de trigo sob estresse (Akbarian et al., 2011).

Como exemplo da influência na síntese de compostos fenólicos tem-se *Clarkia gracilis*, planta alotetraploide que apresenta flores violeta com um grande ponto vermelho escuro no centro das pétalas (Martins *et al.*, 2013). Nas duas espécies parentais, que são diploides, o gene que codifica a enzima diidroflavonol redutase (*Dfr*) está duplicado. Essa enzima catalisa compostos intermediários da via biossintética de antocianinas. As cópias são chamadas de *Dfr1* e *Dfr2*. Portanto, em *C. gracilis* existem duas cópias de cada um desses genes.

As duas cópias de *Dfr1* possuem um padrão de expressão diferente das cópias de *Dfr2*, ambas as cópias de *Dfr2* são expressas apenas na região da pétala correspondente ao ponto, enquanto as duas cópias de *Dfr1* são expressas pela pétala. As cópias de *Dfr1* também são expressas em momentos diferentes do que *Dfr2*. Enquanto *Dfr2* é expresso na fase inicial do desenvolvimento, *Dfr1* é expresso depois (Fig. 2). Essa diferença temporal indica dois momentos de expressão dos genes codificantes de enzimas da rota de antocianinas, o que significa que o ponto aparece durante o desenvolvimento inicial, antes da coloração de fundo (Martins *et al.*, 2013).

Alguns indivíduos dessa espécie não possuem o ponto em suas pétalas. Nesses indivíduos, não há expressão de *Dfr2* na região do ponto, mas *Dfr1* permanece sendo expresso pela pétala. Isso demonstra que a expressão de *Dfr2* é necessária para a formação do ponto. A coloração diferencial, no entanto, é determinada pela expressão do gene *F3'h* durante o desenvolvimento do ponto, enquanto não há expressão do gene *F3'5'h*. *F3'h* converte o precursor diidrokaempferol (DHK) em diidroquercetina (DHQ), que é eventualmente transformando em pigmentos de antocianina vermelhos. *F3'5'h*, por sua vez, transforma DHK em diidromiricetina (DHM), que é transformada em pigmentos

de antocianina violeta. A ação diferencial das duas cópias de *Dfr* no ponto e no restante da pétala indica que a duplicação desse gene favoreceu o aparecimento do ponto evolutivamente (Martins *et al.*, 2013).

A autopoliploidia consiste na multiplicação do mesmo genoma. O aumento na ploidia nuclear pode causar alterações anatômicas e estruturais como tamanho das folhas, densidade estomática, tamanho das células e número de cloroplastos por célula. (Soltis *et al.*, 2015). Os efeitos da poliploidia influenciam na atividade bioquímica e fisiológica das plantas, como a fotossíntese líquida, transpiração, atividade enzimática, transporte fotossintético de elétrons e expressão isoenzimática (Beest *et al.*, 2012). A multiplicação da combinação alélica permite que poliploides produzam enzimas híbridas e, portanto, podem apresentar maior diversidade enzimática, resultando em maior adaptabilidade e homeostase (Soltis e Soltis, 2012). O aumento na atividade enzimática, diversidade isoenzimática e alterações em perfis de flavonoides podem levar ao aumento em produção e em aspectos qualitativos na biossíntese de compostos secundários. Existe uma correlação positiva entre a concentração de óleos essenciais e a ploidia de algumas plantas estudadas (Lavania, 1988; Lavania *et al.*, 2012).

Como em autopoliploides a base genética é a mesma, mas duplicada, quando há aumento na produção de metabólitos é decorrente da multiplicação do número de genes. Em autotetraploides de *Briza media* observou-se diferentes flavonoides isomerases e maior estabilidade ao calor do que o observado nos diploides (Murray e Williams, 1973, 1976). Em *Plox drummondii*, autopoliploides apresentaram 14 flavonoides não observados em plantas diploides, ao mesmo tempo em que 8 flavonoides presentes em plantas diploides não foram identificados em autopoliploides (Levy, 1976).

As diferenças no perfil metabólico de autopoliploides baseado apenas na multiplicação do genoma é interpretado como decorrente das perturbações nos mecanismos metabólicos que regulam a biossíntese de compostos individuais. A perda de compostos do metabolismo diploide em plantas autopoliploides é explicada pela repressão funcional de genes estruturais - e o ganho de compostos em autopoliploides pela não repressão de genes estruturais anteriormente silenciados (Levy, 1976).

Em plantas de *Echinacea purpurea* (L.) a indução de poliploidia resultou em redução na densidade estomática, podendo indicar uma maior eficiência no uso de água, e houve aumento no número de cloroplastos, quantidade de clorofila, carotenóides, ácido chicórico e clorogênico. As alterações de ploidia também levaram a um desenvolvimento mais lento e redução na eficiência de transporte de elétrons no fotossistema II nessa espécie (Abdoli, Moieni e Naghdi Badi, 2013).

As plantas poliploides, tanto alo quanto autopoliploides, por serem geralmente mais tolerantes ao estresse hídrico expandem-se para ambientes mais secos e quentes. Em *Lonicera japonica*, a duplicação do número de cromossomos resultou em maior resistência ao estresse hídrico (Li *et al.*, 2009). Essa resistência foi evidenciada pela maior

taxa fotossintética em plantas tetraploides dessa espécie e sugere uma maior taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> por unidade de área foliar. Além disso, apesar de os indivíduos diploides terem apresentado mecanismos de retardo do estresse hídrico ao fecharem os estômatos, as plantas tetraploides foram menos afetadas pelo estresse. Os indivíduos tetraploides apresentaram menor área foliar e, portanto, menor transpiração, ainda mantendo uma maior quantidade de estômatos abertos e favorecendo a atividade fotossintética. A taxa fotossintética também foi influenciada pela poliploidia em folhas de *Phlox drummondii* (Vyas *et al.*, 2007). O fechamento estomático é uma das consequências mais limitantes à fotossíntese em plantas sob estresse hídrico.

Além de alo e autopoliploidia, a multiplicação do genoma também ocorre por endopoliploidia, condição em que somente certas células, em um organismo diploide quanto aos demais aspectos, são poliploides. Estimulada por vários estresses, incluindo o estresse hídrico, a endopoliploidia está relacionada à via pentose-fostato, na qual são produzidos o NADPH como agente redutor e compostos gerais de biossíntese. Essa via é importante para o desenvolvimento normal de plantas, mas também como resposta ao estresse oxidativo. Principalmente para os compostos da via pentose-fostato usados na via do chiquimato para a produção de metabólitos de defesa, como flavonoides e antocianinas. Além disso, a formação de espécies reativas de oxigênio pode induzir a produção de prolina, que juntamente com a via pentose-fosfato estimula a produção de compostos fenólicos (Scholes e Paige, 2015).

Considerando-se que a poliploidia representa uma expressão gênica diferencial, seja pela interação entre os genes ou o aumento da expressão pelo genoma multiplicado, alterações bioquímicas e fisiológicas podem ocorrer em comparação aos genótipos parentais. Essas alterações podem levar ao aumento ou supressão da síntese de compostos fenólicos devido a atividades enzimáticas, mudanças na taxa fotossintética, entre outros. A síntese de compostos fenólicos também é estimulada pela influência de estresses ambientais. O estresse hídrico induz a formação de compostos fenólicos, que possuem atividade antioxidante, para a defesa contra espécies reativas de oxigênio e ocorre a regulação de enzimas como fenilalanina amônia liase, chalcona sintase e flavonona-3-hidroxilase que participam do processo.

A resposta adaptativa das plantas ao estresse hídrico, em face das mudanças climáticas, é um fenômeno complexo, envolvendo uma gama de respostas metabólicas, moleculares e genéticas complexas. Dentre essas respostas, a síntese diferencial de compostos do metabolismo secundário, está entre as principais adaptações estudadas. Tanto a indução da produção de polifenóis quanto a poliploidia representam respostas significativas ao estresse hídrico, conferindo às plantas vantagens em termos de resistência e sobrevivência. Esse conhecimento destaca a plasticidade das plantas em face aos fenômenos ambientais e indicam rotas promissoras em termos de engenharia genética e seleção de culturas agrícolas mais resilientes em um contexto de mudanças climáticas em constante evolução.

## REFERÊNCIAS

ABDOLI, M.; MOIENI, A.; NAGHDI BADI, H. Morphological, physiological, cytological and phytochemical studies in diploid and colchicine-induced tetraploid plants of *Echinacea purpurea* (L.). *Acta Physiologiae Plantarum*, v. 35, n. 7, p. 2075–2083, 2013.

ABREU, I. N. DE; MAZZAFERA, P. Effect of water and temperature stress on the content of active constituents of *Hypericum brasiliense* Choisy. *Plant Physiology and Biochemistry*, v. 43, n. 3, p. 241–248, 2005.

AKBARIAN, A. et al. Evaluation of triticale genotypes for terminal drought tolerance using physiological traits. *The Indian Journal of Agricultural Sciences*, v. 81, n. 12, 2011.

ARANDA, I. et al. Plant Responses to Drought Stress. In: AROCA, R. (Ed.). *Plant Responses to Drought Stress*. [s.l.] Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2012. p. 293–333.

ASHRAF, M. Inducing drought tolerance in plants: Recent advances. *Biotechnology Advances*, v. 28, n. 1, p. 169–183, 2010.

ASHRAF, M.; HARRIS, P. J. C. Photosynthesis under stressful environments: An overview. *Photosynthetica*, v. 51, n. 2, p. 163–190, 2013.

AZHAR, N.; HUSSAIN, B.; ASHRAF, M. Y.; ABBASI, K. Y. Water stress mediated changes in growth, physiology and secondary metabolites of desi ajwain (*Trachyspermum Ammi* L.). *Pakistan Journal of Botany*, v. 43, n. SPEC. ISSUE, p. 15–19, 2011.

BARTLETT, M. K.; SCOFFONI, C.; SACK, L. The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: A global meta-analysis. *Ecology Letters*, v. 15, n. 5, p. 393–405, 2012.

BEEST, M. TE; ROUX, J. J. LE; RICHARDSON, D. M.; BRYSTING, A. K.; SUDA, J.; KUBESOVÁ, M.; PYSEK, P. The more the better? The role of polyploidy in facilitating plant invasions. *Annals of Botany*, v. 109, n. 1, p. 19–45, 2012.

BETTAIEB REBEY, I.; JABRI-KAROUI, I.; HAMROUNI-SELLAMI, I.; BOURGOU, S.; LIMAM, F.; MARZOUK, B. Effect of drought on the biochemical composition and antioxidant activities of cumin (*Cuminum cyminum* L.) seeds. *Industrial Crops and Products*, v. 36, n. 1, p. 238–245, 2012.

BETTAIEB, I.; KNIQUA, S.; HAMROUNI, I.; LIMAM, F.; MARZOUK, B. Water-deficit impact on fatty acid and essential oil composition and antioxidant activities of cumin (*Cuminum cyminum* L.) aerial parts. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, v. 59, n. 1, p. 328–334, 2011.

CASTELLARIN, S. D.; MATTHEWS, M. A.; GASPERO, G. DI; GAMBETTA, G. A. Water deficits accelerate ripening and induce changes in gene expression regulating flavonoid biosynthesis in grape berries. *Planta*, v. 227, n. 1, p. 101–112, 2007.

CHANDRASEKAR, V.; SAIRAM, R. K.; SRIVASTAVA, G. C. Physiological and Biochemical Responses of Hexaploid and Tetraploid Wheat to Drought Stress. *Journal of Agronomy and Crop Science*, n. 185, p. 219–227, 2000.

CHEN, Y.; GUO, Q.; LIU, L.; LIAO, L.; ZHU, Z. Influence of fertilization and drought stress on the growth and production of secondary metabolites in *Prunella vulgaris* L. *J. Med. Plant. Res.*, v. 5, n. 9, p. 1749–1755, 2011.

CHEN, Z. J. Genomic and epigenetic insights into the molecular bases of heterosis. *Nature Reviews Genetics*, v. 14, n. 7, p. 471–482, 2013.

- CHEN, Z. J. Molecular mechanisms of polyploidy and hybrid vigor. *Trends in plant science*, v. 15, n. 2, p. 57-71, 2010.
- DAI, A. G. Increasing drought under global warming in observations and models. *Nature Climate Change*, v. 3, n. 1, p. 52–58, 2013.
- DHAWAN, O. P.; LAVANIA, U. C. Enhancing the productivity of secondary metabolites via induced polyploidy: a review. *Euphytica*, v. 87, n. 2, p. 81–89, 1996.
- EICHHOLZ, I.; FORSTER, N.; ULRICHS, C.; SCHREINER, M.; HUYSKENS-KEIL, S. Survey of bioactive metabolites in selected cultivars and varieties of *Lactuca sativa* L. under water stress. *Journal of Applied Botany and Food Quality*, v. 87, p. 265–273, 2014.
- ESTEBAN, M. A.; VILLANUEVA, M. J.; LISSARRAGUE, J. R. Effect of irrigation on changes in the anthocyanin composition of the skin of cv Tempranillo (*Vitis vinifera* L) grape berries during ripening. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, v. 81, n. 4, p. 409–420, 2001.
- FLEXAS, J.; CARRIQUÍ, M.; COOPMAN, R. E.; GAGO, J.; GALMÉS, J.; MARTORELL, S.; MORALES, F.; DIAZ-ESPEJO, A. Stomatal and mesophyll conductances to CO<sub>2</sub> in different plant groups: Underrated factors for predicting leaf photosynthesis responses to climate change? *Plant Science*, v. 226, p. 41–48, 2014.
- FOYER, C. H.; SHIGEOKA, S. Understanding Oxidative Stress and Antioxidant Functions to Enhance Photosynthesis. *Plant Physiology*, v. 155, n. 1, p. 93–100, 2011.
- FREI, M.; TANAKA, J. P.; CHEN, C. P.; WISSUWA, M. Mechanisms of ozone tolerance in rice: Characterization of two QTLs affecting leaf bronzing by gene expression profiling and biochemical analyses. *Journal of Experimental Botany*, v. 61, n. 5, p. 1405–1417, 2010.
- GALIENI, A.; MATTIA, C. DI; GREGORIO, M. DE; SPECA, S.; MASTROCOLA, D.; PISANTE, M.; STAGNARI, F. Effects of nutrient deficiency and abiotic environmental stresses on yield, phenolic compounds and antiradical activity in lettuce (*Lactuca sativa* L.). *Scientia Horticulturae*, v. 187, p. 93–101, 2015.
- GÓMEZ-RICO, A.; SALVADOR, M. D.; FREGAPANE, G. Virgin olive oil and olive fruit minor constituents as affected by irrigation management based on SWP and TDF as compared to ETc in medium-density young olive orchards (*Olea europaea* L. cv. Cornicabra and Morisca). *Food Research International*, v. 42, n. 8, p. 1067–1076, 2009.
- HEGARTY, M.; COATE, J.; SHERMAN-BROYLES, S.; ABBOTT, R.; HISCOCK, S.; DOYLE, J. Lessons from natural and artificial polyploids in higher plants. *Cytogenetic and Genome Research*, v. 140, n. 2–4, p. 204–225, 2013.
- HERNÁNDEZ, I.; ALEGRE, L.; MUNNÉ-BOSCH, S. Enhanced oxidation of flavan-3-ols and proanthocyanidin accumulation in water-stressed tea plants. *Phytochemistry*, v. 67, n. 11, p. 1120–1126, 2006.
- HUANG, J.; YU, H.; GUAN, X.; WANG, G.; GUO, R. Accelerated dryland expansion under climate change. *Nature Climate Change*, v. 6, n. 2, p. 166–171, 2016.
- HURA, T.; HURA, K.; GRZESIAK, S. Possible contribution of cell-wall-bound ferulic acid in drought resistance and recovery in triticale seedlings. *Journal of Plant Physiology*, v. 166, n. 16, p. 1720–1733, 2009.

- 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.
- KHLESTKINA, E. K.; RÖDER, M. S.; SALINA, E. A. Relationship between homoeologous regulatory and structural genes in allopolyploid genome - A case study in bread wheat. *BMC Plant Biology*, v. 8, p. 1–14, 2008.
- LAVANIA, U. C. Enhanced productivity of the essential oil in the artificial autopolyploid of vetiver (*Vetiveria zizanioides* L. Nash). *Euphytica*, v. 38, n. 3, p. 271–276, 1988.
- LAVANIA, U. C.; SRIVASTAVA, S.; LAVANIA, S.; BASU, S.; MISRA, N. K.; MUKAI, Y. Autopolyploidy differentially influences body size in plants, but facilitates enhanced accumulation of secondary metabolites, causing increased cytosine methylation. *Plant Journal*, v. 71, n. 4, p. 539–549, 2012.
- LEVY, M. Altered Glycoflavone expression in induced Autotetraploids of *Phlox drummondii*. *Biochemical Systematics and Ecology*, v. 4, n. 4, p. 249–254, 1976.
- LI, W. D.; BISWAS, D. K.; XU, H.; XU, C. Q.; WANG, X. Z.; LIU, J. K.; JIANG, G. M. Photosynthetic responses to chromosome doubling in relation to leaf anatomy in *Lonicera japonica* subjected to water stress. *Functional Plant Biology*, v. 36, n. 9, p. 783–792, 2009.
- MARTINS, T. R.; BERG, J. J.; BLINKA, S.; RAUSHER, M. D.; BAUM, D. A. Precise spatio-temporal regulation of the anthocyanin biosynthetic pathway leads to petal spot formation in *Clarkia gracilis* (Onagraceae). *New Phytologist*, v. 193, n. 3, 2013.
- MURRAY, B. G.; WILLIAMS, C. A. Chromosome number and flavonoid synthesis in *Briza L.* (Gramineae). *Biochemical Genetics*, v. 14, n. 11–12, p. 897–904, 1976.
- MURRAY, B. G.; WILLIAMS, C. A. Polyploidy and flavonoid synthesis in *Briza media L.* *Nature*, v. 243, n. 5402, p. 87–88, 1973.
- OH, M. M.; TRICK, H. N.; RAJASHEKAR, C. B. Secondary metabolism and antioxidants are involved in environmental adaptation and stress tolerance in lettuce. *Journal of Plant Physiology*, v. 166, n. 2, p. 180–191, 2009.
- OH, M.; CAREY, E. E.; RAJASHEKAR, C. B. Regulated Water Deficits Improve Phytochemical Concentration in Lettuce. *Journal of American Society of Horticultural Science*, v. 135, n. 3, p. 223–229, 2010.
- PELTZER, D.; DREYER, E.; POLLE, A. Differential temperature dependencies of antioxidative enzymes in two contrasting species: *Fagus sylvatica* and *Coleus blumei*. *Plant Physiology and Biochemistry*, v. 40, n. 2, p. 141–150, 2002.
- PESSARAKLI, M. *Handbook of Photosynthesis* 2nd edition. [s.l.] Taylor & Francis, 2005.
- PINHEIRO, C.; CHAVES, M. M. Photosynthesis and drought: Can we make metabolic connections from available data? *Journal of Experimental Botany*, v. 62, n. 3, p. 869–882, 2011.
- SAFFARI, Y.; SADRZADEH, S. M. H. Green tea metabolite EGCG protects membranes against oxidative damage in vitro. *Life Sciences*, v. 74, n. 12, p. 1513–1518, 2004.
- SAIRAM, R. K.; DHARMAR, K.; LEKSHMY, S.; CHINNUSAMY, V. Expression of antioxidant defense genes in mung bean (*Vigna radiata L.*) roots under water-logging is associated with hypoxia tolerance. *Acta Physiologiae Plantarum*, v. 33, n. 3, p. 735–744, 2011.

- SATTLER, M. C.; CARVALHO, C. R.; CLARINDO, W. R. The polyploidy and its key role in plant breeding. *Planta*, v. 243, n. 2, p. 281–296, 2016.
- SCHOENFELDER, K. P.; FOX, D. T. The expanding implications of polyploidy. *Journal of Cell Biology*, v. 209, n. 4, p. 485–491, 2015.
- SCHOLES, D. R.; PAIGE, K. N. Plasticity in ploidy: A generalized response to stress. *Trends in Plant Science*, v. 20, n. 3, p. 165–175, 2015.
- SOLTILS, P. S.; SOLTIS, D. E. *Polyploidy and Genome Evolution*. [s.l.] Springer, 2012.
- SOLTIS, P. S.; MARCHANT, D. B.; PEER, Y. VAN DE; SOLTIS, D. E. Polyploidy and genome evolution in plants. *Current Opinion in Genetics and Development*, v. 35, p. 119–125, 2015.
- SONNENBERG, D.; NDAKIDEMI, P. A.; LAUBSCHER, C. The effects of various drip fertigated water quantities on flavonoid and anthocyanin content on hydroponically cultivated *Cucumis sativa* L. disease. *International Journal of Physical Sciences*, v. 8, n. 19, p. 1012–1016, 2013.
- STEFANELLI, D.; GOODWIN, I.; JONES, R. Minimal nitrogen and water use in horticulture: Effects on quality and content of selected nutrients. *Food Research International*, v. 43, n. 7, p. 1833–1843, 2010.
- SU, Z.; MA, X.; GUO, H.; SUKIRAN, N. L.; GUO, B.; ASSMANN, S. M.; MA, H. Flower Development under Drought Stress: Morphological and Transcriptomic Analyses Reveal Acute Responses and Long-Term Acclimation in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, v. 25, n. 10, p. 3785–3807, 2013.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MOLLER, I. M.; MURPHY, A. *Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal*. 6. ed. Porto Alegre: Artmed, 2017.
- TERZI, R.; SARUHAN GÜLER, N.; KUTLU ÇALIŞKAN, N.; KADIOĞLU, A. Lignification response for rolled leaves of *Ctenanthe setosa* under long-term drought stress. *Turkish Journal of Biology*, v. 37, n. 5, p. 614–619, 2013.
- TUTEJA, N.; GILL, S. S. *Climate Change and Plant Abiotic Stress Tolerance*. [s.l.] John Wiley & Sons, Inc, 2014.
- VERSLUES, P. E.; AGARWAL, M.; KATIYAR-AGARWAL, S.; ZHU, J.; ZHU, J. K. Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. *Plant Journal*, v. 45, n. 4, p. 523–539, 2006.
- VYAS, P.; BISHT, M. S.; MIYAZAWA, S. I.; YANO, S.; NOGUCHI, K.; TERASHIMA, I.; FUNAYAMA-NOGUCHI, S. Effects of polyploidy on photosynthetic properties and anatomy in leaves of *Phlox drummondii*. *Functional Plant Biology*, v. 34, n. 8, p. 673–682, 2007.
- WEISS-SCHNEEWEISS, H.; EMADZADE, K.; JANG, T. S.; SCHNEEWEISS, G. M. Evolutionary consequences, constraints and potential of polyploidy in plants. *Cytogenetic and Genome Research*, v. 140, n. 2–4, p. 137–150, 2013.

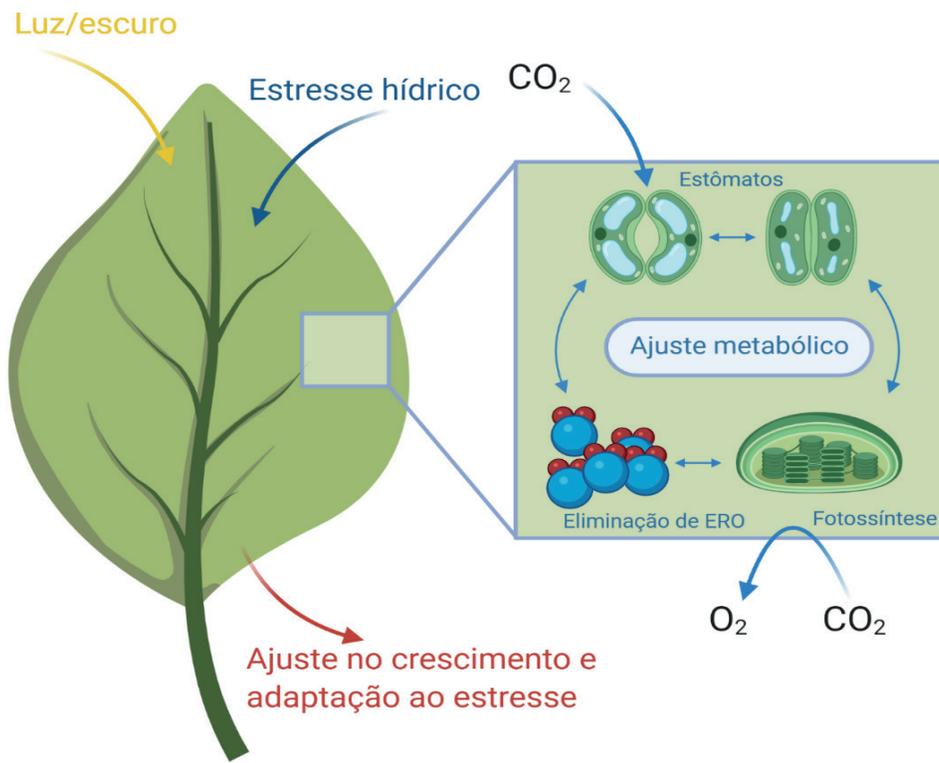


Figura 1 – Mecanismo de ajuste metabólico foliar relacionando ao estresse hídrico.

Fonte: Autoria própria (2021)

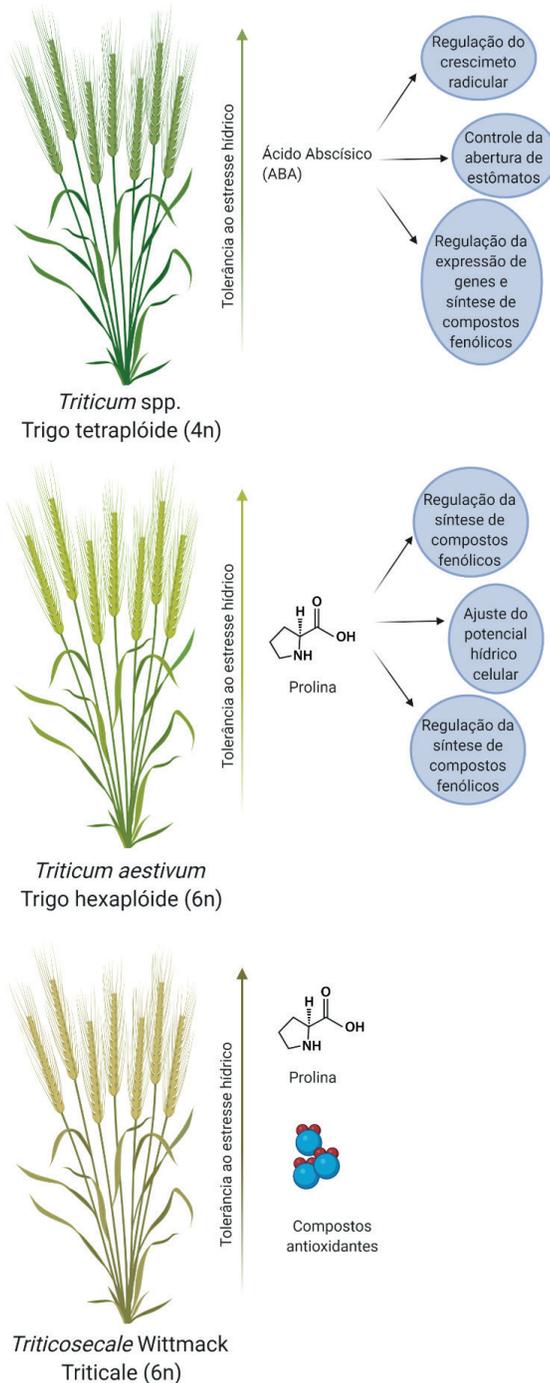


Figura 2 – Adaptações ao estresse hídrico em plantas poliplóides.

Fonte: Autoria própria (2021)