



**MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE
PRÓ-REITORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO E PESQUISA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRICULTURA E BIODIVERSIDADE**

**MITIGAÇÃO DAS ALTERAÇÕES CLIMÁTICAS EM
BATATA-DOCE POR MEIO DE FILME DE PARTÍCULAS DE
CÁLCIO**

JACQUELINE ALVES BORGES FERREIRA

2022



**MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE
PRÓ-REITORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO E PESQUISA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRICULTURA E BIODIVERSIDADE**

JACQUELINE ALVES BORGES FERREIRA

**MITIGAÇÃO DAS ALTERAÇÕES CLIMÁTICAS EM BATATA-DOCE POR MEIO
DE FILME DE PARTÍCULAS DE CÁLCIO**

Tese apresentada à Universidade Federal de Sergipe, como parte das exigências do Curso de Doutorado em Agricultura e Biodiversidade, área de concentração em Agricultura e Biodiversidade, para obtenção do título de “Doutora em Ciências”.

Orientador
Prof. Dr. Luiz Fernando Ganassali de Oliveira
Júnior

SÃO CRISTÓVÃO
SERGIPE – BRASIL
2022

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA BIBLIOTECA CENTRAL
UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE**

F383m Ferreira, Jacqueline Alves Borges.
Mitigação das alterações climáticas em batata-doce por meio
de filme de partículas de cálcio / Jacqueline Alves Borges Ferreira;
orientador Luiz Fernando Ganassali de Oliveira Júnior. – São
Cristóvão, SE, 2022.
73 f.; il.

Tese (doutorado em Agricultura e Biodiversidade) –
Universidade Federal de Sergipe, 2022.

1. Agrobiodiversidade. 2. Batata-doce. 3. Mudanças climáticas. 4.
Plantas - Anatomia. 5. Plantas - Efeito do cálcio. 6. Fisiologia vegetal.
I. Oliveira Júnior, Luiz Fernando Ganassali, orient. II. Título.

CDU 633.492

JACQUELINE ALVES BORGES FERREIRA

**MITIGAÇÃO DAS ALTERAÇÕES CLIMÁTICAS EM BATATA-DOCE POR MEIO
DE FILME DE PARTÍCULAS DE CÁLCIO**

Tese apresentada à Universidade Federal de Sergipe, como parte das exigências do Curso de Doutorado em Agricultura e Biodiversidade, área de concentração em Agricultura e Biodiversidade, para obtenção do título de “Doutora em Ciências”.

APROVADA em 27 de julho de 2022.

Profa. Dra. Renata Silva-Mann
UFS

Prof. Dr. Marcelo Augusto Gutierrez
Carnelossi
UFS

Profa. Dra. Camilla Rozindo Dias Milanez
UFES

Prof. Dr. José Luiz Sandes de Carvalho Filho
UFRPE

Prof. Dr. Luiz Fernando Ganassali de Oliveira Júnior
UFS
(Orientador)

SÃO CRISTÓVÃO
SERGIPE – BRASIL

*A toda minha família;
Em especial, minha mãe Neurides e aos meus
irmãos Victor e Michel*
Dedico

AGRADECIMENTOS

À vida, com todas as dificuldades e alegrias, por me permitir descobrir novos caminhos e me tornar um ser humano melhor.

À minha família, por me ajudar com palavras de incentivo, respeito e admiração.

Aos meus verdadeiros amigos, pelos conselhos e por ouvir minhas indagações.

Aos meus colegas de Sergipe, pelo acolhimento e adaptação a um novo estado.

Aos meus colegas de Pós-graduação pelos trabalhos em grupo e experiências vividas.

Aos professores do curso de doutorado em Agricultura e Biodiversidade/UFS.

Ao Laboratório de Ecofisiologia e Pós-colheita, em especial, ao colega Dr. Alexandre Passos pela contribuição de dados diante da pandemia por SARS-CoV-2.

À Estação Experimental Campus Rural do Centro de Ciências Agrárias da Universidade Federal de Sergipe (UFS).

Aos técnicos de laboratório Lílían e Ricardo, pelo auxílio na preparação das análises.

Aos professores colaboradores de outros departamentos e programas de pós-graduação, em especial Prof.^a Dra. Camilla Rozindo Dias Milanez (UFES) e Prof.^a Dra. Jullyana de Souza Siqueira Quitans (UFS – Departamento de Fisiologia) pela ajuda e disponibilidade.

Ao meu Orientador Prof. Dr. Luiz Fernando Ganassali de Oliveira Júnior pela receptividade e incentivo na pesquisa.

À minha coorientadora Prof.^a Dra. Renata Silva-Mann pelo apoio e contribuição.

Ao Programa de Pós-Graduação em Agricultura e Biodiversidade (PPGAGRI) pela oportunidade.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de pesquisa.

A todos os estagiários, alunos, servidores, técnicos administrativos, funcionários terceirizados que compõem a Universidade Federal de Sergipe.

Muito obrigada!

BIOGRAFIA

Jacqueline Alves Borges Ferreira, 31 anos, viveu sua infância em Campo Formoso/BA, localizada a aproximadamente 405 Km da capital Salvador.

Com intuito de encontrar novas oportunidades, ingressou no Curso Técnico Agrícola integrado ao Ensino Médio na Escola Agrotécnica Federal campus Senhor do Bonfim/BA. Nesta instituição aprendeu conceitos importantes a respeito da agricultura, e no último ano resolveu prestar vestibular para Agronomia na cidade de Cruz das Almas/BA.

Em julho de 2009 ingressou no curso de Agronomia da Universidade Federal do Recôncavo da Bahia (UFRB), onde obteve o título de Engenheira Agrônoma (2015).

Durante a graduação, foi bolsista da CAPES e participou do Programa de Educação Tutorial - PET Conexão de Saberes Socioambientais e do programa Brafagri, realizando intercâmbio acadêmico na École Nationale Supérieure des Sciences Agronomiques, em Bordeaux (França).

Neste período foi muito feliz e conheceu muitas pessoas que mudaram a sua vida para melhor. Professores, pesquisadores e estagiários contribuíram direta ou indiretamente na jornada de aprofundamento dos conhecimentos teóricos e práticos.

Em 2016 ingressou no curso de Mestrado em Ciências Agrárias na Universidade Federal do Recôncavo da Bahia (UFRB) e desenvolveu trabalhos na área de impacto da sazonalidade climática na agricultura, juntamente com a Embrapa Mandioca e Fruticultura.

Em julho de 2018 foi aprovada no doutorado em Agricultura e Biodiversidade da Universidade Federal de Sergipe (UFS). Conheceu o Prof. Dr. Luiz Fernando Ganassali de Oliveira Júnior – orientador, quem lhe apresentou a técnica de Filmes de Partículas de Cálcio, testada para mitigar efeitos das alterações climáticas em diferentes culturas.

SUMÁRIO

	Página
LISTA DE FIGURAS	i
LISTA DE TABELAS	ii
LISTA DE ABREVIATURAS, SÍMBOLOS E SIGLAS	iii
RESUMO	iv
ABSTRACT	v
1. INTRODUÇÃO GERAL	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	2
3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	9
4. ARTIGO 1: GENES PARA MONITORAR PARÂMETROS ECOFISIOLÓGICOS EM PLANTAS SOB CONDIÇÕES DE ESTRESSE ABIÓTICO.....	18
Resumo.....	18
Abstract.....	19
4.1. Introdução	19
4.2. Revisão de literatura	20
4.3. Conclusão.....	35
4.4. Referências Bibliográficas	35
5. ARTIGO 2: REPRESSÃO DO GENE <i>CDC2A</i> E ALTERAÇÕES DA NERVURA CENTRAL FOLIAR EM PLANTAS DE BATATA-DOCE FOTOPROTEGIDAS COM FILMES DE PARTÍCULAS.....	42
Resumo.....	42
Abstract.....	43
5.1. Introdução	43
5.2. Material e Métodos	44
5.3. Resultados	48
5.4. Discussão	52
5.5. Conclusões	55
5.6. Referências Bibliográficas	55
6. CONSIDERAÇÕES FINAIS	60

LISTA DE FIGURAS

ARTIGO 1

Figura		Página
1	Rede de interação genética para o parâmetro: condutância estomática (g_s), com outros genes ligados com funções semelhantes	21
2	Rede de interação genética para o parâmetro: assimilação fotossintética (A), com outros genes ligados com funções semelhantes.....	24
3	Rede de interação genética para o parâmetro: déficit de pressão de vapor (DPV) com outros genes ligados com funções semelhantes.....	27
4	Rede de interação genética para o parâmetro: eficiência do uso de água (WUE), com outros genes ligados com funções semelhantes.....	29
5	Rede de interação genética para o parâmetro: eficiência instantânea de carboxilação (A/C_i), com outros genes ligados com funções semelhantes.....	32
6	Rede de interação genética para o parâmetro: fluorescência da clorofila a , com outros genes ligados com funções semelhantes	34

ARTIGO 2

Figura		Página
1	A) Temperaturas máximas e mínimas ($^{\circ}\text{C}$) e precipitação (mm) durante a fase experimental; B) ETo: Evapotranspiração de referência (mm), ETc: Evapotranspiração de cultura (mm)	45
2	Ciclo da cultura da batata-doce e avaliações.....	46
3	Fluorescência da clorofila a	49
4	Trocas gasosas, diferença de temperatura ar-folha e anatomia foliar.....	50
5	Secção transversal da nervura principal em folhas de <i>Ipomoea batatas</i> L. em período inicial e final do experimento.....	50
6	Índices de Falker.....	51
7	Expressão do gene <i>cdc2a</i>	52

LISTA DE TABELAS

ARTIGO 1

Tabela		Página
1	Genes envolvidos no mecanismo de condutância estomática.....	20
2	Genes envolvidos em mecanismos relacionados à fotossíntese.....	23
3	Genes envolvidos em mecanismos de déficit de pressão de vapor	26
4	Genes envolvidos em mecanismos de eficiência do uso da água.....	29
5	Genes envolvidos em mecanismos de eficiência instantânea de carboxilação.....	31
6	Genes envolvidos em mecanismos de fluorescência de clorofila <i>a</i>	33

LISTA DE ABREVIATURAS, SÍMBOLOS E SIGLAS

CaO:	Óxido de cálcio
qPCR:	Reação em Cadeia Polimerase em Tempo Real
<i>ACT</i> :	Actin gene
<i>cdc2a</i> :	Cell Division Control protein 2like A gene
CT:	Cycle threshold
$2^{-\Delta\Delta CT}$:	Quantificação da expressão gênica relativa
<i>A</i> :	Taxa fotossintética
<i>gs</i> :	Condutância estomática
<i>Ci</i> :	Carbono intercelular
<i>A/gs</i> :	Eficiência intrínseca do uso da água
<i>A/Ci</i> :	Eficiência intrínseca de carboxilação
Diff Tar-fol:	Diferença entre temperatura do ar – temperatura da folha (°C).
PSI:	Fotossistema I
PSII:	Fotossistema II
PAR:	Radiação fotossinteticamente ativa
UR%:	Porcentagem de umidade relativa do ar
ETc:	Evapotranspiração da cultura
ETo:	Evapotranspiração de referência
Kc:	Coefficiente da cultura
<i>DPV</i> :	Déficit de pressão de vapor
<i>WUE</i> :	Eficiência do uso da água
<i>E</i> :	Taxa de transpiração
Chl <i>a</i> :	Clorofila <i>a</i>
Chl <i>b</i> :	Clorofila <i>b</i>
Chl Total:	Total de clorofila
F0:	Fluorescência inicial
Fm:	Fluorescência máxima
Fm/Fm:	Rendimento quântico máximo
ϕ PSII:	Rendimento quântico efetivo
ETR:	Taxa de transporte de elétrons
<i>qP</i> :	<i>quenching</i> fotoquímico
C _{Sm} :	Fluxo de energia por seção transversal máxima
ABS/C _{Sm} :	Absorção por C _{Sm}
ET0/C _{Sm} :	Transporte de elétrons por C _{Sm}
TR0/C _{Sm} :	Consumo de energia por C _{Sm}
RE0/C _{Sm} :	Fluxos excitados por elétrons de QA por C _{Sm}
DI0/C _{Sm} :	Fluxo de energia dissipado por C _{Sm}
Plabs:	Índice de desempenho com base na absorção
Pics:	Índice de desempenho com base na seção transversal
QA:	Quinona A
QB:	Quinona B
DNC:	Diâmetro da nervura central (μm)
DV:	Diâmetro do vaso (μm)

RESUMO

FERREIRA, Jacqueline Alves Borges. **Mitigação das alterações climáticas em batata-doce por meio de filme de partícula de cálcio.** São Cristóvão: UFS, 2022. 60p. (Tese – Doutorado em Agricultura e Biodiversidade).*

Diante do atual cenário das mudanças climáticas globais, prevê-se alterações no comportamento adaptativo das plantas, com variações na fisiologia, na expressão de genes e na anatomia foliar. Para compreender e avaliar estas modificações é importante definir quais genes são responsivos e quais são as variações nas estruturas de tecidos, bem como as variações em processos fisiológicos que podem ocorrer. Considerando a ausência de informações na literatura sobre tais variações em plantas de batata-doce fotoprotetidas por filmes de partículas em situações de restrição hídrica, realizou-se o presente estudo. O objetivo foi empregar tratamento fotoprotetivo com filme de partículas (CaO 10% p/v) na superfície foliar de plantas de batata-doce e avaliar as variações na expressão gênica, nos parâmetros ecofisiológicos, nas trocas gasosas e na anatomia foliar. Para isto prospectou-se em um estudo teórico, os genes que estão envolvidos em diferentes mecanismos adaptativos em plantas. Foram identificados potenciais genes, para os quais se buscou correlações e co-expressão usando os Softwares GeneMANIA e Cytoscape. Para os ensaios em campo, os tratamentos foram implantados entre os meses de novembro de 2018 a março de 2019, na Estação Experimental Campus Rural do Centro de Ciências Agrárias Aplicadas da Universidade Federal de Sergipe (UFS). Os parâmetros ecofisiológicos com base nas estimativas de trocas gasosas, diferença entre temperatura do ar e da folha, índices de Falker, fluorescência da clorofila *a*, expressão gênica (*cdc2a*) e anatomia foliar foram coletados em diferentes estádios de desenvolvimento das plantas, com e sem restrição hídrica. O uso da fotoproteção por filme de partículas minimizou os efeitos deletérios causados pelos estresses abióticos, contribuindo para o aumento da taxa fotossintética (*A*) e maior diferença entre temperatura do ar e da folha como um ajuste adaptativo positivo, mesmo sob condições de restrição hídrica. Observou-se redução nas estimativas de fluorescência da clorofila *a* relacionadas à seção transversal máxima (CSm) com filme de partículas, e significativo aumento do rendimento quântico efetivo (Φ PSII), taxa de transporte de elétrons (ETR), rendimento quântico máximo (Fv/Fm) e quenching fotoquímico (*qP*). Neste mecanismo de homeostase da planta, identificado com o uso fotoprotetivo do filme de partículas, houve redução na expressão do gene *cdc2a*, relacionado ao estresse por intensidade luminosa, e foram identificadas variações anatômicas no diâmetro da nervura central das folhas (DNC), variável importante para avaliar a condutância hidráulica das plantas e crucial para prever a eficiência do transporte de água. Cada uma dessas alterações, em paralelo à restrição hídrica, fazem parte de um conjunto de respostas das plantas a favor da tolerância ou adaptação em situações de estresse. Assim, diante das condições abióticas impostas para as plantas, a fotoproteção com filme de partículas torna-se indicada como técnica de manejo a ser empregada na cultura da batata-doce.

Palavras-chave: *Ipomoea batatas* L., restrição hídrica, fluorescência, expressão gênica, anatomia foliar.

* Comitê Orientador: Luiz Fernando Ganassali de Oliveira Júnior – UFS (Orientador), Renata Silva Mann – UFS (Coorientadora).

ABSTRACT

FERREIRA, Jacqueline Alves Borges. **Climate change mitigation in sweet potato using calcium particle film**. São Cristóvão: UFS, 2022. 99p. (Thesis – Doctor's degree in Agriculture and Biodiversity).*

Given the current global climate change scenario, changes in plants' adaptive behavior are expected, with variations in physiology, gene expression, and leaf anatomy. It is essential to define which genes will be responsive and which are the variations in tissue structures and the variations in physiological processes that may occur to understand and evaluate these changes. This work was carried out considering the lack of information in Literature on such variations in sweet potato plants photoprotected by particle films in situations of water restriction. It was targeted to apply photoprotective treatment with particle film (CaO 10% w/v) on the leaf surface of sweet potato plants and to evaluate variations in gene expression, ecophysiological parameters, gas exchange, and leaf anatomy. For that, it prospected in a theoretical study that the genes are involved in different adaptive mechanisms in plants. Potential genes were identified, and correlations and co-expression were sought using GeneMANIA and Cytoscape software. For field trials, the treatments were implemented between November 2018 and March 2019 at the Experimental Station Rural Campus of the Applied Agrarian Sciences Center of the Federal University of Sergipe (UFS). Ecophysiological parameters based on gas exchange estimates, the difference between air and leaf temperature, Falker indices, the fluorescence of chlorophyll *a*, gene expression (*cdc2a*), and leaf anatomy were collected at different stages of plant development, with and without water restriction. Particle film photoprotection minimized the harmful effects caused by abiotic stresses, contributing to an increase in photosynthetic rate (*A*) and a more significant difference between air and leaf temperature as a positive adaptive adjustment, even under conditions of water restriction. There was a reduction in the fluorescence of chlorophyll *a* estimates, related to the maximum cross-section (CSm) with particle film and a significant increase in the effective quantum yield (ϕ PSII), electron transport rate (ETR), maximum quantum yield (Fv/Fm), and photochemical quenching (*qP*). In this plant homeostasis mechanism, which was identified with the photoprotective use of particle film, there was a reduction in the expression of the *cdc2a* gene related to light intensity stress, and anatomical variations were identified in the diameter of the leaf midrib (DNC), which is an essential variable for assessing the hydraulic conductance of plants and also crucial to predicting water transport efficiency. In parallel with water restriction, each of these changes is part of a set of plant responses in favor of tolerance or adaptation in stress situations. Thus, because of the abiotic conditions imposed on the plants, photoprotection with particle film is a management technique for sweet potato crops.

Keywords: *Ipomoea batatas* L., water restriction, fluorescence, gene expression., leaf anatomy.

* Advisor Committee: Luiz Fernando Ganassali de Oliveira Júnior – UFS (Advisor), Renata Silva Mann – UFS (Co-advisor).

1. INTRODUÇÃO GERAL

O Nordeste do Brasil é uma região semiárida constantemente afetada pela alta incidência solar e periodicamente afetada pela ocorrência de secas, com perdas parciais e totais na agricultura. Apesar de chover a mesma quantidade que outras regiões brasileiras, apresenta má distribuição e irregularidade pluviométrica com variabilidade espaço-temporal de chuvas, o que corrobora com a vulnerabilidade climática (MARTINS *et al.*, 2019; COMIN *et al.*, 2020; COSTA *et al.*, 2021).

Com a intensificação das limitações abióticas, muitas culturas agrícolas têm seu crescimento e desenvolvimento prejudicado, o que torna o cultivo agrícola um grande desafio (SADEGHI *et al.*, 2016; JARDIM *et al.*, 2021). A batata-doce (*Ipomoea batatas* L.) é uma cultura que apresenta expressiva representatividade no Nordeste do Brasil, sendo moderadamente tolerante devido a sua rusticidade e capacidade de adaptação aos diferentes ambientes (MIRANDA *et al.*, 1995; SHAO *et al.*, 2018). Contudo, com um nível de estresse elevado, as alterações climáticas podem induzir meios naturais de adaptação pelas plantas.

Para auxiliar neste processo adaptativo e reduzir os efeitos deletérios das mudanças ambientais, a técnica de filme de partículas de cálcio tem sido aplicada na superfície das folhas. Tem-se verificado a eficácia da técnica em melhorar o desempenho fisiológico de cafeeiro conilon e batata-doce em condições de irrigação (SILVA *et al.*, 2019; OLIVEIRA *et al.*, 2021; OLIVEIRA *et al.*, 2022). A técnica também contribui para expressiva redução das taxas de transpiração e estresse térmico em tomateiro, ao mesmo tempo que promove condições mais favoráveis de trocas gasosas e maior eficiência do uso da água sob restrição hídrica (OLIVEIRA DA SILVA *et al.*, 2019; OLIVEIRA JUNIOR *et al.*, 2019).

De forma geral, os filmes de partículas têm atuado no aumento da taxa de fotossíntese líquida (A), otimização da condutância estomática (g_s), com redução dos danos fotoquímicos e melhoria dos parâmetros da fluorescência de clorofila a (BRILLANTE *et al.*, 2016). Por outro lado, informações na literatura sobre variações na expressão de genes e anatomia foliar envolvidas em respostas adaptativas com filme de partícula de cálcio ainda são pouco discutidas.

A expressão de genes em células-guardas podem influenciar no controle da abertura e densidade estomática, permitindo trocas gasosas de forma mais eficiente. Alterações na anatomia foliar podem facilitar o transporte de água no interior das plantas, aliado também ao aumento da eficiência fotoquímica. Assim, pesquisas sobre expressão gênica e anatomia foliar têm se tornado uma importante chave complementar para estudos de ecofisiologia vegetal, principalmente relacionado ao balanço hídrico e à capacidade adaptativa das folhas (GAVILANES, 1999).

Considerando a ausência de trabalhos na avaliação da eficácia do filme de partícula de cálcio em batata-doce sob restrição hídrica, e avaliações sobre o comportamento adaptativo das plantas envolvendo variações na fisiologia, na expressão de genes e anatomia foliar, realizou-se o presente estudo. O objetivo foi empregar tratamento fotoprotetivo com filme de partículas (CaO 10% p/v) na superfície foliar de batata-doce e avaliar as variações na expressão gênica, nos parâmetros ecofisiológicos, nas trocas gasosas e anatomia foliar sob condições de restrição hídrica.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1 A cultura da batata-doce

A batata-doce (*Ipomoea batatas* L.) é uma espécie Eudicotiledônea (CHASE *et al.*, 2009) que pertence ao gênero *Ipomoea* e família Convolvulacea. O gênero possui cerca de 400 espécies de característica trepadeira herbácea, sendo elas anuais ou perenes (LEBOT, 2009). A espécie é originária da América Tropical (MIRANDA, 1989) e, atualmente, o mais importante centro secundário de diversidade genética está localizado na Ilha da Nova Guiné (ROULLIER *et al.*, 2013). *I. batatas* surgiu após hibridação natural entre *I. trifida* e *I. triloba*. Assim, esta cultura fica distribuída entre os climas tropical e subtropical do globo, apresentando tolerância à seca (CAVALCANTE, 2006).

Sua morfologia é bastante diversa com variação entre formatos e tipos de coloração. Suas hastes podem ser ascendentes, entrelaçadas ou rasteiras, enquanto suas folhas são numerosas, simples ou alternadas, com coloração variando do verde ao roxo. As flores são do tipo hermafrodita completa, e os frutos são cápsulas glabras ou hirsutas, deiscentes com cinco a dez mm de diâmetro, possuindo no seu interior cerca de quatro sementes. O sistema radicular é formado por raízes tuberosas de característica fibrosa, resultante do espessamento das raízes adventícias responsáveis pela absorção de água e nutrientes (LEBOT, 2009; COBEÑA RUIZ *et al.*, 2017).

O ciclo fenológico da batata-doce dura em média 120 dias, podendo ser dividido em quatro estádios principais. O primeiro estágio é caracterizado por um rápido desenvolvimento do sistema radicular nas plantas. O segundo estágio - com o sistema radicular bastante desenvolvido - apresenta rápido crescimento das ramas e expansão da área foliar. O terceiro estágio é caracterizado pelo espessamento das raízes, enquanto o quarto estágio se caracteriza por ser regenerativo e apresentar brotações, nas quais dão origem a novas plantas (LEBOT, 2009; COSME; NÉSTOR, 2012).

Uma combinação de características climáticas é necessária para que ocorra o pleno desenvolvimento do ciclo fenológico da batata-doce. Temperaturas em torno de 20-24 °C, baixa luminosidade, fotoperíodo curto e pouca umidade do solo favorecem a formação de raízes tuberosas aproximadamente 65 dias após o plantio. Além disso, os solos do tipo franco-arenoso e franco-argiloso são os mais indicados para implantação de um novo cultivo (COBEÑA RUIZ *et al.*, 2017).

A cultura está entre as mais relevantes no contexto da segurança alimentar, sendo capaz de produzir mais biomassa e nutrientes por hectare, do que qualquer outra cultura alimentar no mundo (GAD; GEORGE, 2009). Além disso, a batata-doce pode ser destinada a outras aplicações industriais e bioenergéticas, como na indústria de alimentos, papel, tecido, cosméticos, plásticos, além da produção de etanol (CARDOSO *et al.*, 2005).

O Brasil é um tradicional produtor de batata-doce. A China, no entanto, é o maior produtor com 58% da produção na escala mundial. No cenário nacional, o Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE), em 2018, demonstrou que a produtividade de batata-doce foi de 805 mil toneladas distribuídas em vinte e quatro estados brasileiros. As regiões Nordeste, Sul e Sudeste do Brasil, respectivamente, são responsáveis por aproximadamente 95,8% de toda a produção no país. No Norte e Centro-oeste a produtividade é mais baixa, com cerca de 8,5 mil e 23,9 mil toneladas de batata-doce.

No estado de Sergipe em 2017, a batata-doce ocupou cerca de 3,5 mil ha de área plantada, atingindo uma produção de 40.865 toneladas, isso representou aproximadamente 5,3% da produção total brasileira (SIDRA, 2022). No período de 2003 a 2013, Sergipe esteve entre os cinco estados da federação com maior área plantada de batata-doce no Brasil, sendo a cultivar 'Ourinho' a mais comum entre os agricultores da região. Além disso, os municípios de Itabaiana/SE e Moita Bonita/SE foram responsáveis por cerca de 80% da produção do estado no mesmo período (PAM/IBGE, 2020).

2.2 Estresses abióticos

No campo, os estresses abióticos raramente ocorrem de forma isolada e podem advir principalmente da alta ou baixa temperatura, radiação ultravioleta-B (UV-B) e intenso déficit hídrico, provocando danos que limitam as atividades agrícolas (MONTEIRO; CRUZ; SANTOS, 2014). Assim, os diferentes tipos de estresses afetam o vigor da planta, a absorção de assimilados, a fotossíntese, a condutância estomática, a translocação, a taxa de nitrogênio foliar, a força de dreno, o metabolismo de nutrientes, entre outros (WIJEWARDANA *et al.*, 2008; GONZALEZ-DUGO *et al.*, 2010; DUQUE; SETTER, 2013; GAJANAYAKE *et al.*, 2014; CHEN *et al.*, 2020; UPADHYAY *et al.*, 2021).

O sucesso de um cultivo depende do tipo e das combinações dos estresses abióticos, além do nível de adaptação das plantas (REIS *et al.*, 2016; CHIRINO *et al.*, 2017). Dessa forma, as plantas podem se adaptar aos estresses abióticos de maneira imediata ou tardia. A resposta imediata está associada à produção de moléculas sinalizadoras de estresse: espécies reativas de oxigênio (ROS), etileno, ácido jasmônico e metil-jasmonato (MeJA) que ativam a expressão de genes envolvidos no metabolismo primário e secundário da planta. Por outro lado, a resposta tardia está associada ao aumento de enzimas envolvidas na biossíntese e acúmulo de metabólitos secundários (CISNEROS-ZEVALLOS *et al.*, 2014; JACOBO-VELÁZQUEZ *et al.*, 2015).

Quando as respostas ocorrem de forma imediata, há uma maior chance de breve reparação dos danos, antes mesmo de tornar-se uma resposta permanente. Contudo, independentemente de como as respostas aos estresses abióticos são moduladas pelas plantas, estas provavelmente se relacionam com características genéticas e informações presentes no genoma, associadas com outros mecanismos de respostas fisiológicas ou respostas morfoanatômicas visando a adaptação aos diferentes fatores ambientais (TAIZ; ZEIGER, 2013).

Além disso, as respostas aos fatores abióticos dependem do grau de intensidade do estresse (ARAÚJO FILHO; CARVALHO, 1997; KHAN *et al.*, 2016) e da espécie cultivada, isso porque as plantas podem desenvolver mecanismos de adaptação ou de tolerância específicos (SILVA *et al.*, 2011), minimizando assim os prejuízos.

A batata-doce é moderadamente tolerante aos estresses abióticos causados pela restrição hídrica e alta luminosidade. No entanto, a combinação destes fatores e consequente aumento da temperatura resultam em baixa produtividade (SHAO *et al.*, 2018). Estudos relataram que o estresse abiótico no estágio vegetativo de batata-doce afeta a iniciação e produção das raízes, e os estresses no meio e no final do estágio fenológico determinam a quantidade de biomassa e o rendimento de raízes tuberosas (GAJANAYAKE *et al.*, 2013; GAJANAYAKE; REDDY, 2016).

Por outro lado, diferentes cultivares de batata-doce podem responder de maneira específica ao estresse. Assim, também se torna fundamental compreender as respostas de cultivares regionais, analisando sua capacidade de adaptação a uma rápida mudança climática no ambiente (ATKINSON; URWIN, 2012).

2.3 Restrição hídrica como agente estressor

O estresse causado pela restrição hídrica tem despertado interesse ao agricultor por ser responsável pelos fortes impactos sobre o crescimento e produtividade das plantas. No Nordeste brasileiro a deficiência hídrica proveniente das condições ambientais do semiárido é considerada como a maior causadora da baixa produtividade das plantas, alterando a taxa fotossintética e o crescimento vegetal em decorrência do menor teor relativo de água, menor pressão de turgor e potencial hídrico foliar (PIMENTEL, 1999; PIMENTEL *et al.*, 2002).

O estresse hídrico é causado pela relação entre evapotranspiração e déficit de água disponível no solo, e se destaca por ser o tipo de estresse mais comum nos ecossistemas agrícolas e ocasionar sérias disfunções nas plantas, ou por causar alterações fisiológicas,

morfoanatómicas e moleculares que acarretam baixa absorção e transporte de água e nutrientes (ARAÚJO FILHO; CARVALHO, 1997; MONTEIRO; CRUZ; SANTOS, 2014).

Assim, sob restrição hídrica há uma disfunção da maquinaria fotossintética levando ao fechamento estomático (g_s) e menor disponibilidade de CO_2 essencial para as atividades no fotossistema II (PSII) (FISCHER *et al.*, 2013; NELSON; JUNGE, 2015). Além disso, esta condição ambiental acarreta mau funcionamento dos sistemas de transporte de elétrons (ETR) favorecendo a síntese de superóxido e H_2O_2 (DAT *et al.*, 2000).

Uma redução do rendimento quântico máximo (F_v/F_m) foi observada por Bento *et al.* (2016) em espécies cultivadas sob déficit hídrico. Além disso, outros trabalhos associam a menor disponibilidade de CO_2 (A) pelo déficit hídrico, com uma redução de rendimento quântico efetivo (Φ_{PSII}). Logo, a energia absorvida (ABS/CS_m) que seria utilizada na fotossíntese (A), será dissipada ($DI0/CS_m$) devido ao aumento da emissão de fluorescência da clorofila a , representada também pelo coeficiente de dissipação (qP) (CALATAYUD *et al.*, 2006).

São muitas as estratégias encontradas pelas plantas para superar o estresse hídrico, e englobam três mecanismos principais: encurtamento do ciclo fenológico, antes que o déficit hídrico se torne mais severo; manutenção de um potencial hídrico relativamente alto, apesar de condições de estresse hídrico, por meio de fechamento estomático e ajuste osmótico; e redução da atividade química da água, por meio do balanço da concentração de solutos e macromoléculas (ORTEGA-HERN; ANTUNES-RICARDO, 2021).

Em relação à cultura da batata-doce, trabalhos recentes demonstraram que o efeito da restrição hídrica reduziu características de desenvolvimento da parte aérea em 29%, características das raízes em 24% e as características fisiológicas e de troca gasosa, em 10%. Além disso, com uma transpiração reduzida devido ao fechamento estomático e à baixíssima umidade no solo, a batata-doce geralmente é impulsionada a reduzir também a absorção de nitrogênio pelas raízes, o que dificulta o transporte de solutos do solo e enchimento de raízes tuberosas com melhoria da qualidade nutricional (REDDY, 2022).

O estresse hídrico intenso na fase inicial de estabelecimento das culturas afeta a expansão foliar (JEUFFROY *et al.*, 2002), resultando em uma redução substancial do vigor da planta ou perdas econômicas devido à menor concentração de clorofila, proteínas solúveis totais e biomassa de produção (KORRES *et al.*, 2017). A tendência do índice de clorofila com relação ao déficit hídrico é variável. Porém, em *I. batatas* em condições de seca, a clorofila total diminuiu em diferentes cultivares (REDDY, 2022).

Dessa forma, a adaptação e tolerância à desidratação durante a restrição hídrica é fundamental para proteção do citoplasma, aumento do potencial osmótico da célula e consequente aumento da absorção de água, metabolização de compostos degradados, e regulação da expressão gênica (NEPOMUCENO *et al.*, 2000). Por outro lado, numa perspectiva molecular, não há correlação entre a expressão de alguns genes e seus produtos, com a garantia de sobrevivência da planta durante o estresse hídrico (BRAY, 1993).

A técnica de reação em cadeia da polimerase em tempo real (RT-PCR) é um método confiável para a quantificação precisa da expressão gênica e para entender as funções dos genes em respostas ao ambiente (REDDY *et al.*, 2016). Segundo Lau *et al.* (2018) foram identificados mais de 6.000 genes expressos no tecido foliar de batata-doce (*I. batatas*) em situação de estresse hídrico. Um subconjunto de genes foi diferencialmente regulado entre as variedades ‘Beauregard’ e ‘Tanzânia’, argumentando, portanto, serem fortes candidatos a estarem envolvidos em respostas à seca em batata-doce.

Ácido abscísico e proteína induzível por estresse ambiental (*abscisic acid and environmental stress-inducible protein – tas14*) é um gene que codifica proteínas abundantes na embriogênese tardia (*Late embryogenesis abundant – LEA*) e tem sido associado com a tolerância à restrição hídrica em batata-doce (LAU *et al.*, 2018). O mecanismo de ação da proteína TAS14 pode estar relacionado ao aumento de açúcares solúveis nas folhas que

coincide com maior potencial hídrico e turgor celular em plantas sob estresse hídrico expressando TAS14 (MUÑOZ-MAYOR *et al.*, 2012).

Outro gene superexpresso em batata-doce é o responsável pelo fator de transcrição *dreb2a* (Proteína de ligação ao elemento responsivo à desidratação - *Dehydration-Responsive Element Binding protein* - DREB), induzida pela seca (LIU *et al.*, 1998). O gene *dreb* codifica para uma proteína regulatória, a proteína DREB, a qual é um fator de transcrição que está envolvido na ativação de outros genes relacionados à tolerância ao estresse hídrico. Além deles, vários componentes da via de sinalização ABA, por exemplo, o fator de transcrição bZIP induzido por seca, ativam genes com elementos promotores ABRE (elemento responsivo ABA) e são superexpressos em batata-doce (UNO *et al.*, 2000; KANG *et al.*, 2002; XIANG *et al.*, 2008).

Além do déficit hídrico afetar características fisiológicas e de expressão gênica nas folhas, em estudos relata-se que folhas desenvolvidas durante períodos de déficit hídrico apresentam maior densidade estomática, estômatos de menor tamanho e maior relação entre diâmetro polar e diâmetro equatorial (GRISI *et al.*, 2008; MELO *et al.*, 2014). Na busca da maior funcionalidade, os estômatos adquirem uma morfologia mais elíptica (fechada), visando reter o máximo de água existente no seu interior (CASTRO *et al.*, 2009; BATISTA *et al.*, 2010).

Modificações no mesofilo e nos parênquimas também têm sido observadas em estudos com plantas submetidas ao estresse hídrico. A redução dos espaços intercelulares tem sido apontada como uma alternativa para diminuir a evapotranspiração de água e garantir a eficiência no uso da água, isso porque, há uma maior compactação do mesofilo, e desta maneira, há um aumento da resistência interna ao movimento de vapor d'água, reduzindo assim, a evapotranspiração (CHARTZOULAKIS *et al.*, 2002; BURNETT *et al.*, 2005).

O estudo de outras estruturas foliares como o diâmetro da nervura central (DNC) é importante para avaliar a condutância hidráulica das plantas e crucial para prever a eficiência do transporte de água (LECHTHALER *et al.*, 2019). Assim, quanto maior DNC, maior tende ser a taxa de transporte de água e solutos no interior das plantas (SACK *et al.*, 2012; LÜTTGE, 2008). Cada uma dessas modificações anatômicas, em paralelo à restrição hídrica, faz parte de um conjunto de respostas que as plantas emitem a favor da tolerância ou adaptação em situações de estresse.

2.4 A temperatura como um agente estressor

A temperatura é naturalmente proporcional à intensidade de calor, e este fator favorece, inicialmente, desvios no teor de carboidratos, alterações nos níveis de hormônios incluindo ABA, acúmulo de substâncias tóxicas, alterações na coloração das partes vegetais e desenvolvimento de malformações. O calor também acelera o metabolismo celular e causa desidratação do tecido vegetal. Assim, com maior intensidade do estresse térmico, mais estresse oxidativo é gerado, pois também induz a produção de espécies reativas de oxigênio (CHAVES-BARRANTES e GUTIÉRREZ-SOTO, 2017).

Como mencionado anteriormente, a cultura da batata-doce tem características tolerantes. A temperatura ótima de crescimento para batata-doce varia entre 20-24 °C, no entanto, quando a temperatura aumenta, influencia várias reações redox e metabólicas que ocorrem no PSII, PSI, complexo citocromo e RuBisCo, levando a uma diminuição significativa da taxa fotossintética (YIN *et al.*, 2010; YANG *et al.*, 2020). O estágio reprodutivo do ciclo fenológico da batata-doce torna-se mais afetado pelos efeitos da alta temperatura, e as consequências são muito mais significativas do que no estágio vegetativo (REDDY, 2022).

Assim, este agente estressor afeta negativamente a fotoquímica PSII (Fv/Fm), eficiência PSII (Φ PSII), coeficiente de extinção fotoquímica (qP) e não fotoquímica quenching (NPQ), bem como a Inter conversão de pigmentos (YIN *et al.*, 2010; OLIVEIRA

et al., 2022). Ainda pode acontecer do estresse térmico desencadear a senescência das folhas, principalmente quando associado à restrição hídrica (RABARA *et al.*, 2021).

Com todas as consequências, as altas temperaturas levam ainda à desnaturação imediata de proteínas e enzimas antioxidantes, como superóxido dismutase, ascorbato peroxidase, glutatona redutase e catalases (ALMESELMANI *et al.*, 2006; NAGESH BABU; RANGAIAH, 2008), e aumentam a quantidade de ácidos graxos insaturados (SAVCHENKO *et al.*, 2002), que fazem com que os lipídios das membranas se tornem mais fluidos e permeáveis, permitindo a perda de eletrólitos (LOS; MURATA, 2004; PORCH e HALL, 2013). Por este motivo, as membranas celulares são as primeiras estruturas a serem afetadas pelo estresse térmico (WANG *et al.*, 2011), provocando sinais que induzem a expressão de genes de defesa (WAHID *et al.*, 2007).

Dessa forma, com uma maior temperatura do ambiente, maior tende ser a temperatura interna foliar. Filho *et al.* (2021) encontraram correlação positiva entre temperatura interna foliar e perda de água no interior das células vegetais devido à maior taxa de transpiração, com posterior fechamento estomático. Um gene que codifica para uma proteína do canal de efluxo aniônico, essencial para o fechamento adequado dos estômatos em resposta a muitos fatores, incluindo ABA gerado pelas altas temperaturas em batata-doce, é o Canal aniônico tipo S da célula guarda (*Guard cell S-type anion channel - slac1*). O *slac1* quando reprimido também pode estar relacionado com modificações na fenologia foliar da batata-doce, acarretando menor expansão foliar (NEGI *et al.*, 2008; VAHISALU *et al.*, 2008) e menor concentração de clorofila (KORRES *et al.*, 2017).

O gene responsável pela expressão de proteínas do Canal de Potássio (*Potassium channel – kat2*) é regulado negativamente, codificando um canal de K⁺ para dentro das células-guardas de batata-doce e facilitando o fechamento dos estômatos sob altas temperaturas (SCHROEDER *et al.*, 1984). Por outro lado, o gene responsável pela expressão da Proteína de ligação à clorofila a-b, cloroplástica (*Chlorophyll a-b binding protein, chloroplastic - LHCB6*) codifica uma proteína associada ao fotossistema II em *Arabidopsis*, regula o movimento estomático (JANSSON, 1999), e aumenta a condutância estomática - mediada por ABA. Quando reprimido, o *lhcb6* pode estar relacionado com reduções visíveis no tamanho e na coloração esverdeada da folha provocada pelas altas temperaturas (XU *et al.*, 2012).

Além das modificações na morfologia externa das plantas, o aumento da temperatura gera diferentes alterações anatômicas e funcionais nas folhas. Semelhantes às produzidas pelo estresse hídrico, estas alterações podem incluir: redução do tamanho das células, alterações na permeabilidade da membrana, aumento na densidade dos estômatos, tricomas e maior área do xilema (WAHID *et al.*, 2007). Além disso, pode haver maior espessamento da cutícula, com intuito de reduzir a taxa transpiratória. Da mesma forma, outros trabalhos evidenciaram o aumento da espessura da epiderme adaxial, atribuindo este comportamento à proteção contra dessecação (OLIVEIRA *et al.*, 2014).

2.5 A radiação como um agente estressor

A radiação solar é indispensável para as plantas, pois está envolvida na regulação de vários processos vitais fundamentais, como germinação, crescimento, desenvolvimento, fotossíntese e floração (MÜLLER-XING *et al.*, 2014).

A radiação solar é composta por três espectros eletromagnéticos incluindo a luz visível, ultravioleta (UV) e radiação infravermelha. A depender do comprimento de onda, a radiação UV pode ser dividida em: UV-A (320–400 nm) - faixa menos prejudicial às plantas; UV-B (280-320 nm) altamente prejudicial às plantas; e UV-C (100– 280 nm) que é completamente absorvida pelo ozônio estratosférico (JENKINS, 2009).

Com as mudanças climáticas globais que assolam o nosso planeta, um maior esgotamento da camada de ozônio atmosférico tem contribuído para maior entrada da radiação UV-B (280-320 nm), atingido a superfície da Terra e causando efeitos prejudiciais

intensos na agricultura (BALLARE *et al.*, 2011; WILLIAMSON *et al.*, 2014). Neste sentido, a radiação UV-B altera os processos fisiológicos e metabólicos nas plantas, resultando na diminuição da eficiência do fotossistema II e capacidade fotossintética (ALLEN *et al.*, 1998; BOLINK *et al.*, 2001; SAVITCH *et al.*, 2001), devido ao processo acelerado da degradação de clorofila (OLSON *et al.*, 1999; GERM *et al.*, 2005).

Por outro lado, estudos recentes indicam que o estresse por UV-B na batata-doce ainda foi capaz de induzir o crescimento da parte aérea e não interferiu nos pigmentos das plantas, no entanto, a taxa fotossintética foi 16% afetada negativamente (REDDY, 2022).

Estudos sugerem a ocorrência de potenciais danos nos centros de reação do fotossistema II em batata-doce sob alta radiação solar (OLIVEIRA *et al.*, 2022; REDDY, 2022). Os valores ideais considerados para a eficiência quântica potencial do fotossistema II (Fv/Fm) de várias espécies vegetais variam entre 0,75 e 0,85 (MAXWELL; JOHNSON, 2000; BAKER e ROSENQVIST, 2004). Uma variação menor ou maior tem sido relacionada com um declínio significativo na taxa fotossintética, o que pode estar relacionado com a redução na eficiência do transporte de elétrons (LI *et al.*, 2004).

Dessa maneira, a forte radiação solar pode prejudicar em diferentes escalas o desenvolvimento das plantas e o fotossistema II, sendo necessário dissipar o excesso de energia absorvida pelas folhas no intuito de evitar a fotoinibição; fenômeno pelo qual também influencia demais parâmetros de fluorescência da clorofila *a* (FRANCO *et al.*, 2005; COSTA *et al.*, 2015).

O excesso de luz geralmente contribui para o aumento da temperatura ambiente e o déficit de pressão de vapor, levando ao fechamento dos estômatos. Dessa forma, se associada com déficit hídrico e altas temperaturas, a alta radiação eleva a menor captação de CO₂ (FAVARETTO *et al.*, 2011). Neste sentido, qualquer distúrbio na taxa fotossintética e outras características intimamente associadas, como a condutância estomática, eventualmente afetariam as características relacionadas ao rendimento de batata-doce (REDDY, 2022), levando a uma expressão de genes e modificações nas estruturas anatômicas visando melhor adaptação.

A deposição e aumento da espessura de ceras e cutículas, por exemplo, ajuda refletir uma maior incidência de luz solar sob as folhas, por se tratar de uma camada brilhante e refletora (OLIVEIRA, 2011), auxilia na menor transpiração foliar via epiderme, reduzindo consequentemente a desidratação celular. O aumento do ativador de transcrição envolvido na ativação da biossíntese de cera cuticular sob estresse (*Myb-related protein 96* - MYB96) também pode estar associado às condições de estresse (GEORGII *et al.*, 2017).

Por se tratar de um tecido de revestimento, a epiderme é a primeira estrutura a sofrer modificações contra uma vasta gama de estresses ambientais. Assim, para evitar danos causados pela forte radiação UV-B, um maior espessamento das folhas é evidenciado (SCHUMAKER *et al.*, 1997; JANSSEN *et al.*, 1998; FILELLA; PEÑUELAS, 1999). Também é comum a ocorrência de estômatos em cavidades (criptas estomáticas) (CASTRO *et al.*, 2009). Dessa forma, o desenvolvimento de uma técnica de sombreamento pode ser uma alternativa para minimizar os efeitos da alta radiação que causam danos ao PSII, possibilitando ajustes na melhoria das condições estressantes e retomada do metabolismo fotoquímico e do crescimento vegetal.

2.6 Filme de partículas à base de cálcio

A técnica de filme de partículas à base de óxido de cálcio e/ou carbonato de cálcio (CaO e CaCO₃) consiste na formação de uma fina película de nanocompostos sob a superfície das folhas. Estes minerais inertes oriundos de fontes renováveis (ALVARENGA *et al.*, 2012; LU *et al.*, 2015; YOO *et al.*, 2009; SAEB *et al.*, 2013) têm demonstrado resultados promissores na melhoria do desempenho fisiológico de plantas de cafeeiro conilon e batata-doce por meio da fotoproteção foliar (SILVA *et al.*, 2019; OLIVEIRA *et al.*, 2021; OLIVEIRA *et al.*, 2022). A técnica também contribui para maior eficiência do uso da água sob restrição hídrica em

feijoeiro (OLIVEIRA JUNIOR *et al.*, 2019), e ajuda a reduzir as taxas de transpiração e o estresse térmico em tomateiro, ao mesmo tempo que também promove condições mais favoráveis de trocas gasosas (OLIVEIRA DA SILVA *et al.*, 2019).

Ao minimizar os efeitos prejudiciais das condições climáticas nas plantas, os filmes de partículas à base de cálcio apresentam potencial para elevar o rendimento das culturas. Oliveira *et al.* (2021), por exemplo, demonstraram que a aplicação de CaO foliar em batata-doce irrigada aumentou a produtividade cerca de 2%, 62% e 43%, quando a concentração de CaO foi de 5%, 10% e 15% p/v, respectivamente.

Por outro lado, sob restrição hídrica, a aplicação de CaCO_3 torna-se eficiente no aumento da estabilidade fisiológica dos processos fotossintéticos de tomateiros, o que indica que mesmo em condições ambientais limitantes, o filme fornece proteção contra fotoinibição e maiores taxas de fotossíntese líquida (*A*) (OLIVEIRA DA SILVA *et al.*, 2019).

Estes resultados ocorrem em resposta à maior reflexão do excesso de radiação solar promovido pelo filme de partícula de cálcio, o que reduz a radiação fotossinteticamente ativa (PAR), mitiga potenciais danos ao aparato fotossintético e controla a temperatura interna foliar (OLIVEIRA JUNIOR *et al.*, 2019; SILVA *et al.*, 2019).

Com a maior reflexão da radiação solar, o filme de partículas traz melhoria na manutenção dos índices de Falker, apresentando maior teor de clorofila (chl *a*, chl *b* e chl total) e redução da relação chl *a/b* em diversas culturas. Resultados nesse sentido foram relatados como indicadores de respostas adaptativas à redução da disponibilidade de luz (WEI *et al.*, 2010; ILIĆ *et al.*, 2015).

Por outro lado, quando as plantas estão sob estresse abiótico intenso, os valores do transiente OJIP são apresentados na forma variável relativa, e verifica-se nitidamente o efeito do tipo de estresse por meio da curva de transiente OJIP (LICHTENTHALER *et al.*, 1998). O teste OJIP para os parâmetros ecofisiológicos - é responsável por analisar o aumento da fluorescência transitória da clorofila *a* (Chl *a*) polifásica e o estado redox dos fotossistemas I (PSI) e II (PSII), bem como a eficiência da transferência de elétrons da cadeia intersistêmica para os aceptores finais no PSI (KALAJI *et al.*, 2017).

Assim, os efeitos dos filmes de partículas avaliados pelo teste OJIP indicam que tais filmes reduzem a atividade dos centros de reação (RCs), aumentando ou diminuindo a absorção de energia (ABS), o transporte de energia de excitação (ET0) e sua captura (TR0) (DINIS *et al.*, 2016; 2018; SILVA *et al.*, 2019). Filmes de partículas também melhoram a dissipação de energia não fotoquímica da antena PSII (DI0), com base na seção transversal (CS) (DINIS *et al.*, 2016; 2018). Com reduções na emissão de fluorescência em todas as etapas da curva OJIP em plantas com filmes, possivelmente há adaptação do metabolismo fotossintético ao sombreamento imposto (OLIVEIRA DA SILVA *et al.*, 2019). Dessa forma, é notável que o uso da técnica mitigue os efeitos das mudanças climáticas e condições adversas nos cultivos agrícolas.

Considerando a influência da técnica de filmes de partículas à base de cálcio nos diversos mecanismos adaptativos, é possível que o uso do filme também influencie a expressão e repressão de genes envolvidos em mecanismos de tolerância nas plantas. Assim como, desenvolva a ocorrência de modificações morfoanatômicas que permitam condições de adaptação. Trabalhos neste sentido são incentivados à idealização de novas descobertas, considerando, principalmente, cultivares regionais.

Sendo assim, de maneira geral, as tendências fisiológicas para plantas com filme de cálcio tornam-se indicativos positivos para o incentivo à adoção da técnica e manejo prévio das culturas a fim de direcionar para o melhor cultivo e resultados na produção agrícola (SILVA *et al.*, 2019). No entanto, pesquisas sobre expressão gênica e anatomia foliar têm se tornado uma importante chave complementar para estudos de ecofisiologia vegetal, principalmente relacionado ao balanço hídrico e à capacidade adaptativa das folhas (GAVILANES, 1999).

3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALLEN, D. J.; NOGUÉS, S.; BAKER, N. R. Ozone depletion and increased UV-B radiation: Is there a real threat to photosynthesis? **Journal of Experimental Botany**, v. 49, p. 1775–1788, 1998.
- ALMESELMANI, M.; DESHMUKH, P. S.; SAIRAM, R. K.; KUSHWAHA, S. R.; SINGH, T. P. Protective Role of Antioxidant Enzymes under High Temperature Stress. **Plant Science**, v. 171, p. 382–388, 2006.
- ALVARENGA, R. A. F.; GALINDRO, B. M.; DE F. HELPA, C.; SOARES, S. R. The recycling of oyster shells: an environmental analysis using Life Cycle Assessment. **Journal of Environmental Management**, v. 106, p. 102–109, 2012.
- ARAÚJO FILHO, J. A.; CARVALHO, F. C. Desenvolvimento sustentável da caatinga. **EMBRAPA CNPC**, v. 36, p. 1–17, 1997.
- ATKINSON, N. J.; URWIN, P. The interaction of plant biotic and abiotic stresses: From genes to the field. **Journal of Experimental Botany**, v. 63, p. 3523–3543, 2012.
- BAKER, N. R.; ROSENQVIST, E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: a examination of future possibilities. **Journal of Experimental Botany**, v. 55, n. 403, p. 1607–1621, 2004.
- BALLARE, C. L.; CALDWELL, M. M.; FLINT, S. D.; ROBINSON, S. A.; BORNMAN, J. Effects of solar ultraviolet radiation on terrestrial ecosystems. Patterns, mechanisms, and interactions with climate change. **Photochemical and Photobiological Sciences**, v. 10, p. 226–241, 2011.
- BATISTA, L.; GUIMARÃES, R. J.; PEREIRA, F. J.; CARVALHO, G. R. Anatomia foliar e potencial hídrico na tolerância de cultivares de café ao estresse hídrico. **Revista Ciência Agronômica**, v. 41, p. 475–481, 2010.
- BENTO, L. F.; SCALON, S. P. Q.; DRESCH, D. M.; PEREIRA, Z. V. Potential for recovery of *Campomanesia xanthocarpa* Mart. ex O. Berg seedlings from water deficit. **African Journal of Agricultural Research**, v. 11, n. 30, p. 2775–2785, 2016.
- BOLINK, E. M.; VAN-SCHALKWIJK, I.; POSTHUMUS, F.; VAN-HASSELT, P. Growth under UV-B radiation increases tolerance to high-light stress in pea and bean plants. **Plant Ecology**, v. 154, p. 49–156, 2001.
- BRAY, E. A. Molecular Responses to Water Deficit. **Plant Physiology**, v. 103, p. 1035–1040, 1993.
- BRILLANTE, L. *et al.* Comparing Kaolin and Pinolene to Improve Sustainable Grapevine Production during Drought. **Plos One**, v. 11, n. 6, p. e0156631, 2016.
- BURNETT, S. E.; PENNISI, S. V.; THOMAS, P. A.; VAN IERSEL, M. W. Controlled Drought Affects Morphology and Anatomy of *Salvia splendens*. **American Society for Horticultural Science**, v. 130, p. 775–781, 2005.
- CALATAYUD, A.; ROCA, D.; MARTINEZ, P. F. Spatial-temporal variations in rose leaves under water stress conditions studied by chlorophyll fluorescence imaging. **Plant Physiology Biochemistry**, v. 44, n. 10, p. 564–73, 2006.

- CARDOSO, A. D. *et al.* Evaluation of sweet potato clones in Vitória da Conquista. **Horticultura Brasileira**, v. 23, n. 4, 2005.
- CASTRO, E. M.; PEREIRA, F. J.; PAIVA, R. **Histologia vegetal**: estrutura e função dos órgãos vegetativos. Lavras: UFLA, 2009.
- CAVALCANTE, J. T. Análise de trilha em caracteres de rendimento de clones de batata-doce (*Ipomoea batatas*). **Acta Scientiarum Agronomy**, v. 28, p. 261–266, 2006.
- CHARTZOULAKIS, K.; PATAKAS, A.; BOSABALIDIS, A. M. Changes in water relations, photosynthesis and leaf anatomy induced by intermittent drought in two olive cultivars. **Environmental and Experimental Botany**, v. 42, n. 2, p. 113–120, 2002.
- CHASE, M. W. *et al.* An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. **APG III**, p. 105–121, 2009.
- CHAVES-BARRANTES, N. F.; GUTIÉRREZ-SOTO, M. Respuestas al estrés por calor en los cultivos. I. aspectos moleculares, bioquímicos y fisiológicos. **Agronomía Mesoamericana**, v. 28, p. 237–253, 2017.
- CHEN, Z. *et al.* Ultraviolet (UV)-B effects on growth and yield of three contrasting sweet potato cultivars. **Photosynthetica**, v. 58, p. 37–44, 2020.
- CHIRINO, E. *et al.* Morpho-functional traits and plant response to drought conditions in seedlings of six native species of Ecuadorian Ecosystems. **Flora**, v. 233, p. 58–67, 2017.
- CISNEROS-ZEVALLOS, L.; JACOBO-VELÁZQUEZ, D. A.; PECH, J. C.; KOIWA, H. Signaling Molecules Involved in the Postharvest Stress Response of Plants: Quality Changes and Synthesis of Secondary Metabolites. **Handbook of Plant and Crop Physiology**, p. 259–276, 2014.
- COBEÑA RUIZ, G.; CAÑARTE BERMÚDEZ, E.; MENDOZA GARCÍA, A.; CÁRDENAS GUILLEN, F. M.; GUZMÁN CEDEÑO, A. **Manual técnico del cultivo de camote**. 106o ed. Portoviejo: Estación Experimental Portoviejo/ESPAM, 2017.
- COMIN, A. N. *et al.* Extreme rainfall event in the Northeast coast of Brazil: a numerical sensitivity study. **Meteorology and Atmospheric Physics**, p. 1–22, 2020.
- COSME, C.; NÉSTOR, Z. **Manual técnico para el cultivo de batata (camote o boniato) en la Provincia de Tucumán (Argentina)**, 2012.
- COSTA, A. C. *et al.* The effect of irradiance and water restriction on photosynthesis in young jatobá-do-cerrado (*Hymenaea stigonocarpa*) plants. **Photosynthetica**, v. 53, p. 118–127, 2015.
- COSTA, M. S. *et al.* Rainfall extremes and drought in northeast Brazil and its relationship with El niño–southern oscillation. **International Journal of Climatology**, v. 41, p. E2111–E2135, 2021.
- DA SILVA, P. S. O. *et al.* Effects of calcium particle films and natural shading on ecophysiological parameters of *Conilon coffee*. **Scientia Horticulturae**, v. 245, p. 171–177, 2019.

DAT, J. *et al.* Dual Action of the Active Oxygen Species during Plant Stress Responses. **Cellular and Molecular Life Sciences**, v. 57, p. 779–795, 2000.

DINIS, L. T. *et al.* Kaolin modulates ABA and IAA dynamics and physiology of grapevine under Mediterranean summer stress. **Journal of Plant Physiology**, v. 220, n. November 2017, p. 181–192, 2018.

DINIS, L. T. *et al.* Kaolin-based, foliar reflective film protects photosystem II structure and function in grapevine leaves exposed to heat and high solar radiation. **Photosynthetica**, v. 54, p. 47–55, 2016.

DUQUE, L. O.; SETTER, T. L. Cassava response to water deficit in deep pots: Root and shoot growth, ABA, and carbohydrate reserves in stems, leaves and storage roots. **Tropical Plant Biology**, v. 6, p. 199–209, 2013.

FAVARETTO, V. F.; MARTINEZ, C. A.; SORIANI, H. H.; FURRIEL, R. P. Differential responses of antioxidant enzymes in pioneer and late-successional tropical tree species grown under sun and shade conditions. **Environmental and Experimental Botany**, v. 70, n. 1, p. 20–28, 2011.

FILELLA, I.; PEÑUELAS, J. Altitudinal differences in UV absorbance, UV reflectance and related morphological traits of *Quercus ilex* and *Rhododendron ferrugineum* in the Mediterranean region. **Plant Ecology**, v. 145, p. 157–165, 1999.

FILHO, J. A. M. *et al.* Linking root and stem hydraulic traits to leaf physiological parameters in *Coffea canephora* clones with contrasting drought tolerance. **Journal of Plant Physiology**, p. 258–259, 2021.

FISCHER, B. B.; HIDEĞ, É.; KRIEGER-LISZKAY, A. Production, Detection, and Signaling of Singlet Oxygen in Photosynthetic Organisms. **Antioxidants & Redox Signaling**, v. 18, p. 2145–2162, 2013.

FRANCO, A. C. *et al.* Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. **Trees**, v. 19, p. 326–335, 2005.

GAD, L.; GEORGE, T. **The Sweet potato**. 2009.

GAJANAYAKE, B.; REDDY, K. R. Sweetpotato responses to mid- and late-season soil moisture deficits. **Crop Science**, v. 56, p. 1865–1877, 2016.

GAJANAYAKE, B.; REDDY, K. R.; SHANKLE, M. W.; ARANCIBIA, R. A. Early-season Soil moisture deficit reduces sweetpotato storage root initiation and development. **Hortscience**, v. 48, p. 1457–1462, 2013.

GAJANAYAKE, B.; REDDY, K. R.; SHANKLE, M. W.; ARANCIBIA, R. A. Growth, developmental, and physiological responses of two sweet potato (*Ipomoea batatas* L. [Lam.]) cultivars to early season soil moisture deficit. **Scientia Horticulturae**, v. 168, p. 218–228, 2014.

GAVILANES, M. L. Estudo anatômico do eixo vegetativo de plantas daninhas que ocorrem em Minas Gerais. I. Anatomia foliar de *Gomphrena celosioides* Mart. (Amaranthaceae). **Revista Ciência e Agrotecnologia**, v. 23, n. 4, p. 882–899, 1999.

- GEORGII, E. *et al.* Relationships between drought, heat and air humidity responses revealed by transcriptome-metabolome co-analysis. **BMC Plant Biology**, v. 17, n. 120, p. 1–23, 2017.
- GERM, M.; KREFT, I.; OSVALD, J. Influence of UV–B exclusion and selenium treatment on photochemical efficiency of photosystem II, yield and respiratory potential in pumpkins (*Cucurbita pepo* L.). **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 43, p. 445–448, 2005.
- GONZALEZ–DUGO, V.; DURAND, J. L.; GASTAL, F. Water deficit and nitrogen nutrition of crops. A review. **Agronomy for Sustainable Development**, v. 30, p. 529–544, 2010.
- GRISI, F. A. *et al.* Avaliações foliares em mudas de café "Catucaí e Siriema" submetidas ao estresse hídrico. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 32, p. 1730–1736, 2008.
- IBGE. **Produção Agrícola - Lavoura Temporária**. Disponível em: <https://cidades.ibge.gov.br/brasil/pesquisa/14/0>. Acesso em: 29 maio de 2022.
- ILIĆ, Z. S.; MILENKOVIĆ, L.; ŠUNIĆ, L.; FALLIK, E. Effect of coloured shade-nets on plant leaf parameters and tomato fruit quality. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, v. 95, p. 2660–2667, 2015.
- JACOBO-VELÁZQUEZ, D. A.; GONZÁLEZ-AGÜERO, M.; CISNEROS-ZEVALLOS, L. Cross-Talk between Signaling Pathways: The Link between Plant Secondary Metabolite Production and Wounding Stress Response. **Scientific Reports**, v. 5, p. 8608, 2015.
- JANSEN, M. A. K.; VICTOR, G.; GREENBERG, B. M. Higher plants and UV–B radiation: Balancing damage, repair and acclimation. **Trends in Plant Science**, v. 3, p. 131–135, 1998.
- JANSSON, S. A guide to the *Lhc* genes and their relatives in Arabidopsis. **Trends in Plant Science**, v. 4, p. 236–240, 1999.
- JARDIM, A. M. DA R. F. *et al.* Spatiotemporal climatic analysis in Pernambuco State, Northeast Brazil. **Journal of Atmospheric and Solar-Terrestrial Physics**, v. 223, p. 105733, 2021.
- JENKINS, G. I. Signal Transduction in Responses to UV-B Radiation. **Annual Review of Plant Biology**, v. 60, p. 407–431, 2009.
- JEUFFROY, M. H.; NEY, B.; OURY, A. Integrated physiological and agronomic modeling of N capture and use within the plant. **Journal of Experimental Botany**, v. 53, p. 809–823, 2002.
- KALAJI, H. M.; SCHANSKER, G.; MARIAN, B.; FILIPPO, B.; ANGELES, C. Frequently asked questions about chlorophyll fluorescence, the sequel. **Photosynthesis Research**, v. 132, p. 13–66, 2017.
- KANG, J.; CHOI, H.; IM, M.; KIM, S. Y. Arabidopsis basic leucine zipper proteins that mediate stress-responsive abscisic acid signaling. **The Plant Cell**, v. 14, p. 343–357, 2002.
- KHAN, M. A.; GEMENET, D. C.; VILLORDON, A. Root system architecture and abiotic stress tolerance: Current knowledge in root and tuber crops. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, p. 1584, 2016.

- KORRES, N.; NORSWORTHY, J.; BURGOS, N.; OOSTERHUIS, D. “Temperature and drought impacts on rice production: An agronomic perspective regarding short-and long-term adaptation measures”. **Water Resources and Rural Development**, v. 9, p. 12–27, 2017.
- LAU, K. H. *et al.* Transcriptomic analysis of sweet potato under dehydration stress identifies candidate genes for drought tolerance. **Plant Direct**, v. 2, n. 10, 2018.
- LEBOT, V. **Tropical root and tuber crops**: cassava, sweet potato, yams and aroids. 2009.
- LECHTHALER, S.; COLANGELI, P.; GAZZABIN, M.; ANFODILLO, T. Axial anatomy of the leaf midrib provides new insights into the hydraulic architecture and cavitation patterns of *Acer pseudoplatanus* leaves. **Journal of Experimental Botany**, v. 70, n. 21, p. 6195–6201, 2019.
- LI, Y. G. *et al.* Traits of chlorophyll fluorescence in 99 species from the sparse-elm grassland in Hunshandak Sand land. **Photosynthetica**, v. 42, n. 2, p. 243–249, 2004.
- LICHTENTHALER, H. K.; WENZEL, O.; BUSCHMANN, C.; GITELSON, A. Plant stress detection by reflectance and fluorescence. **Annals New York Academy of Science**, p. 271–285, 1998.
- LIU, Q. *et al.* Two transcription factors, DREB1 and DREB2, with an EREBP/AP2 DNA binding domain separate two cellular signal transduction pathways in drought- and low-temperature- responsive gene expression, respectively, in *Arabidopsis*. **The Plant Cell**, v. 10, p. 1391–1406, 1998.
- LOS, D. A.; MURATA, N. Membrane Fluidity and Its Roles in the Perception of Environmental Signals. **Biochimica et Biophysica Acta - Biomembranes**, p. 142–157, 2004.
- LU, J.; LU, Z.; LI, X.; XU, H.; LI, X. Recycling of shell wastes into nanosized calcium carbonate powders with different phase compositions. **Journal of Cleaner Production**, v. 92, p. 223–229, 2015.
- LÜTTGE, U. Clusia: Holy Grail and enigma. **Journal of Experimental Botany**, v. 59, p. 1503–1514, 2008.
- MARTINS, M. A.; TOMASELLA, J.; DIAS, C. G. Maize yield under a changing climate in the Brazilian Northeast: impacts and adaptation. **Agricultural Water Management**, v. 216, p. 339–350, 2019.
- MAXWELL, K.; JOHNSON, G. M. Chlorophyll fluorescence: a practical guide. **Journal of Experimental Botany**, v. 51, n. 345, p. 659–668, 2000.
- MELO, E. F.; FERNANDES-BRUM, C. N.; PEREIRA, F. J.; CASTRO, E. M.; CHALFUN-JÚNIOR, A. Anatomic and physiological modifications in seedlings of *Coffea arabica* cultivar siriema under drought conditions. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 38, p. 25–33, 2014.
- MIRANDA, J. E. Batata-doce (*Ipomoea batatas* (L.) Lam. **EMBRAPA-CNP Hortaliças**, p. 7, 1989. Brasília, DF.
- MIRANDA, J. E. C. DE; FRANÇA, F. H.; CARRIJO, O. A.; *et al.* **Coleção plantar: batata doce**. 1995.

MONTEIRO J.G.; CRUZ F.J.R.; N. M. B.; SANTOS, D. M. Crescimento e conteúdo de prolina em plântulas de guandu submetidas a estresse osmótico e à putrescina exógena. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, p. 18–25, 2014.

MÜLLER-XING, R.; XING, Q.; GOODRICH, J. Footprints of the Sun: Memory of UV and Light Stress in Plants. **Frontiers in Plant Science**, v. 5, p. 474, 2014.

MUÑOZ-MAYOR, A. *et al.* Overexpression of dehydrin *tas14* gene improves the osmotic stress imposed by drought and salinity in tomato. **Journal of Plant Physiology**, v. 169, p. 459–468, 2012.

NAGESH BABU, R.; RANGAIAH, D. V. High Temperature and Salt Stress Response in French Bean (*Phaseolus vulgaris*). **Australian Journal of Crop Science**, v. 2, p. 40–48, 2008.

NEGI, J. *et al.* CO₂ regulator SLAC1 and its homologues are essential for anion homeostasis in plant cells. **Nature**, v. 452, p. 483–486, 2008.

NELSON, N.; JUNGE, W. Structure and Energy Transfer in Photosystems of Oxygenic Photosynthesis. **Annual Review of Biochemistry**, v. 84, p. 659–683, 2015.

NEPOMUCENO, A. L. *et al.* Isolation of a cotton NADP(H) oxidase homologue induced by drought stress. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 35, n. 7, p. 1407–1416, 2000.

OLIVEIRA DA SILVA, P. S. *et al.* Calcium carbonate particle films and water regimes affect the acclimatization, ecophysiology and reproduction of tomato. **Environmental and Experimental Botany**, v. 165, n. May, p. 19–29, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2019.05.017>.

OLIVEIRA JUNIOR, L. F. G. *et al.* Physiological parameters of cowpea treated with CaO particle film subjected to water restriction. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 54, p. e00033, 2019.

OLIVEIRA, A. P. *et al.* Calcium particle films promote a photoprotection on sweet potato crops and increase its productivity. **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, v. 33, n. 1, p. 29–41, 2021.

OLIVEIRA, A. *et al.* Particle Film Improves the Physiology and Productivity of Sweet Potato without Affecting Tuber's Physicochemical Parameters. **Agriculture**, v. 14, n. 4, p. 558, 2022. DOI: 10.3390/agriculture12040558

OLIVEIRA, D. A. S. **Respostas ecofisiológicas e morfoanatômicas de licuri e macaúba sob condições de campo**, 2014. UFPE.

OLIVEIRA, N. K.; DE CASTRO, E. M.; GUIMARÃES, R. J.; PIEVE, L. M. Anatomia foliar de cafeeiros implantados com o uso de polímero hidrorretentor. **Coffee Science**, v. 9, p. 258–265, 2014.

OLSON, L. C.; VEIT, M.; BORNEMAN, J. Epidermal transmittance and phenolic composition in leaves of atrazine-tolerant and atrazine-sensitive cultivars of *Brassica napus* grown under enhanced UV-B radiation. **Physiologia Plantarum**, v. 107, p. 259–266, 1999.

ORTEGA-HERN, E.; et al. Improving the Health-Benefits of Kales (*Brassica oleracea* L. var. *acephala* DC) through the Application of Controlled Abiotic Stresses: **A Review**, p. 1–2, 2021.

PAM (IBGE) - INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. **Produção Agrícola Municipal em 2017**. Disponível em: <https://cidades.ibge.gov.br/brasil/pesquisa/14/0>. Acesso em: 29 maio de 2022.

PIMENTEL, C. Relações hídricas em dois híbridos de milho sob dois ciclos de deficiência hídrica. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 34, n. 11, p. 2021–2027, 1999.

PIMENTEL, C.; SARR, B.; DIOUF, O.; ABOUD, A. C. S ROYMACAULEY, H. Tolerância protoplasmática foliar à seca, em dois genótipos de caupi cultivadas em campo. **Revista Universidade Rural, Série Ciências da Vida**, v. 22, n. 1, p. 07–14, 2002.

PORCH, T. G.; HALL, A. E. Heat Tolerance. *In*: Genomics and Breeding for Climate-Resilient Crops: Germany: **Springer**: Berlin/Heidelberg, 2013.

RABARA, R. C.; MSANNE, J.; BASU, S.; FERRER, M. C.; ROYCHOUDHURY, A. Coping with inclement weather conditions due to high temperature and water deficit in rice: An insight from genetic and biochemical perspectives. **Physiologia Plantarum**, v. 172, n. 2, p. 487–504, 2021.

REDDY, K. R. Sweetpotato Cultivars during Early Season. **Journal of Pineal Research**, p. 1–18, 2022.

REIS, S. M. *et al.* Initial development and quality of saplings of *Copaifera langsdorffii* Desf. under different levels of shading. **Ciência Florestal**, v. 26, p. 11–20, 2016.

ROULLIER, C.; KAMBOUO, R.; PAOFA, J.; MCKEY, D.; LEBOT, V. On the origin of sweet potato (*Ipomoea batatas* L. Lam) genetic diversity in New Guinea, a secondary centre of diversity. **Heredity**, n. January, p. 594–604, 2013.

SACK, L. *et al.* Developmentally based scaling of leaf venation architecture explains global ecological patterns. **Nature Communications**, v. 3, p. 837, 2012.

SADEGHI, S. M. M.; ATTAROD, P.; VAN STAN, J. T.; PYPKER, T. G. The importance of considering rainfall partitioning in afforestation initiatives in semiarid climates: a comparison of common planted tree species in Tehran, Iran. **Science of the Total Environment**, v. 568, p. 845–855, 2016.

SAEB, M. R.; RAMEZANI-DAKHEL, H.; KHONAKDAR, H. A.; HEINRICH, G.; WAGENKNECHT, U. A comparative study on curing characteristics and thermomechanical properties of elastomeric nanocomposites: the effects of eggshell and calcium carbonate nanofillers. **Journal of Applied Polymer Science**, v. 127, p. 4241–4250, 2013.

SAVCHENKO, G. E.; KLYUCHAREVA, E. A.; ABRAMCHIK, L. M.; SERDYUCHENKO, E. Effect of Periodic Heat Shock on the Inner Membrane System of Etioplasts. **Russian Journal of Plant Physiology**, v. 49, p. 349–359, 2002.

SAVITCH, L. V. *et al.* Effects of growth under UV–A radiation on CO₂ assimilation, carbon partitioning, PSII photochemistry and resistance to UV–B radiation in *Brassica napus* cv. Topas. Aust. **Plant Physiology**, v. 28, p. 203–212, 2001.

SCHROEDER, J. I.; HEDRICH, R.; FERNANDEZ, J. M. Potassium-selective single channels in guard cell protoplasts of *Vicia faba*. **Nature**, v. 312, p. 361–362, 1984.

SCHUMAKER, M. A.; BASSMAN, J. H.; ROBBERECHT, R.; RADAMAKER, G. Growth, leaf anatomy, and physiology of *Populus* clones in response to solar ultraviolet-B radiation. **Tree Physiology**, v. 17, p. 617–626, 1997.

SHAO, H. *et al.* Phytoene Synthase Gene (PSY) from Sweet Potato (*Ipomoea batatas* Lam.) Enhances Tolerance to Abiotic Stress. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 61, p. 1678–4324, 2018.

SIDRA, (IBGE). **Produção Agrícola Municipal** em 2017. Disponível em: <https://sidra.ibge.gov.br/tabela/5457>. Acesso em: 7 maio de 2022.

SILVA, E. M.; SILVA, T. J.; CABRAL, C. E.; KROTH, B.; REZENDE, D. Desenvolvimento inicial de gramíneas submetidas ao estresse hídrico. **Revista Caatinga**, v. 2, p. 42, 2011.

SILVA, P. S. O. *et al.* Effects of calcium particle films and natural shading on ecophysiological parameters of *Conilon coffe*. **Scientia Horticulturae**, v. 245, p. 171–177, 2019.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 3 ed. Porto Alegre: Artmed, 2013.

UNO, Y. *et al.* Arabidopsis basic leucine zipper transcription factors involved in an abscisic acid-dependent signal transduction pathway under drought and high-salinity conditions. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 97, p. 11632–11637, 2000.

UPADHYAY, R.; FATIMA, T.; HANDA, A. K.; MATTOO, A. K. Differential association of free, conjugated, and bound forms of polyamines and transcript abundance of their biosynthetic and catabolic genes during drought/salinity stress in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) Leaves. **Frontiers in Plant Science**, v. 12, p. 743568, 2021.

VAHISALU, T. *et al.* SLAC1 is required for plant guard cell S- type anion channel function in stomatal signalling. **Nature**, v. 452, p. 487–491, 2008.

WAHID, A.; GELANI, S.; ASHRAF, M.; FOOLAD, M. R. Heat Tolerance in Plants: An Overview. **Environmental and Experimental Botany**, v. 61, p. 199–223, 2007.

WANG, R. *et al.* Anatomical and physiological plasticity in *Leymus chinensis* (Poaceae) along large-scale longitudinal gradient in northeast China. **PLoS ONE**, v. 6, n. 11, p. e26209, 2011.

WEI, Z.; JERANYAMA, P.; ZHANG, F.; DEMORANVILLE, C.; HOU, H. J. M. Probing the mechanisms of the yellow vine syndrome development in the american cranberry: shade effect. **HortScience**, v. 45, p. 1345–1348, 2010.

WIJEWARDANA, C. *et al.* Quantifying soil moisture deficit effects on soybean yield and yield component distribution patterns. **Irrigation Science**, v. 36, p. 241–255, 2008.

WILLIAMSON, C. E. *et al.* Solar ultraviolet radiation in a changing climate. **Nature Climate Change**, v. 4, p. 434–441, 2014.

XIANG, Y.; TANG, N.; DU, H.; YE, H.; XIONG, L. Characterization of OsbZIP23 as a key player of the basic leucine zipper transcription factor family for conferring abscisic acid sensitivity and salinity and drought tolerance in rice. **Plant Physiology**, v. 148, p. 1938–1952, 2008.

XU, Y.-H. *et al.* Light-harvesting chlorophyll a/b-binding proteins are required for stomatal response to abscisic acid in Arabidopsis. **Journal of Experimental Botany**, v. 63, p. 1095–1106, 2012.

YANG, D.; PENG, S.; WANG, F. Response of photosynthesis to high growth temperature was not related to leaf anatomy plasticity in rice (*Oryza sativa* L.). **Frontiers in Plant Science**, p. 16–26, 2020.

YIN, Y. *et al.* Photosystem II photochemistry, photoinhibition, and the xanthophyll cycle in heat-stressed rice leaves. **Plant Physiology**, v. 167, n. 12, p. 959–966, 2010.

YOO, S.; HSIEH, J. S.; ZOU, P.; KOKOSZKA, J. Utilization of calcium carbonate particles from eggshell waste as coating pigments for ink-jet printing paper. **Bioresource Technology**, v. 100, p. 6416–6421, 2009.

4. ARTIGO 1

GENES PARA MONITORAR PARÂMETROS ECOFISIOLÓGICOS EM PLANTAS SOB CONDIÇÕES DE ESTRESSE ABIÓTICO

Ferreira, J. A. B., Silva-Mann, R., & de Oliveira Júnior, L. F. G. (2021). Genes to Monitor Ecophysiological Parameters for Plants Under Abiotic Stress Conditions. **American Academic Scientific Research Journal for Engineering, Technology, and Sciences**, 82(1), 78-98.

RESUMO

Nas plantas, diferentes mecanismos são ativados pela expressão gênica em resposta a estresses abióticos. O grande desafio é estudar os padrões fisiológicos e os genes envolvidos em cada via, para avaliar os mecanismos utilizados pelas plantas na superação das condições estressantes. Para mitigar o impacto negativo das condições ambientais adversas, a técnica de filmes de partículas tornou-se uma potencial ferramenta para o manejo das culturas vegetais. O objetivo deste trabalho é identificar genes expressos e envolvidos em diferentes vias ecofisiológicas que respondam a estresses abióticos. Os softwares GeneMANIA e Cytoscape foram fundamentais no estabelecimento de redes genéticas. Além disso, uma representação gráfica englobou outros genes intimamente ligados a funções semelhantes. Do ponto de vista da tecnologia de filmes de partículas, os genes envolvidos em cada parâmetro ecofisiológico podem, no futuro, elucidar novos mecanismos de resposta vegetal e, portanto, uma resposta molecular mais adaptativa às condições ambientais adversas.

Palavras-chave: Filmes de partículas, expressão gênica, gene de interesse, redes de interação.

ABSTRACT

Título: Genes to monitor ecophysiological parameters in plants under abiotic stress conditions

In plants, different mechanisms are activated by gene expression in response to abiotic stresses. The great challenge is to study the physiological patterns and the genes involved in each pathway to evaluate the mechanisms used by plant the overcame de stressfully conditions. To mitigate the negative impact of adverse environmental conditions, the particle films technique has become a potential crop management tool for plants. The mean goal of this work is to identify genes expressed and involved in different ecophysiological pathways responding to abiotic stresses. GeneMANIA and Cytoscape software were fundamental in the establishment of gene networks. In addition, a graphical representation encompassed other closely linked genes with similar functions. From the perspective of particle film technology, the genes involved in each ecophysiological parameter may, in the future, elucidate new plant response mechanisms, and therefore, a more adaptive molecular response to adverse environmental conditions.

Keywords: Particle filmes; genes expression; gene of interest; interaction networks.

4.1. Introdução

As plantas são organismos naturalmente sésseis e, portanto, suscetíveis a fatores de estresses abióticos como seca, salinidade, altas e baixas temperaturas, metais pesados, irradiação leve e alta. Ao longo dos anos, diversos estudos geraram bases substanciais de conhecimento e compreensão das respostas a diferentes estresses ambientais, e modelos para explicar mecanismos que desencadeiam respostas das plantas (Llorens et al., 2020). Assim, outros mecanismos fisiológicos, bioquímicos e morfoanatômicos podem ser ativados pela expressão gênica em resposta a estresses abióticos.

Portanto, compreender as respostas adaptativas das plantas a partir de uma perspectiva fisiológica em uma perspectiva molecular e gênica - nas quais múltiplos genes interagem em resposta ao ambiente - expande a compreensão da adaptação das folhas ao estresse abiótico. A maioria das respostas adaptativas, pelo menos em parte, ocorrem por meio do controle da expressão gênica (Song et al., 2014).

A intensificação dos estresses abióticos leva a mudanças fisiológicas nas plantas. As alterações direcionais do metabolismo e a reconfiguração das vias bioquímicas resultam em danos irreversíveis ou ajuste fisiológico em condições de estresse. Consequentemente, os genes podem ser expressos diferencialmente em órgãos e tecidos de diferentes estágios fenológicos. Portanto, as plantas podem desencadear vários sinais comportamentais por meio da expressão ou repressão dos genes (Merwad et al., 2018).

Um dos principais fatores abióticos é a restrição de água disponível para as plantas. Este fator desencadeia alterações na condutância estomática, taxa fotossintética, pressão de vapor de folha, eficiência do uso da água e carboxilação, clorofila e fluorescência. Além disso, em estágios posteriores, reduz o crescimento vegetativo (Tátrai et al., 2016). Portanto, compreender a expressão dos genes envolvidos no controle de diferentes parâmetros ecofisiológicos é essencial para verificar a adaptação ambiental das plantas.

A técnica de PCR em tempo real, ou PCR quantitativo (qPCR), tornou-se ferramenta confiável na quantificação dos genes alvo. A transcriptômica melhora as respostas das plantas a certas condições estressantes e complementa os resultados fisiológicos anteriormente buscados no campo (Matsunami et al., 2018).

Apesar das técnicas avançadas, ainda é fundamental acessar outras ferramentas para monitorar o desenvolvimento de plantas resistentes e mais produtivas, favorecendo o

crescimento mesmo em condições estressantes (Tátrai et al., 2016). Como estratégia de curto prazo, o manejo de culturas por filme de partículas mitiga o impacto negativo das condições ambientais adversas.

A técnica utiliza nanopartículas de minerais inertes e especializadas que são pulverizadas para cobrir a superfície das folhas. O filme de partículas promove a aclimação vegetal e aumenta o reflexo do excesso de radiação [ultravioleta e infravermelho (IR)] e reduz a radiação fotossintética ativa (PAR) (Silva et al., 2019).

A quantidade de luz que atinge os centros de reação do cloroplasto é reduzida, evitando danos ao aparelho fotossintético das plantas. Essa tecnologia tem contribuído para manter o teor de água das folhas, a divisão celular e o crescimento das plantas ativo (Dinis et al., 2018). Esta revisão teve como objetivo identificar genes envolvidos em diferentes parâmetros ecofisiológicos em resposta a tensões abióticas e criar redes genéticas para estudos utilizando filmes de partículas em resposta às condições ambientais adversas.

4.2. Revisão de literatura

4.2.1. Condutância estomática (*gs*)

No geral, as plantas crescem sob condições estressantes quando ajustam a abertura e fechamento de seus poros estomáticos, no entanto, em longo prazo, condições ambientais severas como o aumento da temperatura, podem alterar o tamanho do ostíolo, a densidade e o padrão de distribuição estomática nas folhas, influenciando também a quantidade de CO₂ absorvido (Yan et al., 2017).

Compreender a expressão de genes relacionados à condutância estomática nas folhas pode fornecer informações importantes sobre a aclimação e adaptação das plantas a mudanças ambientais específicas (Zhou et al., 2010).

Os genes expressos diferencialmente no controle estomático afetam vários mecanismos fisiológicos de autorregulação (TABELA 1). Além disso, a combinação desses genes candidatos permite uma rede de interação genética formada por outros genes fortemente conectados com funções semelhantes (FIGURA 1).

Mecanismo	Gene
Biossíntese ABA - regula a condutância estomática (<i>gs</i>)	<i>CCD1 (NCED1); NCED2</i>
Presente em células-guardas e atuam no fechamento estomático mediado por ABA	<i>NF-YB3; SDIR1; CPK9</i>
Transcreve para via de sinalização ABA	<i>CPK10; SRK2E (OST1); ARK2 (RK2); SLAC1; DREB2A</i>
Promoção do H ₂ O ₂ em resposta à ABA e controle do fechamento estomático	<i>CDC2.5 (ASR); SRO1</i>
Redução de <i>gs</i> associado à maior densidade estomática	<i>EPF1; EPF2; EPFL9 (ESTOMAGEN); CESA3 (ATHB); WOXL4</i>
Regulação positiva da abertura estomática em resposta à luz	<i>APK1b</i>
Regulação da condutância estomática em condições de seca	<i>LHCB6; SLAC1</i>

TABELA 1. Genes envolvidos no mecanismo de condutância estomática.

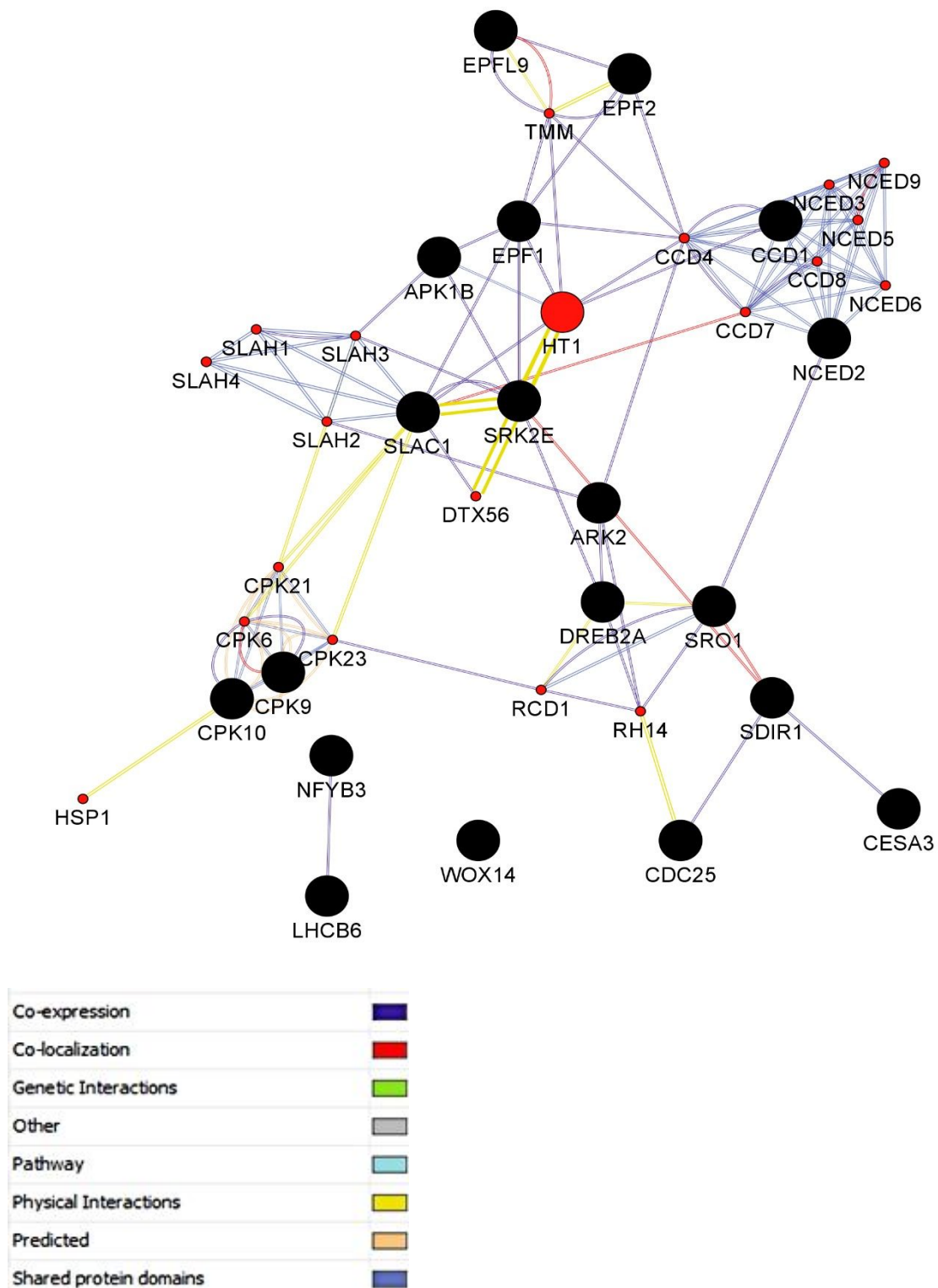


FIGURA 1. Rede de interação genética para o parâmetro: condutância estomática (g_s), com outros genes ligados com funções semelhantes.

Plantas a pleno sol expostas às condições de seca têm baixa condutância estomática devido à biossíntese do ácido absísico (ABA). Este hormônio desempenha papel na condutância estomática das folhas, otimizando a troca gasosa em resposta à umidade do solo. Dois genes primários associados à ABA, Biossíntese9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase (*NCED1* e *NCED2*), foram expressos diferencialmente na folha e raiz das videiras cultivadas sob estresse hídrico (Speirs et al., 2013).

Xuanyuan et al. (2017) relataram na batata o Nuclear Factor Y subunit B-3 (*NF-YB3*), com superexpressão em células-guardas de folhas e aumentaram especificamente a tolerância à seca e ao estresse térmico. *NF-YB3* ativa vários outros genes relacionados à via ABA: Calcium-dependent protein kinase 10 (*CPK10*) um regulador positivo controlando o sinal de estresse; Serine (*SRK2E* - *OST1*) envolvido no rápido fechamento estomático; enquanto Serine/threonine-protein kinase (*ARK2* - *RK2*) regula a troca gasosa, e guard cell S-type anion channel (*SLAC1*) a fotossíntese (Engineer et al., 2016). Por outro lado, Dehydration-responsive element-binding protein (*DREB2A*) é conhecido por ativar um fator de transcrição responsivo à seca e vários outros componentes da via de sinalização ABA na mesma cultura (Lau et al., 2018).

A quinase 9 (*CPK9*), presente em diversos órgãos vegetativos de arroz em condições de déficit hídrico, principalmente em células-guardas, indica um papel positivo na tolerância à seca e na melhoria da capacidade da planta de reter água, basicamente devido ao seu envolvimento no limite estomático de ajuste osmótico (Wei et al., 2014). SALT- AND DROUGHT-INDUCED RING FINGER1 (*SDIR1*) que codifica a ligase E3, é regulado positivamente por ABA e expressa tolerância vegetativa após o tratamento de seca em *Oryza sativa* (Gao et al., 2011).

O hormônio ABA estimula a geração de H_2O_2 por meio do complexo enzimático NADPH oxidase em células-guardas. Desta forma, o H_2O_2 é visto como molécula de sinalização essencial para mediar o fechamento estomático. Genes envolvidos nesse processo, (*CDC2.5* – *ASR*) que codifica fosfatase de dupla especificidade e (*SRO1*) provável polímero inativo [ADP-ribose] polimerase, regulam o movimento estomático por meio da via dependente de ABA mediada por H_2O_2 , diminuindo a condutância estomática e contribuindo para uma maior tolerância à seca (Li et al., 2017).

Além do déficit hídrico, a intensidade da luz afeta diretamente a condutância estomática e abertura. Kinase 1b (*APK1b*) em *Arabidopsis* é regulada na planta visando abertura estomática sob luz intensa, promovendo uma melhor transpiração de resfriamento nas folhas. Estudos também relatam que o gene *APK1b* ajusta o fechamento estomático em resposta à ABA (Elhaddad et al., 2014).

A redução de Chlorophyll *a-b* binding protein, chloroplastic (*LHCB6*) e guard cell S-type anion channel (*SLAC1*) pode ter efeitos prejudiciais sobre o fechamento estomático durante a seca, e restaurar suas funções através da superexpressão pode melhorar a tolerância vegetal. *LHCB6* codifica uma associação com o fotossistema II e, quando superexpresso, promove o aumento do fechamento estomático. Ao mesmo tempo, o *SLAC1* é restrito principalmente às células de proteção e, associado à ABA, aumenta a sensibilidade das respostas das plantas à seca (Lau et al., 2018).

A condutância estomática das folhas pode ser influenciada pelo tamanho da célula-guarda, densidade e abertura estomática. Não está claro por que as plantas oferecem esse tipo de resposta devido à seca. No entanto, vários genes envolvidos nessas alterações morfológicas são expressos e regulados para modificar a densidade e os padrões estomáticos. Protein EPIDERMAL PATTERNING FACTOR 1 (*EPF1*) estão presentes em células-guardas estomáticas jovens, enquanto Protein EPIDERMAL PATTERNING FACTOR 2 (*EPF2*) é expresso em estágios anteriores. A redução de *EPF1* e *EPF2* resulta em aumento da densidade estomática e agrupamento na epiderme da folha (Franks et al., 2015).

Em contraste, EPIDERMAL PATTERNING FACTOR-like protein 9 (EPFL9 – *STOMAGEN*) é descrita na *Arabidopsis* e reduz a densidade e abertura estomática. Assim, evita transpiração excessiva, sugerindo a cooperação desse gene no controle da condutância estomática mantendo o estado hídrico das folhas (Wang et al., 2013).

Além disso, Cellulose synthase A catalytic subunit 3 (*CESA3* – *ATHB*) induzida por ABA em plantas de tomate sob déficit hídrico reduziu a densidade e o tamanho dos estômatos e, conseqüentemente, a taxa de transpiração e a condutância estomática (Mishraa et al., 2012). Homeobox 14 (*WOX14*) foi relatada para regular a densidade de estômatos,

controlando a divisão celular no tecido das folhas em plantas sob estresse hídrico (Fan et al., 2015).

Mesmo sob condições desfavoráveis, o filme de partículas regula as altas taxas de condutância estomática. Provavelmente devido às reduções de ABA dentro de suas células estomáticas e ao reflexo da radiação solar incidente também associada à menor temperatura interna da folha levando a uma melhora no potencial hídrico nas folhas (Dinis et al., 2018).

As respostas fornecidas por filmes de partículas interferem na expressão de genes que codificam e sinalizam ABA no controle *gs*, reduzem uma expressão de *APK1b* que é altamente expressa em resposta à alta intensidade da luz incidente sob as folhas (Elhaddad et al., 2014).

Também é possível que filmes de partículas desencadeiem a expressão de genes localizados em células-guardas que aumentam a densidade estomática e abertura, permitindo uma troca gasosa mais eficiente. Além disso, iniba a expressão de genes que estimulam a geração H_2O_2 mediada por ABA, como *ASR* e *SROI* (Li et al., 2017).

4.2.2. Fotossíntese (A)

A fotossíntese é um processo fisiológico que converte energia luminosa em energia química usada para o crescimento e desenvolvimento das plantas. A fotossíntese depende de diferentes componentes do aparelho fisiológico, como PSI e II, e do sistema de transporte de elétrons. O estresse térmico moderado associado ao estresse hídrico nas plantas promove reduções na capacidade de assimilação de CO_2 devido a possíveis danos causados a esses componentes fotossintéticos (Pan et al., 2012).

Portanto, compreender as respostas adaptativas das plantas a partir de uma perspectiva fisiológica em conjunto com a investigação molecular - nas quais múltiplos genes interagem entre si em resposta ao ambiente - amplia a compreensão da adaptação das folhas ao estresse abiótico. A maioria das respostas adaptativas, pelo menos em parte, ocorrem através do controle da expressão gênica (Song et al., 2014).

Nesse sentido, a expressão gênica diferencial na fotossíntese abordou alterações bioquímicas e autorregulação transcricional (TABELA 2). Além disso, a combinação desses genes candidatos permite uma rede de interação genética com outros genes fortemente conectados com funções semelhantes (FIGURA 2).

TABELA 2. Genes envolvidos em mecanismos relacionados à fotossíntese.

Mecanismo	Gene
Regulação da capacidade fotossintética	<i>NF-YB3; HUB1</i>
Superexpressão dos genes da fotossíntese em resposta à luz	<i>NF-YB3; NF-YB7; APK1B</i>
Subunidades de ATP sintase	<i>ATPA; ATPD</i>
Síntese de clorofila a/ b e proteínas complexas de coleta de luz	<i>LHCA2; LHCA4; CHL; LHCB5; NF-YB3</i>
Ciclo de Calvin Fructose-1,6-Bisphosphatase	<i>CFBP1 (FBP); FBA1</i>
Plastocianina	<i>PETE1</i>
Subunidades PSI	<i>PSAB</i>
Subunidades PSII	<i>PSBO2; PSBA; PSBK; PSBI; PSBH</i>
Envolvidos no transporte de elétrons	<i>LHCB3; LHCB5; PETA; PETB; ATPA</i>
Modulados pelo HSP envolvidos na aclimação fotossintética e termo tolerância	<i>MED37E (HSP70-1); HSP70-3; HSP23.6</i>

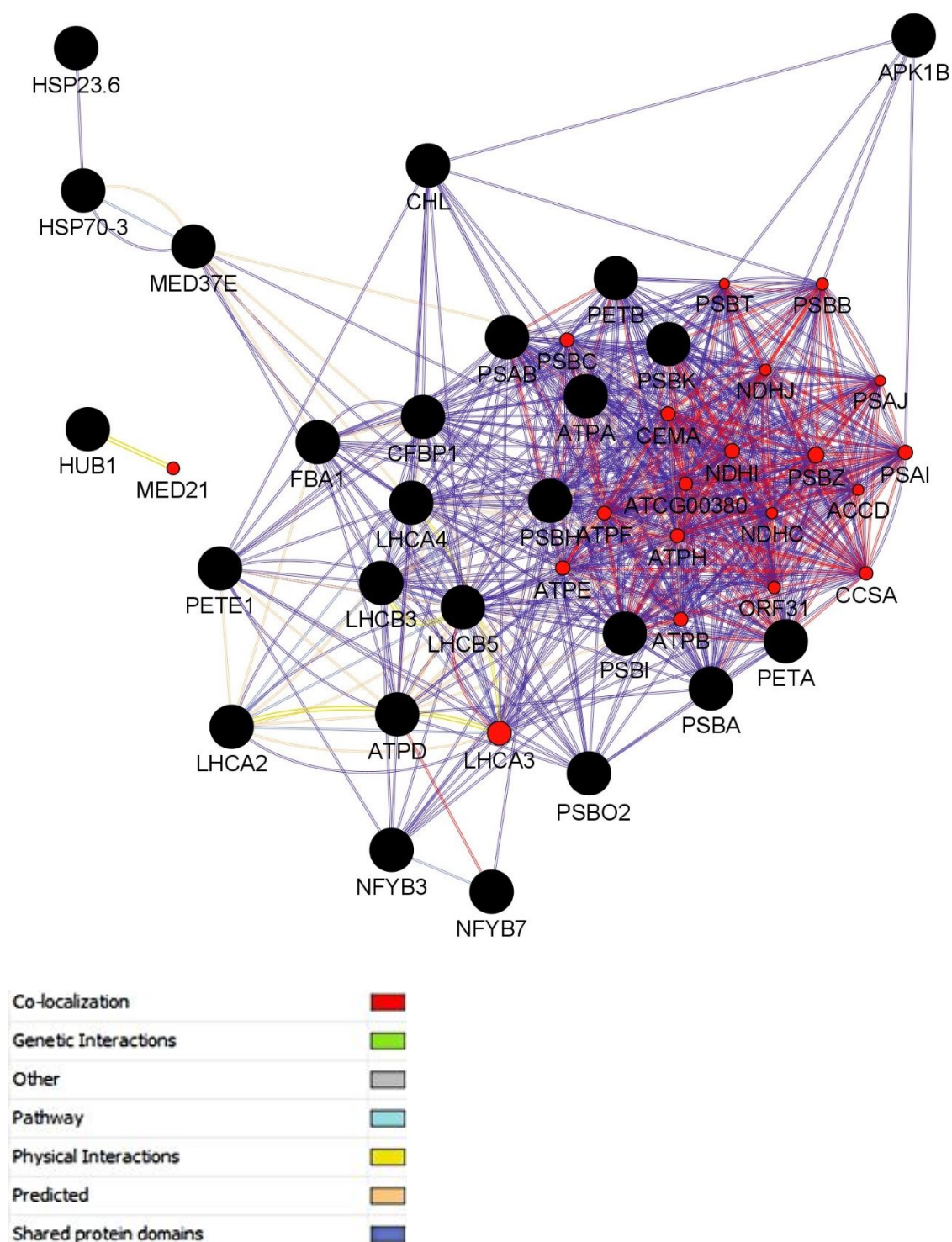


FIGURA 2. Rede de interação genética para o parâmetro: assimilação fotossintética (*A*), com outros genes ligados com funções semelhantes.

A biossíntese ou degradação da clorofila são mecanismos de grande importância para todos os sistemas fotossintéticos, principalmente no que se refere à fotoproteção ou fotoinibição das folhas, isso a depender da quantidade de energia que é absorvida e chega até os cloroplastos. Em soja, CHL, catalisam a inserção de Mg^{2+} na protoporfirina IX, que é a etapa limitante da taxa de biossíntese da clorofila (Du et al., 2018) e carotenóide (Xiang et al., 2018).

O fator nuclear NF-Y é composto por três subunidades: NF-YA, NF-YB e NF-YC, cada uma delas codificada por diferentes famílias de vários genes específicos, que passam por diferentes padrões evolutivos e resultam em funções semelhantes nas plantas (Nardone et al., 2016). Entre os genes que codificam para a proteína Nuclear transcription factor Y subunit beta no banco de dados da cultura da batata, o *NF-YB3* foi estudado e superexpresso em condições de estresse abiótico, mostrando uma redução da capacidade fotossintética, resultando, posteriormente, em poucos números de tubérculos e, conseqüentemente, menor produtividade (Xuanyuan et al., 2017). Por outro lado, *NF-YB7* foi expresso na cultura do trigo e regulado positivamente em resposta da luz, o que aumentou as taxas fotossintéticas e o teor de clorofila (Stephenson et al., 2011).

Plastocyanin 1 (*PETE1*) também interage com um receptor de detecção de cálcio que acelera o movimento estomático e a formação do transporte de elétrons fotossintéticos, enquanto Cytochrome f (*PETA*), Cytochrome b6 (*PETB*) e ATP sintase subunit alpha, cloroplic (*ATPA*) desempenham papéis essenciais na manutenção do transporte de elétrons durante a fotossíntese sob condições de estresse, e a regulação do calor da eficiência hídrica e tolerância à seca (Song et al., 2014).

No final da cadeia de transporte de elétrons, a proteína de ATP sintase funciona como uma bomba de prótons H⁺, gerando um gradiente de energia acoplado à molécula ATP usada no ciclo Calvin-Benson-Bassham (CBB) que envolve a participação dos genes *CFBP1* (*FBP*) e *FBA1*. Synthase subunit beta (*ATPD*) mantém as estruturas e componentes do aparelho fotossintético fundamental para geração de energia, fluxo potencial elétrico e homeostase de base ácida em tilacóides e estroma de cloroplasto (Wang et al., 2018).

PSI e PSII são dois fotossistemas que catalisam o transporte de elétrons fotossintéticos. Photosystem II reaction center protein K (*PSBK*), Photosystem II protein D1 (*PSBA*), Photosystem II reaction center protein I (*PSBI*), Photosystem II reaction center protein H (*PSBH*) são expressos na região do núcleo periférico do centro de reação fotossistema II e estão envolvidos na formação e montagem de subunidades PSII (Wang et al., 2018). Oxygen-evolving enhancer protein 1-2, chloroplastic (*PSBO2*) detecta baixo teor de clorofila em PSII (Wang & Blumwald, 2014) e Photosystem I P700 chlorophyll *a* apoprotein A2 (*PSAB*) está envolvida na manutenção e reparo do mesmo fotossistema (Wang et al., 2018).

Estudos com a espécie *Arabidopsis* mostraram que quando há maior intensidade de luz nas folhas, o gene *APK1B* age na taxa fotossintética apropriada para regular a menor abertura estomática (Elhaddad et al., 2014). E3 ubiquitin-protein ligase BRE1-like 1 (*HUB1*) regula a fotossíntese devido às condições de estresse hídrico na cultura do Azevém, tornando sua expressão reprimida quando a disponibilidade de água para plantas é restabelecida (Patel et al., 2015).

Estudos demonstram que Calcium sensing receptor, chloroplastic (CAS) está intimamente relacionado à formação e melhoria do sistema de transporte de elétrons, regulando a atividade do cloroplasto e a fotossíntese, especialmente sob condições de estresse hídrico, modulando uma superexpressão de Chlorophyll *a-b* binding protein 3, chloroplastic (*LHCB3*) e de Chlorophyll *a-b* binding protein 5, chloroplastic (*LHCB5*), contribuindo para a tolerância à seca e fotoproteção, prevenindo a inibição da eficiência fotossintética e a degradação de cloroplastos sob intensa radiação solar (Wang et al., 2013).

Os padrões de expressão de genes que codificam proteínas específicas de choque térmico (HSPs) estão correlacionados com a aclimação fotossintética sob estresse hídrico moderado. Por exemplo, Heat shock 70 kDa protein 1 (*MED37E* - *HSP70-1*) relacionado às funções de proteção e reparo, é induzida sob tratamentos severos e prolongados de déficit hídrico e não responsivo sob estresse leve, enquanto Heat shock 70 kDa protein 3 (*HSP70-3*) é induzida sob tratamento leve e não responsivo durante todo o tratamento severo. Além disso, Heat shock protein, mitochondrial (*HSP23.6*) protegeu o NADH: ubiquinona oxireductase durante o estresse térmico nas plantas. Portanto, uma expressão deste gene pode

ajudar a proteger as mitocôndrias e reduzir, reparar ou proteger contra danos oxidativos (Vásquez-Robinet et al., 2010).

Filmes de partículas podem promover a fotoproteção da folha devido à menor quantidade de luz que atinge os centros de reação em cloroplastos (Brillante et al., 2016). Nesse sentido, genes que respondem à luz e sua intensidade, além de outros genes relacionados à expressão proteica que procede da cadeia de transporte de elétrons, podem ser expressos diferencialmente. Nesse sentido, genes que expressam e codificam a síntese de clorofila a/b do complexo coletor de luz (*LHCA2*, *LHCA4*, *LHCB5*) (Wang et al., 2018) podem ser induzidos em plantas com filmes de partículas.

Os filmes também podem promover proteção dos fotossistemas II e I sob alta radiação solar e temperatura (Dinis et al., 2018). Assim, é possível até mesmo que haja um aumento nos níveis de expressão dos genes envolvidos na aclimação fotossintética das plantas sob estresse hídrico (*MED37E - HSP70-1*); *HSP70-3*; *HSP23.6*), pois o filme de partículas reduz a perda excessiva de água ao longo do tempo (Boari et al., 2016), contribuindo para a tolerância à seca e eficiência fotoquímica.

4.2.3. Déficit de pressão de vapor (*DPV*)

As células-guardas fecham seus poros estomáticos na tentativa de evitar a perda excessiva de água por transpiração (*E*). É influenciado pela temperatura do ar e das folhas. Este mecanismo pode começar quando a diferença entre as pressões de vapor das folhas e o ar circundante aumenta, resultando em um déficit de pressão de vapor (*DPV*) (Devi et al., 2015).

Os déficits de pressão de vapor de água afetam o crescimento das espécies, pois estão diretamente relacionados à redução da assimilação de CO₂. Por outro lado, limitar a taxa de transpiração de uma planta sob *DPV* elevado traduz-se em melhor rendimento de culturas em condições de seca. Além disso, outros mecanismos moleculares também podem regular a *DPV*, como a expressão gênica diferencial, bem como a constante incidência de ventos, o que promove redução na %UR do ar e um aumento de *DPV* (Georgii et al., 2017).

Espera-se que as taxas de *DPV* levem valores proporcionais às taxas de transpiração (*E*). No entanto, em condições de déficit hídrico, as plantas sintetizam e acumulam ceras e cutinas reflexivas, reduzem a área da folha, promovem mudanças na parede celular e estomática, contribuindo para menor transpiração sob *DPV* elevado (Devi et al., 2015).

As respostas fornecidas pela expressão gênica diferencial à *DPV* envolvem mecanismos fisiológicos, de autorregulação de transcrição, alterações morfoanatômicas e bioquímicas (TABELA 3). Além disso, a combinação desses genes candidatos permite uma rede de interação genética com outros genes fortemente conectados com funções semelhantes (FIGURA 3).

TABELA 3. Genes envolvidos em mecanismos de déficit de pressão de vapor.

Mecanismo	Gene
Respostas fisiológicas sob <i>DPV</i> elevado	<i>AKRP</i> ; <i>LEA</i> ; <i>HSP1</i>
Produção de cera cuticular	<i>MYB96</i>
Relacionados a altos valores de <i>E</i> e <i>DPV</i>	<i>PPD-D1</i>
Envolvidos na formação de tricomas	<i>TRY</i> ; <i>TCL1</i> ; <i>SHN2</i>
Responsivo à UR% e <i>DPV</i>	<i>CCD1</i> (<i>NCED1</i> ; <i>NCED2</i>); <i>ETR1</i>
Número e densidade estomática	<i>FAMA</i> ; <i>SPCH</i>
Respostas ao estresse sob diferentes <i>DPV</i>	<i>AP2</i>
Codificação de aquaporina em resposta ao <i>DPV</i> elevado	<i>NAC091</i> (<i>TIP</i>)

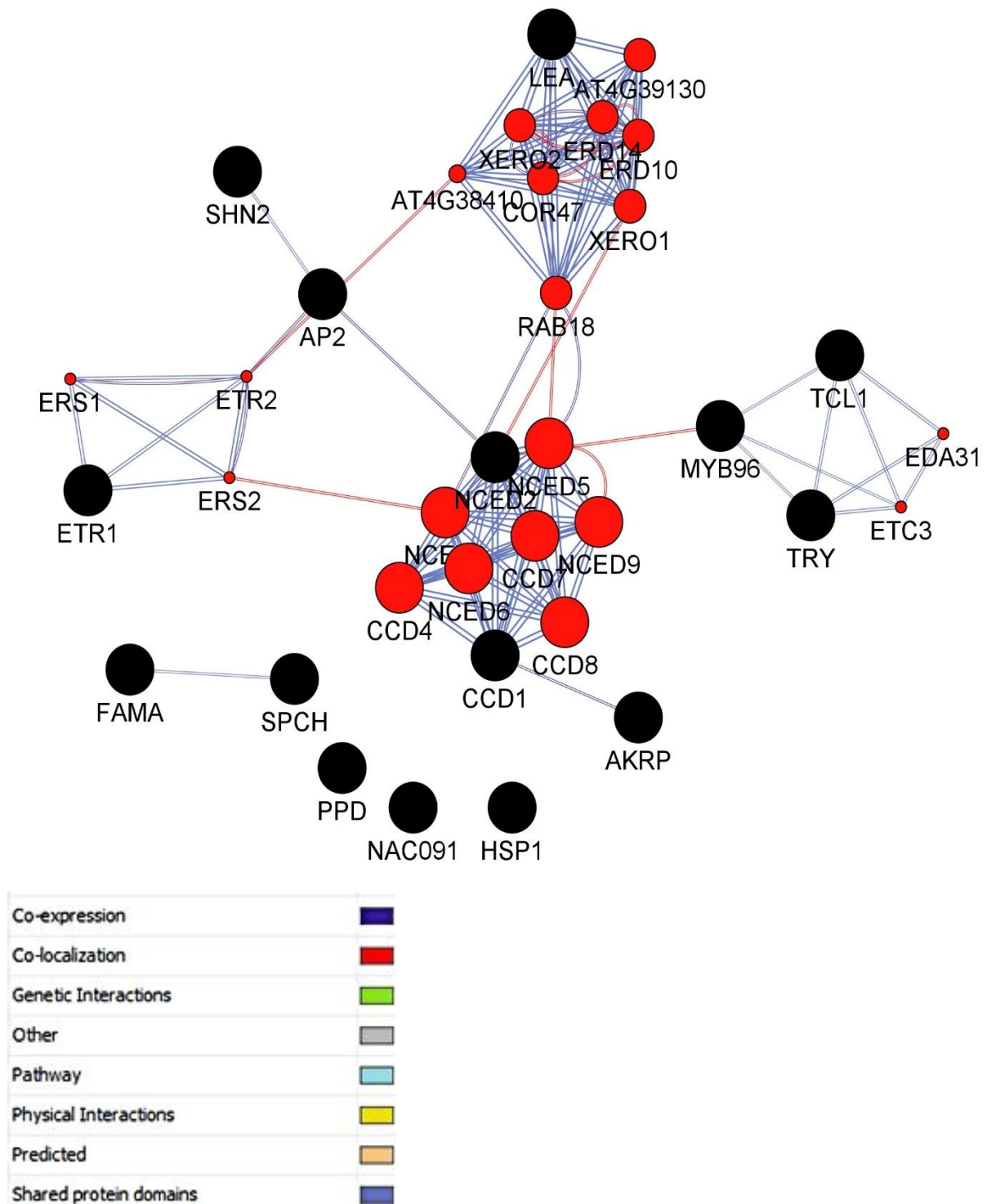


FIGURA 3. Rede de interação genética para o parâmetro: déficit de pressão de vapor (*DPV*) com outros genes ligados com funções semelhantes.

Elevados *DPV*s promovem expressão diferencial de genes envolvidos em diferentes respostas fisiológicas. Os níveis de Ankyrin repeat domain-containing protein, chloroplastic (*AKRP*) são dependentes da luz e estão associados à regulação da diferenciação de cloroplasto (Sharma & Pandey, 2016). Por outro lado, *LEA* está relacionada à expressão de proteínas promotoras na estabilização da estrutura da membrana. kDa class II heat shock protein (*HSP1*) está relacionado à codificação de proteína de choque térmico (Wada et al., 2014). Enquanto Floral homeotic protein (*AP2*) está relacionado à regulação hormonal e à

redução do crescimento das plantas sob condições de estresse abiótico (Devi et al., 2015).

Sob condições de alta %UR e baixa *DPV*, Ethylene receptor 1 (*ETR1*) previne o fechamento estomático por efeito de ABA, levando à perda de água sob alta *DPV* e baixo %UR na direção oposta (In & Lim, 2018). 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase, chloroplastic (*NCED1*; *NCED2*) em *Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignon foi acentuada e maior em raízes do que em folhas de plantas sob estresse hídrico e *DPV* alto (Speirs et al., 2013). Por outro lado, as proteínas de aquaporina vegetal desempenham um papel essencial no transporte de água através de membranas celulares, e genes codificados para aquaporinas como NAC domain-containing protein (*NAC091* - *TIP*) são expressos diferencialmente por *DPV*s elevados em plantas e diferentes tecidos submetidos ao estresse abiótico, proporcionando tolerância (Devi et al., 2015; Georgii et al., 2017; Sudhakar et al., 2017).

A deposição de ceras e cutículas ocorre para refletir uma maior incidência de luz solar sob as folhas, reduzindo a transpiração de água através da epiderme e consequente desidratação. O aumento de Transcription factor (*MYB96*) contribui para a biossíntese de cera cuticular, associada a condições de déficit hídrico e alto *DPV*. Outros dispositivos de adaptação morfoanatômico, como mudanças na área da folha, estavam relacionados à PsbP domain-containing protein 1, chloroplastic (*PPD-D1*) sob alto *E* e *DPV* (Georgii et al., 2017).

Os tricomas também podem ser considerados modificações morfoanatômicas e podem ajudar a reduzir o calor da folha e a taxa de transpiração porque protegem a planta contra alta radiação UV, baixa temperatura e %UR, até mesmo contra elevadas velocidades de vento que contribui para transpiração excessiva igualmente à *DPV*. Em *A. thaliana*, por exemplo, foi relatado que o gene *NTL8* ativou Transcription fator (*TRY*) e MYB-like transcription factor (*TCL1*) envolvidos na formação de tricomas, além Ethylene-responsive transcription factor (*SHN2*) (Kumar et al., 2017; Tian et al., 2017).

Os mecanismos de adaptação morfoanatômica estiveram relacionados à expressão do gene *PPD-D1* para alterações na área da folha compensatória a altos valores de *E* e *DPV*. Outros mecanismos que envolvem a expressão dos genes Transcription factor SPEECHLESS (*SPCH*) e Transcription factor *FAMA* (*FAMA*) para regular o número de estômatos e densidade estomática foram relatados, prevenindo perdas de transpiração em face de altos valores de *DPV* (Tricker et al., 2013).

Assim, plantas sombreadas por filmes de partículas não precisam desenvolver estruturas anatômicas de tolerância como maior espessura de cutícula ou síntese de ceras que refletem o excesso de luz solar, pois o filme tem uma coloração branca, que reflete os raios solares. Além disso, as películas têm uma ação direta e eficiente para reduzir a temperatura interna da folha, transpiração (*E*) e condutância estomática (*gs*), favorecendo a redução do *DPV* (Chamchaiyaporn et al., 2013; Dinis et al., 2018).

Nesse sentido, uma expressão de genes envolvidos com a produção de cutículas e ceras pode ser reduzida, dada a proteção fornecida pelos filmes. Uma expressão de genes que codificam proteínas de choque térmico também pode ser reduzida em plantas com filme, dada pela redução da temperatura das folhas fornecida pelos filmes, como observado em mangas tratadas com Kaolin (Chamchaiyaporn et al., 2013). Os genes envolvidos na produção de tricomas também podem ser reprimidos em tratamentos de filmes de partículas, pois não há necessidade de modificações para manter a adaptação.

4.2.4. Eficiência do uso da água (*WUE*)

Em geral, o aumento da eficiência do uso da água (*WUE*) pode melhorar a produtividade, a geração de biomassa e reduzir o estresse hídrico nas plantas cultivadas em condições de seca. Consequentemente, a redução da perda de água para a atmosfera evitando posteriormente a desidratação, além de manter o potencial de água da folha. Embora a regulação da *WUE* ocorra por meio de poros estomáticos, os mecanismos moleculares ainda não são precisos (Tardieu et al., 2018).

Compreender a expressão diferencial dos genes assistidos no controle da *WUE*

contribui ainda mais para uma melhor identificação das respostas de tolerância à planta. (TABELA 4). Além disso, a combinação desses genes candidatos permite uma rede de interação genética com outros genes fortemente conectados com funções semelhantes (FIGURA 4).

TABELA 4. Genes envolvidos em mecanismos de eficiência do uso da água.

Mecanismo	Gene
<i>WUE</i> aumenta com a redução da densidade estomática	<i>EPF1</i> ; <i>EPF2</i> ; <i>GPA1</i> ; <i>AT-GTL1</i> (<i>GTL1</i>)
Manutenção do teor de água da folha mesmo em condições secas	<i>ABCG25</i> ; <i>LEA</i> ; <i>RAB28</i> ; <i>HUB1</i>
Osmótico transportador via transmembrana de potássio por estresse de seca	<i>K+O</i>
<i>DPV</i> e movimento estomático mediado por ABA.	<i>MYB61</i> ; <i>PSBK</i> ; <i>PETE1</i> ; <i>ERETO</i>
Síntese de ceras foliares durante eventos de desidratação	<i>SUD1</i> (<i>CER9</i>); <i>FATB</i> ; <i>FATB1</i> ; <i>LACS1</i> ; <i>CUT1</i> (<i>CER6</i>); <i>FAR3</i> (<i>CER4</i>)

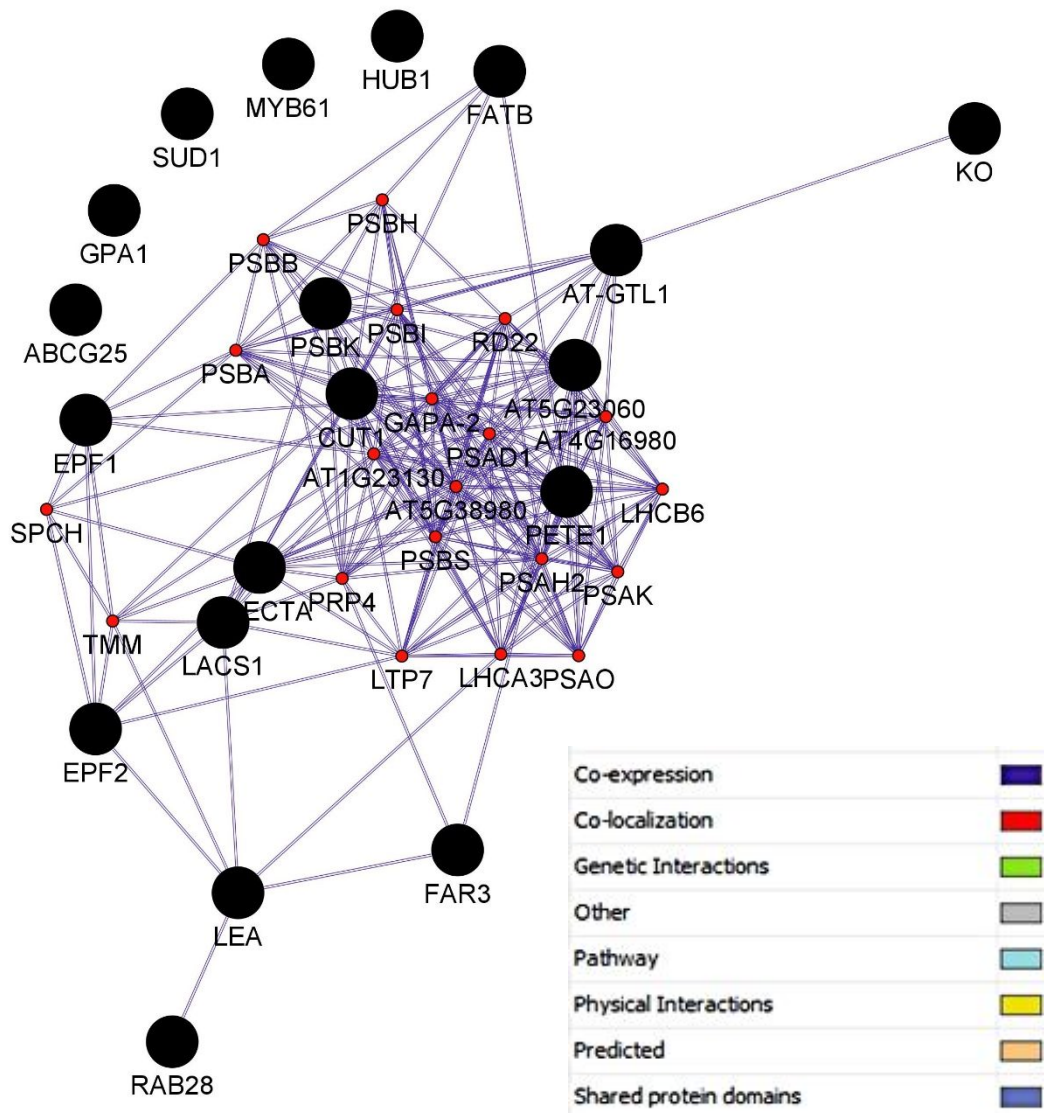


FIGURA 4. Rede de interação genética para o parâmetro: eficiência do uso de água (*WUE*), com outros genes ligados com funções semelhantes.

A seca prolongada pode promover, em alguns casos, alterações morfológicas nas folhas capazes de aumentar a eficiência do uso da água (Chen et al., 2011; Franks et al., 2012). A produção de novas folhas com *gs* e densidade estomática reduzida, por exemplo, pode representar condições mecânicas e energéticas mais favoráveis contra a perda excessiva de água.

Protein EPIDERMAL PATTERNING FACTOR 1 (*EPF*), Protein EPIDERMAL PATTERNING FACTOR 2 (*EPF2*), Guanine nucleotide-binding protein alpha-1 subunit (*GPAI*) e Trihelix transcription factor (*GTLI*) estão intimamente envolvidos no aumento de *WUE* nas plantas e relacionados a reduções na densidade estomática e *gs* em condições de seca (Franks et al., 2012). Ent-kaurene oxidase, chloroplastic (*K+O*), um osmótico transportador transmembrana de potássio, foi registrada em diferentes plantas de sorgo sob déficit hídrico ao mesmo tempo em que o déficit de pressão de vapor (*DPV*) atingiu seu nível máximo, sugerindo que este gene promove a tolerância e o aumento de *WUE*, impedindo a transpiração e a perda excessiva de água (*E*) devido ao rápido fechamento estomático (Fracasso et al., 2017).

O papel do Transcription factor MYB (*MYB61*) na melhoria da *WUE* e na tolerância à seca também foi avaliado nas plantas *Arabidopsis*, e este gene está relacionado à menor abertura dos estômatos, em resposta é à aplicação de ABA (Romero-Romero et al., 2018).

Assim, uma vez que o *WUE* é compatível com a razão entre fotossíntese e taxa de transpiração, espera-se que os genes candidatos para *WUE* incluam aqueles da fotossíntese. Photosystem II reaction center protein K (*PSBK*) e Plastocyanin 1 (*PETE1*) estão em regulação e envolvidos no processo fotossintético, com a contribuição mais significativa para a *WUE*. *PETE1* regula a *WUE* e a tolerância à seca devido ao aumento da interação com um receptor sensível ao cálcio que acelera o movimento estomático e a formação do transporte de elétrons fotossintéticos (Fan et al., 2015).

LRR receptor-like serine/threonine-protein kinase (*ERECTA*), por outro lado, é usada como proxy para a determinação do *WUE* no Sorgo, e sua expressão é influenciada pelo déficit de pressão de vapor (*DPV*). Assim, o melhor momento para realizar uma amostragem destrutiva para análise de expressão genética é quando o *DPV* apresenta o valor máximo adquirido (Fracasso et al., 2017).

A indução de ABC transporter G family member 25 (*ABCG25*) também contribui para o *WUE* em *Arabidopsis* e auxilia em um ganho de tolerância à seca mediada por ABA presente nas células de guarda (Kuromori et al., 2016). No milho, Late embryogenesis abundant protein 31 (*RAB28*) e *LEA* do grupo 5, por exemplo, têm uma função protetora, contribuindo para o crescimento esperado das plantas mesmo em condições de déficit hídrico. Ocorre devido à manutenção do teor de água dentro das folhas, o que contribui para a expansão e divisão celular (Amara et al., 2013).

Outro gene candidato da *WUE* envolvido na manutenção do teor de água da folha é o *HUB1* que tem sua superexpressão relatada na cultura do Azevém perene sob déficit hídrico (Patel et al., 2015). Quanto à síntese de ceras foliares e à formação da membrana da cutícula durante a desidratação, Probable E3 ubiquitin ligase (*SUDI* - *CER9*), Palmitoyl-acyl carrier protein thioesterase, chloroplastic (*FATBI*), Long chain acyl-CoA synthetase 1 (*LACSI*), 3-ketoacyl-CoA synthase 6 (*CUT1* - *CER6*), Fatty acyl-CoA reductase 3 (*FAR3* - *CER4*) estão associados à melhoria da eficiência do uso da água. Plantas com provável expressão de *SUDI* - *CER9*, por exemplo, têm alta espessura de cutícula sobre células epidérmicas e saliências cuticulares com aumento da oclusão do poro estomático, atrasando o aparecimento de murchas em plantas com déficit hídrico, e menores taxas de transpiração (Mao et al., 2012).

O aumento da eficiência do uso da água tem sido uma das principais variáveis fisiológicas associadas ao uso de filme de partículas em plantas cultivadas em condições de déficit hídrico (Dinis et al., 2018). Assim, vários genes que regulam a fotossíntese e controlam a perda de água podem ser expressos diferencialmente em plantas com tratamento de filme de partículas em resposta à seca. Especialmente, genes envolvidos na formação e

desenvolvimento de estômatos (número, cutícula e densidade), síntese de ceras foliares e controle do movimento estomático.

4.2.5. Eficiência instantânea de carboxilação (A/C_i)

A eficiência instantânea de carboxilação é medida pela razão entre a taxa fotossintética (A) e a concentração interna de carbono (C_i) por mol de ar. Este mecanismo está envolvido na difusão de CO_2 da câmara estomática em direção aos cloroplastos via mesofilo. Diferentes mecanismos facilitam a difusão de CO_2 nos cloroplastos através de mesofilos. No entanto, várias barreiras ainda podem influenciar essa via, incluindo ar, paredes celulares, membranas lipídicas, citoplasma e estroma líquido (Flexas et al., 2012).

As respostas fornecidas pela expressão gênica diferencial envolvida em (A/C_i) estão representadas na Tabela 5. Além disso, a combinação desses genes candidatos permite uma rede de interação genética com outros genes fortemente conectados com funções semelhantes (FIGURA 5).

TABELA 5. Genes envolvidos em mecanismos de eficiência instantânea de carboxilação.

Mecanismo	Gene
Expressão de aquaporinas	<i>PIP1</i> ; <i>PIP2</i>
Genes envolvidos com condutância estomática (g_s)	O mesmo que a tabela 1.
Genes envolvidos com taxa fotossintética (A)	O mesmo que a tabela 2.
Expressão da enzima PEPcase de plantas C4	<i>PPC3</i> (<i>PEPC</i>)
Genes expressos na expressão de unidades RuBisCO de plantas C3	<i>RBCL</i>

Aquaporinas são proteínas de membrana distribuídas nos tecidos vegetais e responsáveis por facilitar o transporte de água e pequenos solutos (Menegassi, 2015). Além disso, elas tem a função de estabelecer mecanismos para a difusão do CO_2 da atmosfera para locais de carboxilação em cloroplastos, favorecendo a atividade fotossintética, condutância e permeabilidade em membranas (Evans et al., 2009; Li et al., 2014). Por exemplo, em plantas de café sujeitas à restrição de água, foi verificado Aquaporin PIP1-1 induzido por *PIP1* e Aquaporin PIP2-1 induzido por *PIP2* (Miniussi et al., 2015).

PPC3 – *PEPC* está relacionado à expressão de enzimas fosfoenolpiruvato carboxilase (PEPcase) envolvidas na carboxilação do ciclo CBB em plantas C4 e apresentam maior eficiência para carboxilação (Liu et al., 2017). *RBCL* esteve envolvido com ribulose-1,5 bisfosfato carboxilase oxygenase (RuBisCO) em plantas C3, promovendo maior uso de carbono intercelular (C_i), contribuindo para respostas gênicas de maior eficiência de carboxilação (Wang et al., 2013).

Plantas sombreadas por filmes de partículas tendem a ter maior capacidade fotossintética, verificada pela adição de A . O filme também pode controlar g_s e E para difusão de CO_2 aos espaços intercelulares (C_i) (Silva et al., 2019). Assim, a eficiência da carboxilação pode ser favorecida. A expressão de codificação de genes para RuBisCO pode ser aumentada com o aumento de C_i .

Uma expressão de genes de aquaporina sob os efeitos de filmes de partículas relacionados ao aumento da eficiência de carboxilação instantânea merece uma investigação mais aprofundada. Há uma dupla hipótese de que a expressão desses genes é reprimida considerando a proteção dos filmes e partículas e a manutenção do estado da água. A abertura estomática para influxo de CO_2 talvez requer menos aquaporinas ou pode ser aumentada pela disponibilidade de substrato (CO_2).

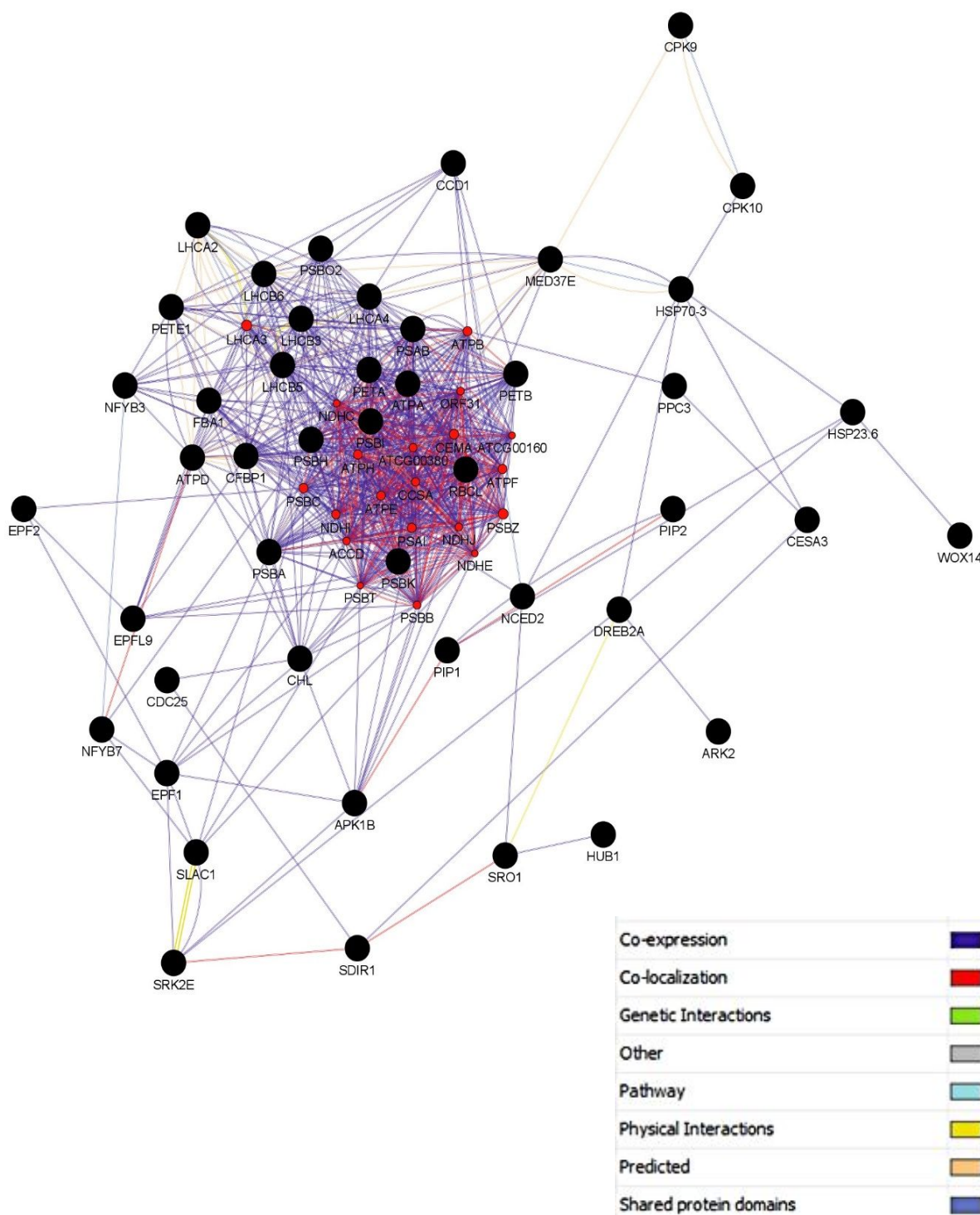


FIGURA 5. Rede de interação genética para o parâmetro: eficiência instantânea de carboxilação (A/Ci), com outros genes ligados com funções semelhantes.

4.2.6. Fluorescência da clorofila *a* (Chl *a*)

O excesso de energia livre para fotossíntese é dissipado em condições de calor por meio da fluorescência da clorofila *a* e representa cerca de 0.5-10% da energia absorvida por cloroplastos. Este mecanismo de dissipação ocorre em tecidos fotossintéticos e fornece fotoproteção às folhas quando submetido à alta luz solar (400-700 nm). Vários parâmetros fisiológicos estão envolvidos no sinal de fluorescência de clorofila, tornando-os indicadores essenciais de desempenho fotossintético (Kalaji et al., 2017). Uma combinação desses

parâmetros permite identificar possíveis danos ao aparelho fotossintético, por exemplo, o bloqueio do fluxo linear de elétrons, na cadeia de transporte de elétrons ou variações temporais na eficiência fotossintética das plantas (Rossini et al., 2015).

A razão entre fluorescência variável e fluorescência máxima (Fv/Fm) é um dos principais parâmetros de fluorescência de clorofila utilizados para verificar a resistência à fotoinibição, além de atuar sob o índice de desempenho fotossintético (PI_{ABS}), cadeia de transporte de elétrons (ETR), e outros parâmetros na identificação de possíveis bloqueios e redução da dissipação de energia em fotossistemas, além de NPQ, que dissipa energia não fotoquímica na forma de calor, no ciclo das xantofilas (Kalaji et al., 2017).

As respostas fornecidas pela expressão gênica diferencial envolvida em mecanismos de fluorescência da clorofila *a* estão representados na Tabela 6. Além disso, a combinação desses genes candidatos permite uma rede de interação genética com outros genes fortemente conectados com funções semelhantes (FIGURA 6).

TABELA 6. Genes envolvidos em mecanismos de fluorescência de clorofila *a*.

Mecanismo	Gene
Genes relacionados à biossíntese de clorofila e carotenoides	<i>CHLD</i> ; <i>CHLH</i> ; <i>GUN4</i> ; <i>CRD1</i> (<i>ACSF</i>); <i>CHL</i> ; <i>CHLP</i> ; <i>CRT2</i> (<i>CRTB</i>); <i>PDs</i> ; <i>GPRII</i> (<i>GLK1</i>); <i>PORA</i>
Aumento da eficiência do PSII (Fv/Fm)	<i>LEA1</i> ; <i>LEA2</i>
Manutenção das taxas de clorofila e mecanismos de fluorescência	<i>PPC3</i> (<i>PEPC</i>); <i>PPDK</i>
Genes de fotossíntese relacionados à fluorescência	<i>PSBA</i> ; <i>PSBB</i> ; <i>PSBC</i> ; <i>PSBD</i>
Dissipação de energia não fotoquímica no ciclo as xantofilas	<i>CHY1</i> ; <i>VDE1</i> ; <i>ZEP</i> (<i>ABA1</i>)

Na soja, Magnesium-chelatase subunit ChlD, chloroplastic (*CHLD*), Tetrapyrrole-binding protein, chloroplastic (*GUN4*) e Magnesium-chelatase subunit ChlH, chloroplastic (*CHLH*) catalisam a inserção de Mg²⁺ em protoporfirina IX, que é uma etapa limitante da taxa de biossíntese de clorofila (Du et al., 2018). Além disso, Magnesium-protoporphyrin IX monomethyl ester [oxidative] cyclase, chloroplastic (*CRD1* – *ACSF*), Geranylgeranyl diphosphate reductase, chloroplastic (*CHLP*), Calreticulin-2 (*CRT2* – *CRTB*), 15-cis-phytoene desaturase, chloroplastic/chromoplastic (*PDS*) também estão associados à clorofila e à biossíntese carotenoide (Xiang et al., 2018). Por exemplo, Transcription activator GLK1 (*GPRII* - *GLK1*) desempenha um papel nas culturas de amendoim como um fator de transcrição que regula positivamente a expressão de Protochlorophyllide reductase A, chloroplastic (*PORA*) durante a recuperação pós-seca, estimulando a biossíntese de clorofila e a fotossíntese (Liu et al., 2018).

O aumento da eficiência fotoquímica do fotossistema II está diretamente relacionado ao parâmetro de fluorescência Fv/Fm. Os genes *LEA1* e *LEA2* que codificam proteínas LEA dissiparam a superexpressão em plantas *Boea hygrometrica* e foram correlacionados com aumentos nos valores de Fv/Fm (Liu et al., 2009). Além disso, Phosphoenolpyruvate carboxylase 1 (*PEPC*) e Pyruvate, phosphate dikinase 1, chloroplastic (*PPDK*), foram associados à manutenção de taxas de clorofila e mecanismos de fluorescência, possivelmente devido à eficiência da enzima PEPcase na promoção do fluxo de elétrons, prevenindo assim a fotooxidação e danos aos fotossistemas (Zhang et al., 2018).

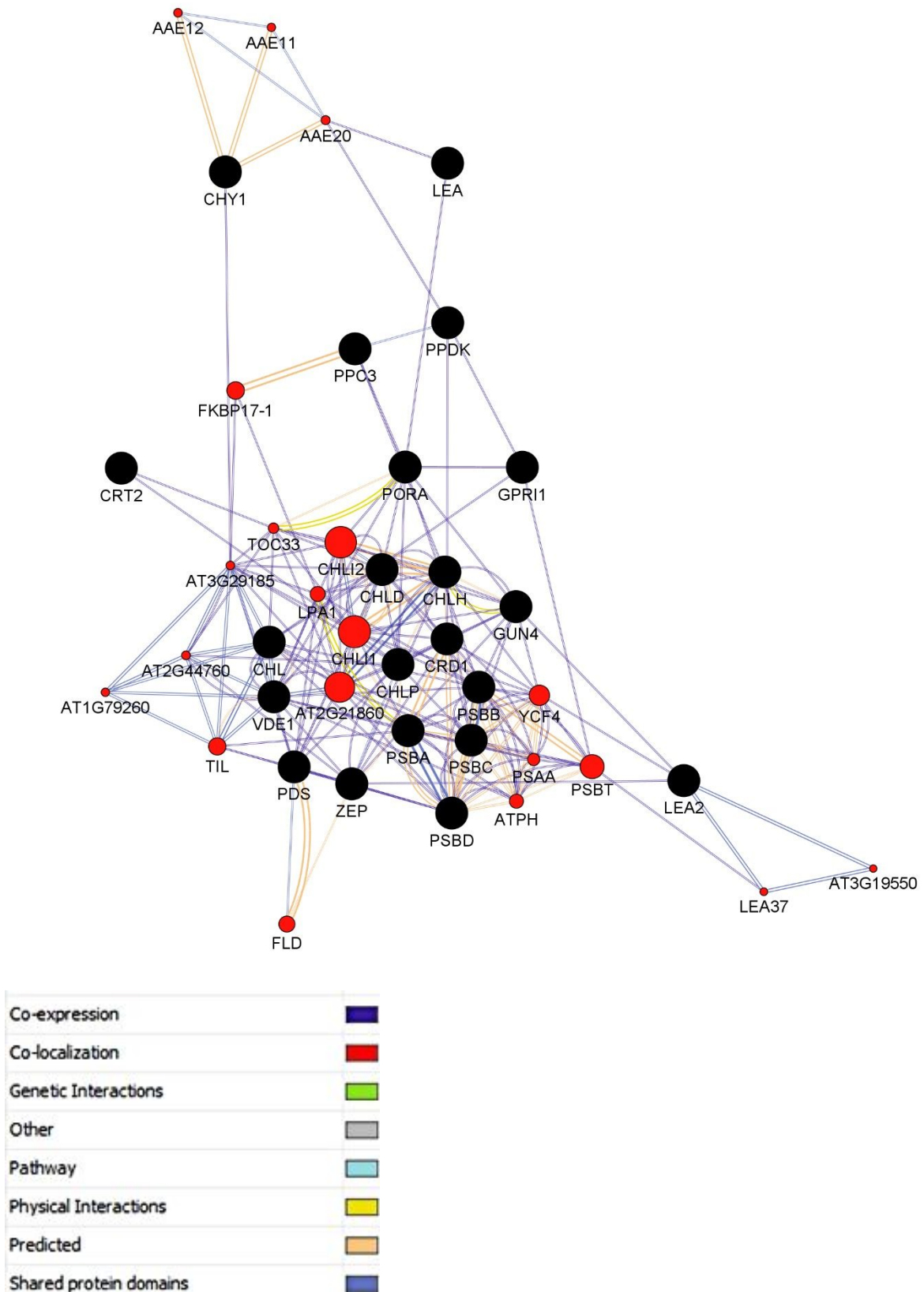


FIGURA 6. Rede de interação genética para o parâmetro: fluorescência da clorofila *a*, com outros genes ligados com funções semelhantes.

Photosystem II protein D1 (*PSBA*), Photosystem II CP47 reaction center protein (*PSBB*), Photosystem II CP43 reaction center protein (*PSBC*), Photosystem II D2 protein (*PSBD*) compõem uma cadeia de transporte de elétrons e estão diretamente relacionados à

fluorescência de clorofila e proteína D1 no centro do PSII. Nesse sentido, as plantas submetidas ao estresse ambiental começam a degradar o D1 quando esses genes são regulados negativamente, causando posteriormente destruição do centro de reação PSII e bloqueio da transferência de elétrons. Em condições de adaptação vegetal, o D1 é rapidamente sintetizado, restaurando os valores da Fv/Fm, PI_{ABS} , e reduzindo a dissipação não fotoquímica (NPQ) (Xiang et al., 2018).

3-hydroxyisobutyryl-CoA hydrolase 1 (*CHY1*) auxilia para uma expressão de hidroxilase β -caroteno que oferece fotoproteção essencial ao PSII. Além disso, a expressão deste gene pode ser identificada por meio de leituras de NPQ (Wu et al., 2015). Violaxanthin de-epoxidase, chloroplastic (*VDE1*) e Zeaxanthin epoxidase, chloroplastic (*ZEP - ABA1*) também participam da dissipação térmica, inversamente proporcional à emissão de fluorescência (Eckstein et al., 2012).

O mecanismo de fotoproteção promovido pela película de partículas pode ser comprovado pela manutenção e aumento natural da eficiência fotoquímica do fotossistema (PSII), avaliado pela razão entre fluorescência variável e fluorescência máxima (Fv/Fm) e pelo aumento da taxa de transporte de elétrons (ETR), com NPQ reduzido, mesmo sob condições de estresse (Dinis et al., 2016; Silva et al., 2019). Estes resultados indicam que genes envolvidos para adaptação vegetal sejam diferencialmente reprimidos quando em tratamento com filmes de partículas. E uma vez que, os filmes tendem a manter ativa a taxa de ETR, menor é a capacidade em exacerbar a produção de espécies reativas de oxigênio (EROS's).

4.3. Conclusões

Genes potenciais foram identificados para monitorar parâmetros ecofisiológicos em plantas sob estresse abiótico. Os softwares GeneMANIA e Cytoscape foram fundamentais na criação de representação genética e gráfica que englobou outros genes intimamente ligados com funções semelhantes. Para diversos estudos sobre transcriptômica, essas informações se tornam uma ferramenta crucial na caracterização e identificação de genes envolvidos em interações entre plantas e ambientes ou vias de resposta sob estresse abiótico. Do ponto de vista da tecnologia de filmes de partículas, é possível que, sob as mesmas condições ambientais, os genes se expressem de forma diferente em plantas com filmes de partículas. Por ser uma tecnologia recente, os filmes de partículas ainda exigem novos dados moleculares, especialmente na quantificação da expressão genética em resposta às condições ambientais.

4.4. Referências Bibliográficas

AMARA, M.; CAPELLADES, M.; LUDEVID, M.D.; PAGÈS, M. Enhanced water stress tolerance of transgenic maize plants over-expressing LEA Rab28 gene. **Journal of Plant Physiology**, v.170, 2013.

BOARI, F.; DONADIO, A.; PACE, B.; SCHIATTONE, M.I.; CANTORE, V. Kaolin improves salinity tolerance, water use efficiency and quality of tomato. **Agricultural Water Management**, v.167, p.29–37, 2016. DOI: 10.1016/j.agwat.2015.12.021.

BRILLANTE, L.; BELFIORE, N.; GAIOTTI, F.; LOVAT, L.; SANSONE, L.; PONI, S.; TOMASI, D. Comparing Kaolin and Pinolene to Improve Sustainable Grapevine Production during Drought. **Plos One**, v.11, p.e0156631, 2016. DOI: 10.1371/journal.pone.0156631.

CHAMCHAIYAPORN, T.; JUTAMANEE, K.; KASEMSAP, P.; VAITHANOMSAT, P.; HENPITAK, C. Effects of kaolin clay coating on mango leaf gas exchange, fruit yield and quality. **Kasetsart Journal - Natural Science**, v.47, p.479–491, 2013.

- CHEN, J.; CHANG, S.X.; ANYIA, A.O. Gene discovery in cereals through quantitative trait loci and expression analysis in water-use efficiency measured. **Plant, Cell & Environment**, v.34, p.2009–2023, 2011. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2011.02397.x.
- DEVI, M.J.; SINCLAIR, T.R.; TALIERCIO, E. Comparisons of the Effects of Elevated Vapor Pressure Deficit on Gene Expression in Leaves among Two Fast-Wilting and a Slow-Wilting Soybean. **PLoS ONE**, v.10, p.1–21, 2015. DOI: 10.1371/journal.pone.0139134.
- DINIS, L.T.; BERNARDO, S.; LUZIO, A.; PINTO, G.; MEIJÓN, M.; PINTÓ-MARIJUAN, M.; COTADO, A.; CORREIA, C.; MOUTINHO-PEREIRA, J. Kaolin modulates ABA and IAA dynamics and physiology of grapevine under Mediterranean summer stress. **Journal of Plant Physiology**, v.220, p.181–192, 2018. DOI: 10.1016/j.jplph.2017.11.007.
- DINIS, L.T.; BERNARDO, S.; LUZIO, A.; PINTO, G.; MEIJÓN, M.; PINTÓ-MARIJUAN, M.; COTADO, A.; CORREIA, C.; MOUTINHO-PEREIRA, J. Kaolin modulates ABA and IAA dynamics and physiology of grapevine under Mediterranean summer stress. **Journal of Plant Physiology**, v.220, p.181–192, 2018.
- DINIS, L.T.; FERREIRA, H.; PINTO, G.; BERNARDO, S.; CORREIA, C.M.; MOUTINHO-PEREIRA, J. Kaolin-based, foliar reflective film protects photosystem II structure and function in grapevine leaves exposed to heat and high solar radiation. **Photosynthetica**, v.54, p.47–55, 2016.
- DU, H.; QI, M.; CUI, X.; CUI, Y.; YANG, H.; ZHANG, J.; MA, Y.; ZHANG, S.; ZHANG, X.; YU, D. Proteomic and functional analysis of soybean chlorophyll-deficient mutant *cd1* and the underlying gene encoding the CHLI subunit of Mg-chelatase. **Mol Breeding**, v.38, p.1–14, 2018.
- ECKSTEIN, A.; ZIEBA, P.; GABRYS, H. Sugar and Light Effects on the Condition of the Photosynthetic Apparatus of *Arabidopsis thaliana* Cultured in vitro. **J Plant Growth Regul**, v.31, p.90–101, 2012. DOI: 10.1007/s00344-011-9222-z.
- ELHADDAD, N.S.; HUNT, L.; SLOAN, J.; GRAY, J.E. Light-induced stomatal opening is affected by the guard cell protein kinase APK1b. **PLoS ONE**, v.9, p.1–7, 2014. DOI: 10.1371/journal.pone.0097161.
- ENGINEER, C.; HASHIMOTO-SUGIMOTO, M.; NEGI, J.; ISRAELSSON-NORDSTROM, M.; AZOULAY-SHEMER, T.; RAPPEL, W.J.; IBA, K.; SCHROEDER, J.I.C. CO₂ sensing and CO₂ regulation of stomatal conductance: advances and open questions. **Trends Plant Science**, v.21, p.16–30, 2016.
- EVANS, J.R.; KALDENHOFF, R.; GENTY, B.; TERASHIMA, I. Resistances along the CO₂ diffusion pathway inside leaves. **Journal of Experimental Botany**, v.60, p.2235–2248, 2009. DOI: 10.1093/jxb/erp117.
- FAN, Y.; WANG, Q.; KANG, L.; LIU, W.; XU, Q.; XING, S.; TAO, C.; SONG, Z.; ZHU, C.; LIN, C.; YAN, J.; LI, J.; SANG, T. Transcriptome-wide characterization of candidate genes for improving the water use efficiency of energy crops grown on semiarid land. **Journal of Experimental Botany**, v.66, p.6415–6429, 2015. DOI: 10.1093/jxb/erv353.
- FLEXAS, J.; BARBOUR, M.M.; BRENDDEL, O.; CABRERA, H.M.; CARRIQUÍ, M.; DÍAZ-ESPEJO, A.; DOUTHE, C.; DREYER, E.; FERRIO, J.P.; GAGO, J.; GALLÉ, A.; GALMÉS, J.; KODAMA, N.; MEDRANO, H.; NIINEMETS, Ü.; PEGUERO-PINA, J.J.; POU, A.; RIBAS-CARBÓ, M.; TOMÁS, M.; TOSENS, T.; WARREN, C.R. Mesophyll diffusion

conductance to CO₂: An unappreciated central player in photosynthesis. **Plant Science**, v.193–194, p.70–84, 2012. DOI: 10.1016/j.plantsci.2012.05.009.

FRACASSO, A.; MAGNANINI, E.; MAROCCO, A.; AMADUCCI, S. Real-time determination of photosynthesis, transpiration, water-use efficiency and gene expression of two *Sorghum bicolor* (Moench) genotypes subjected to dry-down. **Frontiers in Plant Science**, v.8, p.1–12, 2017. DOI: 10.3389/fpls.2017.00932.

FRANKS, P.J.; LEITCH, I.J.; RUSZALA, E.M.; HETHERINGTON, E.M.; BEERLING, D.J. Physiological framework for adaptation of stomata to CO₂ from glacial to future concentrations. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v.367, p.537–546, 2012.

FRANKS, P.J.; W. DOHENY-ADAMS, T.; BRITTON-HARPER, Z.J.; GRAY, J.E. Increasing water-use efficiency directly through genetic manipulation of stomatal density. **New Phytologist**, v.207, p.188–195, 2015. DOI: 10.1111/nph.13347.

GAO, T.; WU, Y.; ZHANG, Y.; LIU, L.; NING, Y.; WANG, D.; TONG, H.; CHEN, S.; CHU, C.; XIE, Q. OsSDIR1 overexpression greatly improves drought tolerance in transgenic rice. **Plant molecular biology**, v.76, p.145–156, 2011.

GEORGII, E.; JIN, M.; ZHAO, J.; KANAWATI, B.; SCHMITT-KOPPLIN, P.; ALBERT, A.; WINKLER, J.B.; SCHÄFFNER, A.R. Relationships between drought, heat and air humidity responses revealed by transcriptome-metabolome co-analysis. **BMC Plant Biology**, v.17, p.1–23, 2017. DOI: 10.1186/s12870-017-1062-y.

IN, B.; LIM, J.H. Potential vase life of cut roses: Seasonal variation and relationships with growth conditions, phenotypes, and gene expressions. **Postharvest Biology and Technology**, v.135, p.93–103, 2018. DOI: 10.1016/j.postharvbio.2017.09.006.

KALAJI, H.M.; SCHANSKER, G.; BRESTIC, M.; BUSSOTTI, F.; CALATAYUD, A.; FERRONI, L.; GOLTSEV, V.; GUIDI, L.; JAJOO, A.; LI, P.; LOSCIALE, P.; MISHRA, V.K.; MISRA, A.N.; NEBAUER, S.G.; PANCALDI, S.; PENELLA, C.; POLLASTRINI, M.; SURESH, K.; TAMBUSSI, E.; YANNICCARI, M.; ZIVCAK, M.; CETNER, M.D.; SAMBORSKA, I.A.; STIRBET, A.; OLSOVSKA, K.; KUNDERLIKOVÁ, K.; SHELONZEK, H.; RUSINOWSKI, S.; BAĞA, W. **Frequently asked questions about chlorophyll fluorescence, the sequel** *Photosynthesis Research*, 2017.

KUMAR, V.; SAHA, D.; THAKARE, D.R.; ANJANA, J.; JAIN, P.K.; BHAA, S.R.; SRINIVASAN, R. Plant Science A part of the upstream promoter region of SHN2 gene directs trichome specific expression in *Arabidopsis thaliana* and heterologous plants. **Plant Science**, v.264, p.138–148, 2017. DOI: 10.1016/j.plantsci.2017.09.005.

KUROMORI, T.; FUJITA, M.; URANO, K.; TANABATA, T.; SUGIMOTO, E.; SHINOZAKI, K. Overexpression of AtABCG25 enhances the abscisic acid signal in guard cells and improves plant water use efficiency. **Plant Science**, 2016. DOI: 10.1016/j.plantsci.2016.02.019.

LAU, K.H.; ROSARIO HERRERA, M. DEL; CRISOVAN, E.; WU, S.; FEI, Z.; KHAN, M.A.; BUELL, C.R.; GEMENET, D.C. Transcriptomic analysis of sweet potato under dehydration stress identifies candidate genes for drought tolerance. **Plant Direct**, v.2, 2018. DOI: 10.1002/pld3.92.

LI, G.; SANTONI, V.; MAUREL, C. Plant aquaporins: Roles in plant physiology.

Biochimica et Biophysica Acta, v.1840, p.1574–1582, 2014. DOI: 10.1016/j.bbagen.2013.11.004.

LI, J.; LI, Y.; YIN, Z.; et al. ***OsASR5* enhances drought tolerance through a stomatal closure pathway associated with ABA and H₂O₂ signalling in rice**. v.15 183–196p. 2017. DOI: 10.1111/pbi.12601.

LIU, X.; LI, L.; LI, M.; SU, L.; LIAN, S.; ZHANG, B.; LI, X.; GE, K.; LI, L. AhGLK1 affects chlorophyll biosynthesis and photosynthesis in peanut leaves during recovery from drought. **Scientific Reports**, v.8, p.1–11, 2018. DOI: 10.1038/s41598-018-20542-7.

LIU, X.; LI, X.; DAI, C.; ZHOU, J.; YAN, T.; ZHANG, J. Improved short-term drought response of transgenic rice over-expressing maize C 4 phosphoenolpyruvate carboxylase via calcium signal cascade. **Journal of Plant Physiology**, v.218, p.206–221, 2017. DOI: 10.1016/j.jplph.2017.08.005.

LIU, X.; WANG, Z.; WANG, L.; WU, R.; PHILLIPS, J.; DENG, X. LEA 4 group genes from the resurrection plant *Boea hygrometrica* confer dehydration tolerance in transgenic tobacco. **Plant Science**, v.176, p.90–98, 2009. DOI: 10.1016/j.plantsci.2008.09.012.

LLORENS, E.; GONZÁLEZ-HERNÁNDEZ, A.; SCALSCHI, L.; et al. **Priming Mediated Stress and Cross-Stress Tolerance in Plants: Concepts and Opportunities**. 2020.

MAO, B.; CHENG, Z.; LEI, C.; XU, F.; GAO, S.; REN, Y.; WANG, J.; ZHANG, X.; WANG, J.; WU, F.; GUO, X.; LIU, X.; WU, C.; WANG, H.; WAN, J. Wax crystal-sparse leaf2, a rice homologue of WAX2/GL1, is involved in synthesis of leaf cuticular wax. **Planta**, v.235, p.39–52, 2012. DOI: 10.1007/s00425-011-1481-1.

MATSUNAMI, M.; HAYASHI, H.; TOMINAGA, Y.; NAGAMURA, Y.; MURAI-HATANO, M.; ISHIKAWA-SAKURAI, J.; KUWAGATA, T. Effective methods for practical application of gene expression analysis in field-grown rice roots. **Plant and Soil**, v.433, p.173–187, 2018.

MENEGASSI, A. **identificação, caracterização estrutural e funcional de aquaporinas de soja (Glycine max) e seu envolvimento no metabolismo de ureia**. 2015.

MERWAD, A.R.M.A.; DESOKY, E.S.M.; RADY, M.M. Response of water deficit-stressed *Vigna unguiculata* performances to silicon, proline or methionine foliar application. **Scientia Horticulturae**, v.228, p.132–144, 2018.

MINIUSSI, M.; TERRA, L. DEL; SAVI, T.; PALLAVICINI, A.; NARDINI, A. Aquaporins in *Coffea arabica* L.: Identification, expression, and impacts on plant water relations and hydraulics. **Plant Physiology and Biochemistry**, v.95, p.92–102, 2015. DOI: 10.1016/j.plaphy.2015.07.024.

MISHRAA, K.B.; IANNAONEB, R.; PETROZZAB, A.; MISHRAA, A.; ARMENTANO, N.; VECCHIA, G. LA; TRTÍLEKD, M.; CELLINIB, F.; NEDBAL, L. Engineered drought tolerance in tomato plants is reflected in chlorophyll fluorescence emission. **Plant Science**, v.182, p.79–86, 2012. DOI: 10.1016/j.plantsci.2011.03.022.

NARDONE, V.; CHAVES-SANJUAN, A.; NARDINI, M. Structural determinants for NF-Y/DNA interaction at the CCAAT box. **Biochimica et Biophysica Acta**, 2016.

PAN, J.; LIN, S.; WOODBURY, N. Bacteriochlorophyll excitedstate quenching pathways in

bacterial reaction centers with the primary donor oxidized. **The Journal of Physical Chemistry B**, v.116, p.2014–2022, 2012.

PATEL, M.; MILLA-LEWIS, S.; ZHANG, W.; TEMPLETON, K.; REYNOLDS, W.C.; RICHARDSON, K.; BISWAS, M.; ZULETA, M.C.; DEWEY, R.E.; QU, R.; SATHISH, P. Overexpression of ubiquitin-like LpHUB1 gene confers drought tolerance in perennial ryegrass. **Plant Biotechnology Journal**, v.13, p.689–699, 2015. DOI: 10.1111/pbi.12291.

ROMERO-ROMERO, J.L.; INOSTROZA-BLANCHETEAU, C.; ORELLANA, D.; AQUEA, F. Stomata regulation by tissue-specific expression of the *Citrus sinensis* MYB61 transcription factor improves water-use efficiency in *Arabidopsis*. **Plant Physiology and Biochemistry**, v.130, 2018. DOI: 10.1016/j.plaphy.2018.06.034.

ROSSINI, M.; NEDBAL, L.; GUANTER, L.; A.Č; ALONSO, L.; BURKART, A.; COGLIATI, S.; COLOMBO, R.; DAMM, A.; DRUSCH, M.; HANUS, J.; JANOUTOVA, R.; JULITTA, T.; KOKKALIS, P.; MORENO, J.; NOVOTNY, J.; PANIGADA, C.; PINTO, F.; SCHICKLING, A.; SCHÜTTEMAYER, D.; ZEMEK, F.; RASCHER, U. Red and far red Sun-induced chlorophyll fluorescence as a measure of plant photosynthesis. **Geophysical Research Letters**, v.42, p.1632–1639, 2015. DOI: 10.1002/2014GL062943. Received.

SHARMA, M.; PANDEY, G.K. Expansion and Function of Repeat Domain Proteins During Stress and Development in Plants. **Frontiers in Plant Science**, v.6, p.1–15, 2016. DOI: 10.3389/fpls.2015.01218.

SILVA, P.S.O. DA; OLIVEIRA JUNIOR, L.F.G.; GONZAGA, M.I.S.; O.A, S. DE; S. MACIEL, L.B. DOS; FIAES, M.P.; MATTOS, E.C. DE; CARNELOSSI, M.A.G. Effects of calcium particle films and natural shading on ecophysiological parameters of conilon coffee. **Scientia Horticulturae**, v.245, p.171–177, 2019.

SILVA, P.S.O.; OLIVEIRA, L.F.G.; GONZAGA, M.I. SILVA; SENA, E. DE O.A.; MACIEL, L.B. DOS S.; FIAES, M.P.; MATTOS, E.C. DE; CARNELOSSI, M.A.G. Effects of calcium particle films and natural shading on ecophysiological parameters of conilon coffee. **Scientia Horticulturae**, v.245, p.171–177, 2019. DOI: 10.1016/j.scienta.2018.10.010.

SONG, Y.; CHEN, Q.; SHAO, X.; ZHANG, D. Effects of high temperature on photosynthesis and related gene expression in poplar. **BMC Plant Biology**, v.14, 2014.

SPEIRS, J.; BINNEY, A.; COLLINS, M.; EDWARDS, E.; LOVEYS, B. Expression of ABA synthesis and metabolism genes under different irrigation strategies and atmospheric VPDs is associated with stomatal conductance in grapevine (*Vitis vinifera* L. cv Cabernet Sauvignon). **Journal of Experimental Botany**, v.64, p.1907–1916, 2013. DOI: 10.1093/jxb/ert052.

STEPHENSON, T.J.; MCINTYRE, C.L.; COLLET, C.; XUE, G.P. TaNF-YB3 is involved in the regulation of photosynthesis genes in *Triticum aestivum*. **Functional and Integrative Genomics**, v.11, p.327–340, 2011. DOI: 10.1007/s10142-011-0212-9.

SUDHAKAR, P.; THARANYA, M.; SIVASAKTHI, K.; SRIKANTH, M.; HASH, C.T.; KHOLOVA, J.; SHARMA, K.K.; VADEZ, V. Molecular cloning and expression analysis of Aquaporin genes in pearl millet [*Pennisetum glaucum* (L) R . Br .] genotypes contrasting in their transpiration response to high vapour pressure deficits. **Plant Science**, v.265, p.167–176, 2017. DOI: 10.1016/j.plantsci.2017.10.005.

TARDIEU, F.; SIMONNEAU, T.; MULLER, B. The physiological basis of drought 436 tolerance in crops plants: A scenario-dependent probabilistic approach. **Annual review of**

plant biology, v.69, 2018.

TÁTRAI, Z.; SANOUBAR, R.; PLUHÁR, Z.; MANCARELLA, S.; ORSINI, F.; GIANQUINTO, G. Morphological and Physiological Plant Responses to Drought Stress in *Thymus citriodorus*. **International Journal of Agronomy**, 2016.

TIAN, H.; WANG, X.; GUO, H.; CHENG, Y.; HOU, C.; CHEN, J. NTL8 Regulates Trichome Formation in Arabidopsis by Directly Activating R3 MYB Genes TRY and TCL1. **Plant Physiol.**, v.174, p.2363–2375, 2017. DOI: 10.1104/pp.17.00510.

TRICKER, P.J.; LÓPEZ, C.M.R.; HADLEY, P.; WAGSTAFF, C.; MIKE, J.; TRICKER, P.J.; LÓPEZ, C.M.R.; HADLEY, P.; WAGSTAFF, C.; WILKINSON, M.J. Pre-conditioning the epigenetic response to high vapor pressure deficit increases the drought tolerance of *Arabidopsis thaliana*. **Plant Signaling & Behavior**, v.8, p.1–3, 2013. DOI: 10.4161/psb.25974.

VÁSQUEZ-ROBINET, C.; WATKINSON, J.I.; SIOSON, A.A.; RAMAKRISHNAN, N.; HEATH, L.S.; GRENE, R. Differential expression of heat shock protein genes in preconditioning for photosynthetic acclimation in water-stressed loblolly pine. **Plant Physiology and Biochemistry**, v.48, p.256–264, 2010. DOI: 10.1016/j.plaphy.2009.12.005.

WADA, H.; MASUMOTO-KUBO, C.; GHOLIPOUR, Y.; NONAMI, H.; TANAKA, F. Rice Chalky Ring Formation Caused by Temporal Reduction in Starch Biosynthesis during Osmotic Adjustment under Foehn-Induced Dry Wind. **PLoS ONE**, v.9, p.1–12, 2014. DOI: 10.1371/journal.pone.0110374.

WANG, S.; BLUMWALD, E. Stress-Induced Chloroplast Degradation in Arabidopsis Is Regulated via a Process Independent of Autophagy and Senescence-Associated Vacuoles. **Plant Cell**, v.26, p.4875–4888, 2014.

WANG, T.; HUANG, D.; CHEN, B.; MAO, N.; QIAO, Y.; JI, M. Differential expression of photosynthesis-related genes in pentaploid interspecific hybrid and its decaploid of *Fragaria* spp. **Genes and Genomics**, v.40, p.321–331, 2018. DOI: 10.1007/s13258-018-0647-7.

WANG, W.-H.; CHEN, J.; LIU, T.-W.; CHEN, J.; HAN, A.-D.; SIMON, M.; DONG, X.-J.; HE, J.-X.; ZHENG, H.-L. Regulation of the calcium-sensing receptor in both stomatal movement and photosynthetic electron transport is crucial for water use efficiency and drought tolerance in Arabidopsis. **Journal of Experimental Botany**, v.65, p.223–234, 2013. DOI: 10.1093/jxb/ert362.

WEI, S.; HU, W.; DENG, X.; ZHANG, Y.; LIU, X.; ZHAO, X.; LUO, Q.; JIN, Z.; LI, Y.; ZHOU, S.; SUN, T.; WANG, L.; YANG, G. AND HE, G. A rice calcium-dependent protein kinase OsCPK9 positively regulates drought stress tolerance and spikelet fertility. **BMC Plant Biology**, v.14, 2014.

WU, J.; JI, J.; WANG, G.; WU, G.; DIAO, J.; LI, Z.; CHEN, X.; CHEN, Y.; LUO, L. Ectopic expression of the *Lycium barbarum* b-carotene hydroxylase gene (*chyb*) enhances drought and salt stress resistance by increasing xanthophyll cycle pool in tobacco. **Plant Cell, Tissue and Organ Culture**, v.121, p.559–569, 2015. DOI: 10.1007/s11240-015-0725-3.

XIANG, R.; SHI, J.; ZHANG, H.; DONG, C.; LIU, L.; FU, J.; HE, YAN, X.; WU, Z. Chlorophyll a fluorescence and transcriptome reveal the toxicological effects of bisphenol A on an invasive cyanobacterium, *Cylindrospermopsis raciborskii*. **Aquatic Toxicology**, v.200, p.188–196, 2018. DOI: 10.1016/j.aquatox.2018.05.005.

XUANYUAN, G.; LU, C.; ZHANG, R.; JIANG, J. Overexpression of StNF-YB3.1 reduces photosynthetic capacity and tuber production, and promotes ABA-mediated stomatal closure in potato (*Solanum tuberosum* L.). **Plant Science**, v.261, p.50–59, 2017. DOI: 10.1016/j.plantsci.2017.04.015.

YAN, W.; ZHONG, Y.; SHANGGUAN, Z. Contrasting responses of leaf stomatal characteristics to climate change: a considerable challenge to predict carbon and water cycles. **Global Change Biology**, v.104, p.145–157, 2017.

ZHANG, Y.H.; WANG, E.M.; ZHAO, T.F.; WANG, Q.Q.; CHEN, L.J. Characteristics of Chlorophyll Fluorescence and Antioxidant-Oxidant Balance in PEPC and PPDK Transgenic Rice under Aluminum Stress. **Russian Journal of Plant Physiology**, v.65, p.49–56, 2018. DOI: 10.1134/S1021443718010211.

ZHOU, H.H.; CHEN, Y.N.; LI, W.H.; CHEN, Y.P. Photosynthesis of *Populus euphratica* in relation to groundwater depths and high temperature in arid environment, northwest China. **Photosynthetica**, v.48, p.257–268, 2010.

5. ARTIGO 2

REPRESSÃO DO GENE *cdc2a* E ALTERAÇÕES DA NERVURA CENTRAL FOLIAR EM PLANTAS DE BATATA-DOCE FOTOPROTEGIDAS COM FILMES DE PARTÍCULAS

Periódico a ser submetido

RESUMO

A restrição hídrica aliada à forte incidência solar pode afetar o crescimento e desenvolvimento das culturas agrícolas. O aparato fotossintético e os índices de Falker são drasticamente prejudicados. A ativação de potenciais genes associados ao estresse e modificações específicas na estrutura foliar podem ser considerados respostas adaptativas importantes no controle das condições climáticas desfavoráveis. Com este estudo teve-se o objetivo de avaliar a expressão do gene *cdc2a* e alterações anatômicas da nervura foliar em plantas de batata-doce fotoprotegidas com filme de partículas (CaO 10% p/v) em condições com e sem restrição hídrica. As avaliações foram realizadas às 12:00h com foco nas trocas gasosas, temperatura (ar-folha), índices de Falker, fluorescência da clorofila *a*, expressão gênica (*cdc2a*) e anatomia foliar. As respostas foram inicialmente comparadas ao tratamento controle, caracterizado pelas plantas sem fotoproteção por filme de partículas. Houve proteção das plantas quanto às trocas gasosas, contribuindo para o potencial aumento da taxa fotossintética (*A*) e maior diferença entre temperatura do ar e temperatura da folha (Dif °C), demonstrando respostas positivas no ajuste adaptativo. Observou-se redução nas estimativas de fluorescência da clorofila *a* relacionadas à seção transversal máxima ABS/CSm, TR0/CSm, RE0/CSm, ET0/CSm, DI0/CSm, e significativo aumento do rendimento quântico efetivo (Φ PSII), taxa de transporte de elétrons (ETR), rendimento quântico máximo (Fv/Fm), e quenching fotoquímico (*qP*). Aliado às respostas fisiológicas, houve repressão da expressão do gene *cdc2a* que é associado ao estresse por intensidade luminosa. Modificações anatômicas relacionadas à adaptação climática por meio de alterações da nervura central da folha ocorreram para os tratamentos. A fotoproteção com CaO contribuiu para minimizar os efeitos deletérios durante o desenvolvimento de plantas de batata-doce, principalmente no estágio de desenvolvimento das raízes tuberosas.

Palavras-chave: *Ipomoea batatas* L; restrição hídrica; fluorescência; expressão gênica; anatomia foliar.

ABSTRACT

Título: Repression of the *cdc2a* gene and leaf midrib alterations in particle-film-photoprotected sweet potato plants.

Water restriction combined with strong sunlight can affect the growth and development of crops. The photosynthetic apparatus and Falker's indices are drastically impaired. Activation of potential stress-associated genes and specific changes in leaf structure can be critical adaptive responses in controlling unfavorable climatic conditions. This work targeted evaluating the expression of the *cdc2a* gene and leaf vein anatomical alterations in sweet potato plants photoprotected with particle film (CaO 10% w/v) under conditions with and without water restriction. Assessments were performed at noon, focusing on gas exchange, temperature (air-leaf), Falker index, the fluorescence of chlorophyll *a*, gene expression (*cdc2a*), and leaf anatomy. The responses were initially compared to the control treatment, characterized by plants without particle film photoprotection. The protection of plants regarding gas exchange contributed to the potential increase in photosynthetic rate (*A*) and a more significant difference between air temperature and leaf temperature (Dif °C), demonstrating positive responses in the adaptive adjustment. There was a reduction in the fluorescence of chlorophyll *a* estimates, related to the maximum cross-section ABS/CSm, TR0/CSm, RE0/CSm, ET0/CSm, DI0/CSm, and a significant increase in the effective quantum yield (Φ PSII), transport rate (ETR), maximum quantum yield (Fv/Fm), and photochemical quenching (*qP*). Allied to the physiological responses, there was the repression of the *cdc2a* gene expression, which is associated with light intensity stress. Anatomical changes related to climate adaptation through changes in the leaf midrib occurred for the treatments. Photoprotection with CaO minimized the deleterious effects during the development of sweet potato plants, mainly in the developmental stage of tuberous roots.

Keywords: *Ipomoea batatas* L., water restriction, fluorescence, gene expression., leaf anatomy.

5.1. Introdução

Os efeitos das mudanças climáticas causam aumento da temperatura global e limitam a disponibilidade de água disponível para a plantas. Estes efeitos em longo prazo podem causar mudanças irreversíveis em diferentes culturas agrícolas de importância (RAMÍREZ *et al.*, 2015; ZANDALINAS *et al.*, 2016). Com a intensificação das condições abióticas causadas pelo maior tempo de exposição solar e restrição hídrica, ocorre uma limitação severa do crescimento e desenvolvimento das plantas (CHEN *et al.*, 2016; LI e LIU, 2016). A batata-doce (*Ipomoea batatas* L.) é uma cultura moderadamente tolerante (SHAO *et al.*, 2018). Contudo, com um nível de estresse abiótico elevado, as plantas têm seus mecanismos fisiológicos ativados em nível molecular e anatômico, como resposta adaptativa e de tolerância.

No aparato fotossintético das plantas sob condições abióticas intensas, ocorre a produção de espécies reativas de oxigênio (ERO's) de forma excessiva, e podem causar fotoinibição ou foto-oxidação nas células vegetais (LIU e YANG, 2020; XIONG *et al.*, 2020). Os índices de Falker também são alterados sob efeito das mudanças extremas do ambiente, provocando reduções de clorofila *a*, *b* e total (OSMOLOVSKAYA *et al.*, 2018). Ademais, diferentes parâmetros de fluorescência da clorofila *a* podem ser reajustados para minimizar danos ao aparato fotossintético das plantas (KUMAR *et al.*, 2020). Dessa forma, respostas fisiológicas podem atuar de forma permanente nas plantas, ou como um ajuste temporário para contornar o estresse.

Não só os parâmetros fisiológicos, mas também as respostas transcriptômicas podem estar correlacionadas com a tolerância vegetal. Assim, para o manejo das culturas podem ser identificados marcadores moleculares e genéticos, especialmente quando se adotam novas tecnologias (SWAMINATHAN *et al.*, 2020). Portanto, compreender as respostas adaptativas das plantas a partir de uma perspectiva fisiológica, molecular e gênica - nas quais múltiplos genes interagem em resposta ao ambiente - expande a compreensão da adaptação das folhas ao estresse abiótico (SONG *et al.*, 2014).

Dentre os genes responsivos ao estresse, um homólogo de proteína quinase dependente de ciclina (CDK) – *cdc2a*, tem se caracterizado por possuir função específica na regulação do ciclo celular (CAMPO *et al.*, 2014; HARASHIMA e SEKINE, 2020). *cdc2a* é responsivo às cascatas de sinalização que facilitam a percepção de estresse, com posterior ativação da divisão celular para reparação, adaptação e tolerância de tecidos vegetais (KIM *et al.*, 2021).

Além das modificações fisiológicas e moleculares, modificações na nervura central das folhas também têm valor adaptativo para o desempenho das culturas sob condições estressantes, sobretudo no controle ligado ao suporte mecânico, bem como ao transporte e sinalização que determinam em grande parte como os estresses abióticos afetam as plantas (SACK *et al.*, 2012; LÜTTGE, 2008; LECHTHALER *et al.*, 2019).

Como estratégia, os filmes de partículas – nano composto de minerais inertes especializados, aplicados sob a superfície das folhas – têm sido uma ferramenta potencial para mitigar impactos negativos causados pelos estresses abióticos (OLIVEIRA *et al.*, 2021). O uso dos filmes de partículas reduz a quantidade de luz que atinge os centros de reação nos cloroplastos (BRILLANTE *et al.*, 2016) e, dessa forma, evitam o estresse oxidativo pela reflexão dos raios solares associados à alta luminosidade (L^*), contribuindo para a aclimação da planta e proteção dos fotossistemas II e I (DINIS *et al.*, 2018). Dessa forma, a técnica pode promover a fotoproteção nas folhas e mitigar os efeitos promovidos pela restrição hídrica e forte radiação solar. Consequentemente, atuam como um antitranspirante nas folhas que auxilia na retenção de água dentro das células (SILVA *et al.*, 2019).

O filme de partículas à base de cálcio (CaO) tem demonstrado resultados promissores em diferentes culturas de interesse agrônomo, como feijão-caupi (OLIVEIRA JUNIOR *et al.*, 2019), café (SILVA *et al.*, 2019) e uva (SILVA *et al.*, 2019). Foram verificados aumentos na taxa de fotossíntese líquida (A), otimização da condutância estomática (g_s) e redução da taxa transpiratória (E), e redução dos danos fotoquímicos com a melhoria dos parâmetros da fluorescência de clorofila a com foco na ação fisiológica do filme de partícula de cálcio sob condições de máxima disponibilidade hídrica.

Diante da falta de informações científicas acerca da avaliação da eficácia do filme de partícula de cálcio sob restrição hídrica na cultura da batata-doce este trabalho teve como objetivo avaliar a expressão do gene *cdc2a* e alterações anatômicas da nervura central foliar em plantas fotoprotetidas com filme de partículas, com e sem restrição hídrica em diferentes períodos do ciclo fenológico da cultura.

5.2. Material e Métodos

5.2.1. Condições experimentais

Plantas do clone IPB-149 de batata-doce cultivar Ourinho foram cultivadas na Estação Experimental Campus Rural do Centro de Ciências Agrárias Aplicadas (CCAA) da Universidade Federal de Sergipe (UFS) (10 ° 55 '25.1" S, 37 ° 12' 1.8" W, altitude de 46 m).

O clima de acordo com a classificação de Thornthwaite é do tipo C2sA'a': subúmido com déficit de água no verão, e período chuvoso entre os meses de abril a agosto. Os índices médios térmicos e pluviométricos são de 24.85 °C e 1576.30 mm, respectivamente.

O solo da região é classificado como Argissolo Vermelho Amarelo segundo EMBRAPA (2018), apresentando textura franco-arenosa, pH = 5.19; P = 63.0 mg.dm⁻³; K = 28.8 mg.dm⁻³; Ca²⁺ + Mg²⁺ = 1.89 cmolc.dm⁻³; Al³⁺ = 0.15 cmolc.dm⁻³; Vefetiva = 54.9%;

CTC efetiva = $3.61 \text{ cmolc.dm}^{-3}$; MO = 9.49 g.dm^{-3} ; areia, silte e argila com 75.98%, 14.25% e 9.77%, respectivamente.

O experimento em campo foi conduzido entre os meses de novembro de 2018 a março de 2019, com dados climáticos diários obtidos da estação meteorológica Aracaju-A409, do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET) (FIGURA 1).

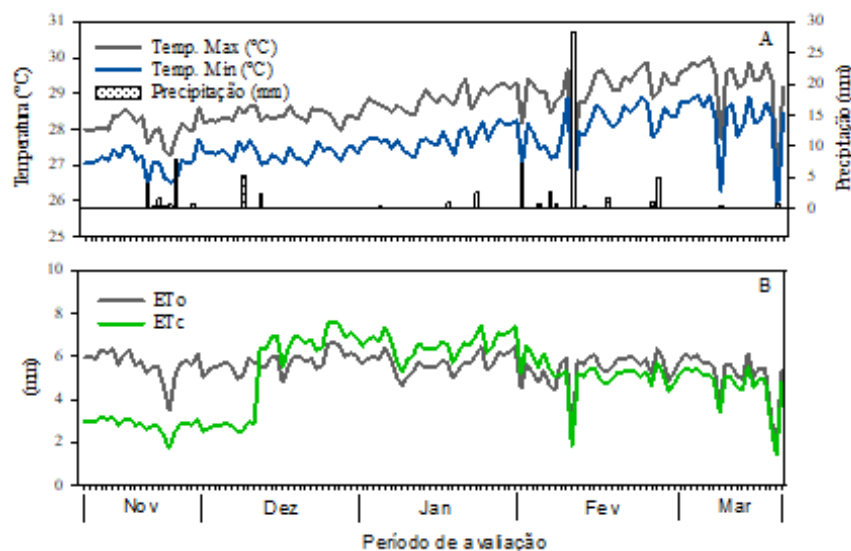


FIGURA 1. A) Temperaturas máximas e mínimas (°C) e precipitação (mm) durante a fase experimental; B) ETo: Evapotranspiração de referência (mm), ETc: Evapotranspiração de cultura (mm).

Na irrigação por gotejamento foram utilizadas duas mangueiras espaçadas por 0,25 m. Os emissores de água foram espaçados 0,30 m com uma vazão individual de cerca de $1,8 \text{ L h}^{-1}$. A área umedecida pelos emissores por planta foi de aproximadamente $1,2 \text{ m}^2$. A disponibilidade total diária de água (mm) para as plantas foi mensurada pela equação:

$$\text{Eq. (1): } LA = ETc - p$$

Onde:

LA: quantidade de água aplicada (mm d^{-1});

ETc: evapotranspiração de cultura (mm d^{-1});

p: precipitação (mm d^{-1}).

$$\text{Eq. (2): } ETc = ETo \cdot Kc$$

Onde:

Kc: coeficiente de cultura;

ETo: evapotranspiração de referência (mm d^{-1}).

O ETo foi estimado de acordo com o método Penman-Monteith (ALLEN *et al.*, 1998). O tempo de irrigação foi estimado:

$$\text{Eq. (3): } TI = ETc \cdot E1 \cdot E2 \cdot Kr / (Ei \cdot n \cdot q)$$

Onde:

TI: tempo de irrigação (h);

ETc: evapotranspiração de cultura (mm d^{-1});
 E1 e E2: espaçamento da cultura (m);
 Kr: coeficiente de redução = 0,5;
 Ei: eficiência de irrigação = 0,9;
 n: número de emissores por planta = 2;
 q: vazão de emissor = $1,8 \text{ L h}^{-1}$.

5.2.2. Tratamentos experimentais

Foram considerados os experimentos 1 e 2 para a definição dos tratamentos. O experimento 1 apresentou tratamentos com avaliações iniciais em torno da fase de expansão e crescimento foliar, e avaliações finais em torno da fase regenerativa. O experimento 2 apresentou tratamentos com avaliações iniciais em torno da fase de espessamento de raízes tuberosas, e avaliações finais em torno da fase regenerativa (FIGURA 2).

Para ambos os experimentos, plantas com filme de partícula de cálcio foram submetidas à restrição hídrica. Os experimentos foram conduzidos em blocos casualizados com parcela útil composta por 12 plantas espaçadas em $3,0 \times 1,0 \text{ m}$, além de bordaduras. Para os tratamentos controle foram consideradas plantas sem filme de partículas cultivadas sob máxima disponibilidade hídrica (100% da ETc exigida pela cultura), e os dados contrastados entre controle e demais tratamentos.

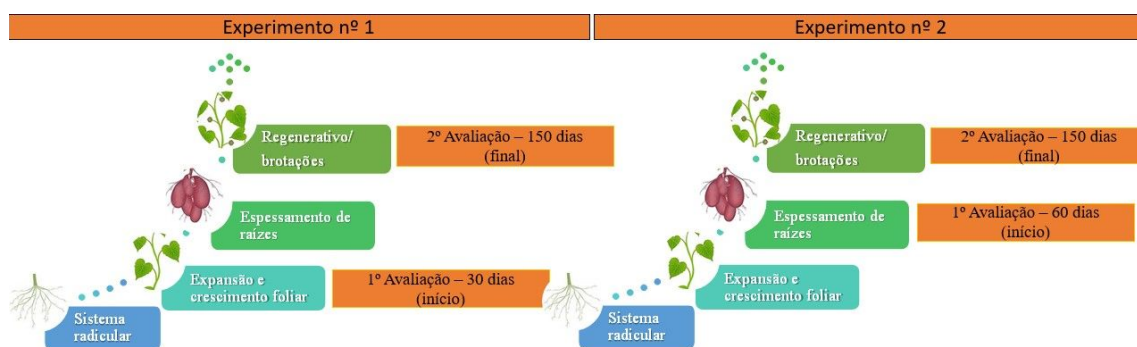


FIGURA 2. Ciclo da cultura da batata-doce e avaliações.

5.2.3. Aplicação de filme de partículas

Para a obtenção do filme de partículas foi usado o mineral óxido de cálcio (CaO) em solução aquosa a 10% p/v (OLIVEIRA *et al.*, 2021).

A aplicação foi direcionada às folhas, realizada com pulverizador eletrônico de mochila de alta pressão (PAP-5) (Guarany, Brasil), com vazão de $1,21 \text{ min L}^{-1}$ e pressão de trabalho de 690 kPa. A aplicação se deu até atingir a cobertura completa da superfície da folha. A primeira aplicação do filme nas folhas ocorreu cinco dias antes da primeira avaliação, visando promover prévia aclimação das plantas.

A manutenção da cobertura de partículas foi monitorada pelo nível de reflectância (L^*) das folhas utilizando um colorímetro digital CR 400 (Konica Minolta, Japão), em quatro posições diferentes no dossel da planta. O aparelho é responsável por aferir valores de L^* que variam de 0 (absorção total da luz) a 100 (reflexão total da luz) associado às propriedades reflexivas foliares com uso do filme de partículas de cálcio (SILVA *et al.*, 2019; SILVA *et al.*, 2019).

5.2.4. Fluorescência da clorofila *a*

Os dados de fluorescência de clorofila *a* foram obtidos *in situ* às 12h00, nas mesmas folhas adultas no terço médio da parte aérea da planta, utilizando o fluorômetro portátil OS-30p (Opti-Sciences Inc., EUA). O sinal inicial de fluorescência (F_0) foi medido quando os centros de reação estavam abertos, após 30 minutos com as folhas adaptadas ao escuro por um

clipage. Para isso, foi utilizada uma fonte de luz pulsada de baixa intensidade. Durante o pulso de luz na saturação, o sinal máximo de fluorescência (F_m) foi medido.

A fluorescência variável [$F_v = (F_m - F_0)$], a eficiência quântica máxima do fotossistema II [$F_v / F_m = (F_m - F_0) / F_m$]; o rendimento quântico efetivo do fotossistema II [$\Phi_{PSII} = \Delta F / F_m = (F_m' - F_s) / F_m'$]; bem como o *quenching* fotoquímico [$qP = (F_m' - F_s) / (F_m' - F_0')$], foram estimados de acordo com Genty et al. (1989) e a taxa de transporte de elétrons (ETR).

As informações sobre os estados de fluorescência da curva OJIP nos tratamentos foram essenciais para estimar – por meio de equações específicas para o teste – parâmetros biofísicos como DI_0/CS_m , RE_0/CS_m , ET_0/CS_m , TR_0/CS_m , ABS/CS_m , e os índices de desempenho P_{ics} e PI_{abs} .

Os estados transitórios foram induzidos pela emissão de luz actínica (660 nm) na intensidade de 3.000 μmol (fótons) m^{-2}/s . A irradiação foi aplicada homogeneamente na área foliar com 4 mm de diâmetro.

5.2.5. Trocas gasosas e temperatura (ar-folha)

A Condutância estomática (g_s) ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$), a taxa de fotossíntese ou assimilação líquida de CO_2 (A) ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), a temperatura do ar – temperatura da folha (dif Tar-fol $^{\circ}\text{C}$) foram avaliadas às 12h00 em equipamento IRGA portátil (modelo LI-6400XT -LI-COR, Lincoln, NE, EUA). Por meio dessa avaliação, foram identificadas as respostas das plantas ao déficit hídrico na concentração de CO_2 de referência em $400 \pm 10 \mu\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1}$ de ar, e radiação fotossintética ativa (PAR) de $1.500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (SILVA *et al.*, 2019), e a estimativa da eficiência intrínseca do uso da água (A/g_s).

5.2.6. Anatomia foliar

As amostras do terço médio de folhas, totalmente expandidas localizadas no terceiro nó a partir do ápice, foram fixadas em F.A.A. 50 (JOHANSEN, 1940) e armazenadas em etanol 70%. O material foi desidratado em série etílica e incluído em historresina metacrilato (Leica®), segundo o protocolo do fabricante.

Foram realizadas secções transversais, com cerca de 8 μm de espessura, das regiões da nervura central, com auxílio de micrótomo rotativo. Os cortes foram corados com solução de azul de toluidina a 0,05% (O'BRIEN *et al.*, 1964) e montados em lâminas com Entellan®. As micrografias foram registradas a uma magnitude de 40X com câmera digital acoplada ao Microscópio Nikon modelo Eclipse 50i e as mensurações feitas utilizando-se o software NIS-Elements Br ver. 2.30 (Nikon Instruments Inc., Tokyo, Japan).

5.2.7. Índices de Falker

Os valores estimados de clorofila *a* (chl *a*) e clorofila *b* (chl *b*) ($r=4$) foram obtidos em folhas saudáveis, maduras e ensolaradas a partir do terço médio da parte aérea da planta. Os dados foram obtidos por meio do equipamento Clorofilog portátil modelo CFL1030 (Falker, Brasil). Estimou-se o índice total de clorofila [$\text{chl total} = (\text{chl } a + \text{chl } b)$] e a razão chl *a* chl *b*⁻¹ (chl *a* / *b*).

5.2.8. Expressão gênica

As folhas coletadas em campo, nas plantas para cada tratamento, foram imediatamente acondicionadas em nitrogênio líquido. As análises de expressão gênica foram realizadas empregando como gene de referência actina (*ACT*), indicado para normalização e estabilidade da expressão gênica em batata-doce sob estresse abiótico por GuoLiang et al. (2021). O gene *ACT*, portanto, foi essencial para investigar o padrão de expressão do gene alvo (*cdc2a*) - um homólogo de proteína quinase dependente de ciclina (CDK).

O RNA foi extraído com Trizol® (Invitrogen, EUA) e sua qualidade e quantidade atestada pela razão de nanoespectrofotometria em 260/280 nm. Para acessar a integridade, 1

µg de RNA foi submetido à eletroforese em gel de poliacrilamida a 1% Gel Ready™ e visualizado sob transilluminator UV (SAMBROOK *et al.*, 1989).

As amostras foram tratadas com DNase. Em seguida procedeu-se a síntese do cDNA utilizando 1 µL de OligodT (10 mM) e 4 µL do RNA anteriormente obtido. A reação no interior do microtubo foi mantida em banho-maria (60 °C) por 5 minutos, seguida de imersão imediata no gelo pelo mesmo período. Uma nova solução composta por 4 µL GO script 5X reação, 4 µL MgCl₂, 1 µL PCR nucleotídeo MIX, 0,5 µL RNA ribossomal (enzima), 1 µL GO script reverso (enzima) e 4,5 µL de H₂O livre de nuclease. Portanto, um volume final de 20 µL de cDNA/amostra. As reações foram realizadas em termociclador a 25 °C por 5 minutos; 42 °C por 1 hora e 70 °C por 15 minutos para o final da reação.

Para testar a eficiência do primer foram realizadas diluições seriadas de 80 a 10 µL de cDNA em água ultrapura com dietil pirocarbonato (DEPC). A técnica RT-qPCR para quantificar a expressão gênica nas amostras foi realizada utilizando termociclador StepOnePlus™ (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA) com sequências desenhadas para *Arabidopsis thaliana* L. para os genes *ACT* e *cdc2a*. A quantificação da expressão gênica relativa esteve de acordo com Livak e Schmittgen (2001) utilizando o método CT comparativo:

$$EXPR = 2^{-\Delta\Delta CT}$$

Onde:

$\Delta\Delta CT = \Delta CT \text{ amostra} - \Delta CT \text{ calibrador (valor médio do } \Delta CT \text{ controle)}$

$\Delta CT = CT \text{ gene alvo} - CT \text{ do gene referência}$

CT: *Cycle threshold* (adimensional); EXPR: expressão gênica relativa (adimensional).

5.2.9. Análise dos dados

Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA) precedida do teste *F* e as médias dos tratamentos foram contrastadas pelo teste de Scheffé (1953) por meio de coeficientes de combinação simples, considerando tratamentos com filme de partículas (CaO) e tratamentos controle. Todas as análises foram realizadas usando o software R (R Core Team 2018) e gráficos projetados no SigmaPlot 12.5 (Systat Software, San Jose, CA, EUA).

5.3. Resultados

5.3.1. Fluorescência da clorofila *a*

Na Figura 3 estão representados parâmetros fisiológicos previamente normalizados de 0 a 100, para melhor ilustração dos tratamentos. Foram encontradas diferenças significativas pela análise de contraste e teste de Scheffé entre os tratamentos.

Os valores de rendimento quântico efetivo ($\Phi PSII$), taxa de transporte de elétrons (ETR), rendimento quântico máximo (F_v/F_m), *quenching* fotoquímico (qP), índices de desempenho com base na seção transversal (Pics) e de desempenho com base na absorção (PIabs) foram significativamente superiores em plantas com filmes de partículas, independentemente das condições hídricas disponíveis para a planta e período de avaliação (FIGURA 3).

No entanto, as maiores diferenças ocorreram nas avaliações finais, principalmente no experimento 2. Houve aumento de 139,50% nos valores de $\Phi PSII$ sob máxima disponibilidade hídrica, e cerca de 122,46% sob restrição hídrica, comparado ao controle. ETR nas mesmas condições, aumentou 79,98% e 214,22%, F_v/F_m : 4,18% e 14,25% e qP : 121,05% e 219,47% (FIGURA 3).

Pics e PIabs apresentaram maiores diferenças em plantas com filme de partículas durante as avaliações iniciais (FIGURA 3). No experimento 1, houve aumento de 57,58% nos valores de Pics sob máxima disponibilidade hídrica, e 22,73% sob restrição hídrica, comparado ao controle. PIabs, nas mesmas condições, apresentou aumento de 140,90% e

29,97%. No experimento 2, o aumento de P_{ics} foi de aproximadamente 13,32% e 51,23%, e P_{iabs}: 26,21% e 34,21% (FIGURA 3).

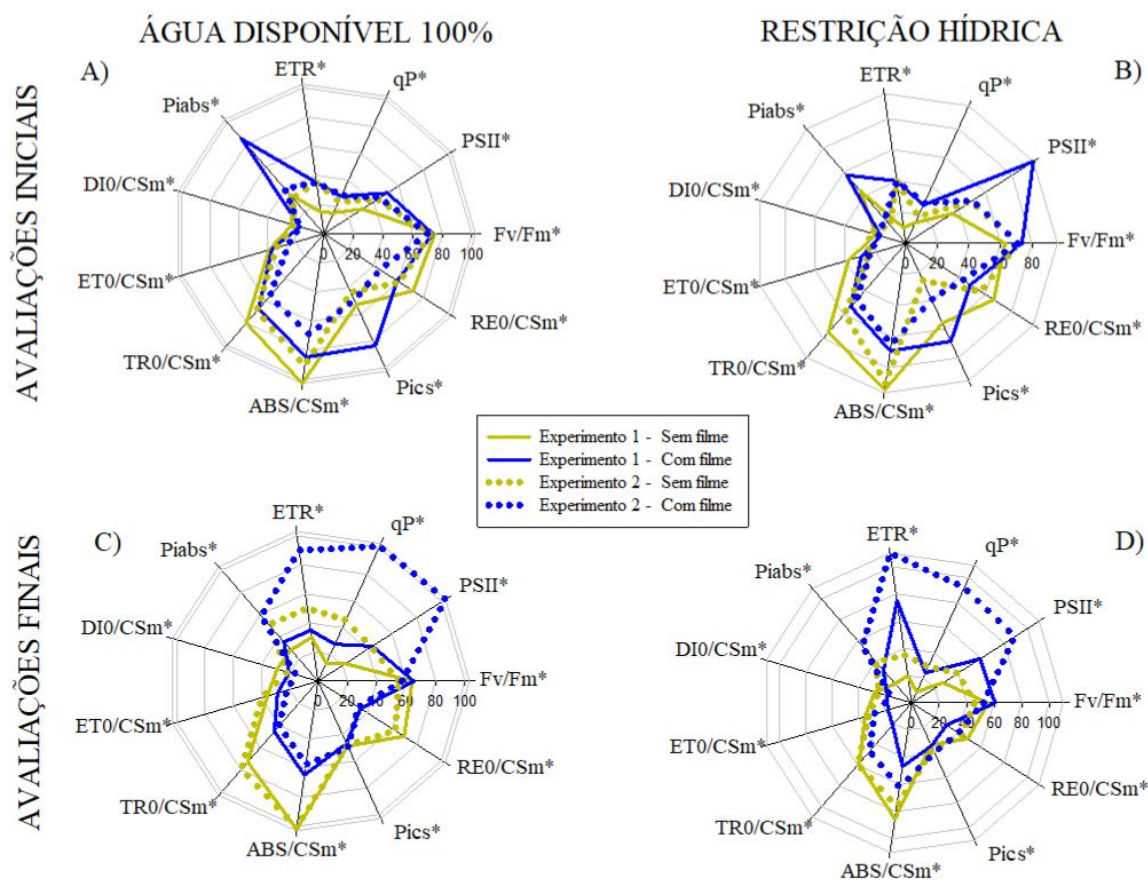


FIGURA 3. Fluorescência da clorofila *a*.

A análise de contraste indicou ainda que os tratamentos sem filme de partículas foram responsáveis pelos valores estimados de absorção por C_{Sm} (ABS/C_{Sm}); transporte de elétrons por C_{Sm} (ET0/C_{Sm}); fluxo de potência dissipado por C_{Sm} (DI0/C_{Sm}); consumo de energia por C_{Sm} (TR0/C_{Sm}); e fluxos excitados por elétrons de QA por C_{Sm} (RE0/C_{Sm}) em todas as fases de avaliação, independente das condições de disponibilidade hídrica (FIGURA 3).

5.3.2. Trocas gasosas, temperatura ar – temperatura folha (Dif °C) e anatomia

Na Figura 4 estão representados parâmetros fisiológicos e anatômicos previamente normalizados de 0 a 100, para melhor ilustração dos tratamentos. Foram encontradas diferenças significativas pela análise de contraste e teste de Scheffé entre os tratamentos.

As maiores diferenças foram encontradas para as variáveis de taxa fotossintética (*A*), eficiência intrínseca do uso da água (*A/g_s*), temperatura do ar – temperatura da folha (Dif °C) e diâmetro da nervura central (DNC) em plantas com filmes de partículas. Não houve diferenças significativas para as variáveis de condutância estomática (*g_s*) e diâmetro do vaso (DV) entre os tratamentos. De forma geral, para as variáveis analisadas obteve-se resultados superiores sob máxima disponibilidade hídrica. Em condições de restrição hídrica, os tratamentos com filme de partículas apresentaram valores superiores apenas às plantas sem filme sob restrição hídrica (FIGURA 4).

Foi observado uma tendência específica em relação à variável DNC nos experimentos. Nas avaliações iniciais, plantas com filme de partículas apresentaram baixo DNC comparando os tratamentos controle, sobretudo no experimento 2. No entanto, nas avaliações finais houve

um acréscimo desta variável apresentando valores muito próximos ou até superiores aos demais tratamentos avaliados (FIGURAS 4; 5).

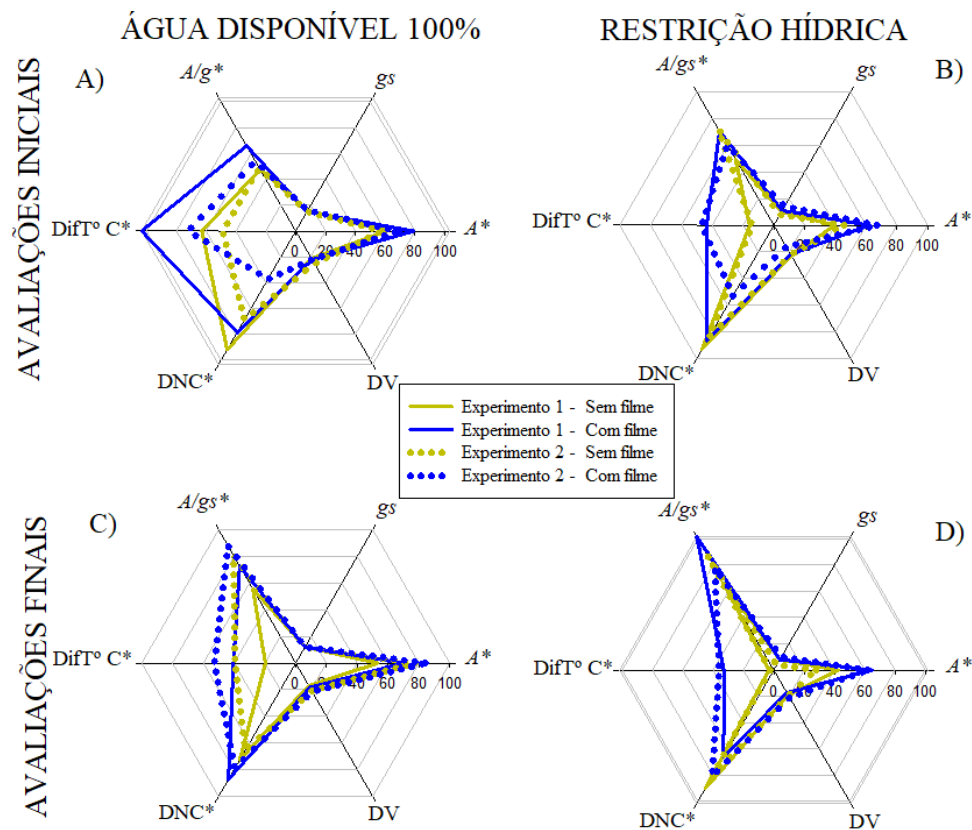


FIGURA 4. Trocas gasosas, diferença de temperatura ar-folha e anatomia foliar.

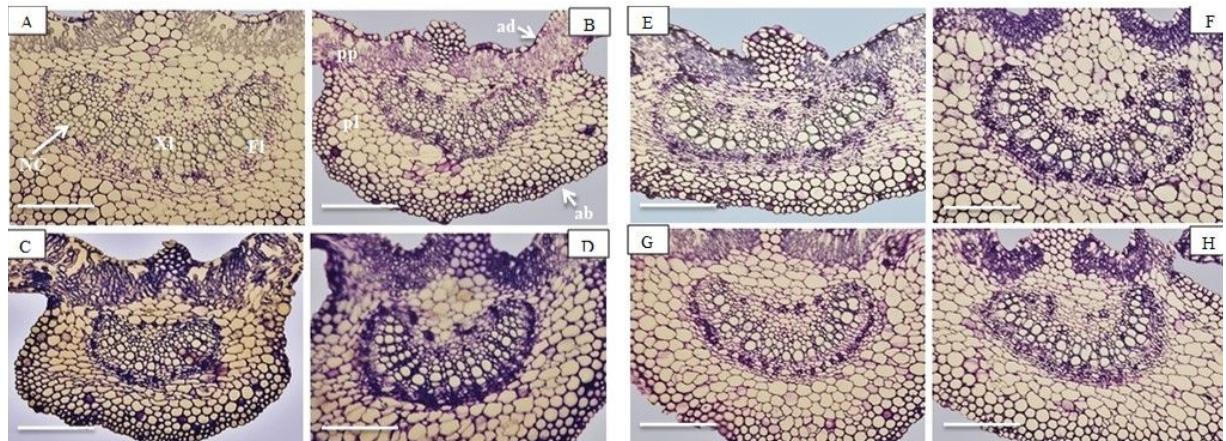


FIGURA 5. Secção transversal da nervura principal em folhas de *Ipomoea batatas* L. em período inicial e final do experimento 2. A, C, E, G: Plantas com filme; B, D, F, H: Plantas sem filme. A, B, C, D; Avaliações iniciais; E, F, G, H: Avaliações finais. A-B) Água disponível 100%; C-D) Restrição hídrica. E-F) Água disponível 100%; G-H) Restrição hídrica. Siglas: NC: Nervura central; Xl: Xilema; Fl: Floema; pp: Parênquima paliádico; pl: Parênquima lacuno; ad: Superfície adaxial; ab: Superfície abaxial.

5.3.3. Índices de Falker

Foram encontradas diferenças significativas entre os tratamentos. Clorofila *a* (ChL *a*), clorofila *b* (ChL *b*) e clorofila Total (ChL Total) foram superiores em folhas sombreadas por

filme de partículas independentemente das condições hídricas disponíveis para a planta e período de avaliação. Por outro lado, a razão clorofila *a/b* (ChL *a/b*) apresentou maior concentração em plantas sem filme (controle) (FIGURA 6).

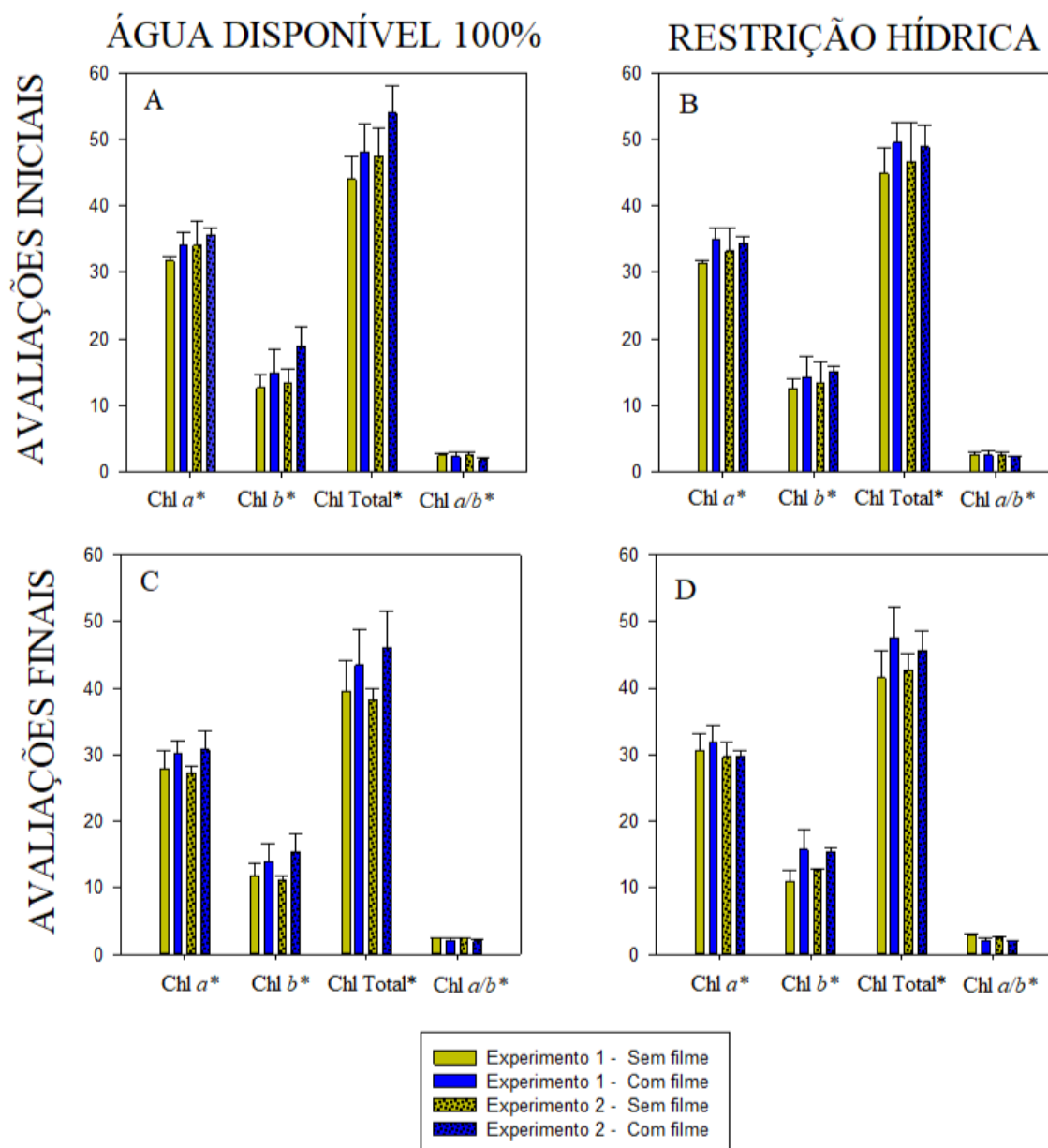


FIGURA 6. Índices de Falker.

Nas avaliações iniciais do experimento 1, plantas com filmes de partículas apresentaram aumento de Chl *a* em torno de 7,25% sob máxima disponibilidade hídrica, e 11,29% sob restrição hídrica. ChL *b*, nas mesmas condições, aumentou 17,20% e 13,80%, enquanto ChL Total aumentou aproximadamente 9,25% e 10,39%, em relação ao controle. Ainda se constatou um decréscimo nas taxas de ChL *a/b* em torno de 8,90% e 3,11%. Nas avaliações iniciais do experimento 2, as plantas com filmes de partículas apresentaram a mesma tendência. Aumento de ChL *a* em torno de 4,91% e 3,58%, ChL *b* aproximadamente 40,82% e 11,89%, ChL Total em torno de 13,73% e 4,86%, e um decréscimo de 27,05% e 9,67% em relação à razão ChL *a/b*, comparado ao controle (FIGURA 6).

Para as avaliações finais do experimento 1, plantas com filme de partículas apresentaram aumento nos valores de ChL *a* em torno de 8,30% sob máxima disponibilidade hídrica, e 4,18% sob restrição hídrica. ChL *b*, nas mesmas condições, aumentou 18,04% e 43,37%, enquanto ChL total aumentou cerca de 9,80% e 14,50%, em relação ao controle.

Constatou-se também um decréscimo da razão ChL *a/b* em torno de 9,74% e 27,14%. Nas avaliações finais do experimento 2, as plantas com filme apresentaram aumento nas taxas de ChL *a* em torno de 13,06% e 0,23%, enquanto ChL *b* aumentou 38,75% e 22,14%, ChL Total 20,52% e 7,20%, havendo decréscimo de ChL *a/b* em torno de 18,10% e 17,29% (FIGURA 6).

5.3.4. Expressão gênica

O filme de partículas (CaO 10% p/v) influenciou para diferentes valores de expressão gênica em batata-doce (FIGURA 7).

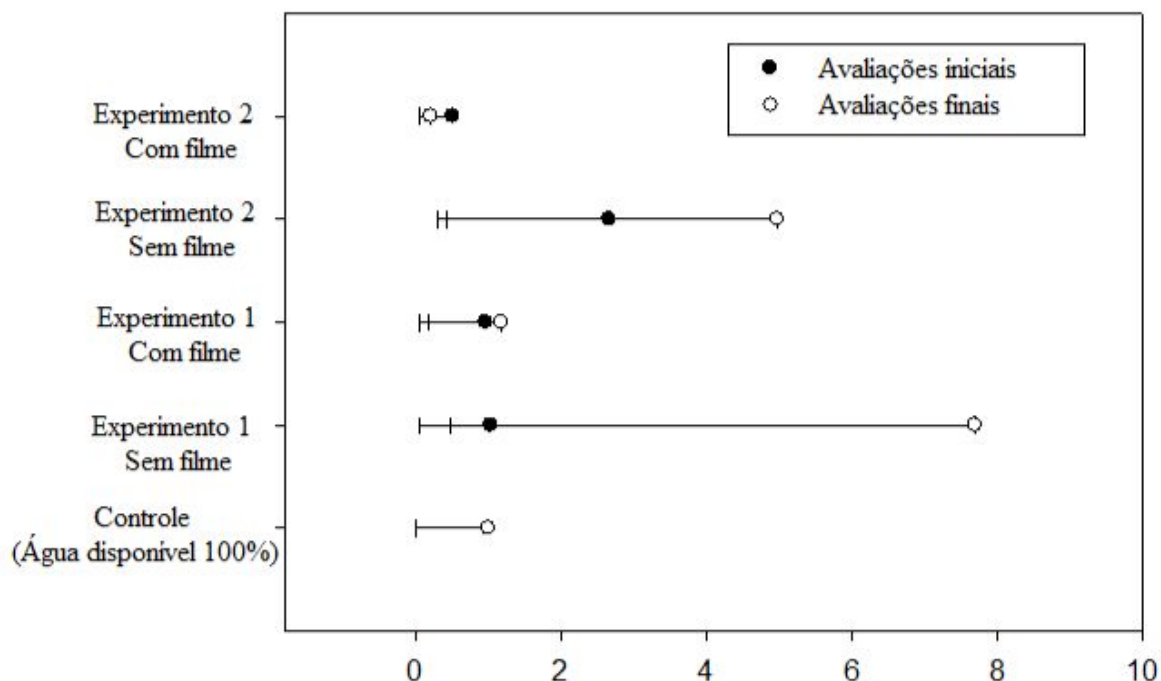


FIGURA 7. Expressão do gene *cdc2a*.

Foram encontradas diferenças significativas entre os tratamentos. A expressão do gene *cdc2a* foi superior em folhas sem a proteção foliar por filme de partículas, independentemente das condições hídricas disponíveis para a planta e período de avaliação (FIGURA 7).

Nas avaliações iniciais do experimento 1, plantas sem filme de partículas expressaram *cdc2a* cerca de 3,00% a mais comparado ao controle. Por outro lado, plantas com filme de partículas obtiveram repressão gênica em torno de 4,00%. Nas avaliações iniciais do experimento 2, a expressão do gene *cdc2a* foi mais evidente, com aumento em torno de 166,00% para plantas sem filme, e repressão gênica de 49,00% para plantas fotoprotegidas (FIGURA 7).

Para as avaliações finais do experimento 1, plantas sem filme de partículas expressaram *cdc2a* cerca de 669,00% a mais em relação ao controle, enquanto plantas com filme expressaram apenas 18,00%. A mesma tendência ocorreu para as avaliações finais do experimento 2, porém em intensidades diferentes. Houve aumento da expressão do gene *cdc2a* de 397,00% para plantas sem filme, e repressão gênica em torno de 79,00% com filme comparado ao controle (FIGURA 7).

5.4. Discussão

Os valores de rendimento quântico efetivo (Φ PSII), taxa de transporte de elétrons (ETR), rendimento quântico máximo (F_v/F_m), *quenching* fotoquímico (*qP*), índices de desempenho com base na seção transversal (PIcs) e índice de desempenho com base na absorção (PIabs) foram significativamente superiores em plantas com filmes de partículas,

independentemente das condições hídricas disponíveis para a planta e período de avaliação (FIGURA 3).

Resultados semelhantes foram encontrados por Oliveira *et al.* (2021) e sugere-se que elevadas taxas de Φ PSII em plantas com filme de partículas estejam fortemente correlacionadas com altas taxas de assimilação de CO₂ (BARJA *et al.*, 2003; SHI *et al.*, 2008). Valores elevados de ETR estão diretamente ligados à produção de ATP, NADPH e à síntese de amido (SAROUSSI *et al.*, 2019), podendo contribuir para o acúmulo de energia nas plantas. Além disso, valores elevados de Fv/Fm em plantas com filmes de partículas podem indicar aumento na eficiência do fotossistema em transferir elétrons do PSI para o PSII (RANJBAR, 2015; CARVALHO *et al.*, 2019).

O maior valor de qP nas folhas sombreadas por filme indica maior fotoproteção do aparelho fotossintético devido à maior dissipação de energia e reflexão dos raios solares. Altos valores de qP também aumentaram a energia enviada para reações fotoquímicas primárias, o que pode ser visto como uma estratégia adaptativa levando a um processo fotossintético mais eficiente e menos suscetível ao estresse experimental (KRAUSE e WEIS, 1991).

Plantas com filme de partículas também evidenciaram respostas relacionadas à adaptação do metabolismo fotossintético ao sombreamento artificial, associado a uma redução dos parâmetros de fluxo de energia por seção transversal máxima (CSm) da antena PSII: ABS/CSm, TR0/CSm, RE0/CSm, ET0/CSm, e DI0/CSm (FIGURA 3).

Assim, é possível que a aplicação do filme de partículas reduza consideravelmente PAR em complexos coletores de luz presentes nos cloroplastos (STIRBET *et al.*, 2018). Consequentemente, a técnica tende a reduzir a absorção de energia em excesso, evitando estresses foto-oxidativos (DINIS *et al.*, 2016; SILVA *et al.*, 2019). Por isso, tem-se baixa necessidade de emissão de fluorescência para o fluxo de excesso energético em plantas com filmes de partículas (DINIS *et al.*, 2016; 2018).

Reduções de ABS/CSm, TR0/CSm, RE0/CSm, ET0/CSm, e DI0/CSm também foram relacionadas à redução da atividade do PSII por sombreamento artificial em *Vitis vinifera* L. (DINIS *et al.*, 2016), e o comportamento destes parâmetros fisiológicos foram dependentes das características de cada cultivar (BOTELHO *et al.*, 2011). Os resultados encontrados no presente trabalho foram compatíveis com Silva *et al.* (2019) e Oliveira *et al.* (2021), utilizando filme de partículas de cálcio nas culturas de *V. labrusca* L. e *I. batatas* em condições ideais de irrigação. Para *V. labrusca*, as reduções dos parâmetros de fluxo por seção transversal máxima (CSm) foram de 7 DAA até 14 DAA quando os efeitos se tornaram mais evidentes. Para *I. batatas*, as reduções dos parâmetros (CSm) ocorreram principalmente com aplicação de CaO foliar a uma concentração de 15% p/v.

As taxas de dissipação (DI0/CSm) foram maiores em plantas sem filme, indicando forte susceptibilidade à fotoinibição (BANO *et al.*, 2021). Para estas plantas, a dissipação torna-se um mecanismo adaptativo na regulação da fotossíntese contra o excesso de energia absorvida, auxiliando na proteção de possíveis danos foto (KALAJI *et al.*, 2016).

Os índices de desempenho com base na seção transversal (PIcs) e de desempenho com base na absorção (PIabs) foram significativamente superiores em plantas com filmes de partículas (FIGURA 3), e estes parâmetros estão associados às melhorias no transporte de elétrons do PSII (CHEN *et al.*, 2015), rendimento quântico e eficiências da plastoquinona A (QA) para a plastoquinona B (QB) e fotossistema I (PSI) (VINCENT *et al.*, 2015). Portanto, são parâmetros fisiológicos sensíveis, capazes de retratar, por exemplo, o estado fotossintético de genótipos de gergelim cultivados sob sombreamento natural e ainda são úteis para avaliações em diferentes fases do crescimento e regimes hídricos nas culturas (OUKARROUM *et al.*, 2007; KALAJI *et al.*, 2016; ÇIÇEK *et al.*, 2019).

Taxa fotossintética (A), eficiência intrínseca do uso da água (A/g_s) e temperatura do ar – temperatura da folha (Dif °C) foram significativamente superiores em plantas com filmes de partículas, independentemente das condições hídricas disponíveis para a planta e período de

avaliação (FIGURA 4). A taxa fotossintética (A) é um fator preponderante para o desenvolvimento e produtividade das plantas agrícolas (PAN *et al.*, 2012), esta variável influencia diretamente os valores de eficiência intrínseca do uso da água (A/g_s) associada à condutância estomática (g_s).

Dinis *et al.* (2018) verificaram uma flutuação nas tendências dos resultados de A/g_s , muito em função das baixas taxas g_s em plantas sem filme. No presente trabalho, as baixas taxas de g_s foram verificadas, porém não houve diferença significativa entre os tratamentos, demonstrando que, com valores similares da condutância estomática (g_s) entre tratamentos, plantas com filme de partículas conseguiram obter maior taxa fotossintética (A).

Contudo, outro efeito preponderante do filme foram as maiores diferenças entre temperatura do ar e foliar (FIGURA 4), permitindo que a planta reduza a necessidade de trocas de calor por meio da transpiração e auxilie na produção de fotossíntese (A) (SILVA *et al.*, 2019). As maiores diferenças ΔT encontradas em tratamentos com filme de partícula de cálcio podem ser devido à técnica por proporcionar redução significativa da temperatura interna foliar (SILVA *et al.*, 2019; OLIVEIRA *et al.*, 2021).

Em relação à anatomia da folha, houve aumento considerável para a variável DNC ao longo do ciclo fenológico com uso de filme de partículas nas folhas (FIGURA 4). Durante as avaliações iniciais, a presença do filme provocou uma redução significativa de DNC, tanto em plantas sob máxima disponibilidade hídrica quanto em plantas sob restrição. Não se sabe o porquê desta tendência ser mais evidente no experimento 2, quando as avaliações ocorreram na fase de espessamento das raízes tuberosas. De maneira geral, DNC é variável importante para avaliar a condutância hidráulica das plantas e crucial para prever a eficiência do transporte de água (LECHTHALER *et al.*, 2019).

Assim, quanto maior DNC, maior tende ser a taxa de transporte de água e solutos no interior das plantas (SACK *et al.*, 2012; LÜTTGE, 2008). O filme de partículas contribuiu para melhoria do funcionamento hidráulico em batata-doce ao longo do ciclo fenológico da cultura, comparado ao controle. No entanto, novas pesquisas são fundamentais para a compreensão dos mecanismos intrínsecos que afetam a anatomia das folhas, sobretudo com uso de filmes de partículas de cálcio.

Com a cobertura foliar por filme de partículas de cálcio, diferentes culturas de interesse agrônomo, por exemplo, feijão-caupi (OLIVEIRA JUNIOR *et al.*, 2019), café (SILVA *et al.*, 2019) e uva (SILVA *et al.*, 2019), apresentaram aumento significativo nos índices de Falker em relação ao controle. Estes resultados corroboram com os obtidos por este trabalho na cultura da batata-doce (FIGURA 6). Plantas com maior capacidade de adaptação aos estresses abióticos, sejam eles causados pela alta radiação solar e/ou restrição hídrica, tendem a apresentar maior quantidade de clorofila a , b e total (OSMOLOVSKAYA *et al.*, 2018).

Por outro lado, o decréscimo nas taxas de clorofila pode ser adaptativo com mudanças na estrutura do cloroplasto ou inibição da biossíntese da clorofila e seus precursores, na tentativa de reduzir danos ao fotossistema II ao longo do tempo (NAHAR *et al.*, 2015). A redução da quantidade de clorofila também pode prejudicar o funcionamento e a eficiência do aparelho fotossintético ou mesmo provocar uma foto-oxidação, acarretando em menor capacidade da planta em realizar fotossíntese (MAFAKHERI *et al.*, 2010; SHAFQAT *et al.*, 2019).

Apesar disto, nas avaliações finais as plantas com filme de partículas apresentaram redução no total de clorofila em relação às avaliações iniciais (FIGURA 6). Dessa forma, plantas com filme de partículas nas avaliações finais devem ter enviado mais energia absorvida para reações fotoquímicas primárias, por meio da maior quantidade de Chl a . Dessa forma, é estratégia adaptativa a um processo fotossintético mais eficiente no final do ciclo fenológico da cultura, levando as plantas a serem menos suscetíveis aos estresses abióticos (KRAUSE e WEIS, 1991).

Os resultados do presente estudo indicam menores taxas de Chl *a/b* em plantas com filme de partículas, o que pode estar diretamente correlacionado com maior quantidade de clorofila *b* nas folhas. As antenas de coleta luminosa do fotossistema II contêm maior quantidade de clorofila *b*. Portanto, em cloroplastos adaptados à sombra – que têm uma proporção aumentada de fotossistema II em relação ao fotossistema I – há uma maior quantidade de clorofila *b* que contribui para que haja maiores valores de Chl *a/b* (DINIS *et al.*, 2018).

Como estratégia para menor susceptibilidade ao estresse abiótico, plantas com filme de partículas também reprimiram expressão gênica (*cdc2a*) (FIGURA 7), o que reforça a hipótese da eficácia do tratamento em refletir luz solar e promover fotoproteção foliar. O gene *cdc2a* é um homólogo de proteína quinase dependente de ciclina (CDK) e está envolvido nas cascatas de sinalização que facilitam a percepção de estresse por luminosidade, e posterior ativação de mecanismos para adaptação e tolerância de tecidos (KIM *et al.*, 2021). Dessa forma, mesmo que as plantas precisem de luz para crescer fotoautotróficamente, a luz ultravioleta (UV) intensa pode induzir a danos ao DNA na forma de dímeros de pirimidina. A expressão de genes da família CDK é indispensável para o reparo e manutenção da integridade do genoma da planta (KIM *et al.*, 2021).

Na avaliação inicial do experimento 1, percebeu-se baixa indução do gene *cdc2a* em plantas sem filme (FIGURA 7). A baixa indução do gene *cdc2a* para plantas sem filme de partículas pode estar relacionada à fase do ciclo da cultura, que é caracterizada pelo crescimento inicial e expansão foliar. De forma geral, esta fase do desenvolvimento tende a apresentar maior número de células jovens e maior capacidade de autoreparação (DUQUE *et al.*, 2013). Por este motivo, a expressão do gene de reparação (*cdc2a*) pode não ser altamente expresso.

Na avaliação inicial do experimento 2, por outro lado (FIGURA 7), folhas sem filme, completamente desenvolvidas e diferenciadas na fase de espessamento de raízes tuberosas, são capazes de ativar o *priming* sob estresse por radiação solar. Este mecanismo é responsável por inicializar a desdiferenciação celular e a retomada da divisão celular como forma de reparar danos e mitigar condições consideradas desfavoráveis (OHTANI *et al.*, 2013), contribuindo para maior expressão do gene *cdc2a*. Ao ativar o *priming*, é possível que haja ainda consequências no equilíbrio energético das plantas, afetando o rendimento e a qualidade do produto final (CHEN *et al.*, 2016; LI & LIU, 2016).

5.5. Conclusões

O uso do filme de partículas de cálcio nas folhas de batata-doce contribui para melhor adaptação das plantas às condições de restrição hídrica e radiação solar. A aplicação foliar torna-se fundamental durante todo o ciclo fenológico da cultura, sobretudo em torno da fase de espessamento de raízes tuberosas, onde as plantas demonstraram serem mais sensíveis aos fatores estressantes.

Com as plantas fotoprotegidas, a expressão do gene sinalizador de estresse e reparação (*cdc2a*) é reduzida e, concomitantemente, houve aumento do diâmetro da nervura central envolvida no suporte hidráulico, ao longo do ciclo.

O filme promove condições de trocas gasosas favoráveis nas folhas, com redução de danos ao aparelho fotossintético das plantas. Como resposta, mantém elevado os índices de Falker e de desempenho Pics e Plabs, além de reduzir taxas de fluorescência *a* ligadas ao fluxo de energia por seção transversal máxima (CSm).

Por ser uma inovação ainda a ser amplamente utilizada, há necessidade de desenvolvimento de novos trabalhos científicos envolvendo filme de partículas de cálcio, principalmente em novas áreas do conhecimento como expressão gênica e anatomia foliar, abordadas inicialmente por este trabalho.

5.6. Referências bibliográficas

ALLEN, R. G.; PEREIRA, L. S.; RAES, D.; SMITH, M. **Crop Evapotranspiration (guidelines for computing crop water requirements)**. 56^o ed. Logan, Utah, EUA: FAO, 1998.

BANO, H.; ATHAR, H. UR R.; ZAFAR, Z. U.; KALAJI, H. M.; ASHRAF, M. Linking changes in chlorophyll a fluorescence with drought stress susceptibility in mung bean [*Vigna radiata* (L.) Wilczek]. **Physiologia Plantarum**, v. 172, n. 2, p. 1244–1254, 2021.

BARJA, P. R.; MANSANARES, A. M.; SILVA, E. C.; ALVES, P. L. C. A. Photoacoustics as a tool for the diagnosis of radicular stress: Measurements in eucalyptus seedlings. **Review of Scientific Instruments**, v. 74, p. 709–711, 2003.

BOTELHO, R. V.; PAVANELLO, A. P.; PAOLI, J. E. P.; TERRA, M. M.; MÜLLER, M. M. L. Organic production of red wine grapes under plastic cover in subtropical region of Brazil. **Ciência e Agrotecnologia**, 2011.

BRILLANTE, L.; BELFIORE, N.; GAIOTTI, F.; *et al.* Comparing kaolin and Pinolene to improve sustainable grapevine production during drought. **PLoS One**, v. 11, p. e0156631, 2016.

CAMPO, S.; BALDRICH, P.; MESSEGUER, J.; *et al.* Overexpression of a Calcium-Dependent Protein Kinase Confers Salt and Drought Tolerance in Rice by Preventing Membrane Lipid Peroxidation. **Plant Physiology**, v. 165, p. 688–704, 2014.

CARVALHO, M.; CASTRO, I.; MOUTINHO-PEREIRA, J.; *et al.* Evaluating stress responses in cowpea under drought stress. **Journal of Plant Physiology**, v. 241, p. 153001, 2019.

CHEN, H.; ZHANG, Y.; ZHONG, Q. Physical and antimicrobial properties of spray-dried zein–casein nanocapsules with co-encapsulated eugenol and thymol. **Journal of Food Engineering**, v. 144, p. 93–102, 2015.

CHEN, Y.; MÜLLER, F.; RIEU, I.; WINTER, P. Epigenetic events in plant male germ cell heat stress responses. **Plant reproduction**, v. 29, p. 21–29, 2016.

ÇİÇEK, N.; PEKCAN, V.; ARSLAN, Ö. Assessing drought tolerance in field-grown sunflower hybrids by chlorophyll fluorescence kinetics. **Brazilian Journal of Botany**, v. 42, p. 249–260, 2019.

DINIS, L. T.; BERNARDO, S.; LUZIO, A.; *et al.* Kaolin modulates ABA and IAA dynamics and physiology of grapevine under Mediterranean summer stress. **Journal of Plant Physiology**, v. 220, n. November 2017, p. 181–192, 2018.

DINIS, L. T.; FERREIRA, H.; PINTO, G.; *et al.* Kaolin-based, foliar reflective film protects photosystem II structure and function in grapevine leaves exposed to heat and high solar radiation. **Photosynthetica**, v. 54, p. 47–55, 2016.

DUQUE, A. S.; ALMEIDA, A. M. DE; SILVA, A. B. DA; *et al.* Abiotic Stress Responses in Plants: Unraveling the Complexity of Genes and Networks to Survive. **InTech**, p. 40–101, 2013.

GENTY, B.; BRIANTAIS, J. M.; BAKER, N. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA)**, v. 990, p. 87–92, 1989.

GUOLIANG, L.; GUOCHUN, X.; ZHAOMIAO, L.; *et al.* Selection of suitable reference genes for RT-qPCR normalisation in sweet potato (*Ipomoea batatas* L.) under different stresses. **The Journal of Horticultural Science and Biotechnology**, v. 96, p. 209–219, 2021.

HARASHIMA, H.; SEKINE, M. Cyclin-Dependent Protein Kinases in the Control of Cell Cycle in Plants. *In*: G. K. Pandey (Org.). 2020. New Delhi, India: University of Delhi.

JOHANSEN. **Plant microtechnique**. New York: McGraw-Hill Book, 1940.

KALAJI, H. M.; JAJOO, A.; OUKARROUM, A.; *et al.* Chlorophyll *a* fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions. **Acta Physiologiae Plantarum**, 2016.

KIM, M.; SANTOS, K. D.; MOON, N.-S. Proper CycE–Cdk2 activity in endocycling tissues requires regulation of the cyclin-dependent kinase inhibitor Dacapo by *dE2F1b* in *Drosophila*. **Genetics**, v. 217, n. 1, 2021.

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

KUMAR, D.; SINGH, H.; RAJ, S.; SONI, V. Chlorophyll *a* fluorescence kinetics of mung bean (*Vigna radiata* L.) grown under artificial continuous light. **Biochemistry and Biophysics Reports**, v. 24, p. 100813, 2020. <https://doi.org/10.1016/j.bbrep.2020.100813>.

LECHTHALER, S.; COLANGELI, P.; GAZZABIN, M.; ANFODILLO, T. Axial anatomy of the leaf midrib provides new insights into the hydraulic architecture and cavitation patterns of *Acer pseudoplatanus* leaves. **Journal of Experimental Botany**, v. 70, n. 21, p. 6195–6201, 2019.

LI, X.; LIU, F. **Drought stress memory and drought stress tolerance in plants: Biochemical and molecular basis**. Springer: ed. NY, USA, 2016.

LIU, S.; YANG, R. Regulations of reactive oxygen species in plants abiotic stress: An integrated overview. *Plant Life under Changing Environment: Responses and Management*, p. 323–353, 2020.

LIVAK, K.; SCHMITTGEN, T. D. Analysis of relative gene expression data using real time quantitative PCR and the 2- $\Delta\Delta C_t$. **Methods**, v. 25, p. 402–408, 2001.

LL, B. Rbio: a tool for biometric and statistical analysis using the R platform. **Crop Breed Appl Biotechnol**, v. 17, n. 2, p. 187–190, 2017.

LÜTTGE, U. Clusia: Holy Grail and enigma. **Journal of Experimental Botany**, v. 59, p. 1503–1514, 2008.

MAFAKHERI, A.; SIOSEMARDEH, A.; BAHRAMNEJAD, B.; STRUIK, P.; SOHRABI, E. Effect of drought stress on yield, proline and chlorophyll contents in three chickpea cultivars. **Australian Journal of Crop Science**, v. 4, n. 8, p. 580–585, 2010.

NAHAR, K.; HASANUZZAMAN, M.; ALAM, M.; FUJITA, M. Glutathione-induced drought stress tolerance in mung bean: coordinated roles of the antioxidant defence and methylglyoxal detoxification systems. **AoB Plants**, v. 7, p. 1–18, 2015.

O'BRIEN, T. P.; FEDER, N.; MCCULLY, M. E. Polyehromatic Staining of Plant Cell Walls by Toluidine Blue O. **Protoplasma**, v. 59, p. 368–373, 1964.

OHTANI, M.; DEMURA, T.; SUGIYAMA, M. Arabidopsis root initiation defectivel 1, a deah-box RNA helicase involved in pre-mRNA splicing, is essential for plant development. **Plant Cell**, v. 25, p. 2056–2069, 2013.

OLIVEIRA JUNIOR, L. F. G.; SANTOS, P. L. S.; LIMA, R. N. S.; *et al.* Physiological parameters of cowpea treated with CaO particle film subjected to water restriction. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 54, p. e00033, 2019.

OLIVEIRA, A. P.; DINIS, L. T. R.; BARBOSA, N. T. B.; *et al.* Calcium particle films promote a photoprotection on *Sweet potato* crops and increase its productivity. **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, v. 33, n. 1, p. 29–41, 2021.

OSMOLOVSKAYA, N.; SHUMILINA, J.; KIM, A.; *et al.* Methodology of drought stress research: Experimental setup and physiological characterization. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 19, p. 4089, 2018.

OUKARROUM, A.; MADIDI, S. EL; SCHANSKER, G.; STRASSER, R. Probing the responses of barley cultivars (*Hordeum vulgare* L.) by chlorophyll a fluorescence OLKJIP under drought stress and rewatering. **Environmental and Experimental Botany**, v. 60, p. 438–446, 2007.

PAN, J.; LIN, S.; WOODBURY, N. Bacteriochlorophyll excitedstate quenching pathways in bacterial reaction centers with the primary donor oxidized. **The Journal of Physical Chemistry B**, v. 116, p. 2014–2022, 2012.

R. CORE TEAM. R 3.2.5: a Language and Environment for Statistical Computing. 2016.

RAMÍREZ, D. A.; ROLANDO, J. L.; YACTAYO, W.; *et al.* Improving potato drought tolerance through the induction of long-term water stress memory. **Plant Science**, v. 238, p. 26–32, 2015.

RANJBAR, A. Variation characteristics of chlorophyll fluorescence of a typical Eremophyte (*Smirnovia Iranica* (Sabeti)) during phenological stages in the sand drift desert (Case study: In Kashan Region). **Desert**, v. 21–1, p. 35–41, 2015.

SACK, L.; SCOFFONI, C.; MCKOWN, A.; *et al.* Developmentally based scaling of leaf venation architecture explains global ecological patterns. **Nature Communications**, v. 3, p. 837, 2012.

SAMBROOK, J.; FRITCH, E. F.; MANIATIS, T. **Molecular cloning** - A laboratory Manual. 2^o ed. New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1989.

SAROUSI, S.; KARNS, D. A. J.; THOMAS, D. C.; *et al.* Alternative outlets for sustaining photosynthetic electron transport during dark-to-light transitions. **Proceedings of the**

National Academy of Sciences of the United States of America, v. 166, p. 11518–11527, 2019.

SHAFQAT, W.; JASKANI, M.; MAQBOOL, R.; SATTAR KHAN, A. Evaluation of citrus rootstocks against drought, heat and their combined stress based on growth and photosynthetic pigments fingerprinting of Jamun (*Syzygium cumini*) genetic resources of Punjab view project. **International Journal of Agriculture And Biology**, v. 22, p. 1001–1009, 2019.

SHAO, H.; YONG, B.; XU, P.; *et al.* Phytoene Synthase Gene (*PSY*) from Sweet potato (*Ipomoea batatas* Lam.) Enhances Tolerance to Abiotic Stress. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 61, p. 1678–4324, 2018.

SCHEFFÉ, H. A method for Judging all contrasts in the analysis of variance, *Biometrika*, v. 40, p. 87–104, 1953.

SHI, K.; DING, X. T.; DONG, D. K.; ZHOU, Y. H.; YU, J. Q. Root restriction-induced limitation to photosynthesis in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) leaves. **Scientia Horticulturae**, v. 117, p. 197–202, 2008.

SILVA, P. S. O. da; OLIVEIRA JUNIOR, L. F. G.; MATTOS, E. C.; MACIEL, L. B. DOS S. Calcium particle films promote artificial shading and photoprotection in leaves of American grapevines (*Vitis labrusca* L.). **Scientia Horticulturae**, v. 252, p. 77–84, 2019.

SILVA, P. S. O.; OLIVEIRA, L. F. G.; GONZAGA, M. I. SILVA; *et al.* Effects of calcium particle films and natural shading on ecophysiological parameters of conilon coffe. **Scientia Horticulturae**, v. 245, p. 171–177, 2019.

SONG, Y.; CHEN, Q.; SHAO, X.; ZHANG, D. Effects of high temperature on photosynthesis and related gene expression in poplar. **BMC Plant Biology**, v. 14, n. 111, 2014.

STIRBET, A.; LAZÁR, D.; KROMDIJK, J.; GOVINDJEE. Chlorophyll a fluorescence induction: can just a one-second measurement be used to quantify abiotic stress responses? **Photosynthetica**, v. 56, p. 86–104, 2018.

SWAMINATHAN, P.; OHRTMAN, M.; CARINDER, A.; *et al.* Water Deficit Transcriptomic Responses Differ in the Invasive *Tamarix chinensis* and *T. ramosissima* Established in the Southern and Northern United States. **Plants**, v. 86, p. 2–20, 2020.

VINCENT, C.; ROWLAND, D. L.; SCHAFFER, B. The potential for primed acclimation in papaya (*Carica papaya* L.): Determination of critical water deficit thresholds and physiological response variables. **Scientia Horticulturae**, v. 194, p. 344–352, 2015.

XIONG, B.; WANG, Y.; ZHANG, Y.; *et al.* Alleviation of drought stress and the physiological mechanisms in Citrus cultivar (Huangguogan) treated with methyl jasmonate. **Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry**, v. 84, p. 1958–1965, 2020.

ZANDALINAS, S. I.; RIVERO, R. M.; MARTÍNEZ, V.; GÓMEZ-CADENAS, A.; ARBONA, V. Tolerance of citrus plants to the combination of high temperatures and drought is associated to the increase in transpiration modulated by a reduction in abscisic acid levels. **BMC Plant Biology**, v. 16, p. 105, 2016.

6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

As alterações climáticas podem induzir meios naturais de adaptação pelas plantas. Como proposta para auxiliar e contornar – pelo menos em parte – os estresses abióticos na agricultura, a técnica de filme de partículas de cálcio (CaO) pode ser uma estratégia. Esta técnica consiste na formação de uma fina película protetora sob a superfície das folhas, capaz de refletir grande parte da radiação UV-B que atinge as plantas. A técnica pode contribuir com os objetivos do desenvolvimento sustentável e as metas da FAO, e consequente benefícios sociais, redução dos custos de produção e aumento da produtividade, refletindo em bonificação da renda e segurança alimentar para agricultores. Dessa forma, culturas agrícolas de importância econômica podem se tornar menos vulneráveis, sobretudo, em regiões semiáridas do Brasil.

Esta tese teve como foco a cultura da batata-doce que apresenta expressiva representatividade nos estados do Nordeste brasileiro. Apesar da restrição hídrica ser – isoladamente – um dos principais causadores de estresse abiótico para a cultura, a combinação deste elemento com a forte radiação solar e aumento da temperatura do ar, acarreta prejuízos ainda mais severos. Portanto, para melhor compreensão das respostas adaptativas das plantas quanto à expressão de genes, alterações fisiológicas e anatomia foliar foram analisadas. O trabalho é inédito, uma vez que em prospecção na literatura, não se observou a associação destas avaliações em sistemas de plantio usando filme de partículas na cultura da batata-doce. É importante ressaltar que o uso de filme é uma inovação tecnológica e, portanto, passível de implementação junto ao setor produtivo.

A técnica de filme de partículas de cálcio foi eficaz em mitigar os efeitos deletérios nas folhas e promover trocas gasosas favoráveis, reduziu danos ao aparelho fotossintético das plantas e promoveu gatilhos fisiológicos para alteração fotoprotetiva mediada pela expressão do gene *cdc2a*. Quanto aos parâmetros fisiológicos, houve a manutenção das estimativas de índices de Falker e os índices de desempenho Pics e Plabs, além de reduzir taxas de fluorescência *a* ligados ao fluxo de energia por seção transversal máxima (CSm).

Este estudo tornou-se pioneiro na avaliação da eficácia do filme de partícula de cálcio em batata-doce sob restrição hídrica, ainda aliado à forte incidência solar e temperatura do ar. Portanto, esta pesquisa trata-se de uma inovação para o cultivo da cultura, abrindo portas para ser explorada em outras regiões do Brasil e do mundo, podendo até mesmo, ser testada em outras culturas agrícolas de importância comercial. Por ser uma técnica que tem sido usada recentemente, este estudo abre novas lacunas de investigação a serem avaliadas para elucidar os mecanismos envolvidos na fotoproteção.

Como futuros experimentos de investigação sugerem-se avaliar a produção de raízes tuberosas e como a fotoproteção pode interferir nesta produção. Quanto ao estudo da expressão gênica, os genes relacionados ao ácido abscísico e proteína induzível por estresse ambiental (*abscisic acid and environmental stress-inducible protein – tas14*), e ao fator de transcrição *dreb2a* (Proteína de ligação ao elemento responsivo à desidratação - *Dehydration-Responsive Element Binding protein – dreb*) induzida pela seca, além de um gene que codifica para uma proteína do canal de efluxo aniônico essencial para o fechamento adequado dos estômatos (*Guard cell S-type anion channel – slac1*), e o gene responsável pela expressão de proteínas do Canal de Potássio (*Potassium channel – kat2*) em batata-doce, foram identificados em estudo prospectivo apresentado no artigo de revisão desta tese, e poderão ser avaliados, não só em folhas, mas também em outros tecidos.

Cabe ressaltar que outros tipos de nanocompostos na obtenção do filme de partículas poderão ser testados visando redução no custo de implantação do sistema de cultivo inovador e o aproveitamento de coprodutos da própria produção agrícola.