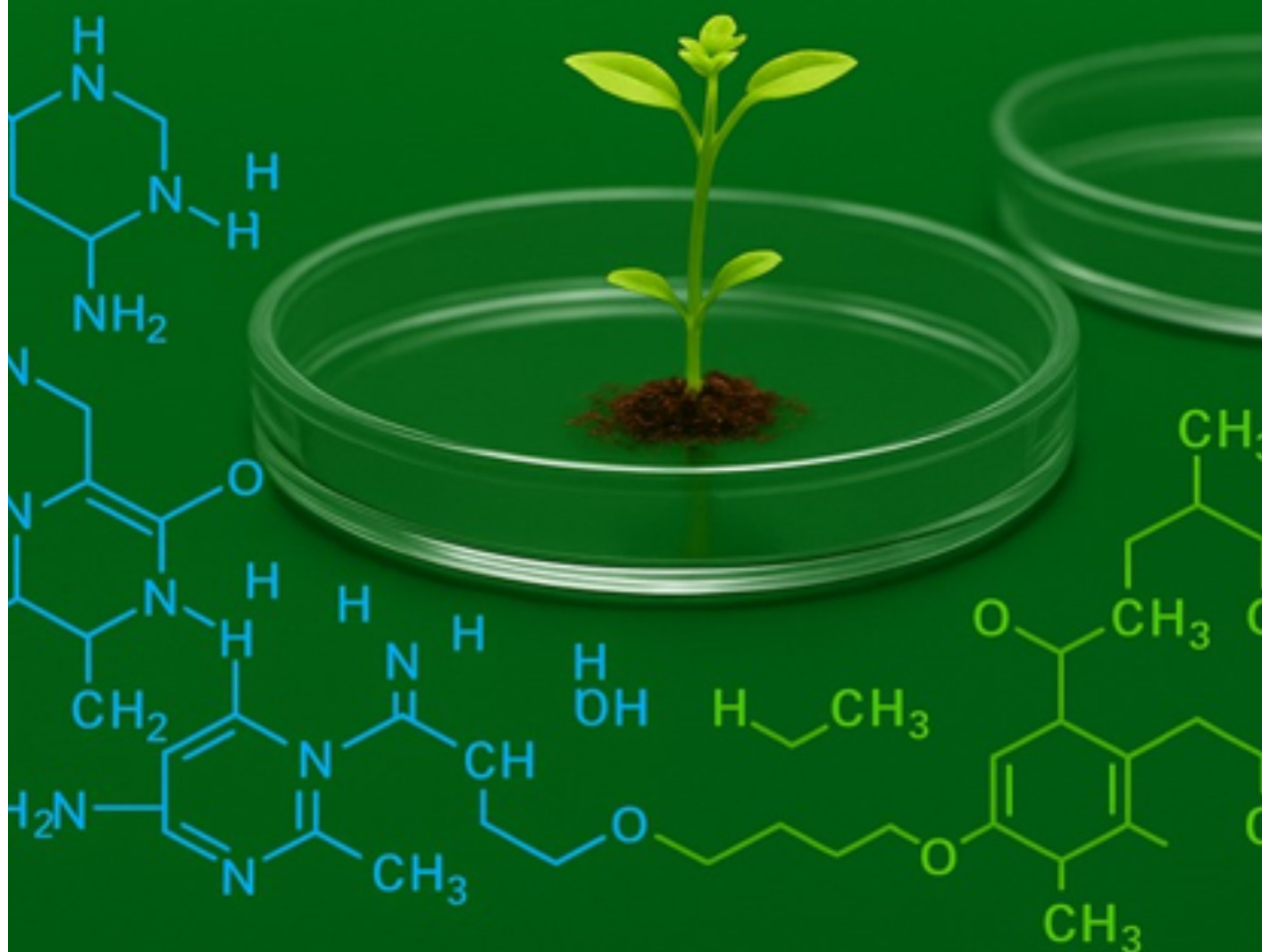


BIOTECNOLOGIA NO BRASIL IV: Metabolismo Vegetal



Rosany Piccolotto Carvalho (Org)
Ana Cristina de Souza Martinho
Darleide dos Santos Braga
Jaeanne Fabian Guimarães da Silva
Júlia Kamilly Cordeiro do Nascimento

Juliane Corrêa Glória
Luis André Moraes Mariúba
Milena Gaion Malosso
Sabrina Rodrigues Ribeiro
Wilham Kelven Batista da Silva



Rosany Piccolotto Carvalho
Ana Cristina de Souza Martinho
Darleide dos Santos Braga
Jaeanne Fabian Guimarães da Silva
Júlia Kamily Cordeiro do Nascimento
Juliane Corrêa Glória
Luis André Moraes Mariúba
Milena Gaion Malosso
Sabrina Rodrigues Ribeiro
Wilham Kelven Batista da Silva

Biotecnologia no Brasil IV: Metabolismo Vegetal

4ª ed.

Piracanjuba-GO
Editora Conhecimento Livre
Piracanjuba-GO

4ª ed.

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

Carvalho, Rosany Piccolotto
C284B Biotecnologia no Brasil IV: Metabolismo Vegetal

/ Rosany Piccolotto Carvalho. Ana Cristina de Souza Martinho. Darleide dos Santos Braga. Jaeanne Fabian Guimarães da Silva. Júlia Kamily Cordeiro do Nascimento. Juliane Corrêa Glória. Luis André Moraes Mariúba. Milena Gaion Malosso. Sabrina Rodrigues Ribeiro. Wilham Kelven Batista da Silva. – Piracanjuba-GO
Editora Conhecimento Livre, 2025

82 f.: il

DOI: 10.37423/2025.edcl1123

ISBN: 978-65-5367-635-0

Modo de acesso: World Wide Web

Incluir Bibliografia

1. biotecnologia 2. -metabolismo-vegetal 3. bioquímica-vegetal 4. fisiologia-vegetal 5. genética-vegetal I. Carvalho, Rosany Piccolotto II. Martinho, Ana Cristina de Souza III. Braga, Darleide dos Santos IV. Silva, Jaeanne Fabian Guimarães da V. Nascimento, Júlia Kamily Cordeiro do VI. Glória, Juliane Corrêa VII. Mariúba, Luis André Moraes VIII. Malosso, Milena Gaion IX. Ribeiro, Sabrina Rodrigues X. Silva, Wilham Kelven Batista da XI. Título

<https://doi.org/10.37423/2025.edcl1123>

O conteúdo dos artigos e sua correção ortográfica são de responsabilidade exclusiva dos seus respectivos autores.

EDITORIA CONHECIMENTO LIVRE

Corpo Editorial

MSc Edson Ribeiro de Britto de Almeida Junior

MSc Humberto Costa

MSc Thays Merçon

MSc Adalberto Zorzo

MSc Taiane Aparecida Ribeiro Nepomoceno

PHD Willian Douglas Guilherme

MSc Andrea Carla Agnes e Silva Pinto

Dr. Walmir Fernandes Pereira

MSc Edisio Alves de Aguiar Junior

MSc Rodrigo Sanchotene Silva

MSc Adriano Pereira da Silva

MSc Frederico Celestino Barbosa

MSc Guilherme Fernando Ribeiro

MSc. Plínio Ferreira Pires

MSc Fabricio Vieira Cavalcante

PHD Marcus Fernando da Silva Praxedes

MSc Simone Buchignani Maigret

Dr. Adilson Tadeu Basquerote

Dra. Thays Zigante Furlan

MSc Camila Concato

PHD Miguel Adriano Inácio

Dra. Anelisa Mota Gregoleti

PHD Jesus Rodrigues Lemos

MSc Gabriela Cristina Borborema Bozzo

MSc Karine Moreira Gomes Sales

Dr. Saulo Cerqueira de Aguiar Soares

MSc Pedro Panhoca da Silva

MSc Helton Rangel Coutinho Junior

MSc Carlos Augusto Zilli

MSc Euvaldo de Sousa Costa Junior

Dra. Suely Lopes de Azevedo

Dr. Francisco Odecio Sales

MSc Ezequiel Martins Ferreira

MSc Eliane Avelina de Azevedo Sampaio

MSc Carlos Eduardo De Oliveira Gontijo

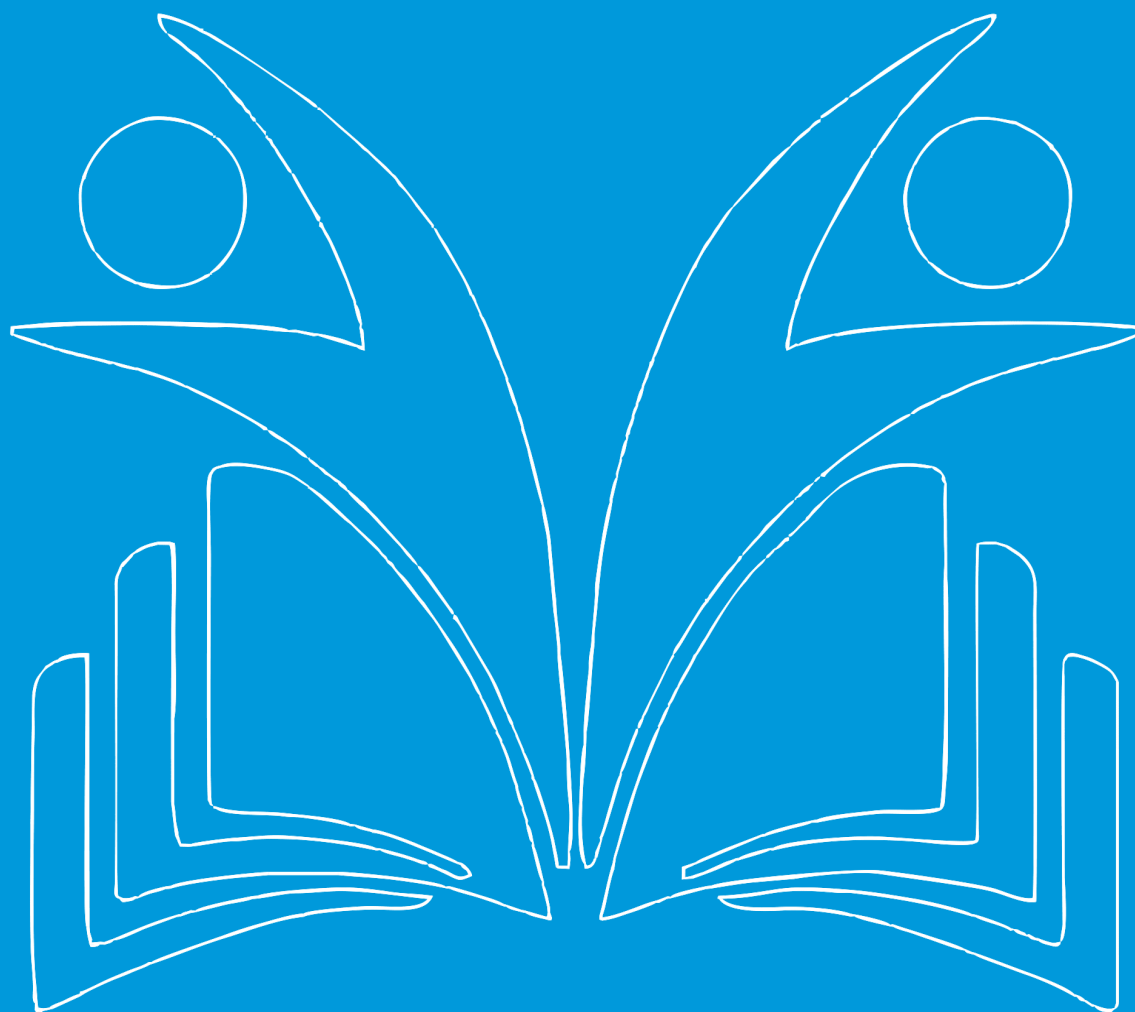
Dr. Rodrigo Couto Santos

Dra. Milena Gaion Malosso

PHD Marcos Pereira Dos Santos



10.37423/2025.edcl1123



PREFÁCIO

Este livro é resultado de atividades didático-pedagógicas de elaboração textual realizada durante a disciplina Metabolismo ministrada para os alunos dos cursos de Mestrado e Doutorado do Programa de Pós-Graduação em Biotecnologia do Centro de Apoio Multidisciplinar do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Amazonas, sediada em Manaus.

Agradecemos à Fundação de Amparo à Pesquisa do Amazonas - FAPEAM por fomentar a publicação deste e-book.

Profa. Dra. Milena Gaion Malosso

Sumário

PREFÁCIO.....	3
APLICAÇÃO DO MÉTODO DE AMPLIFICAÇÃO RÁPIDA ISOTÉRMICA MULTIZENZIMÁTICA COMO ALTERNATIVA DE DIAGNÓSTICO MOLECULAR	8
1. INTRODUÇÃO.....	9
2. MATERIAIS E MÉTODOS	10
2.1. FONTES DE DADOS E ESTRATÉGIA DE BUSCA	10
2.2. CRITÉRIOS DE INCLUSÃO	10
2.3. CRITÉRIOS DE EXCLUSÃO.....	11
2.4. PROCEDIMENTO DE ANÁLISE	11
3. REVISÃO DE LITERATURA	11
3.1 PRINCÍPIOS DO MÉTODO MIRA.....	11
3.2 SENSIBILIDADE E ESPECIFICIDADE NO DIAGNÓSTICO	12
3.3 APLICABILIDADE EM RECURSOS LIMITADOS	13
3.4 COMPARAÇÃO MIRA VS. PCR E LAMP	14
3.5 DESAFIOS NA IMPLEMENTAÇÃO	15
4. CONCLUSÃO.....	16
REFERÊNCIAS	18
IMPACTO DAS MUDANÇAS CLIMÁTICAS NO METABOLISMO VEGETAL.....	21
1. INTRODUÇÃO.....	22
2. METODOLOGIA DA PESQUISA.....	24
3. REVISÃO DE LITERATURA	24
3.1. MUDANÇAS CLIMÁTICAS: PANORAMA GERAL.....	24
3.2. METABOLISMO VEGETAL: FUNDAMENTOS	26
3.3. FOTOSSÍNTESE	26
3.4. RESPIRAÇÃO CELULAR.....	26
3.5. REGULAÇÃO HORMONAL.....	26
3.6. METABOLISMO SECUNDÁRIO	27
3.7. INTEGRAÇÃO METABÓLICA E SINALIZAÇÃO	27

4. EFEITOS DAS MUDANÇAS CLIMÁTICAS NOS PROCESSOS METABÓLICOS.....	27
4.1.EFEITO DO AUMENTO DE CO ₂	27
4.2. AUMENTO DA TEMPERATURA	28
4.3. ESTRESSE HÍDRICO E SUA INFLUÊNCIA METABÓLICA	29
4.4. RADIAÇÃO UV E ESTRESSE OXIDATIVO.....	30
5. RESPOSTAS ADAPTATIVAS E MECANISMOS DE TOLERÂNCIA	30
5.1. RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E MORFOANATÔMICAS	31
5.2. AJUSTES METABÓLICOS E BIOQUÍMICOS	31
5.3. REGULAÇÃO GÊNICA E SINALIZAÇÃO	31
5.4.PLASTICIDADE E MEMÓRIA ADAPTATIVA	31
6. IMPLICAÇÕES ECOLÓGICAS E AGRONÔMICAS.....	32
6.1.PRODUTIVIDADE E SEGURANÇA ALIMENTAR.....	32
6.2. INTERAÇÕES ECOLÓGICAS.....	33
6.3.DESAFIOS PARA A AGRICULTURA SUSTENTÁVEL.....	33
4. CONCLUSÃO.....	33
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	35
REGULAÇÃO HORMONAL DO METABOLISMO VEGETAL SOB ESTRESSE	38
1. INTRODUÇÃO.....	39
2. MATERIAIS E MÉTODOS	39
3. REVISÃO DE LITERATURA	39
3.1. PAPEL DOS FITORMONIOS NO METABOLISMO BASAL VEGETAL	39
3.2. ALTERAÇÕES HORMONAIS SOB ESTRESSE HÍDRICO	40
3.3. RESPOSTA HORMONAL A ESTRESSE SALINO	40
3.4. IMPACTO DE TEMPERATURAS EXTREMAS NA REGULAÇÃO HORMONAL	40
3.5. INTERAÇÃO HORMONAL EM RESPOSTA A ATAQUES PATOGÊNICOS.....	40
4. CONCLUSÃO.....	40
REFERÊNCIAS	42
FOTORRESPIRAÇÃO: IMPORTÂNCIA E IMPACTO NA PRODUTIVIDADE.....	43
1. INTRODUÇÃO.....	44

2. MATERIAIS E MÉTODOS	45
CRITÉRIOS DE INCLUSÃO:.....	45
CRITÉRIOS DE EXCLUSÃO:	45
3. REVISÃO DE LITERATURA	46
1. BIOQUÍMICA DETALHADA DA FOTORRESPIRAÇÃO	46
2. IMPACTO DA FOTORRESPIRAÇÃO NA FIXAÇÃO DE CARBONO E EFICIÊNCIA FOTOSSINTÉTICA	47
4. FATORES AMBIENTAIS QUE INFLUENCIAM A TAXA DE FOTORRESPIRAÇÃO	48
4. MECANISMOS DE MINIMIZAÇÃO DA FOTORRESPIRAÇÃO EM PLANTAS C4 E CAM	50
5. ESTRATÉGIAS BIOTECNOLÓGICAS PARA REDUZIR A FOTORRESPIRAÇÃO E AUMENTAR A PRODUTIVIDADE	52
CONCLUSÃO	54
REFERÊNCIAS	55
METABOLISMO DE COMPOSTOS FENÓLICOS EM RESPOSTA AO ESTRESSE AMBIENTAL.....	57
INTRODUÇÃO	58
2. MATERIAL E MÉTODOS	60
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO	60
3.1 VIAS DE BIOSÍNTESE DE COMPOSTOS FENÓLICOS	60
3.2 ESTRESSE ABIÓTICO E ACÚMULO DE FENÓLICOS	61
3.3. ESTRESSE BIÓTICO E RESPOSTA FENÓLICA	62
3.4. FATORES DE REGULAÇÃO DO METABOLISMO FENÓLICO	63
3.5. APLICAÇÕES PRÁTICAS E POTENCIAIS BIOTECNOLÓGICOS	64
4. CONCLUSÃO.....	64
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	66
A IMPORTÂNCIA DO ÁCIDO SALICÍLICO PARA A CULTURA DE TECIDOS VEGETAIS	67
1. INTRODUÇÃO.....	67
2. METODOLOGIA	68
3. REVISÃO DE LITERATURA	68
3.1. PRINCIPAIS FUNÇÕES DO ÁCIDO SALICÍLICO NA CULTURA DE TECIDOS VEGETAIS	68
3.1.1. REGULAÇÃO HORMONAL.....	68
3.1.2. RESPOSTA A ESTRESSES.....	69

3.1.3. INDUÇÃO DE RESISTÊNCIA SISTÊMICA ADQUIRIDA	70
3.2. BENEFÍCIOS DO ÁCIDO SALICÍLICO PARA A CULTURA DE TECIDOS VEGETAIS	71
3.2.1. MICROPROPAGAÇÃO	71
3.2.2. DEFESA VEGETAL.....	71
3.3. ATUAÇÕES DO ÁCIDO SALICÍLICO NA CULTURA DE TECIDOS VEGETAIS.....	72
3.3.1. COMO O ÁCIDO SALICÍLICO AFETA O CRESCIMENTO DAS PLANTAS EM CULTURAS DE TECIDOS	72
3.3.2. PAPEL DO ÁCIDO SALICÍLICO NA RESISTÊNCIA DAS PLANTAS A DOENÇAS.....	72
3.3.3. INTERAÇÃO ENTRE O ÁCIDO SALICÍLICO E OUTROS HORMÔNIOS VEGETAIS.....	72
3.4. IMPORTÂNCIA DO ÁCIDO SALICÍLICO PARA A CULTURA DE TECIDOS VEGETAIS NA BIOTECNOLOGIA.....	73
4. CONCLUSÃO.....	74
REFERÊNCIAS	75

APLICAÇÃO DO MÉTODO DE AMPLIFICAÇÃO RÁPIDA ISOTÉRMICA MULTIZENZIMÁTICA COMO ALTERNATIVA DE DIAGNÓSTICO MOLECULAR

Resumo: Os métodos de diagnóstico molecular evoluíram significativamente nas últimas décadas, fornecendo ferramentas essenciais para a detecção precoce de doenças infecto-contagiosas. Entre esses métodos, a Amplificação Rápida Isotérmica Multienzimática (MIRA) surge como alternativa promissora às técnicas convencionais, como a Reação em Cadeia da Polimerase (PCR) e a Amplificação Isotérmica Mediada por Loop (LAMP). O MIRA se destaca pela alta sensibilidade, rapidez e simplicidade operacional, sem exigir equipamentos laboratoriais complexos, sendo adequado para contextos com infraestrutura limitada. Este capítulo apresenta uma revisão integrativa da literatura publicada entre 2019 e 2024, baseada em estudos indexados em bases como

PubMed, Scopus e Web of Science. A análise inclui pesquisas sobre a precisão diagnóstica do MIRA, sua comparação com metodologias moleculares estabelecidas, sua aplicabilidade em ambientes de recursos restritos e os principais desafios técnicos. Os estudos revisados indicam que o MIRA combina precisão diagnóstica e baixo custo operacional, mostrando-se eficaz na detecção de patógenos em amostras clínicas. Em comparação com o PCR, o MIRA oferece maior agilidade nos resultados, sem comprometer a acurácia. Em relação ao LAMP, apresenta menor risco de contaminação cruzada, uma vez que a reação ocorre em temperatura constante e com menos etapas. Contudo, a padronização dos protocolos e a redução dos riscos de contaminação permanecem desafios. Os resultados sugerem que o MIRA possui potencial estratégico para fortalecer a vigilância ativa de doenças infecciosas em regiões remotas, contribuindo para os esforços globais de controle de infecções

Palavras-chave: amplificação isotérmica, diagnóstico molecular, testes diagnóstico rápidos, saúde pública.

1. INTRODUÇÃO

Os métodos de detecção molecular de infecções abrangem diversas tecnologias que facilitam o diagnóstico preciso de patógenos. Desde a criação do método de amplificação de DNA por meio da Reação em Cadeia da Polimerase (PCR) foram elaboradas e aprimoradas novas técnicas de identificação de DNA genômico. Como foi destacado durante a pandemia do COVID-19, as tecnologias de diagnóstico molecular possibilitaram o diferenciamento de novas cepas, reconhecimento da presença de infecção pelo patógeno, assim como também colaboraram para o planejamento de estratégias de prevenção e vigilância genômica (Schmitz *et al.*, 2022). Contudo, é necessário treinamento adequado de profissionais e obtenção de recursos para que os métodos de diagnóstico molecular possam ser aplicados efetivamente. Nesse contexto, vale ressaltar as vantagens e desvantagens dos diferentes métodos e quais são os avanços obtidos nos últimos anos (Tatang *et al.*, 2022).

Os métodos moleculares como a Reação em Cadeia da Polimerase (PCR), e mais atuais como a Amplificação Isotérmica Mediada por Loop (LAMP), são amplamente aceitos por sua acurácia superior. A PCR, inicialmente planejada para a identificação de mutação do gene HBB da anemia falciforme, é atualmente considerado padrão-ouro para detecção de SARS-CoV-2, possui variações que permitem alcançar diferentes objetivos de acordo com o planejamento de pesquisas, como por exemplo, a combinação de análise quantitativa de ácidos nucleicos em tempo real e uso de transcriptase reversa (qRT-PCR) (Zhu *et al.*, 2020). Por outro lado, o método LAMP é uma alternativa para diagnóstico molecular, visto que possibilita a amplificação de DNA sem o uso de termociclador, sendo necessário apenas um banho seco. Contudo, esses métodos frequentemente requerem infraestrutura laboratorial complexa, profissionais capacitados e insumos de alto custo, tornando sua aplicação limitada em regiões remotas (Zhang *et al.*, 2022).

Diante disso, a técnica de Amplificação Rápida Isotérmica Multienzimática (MIRA) surge como uma alternativa inovadora, oferecendo alta sensibilidade e especificidade, com menor tempo de processamento e sem a necessidade de equipamentos sofisticados. O MIRA utiliza múltiplas enzimas para amplificar o material genético de forma isotérmica, dispensando a necessidade de ciclagem de temperatura, o que o torna particularmente atraente para ambientes de difícil acesso e para o rastreamento de infecções ocultas (Hu *et al.*, 2022).

A aplicação do método MIRA no diagnóstico molecular de patógenos representa um avanço significativo em termos de acessibilidade, portabilidade e eficácia diagnóstica, especialmente em

contextos em que os métodos tradicionais são insuficientes. Seu potencial uso para detectar infecções, sua adaptabilidade a ambientes de recursos limitados e seu potencial de integração com tecnologias emergentes justificam a necessidade de uma revisão narrativa e aprofundada sobre seu uso atual e perspectivas futuras.

Este capítulo tem como objetivo revisar criticamente a literatura recente sobre a aplicação do método MIRA no diagnóstico isotérmico e molecular de patologias infecciosas, explorando sua sensibilidade, especificidade, aplicabilidade em regiões carentes de infraestrutura, comparação com outras técnicas moleculares e desafios de implementação. Espera-se, assim, contribuir para a consolidação do conhecimento científico acerca dessa metodologia promissora e orientar futuras estratégias de incorporação do MIRA em programas de controle e prevenção de doenças infecciosas.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

Este capítulo foi elaborado por meio de uma revisão de literatura narrativa com foco nas evidências científicas publicadas nos últimos cinco anos (2019 -2024) sobre a aplicação do método de amplificação rápida isotérmica multienzimática (MIRA) como método de diagnóstico molecular. O objetivo principal foi reunir, analisar e discutir criticamente os avanços, vantagens, limitações e perspectivas futuras dessa tecnologia, com ênfase em sua aplicabilidade em contextos de recursos limitados.

2.1. FONTES DE DADOS E ESTRATÉGIA DE BUSCA

A busca pelos estudos foi realizada entre janeiro e abril de 2025, nas seguintes bases de dados científicas: PubMed, Scopus, Web of Science, SciELO, Google Scholar (como fonte complementar para literatura).

Foram utilizadas combinações de palavras-chave em português e inglês, aplicadas, conforme segue: “MIRA” ou “Multienzyme Isothermal Rapid Amplification”; “diagnóstico molecular” ou “molecular diagnosis”; “amplificação isotérmica” ou “isothermal amplification”; “PCR” ou “Polymerase Chain Reaction”; “LAMP” ou “Loop-mediated Isothermal Amplification of DNA”.

2.2. CRITÉRIOS DE INCLUSÃO

Foram incluídos: artigos publicados entre 2019 e 2024; estudos originais, revisões sistemáticas, revisões narrativas, relatórios técnicos e diretrizes de organizações de saúde, publicações que abordassem diretamente método de Amplificação Rápida Isotérmica Multienzimática (MIRA); Reação

em Cadeia da Polimerase (PCR); Amplificação Isotérmica de DNA Mediada por Loop (LAMP) ou que comparassem o MIRA a outros métodos moleculares; textos em português, inglês e espanhol; e trabalhos com dados quantitativos ou qualitativos relevantes à acurácia diagnóstica, aplicabilidade, custo, tempo de reação, entre outros aspectos técnicos.

2.3. CRITÉRIOS DE EXCLUSÃO

Foram excluídos os artigos duplicados entre bases, estudos que abordassem apenas métodos convencionais de diagnóstico, sem menção ou comparação com métodos de diagnóstico molecular, trabalhos com metodologia incompleta ou sem revisão por pares e publicações não disponíveis na íntegra.

2.4. PROCEDIMENTO DE ANÁLISE

Os artigos selecionados foram lidos integralmente, e os dados extraídos foram organizados em quadros comparativos conforme os seguintes eixos temáticos: sensibilidade e especificidade, aplicabilidade em campo, comparação com PCR e LAMP, utilização do MIRA e desafios para sua implementação. A análise seguiu uma abordagem descritiva e crítica, visando destacar as contribuições mais relevantes e atuais do método MIRA.

3. REVISÃO DE LITERATURA

3.1 PRINCÍPIOS DO MÉTODO MIRA

O MIRA (*Multienzyme Isothermal Rapid Amplification*) é uma técnica baseada na sinergia entre diversos componentes enzimáticos que permitem a amplificação de DNA a uma temperatura constante, geralmente entre 37 °C e 42 °C. Trata-se de um procedimento de amplificação isotérmica, o que elimina a necessidade de um termociclador e facilita sua aplicação em ambientes com infraestrutura laboratorial limitada (Chen *et al.*, 2021).

A reação MIRA é composta por um complexo de enzimas, incluindo a helicase, que possui função de romper as ligações de hidrogênio entre as fitas complementares de ácidos nucleicos e promover a separação da dupla hélice. Essa abertura das fitas é essencial para que ocorra a iniciação da amplificação. Além disso, no ensaio MIRA é utilizada enzima recombinase obtida da *Streptomyces azure recA*, *SC-recA*, que possibilita a melhor estabilidade de reação em comparação com a técnica de amplificação da polimerase recombinase (RPA). As recombinases se associam aos oligonucleotídeos

iniciadores (primers) e formam complexos capazes de reconhecer e parear-se com as regiões complementares de fita simples no DNA alvo, deslocando temporariamente a fita oposta (Park; Zhang, 2024).

Adicionalmente, a reação requer a presença de proteínas de ligação à fita simples (SSB, do inglês *Single-Stranded DNA-Binding proteins*), cuja principal função é estabilizar as regiões desenoveladas do DNA, evitando o reemparelhamento espontâneo das fitas e mantendo a abertura necessária para a atuação eficiente da polimerase. A etapa de síntese é então conduzida por uma DNA polimerase termoestável de alto desempenho, como uma enzima Bst (Bst DNA Polimerase) modificada, que estende os primers e sintetiza rapidamente as novas fitas de DNA (Li *et al.*, 2022)

A eficácia do MIRA é potencializada por um tampão de reação otimizado, contendo co-fatores essenciais como íons magnésio (Mg^{2+}), trifosfato de adenosina (ATP) e desoxinucleotídeos (dNTPs). Essa combinação enzimática e bioquímica permite a detecção de produtos amplificados em um intervalo de tempo reduzido, geralmente entre 20 a 30 minutos, utilizando métodos de leitura como teste imunocromatográfico. A ausência de ciclos térmicos de aquecimento e resfriamento não apenas reduz a dependência de equipamentos complexos e o consumo energético, mas também confere maior robustez ao ensaio frente a variações térmicas, tornando o MIRA uma ferramenta altamente atrativa para diagnósticos rápidos e portáteis em campo ou em condições de recursos restritos (Heng *et al.*, 2022).

3.2 SENSIBILIDADE E ESPECIFICIDADE NO DIAGNÓSTICO

A avaliação da sensibilidade e especificidade dos métodos diagnósticos é essencial para determinar sua eficácia na detecção de infecções com baixo número de analitos. O método MIRA (Amplificação Rápida Isotérmica Multienzimática) demonstra sensibilidade e especificidade comparável e, em determinadas condições, superior à da reação em cadeia da polimerase (PCR) convencional, sendo estas próximas a 100% (Xing *et al.*, 2024).

Em experimento realizado por Xing *et al.*, (2024) foi comprovada a detecção precisa do total de 79 amostras com cepas bacterianas de *Streptococcus pneumoniae*, sem a presença de falsos positivos. Além disso, não apresentou interferências significativas em experimentos de reatividade cruzada com outras bactérias feitos em testes de triplicata.

LU *et al.* (2021) comprovaram que o MIRA é eficaz na detecção de mutações pontuais em bactérias. As mutações nos códons 513 e 531 *Mycobacterium tuberculosis* foram relacionadas com a resistência

ao antibiótico rifampicina, demonstrando que a implementação do método MIRA viabilizou o reconhecimento de amostras de pacientes adultos que apresentaram resistência ao medicamento. Dessa forma, o MIRA apresentou resultados efetivos em amostras com diluição serial de dez vezes do DNA genômico, com capacidade de detecção de até 1 pg de material genético.

No estudo realizado por PARK *et al.* (2025) foi constatada a alta sensibilidade do método MIRA na detecção da bactéria *Vibrio parahaemolyticus*, com especificidade superior a PCR convencional. O MIRA demonstrou capacidade eficaz de identificar corretamente os genes-alvo específicos, mesmo na presença de diferentes cepas bacterianas, evidenciando seu potencial como ferramenta diagnóstica de alta precisão. Sua sensibilidade possibilita a detecção eficaz, enquanto sua especificidade reduz significativamente o risco de falsos positivos. Essas características tornam o MIRA indicado para ser incorporado em protocolos de diagnóstico de rotina e em estratégias de vigilância epidemiológica ativa (Wang *et al.*, 2023).

Sun *et al.* (2024) atestaram a alta especificidade do sistema MIRA e vareta de fluxo lateral (LFD) na detecção do material genético em teste realizado com intuito de diferenciar o DNA humano em comparação com material biológico de 7 tipos diferentes de animais. O método possibilitou a identificação do alvo em interesse, o que também pode contribuir para o reconhecimento do alvo genético em testes rápidos de triagem e ciências forenses. A sensibilidade para o DNA humano apresentou valor aproximado de 10 picogramas, semelhante ao valor de célula única.

Sun *et al.* (2021) relataram a aptidão do MIRA juntamente com a vareta de fluxo lateral (LFD) em ouro coloidal para detecção molecular com quantidade de material genético entre 1-10 pg. Portanto, com os resultados obtidos nos diversos estudos sobre o uso do MIRA-LFD para diagnóstico molecular, conclui-se que o MIRA representa uma alternativa promissora e tecnicamente eficiente para fortalecer os sistemas de saúde e o controle de infecções.

3.3 APLICABILIDADE EM RECURSOS LIMITADOS

Em áreas com recursos limitados a infraestrutura laboratorial é frequentemente precária, e o acesso a equipamentos sofisticados é restrito, o que dificulta a utilização de técnicas como a Reação em Cadeia da Polimerase (PCR). Nesse contexto, métodos de amplificação isotérmica, como o sistema MIRA-LFD apresentam-se como alternativas promissoras devido à sua simplicidade operacional, capacidade de amplificação de material genético em temperatura ambiente e conclusão de detecção entre 10 e 30 minutos. O MIRA-LFD possibilita a identificação do alvo genético sem a utilização de

equipamentos de leitura como a técnica de eletroforese em gel de agarose usada na PCR convencional. Desta forma, o MIRA-LFD possui menor dependência de infraestrutura avançada em comparação com o método PCR. (Liu *et al.*, 2024).

Outro aspecto crucial é o tempo de execução. O MIRA proporciona resultados em 15–30 minutos, o que é essencial para decisões clínicas rápidas em contextos em que os pacientes podem ter dificuldade de retornar para reavaliações médicas. Essa rapidez é fundamental para evitar perda de seguimento em áreas de difícil acesso (Zhu *et al.*, 2024). O MIRA destacou os avanços nos métodos diagnósticos em configurações com recursos limitados, enfatizando a importância de técnicas de amplificação multienzimáticas. Esses métodos oferecem vantagens significativas, incluindo a capacidade de realizar testes em campo sem a necessidade de equipamentos complexos, o que é particularmente benéfico em áreas endêmicas com infraestrutura limitada (Chen *et al.*, 2024).

O MIRA é uma ferramenta valiosa para programas de vigilância ativa e intervenções em áreas endêmicas. Destaca-se também por ser um método de realização de amplificação do DNA em temperatura ambiente, com baixo custo e sem a necessidade de mão de obra altamente especializada, diferentemente da técnica de amplificação de DNA por PCR (Shang *et al.*, 2021). Em síntese, as características operacionais do MIRA como baixa exigência de infraestrutura, rapidez, estabilidade dos reagentes e facilidade de uso, o tornam altamente aplicável em ambientes com recursos limitados, o que reforça sua posição como uma ferramenta estratégica de diagnóstico molecular (Sun *et al.*, 2024).

3.4 COMPARAÇÃO MIRA VS. PCR E LAMP

A eficácia no diagnóstico da molecular depende de métodos sensíveis, específicos e adaptáveis a diferentes contextos. A Reação em Cadeia da Polimerase (PCR) é o método de detecção molecular mais utilizado devido à sua alta sensibilidade e especificidade. No entanto, sua aplicação em campo é limitada pela necessidade de equipamentos sofisticados e infraestrutura laboratorial avançada. A escolha do método de diagnóstico molecular depende de uma série de fatores, incluindo, tempo de resposta, custo e requisitos de infraestrutura. Sendo assim, recentemente o método MIRA (Multienzyme Isothermal Rapid Amplification) tem se destacado como uma alternativa promissora frente às técnicas tradicionais como a PCR (Reação em Cadeia da Polimerase) e a LAMP (Amplificação Isotérmica Mediada por Loop) (Yi *et al.*, 2025).

A PCR, oferece alta sensibilidade e especificidade, mas exige equipamentos sofisticados, termocicladores e infraestrutura laboratorial avançada. Além disso, o tempo de execução, incluindo a

preparação e a amplificação, geralmente ultrapassa 2 horas, e a análise dos resultados necessita de eletroforese ou plataformas automatizadas. Em contraste, o MIRA opera a temperatura constante de 37–42°C, eliminando a necessidade de termociclagem, o que reduz significativamente a dependência de equipamentos caros e de energia elétrica contínua (Wu *et al.*, 2024).

O LAMP, por sua vez, representa uma evolução no diagnóstico molecular por não necessitar de ciclos térmicos e por apresentar alta tolerância a inibidores comuns em amostras clínicas. Estudos indicam que o LAMP possui sensibilidade comparável à da PCR. No entanto, a complexidade do desenho dos primers e a possibilidade de reações inespecíficas exigem otimização rigorosa, o que pode limitar sua escalabilidade em programas nacionais (Soroka; Wasowicz; Rymaszewska, 2021).

A comparação com a técnica LAMP também é relevante. Ambos os métodos são baseados em amplificação isotérmica, porém o MIRA apresenta algumas vantagens técnicas: enquanto o LAMP utiliza até seis *primers* diferentes e condições de temperatura mais elevadas (~60–65°C), o MIRA demanda menos complexidade na preparação da reação e é realizado a temperaturas fisiológicas, facilitando o controle térmico, como também possui capacidade de tempo de detecção mais eficiente (15 a 30 minutos) em comparação aos 40–60 minutos exigidos pelo LAMP para resultados equivalentes. Portanto, considerando-se a sensibilidade, especificidade, rapidez, simplicidade operacional e custo-benefício, o MIRA se destaca como uma solução inovadora para o diagnóstico de molecular em ambientes diversos, superando limitações práticas associadas tanto à PCR quanto à LAMP (Ji *et al.*, 2025).

3.5 DESAFIOS NA IMPLEMENTAÇÃO

Apesar das vantagens técnicas e operacionais do método MIRA, a implementação prática em larga escala para o diagnóstico molecular ainda enfrenta diversos desafios, especialmente em regiões de baixa e média renda. Esses obstáculos incluem questões logísticas, regulatórias, financeiras e relacionadas à capacitação de pessoa (Ji *et al.*, 2024).

Um dos principais desafios é a padronização dos protocolos de amostragem e execução dos testes. Embora o MIRA seja mais simples que a PCR, ainda exige cuidados rigorosos na coleta, no preparo da amostra e na interpretação dos resultados para evitar contaminações e falsos positivos. Outro problema relevante é o custo inicial para implementação. Embora o MIRA dispense termocicladores, ainda requer kits específicos e dispositivos de leitura para interpretação dos resultados, que podem representar um investimento considerável para sistemas de saúde com poucos recursos. Embora o

custo por teste do MIRA seja competitivo, a aquisição inicial de insumos e equipamentos básicos pode ser uma barreira para sua adoção em larga escala (Ji *et al.*, 2022).

Além disso, a aceitação regulatória é outro entrave. Para que o MIRA seja incorporado em programas nacionais de diagnóstico de molecular, é necessário que os ensaios clínicos de validação sigam padrões rigorosos definidos por autoridades de saúde, como a Organização Mundial da Saúde (OMS). Portanto ainda há necessidade de mais estudos multicêntricos e ensaios clínicos em campo que comprovem a eficácia do MIRA em diferentes contextos antes de sua recomendação universal (Li *et al.*, 2023).

Por fim, a sustentabilidade do fornecimento de insumos para o MIRA em regiões remotas também precisa ser considerada. A dependência de kits comerciais importados, muitas vezes sujeitos a variações de preço e disponibilidade, pode impactar negativamente a continuidade dos programas de diagnóstico. Em resumo, embora o método MIRA represente uma inovação significativa, sua implementação em campo requer estratégias que abordem não apenas aspectos técnicos, mas também desafios estruturais, econômicos e humanos, para garantir seu sucesso e impacto sustentável (Li *et al.*, 2024)

4. CONCLUSÃO

O O método de Amplificação Rápida Isotérmica Multienzimática (MIRA) representa um avanço significativo no diagnóstico molecular, especialmente em cenários onde o acesso a tecnologias laboratoriais convencionais é limitado. Ao longo deste capítulo, exploramos como a MIRA combina alta sensibilidade e especificidade, comparáveis ou superiores às técnicas tradicionais como PCR e LAMP, enquanto oferece vantagens operacionais consideráveis, como a dispensa do termociclador e a rapidez na obtenção dos resultados. A capacidade do método de detectar infecções, muitas vezes indetectáveis aos métodos convencionais, reforça sua importância estratégica para programas.

A aplicabilidade do MIRA em ambientes de recursos limitados também foi destacada como um fator crucial para sua disseminação. A possibilidade de utilização em condições de campo, sem a necessidade de infraestrutura laboratorial avançada, abre novas perspectivas para o rastreamento de casos em áreas remotas e de difícil acesso. A comparação detalhada com métodos como PCR e LAMP demonstrou que o MIRA não apenas mantém alta acurácia diagnóstica, como também supera essas técnicas em termos de simplicidade, custo e tolerância a inibidores.

Apesar dos avanços, a implementação do MIRA ainda enfrenta desafios, como a necessidade de padronização de protocolos, capacitação de recursos humanos, validação regulatória e

sustentabilidade no fornecimento de insumos. Tais barreiras precisam ser estrategicamente abordadas para garantir a adoção ampla e efetiva da técnica. Em paralelo, as inovações tecnológicas em curso indicam que o futuro do MIRA será promissor, tornando-o uma ferramenta em potencial no combate a doenças infecciosas negligenciadas.

Em conclusão, o método MIRA se consolida como uma alternativa robusta e inovadora no diagnóstico de molecular, com grande potencial de impacto em saúde pública global. Investimentos contínuos em pesquisa, validação clínica e inovação tecnológica serão essenciais para que essa tecnologia possa contribuir efetivamente para o controle de doenças infecto-contagiosas nas próximas décadas.

REFERÊNCIAS

CHEN, H. et al. Rapid Detection of SARS-CoV-2 Using Duplex Reverse Transcription-Multienzyme Isothermal Rapid Amplification in a Point-of-Care Testing. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*, v. 11, p. 678703, 2021.

CHEN, H. et al. Development of two novel on-site detection visualization methods for murine hepatitis virus based on the multienzyme isothermal rapid amplification. *Microbial Pathogenesis*, v. 193, p. 106776, 1 ago. 2024.

HENG, P. et al. Rapid detection of *Staphylococcus aureus* using a novel multienzyme isothermal rapid amplification technique. *Frontiers in Microbiology*, v. 13, p. 1027785, 2022.

HU, W.-W. et al. Development and evaluation of a rapid and sensitive multienzyme isothermal rapid amplification with a lateral flow dipstick assay for detection of *Acinetobacter baumannii* in spiked blood specimens. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*, v. 12, p. 1010201, 2022.

Jl, C. et al. Development of a multienzyme isothermal rapid amplification and lateral flow dipstick combination assay for bovine coronavirus detection. *Frontiers in Veterinary Science*, v. 9, p. 1059934, 2022.

Jl, J. et al. Visible and rapid detection of feline chaphamaparvovirus using multienzyme isothermal rapid amplification and lateral flow dipstick assay. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*, v. 15, p. 1490948, 22 jan. 2025.

Jl, T. et al. Development and application of a rapid visual detection technique for VanA gene in vancomycin-resistant *Enterococcus faecium*. *mSphere*, v. 9, n. 10, p. e00666-24, 2024.

LI, M. et al. Rapid detection of fluoroquinolone resistance in *Mycobacterium tuberculosis* using a novel multienzyme isothermal rapid assay. *The Journal of Antibiotics*, v. 76, n. 10, p. 598–602, out. 2023.

LI, W. et al. Application of recombinase polymerase amplification with CRISPR/Cas12a and multienzyme isothermal rapid amplification with lateral flow dipstick assay for *Bactrocera correcta*. *Pest Management Science*, v. 80, n. 7, p. 3317–3325, jul. 2024.

LI, Y. et al. Rapid detection of porcine circovirus type 4 via multienzyme isothermal rapid amplification. *Frontiers in Veterinary Science*, v. 9, p. 949172, 2022.

LIU, M. et al. Rapid detection of human cytomegalovirus by multienzyme isothermal rapid amplification and lateral flow dipsticks. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*, v. 14, p. 1430302, 19 jul. 2024.

LU, Y. et al. Detecting *Mycobacterium tuberculosis* complex and rifampicin resistance via a new rapid multienzyme isothermal point mutation assay. *Analytical Biochemistry*, v. 630, p. 114341, 1 out. 2021.

PARK, S. B. et al. Dual Detection of Pathogenic *tdh* and *trh* Genes of *Vibrio parahaemolyticus* in Oysters Using Multienzyme Isothermal Rapid Amplification (MIRA) Combined with Lateral-Flow Dipstick (LFD) Assay. *Microbiology Research*, v. 16, n. 5, p. 87, maio 2025.

PARK, S. B.; ZHANG, Y. Development of Multienzyme Isothermal Rapid Amplification (MIRA) Combined with Lateral-Flow Dipstick (LFD) Assay to Detect Species-Specific *tlh* and Pathogenic *trh* and *tdh* Genes of *Vibrio parahaemolyticus*. *Pathogens (Basel, Switzerland)*, v. 13, n. 1, p. 57, 6 jan. 2024.

SCHMITZ, J. E. et al. Forty Years of Molecular Diagnostics for Infectious Diseases. *Journal of Clinical Microbiology*, v. 60, n. 10, 19 out. 2022.

SHANG, M. et al. Duplex Reverse Transcription Multienzyme Isothermal Rapid Amplification Assays for Detecting SARS-CoV-2. | EBSCOhost. Disponível em: <[https://openurl.ebsco.com/contentitem/doi:10.7754%2FClin.Lab.2021.210239?](https://openurl.ebsco.com/contentitem/doi:10.7754%2FClin.Lab.2021.210239?sid=ebsco:plink:crawler&id=ebsco:doi:10.7754%2FClin.Lab.2021.210239)

[sid=ebsco:plink:crawler&id=ebsco:doi:10.7754%2FClin.Lab.2021.210239](https://openurl.ebsco.com/contentitem/doi:10.7754%2FClin.Lab.2021.210239?sid=ebsco:plink:crawler&id=ebsco:doi:10.7754%2FClin.Lab.2021.210239)>. Acesso em: 30 abr. 2025.

SOROKA, M.; WASOWICZ, B.; RYMASZEWSKA, A. Loop-Mediated Isothermal Amplification (LAMP): The Better Sibling of PCR? *Cells*, v. 10, n. 8, p. 1931, ago. 2021.

SUN, M.-L. et al. Simple and Feasible Detection of Hepatitis B Virus via Combination of Multienzyme Isothermal Rapid Amplification and Lateral Flow Dipstick Strip. *Frontiers in Molecular Biosciences*, v. 8, 2 dez. 2021.

SUN, M.-L. et al. Simple and field-adapted species identification of biological specimens combining multiplex multienzyme isothermal rapid amplification, lateral flow dipsticks, and universal primers for initial rapid screening without standard PCR laboratory. *International Journal of Legal Medicine*, v. 138, n. 2, p. 561–570, mar. 2024.

TA-TANG, T. et al. Comparison of three PCR -based methods to detect *Loa loa* and *Mansonella perstans* in long-term frozen storage dried blood spots. *Tropical Medicine & International Health*, v. 27, n. 8, p. 686–695, 21 jun. 2022.

WANG, Y. et al. Rapid and Sensitive Detection of *Streptococcus iniae* in *Trachinotus ovatus* Based on Multienzyme Isothermal Rapid Amplification. *International Journal of Molecular Sciences*, v. 24, n. 9, p. 7733, jan. 2023.

WEISS, D. J. et al. Indirect effects of the COVID-19 pandemic on malaria intervention coverage, morbidity, and mortality in Africa: a geospatial modelling analysis. *The Lancet Infectious Diseases*, v. 21, n. 1, p. 59–69, 1 jan. 2021.

WU, X. et al. Rapid and sensitive detection of chikungunya virus using one-tube, reverse transcription, semi-nested multi-enzyme isothermal rapid amplification, and lateral flow dipstick assays. *Journal of Clinical Microbiology*, v. 62, n. 9, p. e00383-24, 2024.

XING, Y. et al. Development and evaluation of a real-time multienzyme isothermal rapid amplification assay for rapid detection of *Streptococcus pneumoniae*. *Scientific Reports*, v. 14, n. 1, p. 17729, 31 jul. 2024.

YI, S. et al. Super-Fast Detection of *Bacillus cereus* by Combining Cellulose Filter Paper-Based DNA Extraction, Multienzyme Isothermal Rapid Amplification, and Lateral Flow Dipstick (MIRA-LFD). *Foods*, v. 14, n. 3, p. 454, 30 jan. 2025.

ZHANG, J. et al. Application of a low-cost, specific, and sensitive loop-mediated isothermal amplification (LAMP) assay to detect *Plasmodium falciparum* imported from Africa. *Molecular and Biochemical Parasitology*, v. 252, p. 111529, nov. 2022.

ZHU, H. et al. PCR past, present and future. *Biotechniques*, v. 69, n. 4, 20 ago. 2020.

ZHU, Y. et al. Development of a multienzyme isothermal and lateral flow dipstick combination assay for the rapid detection of goose astrovirus II. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*, v. 14, p. 1424212, 6 ago. 2024.

IMPACTO DAS MUDANÇAS CLIMÁTICAS NO METABOLISMO VEGETAL

Resumo: As mudanças climáticas afetam profundamente o metabolismo vegetal, alterando processos como fotossíntese, respiração e produção de compostos secundários. O aumento da temperatura, a elevação do CO₂ atmosférico e o estresse hídrico impõem desafios fisiológicos às plantas, influenciando seu crescimento, desenvolvimento e produtividade. Esses fatores, isolados ou combinados, provocam respostas metabólicas complexas que variam entre espécies. A compreensão desses mecanismos é essencial para desenvolver estratégias de adaptação e mitigação frente às mudanças climáticas. A biotecnologia e a genômica emergem como ferramentas promissoras para a seleção de cultivares mais resistentes e eficientes em condições ambientais adversas.

Palavras-chave: Estresse abiótico; Fotossíntese; Adaptação fisiológica. Plasticidade fenotípica; Interações ecológicas.

1. INTRODUÇÃO

As mudanças climáticas vêm se intensificando nas últimas décadas e representam um dos maiores desafios da atualidade para os ecossistemas terrestres e aquáticos, afetando profundamente a fisiologia e o metabolismo dos organismos vivos.

Caracterizadas pelo aumento da temperatura média global, pela elevação dos níveis de dióxido de carbono (CO_2), bem como de outros gases de efeito estufa, pela intensificação de eventos climáticos extremos (como secas e ondas de calor) e alterações no regime de chuvas, essas transformações, associadas ao aquecimento global, têm consequências diretas e indiretas sobre os organismos fotossintetizantes, sobretudo as plantas, que desempenham um papel fundamental na biosfera por serem os principais produtores primários. Seus processos metabólicos são altamente sensíveis e, ao mesmo tempo, mais influenciados por essas alterações ambientais, que podem refletir significativamente em sua produtividade, distribuição geográfica, capacidade adaptativa e, inclusive, na segurança alimentar global.

A temperatura é um dos fatores ambientais mais determinantes para o metabolismo das plantas que compreende um conjunto de processos bioquímicos fundamentais para o crescimento, desenvolvimento e sobrevivência das mesmas. Entre esses processos, destacam-se a fotossíntese, a respiração, a fixação de carbono, a produção de metabólitos secundários e os mecanismos de resposta ao estresse. A elevação da temperatura média e a alteração nos padrões de precipitação impõem múltiplos estresses aos organismos vegetais (Allen et al., 2010), podendo acelerar reações enzimáticas até um certo limite, após o qual ocorre desnaturação de proteínas e inibição de vias metabólicas (Taiz et al., 2017). A fotossíntese, por exemplo, é particularmente sensível ao calor excessivo, que pode inibir a atividade da RubisCO e desorganizar os tilacoides nos cloroplastos (Way; Yamori, 2014; Taiz et al., 2017). Estudos como o de Yamori et al. (2014) indicam que diferentes espécies exibem plasticidade térmica distinta, sendo as plantas C_4 geralmente mais tolerantes ao calor em comparação com as C_3 .

A respiração, por sua vez, tende a ser mais acelerada sob altas temperaturas, o que pode resultar em balanço de carbono negativo em situações prolongadas de estresse térmico (Atkin; Tjoelker, 2003). A elevação da temperatura noturna também intensifica a taxa de respiração, resultando em maior consumo de açúcares e redução do crescimento vegetal (Way; Yamori, 2014).

A elevação da concentração de dióxido de carbono atmosférico (CO_2) é um dos fatores mais estudados no contexto das mudanças climáticas. O CO_2 é o substrato primário da fotossíntese, e seu aumento

pode inicialmente favorecer o crescimento das plantas C_3 por reduzir a taxa de fotorrespiração (Ainsworth; Long, 2005). No entanto, estudos mais recentes sugerem que tal efeito pode ser transitório ou limitado por outros fatores, como disponibilidade de nutrientes. A exposição prolongada a altos níveis de CO_2 pode alterar a alocação de carbono nas plantas, favorecendo o acúmulo de açúcares e alterando a expressão de genes associados à via fotossintética (Long *et al.*, 2004).

Nas plantas C_4 , o impacto do CO_2 elevado é menor, pois essas plantas já possuem mecanismos internos de concentração do mesmo. No entanto, esse efeito pode ser limitado pela disponibilidade de nutrientes, especialmente nitrogênio, e pela regulação estomática.

As mudanças nos padrões de precipitação podem levar à maior ocorrência de estresse hídrico, o que desencadeia diversas alterações metabólicas. A escassez de água, cada vez mais frequente em virtude das alterações climáticas, induz profundas alterações metabólicas. Segundo Zhu (2016), o estresse hídrico ativa a síntese de compostos osmoprotetores e metabólitos secundários com funções antioxidantes, como flavonóides, terpenos e fenóis. Estudos indicam que esses compostos contribuem para a defesa celular e para a tolerância ao estresse oxidativo (Rizhsky *et al.*, 2004). Além disso, o estresse hídrico altera o metabolismo hormonal, especialmente do ácido abscísico (ABA), responsável pela sinalização de fechamento dos estômatos e ativação de respostas gênicas (Chaves *et al.*, 2009).

Exposição excessiva à radiação UV pode causar danos ao DNA, proteínas e lipídios, gerando espécies reativas de oxigênio e levando à oxidação celular. Nesse ambiente, as plantas respondem ativando mecanismos antioxidantes e alterando o metabolismo primário e secundário para proteção.

Tais alterações no metabolismo vegetal resultam em mudanças no crescimento, ciclo de vida, eficiência reprodutiva e produção de biomassa. Em nível ecológico, isso pode alterar interações planta-herbívoro, competição entre espécies e composição de comunidades vegetais. Na agricultura, as mudanças climáticas podem reduzir o rendimento de culturas alimentares, alterando o valor nutricional de alimentos (como proteínas e minerais).

As plantas raramente enfrentam estresses de forma isolada. Segundo Mittler (2006), os efeitos combinados de calor, seca e excesso de luz resultam em respostas metabólicas distintas daquelas observadas sob estresses individuais.

A literatura científica evidencia que as mudanças climáticas impactam diretamente o metabolismo vegetal, com efeitos que variam conforme o tipo de estresse, a espécie vegetal e as condições ambientais locais. A compreensão dessas respostas é fundamental para o desenvolvimento de práticas

agrícolas adaptativas e para o melhoramento genético de espécies mais resilientes, como também para o desenvolvimento de estratégias de mitigação e adaptação, sobretudo no contexto da agricultura sustentável e da conservação da biodiversidade vegetal.

Avanços científicos e tecnológicos têm permitido a identificação de genes-chave e vias metabólicas associadas à tolerância ao estresse, abrindo novas perspectivas para a agricultura em um cenário de mudanças climáticas aceleradas.

Este capítulo tem como objetivo discutir os principais efeitos das mudanças climáticas sobre o metabolismo vegetal, abordando desde alterações na fotossíntese e respiração até impactos na assimilação de nutrientes e produção de metabólitos secundários.

2. METODOLOGIA DA PESQUISA

Esta revisão foi desenvolvida por pesquisa em literatura científica nacional e internacional sobre o Impacto das mudanças climáticas no metabolismo vegetal. Foram consultados artigos indexados em bases de dados como Scopus, Web of Science, Scielo, PubMed e Google Acadêmico, priorizando publicações dos últimos 20 anos.

As palavras-chave utilizadas incluíram “estresse abiótico”, “fotossíntese”, “adaptação fisiológica”, “plant metabolism”, “climate change”, “oxidative stress”, “phenotypic plasticity” e “ecological interactions”. Também foi utilizado o modelo de linguagem ChatGPT (GPT-4) da OpenAI como ferramenta complementar para estruturação inicial de trechos, seguido de revisão crítica, checagem das fontes originais e adequação às normas da ABNT.

As informações foram organizadas em seções temáticas para facilitar a compreensão dos mecanismos fisiológicos, anatômicos e ecológicos envolvidos.

3. REVISÃO DE LITERATURA

3.1. MUDANÇAS CLIMÁTICAS: PANORAMA GERAL

As mudanças climáticas referem-se a alterações significativas e duradouras nos padrões climáticos globais, atribuídas tanto a causas naturais quanto, sobretudo nas últimas décadas, à intensificação das atividades humanas. O principal motor dessas alterações é o aumento da emissão de gases de efeito estufa (GEE) na atmosfera, como dióxido de carbono (CO_2), metano (CH_4) e óxidos de nitrogênio (N_2O),

que têm intensificado o efeito estufa natural, levando a um aquecimento global sem precedentes em escala geológica recente (IPCC, 2021).

As evidências científicas das mudanças climáticas são robustas e multidimensionais. Relatórios do Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas (IPCC), mostram que desde meados do século XX a temperatura média global da superfície terrestre aumentou cerca de 1,1 °C em relação aos níveis pré-industriais, com projeções indicando possíveis elevações superiores a 2 °C até o fim do século, caso as emissões não sejam controladas (IPCC, 2021), sendo esse incremento atribuído quase totalmente à ação humana. Esse aquecimento tem provocado alterações nos padrões de precipitação, com aumento da frequência de secas prolongadas em algumas regiões e intensificação de chuvas extremas em outras. Sinais inequívocos das mudanças climáticas incluem também a elevação do nível do mar, mudanças nos ciclos sazonais, como o início mais precoce da primavera e o prolongamento do verão em muitas áreas, a acidificação dos oceanos, a redução da cobertura (derretimento) de gelo nos polos e o aumento na frequência e intensidade de eventos climáticos extremos, como secas prolongadas, enchentes, ondas de calor, ciclones, tempestades intensas e incêndios florestais, têm se tornado mais frequentes e severos, impondo novos desafios à resiliência das plantas e ao funcionamento dos ecossistemas. Tais eventos não apenas afetam o metabolismo primário, como também influenciam o acúmulo de compostos secundários envolvidos na defesa vegetal (NASA, 2022; WMO, 2023).

Outro fator de destaque é o aumento contínuo da concentração de CO₂ na atmosfera, que ultrapassou 420 ppm nas últimas medições (IPCC, 2023) um valor sem precedentes nos últimos 800 mil anos. Embora o CO₂ seja essencial para a fotossíntese, o excesso desse gás pode provocar efeitos complexos e nem sempre positivos sobre o metabolismo vegetal, especialmente quando combinado com outros estresses ambientais.

Diante desse cenário de múltiplas alterações ambientais, há consenso científico de que as mudanças climáticas já estão afetando sistemas biológicos e físicos em escala global. Nas plantas, cujas funções metabólicas estão intimamente ligadas ao clima e à disponibilidade de recursos, esses efeitos se manifestam em alterações significativas, interferindo em processos bioquímicos essenciais, como a fotossíntese, a respiração e a biossíntese de compostos orgânicos, alterando produtividade agrícola, a distribuição geográfica das espécies e, principalmente, em mudanças profundas no metabolismo vegetal (Zisca *et al.*, 2012; Parmesan, 2006). Esses impactos têm implicações diretas para a segurança alimentar, conservação da biodiversidade e funcionamento dos ecossistemas.

3.2. METABOLISMO VEGETAL: FUNDAMENTOS

O metabolismo vegetal compreende o conjunto de reações bioquímicas que sustentam a vida das plantas, sendo dividido em dois grandes grupos: o metabolismo primário, responsável por processos essenciais à sobrevivência (como a fotossíntese, a respiração celular e a síntese de aminoácidos e açúcares), e o metabolismo secundário, que envolve a produção de compostos não diretamente ligados ao crescimento, mas fundamentais para defesa, sinalização e adaptação ao ambiente (Singh e Sharma, 2020).

3.3. FOTOSSÍNTESE

A fotossíntese é o processo pelo qual as plantas convertem energia luminosa em energia química, utilizando dióxido de carbono (CO_2) e água (H_2O) para formar glicose e liberar oxigênio (O_2). Esse processo ocorre principalmente nos cloroplastos das células foliares e é altamente dependente de condições ambientais como luz, temperatura e disponibilidade de CO_2 . A enzima RuBisCO, envolvida na fixação do carbono, tem papel central na fotossíntese do tipo C_3 — predominante na maioria das plantas. Já plantas C_4 e CAM desenvolveram mecanismos adaptativos que otimizam a captação de CO_2 em ambientes de alta luminosidade ou escassez hídrica (TAIZ *et al.*, 2017).

3.4. RESPIRAÇÃO CELULAR

A respiração celular é o processo catabólico que quebra moléculas orgânicas (principalmente glicose) para liberar energia na forma de ATP (trifosfato de adenosina) essencial para as atividades metabólicas. Embora ocorra continuamente, inclusive durante a noite, sua eficiência e intensidade variam conforme fatores externos como temperatura e disponibilidade de oxigênio. Em condições de estresse térmico, por exemplo, a taxa respiratória pode aumentar, resultando em maior consumo de reservas energéticas (Taiz *et al.*, 2017).

3.5. REGULAÇÃO HORMONAL

Os hormônios vegetais, como auxinas, citocininas, giberelinas, ácido abscísico (ABA) e etileno, regulam o crescimento, a diferenciação celular e as respostas ao estresse. O ABA, por exemplo, é crucial em condições de seca, promovendo o fechamento estomático para reduzir a perda de água. O etileno, por sua vez, atua na senescência, no amadurecimento de frutos e nas respostas ao estresse mecânico ou térmico (Taiz *et al.*, 2017).

3.6. METABOLISMO SECUNDÁRIO

Embora não essenciais à sobrevivência imediata, os compostos do metabolismo secundário - como alcaloides, flavonoides, terpenoides e taninos — exercem papel protetor contra herbivoria, radiação UV e infecções, além de participarem da atração de polinizadores. A produção desses compostos é altamente sensível ao ambiente, e seu acúmulo pode ser induzido por mudanças climáticas, atuando como marcadores bioquímicos do estresse (Wink, 2010).

3.7. INTEGRAÇÃO METABÓLICA E SINALIZAÇÃO

O metabolismo vegetal não ocorre de forma isolada, mas é coordenado por redes complexas de sinalização celular que integram estímulos externos com respostas internas. A percepção de fatores ambientais desencadeia cascatas de sinalização que regulam a expressão gênica e a atividade enzimática, modulando o metabolismo de forma dinâmica (Buchanan, Gruissem, Jones, 2015).

O equilíbrio entre essas diferentes vias metabólicas permite que as plantas se desenvolvam de maneira eficiente e adaptem-se às condições variáveis do ambiente. No entanto, diante das mudanças climáticas, esse equilíbrio pode ser comprometido, resultando em disfunções fisiológicas e prejuízos ao crescimento e à produtividade (Taiz *et al.*, 2017).

4. EFEITOS DAS MUDANÇAS CLIMÁTICAS NOS PROCESSOS METABÓLICOS

4.1. EFEITO DO AUMENTO DE CO₂

O dióxido de carbono (CO₂) é o principal substrato da fotossíntese e, portanto, seu aumento na atmosfera tem implicações diretas no metabolismo vegetal. Em condições controladas, o enriquecimento de CO₂ geralmente promove um estímulo à taxa fotossintética, sobretudo em plantas C₃, que representam a maioria das espécies cultivadas e nativas, onde a RibisCO (enzima responsável pela fixação de CO₂) apresenta afinidade semelhante por CO₂ e O₂. Com o aumento de CO₂ a fotorrespiração é reduzida, resultando em maior eficiência carboxilativa e, portanto aumento da assimilação de carbono e da produtividade primária bruta (Ainsworth e Rogers, 2007; Taiz *et al.*, 2017). Esse fenômeno, conhecido como "efeito fertilizante do CO₂", pode resultar em maior produção de biomassa e aumento na eficiência do uso da água, uma vez que a planta pode manter os estômatos mais fechados, reduzindo a perda de água por transpiração sem comprometer a assimilação de carbono (Long *et al.*, 2004).

Conforem Ainsworth e Long (2021), os efeitos positivos do aumento de CO₂ tendem a ser modulados por outros fatores ambientais, como disponibilidade de nutrientes, luz e água. Em solos pobres ou sob estresse hídrico, a resposta ao enriquecimento de CO₂ pode ser reduzida ou até inexistente. Estudos de longo prazo indicam que o "efeito fertilizante" pode diminuir com o tempo, devido à aclimação das plantas, alteração na alocação de recursos e possíveis desequilíbrios entre fonte (folhas) e dreno (órgãos de armazenamento ou crescimento).

Outro aspecto relevante é que o aumento da concentração de CO₂ pode afetar a composição química dos tecidos vegetais, alterando a proporção de carbono e nitrogênio (C/N), que tende a aumentar e assim reduzir a proporção de proteínas e minerais. Isso influencia o valor nutricional das plantas, podendo reduzir a qualidade de forragens e alterar as interações tróficas com herbívoros e microrganismos do solo (Myers *et al.*, 2014).

Dessa forma, embora o aumento de CO₂ atmosférico possa inicialmente beneficiar o metabolismo fotossintético, seus efeitos são altamente dependentes do contexto ecológico e fisiológico das plantas, e muitas vezes interagem com outros estresses induzidos pelas mudanças climáticas.

4.2. AUMENTO DA TEMPERATURA

A elevação da temperatura média global é uma das manifestações mais evidentes das mudanças climáticas e exerce efeitos significativos sobre o metabolismo vegetal. As reações bioquímicas em organismos fotossintetizantes são fortemente influenciadas pela temperatura, pois a atividade enzimática, a fluidez das membranas e o equilíbrio entre processos anabólicos e catabólicos são dependentes da faixa térmica em que ocorrem (Taiz *et al.*, 2017).

Inicialmente, um leve aumento de temperatura dentro da faixa ótima para cada espécie vegetal pode acelerar o metabolismo e promover maior taxa de crescimento. No entanto, quando os limites superiores de tolerância térmica são excedidos, observam-se efeitos adversos, como a desnaturação de enzimas, desestabilização de enzimas-chave como a RubisCO e as ATP sintetases. As temperaturas elevadas favorecem a atividade oxigenásica da RubisCO, aumentando a fotorrespiração e reduzindo a eficiência da fixação de carbono (Way e Yamori, 2014). Isso resulta em menor acúmulo de biomassa e produtividade.

No contexto da fotossíntese, o aumento da temperatura pode desestabilizar o funcionamento do fotossistema II e reduzir a eficiência do ciclo de Calvin. Em plantas C₃, um dos impactos mais relevantes é o aumento da fotorrespiração, processo que compete com a fixação de carbono e leva à liberação

de CO₂, consumo de ATP e redução da produtividade líquida. Isso ocorre porque a enzima RubisCO, responsável pela carboxilação do CO₂, passa a favorecer a oxigenação quando a temperatura se eleva, tornando o processo menos eficiente (Way e Yamori, 2014).

Além disso, o aumento térmico pode afetar o balanço entre fotossíntese e respiração, uma vez que a respiração celular tende a aumentar mais rapidamente com a temperatura do que a fotossíntese. Esse desbalanço pode levar a uma redução no acúmulo líquido de biomassa. Em plantas submetidas a estresse térmico severo, ocorrem ainda alterações nos padrões de transcrição gênica, indução de proteínas de choque térmico (HSPs), que auxiliam na estabilização de estruturas celulares e enzimas, alterações hormonais e ativação de vias antioxidantes (Wink, 2010).

Embora a temperatura seja um fator regulador natural do metabolismo, seu aumento progressivo pode comprometer processos bioquímicos fundamentais, afetando a produtividade agrícola, o desenvolvimento reprodutivo e a resiliência ecológica das plantas.

4.3. ESTRESSE HÍDRICO E SUA INFLUÊNCIA METABÓLICA

O estresse hídrico, provocado por déficits na disponibilidade de água no solo ou pelo aumento da evapotranspiração, é um dos principais fatores limitantes ao crescimento e produtividade vegetal, especialmente em um cenário de mudanças climáticas. A água é essencial para processos metabólicos vitais como a fotossíntese, o transporte de nutrientes, a manutenção da turgência celular e a atividade enzimática. Sua escassez impõe alterações significativas no metabolismo primário e secundário das plantas (Chaves *et al.*, 2009).

Do ponto de vista fisiológico, uma das primeiras respostas ao déficit hídrico é o fechamento estomático, com o objetivo de reduzir a perda de água por transpiração. No entanto, essa resposta também limita a entrada de CO₂, comprometendo a fotossíntese. A redução da condutância estomática leva a um decréscimo na assimilação de carbono e à menor produção de açúcares, impactando negativamente o balanço energético e a biossíntese de biomoléculas essenciais (Flexas *et al.*, 2004).

Metabolicamente, as plantas sob estresse hídrico ativam vias alternativas para manter o funcionamento celular. Entre essas respostas, destacam-se a síntese e o acúmulo de osmólitos compatíveis — como prolina, glicina-betaina e açúcares solúveis — que ajudam a manter o potencial hídrico celular, estabilizar proteínas e estruturas de membrana. Esse recurso é chamado de resposta osmoprotetora, crucial para reduzir os danos provocados pela desidratação (Verma; Dubey, 2003).

O estresse hídrico induz uma ampla reorganização metabólica nas plantas, com impactos diretos na fotossíntese, na respiração, no acúmulo de biomoléculas e na sinalização adaptativa. Em um cenário de aumento da frequência e intensidade das secas, compreender esses mecanismos torna-se essencial para o desenvolvimento de estratégias agrícolas mais resilientes.

4.4. RADIAÇÃO UV E ESTRESSE OXIDATIVO

Com o enfraquecimento da camada de ozônio e as mudanças climáticas, o aumento da incidência de radiação ultravioleta (UV), especialmente UV-B (280–315 nm), tornou-se uma preocupação relevante para os organismos fotossintetizantes. A radiação UV é um fator abiótico estressante, capaz de provocar danos diretos ao DNA, proteínas e lipídeos, promovendo a geração de espécies reativas de oxigênio (ROS), como peróxido de hidrogênio (H_2O_2), ânion superóxido (O_2^-) e radical hidroxila ($-OH$). Essas ROS, por sua vez, causam estresse oxidativo, prejudicando a homeostase celular e levando à oxidação de macromoléculas, peroxidação lipídica e inibição de processos fisiológicos essenciais, como a fotossíntese (Hideg *et al.*, 2013).

Como resposta adaptativa, as plantas ativam mecanismos antioxidantes e protetores. No nível enzimático, ocorre o aumento da atividade de superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT) e peroxidases (APX), que atuam na neutralização de EROs. No metabolismo secundário, observa-se a biossíntese de compostos fenólicos e flavonoides, que atuam como filtros naturais, absorvendo radiação UV e protegendo os tecidos fotossintéticos (Agati e Tattini, 2010).

O acúmulo desses metabólitos também está associado a mecanismos de defesa contra patógenos, o que reforça a ideia de que a radiação UV-B, apesar de prejudicial em excesso, pode atuar como sinal ambiental para o fortalecimento da resposta imunológica vegetal (Hideg *et al.*, 2013).

Embora a radiação UV represente um fator estressante importante, as plantas possuem mecanismos metabólicos e moleculares que permitem alguma plasticidade frente à exposição excessiva. No entanto, em combinação com outros estresses climáticos, esses mecanismos podem ser insuficientes para evitar perdas fisiológicas significativas.

5. RESPOSTAS ADAPTATIVAS E MECANISMOS DE TOLERÂNCIA

As plantas desenvolveram, ao longo da evolução, um conjunto de estratégias fisiológicas, bioquímicas e moleculares para enfrentar condições ambientais adversas. Frente aos estresses induzidos pelas mudanças climáticas, como seca, calor excessivo, radiação UV e aumento do CO_2 , essas respostas são

fundamentais para garantir a sobrevivência, o crescimento e a reprodução vegetal (Chaves *et al.*, 2003).

5.1. RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E MORFOANATÔMICAS

Entre as adaptações morfológicas, destaca-se a modificação da arquitetura foliar, como a redução da área foliar, aumento da espessura das folhas e presença de tricomas (pêlos ou projeções desenvolvidos a partir da epiderme), que contribuem para reduzir a transpiração e refletir a radiação solar (Taiz *et al.*, 2017). Alterações no sistema radicular, como o aumento do comprimento e volume das raízes, também são observadas como estratégia de captação de água em condições de seca (Gregory, 2006).

5.2. AJUSTES METABÓLICOS E BIOQUÍMICOS

Metabolicamente, as plantas ativam a produção de osmólitos — como prolina, manitol e trealose — para manter o equilíbrio osmótico sob déficit hídrico ou salinidade (Szabados; Saviouré, 2010). O reforço do sistema antioxidante, tanto enzimático quanto não enzimático, também é essencial para neutralizar o estresse oxidativo induzido por calor, seca ou radiação (Mittler, 2002). Compostos fenólicos e flavonoides, por sua vez, aumentam significativamente em espécies como *Arabidopsis thaliana* (popularmente conhecida como arabeta, erva-estrelada ou agrião-de-orelha-de-rato) e *Capsicum annuum* (popularmente conhecida como pimentão, pimento, páprica ou pimenta-vermelha) expostas a UV-B ou estresse térmico (Agati e Tattini, 2010).

5.3. REGULAÇÃO GÊNICA E SINALIZAÇÃO

No nível molecular, ocorre a ativação de genes de resposta ao estresse, incluindo os que codificam proteínas de choque térmico (HSPs), proteínas LEA (Late Embryogenesis Abundant) e fatores de transcrição das famílias DREB, NAC e WRKY, que modulam redes de sinalização e defesa. A sinalização hormonal — envolvendo ácido abscísico (ABA), etileno, ácido salicílico e jasmonatos — também desempenha papel central na percepção e resposta a estresses múltiplos (Yamaguchi-Shinozaki e Shinozaki, 2006).

5.4. PLASTICIDADE E MEMÓRIA ADAPTATIVA

A plasticidade fenotípica é a capacidade das plantas de modificarem sua morfologia, fisiologia e bioquímica em resposta a alterações ambientais, sem que haja alteração genotípica. Esse fenômeno é

uma das principais estratégias adaptativas que permite às plantas sobreviverem e se desenvolverem sob condições impostas pelas mudanças climáticas. Dessa forma, elas podem ajustar o metabolismo primário e secundário, redirecionando recursos energéticos para rotas metabólicas de defesa e tolerância, como por exemplo o aumento da produção de osmólitos, antioxidantes e compostos fenólicos em resposta ao estresse (Nicotra *et al.*, 2010). Espécies vegetais podem desenvolver memória adaptativa, na qual exposições anteriores a um estressor modulam a resposta a exposições subsequentes, melhorando a tolerância. Essa memória pode ser mediada por mecanismos epigenéticos, como modificações em histonas, metilação do DNA e regulação por microRNAs (Chinnusamy e Zhu, 2009). Essa característica tem implicações relevantes para a resiliência ecológica das comunidades vegetais e pode ser explorada em programas de melhoramento vegetal e manejo agrícola sustentável (Hilker *et al.*, 2016).

6. IMPLICAÇÕES ECOLÓGICAS E AGRONÔMICAS

As alterações no metabolismo vegetal causadas pelas mudanças climáticas repercutem não apenas no desempenho fisiológico individual das plantas, mas também nas dinâmicas ecológicas e nos sistemas agrícolas. A compreensão desses impactos é fundamental para antecipar riscos à biodiversidade, à produção de alimentos e à estabilidade dos ecossistemas.

6.1. PRODUTIVIDADE E SEGURANÇA ALIMENTAR

As mudanças climáticas podem afetar diretamente a produtividade agrícola, ao comprometer o equilíbrio entre fotossíntese, respiração e assimilação de nutrientes. Embora o aumento do CO₂ possa inicialmente favorecer o crescimento vegetal, esse efeito é muitas vezes limitado por estresses térmicos, hídricos e nutricionais concomitantes (Ainsworth e Long, 2005). Culturas alimentares como trigo (*Triticum aestivum*), milho (*Zea mays*) e arroz (*Oryza sativa*) são particularmente sensíveis a variações térmicas durante os estágios reprodutivos, o que pode reduzir a formação de grãos e, consequentemente, a produção (Lobell *et al.*, 2011).

O aumento da concentração de CO₂ pode alterar a composição química dos tecidos vegetais, reduzindo os teores de proteínas, minerais e compostos bioativos. Isso tem implicações diretas para a qualidade nutricional dos alimentos, afetando especialmente populações mais vulneráveis em regiões tropicais (Myers *et al.*, 2014).

6.2. INTERAÇÕES ECOLÓGICAS

As alterações metabólicas nas plantas também modificam suas interações com outros organismos, como herbívoros, polinizadores, microrganismos do solo e espécies competidoras. Mudanças na produção de metabólitos secundários podem afetar a palatabilidade, a resistência a pragas e a atração de polinizadores (Zavala *et al.*, 2009). Isso pode desencadear desequilíbrios tróficos e comprometer a funcionalidade ecológica de comunidades vegetais e agrícolas.

As alterações climáticas também podem modificar a dinâmica da competição entre espécies vegetais. Aquelas com maior plasticidade ou metabolismo mais eficiente sob estresse podem suplantar outras menos adaptadas, alterando a composição das comunidades vegetais e a estrutura e função dos ecossistemas (Nippert e Kanapp, 2007). A longo prazo, essas mudanças podem impactar os ciclos biogeoquímicos, como o ciclo do carbono e do nitrogênio, com retroalimentações sobre o próprio clima.

6.3. DESAFIOS PARA A AGRICULTURA SUSTENTÁVEL

A intensificação dos estresses ambientais exige estratégias de adaptação agrícola, como o desenvolvimento de cultivares mais tolerantes, manejo do solo e da água mais eficiente, e o uso de tecnologias de monitoramento climático. Sistemas de produção diversificados, como a agroecologia e a integração lavoura-pecuária-floresta, também ganham destaque por aumentar a resiliência frente às incertezas climáticas (Altieri *et al.*, 2015).

4. CONCLUSÃO

As mudanças climáticas representam um desafio crescente para a estabilidade ecológica e para a produção vegetal. Seus efeitos sobre o metabolismo das plantas são múltiplos, complexos e interdependentes, afetando desde processos primários, como a fotossíntese e a respiração, até mecanismos de defesa, balanço hormonal, absorção de nutrientes, produção de compostos secundários e adaptação. O aumento de CO₂, temperaturas elevadas, estresse hídrico e maior incidência de radiação UV, impõem pressões fisiológicas e bioquímicas que demandam respostas coordenadas das plantas em diferentes níveis de organização biológica, comprometendo seu crescimento e desenvolvimento.

A compreensão detalhada desses mecanismos é essencial para o desenvolvimento de estratégias de mitigação e adaptação, tanto em ecossistemas naturais quanto em artificiais. Investimentos e

incentivos em pesquisas multidisciplinares, melhoramento genético e práticas sustentáveis são fundamentais para garantir a segurança alimentar e a resiliência ambiental frente às mudanças climáticas cada vez mais severas.

Diante desse cenário, é imprescindível e urgente intensificar os esforços com integração de informações resultantes de estudos da fisiologia vegetal, da ecologia, da genética e das ciências climáticas para o desenvolvimento de estratégias sustentáveis, como o melhoramento de variedade de plantas mais resilientes e a adoção de práticas agrícolas adaptativas. Compreender o metabolismo vegetal, sob a ótica das mudanças climáticas não é apenas uma demanda científica, mas uma necessidade estratégica para garantir a sustentabilidade dos sistemas agrícolas e a conservação da biodiversidade vegetal em um mundo em constante transformação.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGATI, G.; TATTINI, M. Multiple functional roles of flavonoids in photoprotection. *New Phytologist*, Hoboken, v. 186, n. 4, p. 786–793, 2010.
- AINSWORTH, E. A.; LONG, S. P. What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂. *New Phytologist*, Hoboken, v. 165, n. 2, p. 351–371, 2005.
- AINSWORTH, E. A.; ROGERS, A. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO₂]: mechanisms and environment interactions. *Plant, Cell & Environment*, v. 30, n. 3, p. 258–270, 2007.
- AINSWORTH, E. A.; LONG, S. P. 25 years of photosynthesis free-air CO₂ enrichment (FACE): What have we learned about future crop productivity and its potential for adaptation? *Global Change Biology*, v. 27, n. 1, p. 27–49, 2021.
- ALLEN, C. D. et al. A global overview of drought and heat-induced tree mortality. *Forest Ecology and Management*, v. 259, p. 660–684, 2010.
- ALTIERI, M. A. et al. Agroecologically efficient agricultural systems for smallholder farmers: contributions to food sovereignty. *Agronomy for Sustainable Development*, Paris, v. 35, p. 869–890, 2015.
- ATKIN, O. K.; TJOELKER, M. G. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. *Trends in Plant Science*, v. 8, n. 7, p. 343–351, 2003.
- BUCHANAN, B. B.; GRUISSEM, W.; JONES, R. L. *Bioquímica e biologia molecular de plantas*. Porto Alegre: Artmed, 2015.
- CHAVES, M. M. et al. Understanding plant responses to drought — from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*, Collingwood, v. 30, n. 3, p. 239–264, 2003.
- CHAVES, M. M. et al. Drought stress responses in plants: from whole plant to cellular responses. *Functional Plant Biology*, v. 36, p. 239–250, 2009.
- CHINNUSAMY, V.; ZHU, J. K. Epigenetic regulation of stress responses in plants. *Current Opinion in Plant Biology*, Oxford, v. 12, n. 2, p. 133–139, 2009.
- FLEXAS, J. et al. Understanding down-regulation of photosynthesis under water stress: future prospects and searching for physiological tools for irrigation management. *Annals of Applied Biology*, v. 144, n. 3, p. 273–283, 2004.
- GREGORY, Peter J. *Plant roots: growth, activity and interactions with the soil*. Oxford: Blackwell Publishing, 2006.
- HIDEG, É. et al. UV-B exposure, ROS, and stress: inseparable companions or loosely linked associates? *Trends in Plant Science*, Amsterdam, v. 18, n. 2, p. 107–115, 2013.

HIDEG, Éva; JEGERSCHOLD, Charlotte; VASS, Imre. UV-B exposure, ROS, and stress: Involvement of signalling pathways. *Photochemical & Photobiological Sciences*, v. 12, p. 167– 171, 2013.

HILKER, Monika et al. Priming and memory of stress responses in organisms lacking a nervous system. *Biology reviews*, v. 91, n. 4, p. 1118-1133, 2016.

IPCC. *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge: Cambridge University Press, 2021.

IPCC. *Climate Change 2023: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge: Cambridge University Press, 2023.

LOBELL, D. B. et al. Climate trends and global crop production since 1980. *Science*, Washington, v. 333, n. 6042, p. 616–620, 2011. Disponível para www.sciencexpress.org / 5 May 2011 / Page 2 / 10.1126/science.1204531

LONG, S. P. et al. Rising atmospheric carbon dioxide: plants FACE the future. *Annual Review of Plant Biology*, v. 55, p. 591–628, 2004.

MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science*, Amsterdam, v. 7, n. 9, p. 405–410, 2002.

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

MYERS, S. S. et al. Increasing CO₂ threatens human nutrition. *Nature*, London, v. 510, p. 139– 142, 2014.

NASA. *Climate change and plant biology: ecosystem and biochemical responses*. Washington, D.C.: NASA Earth Sciences Division, 2022. Disponível em: <https://climate.nasa.gov/>. Acesso em 1 de maio de 2025.

NICOTRA, Adrienne B. et al. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science*, v.15, n. 12, p. 684-692, 2010.

NIPPERT, Jesse B.; KNAPP, Alan K. Linking water uptake with rooting patterns in grassland species. *Oecologia*, v.153, n. 2, p. 261-272, 2007. DOI 10.1007/s00442-007-0745-8.

OPENAI. ChatGPT: modelo de linguagem da OpenAI (GPT-4). [S.l.], 2025. Disponível em: <https://chat.openai.com/>. Acesso em: 02/05/2025.

PARMESAN, Camille. Ecological and evolutionary responses to recent climate change.

Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, Palo Alto, v. 37, p. 637–669, 2006.

RIZHSKY, L. et al. When defense pathways collide. *Plant Physiology*, v. 134, n. 4, p. 1683– 1696, 2004.

SINGH, P; KUMAR, R. *Nitrogen Metabolism in Plants: Methods and Protocols*, *Methods in Molecular Biology*, vol. 2057. Cap. 10. New York. Kapuganti Jagadis Gupta Editor. Humana Press, 2020. Disponível

em https://doi.org/10.1007/978-1-4939-9790-9_10, Springer Science Business Media, LLC, part of Springer Nature 2020.

SZABADOS, L.; SAVOURÉ, A. Proline: a multifunctional amino acid. *Trends in Plant Science*, Amsterdam, v. 15, n. 2, p. 89–97, 2010.

TAIZ, L. et al. *Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal*. 6. ed. Porto Alegre: Artmed, 2017.

VERMA, S.; DUBEY, R. S. Lead toxicity induces lipid peroxidation and alters the activities of antioxidant enzymes in growing rice plants. *Plant Science*, v. 164, n. 4, p. 645-655, 2003.

WAY, D. A.; YAMORI, W. Thermal acclimation of photosynthesis: on the importance of adjusting our definitions and accounting for thermal acclimation of respiration. *Photosynthesis Research*, v. 119, p. 89–100, 2014.

WINK, M. Introduction: biochemistry, physiology and ecological functions of secondary metabolites. In: WINK, M. (ed.). *Functions and biotechnology of plant secondary metabolites*.

2.ed. Oxford: Wiley-Blackwell, 2010. p. 1-19.

WMO (WORLD METEOROLOGICAL ORGANIZATION). *State of the Global Climate 2023*. Genebra: WMO 2023. Disponível em: <https://public.wmo.int/en/resources/library>. Acesso em 1 de maio de 2025.

YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K.; SHINOZAKI, K. Transcriptional regulatory networks in cellular responses and tolerance to dehydration and cold stresses. *Annual Review of Plant Biology*, Palo Alto, v. 57, p. 781–803, 2006.

YAMORI, W. et al. Temperature response of photosynthesis in C₃, C₄, and CAM plants.

Photosynthesis Research, v. 119, p. 101–117, 2014.

ZAVALA, J. A. et al. Anthropogenic increase in carbon dioxide compromises plant defense against invasive insects. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, Washington, v. 105, n. 13, p. 5129–5133, 2008. Disponível em www.pnas.org/cgidoi10.1073/pnas.0800568105

ZHU, J. K. Abiotic stress signaling and responses in plants. *Cell*, v. 167, n. 2, p. 313–324, 2016.

ZISKA, Lewis H. et al. Recent warming by latitude associated with increased length of ragweed pollen season in central North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, Washington, v. 108, n. 10, p. 4248–4251, 2011. Disponível em www.pnas.org/lo.

REGULAÇÃO HORMONAL DO METABOLISMO VEGETAL SOB ESTRESSE

Resumo: As plantas, como organismos sesséis, desenvolveram mecanismos altamente regulados para adaptar seu metabolismo frente a diferentes tipos de estresse abiótico e biótico. A regulação hormonal constitui uma das principais estratégias para essa adaptação, modulando desde o crescimento até a ativação de respostas de defesa. Hormônios como ácido abscísico (ABA), auxinas, giberelinas, citocininas, etileno, brassinosteroides, ácido jasmônico e ácido salicílico participam de redes complexas de sinalização. Este capítulo revisa os avanços no entendimento dos papéis hormonais em situações de estresse hídrico, salino, térmico e patogênico, discutindo suas interações e efeitos no metabolismo primário e secundário. A partir de exemplos e dados quantitativos, destaca-se a importância da integração hormonal na sobrevivência e produtividade das plantas sob condições adversas, apontando perspectivas para futuras aplicações em biotecnologia e agricultura sustentável.

Palavras-chave: fitormônios; estresse abiótico; estresse biótico; metabolismo vegetal; fisiologia vegetal.

1. INTRODUÇÃO

O metabolismo vegetal é regulado por uma intrincada rede de sinais internos e externos, dos quais os fitormônios desempenham papel central. Em condições ideais, o balanço hormonal garante o crescimento, desenvolvimento e reprodução das plantas. Contudo, em situações de estresse, alterações nos perfis hormonais são essenciais para reprogramar o metabolismo e assegurar a sobrevivência.

O estresse em plantas pode ser causado por fatores abióticos, como seca, salinidade, e temperaturas extremas, ou bióticos, como a infestação por patógenos e herbívoros. Cada tipo de estresse desencadeia respostas específicas mediadas por diferentes hormônios, que atuam tanto de maneira independente quanto em interação sinérgica ou antagônica.

Compreender a regulação hormonal sob estresse é fundamental para desenvolver estratégias de melhoramento genético e manejo agrônômico que aumentem a resiliência vegetal. Diante disso, o objetivo deste capítulo é revisar criticamente os principais mecanismos hormonais envolvidos na resposta de plantas ao estresse, com base em literatura científica recente, trazendo exemplos e dados quantitativos que ilustram essa complexidade.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

A revisão de literatura foi realizada entre janeiro e abril de 2025 utilizando as bases de dados Web of Science, Scopus e Google Scholar. As palavras-chave utilizadas foram: "plant hormone stress response", "phytohormone metabolism", "abiotic stress in plants", "biotic stress hormones" e "plant metabolism under stress". Foram incluídos artigos publicados entre 2010 e 2025, escritos em inglês ou português, que abordassem mecanismos hormonais sob estresse em plantas superiores. Excluíram-se trabalhos de revisão redundantes e estudos envolvendo algas ou organismos não terrestres.

3. REVISÃO DE LITERATURA

3.1. PAPEL DOS FITORMONIOS NO METABOLISMO BASAL VEGETAL

Em condições normais, fitormônios como auxinas (AIA), giberelinas (GA) e citocininas promovem crescimento, divisão celular e desenvolvimento de órgãos. Estudos mostram que a auxina regula a expressão de mais de 1000 genes em *Arabidopsis thaliana*

(Krogan *et al.*, 2012). As giberelinas, por sua vez, são essenciais para a germinação de sementes, promovendo a síntese de enzimas como a α -amilase no endosperma.

3.2. ALTERAÇÕES HORMONAIS SOB ESTRESSE HÍDRICO

O estresse hídrico induz aumento na síntese de ácido abscísico (ABA), considerado o "hormônio do estresse". Em experimentos com milho (*Zea mays*), plantas sob déficit hídrico apresentaram concentrações de ABA até 5 vezes superiores às de plantas controle (Zhang *et al.*, 2018). O ABA promove o fechamento estomático, reduzindo a perda de água e ativando genes relacionados à desidratação.

3.3. RESPOSTA HORMONAL A ESTRESSE SALINO

Em ambientes salinos, além do aumento de ABA, ocorre o acúmulo de etileno, que modula a resposta ao estresse oxidativo gerado pelo excesso de sais. Em arroz (*Oryza sativa*), a expressão do gene OsERF109, regulador de resposta ao etileno, aumentou em 300% sob condições de salinidade (Srivastava *et al.*, 2016). Auxinas e citocininas também têm seus níveis alterados, impactando diretamente o crescimento radicular.

3.4. IMPACTO DE TEMPERATURAS EXTREMAS NA REGULAÇÃO HORMONAL

Tanto o calor quanto o frio extremos modificam os perfis hormonais. Altas temperaturas elevam os níveis de etileno, promovendo senescência, enquanto o frio aumenta a produção de ácido jasmônico (JA) e ABA. Em tomateiros expostos a frio, observou-se um aumento de 80% no conteúdo de JA (Savitch *et al.*, 2010), associado à ativação de genes de resistência.

3.5. INTERAÇÃO HORMONAL EM RESPOSTA A ATAQUES PATOGÊNICOS

Em situações de ataque por patógenos, o ácido salicílico (SA) é ativado contra patógenos biotróficos, enquanto o ácido jasmônico (JA) e o etileno são predominantes contra necrotróficos. Em *Arabidopsis* infectada por *Pseudomonas syringae*, níveis de SA aumentaram em mais de 400% após 24 horas (Glazebrook, 2005), evidenciando a rapidez e intensidade da resposta.

4. CONCLUSÃO

A regulação hormonal do metabolismo vegetal sob estresse constitui um sistema altamente dinâmico e integrado. Hormônios como ABA, auxinas, etileno, JA e SA orquestram respostas que vão desde o

ajuste fisiológico à indução de mecanismos de defesa, garantindo a sobrevivência da planta em ambientes hostis. A compreensão aprofundada desses mecanismos, como evidenciado pelos exemplos apresentados, é essencial para o desenvolvimento de plantas mais resistentes por meio de melhoramento genético ou manejo agronômico.

A perspectiva futura é integrar o conhecimento sobre redes hormonais com tecnologias de edição genômica, como CRISPR/Cas9, e práticas agrícolas sustentáveis para maximizar o potencial adaptativo das culturas. Além disso, entender as interações hormonais em nível de sistema poderá possibilitar intervenções mais precisas e eficientes, mitigando os impactos das mudanças climáticas sobre a agricultura mundial.

REFERÊNCIAS

- GLAZEBROOK, J. (2005). Contrasting mechanisms of defense against biotrophic and necrotrophic pathogens. *Annual Review of Phytopathology*, 43, 205-227.
- KROGAN, N. T. et al. (2012). Regulation of root growth by auxin signaling pathways. *Current Opinion in Plant Biology*, 15(6), 649-654.
- SAVITCH, L. V. et al. (2010). The effects of low temperature stress on plant metabolism. *Functional Plant Biology*, 37(9), 793-806.
- SRIVASTAVA, R. et al. (2016). ETR2 modulates salt stress response in rice plants through ethylene signaling. *Plant Science*, 250, 186-195.
- ZHANG, J., et al. (2018). Role of ABA in drought adaptation of maize. *Journal of Plant Growth Regulation*, 37(4), 1021-1033.

FOTORRESPIRAÇÃO: IMPORTÂNCIA E IMPACTO NA PRODUTIVIDADE

Resumo: A fotorrespiração, um processo metabólico dependente da luz que compete com a fixação de dióxido de carbono pela enzima RuBisCO, é reconhecida como um fator limitante da produtividade em muitas espécies de plantas, especialmente em condições ambientais específicas como altas temperaturas e concentrações elevadas de oxigênio. Esta revisão de literatura explora a bioquímica detalhada da fotorrespiração, desde a sua iniciação no cloroplasto até a recuperação parcial do carbono perdido nas mitocôndrias, destacando as enzimas e os intermediários envolvidos. O impacto da fotorrespiração na eficiência fotossintética é quantificado, apresentando dados que demonstram as perdas significativas de carbono fixado em plantas C3 sob diversas condições ambientais. Os fatores ambientais que modulam a taxa de fotorrespiração, como a concentração de CO₂ e O₂, a temperatura e a disponibilidade de água, são discutidos com base em evidências científicas. A revisão também aborda os mecanismos evolutivos desenvolvidos por plantas C4 e CAM para minimizar a fotorrespiração através da concentração de CO₂ no sítio ativo da RuBisCO. Finalmente, são exploradas as estratégias biotecnológicas emergentes que visam manipular as vias metabólicas da fotorrespiração ou a especificidade da RuBisCO para aumentar a produtividade agrícola. A compreensão aprofundada da fotorrespiração e de suas interações com o ambiente e o metabolismo vegetal é crucial para o desenvolvimento de estratégias que visam otimizar a produção de biomassa e garantir a segurança alimentar em um cenário de mudanças climáticas globais.

Palavras-chave: RuBisCO, Metabolismo C2, Perda de Carbono, Plantas C4, Engenharia Metabólica.

1. INTRODUÇÃO

A vida na Terra depende fundamentalmente da capacidade dos organismos fotossintéticos de converterem energia luminosa em energia química, um processo que sustenta as cadeias alimentares e regula a composição da atmosfera. A enzima ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (RuBisCO) desempenha um papel central na fixação primária do dióxido de carbono (CO₂) durante a fase escura da fotossíntese (Heldt e Piechulla, 2011). No entanto, a RuBisCO possui uma característica intrínseca: ela também pode catalisar a reação do ribulose-1,5-bisfosfato (RuBP) com o oxigênio (O₂), um processo conhecido como fotorrespiração (Tolbert, 1971).

A fotorrespiração inicia-se nos cloroplastos com a oxigenação da RuBP, resultando na formação de um fosfoglicolato de dois carbonos e uma molécula de 3-fosfoglicerato. O fosfoglicolato é então metabolizado em uma via complexa que envolve a participação de peroxissomos e mitocôndrias, culminando na liberação de CO₂ e na recuperação parcial do carbono na forma de 3-fosfoglicerato, que pode retornar ao ciclo de Calvin (Nunes-Nesi *et al.*, 2013). Embora a fotorrespiração recupere parte do carbono perdido, ela consome energia (ATP e NADPH) e libera CO₂ que foi previamente fixado, diminuindo a eficiência líquida da fotossíntese, especialmente em condições ambientais caracterizadas por altas temperaturas e baixa concentração de CO₂ em relação à concentração de O₂ (Bowes, Ogren e Hageman, 1971).

A magnitude das perdas de carbono devido à fotorrespiração varia significativamente entre as espécies de plantas e é fortemente influenciada por fatores ambientais. Plantas que utilizam o ciclo fotossintético C₃, a forma mais comum, são particularmente suscetíveis à fotorrespiração. Em contraste, plantas que evoluíram mecanismos de concentração de CO₂, como as plantas C₄ e CAM (Crassulacean Acid Metabolism), exibem taxas de fotorrespiração significativamente reduzidas, o que lhes confere vantagens em ambientes quentes e secos (Hatch, 1987; Osmond, 1978). A compreensão das vias metabólicas e dos fatores que regulam a fotorrespiração é, portanto, essencial para avaliar seu impacto na produtividade vegetal e para o desenvolvimento de estratégias que visam mitigar suas consequências negativas.

Diante do exposto, esta revisão de literatura se justifica pela necessidade de consolidar o conhecimento científico atual sobre a fotorrespiração, sua importância fisiológica e seu impacto na produtividade das plantas. O objetivo principal deste trabalho é analisar detalhadamente os aspectos bioquímicos, fisiológicos e ambientais da fotorrespiração, bem como explorar as estratégias evolutivas

e biotecnológicas que podem ser empregadas para otimizar a eficiência fotossintética e, conseqüentemente, aumentar o rendimento das culturas agrícolas.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

A presente revisão de literatura foi conduzida através de uma busca sistemática em bases de dados científicas indexadas, incluindo Web of Science, Scopus, Google Scholar, PubMed e Biblioteca Digital de Teses e Dissertações (BDTD).

A estratégia de busca empregou as seguintes palavras-chave, combinadas através de operadores booleanos (AND, OR): "Fotorrespiração" OR "Photorespiration", "RuBisCO", "Metabolismo C2" OR "C2 Metabolism", "Eficiência fotossintética" OR "Photosynthetic efficiency", "Produtividade vegetal" OR "Plant productivity" OR "Crop yield", "Plantas C4" OR "C4 plants", "Plantas CAM" OR "CAM plants", "Engenharia metabólica" OR "Metabolic engineering", "Biotecnologia" OR "Biotechnology" e "Estresse ambiental" OR "Environmental stress" AND "Fotorrespiração" OR "Photorespiration"

CRITÉRIOS DE INCLUSÃO:

Foram incluídos artigos científicos publicados em periódicos com revisão por pares, livros, capítulos de livros, teses e dissertações que abordassem um ou mais dos seguintes aspectos: mecanismos bioquímicos e fisiológicos da fotorrespiração, impacto da fotorrespiração na fixação de carbono e no crescimento das plantas, influência de fatores ambientais (temperatura, concentração de CO₂ e O₂, disponibilidade de água, luz) na taxa de fotorrespiração, estratégias evolutivas (plantas C4 e CAM) para a minimização da fotorrespiração, abordagens biotecnológicas para a redução da fotorrespiração e o aumento da produtividade, estudos comparativos entre diferentes espécies de plantas em relação à fotorrespiração e modelos matemáticos e simulações do processo de fotorrespiração e seu impacto.

CRITÉRIOS DE EXCLUSÃO:

Foram excluídos artigos que não apresentavam relação direta com o tema da fotorrespiração e seu impacto na produtividade, eram revisões de literatura com escopo muito amplo e que não detalhavam aspectos específicos da fotorrespiração; eram resumos de congressos, anais de eventos ou literatura não científica; estavam em idiomas diferentes de português, inglês ou espanhol (devido à limitação de recursos para tradução e análise) e eram duplicados encontrados nas diferentes bases de dados.

A seleção dos estudos relevantes foi realizada em duas etapas: (1) análise dos títulos e resumos para identificar a pertinência ao tema e (2) leitura completa dos artigos selecionados para verificar o

atendimento aos critérios de inclusão e a relevância das informações para os tópicos a serem abordados na revisão. As referências citadas nos artigos selecionados também foram examinadas em busca de estudos adicionais relevantes ("snowballing").

3. REVISÃO DE LITERATURA

1. BIOQUÍMICA DETALHADA DA FOTORRESPIRAÇÃO

A fotorrespiração se inicia no estroma do cloroplasto quando a enzima ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (RuBisCO), em vez de catalisar a carboxilação do ribulose-1,5-bisfosfato (RuBP) com dióxido de carbono (CO_2), catalisa sua oxigenação com oxigênio (O_2) (Bowes *et al.*, 1971). Essa reação de oxigenação compete diretamente com a carboxilação, e a proporção entre as duas reações é determinada pelas concentrações relativas de CO_2 e O_2 no estroma, bem como pela temperatura, que afeta a especificidade da RuBisCO (Jordan e Ogren, 1984).

A oxigenação da RuBP resulta na clivagem da molécula de seis carbonos em uma molécula de 3-fosfoglicerato (3-PGA), um intermediário do ciclo de Calvin, e uma molécula de fosfoglicolato de dois carbonos (PGA). O fosfoglicolato é rapidamente desfosforilado pela fosfoglicolato fosfatase no estroma do cloroplasto, gerando glicolato livre (Tolbert, 1971). O glicolato, então, é transportado para o peroxissomo, onde é oxidado pela glicolato oxidase, utilizando O_2 e produzindo glioxilato e peróxido de hidrogênio (H_2O_2). A H_2O_2 é prontamente detoxificada pela catalase presente nos peroxissomos, convertendo-a em água e oxigênio (Foyer e Noctor, 2000).

O glioxilato formado no peroxissomo pode seguir duas rotas principais. A mais significativa na fotorrespiração é a sua transaminação com glutamato, catalisada pela glioxilato aminotransferase, produzindo glicina. Duas moléculas de glicina são então transportadas para a mitocôndria, onde a enzima glicina descarboxilase (GDC) catalisa sua descarboxilação e desaminação oxidativa, liberando CO_2 , amônia (NH_3) e reduzindo o NAD^+ a NADH. A reação também gera um grupo metileno que é transferido para o tetrahidrofolato (THF), formando 5,10-metilenotetrahidrofolato. A serina é então formada pela ação da serina hidroximetiltransferase, utilizando o 5,10-metilenotetrahidrofolato e outra molécula de glicina (Douce & Joyard, 1996).

A serina retorna ao peroxissomo, onde é transaminada com piruvato pela serina:glioxilato aminotransferase, regenerando hidroxipiruvato. O hidroxipiruvato é então reduzido a glicerato pela NADH-hidroxipiruvato redutase, utilizando NADH. Finalmente, o glicerato é transportado de volta para o cloroplasto, onde é fosforilado pela

glicerato quinase, consumindo ATP e regenerando o 3-PGA, que pode então entrar novamente no ciclo de Calvin (Nunes-Nesi *et al.*, 2013).

É importante notar que, para cada duas moléculas de RuBP oxigenadas, uma molécula de CO₂ é perdida na mitocôndria, e apenas uma molécula de 3-PGA é recuperada diretamente para o ciclo de Calvin. Além disso, o processo consome ATP e NADPH indiretamente, através do transporte de metabólitos entre as organelas e das reações de regeneração do RuBP no ciclo de Calvin, que precisam compensar a perda de carbono. A amônia liberada na mitocôndria deve ser reassimilada no cloroplasto através do ciclo glutamina sintetase/glutamato sintase (GS/GOGAT), um processo que também consome ATP e redutores (Keys *et al.*, 1978).

A complexa interação entre cloroplastos, peroxissomos e mitocôndrias na fotorrespiração demonstra a natureza compartimentalizada do metabolismo vegetal e a necessidade de um eficiente sistema de transporte de metabólitos através das membranas dessas organelas. A compreensão detalhada de cada etapa enzimática e dos transportadores envolvidos é fundamental para identificar potenciais alvos para a manipulação biotecnológica visando a redução das perdas de carbono e o aumento da eficiência fotossintética.

2. IMPACTO DA FOTORRESPIRAÇÃO NA FIXAÇÃO DE CARBONO E EFICIÊNCIA FOTOSSINTÉTICA

A fotorrespiração representa uma via metabólica que, intrinsecamente, diminui a eficiência da fotossíntese em plantas C₃. A razão primária para essa redução reside na competição direta entre o CO₂ e o O₂ pelo sítio ativo da RuBisCO. A afinidade da RuBisCO pelo CO₂ é significativamente maior do que pelo O₂, com a relação de especificidade (V_{cKo}/V_{oKc}) variando entre espécies e com a temperatura, mas geralmente situando-se em torno de 80 a 100 a 25°C (Ehleringer e Monson, 1993). No entanto, a concentração atmosférica de O₂ (aproximadamente 21%) é muito maior do que a concentração de CO₂ (atualmente em torno de 0,04% ou 400 ppm), o que faz com que a reação de oxigenação ocorra em taxas consideráveis.

Estimativas indicam que, em condições atmosféricas atuais e temperaturas moderadas, a fotorrespiração pode reduzir a fixação líquida de carbono em plantas C₃ em cerca de 20-30% (Sharkey, 1988). Em temperaturas mais elevadas, a solubilidade do CO₂ na água diminui mais rapidamente do que a do O₂, e a especificidade da RuBisCO para o CO₂ também tende a diminuir, exacerbando as taxas de fotorrespiração e, consequentemente, as perdas de carbono fixado.

Estudos quantitativos têm demonstrado o impacto negativo da fotorrespiração na biomassa e na produtividade de diversas culturas C3. Por exemplo, em experimentos onde a concentração de CO₂ foi artificialmente aumentada para suprimir a fotorrespiração (condições de CO₂ enriquecido), observou-se um aumento significativo na taxa de crescimento e no rendimento de culturas como trigo, arroz e soja (Kimball, 1983; Leakey *et al.*, 2009). Esses estudos fornecem evidências diretas do potencial de aumento da produtividade que poderia ser alcançado se a fotorrespiração fosse mitigada.

Além da perda direta de carbono fixado, a fotorrespiração também acarreta um custo energético para a planta. A recuperação do carbono perdido na via fotorrespiratória requer o consumo de ATP e NADPH, que poderiam, de outra forma, ser utilizados para a fixação de mais CO₂ e para outras vias metabólicas essenciais para o crescimento e desenvolvimento da planta (Nunes-Nesi *et al.*, 2013). Esse custo energético adicional contribui para a redução da eficiência líquida da fotossíntese, definida como a quantidade de carbono fixado por unidade de energia luminosa absorvida.

Em contraste, as plantas C4 e CAM desenvolveram mecanismos eficientes para concentrar o CO₂ ao redor da RuBisCO nas células do feixe vascular (plantas C4) ou durante a noite (plantas CAM), minimizando a ocorrência da reação de oxigenação e, conseqüentemente, as perdas por fotorrespiração. Como resultado, essas plantas geralmente exibem taxas de fotossíntese líquida mais elevadas e maior eficiência no uso da água em comparação com as plantas C3, especialmente em ambientes quentes e com alta irradiância (Hatch, 1987; Osmond, 1978).

Dados comparativos entre plantas C3 e C4 cultivadas sob as mesmas condições ambientais frequentemente mostram que as plantas C4 apresentam uma taxa de crescimento e uma produção de biomassa significativamente maiores, em parte devido à supressão da fotorrespiração. Por exemplo, em regiões áridas e semiáridas, culturas C4 como o milho e a cana-de-açúcar geralmente superam em produtividade as culturas C3 como o trigo e o arroz.

Em resumo, a fotorrespiração impõe uma penalidade significativa à eficiência fotossintética e à produtividade das plantas C3, resultando em perdas substanciais de carbono fixado e em um aumento do gasto energético. A compreensão da magnitude dessas perdas sob diferentes condições ambientais é crucial para avaliar o potencial de estratégias que visam reduzir a fotorrespiração e otimizar a produção vegetal.

4. FATORES AMBIENTAIS QUE INFLUENCIAM A TAXA DE FOTORRESPIRAÇÃO

A taxa de fotorrespiração em plantas é altamente sensível a diversas condições ambientais, sendo a concentração de dióxido de carbono (CO₂) e oxigênio (O₂), a temperatura e a disponibilidade de água os fatores mais proeminentes.

A concentração de CO₂ e O₂, como mencionado anteriormente, a RuBisCO catalisa tanto a carboxilação quanto a oxigenação do RuBP, e a proporção entre essas duas reações é diretamente influenciada pelas concentrações relativas de CO₂ e O₂ no estroma do cloroplasto. Uma maior concentração de O₂ em relação ao CO₂ favorece a reação de oxigenação, aumentando a taxa de fotorrespiração. Por outro lado, um aumento na concentração de CO₂ tende a suprimir a fotorrespiração, pois aumenta a probabilidade de a RuBisCO se ligar ao CO₂ em vez do O₂. A razão entre a carboxilação e a oxigenação pode ser expressa pela seguinte relação simplificada (Farquhar, von Caemmerer, & Berry, 1980):

$$V_o/V_c = V_{o\max}K_c[O_2]/V_{c\max}K_o[CO_2]$$

Onde V_c e V_o são as taxas de carboxilação e oxigenação, respectivamente, V_{cmax} e V_omax são as taxas máximas das respectivas reações, e K_c e K_o são as constantes de Michaelis-Menten para CO₂ e O₂. Essa relação demonstra claramente a competição direta entre os dois gases pelo sítio ativo da RuBisCO.

A temperatura exerce uma influência significativa sobre a fotorrespiração de diversas maneiras. Primeiramente, a solubilidade dos gases na fase líquida dentro da folha (onde a RuBisCO está ativa) é afetada pela temperatura. O CO₂ se torna menos solúvel em temperaturas mais altas do que o O₂, o que aumenta a razão [O₂]/[CO₂] no sítio de carboxilação, favorecendo a fotorrespiração. Em segundo lugar, a especificidade da RuBisCO para o CO₂ em relação ao O₂ diminui com o aumento da temperatura (Jordan & Ogren, 1984). Isso significa que, em temperaturas mais elevadas, a RuBisCO tem uma maior probabilidade de se ligar ao O₂, mesmo que a razão [O₂]/[CO₂] permaneça constante. Estudos têm mostrado um aumento significativo nas taxas de fotorrespiração em plantas C₃ sob condições de alta temperatura, o que contribui para a redução da fotossíntese líquida, especialmente em dias quentes e ensolarados.

O estresse hídrico pode indiretamente influenciar a fotorrespiração. Em condições de déficit hídrico, as plantas tendem a fechar seus estômatos para reduzir a perda de água por transpiração. O fechamento estomático limita a entrada de CO₂ na folha, diminuindo a concentração de CO₂ no espaço intercelular e, conseqüentemente, no estroma do cloroplasto. Ao mesmo tempo, a

concentração de O_2 dentro da folha permanece relativamente inalterada, resultando em uma menor razão $[CO_2]/[O_2]$ e, portanto, em um aumento da taxa de fotorrespiração em relação à fotossíntese (Cornic, 2000). Além disso, o estresse hídrico pode afetar a atividade de enzimas envolvidas no ciclo de Calvin e na fotorrespiração, embora os efeitos diretos na RuBisCO sejam menos pronunciados.

Segundo este autor, embora a fotorrespiração seja um processo dependente da luz (pois utiliza o RuBP gerado durante as reações luminosas da fotossíntese), a intensidade luminosa em si não afeta diretamente a especificidade da RuBisCO. No entanto, em condições de alta intensidade luminosa e saturação de luz para a fotossíntese, a demanda por CO_2 para a carboxilação pode ser alta. Se a disponibilidade de CO_2 for limitante (por exemplo, devido ao fechamento estomático), a proporção de oxigenação da RuBP pode aumentar, elevando a taxa de fotorrespiração.

Em resumo, a taxa de fotorrespiração é um processo dinâmico que responde continuamente às flutuações nas condições ambientais. A interação complexa entre a concentração de CO_2 e O_2 , a temperatura e a disponibilidade de água desempenha um papel crucial na determinação da magnitude das perdas de carbono devido à fotorrespiração em plantas C_3 . Compreender essas interações é fundamental para prever o impacto das mudanças climáticas (como o aumento das temperaturas e a maior frequência de secas) na produtividade agrícola e nos ecossistemas naturais.

4. MECANISMOS DE MINIMIZAÇÃO DA FOTORRESPIRAÇÃO EM PLANTAS C_4 E CAM

Ao longo da evolução, certas linhagens de plantas desenvolveram adaptações bioquímicas e anatômicas notáveis que lhes permitem concentrar o dióxido de carbono (CO_2) ao redor da RuBisCO, efetivamente suprimindo a reação de oxigenação e, conseqüentemente, a fotorrespiração. Os dois principais mecanismos que conferem essa vantagem são a via C_4 fotossintética e o metabolismo ácido das crassuláceas (CAM).

As plantas C_4 , que incluem culturas importantes como o milho, a cana-de-açúcar e o sorgo, possuem uma anatomia foliar especializada conhecida como anatomia de Kranz. Nessa anatomia, as células do mesofilo, onde a absorção de luz e a fixação inicial de carbono ocorrem, circundam um anel de células do feixe vascular, onde o ciclo de Calvin é predominantemente realizado.

O processo C_4 se inicia nas células do mesofilo com a carboxilação do fosfoenolpiruvato (PEP) pela enzima PEP carboxilase, que possui uma afinidade muito alta pelo bicarbonato (HCO_3^-). Essa reação forma um composto de quatro carbonos, tipicamente o oxaloacetato, que é rapidamente convertido

em malato ou aspartato. Esses ácidos de quatro carbonos são então transportados para as células do feixe vascular.

Nas células do feixe vascular, o malato ou o aspartato são descarboxilados, liberando CO₂ em altas concentrações ao redor da RuBisCO, que está confinada aos cloroplastos dessas células. Essa alta concentração de CO₂ satura a RuBisCO, favorecendo fortemente a carboxilação do RuBP e minimizando a oxigenação. O piruvato (um composto de três carbonos) resultante da descarboxilação do malato retorna às células do mesofilo, onde é fosforilado pela piruvato fosfato diquinase (PPDK), utilizando ATP e Pi, para regenerar o PEP, completando o ciclo C₄ (Hatch, 1987).

A "bomba de CO₂" C₄, portanto, concentra o CO₂ nas células do feixe vascular, criando um ambiente onde a razão [CO₂]/[O₂] é significativamente maior do que na atmosfera. Isso permite que a RuBisCO opere em condições quase saturadas de CO₂, virtualmente eliminando a fotorrespiração e aumentando a eficiência da fixação de carbono, especialmente em ambientes quentes, com alta irradiância e baixa disponibilidade de água, onde os estômatos podem estar parcialmente fechados. Estudos comparativos mostram que as plantas C₄ podem apresentar taxas de fotossíntese líquida até duas vezes maiores que as plantas C₃ sob essas condições.

As plantas com metabolismo ácido das crassuláceas (CAM), típicas de ambientes áridos e semiáridos (como cactos e orquídeas epífitas), também desenvolveram um mecanismo para concentrar CO₂, mas, diferentemente das plantas C₄, a separação da fixação inicial de carbono e do ciclo de Calvin ocorre temporalmente, em vez de espacialmente.

Durante a noite, quando as temperaturas são mais baixas e a perda de água por transpiração é minimizada, as plantas CAM abrem seus estômatos e fixam o CO₂ atmosférico utilizando a PEP carboxilase, formando oxaloacetato que é então convertido em malato e armazenado em grandes vacúolos na forma de ácido málico. Essa acidificação noturna dá origem ao nome do metabolismo.

Durante o dia, com os estômatos fechados para conservar água, o malato armazenado é descarboxilado no citosol das células do mesofilo, liberando altas concentrações de CO₂ dentro da célula. Esse CO₂ é então fixado pela RuBisCO através do ciclo de Calvin nos cloroplastos. A alta concentração de CO₂ criada pela descarboxilação do malato satura a RuBisCO, suprimindo efetivamente a fotorrespiração, mesmo com os estômatos fechados. O piruvato resultante da descarboxilação do malato retorna ao cloroplasto e é convertido em PEP, utilizando ATP e Pi, para ser usado na fixação noturna de CO₂ (Osmond, 1978).

As plantas CAM exibem uma notável eficiência no uso da água, pois a maior parte da fixação de carbono ocorre durante a noite, quando a demanda evaporativa é menor. Embora suas taxas de crescimento geralmente sejam mais lentas do que as das plantas C3 e C4, o mecanismo CAM lhes permite sobreviver e prosperar em ambientes extremamente secos onde outras plantas teriam dificuldades.

Em resumo, as plantas C4 e CAM representam exemplos notáveis de adaptação evolutiva para superar a limitação imposta pela fotorrespiração em ambientes específicos. Ao concentrarem o CO₂ ao redor da RuBisCO através de mecanismos espaciais (C4) ou temporais (CAM), essas plantas conseguem aumentar significativamente a eficiência da fixação de carbono e, em muitos casos, sua produtividade em comparação com as plantas C3 nos seus respectivos habitats.

5. ESTRATÉGIAS BIOTECNOLÓGICAS PARA REDUZIR A FOTORRESPIRAÇÃO E AUMENTAR A PRODUTIVIDADE

O reconhecimento do impacto negativo da fotorrespiração na produtividade agrícola tem impulsionado a pesquisa em biotecnologia para desenvolver estratégias que possam mitigar esse processo ineficiente. Diversas abordagens estão sendo exploradas, visando modificar a enzima RuBisCO, introduzir vias metabólicas alternativas ou otimizar as enzimas do ciclo da fotorrespiração.

Uma das estratégias mais diretas é tentar alterar as propriedades da própria RuBisCO para aumentar sua especificidade pelo CO₂ em relação ao O₂. A RuBisCO das plantas superiores evoluiu de formas encontradas em bactérias fotossintéticas, que geralmente exibem maior especificidade pelo CO₂. Esforços têm sido direcionados para identificar e introduzir genes de RuBisCO de organismos com maior especificidade em plantas C3, ou para modificar a enzima endógena através de mutagênese dirigida ou evolução dirigida.

Embora progressos tenham sido feitos na caracterização de RuBisCOs com maior especificidade em outros organismos, a introdução e o funcionamento eficiente dessas enzimas em plantas superiores têm se mostrado desafiadores, muitas vezes devido a problemas de montagem e integração com outras proteínas do cloroplasto (Whitney *et al.*, 2011). No entanto, pesquisas contínuas utilizando técnicas avançadas de biologia molecular e genômica comparativa oferecem a promessa de superar esses obstáculos.

Outra abordagem promissora é a introdução de vias metabólicas que possam concentrar CO₂ ao redor da RuBisCO nas células do mesófilo das plantas C3, de forma análoga ao que ocorre naturalmente nas

plantas C4. Uma estratégia nesse sentido envolve a engenharia de plantas C3 para expressar componentes da via C4, como a PEP carboxilase e as enzimas associadas. Embora a implementação completa da anatomia de Kranz em plantas C3 seja complexa, a introdução de certas etapas da via C4 no mesofilo demonstrou potencial para aumentar a concentração local de CO₂ e melhorar a eficiência fotossintética em algumas espécies.

Além da via C4, outras vias de fixação de carbono encontradas em micro-organismos fotossintéticos, como o ciclo de carbono redutivo (rCET) ou a via 3-hidroxipropionato/malil-CoA, também estão sendo investigadas como potenciais alternativas ou complementos ao ciclo de Calvin em plantas superiores (Leegood, 2013). A engenharia dessas vias complexas em plantas representa um desafio significativo, mas o potencial para aumentar drasticamente a eficiência da fixação de carbono justifica o esforço de pesquisa.

Em vez de eliminar a fotorrespiração, outra estratégia é tentar otimizar as enzimas envolvidas no ciclo fotorrespiratório para recuperar o carbono perdido de forma mais eficiente e com menor custo energético. Por exemplo, a manipulação da atividade das aminotransferases, da glicina descarboxilase ou da serina hidroximetiltransferase poderia potencialmente reduzir a perda de CO₂ ou o consumo de ATP e NADPH associado à via.

Estudos têm explorado a superexpressão ou a modificação de enzimas específicas da fotorrespiração para avaliar seus efeitos na fotossíntese e no crescimento das plantas. Algumas dessas modificações demonstraram melhorias na eficiência fotossintética em condições específicas, sugerindo que a otimização da via fotorrespiratória pode ser uma estratégia viável para aumentar a produtividade (Tsuji *et al.*, 2011).

O futuro da engenharia para reduzir a fotorrespiração provavelmente envolverá abordagens combinadas, utilizando múltiplas estratégias simultaneamente para obter efeitos sinérgicos. Além disso, o desenvolvimento de novas ferramentas biotecnológicas, como a edição de genes com CRISPR-Cas9, oferece a precisão necessária para realizar modificações complexas no genoma das plantas, abrindo novas avenidas para a manipulação de vias metabólicas complexas como a fotorrespiração (Jinek *et al.*, 2012).

Em resumo, a biotecnologia oferece um conjunto de ferramentas promissoras para enfrentar o desafio da fotorrespiração e aumentar a produtividade das culturas agrícolas. Embora a tradução de descobertas de laboratório em soluções aplicáveis no campo ainda apresente desafios significativos, o progresso contínuo na engenharia da RuBisCO, na introdução de vias alternativas de fixação de

carbono e na otimização do ciclo fotorrespiratório sinaliza um futuro com potencial para culturas mais eficientes e resilientes.

CONCLUSÃO

A fotorrespiração emerge como um processo metabólico inevitável em plantas C3, intrinsecamente ligado à atividade da enzima RuBisCO. Sua competição com a fixação de CO₂ resulta em perdas significativas de carbono fixado e em um aumento do gasto energético, impactando negativamente a eficiência fotossintética e, conseqüentemente, a produtividade vegetal, especialmente sob condições ambientais de alta temperatura e baixa concentração de CO₂. A compreensão detalhada da bioquímica da fotorrespiração, desde sua iniciação nos cloroplastos até a complexa interação entre peroxissomos e mitocôndrias, revela a intrincada maquinaria celular envolvida na tentativa de recuperar parte do carbono perdido. Os fatores ambientais, como a razão [CO₂]/[O₂], a temperatura e a disponibilidade hídrica, modulam significativamente a taxa de fotorrespiração, destacando a sensibilidade desse processo às mudanças no ambiente.

Em contraste, as plantas C4 e CAM desenvolveram estratégias evolutivas notáveis para minimizar a fotorrespiração através da concentração de CO₂ ao redor da RuBisCO, seja por separação espacial ou temporal da fixação primária de carbono e do ciclo de Calvin. A alta eficiência fotossintética e o uso otimizado da água conferidos por esses mecanismos explicam o sucesso ecológico e agrônomo dessas plantas em ambientes específicos. A busca por soluções para mitigar a fotorrespiração em plantas C3 tem impulsionado o desenvolvimento de diversas estratégias biotecnológicas, desde a engenharia da RuBisCO e a introdução de vias alternativas de fixação de carbono até a otimização das enzimas do ciclo fotorrespiratório. Embora desafios persistam na tradução dessas abordagens para aplicações em larga escala, o potencial para aumentar significativamente a produtividade agrícola em um cenário de crescente demanda global por alimentos justifica o investimento contínuo nessa área de pesquisa.

REFERÊNCIAS

- BOWES, G.; OGREN, W. L.; HAGEMAN, R. H. Phosphoglycolate: a substrate for a specific phosphatase in spinach leaf chloroplasts. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, v. 45, n. 3, p. 716-722, 1971.
- CORNIC, G. Drought stress and high light effects on leaf photosynthesis. *Plant Physiology and Biochemistry*, v. 38, n. 9, p. 669-676, 2000.
- DOUCE, R.; JOYARD, J. Biochemistry and function of the plastid envelope. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, v. 47, p. 1-45, 1996.
- EHLERINGER, J. R.; MONSON, R. K. C3 and C4 photosynthesis. New York: Chapman and Hall, 1993.
- FARQUHAR, G. D.; VON CAEMMERER, S.; BERRY, J. A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C3 species. *Planta*, v. 149, n. 1, p. 78-90, 1980.
- FOYER, C. H.; NOCTOR, G. Oxygen processing in photosynthesis: regulation and signaling. *New Phytologist*, v. 146, n. 3, p. 359-388, 2000.
- HATCH, M. D. C4 photosynthesis: a unique blend of modified biochemistry, anatomy and ultrastructure. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics*, v. 895, n. 2, p. 81-106, 1987.
- HELDT, H. W.; PIECHULLA, B. *Plant biochemistry*. 4. ed. Academic Press, 2011.
- JINEK, M. et al. A programmable dual-RNA-guided DNA endonuclease in adaptive bacterial immunity. *Science*, v. 337, n. 6096, p. 816-821, 2012.
- JORDAN, D. B.; OGREN, W. L. The relationship between species variation in Km(CO₂) and the carboxylation/oxygenation specificity of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. *Planta*, v. 161, n. 4, p. 308-313, 1984.
- KEYS, A. J.; BIRD, I. F.; CORNELIUS, M. J.; LEA, P. J.; MIFLIN, B. J. Photorespiratory nitrogen cycle. *Nature*, v. 275, n. 5682, p. 741-743, 1978.
- KIMBALL, B. A. Carbon dioxide and agricultural yield: an assemblage and analysis of 430 prior observations. *Agronomy Journal*, v. 75, n. 5, p. 779-788, 1983.
- LEAKEY, A. D. B. et al. Elevated CO₂ effects on plant carbon, nitrogen, and water relations: six meta-analyses. *Global Change Biology*, v. 15, n. 10, p. 2393-2417, 2009.
- LEEGOOD, Richard C. Strategies for engineering C4 photosynthesis. *Journal of plant physiology*, v. 170, n. 4, p. 378-388, 2013.
- NUNES-NESI, A.; FERNIE, A. R.; STITT, M.; SWEETLOVE, L. J. Metabolic regulation of carbon assimilation in plants. *Annual Review of Plant Biology*, v. 64, p. 379-407, 2013.
- OSMOND, C. B. Crassulacean acid metabolism: a curiosity of plant metabolism? *Annual Review of Plant Physiology*, v. 29, n. 1, p. 379-414, 1978.

SHARKEY, T. D. Photosynthesis under natural conditions. *Plant, Cell & Environment*, v. 11, n. 9, p. 721-726, 1988.

TOLBERT, N. E. Microbodies—peroxisomes and glyoxysomes. *Annual Review of Plant Physiology*, v. 22, n. 1, p. 45-74, 1971.

TSUJI, H. et al. Enhanced photosynthetic CO₂ assimilation via manipulation of the photorespiratory pathway in a C₃ plant. *Plant Physiology*, v. 155, n. 4, p. 1978-1990, 2011.

WHITNEY, S. M. et al. Improving photosynthesis through targeted engineering of Rubisco. *Plant Biotechnology Journal*, v. 9, n. 9, p. 1103-1118, 2011.

METABOLISMO DE COMPOSTOS FENÓLICOS EM RESPOSTA AO ESTRESSE AMBIENTAL

Resumo: Os compostos fenólicos são metabólitos secundários amplamente distribuídos no reino vegetal, reconhecidos por seu papel crucial na defesa contra estresses bióticos e abióticos. Sua biossíntese é induzida em resposta a condições adversas, como radiação UV, déficit hídrico, salinidade e ataque de patógenos. O presente capítulo aborda os principais aspectos do metabolismo de compostos fenólicos em plantas submetidas a estresses ambientais, destacando a diversidade estrutural desses metabólitos, as vias biossintéticas envolvidas, os mecanismos de regulação e os efeitos fisiológicos associados. A compreensão desses processos é fundamental para a biotecnologia vegetal e o melhoramento genético de culturas mais resistentes. A pesquisa foi realizada com base em literatura científica indexada em bases como plataformas Google Acadêmico, PubMed, Connected Papers e Research Rabbit, com critérios de inclusão específicos. Esta revisão tem como objetivo apresentar um panorama atualizado sobre o tema e discutir a relevância dos compostos fenólicos em resposta ao estresse.

Palavras-chave: Defesa vegetal, Estresse abiótico, Metabólitos secundários, Sinalização.

INTRODUÇÃO

As plantas são organismos autotróficos e sésseis, o que significa que não podem se mover para escapar de condições adversas do ambiente. Em vez disso, desenvolveram, ao longo da evolução, estratégias altamente especializadas para perceber, responder e se adaptar a diversas formas de estresse ambiental, tanto de origem abiótica (como radiação ultravioleta, seca, salinidade, temperatura extrema, metais pesados) quanto biótica (como ataques de patógenos e herbívoros). Um dos principais mecanismos dessas respostas adaptativas é o aumento da produção de metabólitos secundários, entre os quais os compostos fenólicos se destacam por sua ubiquidade, diversidade e relevância funcional (Dresselhaus e Hückelhoven, 2018).

Os compostos fenólicos são uma ampla classe de substâncias químicas derivadas principalmente da via do ácido chiquímico e da rota dos fenilpropanoides, caracterizados estruturalmente pela presença de um ou mais grupos hidroxila ligados a anéis aromáticos. Representam um dos maiores grupos de metabólitos secundários nas plantas, com mais de 8.000 compostos já identificados, e incluem subclasses como ácidos fenólicos, flavonoides, taninos, stilbenos, ligninas e cumarininas (Misra *et al.*, 2023).

Esses compostos não são essenciais para o crescimento básico da planta, mas desempenham funções cruciais na defesa contra estresses ambientais, na reprodução, na comunicação interespecíes, na estrutura da parede celular e na modulação do crescimento e desenvolvimento. Sua produção pode ser constitutiva ou induzida, sendo altamente influenciada pelas condições ambientais. Em cenários de estresse, há uma clara reprogramação do metabolismo primário para favorecer o metabolismo secundário, com aumento significativo da atividade de enzimas como a fenilalanina amônia-liase (PAL), que inicia a biossíntese de muitos fenólicos (Ncube e Van Staden, 2015).

A presença de compostos fenólicos nas plantas atua como linha de defesa química frente aos estresses ambientais. Eles possuem propriedades antioxidantes, quelantes, antimicrobianas e alelopáticas. Em estresses abióticos, como a exposição à radiação UV-B, flavonoides funcionam como filtros solares naturais, absorvendo radiação e prevenindo danos ao DNA, proteínas e membranas celulares. Já em estresses bióticos, fenólicos como taninos e fitoalexinas são sintetizados em resposta ao ataque de microrganismos patogênicos ou de herbívoros, interferindo em sua alimentação, crescimento ou capacidade de colonização (Saini *et al.*, 2024).

Além disso, os fenólicos têm importante papel sinalizador, participando de rotas de defesa reguladas por hormônios vegetais como o ácido salicílico (SA), jasmonato (JA) e etileno (ET). Essas vias regulatórias controlam a expressão de genes relacionados à produção e modificação dos compostos fenólicos, coordenando respostas locais e sistêmicas de defesa. A produção desses metabólitos é frequentemente acompanhada por modificações epigenéticas e regulação pós-transcricional, permitindo uma resposta mais rápida e eficiente em exposições subsequentes ao mesmo tipo de estresse (Chakraborty *et al.*, 2021).

Do ponto de vista agrônomo e biotecnológico, o conhecimento sobre a biossíntese e função dos fenólicos tem despertado crescente interesse. A manipulação dessas vias metabólicas, por meio de melhoramento genético tem sido explorada para aumentar a resistência de culturas agrícolas ao estresse, reduzir o uso de defensivos químicos, e ainda melhorar o valor nutricional e funcional de alimentos vegetais. Compostos fenólicos como quercetina, ácido ferúlico e resveratrol também têm sido estudados por seus potenciais efeitos benéficos à saúde humana, incluindo ação antioxidante, anti-inflamatória e anticancerígena, o que impulsiona sua valorização tanto na indústria alimentícia quanto farmacêutica (Sharma *et al.*, 2019).

Estudos recentes demonstram que os compostos fenólicos são cruciais na modulação das respostas ao estresse abiótico, incluindo seca, salinidade, exposição a metais pesados e radiação UV, além de atuarem em processos antioxidantes, osmoprotetores e sinalizadores (Chakraborty *et al.*, 2021). No entanto, apesar da ampla caracterização estrutural de muitos fenólicos, a dinâmica da sua biossíntese, regulação e funcionalidade sob diferentes contextos ambientais ainda não está completamente elucidada para a maioria das espécies vegetais, especialmente aquelas de interesse ecológico ou agrônomo. Essa lacuna se agrava quando consideramos que as respostas metabólicas ao estresse são frequentemente específicas de espécie, de órgão e do tipo de estressor.

Dessa forma, o presente capítulo se justifica por abordar um tema multidisciplinar, atual e estratégico, com impactos diretos em áreas como a biotecnologia vegetal, a segurança alimentar, a saúde humana e a conservação ambiental. Ao integrar conceitos de fisiologia vegetal, bioquímica, ecologia e ciência de alimentos, o estudo do metabolismo de compostos fenólicos em resposta ao estresse ambiental oferece uma rica perspectiva para compreender como as plantas enfrentam as adversidades do mundo moderno e como o conhecimento gerado pode ser aplicado em prol de um futuro mais sustentável.

O objetivo deste capítulo é revisar a literatura científica sobre o metabolismo de compostos fenólicos em plantas, com ênfase em como esses metabólitos são sintetizados, regulados e acumulados em resposta a diferentes tipos de estresse ambiental. A proposta é reunir e discutir os principais conhecimentos atuais, destacando sua importância na adaptação das plantas, seu papel ecológico e suas possíveis aplicações em contextos agrícolas e biotecnológicos.

2. MATERIAL E MÉTODOS

Foi realizado um levantamento bibliográfico sobre o metabolismo de compostos fenólicos em resposta ao estresse ambiental em plantas, utilizando as plataformas Google Acadêmico, PubMed, Connected Papers e Research Rabbit.

Foram utilizadas como palavras-chave os termos: “Metabolismo de compostos fenólicos em plantas”, “Compostos fenólicos e estresse ambiental”, “Estresse abiótico em plantas”, “Estresse biótico em plantas”, “Via dos fenilpropanóides”, entre outras combinações relacionadas ao tema. A busca resultou em aproximadamente 3.200 publicações.

Foram adotados como critérios de inclusão: textos publicados nos últimos 10 anos, em formato de artigos de revistas indexadas, livros ou capítulos de livros, com conteúdo diretamente relacionado ao tema proposto. O critério de exclusão aplicado foi: textos não disponíveis em Língua Portuguesa ou Inglesa e materiais sem revisão por pares ou sem acesso ao conteúdo completo.

Após a aplicação dos critérios, foram selecionados 94 trabalhos relevantes, os quais foram lidos integralmente. Dentre esses, foram utilizados 11 textos como base para a construção do presente capítulo, por apresentarem conteúdo consistente e atualizado sobre a temática.

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1 VIAS DE BIOSÍNTESE DE COMPOSTOS FENÓLICOS

A biossíntese de compostos fenólicos em plantas é fundamental para a defesa contra estresses ambientais e interações bióticas. A principal via biossintética dos compostos fenólicos segue a rota do fenilpropanoide, que se inicia com o aminoácido fenilalanina, derivando em diversos tipos de fenólicos com diferentes funções fisiológicas. A conversão da fenilalanina em ácido cinâmico, catalisada pela enzima fenilalanina amônia-liase (PAL), é a etapa limitante dessa via (Rao e Zheng, 2025).

A partir do ácido cinâmico, ocorrem reações subsequentes que conduzem à formação de compostos fenólicos como flavonoides, ligninas, taninos e outros. A enzima cinnamate-4-hydroxylase (C4H) converte o ácido cinâmico em ácido p-cumárico, que é a base para muitas outras moléculas fenólicas (Rao e Zheng, 2025). A 4-coumarate-CoA ligase (4CL) e a chalcone synthase (CHS) desempenham papéis essenciais na formação de flavonoides e outros metabolitos importantes para a defesa contra estresses.

A regulação da biossíntese de compostos fenólicos é complexa, envolvendo não apenas fatores ambientais, mas também sinais hormonais. Em condições de estresse, como seca ou radiação UV, há uma ativação dessas vias através de auxinas, giberelinas,

citocininas e ácido abscísico (ABA). A sinalização por ácido salicílico (SA) e ácido jasmonato (JA) também regula a produção de fenólicos em resposta a patógenos ou herbívoros (Kuljarusnont *et al.*, 2024). Esses hormônios ajustam a atividade das enzimas-chave, modulando a resposta das plantas às condições adversas.

A ativação das vias de biossíntese de compostos fenólicos, em particular na presença de estresse, demonstra a flexibilidade das plantas em adaptar seu metabolismo secundário. A regulação hormonal, como demonstrado por Rao e Zheng, 2025, mostra que, em condições de salinidade, a produção de flavonoides é intensificada devido à ação do JA, indicando sua função protetora contra o estresse osmótico. No entanto, a complexidade dessa regulação ainda é um campo de intenso estudo, especialmente a interação entre diferentes hormônios e fatores ambientais.

3.2 ESTRESSE ABIÓTICO E ACÚMULO DE FENÓLICOS

O estresse abiótico, que inclui fatores como radiação UV, seca, salinidade, metais pesados e temperaturas extremas, é um dos principais desencadeadores da biossíntese e acumulação de compostos fenólicos em plantas. Esses compostos têm uma variedade de funções, incluindo proteção contra danos oxidativos, manutenção da integridade celular e adaptação ao estresse.

A radiação ultravioleta (UV) é um estressor abiótico importante que induz a síntese de flavonoides, como a quercetina e a kaempferol, que atuam como filtros solares naturais. Esses flavonoides absorvem radiação UV, protegendo as células vegetais de danos ao DNA e à membrana celular (Rao e Zheng, 2025).

A seca e a salinidade induzem a síntese de compostos fenólicos, especialmente flavonoides e taninos, que atuam como antioxidantes e osmoprotetores. Estes compostos ajudam a minimizar os danos

causados pelo estresse hídrico, neutralizando os radicais livres gerados e mantendo a estrutura celular intacta (Zhang *et al.*, 2025).

Em condições de temperaturas extremas (altas ou baixas), há alterações na composição e no perfil de taninos e ligninas nas plantas. Esses compostos são fundamentais para a resistência mecânica das células e para a manutenção da integridade estrutural em condições de estresse térmico (Rao e Zheng, 2025).

A produção de compostos fenólicos em resposta a estresses abióticos é uma adaptação fundamental para a sobrevivência das plantas em ambientes hostis. Além disso, a interação entre estresses abióticos e a produção de fenólicos ainda é um campo em expansão, especialmente no contexto de mudanças climáticas, onde múltiplos estressores podem atuar simultaneamente (Zhang *et al.*, 2025).

3.3. ESTRESSE BIÓTICO E RESPOSTA FENÓLICA

As plantas enfrentam diversos desafios bióticos, como ataques de patógenos (fungos, bactérias, vírus), herbivoria por insetos e interações com outros organismos. Como resposta, as plantas ativam suas defesas, muitas vezes por meio da produção de compostos fenólicos, que desempenham papéis essenciais na resistência a esses ataques. A biossíntese de fenólicos em resposta ao estresse biótico é complexa e envolve a ativação de vias de sinalização específicas, como os caminhos mediado por ácido salicílico (SA) e ácido jasmonato (JA), que regulam a produção desses compostos em diferentes tipos de estresse.

Em resposta a infecções patogênicas, as plantas produzem fitoalexinas, que são compostos fenólicos que atuam como antimicrobianos, onde desempenham um papel crucial na defesa das plantas contra fungos e bactérias patogênicas. A lignificação das paredes celulares, promovida pela biossíntese de ligninas (um tipo de composto fenólico), também é um mecanismo importante de defesa, tornando as células mais rígidas e menos acessíveis aos patógenos (Misra *et al.*, 2023).

Durante o ataque de herbívoros, as plantas aumentam a produção de taninos, que são compostos fenólicos com propriedades antinutricionais. Estes compostos não apenas dificultam a digestão por herbívoros, mas também atuam como agentes de defesa ao inibir a herbivoria. Além disso, os compostos amargos produzidos pelas plantas em resposta ao ataque de herbívoros alteram o sabor das folhas e flores, tornando-os menos atraentes para os animais (Ramaroson *et al.*, 2022).

A sinalização mediada por ácido salicílico (SA) e ácido jasmonato (JA) é crucial na defesa contra estresses bióticos. O SA está principalmente envolvido na defesa contra patógenos de natureza

biótica, como bactérias e fungos, enquanto o JA é mais relevante na defesa contra herbívoros. A produção de compostos fenólicos, como fitoalexinas, é regulada por esses sinais (Misra *et al.*, 2023).

As respostas das plantas ao estresse biótico envolvem uma ativação rápida e coordenada das vias de defesa, com destaque para a produção de compostos fenólicos. A regulação dessas vias por SA e JA é crucial para a coordenação de respostas específicas a diferentes tipos de estresse. No entanto, a interação entre essas duas vias hormonais, e como elas influenciam a produção de fenólicos, ainda é um campo que requer mais investigação. A compreensão dessas interações pode abrir novas possibilidades para o melhoramento genético de plantas com maior resistência biótica.

3.4. FATORES DE REGULAÇÃO DO METABOLISMO FENÓLICO

A regulação do metabolismo fenólico nas plantas é influenciada por diversos fatores internos e externos, incluindo hormônios vegetais, a transcrição de genes relacionados ao estresse, e mecanismos epigenéticos como microRNAs. Esses fatores de regulação permitem que as plantas ajustem a produção de compostos fenólicos de maneira eficiente, conforme o tipo e intensidade do estresse ambiental.

Os hormônios vegetais desempenham um papel crucial na regulação do metabolismo fenólico. Hormônios como auxinas, giberelinas, citocininas e ácido abscísico (ABA) são conhecidos por modular a produção de compostos fenólicos, regulando tanto a defesa contra estresses quanto os processos de crescimento e desenvolvimento (Yunlin *et al.*, 2024).

A ativação de fatores de transcrição específicos, como os fatores MYB, WRKY e AP2/ERF, é fundamental na regulação da expressão dos genes envolvidos na biossíntese de compostos fenólicos. Estes fatores ativam ou reprimem os genes que codificam enzimas chave, como a PAL, C4H, e CHS, dependendo do tipo de estresse (Yunlin *et al.*, 2024). Em condições de estresse, como seca ou salinidade, esses fatores de transcrição são ativados para aumentar a produção de fenólicos, promovendo a resistência das plantas.

Estudos recentes têm explorado o papel dos microRNAs (miRNAs) e da epigenética na regulação do metabolismo fenólico. Os miRNAs podem regular a expressão de genes envolvidos na biossíntese de compostos fenólicos, influenciando a resposta das plantas ao estresse. A metilação do DNA e outras modificações epigenéticas também desempenham um papel na modulação da expressão gênica, permitindo uma resposta flexível e adaptativa das plantas a mudanças ambientais (Zagoskina *et al.*, 2023).

A regulação do metabolismo fenólico é uma área dinâmica de pesquisa. Os hormônios vegetais, especialmente o ABA e as auxinas, têm um papel central na modulação da biossíntese de fenólicos durante o estresse. Além disso, a interação entre fatores de transcrição e miRNAs oferece uma camada adicional de complexidade na regulação dessa via metabólica.

3.5. APLICAÇÕES PRÁTICAS E POTENCIAIS BIOTECNOLÓGICOS

O metabolismo fenólico nas plantas não apenas contribui para sua sobrevivência em ambientes estressantes, mas também oferece várias oportunidades para aplicações biotecnológicas. Essas aplicações vão desde o melhoramento genético de plantas para aumentar sua resistência a estresses ambientais até a manipulação da produção de compostos fenólicos com potencial valor nutricional e farmacêutico.

Compreender os mecanismos de biossíntese de compostos fenólicos e os fatores de regulação associados oferece a possibilidade de melhorar geneticamente as plantas para tolerância ao estresse. O desenvolvimento de variedades de plantas que produzem mais compostos fenólicos, como fitoalexinas ou taninos, pode ser um avanço significativo na agricultura de precisão (Hartmann, 2004).

À medida que as mudanças climáticas impõem desafios significativos à agricultura, a manipulação do metabolismo fenólico pode ajudar as plantas a lidar com novos tipos de estresse, como variações extremas de temperatura ou secas prolongadas. O desenvolvimento de plantas mais resistentes, por meio do aumento da produção de compostos fenólicos, pode ser uma solução para garantir a segurança alimentar em um cenário de clima mais instável (Ramaroson *et al.*, 2022).

As aplicações biotecnológicas do metabolismo fenólico são vastas e estão em constante evolução. O melhoramento genético de plantas para aumentar a produção de compostos fenólicos é uma abordagem promissora para a agricultura do futuro, especialmente em um contexto de mudanças climáticas globais. A manipulação da biossíntese de fenólicos também pode ter impactos significativos na nutrição humana e na produção de alimentos funcionais.

4. CONCLUSÃO

Os compostos fenólicos desempenham um papel crucial na sobrevivência das plantas em ambientes adversos, atuando como defensores naturais contra estresses abióticos e bióticos. A capacidade das plantas de sintetizar e acumular esses compostos em resposta a diversos tipos de estresse demonstra a importância dos fenólicos não apenas para a defesa das plantas, mas também para a adaptação a

mudanças ambientais. A compreensão dos mecanismos que regulam a biossíntese e o acúmulo de fenólicos é essencial para a aplicação prática desses conhecimentos em estratégias de melhoramento genético e biotecnologia.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- CHAKRABORTY, S; et al. Estudos sobre o desenvolvimento reprodutivo e o hábito reprodutivo do bambu comercialmente importante *Bambusa tulda* Roxb. *Plants*. 2021, 10(11):2375. <https://doi.org/10.3390/plants10112375>
- DRESSELHAUS, T; HÜCKELHOVEN R. Respostas ao estresse biótico e abiótico em plantas cultivadas. *Agronomia*. 2018; 8(11):267. <https://doi.org/10.3390/agronomy8110267>
- KULJARUSNONT, S; et al. Flavonoides e outros compostos fenólicos para funções fisiológicas, delimitação de espécies vegetais e benefícios medicinais: uma visão promissora. *Moléculas*. 2024, 29(22):5351. <https://doi.org/10.3390/molecules29225351>
- MISRA, D; et al. Interações e funções regulatórias de fenólicos nonexo solo-planta-clima. *Agronomia*. 2023; 13(2):280. <https://doi.org/10.3390/agronomy13020280>
- NCUBE, B; VAN STADEN, J. Inclinação do metabolismo vegetal para melhorar a biossíntese de metabólitos e aumentar o benefício humano. *Moléculas*. 2015; 20(7):12698-12731. <https://doi.org/10.3390/molecules200712698>
- RAMAROSON, M.L; et al. Papel dos fenilpropanoides e flavonoides na resistência de plantas a pragas e doenças. *Moléculas*. 2022; 27(23):8371. <https://doi.org/10.3390/molecules27238371>
- RAO, M.J; ZHENG, B. O Papel dos Polifenóis na Tolerância ao Estresse Abiótico e suas Propriedades Antioxidantes para Eliminar Espécies Reativas de Oxigênio e Radicais Livres. *Antioxidantes*. 2025; 14(1):74. <https://doi.org/10.3390/antiox14010074>
- SAINI, N., et al. Exploring phenolic compounds as natural stress alleviators in plants—a comprehensive review. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 2024, 133, 102383. <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2024.102383>
- SHARMA, A; et al. Response of phenylpropanoid pathway and the role of polyphenols in plants under abiotic stress. *Molecules*, 2019 24(13), 2452. <https://doi.org/10.3390/molecules24132452>
- YUNLIN, Cao; et al. Regulação transcricional da biossíntese de flavonol em plantas, *Horticulture Research*, Volume 11, Edição 4, abril de 2024, uhae043, <https://doi.org/10.1093/hr/uhae043>
- ZAGOSKINA, N. V; et al. Polifenóis em Plantas: Estrutura, Biossíntese, Regulação do Estresse Abiótico e Aplicações Práticas (Revisão). *Revista Internacional de Ciências Moleculares*. 2023; 24(18):13874. <https://doi.org/10.3390/ijms241813874>

A IMPORTÂNCIA DO ÁCIDO SALICÍLICO PARA A CULTURA DE TECIDOS VEGETAIS

1. INTRODUÇÃO

A cultura de tecidos vegetais é uma área da Biotecnologia, que refere-se à prática de cultivar células, tecidos e órgãos vegetais em condições controladas (Rojas e Malosso, 2022). Este processo permite a regeneração de plantas completas a partir de células individuais, proporcionando um meio inovador para apropriação de características desejáveis e desenvolvimento de variedades mais resistentes (Malosso e Barbosa, 2023). A Biotecnologia, através da cultura de tecidos vegetais desempenha um papel crucial na pesquisa agrícola, permitindo a propagação de plantas de interesse e o estudo de diferentes aspectos do desenvolvimento vegetal (Semprebom, 2017). Nesse cenário, o ácido salicílico emerge como uma molécula-chave, desempenhando diversas funções que impactam significativamente o sucesso dessas culturas.

O ácido salicílico é um hormônio vegetal conhecido por sua atuação em respostas de defesa, e que também exerce influência vital sobre o crescimento e desenvolvimento das plantas cultivadas *in vitro* (Cabral e Odisi, 2023). Uma de suas principais funções reside na regulação hormonal, onde interage com outros hormônios, como auxinas e citocininas. Esse intercâmbio hormonal desempenha um papel crucial na determinação de padrões de crescimento, diferenciação celular e organogênese. Ainda segundo Cabral e Odisi, o ácido salicílico é reconhecido por sua participação ativa na resposta das plantas a estresses ambientais e ataques patogênicos. Em condições adversas, o ácido salicílico desencadeia uma cascata de eventos que fortalecem a planta, conferindo-lhe resistência a uma variedade de estresses (Barbosa *et al.*, 2019).

Segundo os mesmos autores, outra função é a capacidade do ácido salicílico em induzir a resistência sistêmica adquirida. Esse mecanismo de defesa, ativado pelo ácido salicílico, confere imunidade não apenas na área de aplicação, mas em toda a planta (Ribeiro *et al.*, 2023). Na cultura de tecidos, onde a propagação rápida é essencial, a indução de resistência sistêmica adquirida pelo ácido salicílico pode significar uma proteção coletiva às mudas em desenvolvimento (Barbosa *et al.*, 2019). Este fitormônio não apenas afeta a regeneração de tecidos, mas também modula expressões genéticas, influenciando diretamente as características desejáveis em plantas cultivadas *in vitro* (Ribeiro *et al.*, 2023). Ao compreender-se essa interseção, amplia-se o entendimento sobre como o ácido salicílico impulsiona não apenas a cultura de tecidos, mas também a biotecnologia vegetal como um todo.

Este trabalho teve como objetivo realizar uma revisão de literatura sobre a aplicação do ácido salicílico na cultura de tecidos vegetais, uma vez que este hormônio vegetal é amplamente utilizado, porém há escassez de informações disponíveis sobre o tema.

2. METODOLOGIA

Foi realizada uma pesquisa bibliográfica abrangente no Google Acadêmico, empregando as palavras-chave "A Importância do Ácido Salicílico para a Cultura de Tecidos Vegetais". Inicialmente, 4.620 textos foram identificados. Posteriormente, adotou-se como critério de inclusão artigos publicados em revistas indexadas ou capítulos de livros, todos datados nos últimos 10 anos. Para aprimorar a precisão, aplicou-se o critério de exclusão para textos escritos em português, resultando em uma utilização final de 26 textos para a análise.

3. REVISÃO DE LITERATURA

Realizou-se uma revisão detalhada da literatura abordando temas como as principais funções do ácido salicílico na cultura de tecidos vegetais, sua regulação hormonal, resposta a estresses, indução de resistência sistêmica adquirida, benefícios específicos para a cultura de tecidos vegetais, micropropagação e defesa vegetal. Foram exploradas questões cruciais, incluindo o impacto do ácido salicílico no crescimento das plantas em culturas de tecidos, o papel desempenhado na resistência contra doenças, possíveis interações com outros hormônios vegetais, e as potenciais vantagens em diversas práticas agrícolas além da cultura de tecidos. Por fim, abordou-se a significativa importância do ácido salicílico no contexto da cultura de tecidos vegetais, destacando sua relevância primordial na área da Biotecnologia. O texto apresenta uma abordagem abrangente e enriquecedora, fornecendo informações essenciais que contribuem de maneira substancial para o avanço nesse campo de estudo crucial, a Biotecnologia.

3.1. PRINCIPAIS FUNÇÕES DO ÁCIDO SALICÍLICO NA CULTURA DE TECIDOS VEGETAIS

3.1.1. REGULAÇÃO HORMONAL

A regulação hormonal pelo ácido salicílico em cultura de tecidos vegetais é um tema complexo e envolve interações específicas entre o ácido salicílico e diferentes hormônios vegetais (Taiz *et al.*, 2021). O ácido salicílico é conhecido por desempenhar um papel crucial na resposta de plantas a estresses bióticos e abióticos, além de influenciar o desenvolvimento vegetal (Taiz *et al.*, 2017).

Ainda segundo os mesmos autores, o ácido salicílico pode modular a síntese e a atividade de hormônios vegetais, como auxinas, giberelinas e citocininas, em cultura de tecidos vegetais. Por exemplo, em situações de estresse, o ácido salicílico pode antagonizar os efeitos das auxinas, que são hormônios que promovem o crescimento celular, podendo resultar em uma regulação fina do crescimento e desenvolvimento vegetal (Taiz *et al.*, 2017).

Além disso, o ácido salicílico está envolvido na regulação de genes relacionados à resposta a estresses, influenciando a expressão de enzimas envolvidas na síntese de hormônios (Taveira *et al.*, 2016). Em condições de estresse, o ácido salicílico pode modular a expressão de genes que regulam a biossíntese de giberelinas, influenciando assim o crescimento e o desenvolvimento das plantas (Melo, 2021).

É importante destacar que os mecanismos exatos pelos quais o ácido salicílico interage com os diferentes hormônios vegetais em culturas de tecidos ainda estão sendo estudados, e a resposta pode variar dependendo da espécie vegetal e das condições específicas do ambiente de cultivo (Ribeiro *et al.*, 2023).

3.1.2. RESPOSTA A ESTRESSES

A resposta ao estresse pelo ácido salicílico em cultura de tecidos vegetais é um processo complexo que reflete a capacidade das plantas de perceber e se adaptar a condições desfavoráveis (Taiz *et al.*, 2021). O ácido salicílico é reconhecido como um sinalizador chave na resposta a estresses bióticos e abióticos, desencadeando uma série de eventos moleculares que visam proteger a planta contra agressões (Melo, 2021).

O ácido salicílico atua como um mensageiro químico, sendo produzido em maiores quantidades em resposta a diferentes tipos de estresse, como patógenos, estresses oxidativos, e outros desafios ambientais (Silva *et al.*, 2021). O ácido salicílico desencadeia a ativação de genes envolvidos na síntese de proteínas de defesa, enzimas antioxidantes e outros componentes que fortalecem a resistência da planta (Mazaro *et al.*, 2015). O ácido salicílico é particularmente crucial na resistência a patógenos, desencadeando a expressão de genes de resistência a patógenos (R genes) e a produção de fitoalexinas, compostos químicos que inibem o crescimento de patógenos (Taiz *et al.*, 2017).

Em situações de estresse, a produção de espécies reativas de oxigênio aumenta. O ácido salicílico contribui para o controle do estresse oxidativo, ativando enzimas antioxidantes que neutralizam essas espécies reativas (Silva *et al.*, 2021). O ácido salicílico interage com outros hormônios vegetais, como

jasmonatos e auxinas, para modular respostas específicas, essas interações hormonais contribuem para uma regulação fina da resposta ao estresse (Costa, 2017).

Ao longo do tempo, a exposição repetida ao estresse e a presença contínua de ácido salicílico podem contribuir para a adaptação e aumento da tolerância da planta a condições adversas (Santos, 2017). Esses mecanismos refletem a capacidade do ácido salicílico em desencadear respostas adaptativas que protegem as plantas em cultura de tecidos contra diversos estresses.

3.1.3. INDUÇÃO DE RESISTÊNCIA SISTÊMICA ADQUIRIDA

A indução de resistência sistêmica adquirida é um fenômeno em plantas que envolve a ativação do sistema de defesa após a exposição a estímulos patogênicos (Suárez, 2017). Na cultura de tecidos vegetais, esse processo pode ser induzido *in vitro*, proporcionando uma resistência mais eficaz contra patógenos (Damalas, Siddiqui e Haya, 2022).

Para induzir resistência sistêmica adquirida, geralmente são utilizados *elicitors*, substâncias que mimetizam a presença de patógenos (Dantas, 2019). Esses *elicitors* podem ser produtos derivados de microrganismos, como polissacarídeos fúngicos, ou mesmo compostos sintéticos (Dantas, 2019). A aplicação desses *elicitors* nos tecidos vegetais *in vitro* desencadeia respostas bioquímicas e fisiológicas (Damalas, Siddiqui e Haya, 2022).

O ácido salicílico é uma molécula-chave na ativação de resistência sistêmica adquirida. Sua presença aumenta nos tecidos tratados, desencadeando a expressão de genes relacionados à resistência (Cecatto Júnior *et al.*, 2019). Além disso, ocorre a produção de proteínas de defesa, como as chamadas *PR proteins* (proteínas relacionadas à patogênese), que fortalecem a capacidade da planta de combater agressores (Damalas, Siddiqui e Haya, 2022).

A indução de resistência sistêmica adquirida *in vitro* é valiosa para a produção de plantas resistentes a doenças, sendo uma abordagem promissora na engenharia genética de culturas agrícolas (Cecatto Júnior *et al.*, 2019). No entanto, é importante considerar a eficácia e a segurança desses métodos, bem como seus impactos no ambiente.

3.2. BENEFÍCIOS DO ÁCIDO SALICÍLICO PARA A CULTURA DE TECIDOS VEGETAIS

3.2.1. MICROPROPAGAÇÃO

A micropropagação utilizando ácido salicílico em culturas de tecidos vegetais é uma técnica que envolve o uso deste ácido como um regulador de crescimento para promover o desenvolvimento de plantas, indução de processos fisiológicos, como a regeneração de brotos, além de atuar como um sinalizador em respostas de defesa (Acevedo, 2022).

Durante a micropropagação, os explantes (pequenas porções de tecido vegetal, como gemas ou segmentos de caule) são cultivados em meio de cultura contendo nutrientes essenciais, hormônios vegetais e, neste caso, ácido salicílico em concentrações adequadas. O ácido salicílico pode influenciar positivamente a taxa de multiplicação celular e a formação de brotos, resultando na produção de plantas geneticamente idênticas às plantas-mãe (Semprebom, 2017).

Essa técnica é valiosa para a rápida produção em larga escala de plantas saudáveis e uniformes, especialmente em programas de melhoramento genético e conservação de espécies. O ácido salicílico desempenha um papel crucial, não apenas no estímulo do crescimento, mas também na resistência a estresses ambientais, fortalecendo as plantas obtidas durante o processo de micropropagação (Acevedo, 2022)..

3.2.2. DEFESA VEGETAL

O ácido salicílico desempenha um papel essencial na defesa vegetal, especialmente na resposta a patógenos. O ácido salicílico é um sinalizador chave na ativação da resposta imune das plantas contra patógenos, especialmente contra bactérias e fungos (Cecatto Júnior *et al.*, 2019). Ele induz a expressão de genes relacionados à defesa, incluindo aqueles que codificam proteínas antimicrobianas, enzimas de degradação de patógenos e outros elementos do sistema imunológico vegetal (Bertoncelli *et al.*, 2015).

A presença de ácido salicílico no tecido vegetal muitas vezes leva ao acúmulo de compostos secundários defensivos, como fitoalexinas, que são substâncias tóxicas para patógenos (Bertoncelli *et al.*, 2015). O ácido salicílico desencadeia respostas de resistência sistêmica, onde a planta se torna mais resistente a infecções, mesmo em partes não diretamente afetadas pelo patógeno. Atua em interação com outros hormônios vegetais, como o ácido jasmônico, para modular respostas de defesa específicas contra diferentes tipos de patógenos (Cecatto Júnior *et al.*, 2019).

3.3. ATUAÇÕES DO ÁCIDO SALICÍLICO NA CULTURA DE TECIDOS VEGETAIS

3.3.1. COMO O ÁCIDO SALICÍLICO AFETA O CRESCIMENTO DAS PLANTAS EM CULTURAS DE TECIDOS

O ácido salicílico pode influenciar o crescimento das plantas em culturas de tecidos de diversas maneiras. Ele é conhecido por desempenhar papéis em processos fisiológicos, incluindo a regulação do desenvolvimento vegetal, resposta a estresses e defesa contra patógenos (Bertoncelli *et al.*, 2015).

Em baixas concentrações, o ácido salicílico pode agir como um sinalizador para promover o crescimento celular e o desenvolvimento das plantas (Mazaro *et al.*, 2015). Segundo os mesmos autores, em situações de estresse, como ataque de patógenos, o ácido salicílico é frequentemente produzido em maior quantidade. Ele desencadeia respostas de defesa, como a ativação de genes relacionados à resistência a patógenos (Mazaro *et al.*, 2015).

3.3.2. PAPEL DO ÁCIDO SALICÍLICO NA RESISTÊNCIA DAS PLANTAS A DOENÇAS

O ácido salicílico desempenha um papel crucial na resistência das plantas a doenças, atuando como um sinalizador-chave no sistema de defesa vegetal (Santos, 2017). Ativação de genes de defesa, quando uma planta é atacada por patógenos, como bactérias, fungos ou vírus, ela produz ácido salicílico em maior quantidade. Esse aumento ativa a expressão de genes relacionados à resistência, desencadeando uma resposta de defesa (Trevisan *et al.*, 2017).

O ácido salicílico está envolvido na indução de um mecanismo chamado resposta de hipersensibilidade. Isso leva à morte programada de células infectadas, impedindo a propagação do patógeno. O ácido salicílico serve como um sinal crucial que coordena diferentes sistemas de defesa, como a acumulação de metabólitos secundários com propriedades antimicrobianas e a produção de fitoalexinas (Santos, 2017).

3.3.3. INTERAÇÃO ENTRE O ÁCIDO SALICÍLICO E OUTROS HORMÔNIOS VEGETAIS

O ácido salicílico interage com outros hormônios vegetais, como o ácido jasmônico. Enquanto o ácido salicílico está associado à resistência a patógenos biotróficos, o ácido jasmônico está envolvido na resposta a patógenos necrotróficos e na indução de defesas contra herbívoros (González *et al.*, 2021).

A relação entre o ácido salicílico e o ácido abscísico é complexa e depende do contexto. Em alguns casos, o ácido salicílico pode antagonizar as respostas mediadas pelo ABA, enquanto em outros

contextos, pode haver interações mais complexas, dependendo das condições ambientais e do tipo de estresse (Silva, 2018).

Essas e outras interações hormonais desempenham um papel importante na modulação das respostas das plantas a diferentes condições ambientais e estresses. Segundo Silva, a combinação e a intensidade dessas interações podem variar dependendo do tipo de estresse, do estágio de desenvolvimento da planta e de outros fatores ambientais.

3.4. IMPORTÂNCIA DO ÁCIDO SALICÍLICO PARA A CULTURA DE TECIDOS VEGETAIS NA BIOTECNOLOGIA

O ácido salicílico desempenha um papel significativo na cultura de tecidos vegetais, uma área essencial na biotecnologia vegetal. Este composto orgânico atua como um regulador chave em diversas etapas do processo de cultura de tecidos, influenciando o desenvolvimento celular, a diferenciação e a resposta a estresses, promovendo avanços notáveis no campo (Semprebom, 2017).

No contexto da cultura de tecidos, o ácido salicílico é frequentemente utilizado como um regulador de crescimento para estimular a formação de calos, uma massa de células indiferenciadas, a partir de explantes vegetais (Filho *et al.*, 2017). Esta capacidade de induzir a formação de calos é crucial para a propagação *in vitro* de plantas, pois esses calos podem ser posteriormente induzidos a se diferenciarem em órgãos completos ou para a produção de células especializadas (Brandão *et al.*, 2016).

Quando as células em cultura são expostas a condições adversas, como contaminação microbiana, o ácido salicílico atua como um mediador na ativação de respostas de defesa, protegendo as células cultivadas contra danos (Leal, 2023). Isso é particularmente relevante na produção de plantas geneticamente modificadas, onde a manutenção de culturas livres de patógenos é crucial.

Além disso, o ácido salicílico tem um impacto na regulação da expressão gênica durante a cultura de tecidos. Modula a expressão de genes envolvidos na síntese de metabólitos secundários, como fenóis e flavonoides, que desempenham papéis importantes na resposta ao estresse e na qualidade metabólica das plantas cultivadas *in vitro* (Brandão *et al.*, 2016).

O ácido salicílico emerge como uma ferramenta versátil e vital na cultura de tecidos vegetais, fornecendo meios para manipular eficientemente o desenvolvimento celular, a diferenciação e a resposta a estresses. Seu uso na biotecnologia vegetal tem implicações profundas na produção de

plantas geneticamente modificadas, na regeneração de plantas a partir de tecidos, e na pesquisa relacionada à expressão gênica e ao metabolismo (Leal, 2023).

4. CONCLUSÃO

O ácido salicílico desempenha um papel crucial na cultura de tecidos vegetais, influenciando o desenvolvimento das plantas de várias maneiras. Suas funções abrangem desde a regulação hormonal até a resistência a estresses ambientais, destacando-se na indução da resistência sistêmica adquirida. Além disso, ele modula a síntese e atividade de hormônios vegetais, desempenhando um papel crucial na regulação do crescimento e desenvolvimento das plantas cultivadas *in vitro*.

Na resposta a estresses, o ácido salicílico atua como mensageiro químico, desencadeando eventos moleculares que fortalecem a resistência da planta. Isso inclui a ativação de genes relacionados à síntese de proteínas de defesa, enzimas antioxidantes e outros componentes, contribuindo para a adaptação das plantas a condições adversas. Sua capacidade em induzir resistência sistêmica adquirida confere imunidade não apenas localmente, mas em toda a planta, sendo valiosa na proteção coletiva de mudas em desenvolvimento.

Além disso, o ácido salicílico influencia o crescimento das plantas, atuando como sinalizador para promover o crescimento celular em baixas concentrações e desencadeando respostas de defesa em situações de estresse. As complexas interações do ácido salicílico com outros hormônios formam uma rede de regulação que molda as respostas das plantas a diferentes condições e estresses, proporcionando adaptabilidade diante de ambientes variados. A pesquisa destaca a relevância do ácido salicílico na cultura de tecidos vegetais, contribuindo para o conhecimento fundamental do desenvolvimento vegetal e aplicações práticas na produção agrícola e Biotecnologia.

REFERÊNCIAS

ACEVEDO, Andres Felipe Gaona. (2022). Uso de ácido salicílico em pré e pós-colheita de batata como regulador vegetal e mecanismo de defesa. (Tese de Doutorado). Universidade Estadual Paulista, Botucatu, 2022. Retirado de: Uso de ácido salicílico em pré e pós-colheita de batata como regulador vegetal e mecanismo de defesa. Acesso em: 13 mar. 2024.

BARBOSA, Luana da Silva; DOMINGUES, Paloma; BEZERRA, Ana Carolina; SANTOS, Adriana da Silva; LIMA, Vitória Régia do Nascimento; LUNA, Igor Revelles Gomes; LOPES, Kilson Pinheiro. Efeito do ácido salicílico e choque a frio na germinação de sementes. Meio Ambiente (Brasil), Brasil v. 1, n. 2, 2019. Retirado de: Efeito do ácido salicílico e choque a frio na germinação de sementes. Acesso em: 8 mar. 2024.

BERTONCELLI, Douglas Junior; MAZARO, Sérgio Miguel; ROCHA, Rita de Cacia Dosciatti Serrão; POSSENTI, Jean Carlo; REY, Maristela dos Santos; ZORZZI, Ivan Carlos. Ácido salicílico na indução de resistência a doenças em pepino e controle de *Pythium* sp. in vitro. Revista de Ciências Agroveterinárias, Santa Catarina, v. 14 n. 2,

2015. Retirado de: Ácido salicílico na indução de resistência a doenças em pepino e controle de *Pythium* sp. in vitro. Acesso em: 13 mar. 2024.

BRANDÃO, Isabel Rodrigues; KLEINOWSKI, Alitcia Moraes; RIBEIRO, Marcia Vaz; LUCHO, Simone Ribeiro; MILECH, Cristini; BRAGA, Eugenia Jacira Bolacel. Capacidade elicitora do Ácido salicílico no cultivo in vitro de *Alternanthera tenella*. Revista da Jornada de Pós-Graduação e Pesquisa-Congrega Urcamp, pp. 260-271, 2016. Retirado de: Capacidade elicitora do Ácido salicílico no cultivo in vitro de *Alternanthera tenella*. Acesso em: 13 mar. 2024.

CABRAL, Marcos; ODISI, Estácio. Ácido Salicílico: Como os Micro-organismos do Solo Podem Ajudar a Fortalecer as Defesas das Plantas. Biome4all, São Paulo, 2023. Disponível em: Ácido Salicílico: Como os Micro-organismos do Solo Podem Ajudar a Fortalecer as Defesas das Plantas (biome4all.com.br). Acesso em: 27 fev. 2024.

CECATTO JÚNIOR, Roberto; SUSS, Anderson Daniel; BARTZEN, Bruna Thaina; BAZEI, Guilherme Luiz; GUIMARÃES, Vandeir Francisco; BULEGON, Lucas Guilherme. Salicilatos Nas Plantas E Utilização Na Agricultura. In: JUNIOR, José Max Barbosa de Oliveira. Análise Crítica das Ciências Biológicas e da Natureza, vol. 1, capítulo 2, pp. 379. Ponta Grossa: Atena Editora, 2019. Retirado de: Salicilatos Nas Plantas E Utilização Na Agricultura (atenaeditora.com.br). Acesso em: 13 mar. 2024.

COSTA, Juliana Leles. (2017). Patogenicidade e regulação hormonal na interação *Monilophthora perniciosa* x *Solanum lycopersicum*. (Tese de Doutorado). Universidade de São Paulo, Piracicaba. Retirado de: Patogenicidade e regulação hormonal na interação *Monilophthora perniciosa* x *Solanum lycopersicum*. Acesso em: 13 mar. 2024.

DAMALAS, Christos A.; SIDDIQUI, Husna; HAYAT, Shamsul. Salicylic Acid - A Versatile Plant Growth Regulator. Nova York: Editora Springer, pp. 305, 2022. Retirado de: Salicylic Acid - A Versatile Plant Growth (editoraspringer.com). Acesso em: 2 mar. 2024.

DANTAS, Jovane de Oliveira. (2019). Análise do papel da SCRP-CFEM 779733 e da serina peptidase 747596 na interação de *Trichoderma harzianum* com seus hospedeiros. (Dissertação de Pós-graduação

em Biologia Molecular). Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, Brasília. Retirado de: Análise do papel da SCRP-CFEM 779733 e da serina peptidase 747596 na interação de *Trichoderma harzianum* com seus hospedeiros. Acesso em: 13 mar. 2024.

FILHO, Josef Gastl; BONETTI, Leila Leal da Silva; ARAUJO, Rosivaldo da Silva; SANTI, Sávio Luiz de; NASCIMENTO, Vania Alves; VILARINHO, Muriel Silva. Ácido salicílico e potencial germinativo na germinação de sementes de pepino. *Revista Inova Ciência & Tecnologia*, ano 3, n. 2, 2017. Retirado de: Ácido salicílico e potencial germinativo na germinação de sementes de pepino. Acesso em: 13 mar. 2024.

GONZÁLEZ, Andy Fabricio Mora; MORÁN, Jaime Alberto Naranjo; QUITIAQUEZ, Alexander Albiño; CEDEÑO, José Alcides Flores; ANCHUNDIA, Rodrigo Oviedo;

ROMERO, Luis Galarza; OYAGUE, Marisol Vera; MONTERO, Vicente Painii; ARIAS Milton Senen Barcos. Optimización en la aclimatación de plántulas micropropagadas de banano (*Musa sp.*) utilizando tres insumos orgánicos. *Revista Biomatura*, vol. 6, n. 1, Ecuador, 2021. Retirado de: *Revista Bionatura*. Acesso em: 13 mar. 2024.

LEAL, Gabrielle Coelho. Flores imortais: como a biotecnologia está prolongando a vida útil das flores. *Profissão Biotec, Meio Ambiente*, vol. 10, 2023. Retirado de: Flores imortais: como a biotecnologia está prolongando a vida útil das flores (profissaobiotec.com.br). Acesso em: 13 mar. 2024.

MALOSSO, Milena Gaion; BARBOSA, Edilson Pinto. Nível atual do conhecimento e desenvolvimento da biotecnologia no Brasil. In: DENDASK, Carla Viana. *Ciências Biológicas: atualização de área - janeiro e fevereiro de 2023*. 1ª Edição. São Paulo: CPDT, 2023. Retirado de: Nível atual do conhecimento e desenvolvimento da biotecnologia no Brasil (nucleodoconhecimento.com.br). Acesso em: 19 fev. 2024.

MAZARO, Sérgio Miguel; BORSATTI, Fabiana Chiamulera; DALACOSTA, Nean Locatelli; LEWANDOWSKI, Adriano; DANNER, Moeses Andriago; BUSSO, Cleverson; JUNIOR, Américo Wagner. Qualidade pós-colheita de acerolas tratadas com ácido salicílico. *Revista Brasileira de Ciências Agrárias*, v. 10, n. 4, pp. 512- 517, 2015.

Retirado de: Qualidade pós-colheita de acerolas tratadas com ácido salicílico (redalyc.org). Acesso em: 11 mar. 2024.

MELO, Hyrandir. *Plantas: Biologia Sensorial, Comunicação, Memória e Inteligência*. 1ª Edição, pp. 365. Curitiba: Editora Appris, 2021. Retirado de: *Plantas: Biologia Sensorial, Comunicação, Memória e Inteligência* 1.ed. Google Books. Acesso em: 10 mar. 2024.

RIBEIRO, Lucas Antônio; SOUZA, Brayan Jonas; ALVES, Bruna Cristina; ALMEIDA, Joaquim Maurício; CASTRO, Ana Hortência. Ácido Salicílico E Seu Papel No Desenvolvimento Vegetal: Uma Revisão Narrativa. In: PRATA, Erival Gonçalves.

Biologia: contextualizando o conhecimento científico, vol. 2, capítulo 1. Rio de Janeiro: Editora Científica, 2023. Retirado de: *Biologia: contextualizando o conhecimento científico*, vol. 2. (editoracientifica.com.br). Acesso em: 2 mar. 2024.

ROJAS, Jack Berllen Santos; MALOSSO, Milena Gaion. Micropropagação de plantas medicinais no contexto brasileiro: uma revisão de literatura. *Revista Multidisciplinar Núcleo do Conhecimento*, ano

07, ed. 05, vol. 06, pp. 159-167, 2022. Retirado de: Micropropagação de plantas medicinais no contexto brasileiro (nucleodoconhecimento.com.br). Acesso em: 19 fev. 2024.

SANTOS, Mariana de Lima. (2017). Prospecção e caracterização de genes análogos de resistência (RGAs) em *Elaeis spp.* E avaliação da tolerância de *Setaria viridis* a estresse salino e de frio. (Dissertação de Pós-graduação em Biotecnologia Vegetal). Universidade Federal de Lavras, Lavras. Retirado de: Prospecção e caracterização de genes análogos de resistência (RGAs) em *Elaeis spp.* E avaliação da tolerância de *Setaria viridis* a estresse salino e de frio.. Acesso em: 11 mar. 2024.

SEMPREBOM, Thais. Biotecnologia vegetal: como e por que cultivar plantas in vitro? vol. 2. Profissão Biotec, Rio Grande do Sul, 2017. Disponível em: Biotecnologia vegetal: como e por que cultivar plantas in vitro? (profissaobiotec.com.br). Acesso em: 27 fev. 2024.

SILVA, André Alisson Rodrigues; LIMA, Geovani Soares; AZEVEDO, Carlos Alberto Vieira; GHEYI Hans Raj; SOUZA, Allesson Ramos de Souza; FERNANDES, Pedro Dantas. Ácido salicílico alivia o efeito do estresse salino na morfofisiologia da gravioleira. SciELO Brasil, Lavras, 2021. Retirado de: Ácido salicílico alivia o efeito do estresse salino na morfofisiologia da gravioleira (scielo.br). Acesso em: 10 mar. 2024.

SILVA, Jamille Santos da. (2018). Papel do ácido abscísico na modulação da defesa em tomateiro 'Micro-Tom' contra patógenos de estilos de vida contrastantes por meio da regulação transcricional e pós-transcricional. (Tese de Doutorado). Universidade de São Paulo, São Paulo, 2018. Retirado de: Papel do ácido abscísico na modulação da defesa em tomateiro 'Micro-Tom' contra patógenos de estilos de vida contrastantes por meio da regulação transcricional e pós-transcricional. Acesso em: 13 mar. 2024.

SUÁREZ, David Fernando Posso. (2017). Produtos naturais fermentados: ativação de mecanismo de defesa e controle de cercosporiose em milho pipoca. (Dissertação de Mestrado em Agronomia). Universidade Estadual de Maringá, Maringá, 2017.

Retirado de: Produtos naturais fermentados: ativação de mecanismo de defesa e controle de cercosporiose em milho pipoca.. Acesso em: 12 mar. 2024.

TAIZ, Lincoln; ZEIGER, Eduardo; MOLLER, Ian Max; MURPHY, Angus. Fundamentos de Fisiologia Vegetal. 6ª Edição, pp. 584. São Paulo: Artmed. 2021.

Retirado de: Fundamentos de Fisiologia Vegetal 6.ed. Google Books. Acesso em: 05 fev.2024.

TAIZ, Lincoln; ZEIGER, Eduardo; MOLLER, Ian Max; MURPHY, Angus. Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal. 6ª Edição, pp. 858. Porto Alegre: Artmed. 2017. Retirado de: Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal 6.ed. Google Books. Acesso em: 18 fev. 2024.

TAVEIRA, Maria Rosália Dorand; SUASSUNA, Janivan Fernandes; FILHO, Renato Cardoso Jales; CARNEIRO, Rebeca Ferreira; ARAÚJO, Edilene Daniel. Crescimento de plantas de gergelim sob déficit hídrico induzido e tratamento com ácido salicílico.

Editora Realize, Campina Grande, 2016. Retirado de: Crescimento de plantas de gergelim sob déficit hídrico induzido e tratamento com ácido salicílico. Acesso em: 10 mar. 2024.

TREVISAN, Fernando; LIMA, Cláudia Simone Madruga; PINTO, Vânia Zanella;

BONOME, Lisandro Tomas da Silva; LIZ, Karlise Moraes de. Ácido Salicílico no desenvolvimento de plantas e nas características físico-químicas de frutas de morango “Milsei-Tudla”. Revista Iberoamericana de Tecnología Postcosecha, v. 18, n. 2, pp. 106-114, 2017. Retirado de: Ácido Salicílico no desenvolvimento de plantas e nas características físico-químicas de frutas de morango “Milsei-Tudla” (redalyc.org). Acesso em: 13 mar. 2024.

BIOTECNOLOGIA NO BRASIL IV: Metabolismo Vegetal



conhecimentolivre.org/home



contato@conhecimentolivre.org



[editoraconhecimentolivre](https://www.instagram.com/editoraconhecimentolivre)



Rosany Piccolotto Carvalho (Org)
Ana Cristina de Souza Martinho
Darleide dos Santos Braga
Jaeanne Fabian Guimarães da Silva
Júlia Kamilly Cordeiro do Nascimento

Juliane Corrêa Glória
Luís André Moraes Mariúba
Milena Gaion Malosso
Sabrina Rodrigues Ribeiro
Wilham Kelven Batista da Silva



EDITORA CONHECIMENTO LIVRE

